

Sistemas de defensa en los Opistobranquios.

JOANDOMÈNEC ROS

Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona

El estudio de los opistobranquios del litoral ibérico (ROS, 1971, 1973; PROGRAMA DE BENTOS, 1974) me ha permitido la publicación de distintos trabajos relativos a la faunística (ROS, 1975, 1976; ALTIMIRA & ROS, 1977) y a la biología y ecología (ROS, 1977, 1978) de estos gasterópodos. En otro trabajo (ROS, 1974) ofrecía a la consideración de los especialistas mi particular interpretación de distintos fenómenos (coloraciones aposemáticas y mimetismo, entre otros) que tienen lugar en estos interesantes animales; este artículo intenta presentar, de una forma que creo coherente, el conjunto de sistemas defensivos de que los Opistobranquios y los nudibranquios en particular se valen en sus distintas estrategias de lucha por la supervivencia.

El esquema general que se va a seguir en la exposición es básicamente el mismo adoptado en mi tesis doctoral (ROS, 1973) y en la última de las publicaciones citadas, con las normales modificaciones y adiciones de tres años más de observaciones propias y de otros autores, entre las que destacan las que recoge Edmunds en su libro sobre la defensa en los animales (EDMUNDS, 1974). El resultado es un conjunto heterogéneo de hechos comprobados y de suposiciones más o menos fundamentadas que, como todos los trabajos de este tipo, requieren ulteriores estudios.

INTRODUCCIÓN

Distintos autores, entre los que deben citarse WRIGHT (1859, 1863), BERGH (1860, 1862), GIARD (1873), HERDMAN (1890), HECHT (1892), CUÉNOT (1892, 1906, 1907, 1914, 1927), COOKE (1895), GROSVENOR

(1903), GLASER (1903, 1910), SPENGLER (1904), ELIOT (1910), CROSSLAND (1911), CROZIER (1916), LABBÉ (1923, 1931), NAVILLE (1925, 1926), LAMY (1926), ROUSSEAU (1927), RISBEC (1928), TCHANG-SI (1931), KOMORI (1932), GRAHAM (1938), KEPNER (1943) PRUVOT-FOL (1954), NICOL (1964), STASEK (1967), HAEFELFINGER (1969c), ROSIN (1970), y, especialmente, THOMPSON & SLINN (1959), THOMPSON (1960a, 1960b, 1960c, 1969), THOMPSON & BENNET (1969, 1970) y EDMUNDS (1966a, 1966b, 1968a, 1968b, 1971, 1974), han reunido en sus trabajos pruebas de la existencia de variados sistemas de defensa en los Opistobranquios, que tienden a hacerlos presas desagradables y evitadas o ignoradas por los depredadores. Estos sistemas defensivos son de índole muy variada, y se desconocen todavía muchos aspectos de su funcionalismo y de su utilización, tanto más cuanto que algunos de los autores citados se limitan a dar cuenta del fenómeno observado por ellos o por otros anteriores sin intentar esclarecer su significado. En las páginas que siguen utilizo con frecuencia las referencias a éstos y a otros trabajos más recientes, pero las interpretaciones de los fenómenos que se comentan, especialmente los más hipotéticos, son exclusivamente mías.

Con EDMUNDS (1966a) distingo las adaptaciones protectoras (que protegen a un animal de los factores físicos, químicos y biológicos hostiles del ambiente) de las adaptaciones defensivas (que lo protegen del ataque de otros animales); en estas últimas consideraré solamente las derivadas de la interacción depredador-presa y, naturalmente, las que utiliza el opistobranquio considerado como presa en cuanto sirven para

ahuyentar, evitar o repeler de un modo u otro al depredador, o bien para contrarrestar la defensa de una presa peligrosa.

Las defensas antidepredadores pueden dividirse en primarias (indirectas) o secundarias (directas), según que actúen independientemente de la presencia de un depredador en las cercanías o bien se manifiesten sólo cuando la presa se encuentra con éste (EDMUNDS, 1974). La distinción que aquí se hará se basa no tanto en este binomio defensas indirectas-defensas directas como en la naturaleza de las mismas; es decir, que independientemente de la utilización última que la presa haga de ellas, distinguiré entre defensas estructurales, defensas químicas y defensas derivadas del comportamiento (esencialmente motoras y disparadoras de las demás). Me ha parecido adecuado introducir el término «cleptodefensas» para calificar los sistemas defensivos de cualquier índole que un opistobranquio obtiene «prestados» de otro animal, de un vegetal o, incluso, de materiales inertes del ambiente. La tabla 1 lista los distintos mecanismos defensivos que consideraré en este trabajo.

No creo que el sistema defensivo de un animal se integre en su biología con la misma categoría o importancia que sus sistemas digestivo, reproductor, etc. (EDMUNDS, 1974), puesto que considero a estos últimos primariamente morfológicos y funcionales, mientras que los sistemas defensivos comportan casi siempre una «actitud», con frecuencia estereotipada, frente a situaciones que afectan no sólo al individuo como unidad funcional, sino a la especie como un todo. La multiplicación de sistemas defensivos (de «actitudes» o estrategias defensivas) indica por otra parte una gran diversidad de soluciones evolutivas a un solo problema: evitar ser comido por un depredador. (Esta diversidad se presenta asimismo en otros muchos caracteres, morfológicos y funcionales, de los Opistobranquios; véase por ejemplo MORTON, 1960, 1963.) Las soluciones a este problema son múltiples, como lo demuestra cualquier revisión, incluso somera, de las mismas (véanse, por ejemplo, el libro ya citado de Edmunds, y MARGALEF, 1974, pá-

TABLA 1.—Mecanismos defensivos en los Opistobranquios. *Defensive mechanisms in Opistobranchs.*

<i>A) Defensas estructurales</i>	
1.	Concha, pseudoconcha, tegumento resistente.
2.	Espículas.
3.	Glándulas exocrinas, sacos cnidógenos y vacuolas epidérmicas.
4.	Autotomía.
5.	Cripsis: homocromía (pigmentos propios).
6.	Cripsis: homotipia.
7.	Cripsis: coloración disruptiva.
8.	Cripsis: contrasombreado.
9.	Cripsis: eliminación de la sombra lateral (?) y de la silueta.
10.	Aposematismo.
11.	Mimetismo.
<i>B) Defensas químicas</i>	
12.	Secreciones venenosas.
13.	Secreciones ácidas.
14.	Secreciones repelentes.
15.	Mal sabor generalizado (?).
16.	Secreciones de inmunidad o anestésicas.
17.	Secreciones de enmascaramiento.
<i>C) Defensas de comportamiento</i>	
18.	Anacoresis.
19.	Anacoresis trófica.
20.	Reacciones de huida y/o de evitación.
21.	Exhibición individual y tanatosis.
22.	Exhibición de grupo.
23.	Comportamiento deimático.
24.	Defensa agresiva.
<i>D) Cleptodefensas</i>	
25.	Cleptocnidos.
26.	Cripsis: homocromía (pigmentos adquiridos).
27.	Cripsis: epibiontes.
28.	Espículas (?).
29.	Secreciones defensivas y mal sabor (?).

ginas 549-571), pero pueden agruparse en las siguientes estrategias:

- a) Pasar inadvertido al depredador (ocultamiento, anacoresis, cripsis, etc.).
- b) Huir del depredador o dejarlo desconcertado (huida, retirada a refugio, comportamientos deimáticos, tanatosis, desvío de ataque, etc.).
- c) Contraatacar al depredador (defensa agresiva).
- d) Resultar «no apetecible» para el depredador (repelentes químicos, mal sa-

bor, defensas estructurales, aposematismo, mimetismo, etc.).

- e) Contrarrestar los efectos de la depredación mediante sistemas primariamente no defensivos (descendencia abundante, regeneración etc.).

ROBINSON (1969) establece una clasificación de los sistemas defensivos en los animales, específicamente dirigidos a los depredadores que cazan mediante la vista; aunque su clasificación es válida, no tiene en cuenta mecanismos defensivos tales como las exhibiciones deimáticas, la huida, etc., que son consideradas «otras líneas de defensa» distintas a la crípsis y al aposematismo y arrinconadas sin ulterior consideración en un cajón de sastre. Todos estos sistemas defensivos, y algunos otros, son tratados con más detenimiento por EDMUNDS (1974), pero del trabajo de Robinson es útil considerar las dos categorías básicas en los sistemas defensivos visuales (basados en parte en KETLEWELL, 1959), es decir:

- 1) Aquellos mecanismos que contribuyen a la posibilidad de que un depredador no inicie un intento de captura de la presa; hacen, pues, que el animal sea ignorado.
- 2) Los que funcionan después de haberse iniciado un intento de captura de la presa y por tanto contribuyen a la posibilidad de que el animal escape a la depredación (ROBINSON, 1969).

En el lenguaje de EDMUNDS (1974), está claro que los mecanismos de la primera categoría se integran en la defensa denominada indirecta, y los de la segunda en la directa. En mi clasificación, la categoría 1 de Robinson corresponde a las categorías a) y d), y la categoría 2 a las b) y c). Los mecanismos de la categoría e) no pueden calificarse propiamente de defensivos, por lo que no se comentarán aquí (véase sin embargo Ros, 1973, 1978).

En la tabla 2 se disponen los mecanismos defensivos de los Opistobranquios según la estrategia de defensa en la que se hallan integrados. En realidad, estos mecanismos, que he separado y etiquetado para mayor claridad, en la naturaleza no suelen presentarse por separado, y con frecuencia

dos o más de ellos forman parte del comportamiento protector de una especie determinada, tanto más cuanto que algunos son consecuencia de otros (las coloraciones aposemáticas, por ejemplo, se presentan siempre en especies bien defendidas —por uno o más de los sistemas considerados— o en especies que las imitan, etc.).

Para terminar con esta introducción, y antes de pasar al estudio detallado de cada uno de los sistemas defensivos en los Opistobranquios, será bueno hacer referencia a los libros de COTT (1940), de WICKLER (1968) y de EDMUNDS (1974), para evitar la repetición de definiciones y aclarar en lo posible las interpretaciones dispares que se han hecho (y se continúan haciendo) de términos tan claros como crípsis, homocromía, homotipia, coloraciones disruptivas, aposematismo (coloraciones advertidoras) y mimetismo. Algunos caracteres y datos que consideraré han sido ya enumerados en otro lugar (Ros, 1974, 1975), y en la Discusión al final del artículo se hace asimismo referencia a conceptos comentados en Ros (1973) y que serán tratados con más detalle en Ros (1978). Las principales objeciones que creo pueden hacerse al tratamiento en general del tema o a alguna de sus interpretaciones parciales se analizan asimismo en esta Discusión.

SISTEMAS DE DEFENSA EN LOS OPISTOBRANQUIOS

A. Defensas estructurales

Se interpretan como defensas estructurales aquellas que implican la utilización de un elemento anatómico propio del animal protegido.

1. CONCHA, PSEUDOCONCHA; TEGUMENTO RESISTENTE.

La concha de los Opistobranquios, cuando existe, suele estar muy reducida, y sólo en algunos casos el animal puede retraerse completamente en su interior (nivel I de MORTON, 1963): típicamente cefalaspídeos, pero también tecosomas y piramidéláceos, además de unos pocos sacoglosos (entre los cuales destacan los «bivalvos»). Unas pocas espe-

Tabla 2. — Mecanismos defensivos y estrategias defensivas en los Opisthobranchios.
Defensive mechanisms and strategies in Opisthobranchs.

		ESTRATEGIAS DEFENSIVAS			
		DEFENSAS PRIMARIAS O INDIRECTAS		DEFENSAS SECUNDARIAS O DIRECTAS	
		a) Pasar inadvertido al depredador	d) Resultar «no apetecible» al depredador	b) Huir y/o desconcertar al depredador	c) Contraatacar al depredador
MECANISMOS DEFENSIVOS	Estructurales	5. Cripsis: homocromía (pigmentos propios) 6. Cripsis: homotipia 7. Cripsis: coloración disruptiva 8. Cripsis: contrasombreado 9. Cripsis: eliminación de la sombra lateral (?) y de la silueta	1. Concha, pseudoconcha, tegumento resistente 2. Espículas 3. Glándulas exocrinas, sacos cnidógenos y vacuolas epidérmicas 10. Aposematismo 11. Mimetismo	5. Glándulas exocrinas, sacos cnidógenos y vacuolas epidérmicas 4. Autotomía	5. Glándulas exocrinas, sacos cnidógenos y vacuolas epidérmicas
	Químicos	16. Secreciones de inmunidad o anestésicas	12. Secreciones venenosas 13. Secreciones ácidas 14. Secreciones repelentes 15. Mal sabor generalizado (?) 16. Secreciones de inmunidad o anestésicas	16. Secreciones de inmunidad o anestésicas 17. Secreciones de enmascaramiento	12. Secreciones venenosas 13. Secreciones ácidas 14. Secreciones repelentes 15. Mal sabor generalizado (?) 16. Secreciones de inmunidad o anestésicas
	De comportamiento	18. Anacoresis 19. Anacoresis trófica	21. Exhibición individual y tanatosis 22. Exhibición de grupo	20. Reacciones de huida y/o de evitación 21. Exhibición individual y tanatosis 25. Comportamiento deimático	24. Defensa agresiva
	Clepto-defensas	26. Cripsis: homocromía (pigmentos adquiridos) 27. Cripsis: epibiontes	25. Cleptocnidos 28. Espículas (?) 29. Secreciones defensivas y mal sabor (?)	29. Secreciones defensivas y mal sabor (?)	25. Cleptocnidos 29. Secreciones defensivas y mal sabor (?)

cies testáceas presentan opérculo, que completa la protección que proporciona la concha; las conchas y opérculos larvarios deben proteger a las delicadas velíferas de algunos depredadores poco especializados, pero ciertamente no de los más dotados. Las formas testáceas presentan generalmente, sin embargo, conchas débiles, en muchos casos internas (Pleurobrancáneos, Aplisiáceos) y de consistencia claramente insuficiente para resistir los ataques de los depredadores especializados, y lo mismo puede decirse de la pseudoconcha de algunos tecosomas (Cimbulíidos). En general, pues, los tectibranchios (niveles I, II y III de MORTON, 1963) están poco protegidos o bien utilizan otros métodos de protección más eficaces.

Los Opistobranquios suelen carecer, sin embargo, de concha, y el tegumento es entonces blando e incapaz de ofrecer la menor resistencia a una acción mecánica o química, digestiva o de captura. No obstante, algunas especies presentan un tegumento resistente, como *Alderia modesta*, un sacogloso, del que EVANS (1953) ha descrito la piel como dura y ligada a las vísceras subyacentes como la de una sanguijuela; esta adaptación a la desecación contribuye asimismo a proteger al animal frente a determinados depredadores. La piel del manto de algunos doridáceos es asimismo resistente, ya se deba a la presencia de espículas (véase 2) o a características del propio tegumento (*Peltodoris atromaculata*, *Platydorís argo*, etc.).

2. ESPÍCULAS.

En los grupos de opistobranquios que se adscriben al nivel IV de MORTON (1963), sobre todo en Doridáceos, Pleurobrancáneos y Acoelidiáceos, suelen presentarse espículas calcáreas, distribuidas a veces ordenadamente por el tegumento (*Lanellidoris*) y en ocasiones agrupadas desempeñando el papel de conchas secundarias (algunos acoelidiáceos), pero por lo común dispersas de manera irregular en la matriz del manto y, más raramente, en el pie, las branquias, los rinóforos e incluso en las membranas conjuntivas internas (FRANC, 1968). Estas espículas representan seguramente vestigios de la concha ancestral, o bien se producen de manera independiente y como respuesta a

la falta de estructuras esqueléticas duras en los opistobranquios desnudos.

Sea como fuere, parece que una de sus funciones principales es defensiva —*Rostanga pulchra*, un doridáceo protegido por espículas, es rechazado como alimento por *Aglaja* (= *Navanax*) *inermis*, un cefalaspídeo depredador de opistobranquios (PAINE, 1963, 1965), que preda sobre otros cefalaspídeos y sobre eolidiáceos defendidos por nematocistos—. Las espículas deben hacer al animal que las posee bastante incomedible, o por lo menos, desagradable (THOMPSON, 1960c), en especial las larvas. El único ejemplar que he obtenido de *Rostanga rubra* en nuestras costas estaba parcialmente mutilado (ROS, 1975), de manera muy similar a los individuos de *Doriopsilla albolineata* y *Discodoris tema* que habían sufrido experimentalmente en acuario el ataque (seguido de posterior abandono) de ejemplares jóvenes de *Balistes* (EDMUNDS, POTTS, SWINFEN & WATERS, en EDMUNDS, 1974). Estas dos especies de doridáceos presentan glándulas, de ácido sulfúrico (*D. tema*) o de secreción desconocida (*D. albolineata*; EDMUNDS, 1968a, 1974; véase 13 y 14), pero *Doriopsilla*, al igual que *Rostanga* y otros muchos géneros de doridáceos, presenta espículas paleales (Fig. 4).

3. GLÁNDULAS EXOCRINAS, SACOS CNIDÓGENOS Y VACUOLAS EPIDÉRMICAS.

En los Opistobranquios (como por otra parte en algunos grupos de Prosobranquios) existen glándulas exocrinas de morfología diversa, algunas de las cuales son de función claramente defensiva (véase la revisión de FRANC, 1968, y, en especial, las de THOMPSON & SLINN, 1959, THOMPSON, 1960a, 1960b, 1969, y EDMUNDS, 1966a, 1966b, 1968a). La mayoría de ellas derivan de glándulas mucosas que en su origen pudieron tener funciones distintas, por ejemplo lubricantes, pero no se sabe con seguridad. Las glándulas defensivas de los Opistobranquios, de secreciones diversas (véase apartado B. Defensas químicas), suelen hallarse concentradas en la parte del cuerpo que es más probable que un depredador contacte primero, y en algunos sacoglosos, doridáceos y eolidiáceos se hallan situadas en papilas autotomizables (véase 4 y Fig. 4).

Se ha aplicado el nombre de sacos cnidóforos a ciertas estructuras sacciformes que poseen algunos armináceos bajo el borde del manto, y que elaboran unos filamentos hialinos que son expulsados como consecuencia de una excitación. Parece más correcto utilizar el término de sacos cnidógenos para diferenciar estas estructuras de los cnidosacos (cnidocistos o sacos cnidóforos; véase 25) de los Eolidiáceos y otros grupos, que no parecen fabricar sus propios cnidos. La función de los sacos cnidógenos de los Armináceos sería defensiva (CUÉNOT, 1914).

La presencia de vacuolas epidérmicas en el ectodermo y en las paredes del tubo digestivo de los dendronotáceos y eolidiáceos que se alimentan de cnidarios ha hecho pensar que estas estructuras vacuolares protegen de alguna manera a las especies de estos grupos que se desplazan sobre su presa o que ingieren nematocistos de la misma (GRAHAM, 1938; EDMUNDS, 1966a). En otro lugar se comenta con mayor detalle este aspecto de la defensa (véase 16).

