*Oecologia aquatica*, 5: 147-183. 1981

# Desarrollo y estrategias bionómicas en los Opistobranquios

JOANDOMÈNEC ROS
Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Murcia. Murcia

## INTRODUCCIÓN

En el presente trabajo se estudia la relación entre tipos de desarrollo larvario en los gasterópodos opistobranquios y estrategias ecológicas o bionómicas en estos moluscos, entendiendo por tales estrategias las ya clásicamente conocidas como de la r y de la K (MACARTHUR & WILSON, 1967; PIANKA, 1970; MARGALEF, 1974; ROS, 1980a, 1980b). Bastará recordar que las especies que adoptan la estrategia de la r son las denominadas pioneras, oportunistas o fugitivas, y las que siguen la de la K son las llamadas de equilibrio o estrategas (r es la tasa de aumento o de reproducción de una población, y K el límite máximo de la misma o la capacidad de organización del ambiente).

En el aspecto reproductor, entre otros (ROS, 1980b), las especies estrategas de la r se caracterizan porque suplen la falta de organización y de estabilidad del ambiente con una gran producción de descendientes, destinados en una elevadísima proporción a perecer. Los huevos son numerosos, pequeños y no protegidos, la reproducción es precoz y el desarrollo larvario largo; la reproducción suele ser única (semelparidad). En cambio, las especies estrategas de la K poseen una gran capacidad de estabilizar sus poblaciones en un ambiente que también es estable; producen pocos descendientes, los suficientes para perpetuar la especie, y los huevos son poco numerosos, grandes y protegidos; la reproducción se retrasa y el desarrollo larvario suele ser abreviado, al tiempo que se favorecen las reproducciones repetidas (iteroparidad).

No hay organismos totalmente r ni totalmente K, y cada especie es un mosaico más o menos abigarrado de características generalistas y especialistas, en función, sobre todo, de la estabilidad del ambiente (rigurosidad climática, madurez en la etapa de la sucesión, etc.) y de su estructura genética. Otras consideraciones más generales, o entroncadas con otras características ecológicas, se pueden encontrar en la bibliografía citada; recuérdese, simplemente, que los extremos de ambas tendencias teóricas son muy distintos y que entre las especies r y las K hay

toda una gama de posibilidades intermedias.

La diversidad morfológica y estructural (es decir, de nivel de organización) de los Opistobranquios (ROS, 1978) los hace un grupo especialmente heterogéneo en cuanto a la asignación, a priori, de una estrategia determinada; los distintos grupos taxonómicos (y las diferentes especies dentro de cada grupo) se distribuyen a lo largo del citado continuo r-K de manera acorde con tal diversidad, y, a partir de los caracteres utilizados en otro lugar (tamaño, hábitos, alimentación, sustrato, defensas, reproducción; véase ROS, 1980b), que no son, evidentemente, todos los que se pueden tomar en consideración, la secuencia parece ser la siguiente:

(r) - Cefalaspídeos - Piramideláceos - Tecosomas (?) - Aplisiáceos - Pleurobrancáceos - Dendronotáceos - Sacoglosos - Eolidáceos - Doridáceos - (K) (faltan grupos para los que se poseen pocos o ningún dato).

Las características biológicas y ecológicas asociadas al desarrollo han sido, precisamente, las menos estudiadas en el trabajo previo que se acaba de citar, por lo que se justifica su tratamiento aquí; parte de lo que se expondrá se ha esbozado en ROS (1980a).

## EL DESARROLLO DE LOS OPISTOBRANQUIOS

Los Opistobranquios son en su gran mayoría hermafroditas simultáneos (FRANC, 1968); después de la cópula, en la que se produce un intercambio mutuo de material espermático, tiene lugar la oviposición. Las puestas, que se fijan característicamente al sustrato bentónico o a su epibiosis, pueden ser globulares, en forma de cordoncillo, de guirnalda, de encaje o de bolsa gelatinosa y engloban un número más o menos grande de huevos, según las especies. El tamaño y aspecto de estos huevos son variables, en parte por lo que se comentará más adelante; también es variable el número de puestas que deposita un mismo animal a lo largo de un período reproductor o de toda su vida, en el caso de que ésta incluya dos o más de tales períodos.

Hay una clasificación de las puestas por su morfología (HURST, 1966, 1967), que no nos interesa ahora aquí: las antaño supuestas relaciones entre tipo de puesta y tipo de concha larvaria, y entre este último y tipo de desarrollo, presentan tantas excepciones que deben desecharse por completo (véase más adelante).

Desde la puesta, el desarrollo de los Opistobranquios, como el de otros moluscos marinos, pasa por distintas fases, alguna de las cuales puede faltar. Siguiendo en parte a KANDEL (1978) en su descripción de las fases en Aplysia, son éstas:

a) Desarrollo embrionario, que va desde el huevo fertilizado a la eclosión

b) Desarrollo larvario, desde la eclosión a la metamorfosis.

c) Desarrollo metamórfico, que corresponde al paso de larva a juvenil.

d) Desarrollo postmetamórfico o juvenil, desde la metamorfosis a la madurez sexual.

Sólo las tres primeras fases nos interesan aquí. Los opistobranquios las

atraviesan utilizando tres (o cuatro) tipos de desarrollo (THOMPSON, 1967, 1976), que son los ya apuntados por THORSON (1946, 1950) y MILEIKOVSKY (1971) para los invertebrados bentónicos en general. En la tabla I se esquematizan las características más interesantes para nosotros de estos tipos de desarrollo. En esencia, son:

1) Planctotrófico, es decir, indirecto, planctónico, con una larva velígera que tiene un período prolongado de vida pelágica y se alimenta de plancton de forma obligada.

2) Lecitotrófico, indirecto, planctónico, con una velígera de vida pelágica corta que puede prescindir de la planctotrofia, pues posee reservas vitelinas abundantes.

3) Directo o bentónico; el vitelo es abundante y no existe una fase larvaria libre. BONAR (1978) subdivide este tipo de desarrollo en dos, según que exista un desarrollo metamórfico (estadio velígero capsular) o bien éste sea ametamórfico, con un desarrollo condensado o reducido (embriogénesis capsular).

4) Vivíparo; muy raro, citado para poquísimas especies y poco conocido, aunque por lo menos en cuanto a significado quizá fuera adscribible al tipo 3.