4. AUTOTOMÍA.

Prácticamente todos los Eolidiáceos, y algunos sacoglosos (*Stiliger*, etc.), doridaáceos (*Polycera*, etc.) y dendronotáceos (*Fimbria*, etcétera), autotomizan sus papilas dorsales (*cerata* en los Eolidiáceos) cuando son atacados o se les somete experimentalmente a una irritación fuerte. Los apéndices autotomizados continúan moviéndose durante un cierto tiempo, con lo que presentan entonces la apariencia de un gusano bien visible (estas estructuras suelen ser muy coloreadas en los Eolidiáceos; véase 5 y 10), y presumiblemente pueden mantener ocupado a un depredador mientras el molusco mutilado se aleja. Éste es pues un sistema defensivo comparable a la amputación caudal de ciertos saurios, por ejemplo, realizada para desviar momentáneamente la atención del depredador hacia una presa ficticia y fácilmente regenerable (véase 20). La regeneración se da también en los Eolidiáceos y en otros opistobranquios que se desprenden de partes de su cuerpo (estrategia de tipo e; véase pág. 43). Así ocurre con los fenicuros (papilas dorsales) de *Fimbria fimbria* y otros dendronotáceos, con los apéndices dorsales de

los doridaáceos, y con las excrescencias del manto de algunos sacoglosos, cuya función, desconocida, se había relacionado teóricamente con la natación; éste es el caso de *Lobiger philippi* (TCHANG-SI, 1930, 1931), *L. serradifalci* (lóbulos parapodiales y de la cola: GONOR, 1961; STAMM, 1968), *L. souverbiei* (KAY, 1964), *Oxynoe olivacea* (cola: STAMM, 1968), *O. antillarum* (WARMKE & ALMODÓVAR, 1972), *Placida dendritica* (CUCAGNA & NUSSBAUM, 1915), etc. (Otros ejemplos de autotomía en moluscos pueden encontrarse en STASEK, 1967; véase la fig. 4).

En los Sacoglosos, por lo menos, puede observarse una clara línea de dehiscencia o de autotomía en la base de los apéndices sacrificables, y en los doridaáceos que pierden fragmentos del manto (otro método de autotomía, limitado a especies sin apéndices dorsales) la zona favorable a la dehiscencia parece situarse entre masas separadas de espículas. Entre las especies que presentan esta autotomía de los bordes del manto merecen citarse: *Discodoris fragilis* (ALDER & HANCOCK, 1864; EDMUNDS, 1971), *Centrodoris inframaculata*, *Trippa ornata*, *Discodoris boholiensis* y otros (RISBEC, 1928), *Peltodoris atromaculata* (HAEFELFINGER, 1961, Ros, 1973), *Discodoris concinna* (GOHAR & SOLIMAN, 1967), etc.

Tanto las papilas de los Eolidiáceos y otros opistobranquios del nivel V de MORTON (1963) como el manto de los Doridaáceos contienen nematocistos (en los Eolidiáceos) y/o glándulas defensivas, de manera que es la parte más desagradable del animal la que se sacrifica, y el proceso va acompañada de la descarga de los nematocistos o de tales glándulas; éste es pues un buen ejemplo de la reunión de distintos mecanismos defensivos en una estrategia única (véase además 20 y 24).

5. CRIPSIS: HOMOCROMÍA (PIGMENTOS PROPIOS).

En los Opistobranquios, y en los nudibranchios en particular, se da una alta especificidad depredador-presa (véase Ros, 1974, 1978), y se comprende que desde los inicios de esta estrecha asociación hayan existido presiones selectivas tendentes a unificar la coloración del depredador y de la presa,

cuando no su parecido general (véase 6). Aunque no se conoce todavía el alimento de muchas especies de opistobranquios, existe más información acerca de su sustrato habitual (véanse por ejemplo las recopilaciones de la literatura en THOMPSON, 1964, y Ros, 1973, 1975). En los grupos que se alimentan de algas o de invertebrados sésiles (cnidarios, esponjas, briozoos, ascidias, etc.), y teniendo en cuenta el carácter sedentario y trófico (ramoneador o suctor) de la mayoría de especies (sobre todo entre los nudibranquios), el sustrato puede considerarse *a priori* como el alimento probable.

En muchos casos la cripsis se consigue por homocromía alimentaria (véase 26), pero en algunas especies los pigmentos que hacen que el opistobranquio se parezca a su presa son propios e independientes de las ingestas. Tal es el caso de *Archidoris tuberculata*, cuya coloración lo enmascara perfectamente cuando se halla sobre la esponja *Halichondria panicea*, su alimento habitual; más interesante todavía es el hecho de que la subespecie roja de este doridáceo, *A. t. flammea*, se alimenta exclusivamente de la esponja roja *Hymeniacidon sanguinea*, y rechaza cualquier otra, incluso *H. panicea* (en aguas atlánticas; THOMPSON, 1964). Éste es quizás un camino que explica la especiación en este grupo de animales (Ros, 1974). Ejemplos parecidos se han citado varias veces en la literatura, como son los de *Rostanga pulchra-Ophlitaspongia pennata*, ambos rojos, y *Archidoris montereyensis-Halichondria panicea*, ambos pardoamarillentos y moteados (COOK, 1962), aunque abundan más las referencias a homocromía alimentaria (véase 26). Muchos casos, sin embargo, no están confirmados (alimento habitual y pigmentos de *Dendrodoris limbata*, *D. grandiflora*, *Platydoris argo*, *Aldisa banyulensis*, por ejemplo; Ros, 1973, 1978).

En otros casos, la homocromía se consigue a la vez por los pigmentos propios y por los procedentes de las ingestas: las manchas blancas del manto de *Bosellia mimetica*, por ejemplo, proceden de pigmentos propios, mientras que la coloración verde del animal se debe a los pigmentos de la ingesta; sobre *Halimeda tuna*, *Bosellia* es perfectamente homócroma (y homotípica en reposo; véase 6), y las manchas blancas tienden a aumentar

la similitud al imitar las manchas de este color que *Halimeda* presenta en sus frondes (serpúlidos, hidrarios, briozoos y algas incrustantes). Esta doble utilización de pigmentos propios y ajenos para obtener un modelo de color similar al del sustrato es general en los Sacoglosos, y siendo todos ellos fitófagos suelen parecerse tanto por el color general (ingesta) como por los detalles de coloración (pigmentos propios) a las algas de que se alimentan.

Serigea (= *Aegires*) *sublaevis* vive a expensas de la esponja *Clathrina coriacea* (en Canarias; ALTIMIRA & Ros, 1977). El pigmento de la ingesta (amarillo) enmascara a este doridáceo entre su sustrato habitual, pero esta especie de *Clathrina* es tubulosa, con filamentos anastomosados, y el juego de sombras que presenta su morfología sería difícil de imitar por *Serigea* (que no presenta excrecias paleales) si no poseyera en el dorso unas manchas ocráceas, de distribución un tanto irregular (ODHNER, 1932), producidas por pigmentos propios (Fig. 1 B). El parecido viene resaltado por la rigidez del cuerpo del doridáceo (notable en un grupo que suele presentar una elevada metabolía) y por sus desplazamientos lentísimos (véase 21).

Otros ejemplos de coloración críptica debida a pigmentos propios deberían incluir a *Catriona aurantia*, eolidiáceo rojo que se alimenta de hidroideos, en especial de *Tubularia indivisa*, también rojo, al que prefiere a otros hidroideos (BRAAMS & GEELLEN, 1953; SWENNEN, 1961; MILLER, 1961; EDMUNDS, 1966a), y a otros eolidiáceos, pero en este grupo parecen más comunes las coloraciones procedentes de pigmentos ajenos y las aposemáticas (véase 10). El hecho de que los Opistobranquios parecen encontrar su alimento por métodos químicos y no por métodos visuales será comentado en la Discusión final.

6. CRIPSIS: HOMOTIPIA.

Si la imitación de los colores del sustrato sobre el que un animal suele encontrarse es considerada por algunos autores como un fenómeno altamente improbable, sino completamente casual, resulta lógico preguntarse si no cabría decir lo mismo, por lo menos,

de la imitación de la forma (homotipia, homomorfia). Y, sin embargo, se encuentran citados en la literatura más casos de homotipia (considerados casi siempre como ejemplos de «mimetismo», lo que es erróneo) que de homocromía no alimentaria. Además de los opisthobranquios que se parecen por su forma y textura a las actinias (eolidiáceos), a las esponjas (doridáceos), a las gorgonias y alcionarios (dendronotáceos) que

consumen, a los sargazos sobre los que viven (*Scyllaea pelagica*), se han encontrado incluso (como en casi todos los grupos de animales) nudibranquios parecidos a... hojas muertas (*Asteronotus boholiensis* se confunde con las hojas muertas que acarrea la marea baja en la zona de arrecife donde vive; RISBEC, 1953).

Dejando aparte estos parecidos extremos, los casos de semejanza con la especies que

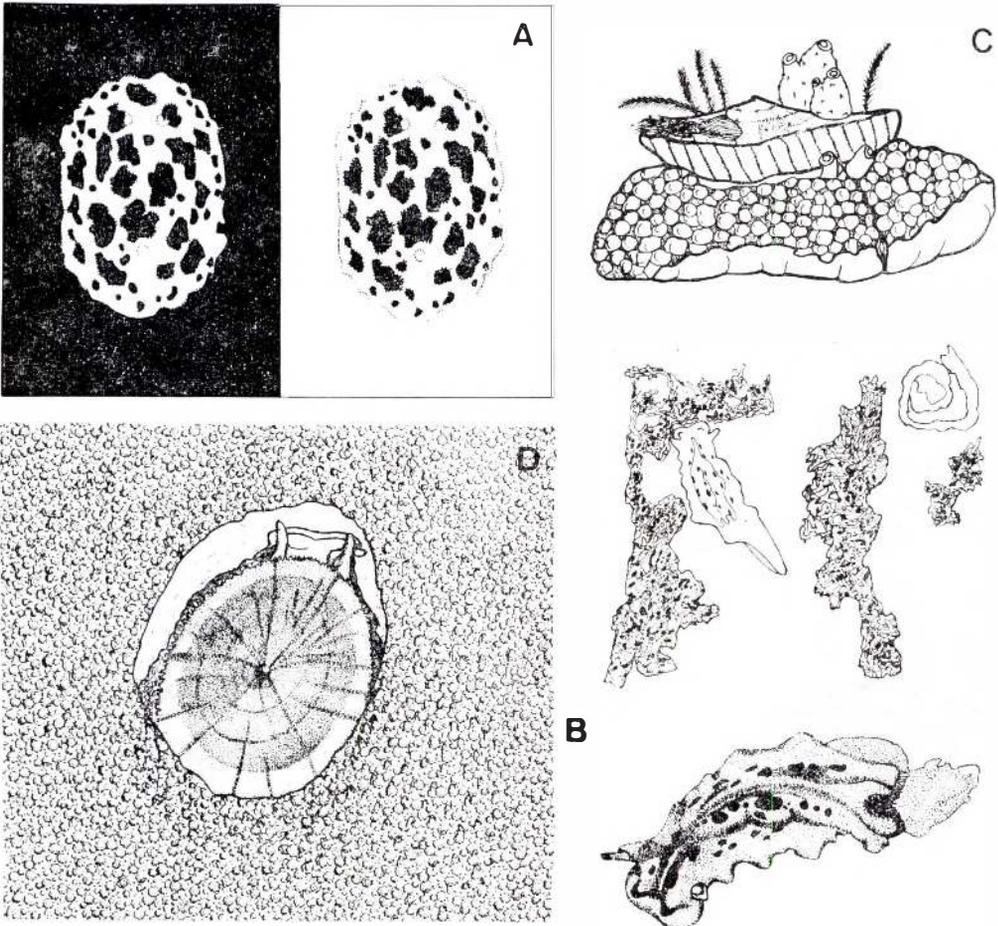


FIG. 1. — Algunos ejemplos de crípsis en los Opisthobranquios. A, coloración disruptiva en *Peltodoris atromaculata*, que se ha representado sobre un fondo oscuro y sobre uno claro (*Petrosia ficiformis*; véase explicación en el texto). B, homocromía en *Serigea sublaevis*; detalle del animal (abajo) y aspecto de éste en su hábitat, entre la esponja *Clathrina coriacea*. C, *Umbraculum mediterraneum* con epibiontes sobre la concha. D, anacoresis trófica en *Tylodina perversa*, que además es homócroma con la esponja en la que excava, *Verongia aerophoba*. Todos los dibujos realizados a partir de transparencias del autor. — Some examples of crypsis in Opisthobranchs. A, disruptive coloration in *Peltodoris atromaculata*, shown on a dark and on a light substrate (*Petrosia ficiformis*; for explanation see text). B, homochromy in *Serigea sublaevis*; particular of the animal (below) and aspect of the same in its habitat, among the sponge *Clathrina coriacea*. C, *Umbraculum mediterraneum* with epibionts on the shell. D, trophic anachoresis in *Tylodina perversa*, which in addition is homochromous with the sponge it burrows, *Verongia aerophoba*. All the drawings from transparencies of the author.

sirven de alimento son comunes y no ofrecen duda alguna; en la mayor parte de los casos el color del opistobranquio procede de una homocromía alimentaria (véase 26) o estructural (5), y se comprende que entonces cualquier pequeño parecido morfológico resulte eficaz. Las semejanzas más fácilmente conseguidas son las de eolidiáceo-actinia (no en vano se presenta ya una cierta similitud morfológica entre los tentáculos de las actinias y las papilas dorsales de estos nudibranquios) y las de doridáceo-esponja (tubérculos y espículas contribuyen a ello, así como la forma típicamente aplanada de los bordes del manto de la mayor parte de doridáceos sedentarios y crípticos; véase también 9).

Las actitudes crípticas que acompañan a la homotipia se comentan en otro lugar (véase 21), pero puede decirse ya aquí que los nudibranquios homotípicos las ponen en evidencia sobre todo cuando se les molesta (en las especies activas), o bien las adoptan de manera habitual (especies sedentarias). En el primer caso y en nuestras costas, así ocurre en *Spurilla neapolitana*, que adopta un parecido notable con la actinia *Aiptasia mutabilis*, de que se alimenta, y en otras especies depredadoras de actiniarios (*Aeolidia papillosa* y *Sagartia troglodytes*, GIARD, 1888; *Precuthona peachii* e *Hydractinia echinata*, BEAUMONT, 1900; etc.). En el segundo caso se hallan los doridáceos crípticos, que retraen rínforos y branquias al tiempo que se inmovilizan (véase 21). *Bosellia mimetica*, un sacogloso, copia perfectamente la forma de los frondes del alga *Halimeda tuna* cuando se halla en reposo sobre los mismos (PORTMANN, 1958a, 1958b). *Duvaucelia odhneri* es también homomórfica con *Eunicella verrucosa* (TARDY, 1963, y observaciones personales), de la que se alimenta, y quizá lo mismo ocurre con otros tritonídeos, pues la morfología general de los animales es muy similar a la de la especie presa (caso de *Tritonia* y *Alcyonium*: las ramificaciones del manto del nudibranquio imitan perfectamente los pólipos abiertos del alcionario, y la coloración debe contribuir a la cripsis). ELIOT (1910) cita otro ejemplo que es generalizable a varias especies de opistobranquios de tejidos transparentes: sólo las vísceras coloreadas imitan entonces la forma (y el

color) del sustrato (caso de *Hermaea bifida* sobre *Griffithsia*). Los ejemplos podrían multiplicarse en los Dendronotáceos y en los Eolidiáceos; en este último grupo, sin embargo, otros mecanismos de protección favorecen la presencia de libreas aposemáticas (véase 10).

7. CRIPSIS: COLORACIÓN DISRUPTIVA.

La coloración disruptiva, mediante la que se «rompe» la silueta del animal y éste se confunde con el medio en que vive, no había sido citada previamente para los nudibranquios. Me ha parecido, sin embargo, que por lo menos una de las especies de nuestras costas utiliza este sistema de enmascaramiento (Ros, 1973). Se trata de *Peltodoris atromaculata*, doridáceo sedentario que pasa gran parte de su vida instalado sobre la esponja *Petrosia ficiformis*, que parece ser su alimento exclusivo (véanse referencias en Ros, 1975). El modelo de coloración de este molusco consiste en manchas redondeadas oscuras, generalmente pardorrojizas a pardonegruzcas, dispuestas irregularmente sobre el color blanco puro del manto. El tamaño de las distintas manchas es variable en un mismo animal, y el tamaño y la forma de la misma mancha se modifica a lo largo de la vida del individuo (HAEFELFINGER, 1961), pero la intensidad del color es la misma en todas las manchas en un momento dado, pudiendo variar de un animal a otro.

El color de las manchas suele coincidir completamente con el de la esponja (sobre todo a partir de una decena de metros de profundidad, cuando el rojizo de la esponja y el pardo del doridáceo se confunden), hasta el punto de que algunos autores habían aventurado una identidad de pigmentos (homocromía alimentaria; FOGDEN & FOGDEN, 1974), lo que se ha demostrado erróneo, pues el color de la esponja es el que le confieren ciertas algas simbiotas: zooxantelas. El resultado es que, cuando el animal se halla inmóvil sobre la esponja, ramoneando lentamente, el aspecto que se ofrece al depredador potencial es el de una esponja oscura con manchas irregulares blancas (fig. 1A, izquierda; véase también lámina III en RIEDL, 1966, por ejemplo). En ocasiones, sin embargo, *P. ficiformis* se halla instalada en cuevas o desplo-

mes oscuros, y carece entonces del color típico de las algas, que no pueden vivir en la oscuridad; el porte de la esponja varía asimismo. El efecto disruptivo se mantiene todavía, pues el aspecto del conjunto esponja-doridáceo es el de una esponja blanca con manchas pardas distribuidas irregularmente por su superficie (el número de *Peltodoris* sobre una misma esponja puede ser superior a uno —véase 22—, y ello sin duda acrecienta el efecto críptico; fig. 1A, derecha; véase también fig. en pág. 63 en THÉODOR, 1964). Naturalmente, la inmovilidad y el carácter sedentario (véase Ros, 1973, 1978 y 21), junto a la anacoresis trófica (véase 19), en especial de los jóvenes, coadyuvan a aumentar el efecto críptico.

Algunos otros doridáceos presentan dibujos «típicamente» disruptivos (*Trapania maculata*, *T. lineata*, *Thecacera pennigera*, *Glossodoris luteorosea*, por ejemplo), pero no he podido comprobar que se utilicen como tales, y lo mismo podría decirse de representantes de algunos otros grupos (*Duvaucelia striata*, etcétera). Éste es un campo totalmente abierto a la investigación y para el que, como en muchos otros aspectos, se necesita conocer perfectamente el entorno ecológico del animal estudiado; *Peltodoris atromaculata* es una especie abundantísima en ciertos fondos coralígenos (Ros, 1975), pero las otras que se han citado resultan más bien raras, y se desconoce para la mayoría de ellas su especie alimento o su sustrato habitual.

8. CRIPSIS: CONTRASOMBREADO.

Muchos animales crípticos están contrasombreados, y ello es particularmente evidente en los pelágicos, en especial en los peces (COTT, 1940; EDMUNDS, 1974); este sombreado obliterativo suele estar invertido en los animales que normalmente se desplazan o descansan en posición también invertida (en particular animales del neuston). Éste es el caso de los eolidiáceos *Glaucus* y *Glaucilla*, depredadores de sifonóforos (*Physalia*) y de condróforos (*Veella* y *Porpita*) (BIERI, 1966; THOMPSON & MCFARLANE, 1967; THOMPSON & BENNETT, 1969, 1970), que presentan el dorso claro y el vientre oscuro (azul, homócromo con el color de la presa). *Fiona*, otro eolidiáceo pelágico que

se alimenta de los mismos condróforos y de *Lepas*, presenta la coloración típica de las especies bentónicas (dorso y papilas coloreadas según la ingesta, pie blanquecino), como corresponde a su posición de natación normal, no invertida (BAYER, 1963; BIERI, 1966; Ros, 1975).

Aunque existen otras especies de opistobranquios que ocasionalmente nadan (THOMPSON & SLINN, 1959; MARTIN, 1966; HAEFELFINGER & KRESS, 1967; FARMER, 1970, etc.), la natación en este grupo es una adaptación secundaria no muy bien lograda: los movimientos son bruscos e, incluso en *Aplysia*, el cuerpo oscila de manera bastante irregular al desplazarse; no tiene pues sentido el contrasombreado en un animal que cambia continuamente de posición en el espacio (*Notarchus punctatus* y *Gasteropteron meckeli*, por ejemplo), o que utiliza apéndices coloreados para la misma (eolidiáceos que nadan mediante ondulaciones del cuerpo y batimiento de los apéndices dorsales). En ningún caso, pues, la presión de selección para la adopción de un sombreado obliterativo ha sido tan acusada como en los Gláucidos, que resultan así el ejemplo típico.

Es notable, sin embargo, la adopción en la mayoría de especies pelágicas o nadadoras de modelos de color en los que intervienen bandas, manchas, etc., irisadas, que recuerda así la coloración del dorso (ventral) de los Gláucidos y de algunos gimnosomas y tecosomas, y de animales (sobre todo invertebrados) pelágicos en general. De alguna manera, pues, los motivos irisados suplirían el efecto críptico del contrasombreado. Estos dos últimos grupos de opistobranquios, pelágicos y nadadores por excelencia, no suelen ser coloreados (son translúcidos en su mayoría, como los eolidiáceos pelágicos y parásitos de la familia Filiroides) y, en todo caso, no presentan contrasombreado, innecesario en animales que basan su carácter críptico en la falta de color.

9. CRIPSIS: ELIMINACIÓN DE LA SOMBRA LATERAL Y DE LA SILUETA.

Para los depredadores que cazan visualmente, la sombra que proyecta sobre el sustrato el cuerpo de una presa puede ser la clave para la identificación de la misma, de

manera que muchos animales crípticos tienden a eliminar esta sombra delatora mediante la posesión de un cuerpo aplanado. Los ejemplos más conocidos (EDMUNDS, 1974) corresponden a animales terrestres, y aquí sólo se ha incluido como posibilidad, aunque de entrada las características de iluminación en el mar no propicien respuestas evolutivas de este tipo. En efecto, la luz que llega a una cierta profundidad es sobre todo luz difusa, y sólo en los primeros pocos metros la luz directa produce sombras en el ambiente marino, de manera que no parece adecuada una defensa «pensada» para ambientes con fuerte luz incidente.

Sin embargo, existe la posibilidad (que aquí sólo se apunta hipotéticamente, como indica el interrogante de la tabla 1) de que, en un mismo taxon, los animales de aguas someras o del nivel mareal presenten, en general, el cuerpo más aplanado que los animales del mismo grupo que habitan a profundidades mayores (y ello haciendo abstracción de otros factores que podrían desempeñar su papel si se diera este caso). Se me ocurre que esto *podría* pasar en los Doridáceos, algunos de cuyos representantes son de cuerpo típicamente aplanado (Dorídidos, Arquidorídidos, Discodorídidos, etc., por ejemplo), mientras que otros presentan una sección del mismo claramente rectangular (Glosodorídidos, por ejemplo). Dentro de estos últimos, algunas de las especies litorales, como *Glossodoris tricolor* y *G. gracilis*, tienen el cuerpo más «aplastado» que las especies de profundidad, como *G. valencienesi* y *G. fontandraui*, aunque ello no se cumple para las demás especies mediterráneas del grupo. No se ha intentado hacer una estima de la proporción de especies de aguas someras y de aguas profundas, que podría constituir una primera etapa para la clarificación del mecanismo defensivo que nos ocupa, pero se apunta aquí como una posibilidad.

Otro método de camuflaje o enmascaramiento consiste en disimular de algún modo la silueta característica de una presa típica, sobre todo mediante la presencia de proyecciones, apéndices, excrecencias, etc., que crecen precisamente en los bordes de esta silueta, independientemente de apéndices más extendidos de los que ya se ha comen-

tado su papel defensivo al hablar de la homotipia (véase 6). Existen varios ejemplos de apéndices de este tipo en el borde del manto de los Doridáceos, por ejemplo, en los que de este modo se destruye la típica silueta elíptica del cuerpo.

10. APOSEMATISMO.

Los animales bien defendidos por sus propias armas o por un sabor desagradable, evolucionan en el sentido de hacerse aparentes, con coloridos vistosos y movimientos ostentosos y menos rápidos. Sus depredadores potenciales, a través de un aprendizaje previo o de manera innata, los dejan en paz, y su aspecto llamativo y característico hace que estos ensayos de captura causen menos víctimas que si tuvieran que atacarlos repetidamente (MARGALEF, 1974). La coloración advertidora, semática o aposemática es un mecanismo defensivo adecuadísimo para estos gasterópodos, de los que estamos señalando que se hallan bien defendidos, que son lentos por naturaleza (véase además 21), y a los que la falta de concha ha permitido la evolución de una amplia gama de coloraciones y modelos de color; el aposematismo es además eficaz en su caso, pues hay muy pocos depredadores confirmados de opistobranquios (véase Discusión).

Las coloraciones advertidoras fueran ya reconocidas en los Opistobranquios a principios de siglo (CROSSLAND, 1911; CROZIER, 1916), aunque autores anteriores ya habían señalado la relación entre coloración vistosa y sistemas de defensa eficaces en estos animales (HERDMAN, 1890 CUÉNOT, 1892; COOKE, 1895; HECHT, 1895, etc.). Sin embargo, y a pesar del enorme interés que tiene la presencia de tales coloraciones en estos moluscos, ningún autor reciente parece haber insistido adecuadamente sobre este aspecto (con excepción quizá de EDMUNDS: 1966a, 1974), cuando no ha sido rechazado explícitamente (THOMPSON, 1960c), siendo así que las coloraciones aposemáticas están en la base de mecanismos defensivos más complejos, como los mimetismos (véase 11).

Muchos nudibranquios y algunos tectibranquios presentan coloraciones advertidoras, y ello está en principio en relación directa con la eficacia de los mecanismos de

defensa que poseen estos animales, principalmente defensas químicas y cnidocistos (véase); conviene señalar de entrada, sin embargo, que para la mayoría de especies el carácter defensivo que justifica la adopción de una librea aposemática se desconoce por completo, de modo que el aposematismo es una posibilidad no probada en la mayor parte de los casos (EDMUNDS, 1966a; ROS, 1973, 1974; véase también 12, 13, 14 y 25).

En algunas especies, la coloración aposemática se restringe a una parte del cuerpo, presumiblemente la que se halla implicada en la defensa (bordes del manto en *Doridium carnosum* y *Thuridilla hopei*, por ejemplo; papilas dorsales en los Eolidiáceos y *Fimbria fimbria*, apéndices dorsales de algunos doridáceos), pero con más frecuencia afecta a toda la parte visible del cuerpo (doridáceos, principalmente), y ello ha dado pie a creer en la existencia de un «mal sabor generalizado» (véase 15). Los ejemplos que podrían citarse para nuestras aguas comprenden muchos doridáceos y eolidiáceos (prácticamente todos los no crípticos, aunque una misma coloración pudiera actuar como críptica o aposemática según los casos, véase más abajo), algunos dendronotáceos y especies aisladas de los demás grupos (*Aplysia dactylomela*, armináceos, pleurobrancáceos). Naturalmente, no todos los colores vivos de los nudibranquios son colores de enmascaramiento sobre sustratos de color igualmente vivo (véase 5, 6, 7 y 26), pero no se descarta una ulterior posibilidad, y es que un mismo color o modelo de color pueda servir indistintamente a dos fines, es decir: crípsis (por ejemplo: doridáceo rojo sobre esponja roja) y aposematismo (por ejemplo: doridáceo rojo fuera de su sustrato habitual). Quizás ello paliaría, en parte o totalmente, la anomalía, señalada por THOMPSON (1960c), con respecto a que no es en absoluto clara la división entre especies de colores brillantes y desagradables y especies de colores crípticos y comestibles.

11. MIMETISMO.

La existencia de mimetismo en los Opisthobranquios no había sido mencionada hasta hace relativamente poco tiempo (ROS, 1973,

1974) (las repetidas referencias a «mimetismos» en la literatura especializada se integran dentro del fenómeno aquí llamado homotipia; véase 6), y, sin embargo, parece tratarse de una consecuencia lógica en animales que ostentan coloraciones advertidoras, pues la selección natural tiende al ahorro de las variaciones de los modelos de color y por tanto a la uniformización de las libreas aposemáticas. Si una coloración advertidora es particularmente eficaz, se comprende que exista cierta presión de selección que conduzca a la adopción común, por parte de varias especies emparentadas, o de morfos o subespecies de la misma especie, de la misma muestra de color o de la misma coloración. Se forman así los llamados círculos aposemáticos o sinaposemáticos, constituidos por especies, vecinas o no, que comparten un mismo motivo de color o de dibujo (*pattern*). A menudo se habla también de círculos miméticos, haciendo referencia al mimetismo de Müller (distintas especies bien defendidas que comparten un mismo motivo semático) o, más raramente, al de Bates (conjunto de especies formado por las defendidas, con coloración semática, y las indefensas, que las imitan para su provecho) (véase WICKLER, 1968, y EDMUNDS, 1974).

En los glosodorídidos de nuestras costas he creído adivinar la existencia de círculos aposemáticos; en teoría estas agrupaciones deberían darse en otros grupos de nudibranquios (véase 10), aunque ningún caso concreto se halla citado en la literatura consultada, ni tampoco ninguna referencia indirecta a la posibilidad de la existencia de círculos miméticos en estos animales. El carácter repulsivo o desagradable de algunas especies de *Glossodoris* del Mediterráneo no está confirmado (véase 13, 14 y 15), pero parece lógico suponer que tales círculos corresponden a un mimetismo de Müller: el mimetismo dentro de un mismo taxon es considerado generalmente mülleriano, mientras que el mimetismo entre taxones distintos (que con frecuencia también lo es) puede asimismo ser batesiano (BROWER & BROWER, 1972). Nótese además que, por pertenecer casi todos los animales implicados al mismo género, es probable que compartan el mismo carácter defensivo.

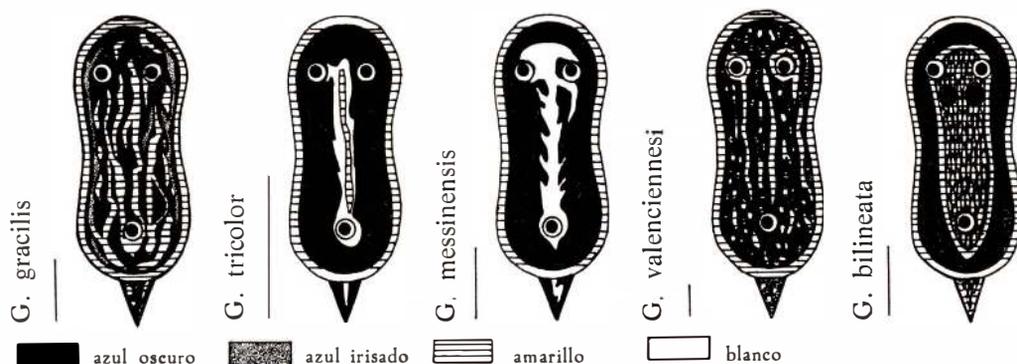


FIG. 2. — Posible círculo aposemático entre las especies mediterráneas “azules” del género *Glossodoris* (grupo I). Los anillos de las figuras corresponden a rinóforos y branquias, que no se han dibujado. El trazo representa 1 cm. Véase explicación en el texto. Modificado de Ros (1974). — Possible aposematic circle among the “blue” mediterranean species of *Glossodoris* (group I). Rings in figures correspond to rhinophores and branchiae, not shown. The scale line represents 1 cm. For explanation see text. From Ros (1974), with modifications.

En las figs. 2 y 3, que difieren ligeramente de las representadas en trabajos anteriores (Ros, 1973, 1974), he agrupado las especies de *Glossodoris* de nuestras costas que parecen compartir un mismo motivo aposemático (véase también fig. 16-14 en MARGALEF, 1974, y láminas I y II en Ros, 1975). El resultado prueba a mi entender la existencia de distintos grupos muy claros, que pueden constituir círculos miméticos, en especial uno de ellos (I). Como se advierte de la observación del cuadro 2 en Ros (1974), las distintas especies de un mismo grupo se han reunido en sentido horizontal, y algunos grupos (IV y V) se amplían con la inclusión de otras especies de doridaáceos, afines (*Cadlina laevis*) o no a los Glosodorídidos, que se asemejan por el modelo de color. El grupo V (fig. 3), en el que se han representado solamente algunas de las especies que se parecen cromáticamente a *Glossodoris elegantula*, puede ampliarse hasta el punto de incluir eolidiáceos de cuerpo blanco y papilas coloreadas (hacia los que converge evidentemente *Diaphorodoris papillata*), con lo que intervendrían entonces diversas especies de protección probada (nematocistos). Sea como sea, y ciñéndome estrictamente a las especies representadas en ROS (1974), los cinco grupos pueden caracterizarse como sigue:

I) Coloración de fondo azul, con borde del manto blanco, amarillo o amarillo anaranjado, y estrías longitudinales

más o menos enteras de los mismos colores generales básicos. Las especies que cumplen estos requisitos en nuestras costas son adultos y juveniles de: *Glossodoris gracilis*, *G. tricolor*, *G. messinensis* y *G. valenciennesi* (únicamente el juvenil y la forma «azul», principalmente atlántica); a ellas se ha añadido *G. bilineata*, especie que comparte con alguna de las anteriores su hábitat en aguas atlánticas del NW africano (PRUVOT-FOL, 1953; BOUCHET, 1975) (Fig.2).

II) Coloración de fondo roja con manchas y puntos contrastantes, principalmente amarillos, y

III) Coloración de fondo rosada con manchas, puntos o líneas rotas amarillas. En nuestras costas forman estos dos grupos, que se han reunido por el parecido general de la muestra de color: *G. luteorosea* (con tres variantes en el adulto, una de las cuales es netamente azulada, y dos variantes en el juvenil) y *G. krohni*, a las que se añade *G. luteopunctata*, de las costas del NW africano (GANTÉS, 1962), y *G. punctilucens* (forma «típica», con coloración general del manto gris con puntos amarillos), de aguas canarias (ODHNER, 1932; ALTIMIRA & Ros, 1977).

IV) Coloración de fondo blanca, o azul o

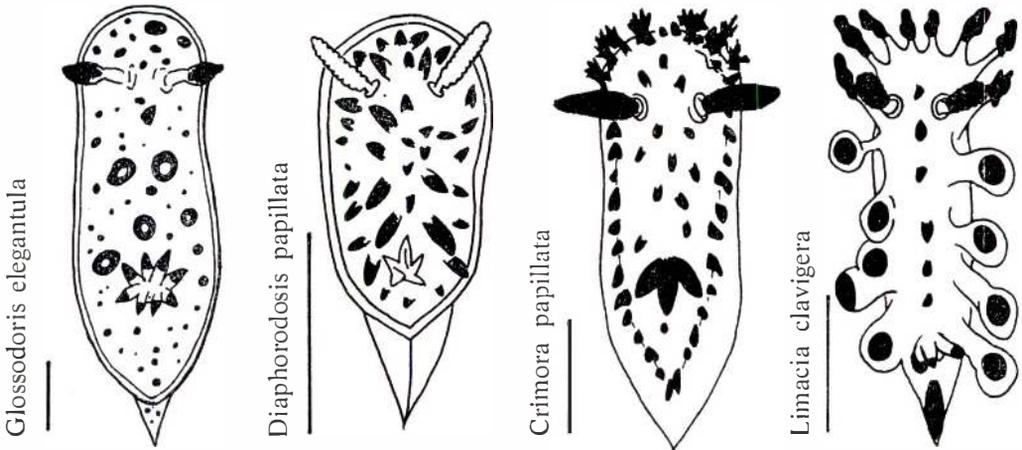


FIG. 3. — Algunas especies de doridáceos "moteadas" de rojo y anaranjado; este modelo de coloración puede explicarse como una imitación de un eolidiáceo típico (como *Calmella cavolinii*, a la derecha), e implica quizá la existencia de uno o varios círculos aposemáticos (grupo V) con algunas de las especies representadas u otras de modelo de color parecido. El color negro del esquema corresponde a rojo (*Glossodoris*, *Diaphorodoris*, *Calmella*), rojo anaranjado (*Crimora*, *Limacia*, *Polycera*, *Ancula*) y anaranjado (*Trapania*) en el animal vivo. Esquemas procedentes de transparencias del autor y de ilustraciones en la literatura; modificación de Ros (1974). El trazo representa 5 mm.

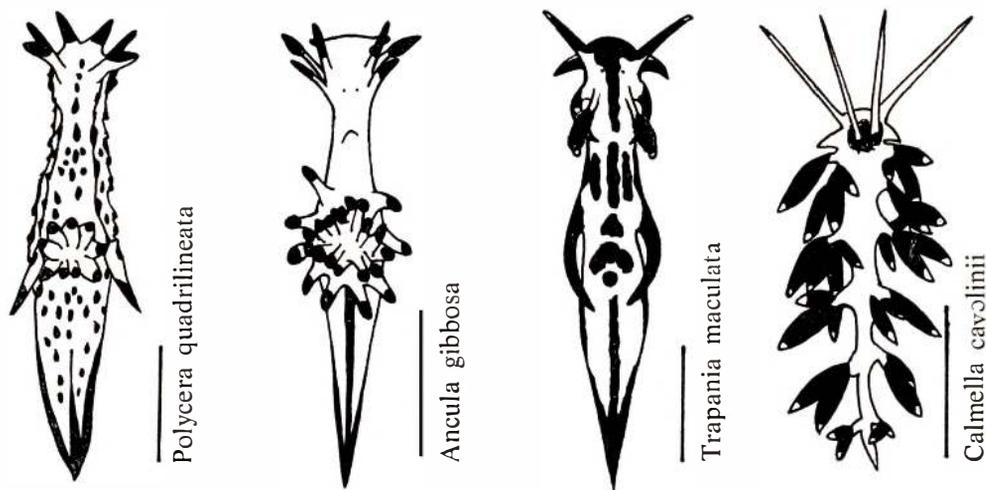
rosa muy pálidos, normalmente con manchas y líneas amarillas, más o menos rotas, que se restringen en algunos casos al borde del manto. En nuestras costas forman esta agrupación: *G. valenciennesi* (forma «amarilla» adulta, principalmente mediterránea), *G. fontandraui*, *G. purpurea* y, por la gran similitud cromática, *Cadlina laevis* y *Diaphorodoris luteocincta* var. *alba*. A estas dos especies podrían añadirse seguramente otros doridáceos, pero no he podido comprobar personalmente el parecido de la coloración general.

- V) Coloración de fondo blanca con manchas o papilas contrastantes rojas; a veces borde del manto amarillo. En el Mediterráneo una sola especie, que no hemos encontrado en nuestros muestreos (*G. elegantula*), y varias especies de otras familias de doridáceos, de las que aparentemente, y como se indicaba antes, *Diaphorodoris papillata* podría representar el puente de unión con determinadas especies de eolidiáceos, a los que este tipo de coloración parece imitar (en el cuadro se ha dibujado una sola de ellas, para comparar). Se han incluido asimismo *Limacia clavigera*, *Polycera quadrili-*

neata, *Ancula gibbosa*, *Crimora papillata* y *Trapania maculata*, pero seguramente la participación de otros doridáceos «moteados» o con papilas coloreadas puede hacerse más extensa (véase al respecto, entre otros, BARLETTA (1974a, 1974b) sobre *Phyllidia pulitzeri*, y ELIOT (1910), a propósito del parecido de *L. clavigera* con *Eubranchus farrani*) (Fig. 3).