En la figura 1 se esquematizan estos tipos de desarrollo. Cabe decir, ante todo, que en lo que sigue no se ha hecho la distinción que señala BONAR (1978); además, para varias especies se ha comprobado la existencia, simultánea en poblaciones distintas o correlativa en una misma población, de dos o más tipos de desarrollo, lo que se ha explicado por causas ambientales climáticas o tróficas rigurosas o cambiantes (CLARK & GOETZFRIED, 1978, y referencias por ellos citadas).

Desde el punto de vista ecológico, las estrategias que siguen las distintas especies según el tipo de desarrollo son muy dispares. Para subvenir las necesidades de una vida planctónica larga, las especies con tipo de desarrollo 1 han de producir gran cantidad de huevos, lo que a su vez supone que éstos han de ser pequeños; además, no precisan poseer reservas vitelinas abundantes, pues la larva velígera se alimenta activamente como cualquier otro componente del zooplancton. Tampoco podrían producir mucho vitelo; estas especies han de escoger entre invertir en soma o invertir en germen, y este último priva en una estrategia pionera. La fase planctónica es larga, lo que favorece la dispersión y la colonización de nuevos ambientes.

Todos los grupos de Opistobranquios tienen especies con larvas velígeras planctotróficas, y estas especies son tanto más numerosas en una fauna cuanto más riguroso es el clima o más inestable el ambiente (CLARK & GOETZFRIED, 1978), lo que contradice claramente la "regla" de THORSON (1950) que, sin embargo, se aplica bien a los demás grupos de invertebrados bentónicos (MILEIKOVSKY, 1971). Así pues, y por lo menos en lo que a desarrollo hace referencia, las especies con desarrollo larvario de tipo 1 son generalistas o pioneras.

Los otros tipos de desarrollo pueden interpretarse como distintas tendencias de liberarse de las servidumbres impuestas por la estrategia de la r.

Tabla 1 - Comparación de las características principales de los tres tipos de desarrollo que se dan en los Opistobranquios (un cuarto tipo estaría constituido por el viviparismo, muy raro). Se indican los aspectos cualitativos que parecen más importantes para el contexto del trabajo, en parte basados en THOMPSON (1976), así como los cuantitativos; para éstos, a corresponde a THOMPSON (1976, basado en 68 especies) y b a ROS (1980a y este trabajo; basado en 169 especies).

Table I - A comparison of the main characteristics of the three developmental types in the Opistobranchia (a fourth type would be viviparity, very rare). The qualitative aspects which appear most significative in this study context, partly based on THOMPSON (1976), are indicated, as are the quantitatives ones; for the latter, a are from THOMPSON (1976; based on 68 species) and b from ROS (1980a and this paper; based on 169 species).

| | Tipo 1: PLANCTOTROFICO | Tipo 2: LECITOTROFICO | Tipo 3: DIRECTO (BENTONICO) |
|---|---|---|---|
| A) PUESTA | | | |
| 1) Tamaño, nº de huevos/puesta | Grande: a=10-26.$10^6$; b=24-30.$10^6$ | Medio: a=11-5.$10^4$; b=22-5.$10^4$ | Pequeño: a=2-5.$10^3$; b=11-12.$10^4$ |
| 2) Tamaño de los huevos (µm Ø) | Pequeño: a=40-170; b=40-180 | Medio: a=110-250; b=70-225 (70--95 con vitelo extraovular). | Grande: a=205-400; b=30-400 (30-120 con vitelo extraovular) |
| 3) Reserva vitelina | Reducida | Grande, en ocasiones extraovular | Grande, en ocasiones extraovular |
| 4) Embriones/cápsula ovígera | Múltiples, hasta 52/cápsula | Únicos o múltiples, hasta 5/cápsula | Normalmente únicos |
| B) DESARROLLO | | | |
| 5) Desarrollo embrionario, duración (a: días a distintas temperaturas; b: °C . día) | Corto, a=2-8; b=40-380 | Largo, a=4-42; b=92-420 | Largo, a=13-50; b=140-960 |
| 6) Desarrollo larvario, carácter y duración de la fase nadadora. | Obligado, de 3 días a 4 semanas y más | No obligado, no más de 2 días | No existe fase nadadora |
| 7) Desarrollo metamórfico, duración y relación con el huevo | Corto, extraovular | Corto, extraovular | Corto, intraovular |
| 8) Desarrollo postmetamórfico | Rápido | Rápido | Lento |
| 9) Larva a la eclosión | Velígera planctónica, nadadora, que se alimenta activamente de plancton (alimento larvario) | Velígera planctónica, nadadora, que no está obligada a alimentarse de plancton (el alimento larvario es el plancton y/o el vitelo) | Pedivelígera, postvelígera o juvenil, bentónica; la alimentación se subviene con el vitelo larvario, y se pasa a una alimentación de adulto no inmediatamente esencial. |

| | | | |
|---|---|---|---|
| 10) Vida adulta (juvenil a muerte), duración | Menos de 1 año | 1 año, a veces más | |
| C) DISTRIBUCION | | | |
| 11) Capacidad de dispersión y colonización de la larva | Muy grande | Grande | Reducida |
| 12) Grupos sistemáticos en los que se presenta | Todos | Cefalaspídeos (pocos), Pleurobranquios, Sacoglosos y Nudibranquios, en especial Dendronotáceos y Eolidáceos. | Cefalaspídeos, Aplisiáceos (pocos) Sacoglosos y Nudibranquios, en especial Doridáceos |
| 13) Porcentaje de especies con este tipo de desarrollo. | a=70; b=57,9 (7,1 de larvas "planctónicas") | a=15; b=17,1 (7,1 de larvas "planctónicas") | a=15; b=17,7 |
| 14) Ambientes en los que predomina | Inestables, rigurosos, fríos | Estables, templados, cálidos | Estables, templados, cálidos |

En el tipo 2 la vida pelágica es corta, no hace falta que la larva velígera se alimente de plancton y se invierte la duración de los períodos de desarrollo embrionario y larvario: el primero es más largo y el segundo más corto, a veces de sólo unas horas. Es decir, los huevos más grandes, con más vitelo, permiten llegar a la fase metamórfica sin pasar por una fase larvaria tan larga. En el tipo 3 la vida pelágica ha sido abolida por completo; la larva velígera, muy modificada, se forma en el interior de la cápsula ovígera (o no se forma: recuérdense las dos variantes del desarrollo indicadas) y a la eclosión surge directamente un juvenil, bien alimentado y que ha superado, quizá saltándose algunas de ellas, las fases a) b) y c) del desarrollo. La reserva vitelina es grande y, como en el tipo 2, a veces extraovular (CLARK & GOETZFRIED, 1978); véase el significado probable del vitelo extracapsular más adelante). Los huevos son, por lo general, grandes, pocos y tardan mucho en eclosionar.