Los esquemas de las especies representadas en las figs. 2 y 3 y en el cuadro 2 en Ros (1974) proceden de observaciones del natural, de fotografías de animales vivos y, en unos pocos casos, se basan en dibujos de autores fidedignos (PRUVOT-FOL, 1951a, 1953a; EDMUNDS, 1968c) o en fotografías (RIEDL, 1963; SORDI, 1970). Las reproducciones se han hecho procurando respetar al máximo los colores y/o el modelo de coloración naturales. En algunos casos se han reproducido las muestras de color correspondientes al juvenil y al adulto, y cuando para una misma especie se representa más de un adulto se trata de diferencias intraespecíficas extremas que caen dentro de la variabilidad propia de cada especie.

Naturalmente, estos círculos aposemáticos dejan de serlo si las especies que los forman no coexisten en, por lo menos, un biótomo



Some species of doridacea "speckled" in red and orange; this colour pattern can be explained as an imitation of a typical aeolidacean (like the one at far right), and perhaps implies the existence of one or more aposematic circles (group V) with some of the shown species or others of similar colour pattern. Black in the diagram corresponds to red (Glossodoris, Diaphorodoris, Calmella), orange red (Crimora, Limacia, Polycera, Ancula) and orange (Trapania) in the living animal. Diagrams from transparencies of the author and illustrations in the literature; modified from Ros (1974). The scale line represents 5 mm.

determinado. En nuestras costas son frecuentes las agrupaciones de *G. tricolor*, *G. messinensis* y *G. gracilis* (Mediterráneo), *G. valenciennesi* y *G. fontandraui* (Mediterráneo), *G. valenciennesi*, *G. tricolor* y *G. gracilis* (Cantábrico), *G. luteorosea* y *G. krohni* (Cantábrico), *G. valenciennesi* y *G. punctilucens* (Canarias) (Ros, 1973, 1974, 1975; ALTIMIRA & ROS, 1977, y otros autores), y *G. luteopunctata* y *G. krohni* (Atlántico marroquí; GANTÉS, 1962b). Precisamente para resaltar el parecido de algunos de los pares de especies que se comentan se ha hecho referencia a las ilustraciones en Ros (1974, 1975) y MARGALEF (1974). A lo largo del estudio de las distintas poblaciones de glosodorídidos de los fondos litorales del Mediterráneo, todas las especies representadas han sido encontradas compartiendo su hábitat, por lo menos, con otra de las especies, congéneres o no, que se incluyen en el mismo grupo cromático.

Estas agrupaciones serían más numerosas si se ampliaran para la fauna de mares cálidos; existe ciertamente un número muy elevado de glosodorídidos (= Cromodorídidos) «azules», por ejemplo, y otro tanto cabe decir de especies «amarillas», «moteadas», etcétera, en aguas del mar Rojo, del Caribe, del Atlántico, Pacífico e Índico tropicales. Por ello sorprende un poco que a ningún

investigador de la malacofauna de estas regiones se le haya ocurrido la posibilidad de la existencia de círculos aposemáticos que, lógicamente, han de estar mejor representados y seguramente son más amplios en los mares tropicales. Desde estas páginas me atrevo por tanto a animar a los estudiosos de los opistobranquios de estas regiones para que intenten establecer agrupaciones similares a las que aquí se indican, que, a no dudarlo, deben existir.

Los motivos que se repiten en las distintas especies de un círculo aposemático son tan parecidos que distintos investigadores han resultado tan engañados como los depredadores a quienes se supone van dirigidas las semejanzas de coloración; en este aspecto los nudibranchios no son una excepción. Durante mucho tiempo se han confundido los juveniles de *G. gracilis* con los adultos de *G. tricolor* y *G. messinensis*, y estas dos últimas especies entre sí (HAEFELFINGER, 1969a, 1969b). *G. elegantula* ha sido considerada hasta muy recientemente como simple sinonimia de *Diaphorodoris papillata*, hasta que SORDI (1970) probó su identidad. Los errores cometidos en este aspecto son sólo comparables a los que provienen de la descripción de pretendidas nuevas especies que, de hecho, no son sino formas distintas de una misma especie (¿po-

limorfa?) o bien los juveniles (o los adultos, como en el caso de *G. valenciennesi*); en otro lugar he discutido el caso de *G. fontandraui* (Ros, 1975).

En la Discusión al final del artículo se comentan e intentan solventarse algunas de las objeciones que se hacen a la existencia de círculos miméticos y de coloraciones aposemáticas en general en los Opisthobranchios.

B. DEFENSAS QUÍMICAS

Se entienden como defensas químicas aquellas secreciones glandulares que de un modo u otro intervienen en la defensa frente a los depredadores; las glándulas implicadas en la producción de estas secreciones han sido estudiadas por distintos autores (véase 3).

12. SECRECIONES VENENOSAS.

Las secreciones glandulares de *Acteon* y *Haminaea* son tóxicas para ciertos animales del zooplancton (FRETTER & GRAHAM, 1962), pero no se ha probado que afecten a posibles depredadores de estos tectibranchios. Sin embargo, se han descrito (JOHANNES, 1963) secreciones tóxicas, venenosas, para una especie de nudibranchio, *Phyllidia varicosa* (la única especie de opisthobranchio que EDMUNDS (1974) reconoce como aposemática), pero parece posible la existencia de este tipo de secreciones en otros representantes de la familia Filidífidos, y el mismo autor aventura la posibilidad de que un veneno sea el arma defensiva de aquellos opisthobranchios protegidos que no poseen cnidocistos ni secreciones ácidas. SPHON & BERTSCH (1974) citan asimismo una secreción venenosa en *Oxynoe*, que puede matar en cuestión de minutos a un pequeño pez, incluso a concentraciones muy bajas.

13. SECRECIONES ÁCIDAS.

Secreciones muy ácidas, de pH 1, se han descrito para varios tectibranchios (en especial pleurobrancháceos), y quizá menos fuertes (pH 2) para algunos doridáceos (véase tabla 3), que estos animales emiten cuando son molestados. THOMPSON (1960a,

1960b, 1969) y EDMUNDS (1968) han hecho las principales aportaciones al tema (véanse otras referencias en la tabla 3) y citan trabajos previos, al tiempo que discuten la utilidad de estas secreciones en la defensa de los opisthobranchios que las emiten e identifican los distintos tipos de células secretoras y de ácidos implicados (sobre todo sulfúrico).

He podido comprobar tal secreción en *Pleurobranchaea meckeli* y *Oscanius membranaceus* (pH 1), pero no en otras especies que se citan en la tabla 3 (*Philine quadripartita*, *Anisodoris stellifera*), ni tampoco en otras especies de nuestras costas no investigadas previamente (*Glossodoris valenciennesi*, *Dendrodoris limbata*, *Peltodoris atromaculata*), que pasan pues a engrosar la lista de doridáceos no secretores de ácido que da EDMUNDS (1968) (de las especies de esta lista hemos comprobado asimismo la no secreción de *Archidoris tuberculata* y de *Glossodoris gracilis*). En todas las pruebas realizadas se utilizó el simple método de colocar al molusco, en posición invertida y en seco, sobre tiras de papel indicador universal (Acilit y Spezialindikator MERCK), e inmediatamente pellizcar el pie o el manto con unas pinzas. La secreción procede de células del manto, y en algunos animales se producía por el solo hecho de sacar al molusco del agua y colocarlo en posición invertida, sin necesidad de molestarlo.

La aplicación del papel indicador sobre el animal mientras éste se hallaba en el agua producía resultados similares, pero el pH alcanzado no era tan bajo, debido seguramente a la neutralización por el agua de mar. Ello parece indicar que la actuación de una defensa de este tipo, aunque eficaz (BATESON, 1890; THOMPSON, 1960b; EDMUNDS, 1968, 1974), debe hallarse muy restringida y en modo alguno debe ser útil como defensa «a distancia»; en la boca del depredador el efecto debe ser más importante.

14. SECRECIONES REPELENTES.

En este apartado se incluyen aquellas secreciones, en su mayor parte de naturaleza indeterminada, que ciertas especies segregan y que, de alguna manera, hacen que resulten desagradables para el depredador.

THOMPSON (1960c), que revisa parte de la literatura existente y es autor, con el citado, de otros trabajos sobre defensa en los Opisthobranchios, señala la presencia de glándulas cutáneas no mucosas, epidérmicas o subepidérmicas y de función desconocida en varias especies pertenecientes a distintos géneros de opisthobranchios; son éstos (incluyendo los que relaciona EDMUNDS, 1966a): Cefalaspídeos (*Scaphander*, *Philine*), Saco-glosos (*Hermaea*, *Placida*, *Elysia*, *Stiliger*), Aplisiáceos (*Aplysia*), Pleurobrancháceos (*Berthella*, *Oscanius*), Doridáceos (*Archidoris*, *Jorunna*, *Acanthodoris*, *Lamellidoris*, *Adalaria*, *Goniodoris*, *Polycera*, *Ancula*), Dendronotáceos (*Tritonia*, *Dendronotus*, *Doto*),

Eolidiáceos (*Eubranchus*, *Thinchesia*, *Ca-triona*).

Estas glándulas suelen hallarse localizadas en las papilas dorsales y en otras estructuras que se autotomizan con facilidad y que se presentan al depredador en caso de ataque (véase 4, 21 y 23), o bien distribuidas uniformemente por todo el tegumento dorsal; sus secreciones incluyen sobre todo materiales blancos, seguramente proteináceos, y mucopolisacáridos, y sólo son exudadas cuando el animal es molestado. La secreción de mucus, que se produce con mayor abundancia en estos casos, caería también dentro de este tipo de secreciones mal conocidas (la mayoría de estas glándulas defensivas,

TABLA 3.—Especies de opisthobranchios que secretan ácido. *Opisthobranch species which secrete acid.*

ESPECIE (+ indica su presencia en aguas ibéricas)	pH	REFERENCIA
Acteon punctocaelatus (CARPENTER)	1-2	PAINE, 1963
+ <i>Philine</i> quadripartita ASCANIUS	1	THOMPSON, 1960a, 1960b
<i>Berthellina</i> citrina (RÜPPELL & LEUCKART)	1-2,5	THOMPSON, 1969; EDMUNDS & THOMPSON, 1972; MARBACH & TSURNAMAL, 1973
+ <i>Berthella</i> plumula (MONTAGU)	1	THOMPSON, 1960a, 1960b
<i>Berthella</i> pellucida PEASE	1	THOMPSON, 1969
+ <i>Oscanius</i> (= <i>Pleurobranchus</i>) membranaceus (MONTAGU)	1	THOMPSON & SLINN, 1959; THOMPSON, 1960b; ROS, 1973
<i>Pleurobranchus</i> peroni CUVIER	1-2,5	THOMPSON, 1969; EDMUNDS & THOMPSON, 1972
<i>Pleurobranchus</i> ovalis PEASE	1	THOMPSON, 1969
<i>Pleurobranchus</i> forskali RÜPPELL & LEUCKART	1	THOMPSON, 1969; MARBACH & TSURNAMAL, 1973
<i>Pleurobranchus</i> californicus DALL	1-2	THOMPSON, 1969
<i>Pleurobranchus</i> areolatus MORCH	2	EDMUNDS, 1968
<i>Pleurobranchus</i> semperi (VAYSSIÈRE)	1-2,5	EDMUNDS & THOMPSON, 1972
<i>Pleurobranchus</i> sp.	1	MARBACH & TSURNAMAL, 1973
<i>Pleurobranchaea</i> maculata (QUOY & GAIMARD)	1	THOMPSON, 1969
+ <i>Pleurobranchaea</i> meckeli LEUE	1-2	ROS, 1973
<i>Pleurobranchaea</i> sp.	1-2	PAINE, 1963
<i>Lamellidoris</i> bilamellata (LINNÉ) [= <i>Onchidoris</i> fusca (MÜLLER)]	1	EDMUNDS, 1968
+ <i>Doris</i> verrucosa (LINNÉ) CUVIER	2	EDMUNDS, 1968
<i>Discodoris</i> palma ALLAN	1	THOMPSON, 1969, 1975
<i>Discodoris</i> heathi MACFARLAND	2	THOMPSON, 1969
<i>Discodoris</i> pusae MARCUS	2	EDMUNDS, 1968
<i>Discodoris</i> tema EDMUNDS	2	EDMUNDS, 1968
+ <i>Anisodoris</i> stellifera [(IHERING) VAYSSIÈRE]	1	EDMUNDS, 1968

incluidas las productoras de ácido —véase 13— derivan probablemente de glándulas mucosas que originalmente pudieron tener una función lubricante).

15. MAL SABOR GENERALIZADO.

Bajo este epígrafe de contenido vago se incluirían aquellas características de desagradabilidad, normalmente de origen desconocido, que hacen que muchas especies de opisthobranchios sean desechadas por los depredadores. Seguramente esta descripción resume la ignorancia de los investigadores acerca de los mecanismos químicos (o físicos) implicados en este carácter desagradable, pero son muchas las especies que no parecen poseer secreciones ácidas, tóxicas o repelentes, que carecen asimismo de espículas y de cnidocitos, y que, por una razón desconocida, son evitadas por los depredadores. En algunos casos se cree que es el mucus, segregado de manera continua (o discontinua, en situaciones de peligro) el portador del «mal sabor» (véase 14).

16. SECRECIONES DE INMUNIDAD O ANESTÉSICAS.

Los Eolidiáceos parecen ser inmunes a los nematocitos de los cnidarios de que se alimentan (véase 25), y aunque se desconoce la naturaleza de esta inmunidad se han aventurado dos posibles mecanismos que evitarían el disparo de los nematocitos, o que de alguna forma inutilizarían los que se disparasen. El primero, que explicaría el paso inocuo de los cnidos por el tubo digestivo del nudibranchio (y en parte también la no actuación de los cnidos contra un eolidiáceo que se desplaza sobre el cnidario), se relaciona con la presencia de vesículas características en el epitelio del tubo digestivo y del ectodermo de los Eolidiáceos (véase 3). El segundo, que actuaría en la fase previa a la ingestión, hace intervenir las secreciones mucosas con las que el eolidiáceo recubre la presa antes de morderla (BOUTAN, 1898; GRAHAM, 1938; ROSIN, 1970).

No está claro, sin embargo, de qué manera el epitelio vacuolizado interviene en la inocuidad de los cnidos, ni tampoco si el mucus con que se recubre la presa inmovi-

liza las cápsulas urticantes simplemente englobándolas dentro de una «barrera» a los cambios de presión osmótica, o bien si actúa como un «anestésico», evitando directamente el disparo de las cápsulas urticantes. Este parece ser el caso de *Amphiprion* y otros peces comensales de anémonas, que se impregnan del mucus de sus patrones antes de aventurarse entre sus tentáculos (EDMUNDS, 1974) (lo cual podría significar la adopción de un disfraz críptico químico, al que las anémonas no reaccionarían por tratarse de su propia secreción), pero no se ha demostrado para los Eolidiáceos.

17. SECRECIONES DE ENMASCARAMIENTO.

Corresponderían a esta descripción las secreciones purpúreas o blanquecinas que emiten las distintas especies de *Aplysia* (y otros aplisiáceos) cuando son molestadas. *A. depilans* secreta únicamente un líquido incoloro, lechoso y tóxico (?), pero *A. punctata* secreta además de éste otro purpúreo formado por bilinas vegetales de color violeta y rojo (véase 29); *A. fasciata* exuda sólo las bilinas, que no son tóxicas pero proporcionan el tipo de defensa de «cortina de humo» (RÜDIGER, 1970). Los exudados de color púrpura son comunes en prácticamente todas las especies de *Aplysia* salvo en las del subgénero *Aplysia* (*A. cedrosensis*, *A. depilans*, *A. dura*, *A. juliana*, *A. vaccaria*, *A. nigra*), en las que la secreción es blanca (blanca y negra en la última especie citada), y no proviene de la glándula de la púrpura, sino de la glándula opalina, y está acompañada de un olor penetrante (EALES, 1960).

No se ha comprobado que tales exudados se utilicen del mismo modo que la excreción de tinta en los Cefalópodos, pero en los Aplisiáceos la emisión de estas sustancias en una nube, no siempre compacta, suele ir acompañada de la huida relativamente rápida del animal, que reptar o nada (véase 20). Estas secreciones, que se interpretan como de enmascaramiento visual, quizá actúen también como desorientadores olfativos (olor penetrante), y en este caso pueden hallarse más extendidas (por ser incoloras, por ejemplo). *Archidoris tuberculata* produce una secreción no ácida cuando se le molesta (pardo blanquecino o crema;

EDMUNDS, 1968), y se han citado asimismo otras especies de opistobranquios que excretan sustancias incoloras de olor muy penetrante (*Fimbria fimbria*) o coloreadas que enturbian el agua de su entorno (*Bulla striata*) (TCHANG-SI, 1931).

Aunque no está probado, la existencia de dos tipos de secreciones en *Aplysia* parece sugerir dos sistemas de enmascaramiento, que actuarían por separado (caso de *A. fasciata* y *A. depilans*) o conjuntamente (caso de *A. punctata*). Parece claro que la presencia de los dos tipos de enmascaramiento en una única especie es más eficaz, pues desconcertaría a la vez a los depredadores que cazan mediante la vista y a los que utilizan preferentemente el olfato.

C. DEFENSAS DE COMPORTAMIENTO

El comportamiento de los animales suele tener rasgos específicos, y en el caso de las especies protegidas por algún mecanismo determinado es natural que el comportamiento contribuya a realzar o a hacer más efectiva esta protección; en algunos casos la defensa se basa en el simple comportamiento.

18. ANACORESIS.

Muchos opistobranquios viven escondidos bajo piedras, enterrados en el sedimento o en cualquier otro tipo de guarida, lo que les confiere la categoría de anacoretas según la define EDMUNDS (1974). Los que se enterran más o menos en el sedimento son sobre todo cefalaspídeos y armináceos, mientras que los que más comúnmente se encuentran bajo piedras son doridaáceos. Como en otros casos de localización preferente, en los Opistobranquios la anacoresis es casi siempre una estrategia secundaria, siendo la primaria la obtención de alimento (organismos del sedimento para los Cefalaspídeos, esponjas y briozoos para los Doridaáceos). *Rostanga rubra* y algunos otros doridaáceos que se alimentan de esponjas incrustantes se encuentran en ocasiones dentro de las valvas cerradas de individuos muertos de *Pinna sp. pl.* y de *Spondylus gaederopus*, lo cual es evidentemente una variación de la anacoresis típica y entronca con el meca-

nismo que se comentará en el apartado siguiente. Todos estos animales deben abandonar sus refugios temporales para reproducirse y buscar otras fuentes de alimento, de manera que suelen utilizar otros sistemas de defensa.

19. ANACORESIS TRÓFICA.

Una de las limitaciones de los anacoretas estrictos es que se ven obligados a abandonar su escondrijo para llevar a término actividades esenciales, entre las que destaca la búsqueda y obtención de alimento; si esta necesidad se obvia, el sistema de defensa aumenta en eficiencia. Evidentemente, el anacoreta más eficaz es aquel que excava su refugio en el interior de su propio alimento. Éste es el caso, en aguas ibéricas, de *Tyrodina perversa*, que acostumbra a vivir en el interior de cavidades someras excavadas («a mordiscos») en la matriz de la esponja *Verongia aerophoba*. Su forma de lapa hace difícil en extremo su desalojamiento, incluso para el recolector provisto de pinzas, al actuar su concha de opérculo para la galería excavada; su color, homócrono con el de la esponja, dificulta todavía más su localización. He encontrado ejemplares de todos los tamaños en distintos estados de «hundimiento» dentro de la esponja, tanto en aguas mediterráneas ibéricas (Ros, 1975) como en el litoral canario (ALTIMIRA & Ros, 1977), y en algunos casos la clave para deducir la presencia del opistobranquio escondido dentro de sus galerías es únicamente la existencia de agujeros en las paredes del cuerpo de la esponja (Fig. 1 D).

Algo similar ocurre con *Peltodoris atromaculata*, cuyos juveniles pueden encontrarse con facilidad en los ósculos o pseudoósculos de *Petrosia ficiiformis*, ligeramente hundidos con relación a la superficie de la esponja pero no tan escondidos (ni tan bien camuflados por el color) como *Tyrodina*. Los adultos no utilizan ya este método de protección, y aunque ramonean los tegumentos de la esponja y pueden dejar huellas considerables de su acción, la depresión excavada no sobrepasa los 2 mm de profundidad y no es suficiente para cubrirlos. *Platydoris argo* se guarece de manera parecida entre los encajes de *Sertella* (= *Retepora*) *cellu-*

losa, de donde en ocasiones no es posible desalojarlo sin romper el briozoo. GOHAR & ABUL-ELA (1957) describen otro caso de anacoresis trófica, la de *Phylloidesmium xeniae* (eolidiáceo), que excava su habitáculo en dos especies de alcionarios de la familia Xeníidos (*Heteroxenia fuscescens* y *Xenia umbellata*), de los que se alimenta; sólo los *cerata* sobresalen de la excavación y éstos son homóchromos y homotípicos de los pólipos y tentáculos de los alcionarios, de manera que su identificación resulta muy difícil. Este último ejemplo indica también la reunión de distintos mecanismos defensivos en una sola especie, a la vez que muestra la elevada correlación entre cripsis (en especial homocromía) y anacoresis trófica.

20. REACCIONES DE HUIDA Y/O DE EVITACIÓN.

En muchas ocasiones la respuesta frente al ataque o a la simple presencia de un depredador consiste en la huida, que puede ser inmediata o realizarse después de la utilización de cualquiera de los mecanismos siguientes: autotomía (véase 4), secreciones repelentes (14), secreciones de enmascaramiento (17), comportamiento deimático (23), entre otros. Siendo los Gasterópodos generalmente animales lentos, las reacciones de huida suelen hallarse limitadas a aquellos animales que pueden nadar (véase Ros, 1977). Este es el caso de *Aplysia* y *Notarchus* y de *Gasteropteron meckeli* entre otros opistobranquios de nuestras aguas, aunque se han descrito reacciones de huida en natación por lo menos en otras cincuenta especies de distintos órdenes (FARMER, 1970), sin tener en cuenta las completamente pelágicas.

En otros casos la huida se hace mediante violentos movimientos del cuerpo que no consiguen la natación pero que alejan al animal del depredador: respuesta de *Tritonia*, *Dendronotus* y otros frente a estrellas de mar, por ejemplo (WILLOWS, 1971; ROBILLIARD, 1972). Como ocurre en otros invertebrados, la huida más típica de los Opistobranquios es sin embargo la que proviene de un simple cambio de dirección en el

sentido de la marcha del animal cuando éste se topa con un objeto «no previsto» en su hábitat (como el dedo o las pinzas del observador), precedido casi siempre por una retracción de las partes vitales (rinóforos en todos los grupos, branquias en los Doridáceos, el cuerpo entero en los opistobranquios testáceos con concha suficientemente amplia o parte del mismo en los de concha reducida, ovillamiento del cuerpo en especies desnudas, etc.), y/o por comportamientos deimáticos (véase 23). Finalmente, el enterramiento en la arena o el fango al ser molestados puede considerarse también como una reacción de evitación.

21. EXHIBICIÓN INDIVIDUAL Y TANATOSIS.

Los animales protegidos por una coloración advertidora (y también los miméticos) deben hacerla aparente para que cumpla la función requerida; tienden a moverse lentamente y, en caso de ataque, ofrecen al depredador las partes más coloreadas (y más defendidas) del cuerpo (véase 4, 10, 12, 13, 14, 23, 25). Los animales crípticos, por su parte, basan su estrategia en la dificultad por parte del depredador en asociar una parte del entorno (que es la que imita el animal) con algo comestible; de ahí que en ellos sean asimismo ventajosos los movimientos lentos o el sedentarismo acusado, cuando no una inmovilidad notable, por lo menos durante buena parte de su actividad (véase 5, 6, 7, 8, 9, 26, 27).

Los Opistobranquios suelen ser animales lentos, y ello es especialmente cierto en los Doridáceos, algunos de los cuales han sido vistos de manera continuada en el mismo sustrato natural (esponja) durante varios días consecutivos (*Peltodoris atromaculata*: 42 días; *Glossodoris tricolor*: 7 días; Ros, 1973, 1975), sin tener en cuenta el comportamiento en acuario; sirva también lo dicho a propósito de *Tyrodina perversa* (véase 19), *Bosellia mimetica* (véase 6), y *Serigea sublaevis* (véase 5), entre otros. Otros factores (disponibilidad de alimento, por ejemplo), influyen a no dudar sobre este comportamiento, que se halla por tanto ligado no sólo a la protección y al aposematismo o a la cripsis, sino también a las peculiaridades trófi-

cas de cada especie, de manera que, por ejemplo, es incompatible con el carácter de macrófago cazador (véase Ros, 1978), aunque en otros grupos animales se han descrito «mimetismos» (homotipias) agresivos que emplean movimientos lentos o inmovilidad.

Una reacción de defensa que parece relativamente extendida es la tanatosis, mal llamada catalepsia, por la que un opistobranquio inquietado se contrae y permanece inmóvil durante bastante tiempo, a diferencia de las reacciones de evitación citadas anteriormente (20), que terminan tan pronto como el animal deja de recibir el estímulo que las causó. RISBEC (1928) parece haber sido el único autor que señala este sistema defensivo (en doridáceos: *Polycera picta*, *Aegires dolosa*, *Joubiniopsis bouraili*, *Goniodoris violacea*, *G. joubini*), del que señala su relación con la cripsis (homocromía, homotipia; véase 5 y 6). En cualquier caso, el resultado debe ser desconcertar al depredador.

22. EXHIBICIÓN DE GRUPO.

Las especies aposemáticas tienden a agruparse más que las crípticas o indiferentes, de manera que la exhibición de los colores advertidores sea así más aparente y permita a la vez un aprendizaje más rápido por parte del depredador; la agrupación de especies aposemáticas de motivos de coloración parecidos ha sido evidentemente un factor en favor de la selección de círculos miméticos.

Muchas especies de doridáceos y de eolidiáceos cumplen este requisito en nuestras aguas, y aunque pueden invocarse motivaciones de tipo trófico (grupos de eolidiáceos mono- o pluriespecíficos que ramonean entre las matas de hidroideos: *Coryphella pedata*, *Flabellina affinis*, *Hervia costai*, *Dondice banyulensis*, *Trinchesia coerulea*) o reproductor (cohortes de doridáceos: *Glossodoris gracilis*, *G. tricolor*, *G. valenciennesi*, *G. messinensis*, *Trapania maculata*, *Crimora papillata*, *Limacia clavigera*), es evidente que los grupos resultantes cumplen también un efecto advertidor. Por otra parte, la exhibición de grupo o la simpatria de especies miméticas es una condición necesaria para la efectividad defensiva de su librea.

23. COMPORTAMIENTO DEIMÁTICO.

Cuando la respuesta frente a la presencia de un depredador consiste en una postura característica por parte de la presa que parece destinada a asustar al atacante, se habla de comportamiento deimático, dimántico o de amedrentamiento, y puede tratarse de una amenaza real o de un *bluff*. En todo caso, el depredador puede abandonar el ataque o retrasarlo unos instantes, los suficientes para que la presa huya o utilice cualquiera de sus mecanismos defensivos, en especial los agresivos (véase 24).

El comportamiento deimático más aparente en los opistobranquios es el de *Hexabranchus marginatus*, que ha sido bien estudiado por EDMUNDS (1968d). Este doridáceo reposa o se mueve con el borde del manto arrollado, postura que lo hace críptico sobre las piedras o corales del fondo, pero cuando se le molesta extiende el borde del manto a cada lado del cuerpo y exhibe colores rojos y blancos que destacan de los pardos y rosados del cuerpo (esta exhibición remeda la del animal al nadar; véase VICENTE, 1963, y GOHAR & SOLIMAN, 1963 —*H. sanguineus*—). No se conoce, sin embargo, como reaccionan a esta exhibición los depredadores potenciales, ni si esta especie está defendida por secreciones disuasorias.

Ya se ha citado el comportamiento de *Spurilla neapolitana* (6; véase también HAEFELFINGER, 1969c), pero este tipo de exhibición en el que se presentan al depredador las partes defendidas del cuerpo se da prácticamente en todos los eolidiáceos, siendo particularmente llamativo en los mayores (*Dondice banyulensis*, *Hervia costai*, *Flabellina affinis*), que acompañan el despliegue defensivo de los *cerata* con bruscos movimientos de vaivén y un súbito cambio del aspecto general del cuerpo, que se contrae y se esconde bajo el haz de papilas extendidas. Una analogía que me parece adecuada, aunque debería probarse, es que el comportamiento deimático de *Hexabranchus* es similar a la exhibición de ocelos en algunas mariposas (se trataría pues de un *bluff*), mientras que el de los eolidiáceos correspondería a la exhibición de los puercoespines (amenaza justificada). Se ha especulado asi-

mismo acerca del carácter de comportamiento deimático de la «nube» de bilinas que expulsa *Aplysia* cuando es molestada, aunque aquí se considera que tiene otro significado (véase 17).

24. DEFENSA AGRESIVA.

Cuando la defensa frente a un depredador implica la utilización de un mecanismo que puede dañar a éste, se habla de defensa agresiva; estos mecanismos pueden tener una finalidad primera distinta de la agresión defensiva (agresión ofensiva, captura de alimento, etc.), o bien haber evolucionado con el fin exclusivo de actuar de elemento disuasor frente a un enemigo potencial. Este último parece ser el caso de los Opisthobranchios, que utilizan, como hemos visto, secreciones químicas (véase 12, 13, 14) y cnidocistos (25) para repeler activamente un ataque. Esta defensa agresiva puede tener lugar consecutivamente a una exhibición deimática previa, o bien funcionar directamente, sin mediar la misma.

D. CLEPTODEFENSAS

He agrupado bajo esta denominación aquellos sistemas defensivos que, de un modo u otro, los Opisthobranchios obtienen de elementos externos a su propio cuerpo y utilizan posteriormente como propios en mayor o menor medida. Se trata por lo general de otros organismos o de parte de los mismos (la anacoresis trófica se ha comentado en otro lugar; véase 19).

25. CLEPTOCNIDOS.

Los eolidiáceos que se nutren de cnidarios, y algunos dendronotáceos con el mismo régimen alimentario, acumulan los cnidos o cápsulas urticantes de sus presas en unos cnidosacos de las papilas dorsales, donde reciben el nombre de cleptocnidos (Fig. 4). Los cnidosacos se abren debido a la presión mecánica ejercida por la contracción de los músculos circulares que los rodean o por la acción de un depredador, y descargan las cápsulas urticantes, que se disparan

entonces y actúan con igual eficacia que cuando son expulsadas por los celentéreos. Se trata, pues, de elementos de defensa, disuasores y altamente eficaces, que en ocasiones pueden producir trastornos considerables en el atacante, cuando no la muerte: los cnidos de *Glaucus* y *Glaucilla*, procedentes del sifonóforo *Physalia*, pueden afectar al hombre (THOMPSON & BENNETT, 1969, 1970), quizá fatalmente (los cnidos de *Physalia* son muy efectivos; véase también THOMPSON & McFARLANE, 1967).

Aunque distintos autores han creído en épocas sucesivas que los cnidos de los eolidiáceos podrían ser producidos por el propio animal (véanse, por ejemplo, las revisiones de CUÉNOT, 1907 y GRAHAM, 1938, entre otros), WRIGHT (1858), GLASER (1903), GROSVENOR (1903) y otros autores posteriores demostraron que el origen de tales estructuras ha de buscarse en los celentéreos que consumen los nudibranchios. Cuando el eolidiáceo come, algunos cnidos de la presa pasan a la glándula digestiva de éste sin explotar, y siguen después hacia las ramas de la glándula digestiva hasta los sacos (cnidosacos) situados en el extremo de los *cerata*; allí son captados por células (cnidoblastos) y almacenados (cnidocistos). Cuando el animal es estimulado adecuadamente (por ejemplo apretándolo con unas pinzas), el músculo de la pared del cnidosaco se contrae, expulsando al hacerlo los nematocistos por el poro del extremo del *ceras*.

Teorías más recientes abogan por un origen más remoto de los cnidos, que cabría asimilar a cnidosporidios simbioses de los cnidarios y/o de los nudibranchios (ROSIN, 1970). Aunque no hay pruebas definitivas de tal simbiosis, existen otros casos de acumulos sucesivos de orgánulos por parte de distintas especies a lo largo de una determinada cadena trófica (véase 26).

Establecido finalmente el origen de los cnidos, sigue la discusión sobre su utilización; los mecanismos fisiológicos que desencadenan la descarga de los cnidosacos fueron revisados por GRAHAM (1938) y EDMUNDS (1966a), y se explican por una variación de la presión osmótica del medio que rodea la cápsula urticante (WELL, 1934) o, alternativamente, por la acción mecánica de

los músculos que rodean el cnidosaco (tal como se ha indicado anteriormente), ya sea por intervención activa del molusco, ya pasivamente (actuación del depredador). Éste parece ser el primer indicio en la literatura de que los cnidosacos no se descargan «a voluntad».

Se ha sugerido asimismo la posibilidad de que los cnidosacos no sean, de hecho, más que depósitos de acumulación de productos de desecho (HAEFELFINGER, 1969c), que por alguna razón (quizá su «peligrosidad» potencial) acortarían el camino lógico de expulsión tomando el «atajo» de los *cerata*; esta teoría hace intervenir asimismo una acción mecánica o táctil (manipulación por un depredador, etc.) para explicar el disparo de los cnidos. A pesar de que este argumento tiene la ventaja de ofrecer una explicación no determinista para el acúmulo de tales estructuras, es evidente que no resuelve la cuestión que sigue debatiéndose: hasta qué punto el animal puede provocar la descarga de los cnidosacos o debe limitarse a aprovechar estas excitaciones táctiles, es decir, si la liberación de los cleptocnidos es «deliberada», integrada en un mecanismo activo de defensa, o es ocasional y obedece primariamente a la actuación de un sistema excretor.

Los eolidiáceos de las especies *Flabellina affinis*, *Coryphella pedata*, *Hervia costai* y *Dondice banyulensis* que he mantenido en acuario con alimento abundante y renovado (*Eudendrium ramosum*), conservan siempre los cnidosacos cerrados y aparentemente llenos de cnidos (si no se les manipula), mientras que los que han estado sometidos a ayuno los presentan abiertos y vacíos a los pocos días, aunque no se les haya molestado. Una explicación satisfactoria no puede avanzarse todavía, pues cabe la posibilidad de que el vaciado de los cnidosacos sea el resultado del *stress* fisiológico causado por la ausencia de alimento y la rarefacción del medio, pero no se descarta la posibilidad de que exista un proceso continuo de llenado-vaciado de los cnidosacos, independiente de los estímulos externos, y de que los animales observados, habiendo efectuado el vaciado de los productos de desecho de los cnidosacos (los cleptocnidos), no pudieran repo-

ner su dotación debido a la falta de alimento.

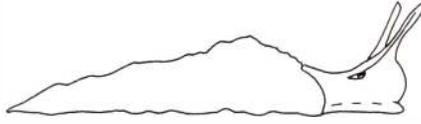
Sea cual sea el mecanismo de esta descarga, es obvio que se utiliza como sistema de defensa (por lo menos en las especies que acumulan los cnidos de tipo más vulnerable; véase EDMUNDS, 1966a), y la coloración advertidora de la mayoría de eolidiáceos lo prueba, así como el hecho de que las especies no aposemáticas suelen ser succionadoras de huevos de otros animales, o se alimentan de presas de las que acumulan el pigmento, estando entonces coloreadas de una manera homócroma con aquéllas (véase 26). Ya se ha comentado en otro lugar la ubicación, típicamente defensiva (en los *cerata*), de los cnidosacos, así como el hecho de que son estas partes del cuerpo las que suelen ostentar las coloraciones defensivas, sean del tipo que sean (véase 5, 10, 26), y que están caracterizadas por otros mecanismos (véase 3, 4, 14, 21, 23).

26. CRIPSIS: HOMOCROMÍA (PIGMENTOS ADQUIRIDOS).

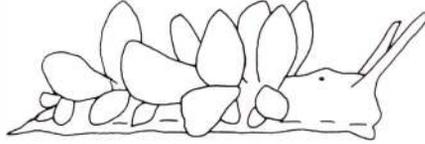
Seguramente la facilidad con que ciertos autores aceptaron la posibilidad de acumulación de espiculas (véase 28) en el tegumento de los Doridáceos se debió al hecho, señalado desde antiguo y repetidamente comprobado (CUÉNOT, 1925, 1927; NAVILLE, 1926; LABBÉ, 1931; HAEFELFINGER, 1962, 1969d, etcétera), de la acumulación que ciertos opistobranquios hacen de los pigmentos de sus presas. Evidentemente, la coloración homócroma que se consigue así tiene un valor protector elevado, que se aumenta a veces por el parecido con la presa que el depredador puede adoptar (véase 6). En la mayor parte de los casos el pigmento se acumula como tal, pero en los Sacoglosos lo hace en forma de cloroplastos (zooxantelas), que pueden resultar útiles para el opistobranquio por otros motivos (véase 29 y Ros, 1978).

La homocromía puede llegar al extremo de que incluso la puesta conserve la coloración del alimento (*Flabellina affinis*, por ejemplo), de modo que el progenitor la defiende en cierta manera. Entre los opistobranquios que se sirven de este método adicional de defensa (recordemos que todos ellos suelen estar bien protegidos por uno u

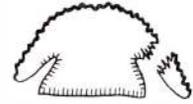
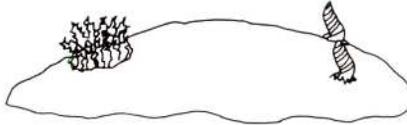
ELYSIA
5 mm



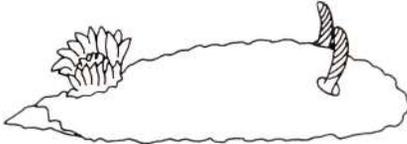
STILIGER
2 mm



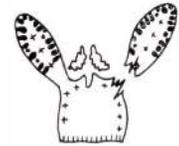
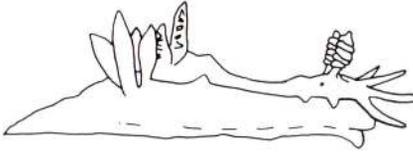
DISCODORIS
10 mm



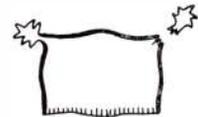
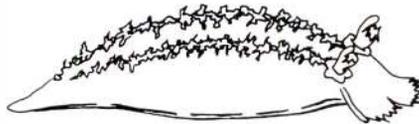
LAMELLIDORIS
5 mm



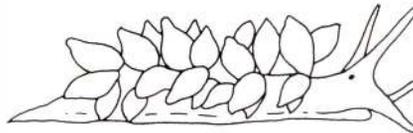
POLYCERA
5 mm



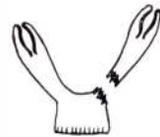
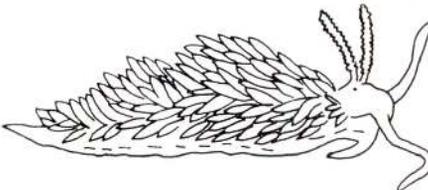
TRITONIA
50 mm



EUBRANCHUS
5 mm



FACELINA
10 mm



otro de los mecanismos indicados), se cuentan sobre todo sacoglosos, aplisiáceos, pleurobrancháceos, dendronotáceos y eolidiáceos, y, de manera menos frecuente, algunos representantes de los demás grupos.