El desarrollo lecitotrófico y directo se presenta en algo más del 30 por ciento de especies de opistobranquios, por término medio, aumentando esta proporción (hasta más de un 50 % en Florida: CLARK & GOETZFRIED, 1978) en los ambientes más estables; los tipos de desarrollo 2 y 3 representan la estrategia de la K en relación con la reproducción. Hay muy pocos datos, y confusos, sobre las poquísimas especies vivíparas, por lo que no se considerarán aquí, aunque a priori cabe considerarlas estrategas de la K extremas.

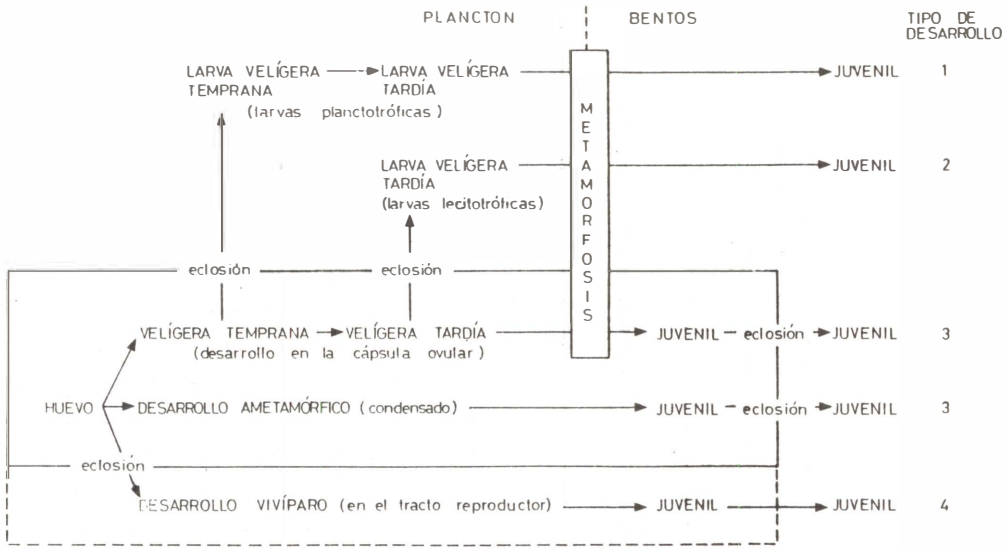


Fig. 1. Resumen esquemático de las distintas pautas de desarrollo temprano en los Opistobranquios. El rectángulo de línea contínua representa el desarrollo que se produce dentro de la cápsula ovular: el de línea de trazos corresponde al desarrollo que tiene lugar dentro del tracto reproductor, a partir de estadios tempranos de desarrollo no bien conocidos. A la derecha se indica la relación de estas pautas con los tipos de desarrollo de THOMPSON (1967, 1976) y de KANDEL (1978), y arriba el ambiente marino en el que viven las larvas. Modificado de BONAR (1978).

Fig. 1. Diagrammatic summary of the different early developmental patterns in Opisthobranchia. The solid line rectangle represents development taking place inside the egg capsule; the broken line one the development inside de reproductive tract, from early development stages now well known. At right the relationship of these patterns with the development types of THOMPSON (1967, 1976) and KANDEL (1978) is given, and at top the marine environment in which the larvae live. Modified from BONAR (1978).

## DESARROLLO Y ESTRATEGIAS BIONÓMICAS

He utilizado todos los datos de que he podido disponer en la literatura, referidos a 206 especies de todo el mundo, para intentar esclarecer las relaciones reales entre unos cuantos parámetros de desarrollo. Son los siguientes (véase la tabla II): número de huevos por puesta; diámetro medio de los huevos; días de incubación (es decir, duración del desarrollo embrionario); temperatura a la que se realiza este desarrollo, y tipo de desarrollo (de THOMPSON, 1967).

Hay que decir de entrada que los datos son fragmentarios: muy pocos autores presentan datos de conjunto, y cuando se da el número de huevos se omite su tamaño, o al revés, o bien quien cita períodos y temperaturas de incubación omite indicar el tipo de desarrollo. A este respecto, prácticamente nunca se hace la distinción ya señalada anteriormente entre los dos tipos de desarrollo directo (BONAR, 1978),

por lo que aquí se ha considerado un tipo global único. El número de huevos es por puesta, no por año o total; en algunos casos es claro que los valores (que a veces sobrepasan los $10^7$ huevos por unidad de puesta) serían más elevados si ello se hubiera computado (en las especies iteróparas o en las semélparas que realizan puestas repetidas en un mismo período reproductor).

Otro factor de error que afecta a los tipos de desarrollo se refiere al hecho de que, además de la escasez de datos, muchas citas indican la presencia de larvas "planctónicas" o "pelágicas", sin especificar si son planc- o lecitotróficas. El producto ºC x días de incubación no tiene por que ser constante para una misma especie a diferentes temperaturas, pero los distintos valores del mismo oscilan alrededor de un "centro de gravedad"; en la figura 3 estos valores aparecen repetidos si corresponden a distintos puntos. Se ha abandonado un primer intento de incorporar a la tabla el tipo de concha larvaria (THORSON, 1946; THOMPSON, 1961); además de la escasez de referencias, parece actualmente (SOLIMAN, 1977) que ésta se halla menos relacionada con el tipo de desarrollo de lo que antaño se creyó.

En la tabla III se indica cómo se distribuyen los tipos de desarrollo en las especies de la tabla II para las que se cita tal carácter (169). Hay cer-

Tabla II - Relación de especies de Opistobranquios con los datos base utilizados en el presente trabajo. Los números de las especies identifican únicamente los puntos de la figura 2; la nomenclatura es, salvo contadas excepciones, la que emplean los autores de las referencias. El número de huevos es por puesta; a indica aproximadamente y m número máximo; cuando se dan intervalos de variación se ha hecho la media de los dos valores para su cómputo, a pesar de lo inadecuado del procedimiento. El diámetro de los huevos es en micras; en algunos casos se dan los dos diámetros límite si el huevo no es esférico; cuando se dan valores límite se ha hecho asimismo la media; $ indica presencia de vitelo extraovular. Los datos de desarrollo se limitan a duración y temperatura y, cuando se conoce, tipo de desarrollo (de THOMPSON, 1967). Cuando se cita más de un tipo de desarrollo se pone entre paréntesis el que parece menos probable; la indicación 1-2 corresponde a que en la bibliografía se cita un desarrollo "planctónico" o "pelágico", sin más (segunda columna de las tablas III y IV). El número de la referencia corresponde al que se da en la bibliografía; en el caso de que en un trabajo se reúna información de otros anteriores, sólo se cita éste.