Al comentar los pigmentos homóchromos propios (5) se ha hecho referencia a algunas especies de nuestras costas que presentan también homocromía alimentaria, y en EDMUNDS (1966a) pueden consultarse otros casos conocidos, que implican casi siempre a eolidiáceos (*Eubbranchus exiguus*, *E. cingulatus*, *Tergipes despectus*, *Catriona foliata*, *C. aurantia*, *Facelina drummondi*, *F. coronata*, etc.) e hidrarios (*Laomedea*, *Obelia*, *Tubularia*, *Coryne*, etc.), a eolidiáceos y actinias (*Aeolidia papillosa/Sagartia troglodytes*: GIARD, 1888; *Spurilla neapolitana/Anemonia sulcata*: TCHANG-SI, 1931; *Precuthona peachi/Hydractinia echinata*: BEAUMONT, 1900; etc.), a eolidiáceos y huevos de peces (*Calma glaucoides*: HECHT, 1896); se ha comentado también la homocromía alimentaria de *Glaucus*, *Glaucilla* y *Fiona* (véase 8), y en la literatura abundan los ejemplos de este tipo. Algo similar puede decirse para los Sacoglosos, que obtienen su color de las algas de que se alimentan, y con las que parecen presentar una asociación tan estricta como la que existe entre Eolidiáceos y Cnidarios (MACNAE, 1954).

Sería quizá superfluo establecer para nuestras costas una lista de las especies de opistobranquios que obtienen parte o todo su color a partir de su alimento, pero conviene recordar a *Tylodina perversa* (de *Verongia aerophoba*), *Elysia viridis* (*Codium tomentosum*), *Placida dendritica* (*Bryopsis muscosa*), *Aplysia punctata*, juvenil (rodofícea no determinada), *Serigea sublaevis* (*Clathrina coriacea*), *Flabellina affinis*, *Hervia costai*, *Coryphella pedata* (*Eudendrium ramosum*), *Spurilla neapolitana* (*Aiptasia mutabilis*).

Los eolidiáceos eurípagos (y especies de los demás grupos, como juveniles de *Aplysia punctata*), adoptan distintos colores de acuerdo con los de las distintas presas consumidas, lo que ha llevado a describir en ocasiones falsas especies o subespecies. Este es el caso de *Favorinus branchialis* (huevos de peces de distintos colores), *Spurilla neapolitana* (*Aiptasia mutabilis/Actinia equina*), *Aeolidia papillosa* (*Sagartia troglodytes/Actinia equina/Anemonia sulcata*), etc. (HAEFELFINGER, 1969c; EDMUNDS, 1974; Ros, 1978). Éste es un claro ejemplo de adaptación del color del animal al del sustrato (cambiante en este caso) sobre el que vive. En Ros (1974) puede consultarse el «espectro alimentario» de varias especies de eolidiáceos (de los géneros *Coryphella*, *Eubbranchus* y *Trinchesia*) y de dendronotáceos (del género *Doto*), según datos de varios autores (HAEFELFINGER, 1960; SWENNEN, 1961; MILLER, 1961; VICENTE, 1967, y SCHMEKEL, 1968); la variedad de presas consumidas por algunas de estas especies indica su gran «polimorfismo» cromático.

27. CRIPSIS: EPIBIONTES.

La presencia de epibiontes es común en muchas especies animales, sobre todo acuáticas, que suelen ganar protección visual frente a los posibles depredadores, sin tener en cuenta otros beneficios (o daños) que los epibiontes pueden ocasionar en la especie sobre la que viven (aquí califico de epibiontes únicamente a los organismos que utilizan a otro como sustrato, sin consideración de relaciones más profundas). En los Opistobranquios se comprende que la presencia de epibiontes debe estar restringida a las formas testáceas, y entre ellas sólo he podido comprobarla en *Umbraculum mediterraneum*, especie que parece poco defendida en otros aspectos. Sobre la concha de tres de

FIG. 4. — Esquema que muestra algunos de los mecanismos defensivos en los Opistobranquios. En los cortes transversales a la derecha se indica la presencia de los atributos defensivos (glándulas, espículas, cnidosacos, autotomía, etc.) en unos pocos géneros representativos de sacoglosos, doridaeos, dendronotáceos y eolidiáceos. Tomado en parte de THOMPSON (1960 c) y EDMUNDS (1974), modificado. — *Diagram illustrating some of the defensive mechanisms in Opisthobranchia. In the transverse sections at right the presence is indicated of the defensive attributes (glands, spicules, cnidosacs, autotomy, etc.) in a few representative genera of Sacoglossa, Doridacea, Dendronotacea and Aeolidacea. Partially from THOMPSON (1960 c) and EDMUNDS (1974), modified.*

los ejemplares obtenidos en mis muestreos se hallaban instalados bivalvos, gasterópodos, ascidias, hidrarios y clorofíceas; uno de los ejemplares, capturado en inmersión sobre una pared vertical, se hallaba perfectamente oculto por este «disfraz», confundiendo el poblamiento instalado sobre su concha con el de la roca circundante (Figura 1 C).

28. ESPÍCULAS.

Ya se ha comentado anteriormente la presencia de espículas en el tegumento de diversos grupos de opistobranquios (véase 2), pero algunos autores han creído ver en ellas acúmulos de tipo digestivo (en los doridáceos que se alimentan de esponjas, especialmente; VICENTE, 1967; FOGDEN & FOGDEN, 1974, entre otros). Sin embargo, la mayoría de esponjas que se encuentran en nuestras aguas tienen espículas silíceas (o carecen de espículas), mientras que las del tegumento de los doridáceos (y de los demás grupos) son calcáreas, vestigios de la concha ancestral. Repetidos intentos de encontrar espículas silíceas en el tegumento de *Peltodoris atromaculata* (que se alimenta de *Petrosia ficiformis*), mediante destrucción de los tejidos y de las espículas calcáreas de este doridáceo con NO_3H , no nos han dado ningún resultado positivo, mientras que en las heces aparecen con regularidad espículas procedentes de la ingesta. Hasta que no se posean pruebas concluyentes debe descartarse pues esta posibilidad, tanto más cuanto que las espículas ingeridas y presentes en el tubo digestivo del molusco no deben representar ningún tipo de mecanismo defensivo para un depredador potencial, ya que no son perjudiciales para el propio doridáceo.

29. SECRECIONES DEFENSIVAS Y MAL SABOR.

Anteriormente (véase B. Defensas químicas) se ha considerado que los Opistobranquios producían sus propias secreciones defensivas, ya fueran éstas ácidas, venenosas, desagradables o de cualquier otro tipo que pueda establecerse. Sin embargo, por un lado existe cierta evidencia de que una parte im-

portante del carácter desagradable de una determinada especie de opistobranquio proviene de las secreciones mucosas que el animal exuda continuamente y, con más frecuencia, en caso de peligro; por otro, hay pruebas de que un elevado tanto por ciento de los glúcidos que intervienen en la síntesis del mucus de algunos sacoglosos procede de los productos fotosintetizados en los cloroplastos simbiotes en sus tejidos (GREENE, 1970; TRENCH & MUSCATINE, 1970; véase también Ros, 1978). Se trataría pues de una relación simbiótica en la que, además de obtener otros productos de la síntesis de las algas, los opistobranquios se verían favorecidos con el aporte de sustancias que tenderían a integrarse al vehículo orgánico (mucus) en el que deben encontrarse los productos químicos defensivos.

Sin duda el origen primero de cualquier secreción debe buscarse en el alimento del animal que la produce, que a través de los procesos metabólicos correspondientes pasa a formar parte de la propia materia orgánica del mismo; pero en algunos casos los productos que se aprovechan sufren un mínimo de modificaciones metabólicas, y entran por tanto dentro del concepto de cleptodefensas. Éste es el caso de las «nubes de humo» que produce *Aplysia* (véase 17); este opistobranquio obtiene distintas bilinas (ficocianina y ficoeritrina) de su alimento algal (RÜDIGER, 1970), y las utiliza, conjugadas con proteínas, para formar los tres cromos de su tinta (NEEDHAM, 1974). Se ha sugerido asimismo que el veneno que puede secretar *Oxyroe* (véase 12) procede de las algas de que se alimenta, aunque ello no se ha probado (SPHON & BERTSCH, 1974).

DISCUSIÓN

En las páginas que anteceden se ha intentado sistematizar los métodos defensivos de los Opistobranquios, y algunos de ellos se han señalado por primera vez (coloración disruptiva, mimetismos, anacoresis alimentaria, etc.); estos métodos son una manifestación más del elevado grado de especialización y adaptación de que hacen gala la mayoría de opistobranquios, en especial los desnudos, y que se reflejan asimismo en sus

adaptaciones alimentarias, entre otros aspectos ecológicos (véase Ros, 1978).

Como sea que, forzosamente, gran parte de lo que va dicho es subjetivo, en especial la interpretación de muchos aspectos de la biología de estos animales, es obligado pasar a una breve discusión de aquellos puntos que pudieran parecer más especulativos, al tiempo que se elabora un pequeño resumen de conclusiones.

Los fenómenos crípticos parecen fuera de toda duda en los Opistobranquios, aunque algunas de las estrategias que se han apuntado aquí pueden parecer demasiado rebuscadas (eliminación de la sombra lateral, por ejemplo. Ya a principios de siglo ELIOT (1910) advertía acerca del posible antropomorfismo en la designación de cripsis a determinadas semejanzas entre pares de animales, en especial depredador y presa. Por un lado, señalaba la semejanza previa entre estos pares de animales (eolidiáceo-actinia, doridaáceo-esponja), y por otro daba la vuelta a la interpretación más generalizada indicando que, de hecho, la imitación es doble: también la esponja se asemeja al doridaáceo y no parece que ésta obtenga ninguna ventaja de ello. No resulta extraño, añadía, que ambos animales se parezcan, pues su asociación alimentaria es muy antigua y sobre ambos deben haber actuado factores ambientales semejantes y, en definitiva, presiones de selección similares.

Entiendo que este razonamiento no invalida en absoluto la eficacia de los fenómenos crípticos, ni pone en tela de juicio su existencia; sobre todo si se entiende que la cripsis es semejanza con el sustrato más común y no con otra especie, animal o vegetal (que sin embargo puede resultar ser el sustrato, como en el grupo que nos ocupa). Entonces no tiene sentido especular sobre las ventajas que obtiene una superficie de arena cuando sobre ella se enmascara un pez plano, o una corteza de árbol sobre la que se instala una polilla críptica, pongamos por caso. Aunque la cripsis (en este caso homocromía y homotipia) tiende a hacer que se acentúen determinadas semejanzas entre animal y sustrato, o entre animal y otro que actúa de sustrato, está claro que

la ventaja es para el imitador, no para el imitado.

La existencia de coloraciones advertidoras, reconocida en diversos grupos de insectos y en otros animales, es aceptada con una cierta reticencia en los Opistobranquios (THOMPSON, 1960c; EDMUNDS, 1974), seguramente porque distintos aspectos de la biología de estos animales y de sus depredadores no ayudan precisamente a comprender cómo puede ser eficaz en ellos la adopción de un uniforme aposemático. En primer lugar, para muchas especies de librea de vivos colores no se ha probado un carácter «desagradable» o defensivo frente a los depredadores; también pesa el hecho de que muchas especies suelen vivir bajo piedras, enterradas en el sedimento del fondo u ocultas de alguna otra manera. Y, finalmente, se aduce el sistema de visión de los depredadores, la mayoría de los cuales no podrían distinguir las brillantes coloraciones de los opistobranquios más que como un modelo de blancos, grises y negros. Creo que son estas tres las objeciones principales desde las que se ataca la existencia de coloraciones aposemáticas y de mimetismos en los Opistobranquios. Intentaré dar a continuación algunas razones que quizá demuestren que no son tan serias como se pretende.

Frente a la primera de las objeciones planteadas puedo señalar que muy pocas especies han sido investigadas a fondo acerca de sus poderes de defensa (las mismas páginas que anteceden lo prueban), pero en la mayoría de ellas se ha encontrado la presencia de uno o más caracteres «desagradables» o «disuasores», en muchos casos más de uno (como corresponde a la reunión de dos o más caracteres defensivos, común en estos animales), lo que demuestra la elevada versatilidad del grupo como un todo y aboga por la existencia de tales caracteres en especies todavía no investigadas o en las que han sido objeto de una labor experimental parcial. (Se ha comentado también la posible doble utilidad de ciertas libreas de vivos colores; véase 5 y 10.) EDMUNDS (1974) pasa revista con cierto detalle a las respuestas de los depredadores a presas aposemáticas, en especial al comportamiento de peces, en acuario y en la naturaleza, frente a opisto-

branquios que el investigador deja caer en el agua. Algunas especies son probadas por los peces y luego soltadas, otras, muy pocas, son comidas, y algunas no despiertan el menor interés entre los depredadores. Este autor apunta, por un lado, el hecho de que un opistobranquio cayendo a través de la columna de agua no forma parte de la experiencia de los peces en libertad, y en cambio es una visión a la que los peces de acuario se hallan muy acostumbrados; los resultados variarán pues de acuerdo con los sujetos experimentales. Por otro lado, sugiere que las papilas pueden ser una de las claves visuales por las que los peces aprenden, primero a reconocer y después a evitar, a nudibranquios y anémonas.

Dos tipos de experiencias, realizadas por el que esto escribe, vienen a sumarse a las que recoge este autor y no incurren en los defectos de método que el mismo señala con respecto a soltar los opistobranquios en el agua, ya sea en acuario o en la naturaleza. El primero, efectuado en los acuarios de exhibición del Acuario de Blanes, consistió en mantener durante períodos diversos (de hasta tres meses) varios ejemplares de *Archidoris tuberculata* y *Umbraculum mediterraneum* en los tanques junto con especies, presumiblemente depredadoras, de peces (*Muraena helena*, *Diplodus sp. pl.*, *Epinephelus guaza*, *Paracentropistis cabrilla*, *P. hepatus*, *Labrus sp. pl.*, etc), crustáceos (*Homarus gammarus*, *Palinurus elephas*, *P. mauritanicus*, *Scyllarus arctus*) y cefalópodos (*Octopus vulgaris*). Ningún ejemplar de las especies de opistobranquios citadas fue comido, ni aparentemente mordido ni molestado mientras duró la experiencia (todos ellos fueron instalados sobre el fondo o pegados a las paredes del acuario, de manera que no se soltaron en el agua desde arriba).

La segunda experiencia, repetida varias veces en distintos lugares, a profundidades variadas y en distintas épocas del año, utiliza un método de «atracción de peces» que es muy conocido por los buceadores de todo el mundo: consiste en destrozarse uno o varios erizos de mar a golpes de cuchillo; los fragmentos desprendidos son pronto comidos por las distintas especies de peces de las cercanías, que se acercan atraídas seguramente por

el olor del alimento. La experiencia consistía en soltar, entre los fragmentos de erizo (*Arbacia lixula*, *Paracentrotus lividus*, *Echinus melo*, según los casos), diversos ejemplares de eolidiáceos (*Flabellina affinis*, *Hervia costai*, *Coryphella pedata*) y doridáceos (*Glossodoris gracilis*, *G. tricolor*). Lábridos (*Labrus sp.*, *Coris julis*, *Thalassoma pavo*), serránidos (*Paracentropistis hepatus*, *P. cabrilla*), espáridos (*Diplodus sp.*) y pomacéntridos (*Chromis chromis*), reunidos a veces en gran número, mordisqueaban en la nube de restos de erizo, pero en ninguna ocasión «confundieron» a los ejemplares de nudibranquios con aquéllos, a pesar de que el olor del erizo debe ser muy fuerte (atrae a los peces desde gran distancia) y debe «embadurnar» también a los nudibranquios. Una vez disipada la «nube» de fragmentos comestibles, cuando sobre el fondo quedan sólo los restos de los caparazones de los erizos y los nudibranquios contorsionándose, algunos peces curiosos se acercan a averiguar si todavía queda algo comestible: olisquean los fragmentos de caparazón y hozan en la arena del fondo, pero ignoran por completo a los opistobranquios, cuyas formas móviles y colores vivos destacan sin embargo del sustrato.

El segundo tipo de objeción, que es cierta en conjunto, no tiene en cuenta, sin embargo, el hecho de que las especies que suelen esconderse de algún modo (véase 18) no son precisamente las de colores más vivos (a excepción de las crípticas sobre sus sustratos coloreados); dicho de otra manera, las especies de opistobranquios que poseen libreas aposemáticas, o presuntamente advertidoras, suelen exhibirlas de manera pasiva (mediante unos hábitos que no acostumbran a incluir el ocultamiento) o activa (exhibiciones individuales o de grupo).

La tercera objeción es seguramente la que más pesa en el ánimo de los autores que no aceptan la existencia de los colores aposemáticos en estos animales y, por tanto, de los círculos miméticos derivados de ellos. Se basa en la visión acromática de los depredadores potenciales de los Opistobranquios, o bien en la poca luz que llega a los fondos donde viven estos animales, que disminuye rápidamente en cantidad y en calidad; am-

bos aspectos invalidarían pues la utilidad de libreas de colores vivos. Creo que no es así.

En primer lugar, se ha comprobado la visión de los colores en varios peces de distintos grupos sistemáticos, en crustáceos superiores y en cefalópodos (véase por ejemplo HINDE, 1966), todos ellos animales que muestran preferencias por determinadas muestras de color en su alimento o en su pareja sexual¹. En segundo lugar, resulta evidente que la visión de los colores no es absolutamente necesaria en el mar, donde a relativamente pocos metros de profundidad la luz resulta absorbida en gran manera y su espectro modificado por sucesivos filtrados. Distintas experiencias, como las que recoge LYTHGOE (1971), nos hacen pensar que a cierta profundidad o en determinados fondos particularmente poco iluminados, los modelos visuales a los que responden los animales no son tanto los motivos de color como los de contraste entre tonalidades de un mismo color general, sea éste azul o verdoso, que baña todo el fondo.

Si se acepta que los círculos miméticos que se han establecido en base a la coloración o al modelo de color general funcionan también a una cierta profundidad (por ejemplo, por debajo de los 25 m; muchos glosodorídeos y nudibranchios en general de nuestras muestras proceden de esta cota y otras inferiores) o en cuevas y lugares oscuros, hay que aceptar que entonces lo que actúa como «advertidor» frente al enemigo potencial no es el color en sí, tal como se ha dibujado en el cuadro 2 en Ros (1974), sino el color tal como se ve a estas profundidades. En aguas claras mediterráneas, a 30 m de profundidad, el color blanco y el amarillo prácticamente no se distinguen entre sí, viéndose los dos como matices muy claros de azul blanquecino. El anaranjado y el rojo siguen la gradación que lleva a los

verdes y azules, y todos ellos se ven como matices cada vez más oscuros de un azul básico que, a partir de los 40 m, tiñe prácticamente todos los colores del fondo (con menor intensidad los blancos y amarillos).

Resulta evidente pues, que, a estas profundidades, o en el interior de cuevas oscuras, o en paredes verticales y desplomes al abrigo de la luz directa (en el coralígeno en sentido amplio, por tanto, que de hecho es el biótomo más frecuentado por los nudibranchios «coloreados»), o durante la noche, un depredador potencial con visión cromática no «ve» muchas más cosas que un depredador que sólo distingue tonalidades de gris. (Incidentalmente, las especies que cita STARMÜHLNER, 1955, de las cuevas y fondos umbríos del cabo de Sorrento son en su mayoría vivamente coloreadas, y *Discodoris cavernae* tiene un modelo de color —puntos pardos sobre fondo blanco y amarillo— «típicamente» advertidor.) Si, una vez sentado lo que antecede, se observa de nuevo el cuadro 2 en Ros (1974), parece claro que los grupos representados en él pueden reducirse a tres: animales de fondo oscuro (azul) con franjas longitudinales claras contrastantes; animales de fondo claro u oscuro con manchas contrastantes respectivamente oscuras o claras; y animales de fondo claro uniforme, que deben contrastar sobre el sustrato oscuro. (En las figs. 2 y 3 se aprecia perfectamente lo que antecede si se hace abstracción del significado de las tramas en los dibujos y éstas se interpretan como tonos de un mismo color general.)