Table II - Opisthobranch species with the basic data used in the present study. The species number identify only the points in the fig. 2; the nomenclature is, with rare exceptions, the one used by the authors of the references. The egg number is per spawn mass; a means approximately and m maximum number; when intervals of variation are given the mean has been calculated, in spite of the inadequacy of the procedure. Egg diameter in microns; in some cases two limit diameters are given if the egg is'nt spherical; when limit values are given the mean has also been calculated; $ means presence of extraovular yolk. The development data are restricted to duration and temperature and, when known, development type (of THOMPSON, 1967). When more than one development type is cited, the one seeming less probable appears within brackets; 1-2 means the indication in the literature of "pelagic" or "planktonic" development, without further indications (second column in tables III and IV). The reference number is that in the bibliography; when in a paper the information of a previous one is assembled, only this one is cited.

| Nº | Especie/Species | Huevos/puesta Eggs/spawn mass | Ø huevos, µm Egg Ø, µm | Desarrollo/Development Días/Days | ºC | Tipo/Type | Referencia Reference |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | CEPHALASPIDEA | | | | | | |
| 1. | Decorifer matushimana (NOMURA) | 2.500 (a) | 85 | - | - | 1-2 | 52 |
| 2. | Doridium gigliolii (TAPPARONE-CANEFRI) | - | 85 (a) | 11-12 | 10-22 | 1 | 50 |
| 3. | Haminea solitaria SAY | 2.000 (a) | 80 (a) | 4 | 24-26 | 1 | 23 |
| | | 2.000-3.000 | - | 7 | 18-20 | - | 56 |
| 4. | Philine aperta (LINNÉ) | - | 140 | - | - | - | 15 |
| | | - | - | 3,5 | 23 | 1 | 108 |
| | | - | - | 8 | 13 | 1 | 108 |
| | | 25.000-50.000 | - | - | - | 1 | 116 |
| 5. | Philine denticulata (J. ADAMS) | 50-70 | 60-70 | - | - | 1 | 57, 12 |
| | | 250-700 | 60 | 5 | 18 | 1 | 86 |
| 6 | Philine japonica LISCHKE | - | 80-86 | 13-16 | 5-21 | 1 | 50 |
| 7 | Retusa obtusa (MONTAGU) | 25 | 243 | 28 | 12 | 3 | 100 |
| | | 13 | 330 | 28 | 12 | 3 | 100 |
| 8. | Retusa truncatula BRUGUÈRE | 706 (m) | 75-100 | 5,25 | 15-20 | 1 | 84, 116 |
| | | 80 | - | - | - | 1 | 72 |
| 9. | Runcina coronata (QUATREFAGES) | 20-30 | - | - | - | 3 | 122 |
| | | - | 230 | - | - | 3 | 112 |
| 10. | Runcina ferruginea KRESS | - | 320-350 | - | - | - | 65 |
| 11. | Runcina setoensis (BABA) | 2-100 | 240-260 | 38-42 | 15 | 3 | 3 |
| | THECOSOMATA | | | | | | |
| 12. | Cymbulia peroni BLAINVILLE | - | - | - | - | 1 | 12 |
| 13. | Limacina retroversa (FLEMING) | - | - | - | - | 1 | 12 |
| | GYMNOSOMATA | | | | | | |
| 14. | Clione limacina (PHIPPS) | 150 | 100-120 | 3-4 | - | - | 68 |
| 15. | Paedoclione doliiformis | 4-165 | 150-160 | 3 | 17-19 | - | 68 |

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | APLYSIACEA | | | | | | |
| 16. | Aplysia brasiliana RANG | – | – | – | – | 1 | 12 |
| 17. | Aplysia californica COOPER | 1.500.000 | – | 8-11 | 25 | 1 | 59, 12 |
| 18. | Aplysia dactylomela RANG | 10.000-50.000 | – | 8-9 | – | 1(2) | 78, 12 |
| | | 742.720 | 85 | – | – | 1(2) | 74 |
| 19. | Aplysia depilans LINNE | 3.308.000 | 93-103 | 14-16 | 25 | 1 | 8 |
| | | 3.000.000 | 90-110 | – | – | – | 7 |
| 20. | Aplysia fasciata POIRET | 25.877.400 | 90-114 | 14-16 | 25 | 1 | 7, 8 |
| 21. | Aplysia juliana QUOY & GAIMARD | – | 75-80 | 10-11 | 18-20 | 1 | 120, 12 |
| 22. | Aplysia kurodai (BABA) | – | 73-85 | 8-9 | 20-23 | – | 120 |
| 23. | Aplysia oculifera ADAMS & REEVE | – | 70-75 | 8-10 | 24-27, | – | 120 |
| 24. | Aplysia parvula MÖRCH | – | 70-80 | 7-10 | 19-24 | 1 | 120, 12 |
| 25. | Aplysia pulmonica GOULD | – | – | – | – | 1 | 12 |
| 26. | Aplysia punctata (CUVIER) | 30.000 | – | – | – | 1 | 22 |
| | | – | 85 | – | – | 1 | 116 |
| | | 108.000 | – | – | – | 1 | 24 |
| | | 80.000 | – | – | – | 1 | 93 |
| | | 135.180 | 93-103 | 15 | 20-22 | 1 | 8 |
| 27. | Dolabella auricularia (SOLANDER) | – | – | – | – | 1 | 12 |
| 28. | Petalifera punctulata (TAPPARONE-CANEFRI) | – | 60 | 6-7 | 24-29 | 1(2) | 52 |
| | | – | 78-88 | 6-7 | 20-24 | – | 120 |
| 29. | Phyllaplysia engeli MARCUS | 20.000 | 60 | – | – | – | 70 |
| 30. | Phyllaplysia taylori DALL | – | 100(110)116 | 19-24 | 16 | 3 | 9, 10 |
| | | 8.000-56.000 | 144(150,7)157 | 27 | 17,5 | 3 | 13 |
| 31. | Stylocheilus longicauda QUOY & GAIMARD | – | 70 | 6 | – | 1(2) | 78, 12 |
| | | – | 63-68 | 6-7 | 25-28 | – | 120 |
| | PLEUROBRANCHACEA | | | | | | |
| 32. | Berthella plumula (MONTAGU) | – | 190-210 | – | – | 2 | 112 |
| 33. | Berthellina citrina (RUPELL & LEUCKART) | – | 200-250 | 10 | 28,5 | 2 | 30 |
| | | – | – | 21 | 16-19 | – | – |
| | | – | 300(340)380 | 19-21 | 18-23 | 2 | 119 |
| | | – | – | 14-16 | 24-27 | – | – |

(Continuación de la tabla II)

| Nº | Especie/Species | Huevos/puesta Eggs/spawn mass | Ø huevos, µm Egg Ø, µm | Desarrollo/Development Días/Days | ºC | Tipo/Type | Referencia Reference |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 34. | Pleurobranchus membranaceus (MONTAGU) | - | 80-95 | - | - | 1 | 112 |
| 35. | Tylodina corticalis TATE | - | 98 | - | - | - | 113 |
| 36. | Umbraculum sinicum (GMELIN) | 4.600.000 | 85-90 | - | - | - | 113 |
| | SACOGLOSSA | | | | | | |
| 37. | Alderia modesta (LOVEN) | 198-455 | 62(a) | 5 | 12-18,5 | 1 | 85 |
| | | - | 70-80 | - | - | 1 | 55 |
| | | - | 78-87 | 5-5,5 | 15 | 1 | 112 |
| | | - | 70 | - | - | 1 | 17, 19 |
| | | 1.000 | - | 5-6 | 14 | - | 99 |
| | | - | 82 | 3-3,5 | 20,4 | - | 86 |
| 38. | Berthelinia caribbea EDMUNDS | 40-80 | - | - | - | - | 25 |
| | | 35-40(80-100) | 30 | 15 | 25-26 | 3 | 42 |
| 39. | Berthelinia limax (KAWAGUTI & YAMASU) | 11-470 | - | $20\pm2$ | 26-28 | 2 | 60 |
| | | - | - | 25 | 20 | - | 61 |
| 40. | Bosellia mimetica TRINCHESE | - | 40-75 | 13 | 16 | - | 96 |
| 41. | Costasiella lilianae (MARCUS) | 75 | 97,7$ | - | - | 3 | 19 |
| 42. | Cyerce antillensis ENGEL | 1.240 | 112 | - | - | 2 | 19 |
| 43. | Elysia cauze MARCUS | 1.200 | 120 | 14,5 | 23-25 | 3(1,2) | 20, 12 |
| | | 400 | 121$ | - | - | 3 | 19 |
| 44. | Elysia chlorotica GOULD | 3.360-48.287 | $74,3\pm1,8$ | 6 | 20-24 | 1-2(3) | 56, 12 |
| | | - | $78,4\pm2,8$ | 8-9 | 13-15 | - | - |
| | | - | - | 12 | 15-25 | - | - |
| 45. | Elysia hamatanii BABA | - | 68 | 6 | 15-25 | 1 | 48 |
| 46. | Elysia maoria | - | 100 | 14 | 17-23 | - | 87, 63 |
| 47. | Elysia papillosa VERRILL | 280 | 91,9$ | - | - | 2 | 19 |
| 48. | Elysia timida RISSO | - | - | - | - | 3 | 12 |
| 49. | Elysia tuca MARCUS | 570 | 111$ | - | - | 2 | 19 |

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 50. Elysia viridis (MONTAGU) | 2.000 | 81 | 5-6 | 20 | - | 47 |
| | 6.000 | 66 | 15-16 | 10-12 | 1 | 63 |
| | - | 66-76 | - | - | - | 73 |
| | 825 | 78-80 | - | - | 1 | 86 |
| 51. Ercolania funerea (COSTA) | 1.050 | 59,5 | - | - | 1 | 19 |
| 52. Ercolania fuscovittata (LANCE) | 70 | 66,5 | - | - | 1 | 19 |
| 53. Hermaea bifida (MONTAGU) | - | 49-54 | - | - | - | 73 |
| | 500(a) | - | - | - | - | 76 |
| 54. Hermaea dendritica (ALDER & HANCOCK) | - | 47-67 | 9 | 13-15 | 1 | 62 |
| | 80-130 | 70 | - | - | - | 18 |
| | - | 72±5,1 | - | - | 1 | 17 |
| | 600 | - | 10 | 21 | - | 76 |
| 55. Hermaea paucicirra PRUVOT-FOL | 50-100 | 80 | - | - | - | 92 |
| 56. Hermaea viridis (TRINCHESE) | - | 40-60 | 8-9 | 16 | - | 96 |
| 57. Limapontia capitata (MULLER) | 800 | 58-67 | - | - | 1 | 73 |
| | 10-450 | - | 7-8 | 16-17 | 1 | 123 |
| | 50-700 | 82 | 12 | 10-14 | 1 | 16 |
| | - | - | 8 | 19-21 | - | - |
| | - | 100 | 14 | 11-15 | - | 28 |
| | 200 | - | 5-6 | 14 | - | 99 |
| | 450-900 | 67-100 | - | - | 1-2 | 91 |
| 58. Limapontia depressa (ALDER & HANCOCK) | 49-199 | 70-77 | - | - | - | 112 |
| | 73-950 | 80 | 10 | 10-14 | 1 | 16 |
| | - | - | 7 | 19-21 | - | - |
| | - | 53-62 | 6-8 | 15-20 | - | 112 |
| | 200 | - | 6-7 | 14 | - | 99 |
| | 100-200 | - | 12 | 20 | - | 76 |
| 59. Limapontia senestra (QUATREFAGES) | 13 | - | - | - | 3 | 21 |
| | 10-12 | 400 | - | - | 3 | 28 |
| | 40(m) | - | - | - | 3 | 73 |
| | - | - | 18-24 | - | 3 | 79, 80 |
| | 3-26 | 200 | 24 | 10-14 | 3 | 16 |
| | 30(m) | 160-200 | - | - | 3 | 91 |