Aunque puede aducirse que los fenómenos aposemáticos se dan en comunidades generalmente bien iluminadas y suelen estar dirigidos a depredadores con visión cromática, basta recordar que dos de las comunidades más ricas en ejemplos de coloración advertidora y mimetismo son la serva tropical y el arrecife de coral. La selva ombrófila es típicamente sombría, y lo mismo cabe decir del arrecife coralino a partir de una cierta profundidad y, siempre, en las anfractuosidades del coral al nivel que sea. Quizá, con este enfoque, no resulte tan sorprendente el hecho (que tantas veces se ha esgrimido como argumento en contra de las coloraciones adaptativas, lo que resulta paradójico)

¹ Esto se aplica también a otro tipo de objeción: algunos animales que ostentan coloraciones adaptativas carecen de la visión de los colores (este es el caso para los Opistobranquios, que además encuentran su alimento por medios olfativos y no visuales). Pero tal objeción no tiene en cuenta que estas asociaciones (cripsis, mimetismos, etc.) son fruto de un proceso de selección natural, en el que los organismos implicados desempeñan un papel puramente pasivo.

de que las fotografías en blanco y negro resaltan más los fenómenos de crípsis o de aposematismo que las fotografías en color, aumentando el efecto de enmascaramiento o de advertencia, respectivamente. Ello no hace más que indicarnos que la evolución utiliza con frecuencia distintos elementos (colores diferentes, en este caso) para conseguir un mismo fin (modelos de colores contrastantes). Y, para terminar, baste recordar que los casos más claros de aposematismo se dan con coloraciones en las que intervienen básicamente pares de colores contrastantes, dispuestos en manchas, bandas, listas, etc. Evidentemente, estos modelos de coloración están dirigidos tanto a depredadores con visión cromática como a aquellos que no ven los colores.

Como se ha indicado en varias ocasiones en las páginas que anteceden, la distinción entre los diferentes tipos de mecanismos defensivos no es tan neta y tajante como la división que de ellos he efectuado haría suponer, tanto más cuanto que ciertos tipos de defensa vienen acompañados de un comportamiento y una coloración determinados. Suele ocurrir que dos o más mecanismos de los descritos se den en una sola especie; así, por ejemplo, en la mayoría de eolidiáceos la posesión de cnidocistos suele ir acompañada de homocromía alimentaria, coloración advertidora, autotomía (restringida normalmente a las papilas) comportamiento defensivo adecuado (exhibición y/o huida) y seguramente secreciones desagradables y de inmunidad. En los Doridáceos la coloración homócroma o advertidora suele ir acompañada de la presencia de espículas, secreciones ácidas u otras, autotomía, comportamiento aposemático y, en algunos casos, mimetismos. Aunque, al parecer, igualmente eficaces, estos dos complejos de sistemas defensivos, como podría calificárseles, resultan bastante distintos en cuanto se refiere a la integración de las especies que los poseen en el ecosistema en que viven. Las defensas que ostentan los Eolidiáceos, por ejemplo, suelen depender de la posesión de cnidocistos que, en definitiva, son estructuras ajenas. Los Doridáceos, por su parte, realzan con sus coloraciones advertidoras estructuras defensivas propias (espículas,

secreciones defensivas) y pueden llegar más allá en la integración de los sistemas defensivos al formar círculos miméticos que representan, en cualquier grupo animal, un alto grado de especialización y eficacia. En otro lugar (Ros, 1978) se habla de ello, y se comparan estos caracteres con otros que se han mencionado muy brevemente (alimentación, reproducción, etc.).

THOMPSON (1960 c) distingue, a efectos defensivos, dos grupos de opistobranquios: aquellos que se comportan de una manera que indica un deseo aparente de ocultamiento (conseguido mediante coloración, actitud, textura, selección de hábitat, etc.), y aquellos cuya conducta se caracteriza por una aparente despreocupación por el ocultamiento: suelen poseer papilas dorsales bien desarrolladas y el comportamiento defensivo se vale de la protección que éstas prestan. En el primer grupo el autor distingue entre las especies que contraen todo el cuerpo cuando se las molesta (las glándulas defensivas están repartidas por todo el cuerpo), y las que contraen la parte del cuerpo no protegida mientras ofrecen al depredador las partes dotadas de mecanismos defensivos.

Es evidente que, según hemos definido hasta aquí los mecanismos defensivos de los Opistobranquios, estas distinciones no son completas, ni se restringen a los grupos o especies que el autor cita. Propongo por ello una nueva distribución en cinco grupos diferentes, caracterizados no sólo por los métodos de defensa o de comportamiento distintos, sino por la eficacia de los mismos:

- a) Animales aparentemente no protegidos y que no suelen ocultarse; son consumidos en cantidad por diversos depredadores: Tecosomas, Gimnosomas, muchos cefalaspídeos.
- b) Animales protegidos (o no) que utilizan el ocultamiento en sus formas más simples (normalmente especies excavadoras y de coloración inconspicua): tectibranquios bentónicos en general.
- c) Animales protegidos o no que utilizan métodos de ocultamiento más refinados (crípsis, en todas sus variantes; anaco-

resis trófica): sobre todo sacoglosos y nudibranchios, pero también pleurobrancháceos y aplisiáceos.

d) Animales protegidos que no se ocultan (coloraciones y actitudes aposemáticas); la protección suele ser más elaborada y más eficaz que en los otros niveles: nu-

dibranchios en general, y algunos sacoglosos, pleurobrancháceos, aplisiáceos y cefalaspídeos.

e) Animales protegidos y no protegidos que comparten la coloración aposemática (mimetismos): algunos doridáceos, quizá representantes de otros grupos.

AGRADECIMIENTOS

Diversas personas han intervenido directa o indirectamente en la concepción de este trabajo, pero debo agradecer en especial la ayuda y orientación prestada por el Dr. Don Ramón Margalef, que me sugirió más de una idea, leyó y comentó el original y me permitió su publicación en la revista del De-

partamento de Ecología; D. Ignacio Olivella tuvo a bien identificar varias especies de esponjas que aquí se mencionan; y, finalmente, mi esposa Berta realizó la difícil labor de preparar las ilustraciones a partir de originales no siempre adecuados. A todos ellos mi agradecimiento.

SUMMARY

DEFENCE SYSTEMS IN OPISTHOBANCS

This paper enumerates and discusses the different defence systems and methods found in opisthobranch molluscs, as described by many authors and with some original contributions. The author distinguishes as many as 29 (see table 1) different defensive mechanisms (some of them indicated only as possibilities), grouped according to four categories: structural, chemical, behavioural and clepto-defences. These mechanisms integrate into four defensive strategies (see table 2): a) to pass unnoticed to the predator; b) to escape from or to confound the predator; c) to counter-attack the predator, and d) to result unpalatable to the predator. Two or more of these mechanisms often combine to form the defensive strategy of an individual species, but here they are treated separately.

A) Structural defences:

1) *Shell, pseudoconch, tough tegument.* The shell, only present in the tectibranchs, provide a feeble protection in these molluscs, but no doubt serves its purpose of defence, as well as the pseudoconch in some thecosomes and the larval shell in veligers. The leathery skin described in some naked species acts similarly.

2) *Spicules.* The spicules of the mantle, sometimes arranged in a «pseudoconch», provide defence in the species that posses them.

3) *Exocrine glands, cnidogenic sacs and epidermic vacuoles.* There are in Opisthobranchs various types of exocrine glands, which secrete different materials (see below). The cnidogenic

sacs of the Arminacea expulse hyaline filaments described as defensive, and in the Dendronotacea and Aeolidacea the presence of epidermic vacuoles is correlated with a cnidarian-based diet.

4) *Autotomy.* The shedding out of the dorsal appendages or excrescences and of the mantle margins is a common practice in these animals whenever attacked or disturbed; the structures shed are generally the more protected ones (colour, defensive glands, cnidosacs, etc.) and can be regenerated.

5) *Crypsis: homochromy (own pigments).* Many species resemble their substrates (food) in colour, but normally through ingested pigments; a few, however, posses their own pigments to match the colour of the substrate.

6) *Crypsis: homotipy.* Some species not only resemble in colour to their substrates, but in form as well, and they merge perfectly to pass undetected. In the literature homotipy is often called mimicry, which is inexact (see below).

7) *Crypsis: disruptive coloration.* *Peltodoris atromaculata* (and perhaps other nudibranch species) has a peculiar colour pattern which breaks off the animal contour and avoids its recognition by predators.

8) *Crypsis: countershading.* Pelagic opisthobranchs are countershaded, some of them upside-down (Glaucoiidae), according to their normal position of swimming or floating.

9) *Elimination of the lateral shadow and of the silhouette.* The narrowing of the body edges, to eliminate shadow, is a possible way to become

cryptic, and the presence of expansions around the margin of the mantle difficult the identification of the animal outline.

10) *Aposematism*. Warning coloration occurs in many well defended species, in all the body or precisely in its defended parts (*cerata*, etc.). Doridacea and Aeolidacea, principally, furnish the best examples.

11) *Mimicry*. The aposematic species tend to resemble each other in colour pattern, as occurs in the Glossodorididae; no doubt here it is an aposematic (or mimetic) circle from which all species, models and mimics, benefit. The author distinguishes as many as five «colour groups», of which at least one is clearly mimetic (the «blue» species of *Glossodoris*).

B) Chemical defences:

12) *Venomous secretions*. Toxic secretions have been reported from some species of opisthobranchs, which the animals use when disturbed.

13) *Acid secretions*. Acid secretions (pH 1 to 2.5) appear in a number of species (see table 3), which they secrete against a source of irritation.

14) *Repulsive secretions*. Undetermined secretions made a number of species of opisthobranchs unpalatable to predators; these come from glands in the mantle, the *cerata* or other structures, normally autotomizable and bright-coloured.

15) *Generalized bad taste*. Some species without either defensive secretions nor other defensive mechanisms are nevertheless «unpalatable» and refused as food by predators.

16) *Immunity or anaesthetic secretions*. In addition to epidermic vacuoles, aeolidaceans and other cnidarian-eaters seem to possess some immunity or anaesthetic factor in their mucous secretion, with which the prey is smeared before attempting to eat it.

17) *Camouflage secretions*. These are the purple, white or black secretions of the different species of *Aplysia* and perhaps other opisthobranchs, which use them in the manner the cephalopods use their ink, to form a visual (and perhaps olfactive) smoke curtain.

C) Behavioural defences:

18) *Anachoresis*. A great number of opisthobranchs have a secretive life, hiding under rocks, in crevices, in sand, etc.

19) *Trophic anachoresis*. Some species «burrow» in the soft tissues of their prey, obtaining at the same time food and hiding.

20) *Escape and avoiding reactions*. The escape from the predator (possible only in swimming opisthobranchs) and the retreat of the more delicate parts of the body (rhinophores, etc.), or of all the body within a shell, are another category of defence.

21) *Individual display and thanatosis*. Most species of opisthobranchs are slow-moving; this increases the value of aposematic patterns and also tends to make cryptic species more unapparent; the exhibition of the more defended (or sacrificiable) parts of the body enters also into this category of defence. Thanatosis (reflex immobilisation) is a common practice in many species of opisthobranchs when threatened.

22) *Group exhibition*. Aposematic species obtain more protection if grouped than if scattered, and groupings of warning coloured opisthobranchs, sometimes of different species, are very common. Also, mimetic species base their defensive efficiency in gathering.

23) *Deimatic behaviour*. If disturbed, some species of opisthobranchs exhibit a posture, a previously hidden coloration or their defended body parts (*cerata*, for example) as if threatening the predator.

24) *Aggressive defence*. If deimatic behaviour is not a bluff, this is the following defensive step, although in occasions the aggressive defence (acid or other secretions, nematocysts, etc.) acts without previous warning.

D) Cleptodefences:

25) *Cleptocnidiae*. Present typically in the cnidarian-eating nudibranchs, specially in Aeolidacea, the nematocysts are alien structures incorporated to the animal *cerata* in order to: a) defend from predators, or b) to bypass the normal way (all the digestive tract) to exterior; in any case they are used in defence.

26) *Crypsis: homochromy (acquired pigments)*. Most cryptically coloured species of opisthobranchs utilise the pigments of the algae, sponges, cnidaria, etc., of their food, sometimes in combination with their own pigments.

27) *Crypsis: epibionts*. At least in one species, *Umbraculum mediterraneum*, the shell is often covered with epibionts (algae, hydraria, ascidiacea, etc.), which conceal the animal.

28) *Spicules*. According to some authors, sponge-eating doridacea store in some form the spicules of their food, with which they defend just as other nudibranchs are defended by their own spicules. I have not found any proof of that, however.

29) *Defensive secretions and bad taste*. In some cases the unpalatability of some species of opisthobranchs comes from their mucus, and there is evidence that a high percentage of the carbohydrates in the mucus of some sacoglossans comes from the synthesized products in the symbiotic chloroplasts in these animals.

All the defensive mechanisms and strategies discussed here are more or less objectable, but the author thinks that some comments can be made on the more controversial cases, i. e. the cryptic, aposematic and mimetic colorations. The warning made by ELIOT (1910) about the pos-

sible anthropomorphism in considering cryptic some resemblances between predator and prey (namely, that if a dorid is cryptic on a sponge, also the sponge is cryptic) is inconsistent. The crypsis is always camouflage against a substrate, either living or inanimate, and obviously only the living being on this substrate is cryptic. Warning coloration is considered by some authors non existing, or reduced to a very few cases, in the Opisthobranchs. The principal arguments aduced are: a) for many bright-coloured species an «unpalatable» character has not been proved; b) a great number of species live concealed in sediment or under rocks; c) most of the predators have not colour vision. The counter-evidences can be the following: a) Very few species have been thoroughly investigated about their defence powers (in fact, this article proves it), but in most of them at least one «distasteful» or «defensive» character has been found. EDMUNDS (1974) reviews the response of predator to aposematic prey, specially the behaviour of fishes *v.* nudibranchs, in the aquarium and in the sea. He emphasizes the fact that a prey (a nudibranch) falling in free water is an unfamiliar vision to fishes in the sea, but a very common one for captive animals. Two sets of experiences can override this: 1) the opisthobranchs are put in the bottom of the aquarium and remain here for some time; 2) the opisthobranchs are mixed with fragments of food (sea urchin flesh) which fishes in the sea are habituated to eat. The two types of experiences have proved that neither in the aquarium nor in the sea the opisthobranch species used (mainly doridacea and aeolidacea) were eaten by fishes, decapod crustaceans or octopuses. b) The species that normally conceal themselves are frequently the less bright-coloured; or, conversely, the more coloured normally do not hide. c) This is, perhaps, the more serious objection.

The predators cannot see the colours of the cryptic, aposematic or mimetic nudibranchs because: 1) they lack chromatic vision; 2) the sea bottom is dark and the light which penetrates the water is rapidly absorbed and modified by it: all colours turn blue or green at a few meters deep, or in caves. With respect to 1), many fishes and crustaceans do have colour vision; and to 2), the predator reacts not to the colour, but to the pattern of it, which subsists even if colours vanish due to water filtering of light. This increases the possibility of mimetic resemblances, by giving the same warning value to different colours which in deep water look alike (white and yellow, blue and red, etc.). Incidentally, this explains why black and white pictures of cryptic animals, or of aposematic ones, enhance concealment or conspicuousness, respectively.

According with all that has been said, the author distinguishes five stages or categories of protection among Opisthobranchs:

- a) Apparently unprotected animals which do not conceal themselves. They are greatly preyed upon.
- b) Protected or unprotected animals which use the simpler methods of concealment: inconspicuous coloration, hiding or burrowing.
- c) Protected or unprotected animals which conceal more refinately: crypsis, trophic anachoresis, etc.
- d) Protected animals which do not hide: aposematic colours and attitudes.
- e) Protected and unprotected animals which share aposematic colours and patterns: mimicry.

BIBLIOGRAFÍA

- ALDER, J., & HANCOCK, A. — 1864. Notice of a collection of nudibranchiate Mollusca made in India by Walter Elliot Esq., with descriptions of several new genera and species. *Trans. Zool. Soc. Lond.*, 5: 113-147.
- ALTIMIRA, C., & ROS, J. D. — 1977. Algunos moluscos marinos de las islas Canarias. *Vie-ræa* (en prensa).
- BARLETTA, G. — 1974a. Secondo reperto di *Phyllidia pulitzeri* Pruvot-Fol 1962 (Gastropoda, Nudibranchia). *Natura (Milano)*, 65 (1-2): 25-32.
- 1974b. Genus *Phyllidia* Cuvier 1798. *Phyllidia pulitzeri* Pruvot-Fol 1962. *Schede Malacologiche del Mediterraneo*, 43.
- BATESON, W. — 1890. The sense organs and perceptions of the fishes; with remarks on the supply of bait. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 1: 225-256.
- BAYER, F. M. — 1965. Observations on pelagic mollusks associated with the siphonophores *Velella* and *Physalia*. *Bull. Mar. Sci. Gulf and Caribbean*, 13 (3): 454-466.
- BEAUMONT, W. I. — 1900. Report on the Opisthobranchiate Mollusca. In: *Fauna and Flora of Valencia Harbour, Ireland. Proc. Roy. Irish Acad.*, (3) 5 (5): 832-854.
- BERGH, L. S. R. — 1860. Omm Forekomsten af Neldefim hos Mollusker. *Vidensk. Meddel. Naturh. Foren. Kjöbenhavn*, 309-331.
- 1862. On the existence of urticating filaments in the Mollusca. *Quart. Jour. Micr. Sci. N. S.*, 2: 274-277.
- BIERI, R. — 1966. Feeding preferences and rates of the snail *Lanthina prlongata*, the barnacle *Lepas anserifera*, the nudibranchs *Glaucus atlanticus* and *Fiona pinnata*, and the food web in the marine neuston. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 14 (2): 161-170.
- BOUCHET, P. — 1975. Nudibranches nouveaux des côtes du Sénégal. *Vie et Milieu*, 25 (1-A): 119-132.