(Continuación de la tabla II)

| Nº | Especie/Species | Huevos/puesta Eggs/spawn mass | Ø huevos, µm Egg Ø, µm | Desarrollo/Development Días/Days | ºC | Tipo/Type | Referencia Reference |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 60. | Lobiger souverbiei FISCHER | 3.280 | 54,6 | - | - | 1 | 19 |
| 61. | Oxynoe antillarum MÖRCH | 9.300 | 62,5 | - | - | 1 | 19 |
| 62. | Stiliger berghi BABA | - | 65 | 9 | 15 | 1-2 | 53 |
| 63. | Stiliger boodleae BABA | - | 65-100 | 7(a) | 17-20 | 1 | 48 |
| 64. | Stiliger fuscatus (GOULD) | - | 64,5±2,0 | - | - | 1 | 17 |
| 65. | Stiliger fopalai RAO | - | 70 | 4 | - | 1 | 81 |
| 66. | Stiliger niger LEMCHE | 3.435 | 70 | 4-5 | 19-22,5 | 1 | 85 |
| 67. | Tamanovalva limax KAWAGUTI & BABA | - | - | - | - | 2 | 12 |
| 68. | Tridachia crispata (MÖRCH) | 330 | 205 | - | - | 2 | 19 |
| | DENDRONOTACEA | | | | | | |
| 70. | Dendronotus frondosus ASCANIUS | 15.000(m) | 200-400 | 32 | 10 | 2 | 112 |
| | | 20.000-33.000 | - | - | - | 2 | 90 |
| | | - | 113,4±7,0 | - | - | 1 | 17 |
| 71. | Doto acuta SCHMEKEL & KRESS | - | 110-120 | 16-20 | 16 | 3(?) | 98 |
| 72. | Doto chica MARCUS | 5.500 | 76,8 | - | - | 1 | 19 |
| 73. | Doto coronata (GMELIN) | - | - | 7 | 10-12 | 1 | 43 |
| | | - | 61-67 | 16 | 10 | 1 | 112 |
| | | - | - | 12 | 15 | - | - |
| | | 35.500(m) | 68-73 | - | - | 1 | 73 |
| | | - | 75 | 8-9 | 18 | - | 98 |
| | | - | - | 8-10 | 16 | - | - |
| | | - | 89,5±5,5 | - | - | 1 | 17 |
| | | - | 72,5±6,8 | 13 | 10-12 | 1 | 64 |
| 74. | Doto doerga MARCUS | 30-100 | 60-70 | 6-9 | 16 | - | 125 |
| 75. | Doto eireana LEMCHE | 500-1.500 | 80 | - | - | - | 69 |
| 76. | Doto fragilis (FORBES) | - | 83±2,2 | 18 | 10-12 | 1 | 64 |

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | - | - | 9-10 | 18-22 | - | - |
| | | - | 77-87 | 18 | 10-12 | - | 98 |
| 77. | Doto japonica ODHNER | - | 80 | 5 | 26-30 | 1-2 | 53 |
| 78. | Doto paulinae TRINCHESE | - | 60-75 | 10 | 16 | - | 98 |
| 79. | Doto pinnatifida (MONTAGU) | - | 95,5±4,2 | 16 | 10-12 | 1 | 64 |
| | | - | - | 9-10 | 18-22 | - | - |
| | | - | 91-108 | 16 | 10-12 | - | 98 |
| | | - | - | 10 | 18-20 | - | 77 |
| 80. | Doto rosea TRINCHESE | - | 60-80 | 13 | 16 | 1-2 | 98 |
| 81. | Doto yongei THOMPSON | - | 64 | - | - | 1 | 114 |
| 82. | Hancockia burni THOMPSON | - | 82 | 2 | 20 | 1 | 114 |
| 83. | Lomanotus stauberi CLARK & GOETZFRIED | 1.800 | 106 | - | - | 2 | 19 |
| 84. | Melibe sp. | - | - | - | - | 1 | 12 |
| 85. | Tritonia diomedea BERGH | - | - | - | - | 1 | 12 |
| 86. | Tritonia hombergi CUVIER | 52.000 | 190-210 | 36-38 | 9-10 | 2 | 110, 111 |
| | | - | 200-227 | 27 | 13-15 | - | 62 |
| 87. | Tritonia plebeia JOHNSTON | 5.000(m) | 80-90 | - | - | 1 | 123 |
| | DORIDACEA | | | | | | |
| 88. | Acanthodoris brunnea MACFARLAND | - | - | 8-10 | 9 | - | 58 |
| 89. | Acanthodoris pilosa (MULLER) | 163.000 | 64-76 | 10 | 10 | - | 73, 112 |
| | | 20.000-40.000 | - | - | - | 1 | 90 |
| | | - | 80,9±3,4 | - | - | 1 | 17 |
| | | - | 93-100 | 8-9 | 15-18 | 1 | 62 |
| 90. | Adalaria proxima (ALDER & HANCOCK) | 180-2.470 | 170-200 | 36-42 | 9-10 | 2 | 109 |
| | | - | 180 | - | - | 2 | 117 |
| 91. | Aegires punctilucens (D'ORBIGNY) | - | - | - | - | 1 | 12 |
| 92. | Ancula gibbosa (RISSO) | 4.000 | 74,0±1,7 | - | - | 1 | 17, 19 |
| | | 120 | - | 10 | 20-22 | - | 76 |
| 93. | Archidoris montereyensis (COOPER) | 2.000.000(a) | 82 | 20-24 | 17 | 1 | 71 |
| 94. | Archidoris pseudoargus (RAPP) | 645.000 | - | - | - | 1 | 22 |
| | | 50.000 | - | - | - | 1 | 1 |
| | | 120.000-130.000 | 140-170 | 28 | 10 | 1 | 73, 112 |
| | | - | 147-167 | 18 | 15-18 | - | 62 |

(Continuación de la tabla II)

| Nº | Especie/Species | Huevos/puesta Eggs/spawn mass | Ø huevos, µm Egg Ø, µm | Desarrollo/Development Días/Days | ºC | Tipo/Type | Referencia Reference |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 95. | Asteronotus cespirosus (VAN HASSELT) | 316.000-4.885.650 | 65-70 | 4 | 27,8 | 1-2 | 38 |
| | | - | - | 5,5 | 24,8 | - | - |
| 96. | Cadlina laevis (LINNE) | 130-600 | 370-390 | 50(a) | 10 | 3 | 112 |
| 97. | Casella atromarginata CUVIER | 49.000-188.650 | 130-140 | 10 | 25 | 1 | 22 |
| 98. | Casella obsoleta (RUPELL & LEUCKART) | 924-1.560 | 300-330 | 25 | 27,2 | 3 | 39 |
| 99. | Chromodoris annulata ELIOT | 31.000-108.000 | 96(a) | 6 | 28,5 | 1 | 31 |
| 100. | Chromodoris inornata PEASE | 14.000-161.000 | 80 | 7-8 | 24 | 1-2 | 40 |
| | | - | - | 9-9,5 | 22 | - | - |
| | | - | - | 5 | 28 | - | - |
| 101. | Chromodoris loringi (ANGAS) | - | - | - | - | 3 | 12 |
| 102. | Chromodoris pulchella (RUPELL & LEUCKART) | 48.000 | 90-130 | 6 | 20,5 | 1 | 31 |
| 103. | Chromodoris quadricolor (RUPELL & LEUCKART) | 62.000-65.205 | 70-90 | 12 | 18 | 1 | 33 |
| 104. | Chromodoris tinctoria (RUPELL & LEUCKART) | 3.800-62.000 | 100 | 6-6,5 | 27 | 1-2 | 35 |
| 105. | Crimora papillata ALDER & HANCOCK | 5.000(a) | 120 | - | - | - | 46 |
| 106. | Dendrodoris fumata (RUPELL & LEUCKART) | 3.000-165.490 | 100 | 17 | 17 | 1-2 | 41 |
| | | - | - | 15-16 | 18 | - | - |
| | | - | - | 11-14 | 22 | - | - |
| | | - | - | 8-11 | 24 | - | - |
| | | - | - | 6,5 | 27-27,4 | - | - |
| | | - | - | 5,5 | 28 | - | - |
| 107. | Dendrodoris krebsi (MORCH) | 10.500 | 205 | - | - | 3 | 19 |
| 108. | Dendrodoris limbata (CUVIER) | 5.850 | 270-300 | - | - | 3 | 107 |
| 109. | Dendrodoris miniata (ALDER & HANCOCK) | - | 210-220 | - | - | 3 | 115 |
| 110. | Discodoris concinna (ALDER & HANCOCK) | 1.000.000-3.532.800 | 75 | 4,5 | 27,5 | 1(2) | 36 |
| 111. | Discodoris erythraensis VAYSSIERE | 24.000-51.1 0 | 120 | 11-12 | 19 | 2 | 33 |
| 112. | Doridella obscura VERRILL | 375 | 110 | - | - | - | 26 |
| | | - | 81,5 | - | - | - | 19 |
| | | - | - | - | - | 1 | 12 |

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 113. Doriopsilla areolata BERGH | - | 132 | 13,5 | 19 | - | 4 |
| 114. Doriopsilla pharpa MARCUS | 1.050 | 213 | - | - | 3 | 19 |
| 115. Doriopsilla sp. | 430 | 204 | - | - | 3 | 19 |
| 116. Doriopsis aurantiaca (ELIOT) | - | 100 | 5 | 25-32 | 1 | 51 |
| 117. Doriopsis viridis PEASE | - | 67(a) | 6 | 27-34 | 1 | 51 |
| 118. Doris verrucosa LINNE | - | 93,7+4,4 | - | - | 1 | 17 |
| 119. Glossodoris bilineata PRUVOT-FOL | - | 100 | 11 | 18-20 | - | 27 |
| | - | - | 6 | 23-24 | - | - |
| 120. Glossodoris gracilis RAPP | - | 240 | 25 | - | 3 | 27 |
| 121. Glossodoris luteopunctata GANTES | - | 140 | 11 | 18-20 | - | 27 |
| 122. Glossodoris sibogae (BERGH) | - | 195-225 | 25-28 | 27-29 | 3 | 118 |
| | - | - | 45(m) | 18-23 | - | - |
| 123. Goniodoris nodosa (MONTAGU) | 14.000-32.500 | 73-103 | - | - | 1 | 73, 112 |
| | - | 73-107 | 14-15 | 15-18 | 1 | 62 |
| 124. Goniodoris sugashimae BABA | - | 119 | 8-10 | 15-25 | 1 | 50 |
| 125. Gymnodoris bicolor (ALDER & HANCOCK) | - | 68 | 7 | 16-20 | 1 | 48 |
| 126. Halgerda rubicunda BABA | - | 110(a) | 6 | 27-34 | 1 | 49 |
| 127. Hexabranchus sanguineus (RUPELL & LEUCKART) | 95.000-3.276.000 | 100-110 | 12 | 21,5 | 1-2 | 34 |
| | - | - | 10,2 | 23,5 | - | - |
| | - | - | 6 | 27 | - | - |
| 128. Homoiodoris japonica BERGH | - | 80 | 6 | 24-29 | 1-2 | 52 |
| 129. Hypselodoris edenticulata (WHITE) | 124.000 | 120 | - | - | 3 | 19 |
| 130. Jorunna tomentosa (CUVIER) | 145.000(a) | 69-90 | 23 | 9-10 | 1 | 73, 112 |
| 131. Okadaia elegans (BABA) | 3-23 | - | 18-19 | - | 3 | 2 |
| 132. Okenia evelinae MARCUS | 1200 | 60,1 | - | - | 1 | 19 |
| 133. Onchidoris fusca (MULLER) | 60.000 | - | - | - | 1 | 75, 43 |
| | 35.000-125.000 | 80-100 | 17-19 | 10 | 1 | 112 |
| 134. Onchidoris muricata (MOLLER) | 2.500-53.000 | 73-100 | 14 | 9-10 | 1 | 73, 112 |
| | - | - | 14(a) | 11-13 | 1 | 11 |
| | - | 90 | - | - | 1 | 117 |
| 135. Phyllidia pulitzeri PRUVOT-FOL | 20.000 | 150 | - | - | - | 5 |
| 136. Platydoris scabra (CUVIER) | 1.507.520 | 90-100 | 5 | 27-27,8 | 1 | 101 |
| 137. Polycera quadrilineata (MULLER) | 21.550 | 70-90 | 18-20 | 8,5-9,5 | 1 | 112 |
| | 600-7.000 | - | 13-15 | 8 | - | 29 |