- BOUTAN, L. — 1898. Mœurs de l'*Eolis papillosa* Linné. *Arch. Zool. Expér. Gener.*, (3) 6: XXXVII-XLII.
- BRAAMS, W. G., & GEELLEN, H. F. M. — 1953. The preference of some nudibranchs for certain coelenterates. *Arch. Neerl. Zool.*, 10: 241-264.
- BROWER, L. P., & BROWER, L. van Z. — 1972. Parallellism, convergence, divergence, and the new concept of advergence in the evolution of mimicry. In: *Growth by Intussusception. Ecological Essays in Honor of G. Evelyn Hutchinson*, E. S. Deevey, ed. *Trans. Connecticut Acad. Arts and Sci.*, 44: 57-67.
- COOK, E. F. — 1962. A study of food choices of two opisthobranchs, *Rostanga pulchra* MacFarland and *Archidoris montereyensis* (Cooper). *Veliger*, 4 (4): 194-197.
- COOKE, A. H. — 1895. Molluscs. In: *The Cambridge Natural History*, 3: 1-535.
- COTT, H. B. — 1940 (1966, 2^a ed.). *Adaptive coloration in animals*. Methuen. London.
- CROSSLAND, C. — 1911. Warning coloration in a nudibranch mollusk and in a chamaeleon. *Proc. Zool. Soc. London*, 1911: 1062-1067.
- CROZIER, W. J. — 1916. On the immunity coloration of some nudibranchs. *Proc. Nat. Acad. Sci. Washington*, 2: 672-675.
- CUCAGNA, A. Z., & NUSSBAUM, J. — 1915. Fragmente über Restitition bei den Nudibranchiern (*Hermæca dentritica* Alder & Hancock). *Arch. Entw. Mech. Org.*, 41: 558-578.
- CUÉNOT, L. — 1892. *Les moyens de défense dans la série animale*. Encyclopédie Scientifique des Aide-Mémoire. Paris.
- 1906. Les éolidiens empruntent leurs nématocystes aux coelenterés dont ils se nourrissent. *C. R. Soc. Biol. Paris*, 58: 541-543.
- 1907. L'origine des nématocystes des Eolidiens. *Arch. Zool. Expér. Gener.*, (4) 6: 73-102.
- 1914. Les prétendus nématocystes des Pleurophylliidiens (Moll. Nudibr.). *Arch. Zool. Expér. Gener.*, 54 (1): 14-18.
- 1925. La signification de l'homochromie chez quelques animaux marins. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 181: 1117-1118.
- 1927. Recherches sur la valeur protectrice de l'homochromie chez quelques animaux aquatiques. *Ann. Sci. Nat. Paris*, 10: 123-148.
- EALES, N. B. — 1960. Revision of the world species of *Aplysia*. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 5 (10): 276-404.
- EDMUNDS, M. — 1966a. Protective mechanisms in the Eolidacea (Mollusca Nudibranchia). *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 47: 27-71.
- 1966b. Defensive adaptation of *Stiliger vanellus* Marcus, with a discussion on the evolution of the «nudibranch» Molluscs. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 37: 73-81.
- 1968a. Acid secretion in some species of Doridacea (Mollusca, Nudibranchia). *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 38(2): 121-133.
- 1968b. On the swimming and defensive response of *Hexabranchus marginatus* (Mollusca, Nudibranchia). *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 47: 425-429.
- 1968c. Opisthobranchiate Mollusca from Ghana. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 38: 83-100.
- 1974. *Defence in Animals. A survey of anti-predator defences*. Longman. Harlow.
- EDMUNDS, M., & THOMPSON, T. E. — 1972. Opisthobranchiate Mollusca from Tanzania. IV. Pleurobranchomorpha, Dendronotoidea and Arminoidea. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 40: 219-234.
- ELIOT, C. N. E. — 1910. *A Monograph of the British Nudibranch Mollusca*, 8. Ray Society. London.
- EVANS, T. J. — 1953. The alimentary and vascular systems of *Alderia modesta* (Lovén) in relation to its ecology. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 29: 249-258.
- FARMER, W. M. — 1970. Swimming gastropods (Opisthobranchia and Prosobranchia). *Veliger*, 13(1): 73-89.
- FOGDEN, M., & FOGDEN, P. — 1974. *Animals and their colors*. Crown Publ. New York.
- FRANC, A. — 1968. Sous-classes des Opisthobranches. In: *Traité de Zoologie*, P. P. Grassé Ed., 5(8): 608-893. Masson. Paris.
- FRETTER, V., & GRAHAM, A. — 1962. *British Prosobranch Molluscs, their functional anatomy and ecology*. Ray Society. London.
- GANTÉS, H. — 1962a. *Glossodoris luteopunctata*, une nouvelle espèce de mollusque nudibranche. *Compt. Rend. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, 7: 133-137.
- 1962b. Recherches sur quelques larves de Glossodorididae (Mollusques opisthobranches). *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, 42: 267-277.
- GIARD, A. — 1873. Contributions à l'histoire naturelle des synascidies. 3. Sur quelques animaux qui miment les ascidies. *Arch. Zool. Expér. Gener.*, 2: 485-495.
- 1888. Le Laboratoire de Wimereux en 1888. Recherches fauniques. *Bull. Sci. France et Belgique*, (3)19: 492-513.
- GLASER, O. C. — 1903. The nematocysts of nudibranch molluscs. *Johns Hopkins Univ. Circ.* 22(161): 22-24.
- 1910. The nematocysts of eolids. *J. Exper. Zool.*, 9: 117-142.
- GOHAR, H. A. F., & ABOUL-ELA, I. A. — 1957. On a new nudibranch *Phyllodesmium xeniae* (from the Red Sea, with a description of its development). *Publ. Mar. Biol. Sta. Al-Ghardaqa*, 9: 131-144.
- GOHAR, H. A. F., & SOLIMAN, G. N. — 1963. The biology and development of *Hexabranchus sanguineus* (Rüpp. & Leuck.) (Gastropoda, Nudibranchiata). *Publ. Mar. Biol. Sta. Al-Ghardaqa*, 12: 219-247.
- 1967. The biology and development of *Discodoris concinna* (ALDER & HANCOCK) (Gastropoda, Nudibranchia). *Publ. Mar. Biol. Sta. Al-Ghardaqa*, 14: 197-214.
- GONOR, J. J. — 1961. Observations on the bio-

- logy of *Lobiger serradifalci*, a shelled sacoglossan opisthobranch from the Mediterranean. *Vie et Milieu*, 12(3): 381-403.
- GRAHAM, A. — 1938. The structure and function of the alimentary canal of Aeolid Molluscs, with a discussion on their nematocysts. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 59: 267-307.
- GREENE, R. W. — 1970. Symbiosis in Sacoglossan Opisthobranchs: Symbiosis with algal chloroplasts. *Malacologia*, 10(2): 357-368.
- GROSVENOR, G. H. — 1903. On the nematocysts of Aeolids. *Proc. Roy. Soc. London*, 72: 462-486.
- HAEFELFINGER, H. R. — 1960. Catalogue des opisthobranches de la rade de Villefranche-sur-Mer et ses environs (Alpes Maritimes). *Rev. Suisse Zool.*, 61(3): 226-238.
- 1961. Beiträge zur Kenntnis von *Peltodoris atramaculata* Bergh 1880. *Rev. Suisse Zool.*, 68(3): 331-334.
- 1962. Quelques faits concernant la nutrition chez *Favorinus branchialis* (RATHKE 1806) et *Stiliger vesiculosus* (Deshayes 1864), deux mollusques opisthobranches. *Rev. Suisse Zool.*, 69(2): 311-316.
- 1969a. Contribution à la systématique des Glossodoridiens méditerranéens. *Rev. Suisse Zool.*, 76(31): 703-710.
- 1969b. Zur systematik der Glossodoridinae des Mittelmeers. *Malacologia*, 9(1): 93-99.
- 1969c. El misterio de los nudibranchios. *Image Roche*, 29: 11-14.
- 1969d. Couleurs et dessins des mollusques marins sans coquille. *Nautilus*, 1969; 5: 3-5.
- HAEFELFINGER, H. R., & KRESS, A. — 1967. Der Schwimmvorgang bei *Gasteropteron rubrum* (Rafinesque 1814) (Gastropoda Opisthobranchiata). *Rev. Suisse Zool.*, 74(1): 547-554.
- HECHT, E. — 1892. Remarques sur quelques moyens de défense des Eolidiens. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, 115: 746-748.
- 1895. Contribution à l'étude des Nudibranches. *Mém. Soc. Zool. France*, 8: 539-711.
- HERDMAN, W. A. — 1890. On the structure and function of the cerata or dorsal papillae in some nudibranchiate Mollusca. *Quart. J. Micr. Sci.*, 31: 41-63.
- HINDE, R. A. — 1966. *Animal behaviour: A synthesis of Ethology and Comparative Psychology*. McGraw-Hill. New York.
- JOHANNES, R. E. — 1963. A poison-secreting Nudibranch (Mollusca Opisthobranchia). *Veliger*, 5(3): 104-105.
- KAY, E. A. — 1964. A new species of *Berthellina* and its associated Sacoglossans in the Hawaiian Islands. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 36: 191-197.
- KEPNER, W. A. — 1943. The manipulation of the nematocysts of *Pennaria tiarella* by *Aeolis pilata*. *Journ. Morphol.*, 73: 297-310.
- KETTLEWELL, H. B. D. — 1959. Brazilian insect adaptations. *Endeavour*, 18: 200-210.
- KOMORI, S. — 1932. Origin of the eolidian nematocysts from the standpoint of regeneration. *Annot. Zool. Jap.*, 13(4): 391-397.
- LABBÉ, A. — 1923. La genèse des nématocystes des Nudibranches. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, 176: 1508-1510.
- 1931. Le facteur alimentaire dans la coloration spécifique des éolidiens. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, 193: 1465-1467.
- LAMY, E. — 1926. Le mimétisme chez les mollusques. *Ann. Sci. Nat. Paris*, (10)9: 83-108.
- LYTHGOE, J. N. — 1971. Vision. In: *Underwater Science. An introduction to experiments by divers*. J. D. Woods & J. N. Lythgoe Eds. Oxford Univ. Press. London.
- MACNAE, W. — 1954. On some eolidacean nudibranchiate molluscs from South Africa. *Ann. Natal Mus.*, 13: 1-50.
- MARBACH, A., & TSURNAMAL, M. — 1973. On the Biology of *Berthellina citrina* (Gastropoda: Opisthobranchia) and its Defensive Acid Secretion. *Marine Biology*, 21: 331-339.
- MARGALEF, R. — 1974. *Ecología*. Omega. Barcelona.
- MARTIN, R. — 1966. On the swimming behaviour and biology of *Notarctus punctatus* Philippi (Gastropoda, Opisthobranchia). *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 35: 61-75.
- MILLER, M. C. — 1961. Distribution and food of the Nudibranchiate Mollusca of the South of the Isle of Man. *J. Anim. Ecol.*, 30: 95-116.
- MORTON, J. E. — 1960. *Molluscs. An Introduction to their Form and Functions*. Harper. New York.
- 1963. The molluscan pattern: evolutionary trends in a modern classification. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 174(1): 53-72.
- NAVILLE, A. — 1925. Sur la présence d'une *Embletonia* (mollusque nudibranche) dans le canal de Caen à la mer; origine exogène de ses nématocystes. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, 181: 812-813.
- 1926. Note sur les éolidiens. Un éolidien d'eau saumâtre. Origine des nématocystes. Zooxanthelles et homochromie. *Rev. Suisse Zool.*, 33: 251-286.
- NEEDHAM, A. E. — 1974. *The significance of zochromes*. Springer. Berlin, Heidelberg, New York.
- NICOL, J. A. C. — 1964. Special effectors: luminous organs, chromatophores, pigments and poison glands. In: *Physiology of Mollusca*, I. K. M. Wilbur & C. M. Yonge Eds. Academic Press. New York.
- ODHNER, N. H. — 1932. Beiträge zur Malakozoologie der Kanarischen Inseln. Lamellibranchien, Cephalopoden, Gastropoden. *Ark. Zool.*, 23(A)(14): 1-116.
- PAINE, R. T. — 1963. Food recognition and predation on opisthobranchs by *Navanax inermis* (Gastropoda: Opisthobranchia). *Veliger*, 6(1): 1-9.
- 1965. Natural history, limiting factors and energetics of the opisthobranch *Navanax inermis*. *Ecology*, 46: 603-619.

- PORTMANN, A. — 1958a. *Bosellia mimetica* Trinchese, Opisthobranchie retrouvé en Méditerranée. *Vie et Milieu*, 9: 74-80.
- 1958b. Über zwei wenig bekannte Ascoglossa des Mittelmeers (Gastr. Opisthobranchia). *Rev. Suisse Zool.*, 65 (25): 405-411.
- PROGRAMA DE BENTOS (varios autores). — 1974. *Estudio ecológico de las comunidades bentónicas de sustratos duros de la zona superior de la plataforma continental mediterránea española*. Beca-Programa Fundación Juan March. Memoria, 2 vols. Ciclostilado.
- PRUVOT-FOL, A. — 1951. Etude des Nudibranches de la Méditerranée. *Arch. Zool. Expér. Gén.*, 88: 1-80.
- 1953. Etude de quelques opisthobranches de la côte atlantique du Maroc et du Sénégal. *Trav. Inst. Sci. Chérif.*, Zool., 2(5): 3-105.
- 1954. *Mollusques Opisthobranches*. Faune de France, 58. Paul Lechevalier. Paris.
- RIEDL, R. — 1963. *Fauna und Flora der Adria*. Paul Parey. Hamburg & Berlin.
- 1967. — *Biologie der Meereshöhlen*. Paul Parey. Hamburg & Berlin.
- RISBEC, J. — 1928. Contribution à l'étude des nudibranches néocalédoniens. *Faune Colon. Française*, 2(1): 1-328.
- 1953. Mollusques Nudibranches de la Nouvelle-Calédonie. *Faune Union Française*, 15: 1-189.
- ROBILLIARD, G. A. — 1972. A new species of *Dendronotus* from Northeastern Pacific with notes on *Dendronotus nanus* and *Dendronotus robustus* (Mollusca: Opisthobranchia). *Can. J. Zool.*, 50: 421-432.
- ROBINSON, M. — 1969. Defenses against visually hunting predators. In: *Evolutionary Biology*, J. T. Dobzhansky, M. K. Hecht & W. C. Steere Eds.; 225-259. North Holland. Amsterdam.
- ROS, J. D. — 1971. *Contribución al conocimiento de los gasterópodos opistobranquios de las costas catalanas*. Memoria. Beca de Estudios en España. Fundación Juan March. Ciclostilado.
- 1973. *Opistobranquios (Gastropoda: Euthyneura) del litoral ibérico. Estudio faunístico y ecológico*. Tesis. Universidad de Barcelona. Ciclostilado.
- 1974. Competència i evolució en espècies veïnes de gasterópodes marins. *Coll. Soc. Cat. Biol.*, VII, *Evolució*: 101-121.
- 1975. Opistobranquios (Gastropoda: Euthyneura) del litoral ibérico. *Inv. Pesq.*, 39(2): 269-372.
- 1976. Catálogo provisional de los opistobranquios ibéricos. *Misc. Zool.*, 111(5): 21-51.
- 1977. Distribució en l'espai i en el temps dels opistobranquios ibèrics amb especial referència als del litoral català. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat., Zool.* (en prensa).
- 1978. Biología y ecología de los opistobranquios de las costas españolas (en preparación).
- ROSIN, R. — 1970. On Acolidoidea, Coelenterata and nematocysts. *Argamon*, 1(2): 43-50.
- ROUSEAU, C. — 1927. Les nématocystes des Eoliens. *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest France. Nantes*, 4(7): 1-27.
- RÜDIGER, W. — 1970. Gallenfarbstoffe bei wirbellosen Tieren. *Naturwiss.*, 57: 331-337.
- SCHMEKEL, L. — 1968. Nudibranchia, Ascoglossa und Notaspidea in Litoral des Golfes von Neapel. *Rev. Suisse Zool.*, 75: 103-155.
- SORDI, M. — 1970. Nuovo ritrovamento di *Glossodoris elegantula* (Philippi, 1844) (*Doris*) (Gastropoda, Nudibranchiata). *Atti Un. Malacol. Ital.*, 1(1): 19-29.
- SPENGLER, J. W. — 1904. Die Nesselkapsen der Aeolidier. *Naturwiss. Wochenschr. (N. F.)*, 5(54): 849-854.
- SPHON, G., & BERTSCH, H. — 1974. Green Dragons. *Terra*, 12(3): 24-29.
- STAMM, R. A. — 1968. Zur Abwehr von Raubfeinden durch *Lobiger serradifalci* (Calcare, 1840) und *Oxyno olivacea* Rafinesque, 1819 (Gastropoda, Opisthobranchia). *Rev. Suisse Zool.*, 75: 661-665.
- STARBUHLNER, F. — 1955. Zur Molluskenfauna des Felslitorals und Submariner Höhlen am Capo di Sorrento, I. *Österr. Zool.*, VI(1): 147-249.
- STASEK, C. R. — 1967. Autotomy in the Mollusca. *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.*, 61: 1-44.
- SWENNEN, C. — 1961. Data on distribution, reproduction and ecology of the Nudibranchiate Mollusca occurring in the Netherlands. *Neth. J. Sea Res.*, 1: 191-240.
- TARDY, J. — 1963. Description d'une nouvelle espèce de Tritoniidae: *Duvaucelia odhneri*, recoltée sur la côte Atlantique Française. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 60(1260): 1-10.
- TCHANG-SI, T. — 1930. Quelques faits de mimétisme chez les mollusques tectibranches de la Méditerranée. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 55: 213-218.
- 1931. *Contribution à l'étude des Mollusques Opistobranches de la côte provençale*. Thèse. Lyon.
- THÉODOR, J. — 1964. *Méditerranée vivante*. Payot. Lausanne.
- THOMPSON, T. E. — 1960a. Defensive acid secretions in marine gastropods. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 39: 115-122.
- 1960b. Defensive acid-secretion in marine slugs and snails. *New Sci.*, 8: 414-416.
- 1960c. Defensive adaptations in opisthobranchs. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 39: 123-134.
- 1964. Grazing and the life cycles of British nudibranchs. In: *Grazing in terrestrial and marine environments*. *British Ecol. Soc. Symp.* 4: 275-297.
- 1969. Acid secretion in Pacific Ocean Gastropods. *Austr. J. Zool.*, 17: 755-764.
- 1975. Dorid nudibranchs from eastern Australia (Gastropoda, Opisthobranchia). *J. Zool. Lond.*, 176: 477-517.
- THOMPSON, T. E., & BENNETT, J. — 1969. *Phyllisalia* nematocysts: utilized by Molluscs for defense. *Science*, 166: 1532-1533.
- 1970. Observations on Australian Glaucidae

- (Mollusca: Opisthobranchia). *Zool. J. Linn. Soc.*, 49: 187-197.
- THOMPSON, T. E., & MCFARLANE, I. D. — 1967. Observations on a collection of *Glaucus* from the Gulf of Aden with a critical review of published records of Glaucidae (Gastropoda, Opisthobranchia). *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 178(2): 107-123.
- THOMPSON, T. E., & SLINN, D. J. — 1959. On the biology of the opisthobranch *Pleurobranchus membraceus*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 38: 507-524.
- TRENCH, M. E., TRENCH, R. K., & MUSCATINE, L. — 1970. Utilization of Photosynthetic Products of Symbiotic Chloroplasts in Mucus Synthesis by *Pleurobranchus ianthobapsus* (Gould) (Opisthobranchia, Sacoglossa). *Comp. Biochem. Physiol.*, 37: 113-117.
- VICENTE, N. — 1965. Une des plus belles espèces de nudibranches: *Hexabranchus marginatus* Q. et G. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 42: 261-267.
- 1967. Contribution à l'étude des Gastéropodes Opisthobranches du Golfe de Marseille. I. Systématique, Ecologie. Biologie. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 42 (58): 133-177.
- WARMKE, G. L., & ALMODÓVAR, L. R. — 1972. Observations on the life cycle and regeneration in *Oxynoe antillarum* Mörch, an ascoglossan opisthobranch from the Caribbean. *Bull. Mar. Sci.*, 22(1): 67-74.
- WEILL, R. — 1934. Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs nématocystes. I. Recherches sur les nématocystes. *Trav. St. Zool. Wimereux*, X.
- WICKLER, W. — 1968. *El mimetismo en las plantas y en los animales*. Guadarrama. Madrid.
- WILLOWS, A. O. D. — 1971. Giant brain cells in mollusks. *Sci. Am.*, 224(2): 68-75.
- WRIGHT, T. S. — 1858. On the cnidae or thread-cells of the Eolidae. *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh*, 2: 38-40.
- 1863. On the urticating filaments of the Eolidae. *Quart. J. Micr. Sci., London, N. S.*, 3: 52-55.