(Continuación de la tabla II)

| Nº | Especie/Species | Huevos/puesta Eggs/spawn mass | Ø huevos, µm Egg Ø, µm | Desarrollo/Development Días/Days | ºC | Tipo/Type | Referencia Reference |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 138. | Polycerella emertoni (WERRILL) | 175 | 57,8 | - | - | - | 17, 19 |
| 139. | Rostanga rufescens IREDALE & D'ONOGHUE | - | 73-100 | 12 | 15-18 | 1 | 62 |
| 140. | Siraius kyolis MARCUS | 3.750 | 118 | - | - | 2 | 19 |
| 141. | Trapania dalva MARCUS | 5.300 | 88,6 | - | - | 1 | 19 |
| 142. | Trapania maculata HAEFELFINGER | 4.000 | - | 11 | 20-26 | - | 44 |
| 143. | Trippa areolata (ALDER & HANCOCK) | 196.000-4.113.500 | 100 | 4 | 27,4 | 1-2 | 37 |
| 144. | Trippa spongiosa (KELAART) | 103.680 | 200 | 11 | 27 | 3 | 37 |
| 145. | Vayssierea caledonica (RISBEC) | 5(m) | - | 29 | - | 3 | 88, 12 |
| | ARMINACEA | | | | | | |
| 146. | Antiopella cristata (DELLE CHIAJE) | - | 80(83,5)86,5 | 21-23 | 10-12 | - | 63 |
| 147. | Armina tigrina RAFINESQUE | 10.000 | 82,0 | - | - | 1 | 19 |
| 148. | Dermatobranchus striatellus BABA | 60 | 170 | 6 | 24 | 3 | 54 |
| 149. | Hero formosa (LOVEN) | - | 75-89 | 17-19 | 10 | 1 | 112 |
| | AEOLIDACEA | | | | | | |
| 150. | Aeolidiella alderi (COCKS) | 30-1.200 | 280-300 | 13 | 25 | 3 | 103, 106 |
| | | - | - | 20 | 18 | - | - |
| | | - | - | 10 | 21 | - | 76 |
| 151. | Aeolidiella glauca (ALDER & HANCOCK) | 60.000-100.000 | - | 11 | 10-12 | 1 | 43 |
| 152. | Aeolidiella sanguinea (NORMAN) | - | 110-120 | 5-6 | 18-22 | - | 106 |
| 153. | Aeolidiella japonica ELIOT | - | 77-85 | 8 | 24 | 1(2) | 54 |
| 154. | Antonietta luteorufa SCHMEKEL | 100 | 100 | 7 | 21 | - | 124 |
| 155. | Berghia verrucicornis (DA COSTA) | - | 83-85 | - | - | - | 8 |
| | | 5.100 | 90,3 | - | - | 1 | 19 |
| 156. | Calmella sphaerifera SCHMEKEL | - | 45 | 5 | 18 | - | 94 |
| 157. | Catriona aurantia (ALDER & HANCOCK) | 630 | 149,1±4,7 | - | - | 2 | 17, 19 |
| | | - | 107(111)113 | 7-8 | 18-2 | 2 | 63 |
| | | - | - | 9-10 | 16 | - | - |

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | - | - | 13 | 8-11 | - | 57 |
| 158. Catriona bicolor (BERGH) | - | 85-120 | 8-11 | 9-24 | 1 | 48 |
| 159. Catriona ornata (BABA) | - | 90-110 | 14 | 9-21 | 1 | 19 |
| 160. Catriona pinnifera (BABA) | - | 110(a) | 15 | 14-25 | 1 | 49 |
| 161. Cerberilla bernadetti TARDY | 12.000-18.000 | - | 5 | 18-20 | 1 | 105 |
| 162. Coryphella gracilis (ALDER & HANCOCK) | - | 50-60 | 10-15 | 9-10 | 1 | 67 |
| 163. Coryphella lineata (LOVÉN) | 9.400(m) | 64-70 | 7 | 13,5-15 | 1 | 73, 112 |
| 164. Coryphella nobilis VERRILL | - | 80 | 10-14 | 8-10 | 1 | 66, 67 |
| 165. Coryphella pellucida (ALDER & HANCOCK) | - | 70-80 | 12-14 | 8-10 | 1 | 67 |
| 166. Coryphella salmonacea (COUTHOUY) | - | 250 | 45-55 | 4-6 | 3 | 67, 12 |
| 167. Coryphella trilineata O'DONOGUE | 25.000 | 75 | 4,5-5 | 15,9 | 1 | 14 |
| 168. Coryphella verrucosa (M. SARS) | n.000 | 85-100 | 7-8 | 13 | 1 | 67 |
| 169. Cratena pilata (GOULD) | 750 | 81,2 | - | - | 1 | 19 |
| | - | 74,8±3,5 | - | - | - | 17 |
| 170. Cuthona adyarensis RAO | - | 180(a) | 4 | 22-24 | 2 | 82 |
| 171. Cuthona nana (ALDER & HANCOCK) | 450-1.500 | 160 | 50-55 | 4 | 3(2,1) | 89, 12 |
| | - | - | 34-36 | 8 | - | - |
| | - | - | 18-21 | 11-23 | - | - |
| | - | - | 16-17 | 16 | - | - |
| 172. Cuthona pustulata (ALDER & HANCOCK) | 13-400 | 205 | - | - | 3 | 90 |
| 173. Dondice occidentalis (ENGEL) | 11.900 | 80,2 | - | - | 1 | 19 |
| 174. Embletonia mediterranea (COSTA) | - | - | 2-2.5 | 20-25 | 1(2) | 121, 12 |
| 175. Eolidina mannarensis RAO & ALAGARSWAMI | 80-200 | 150 | 8 | 29-31 | 2 | 83 |
| 176. Ercolania coerulea TRINCHESE | - | 60-75 | 11-13 | 16 | - | 96 |
| 177. Eubranchus cingulatus (ALDER & HANCOCK) | - | 80-100 | 6-6,5 | 18-20 | 2 | 63 |
| | - | - | 14-16 | 10-12 | - | - |
| 178. Eubranchus doriae (TRINCHESE) | - | 120 | 9-10 | 22-24 | 2 | 103, 12 |
| 179. Eubranchus exiguus (ALDER & HANCOCK) | 20-70 | - | 6 | 10-12 | 1 | 43 |
| | 15(40-50)90 | 120 | 9-10 | 22-24 | - | 103 |
| | - | 80,0±3,0 | - | - | 1 | 17 |
| | - | - | 4 | 22,5 | 2 | 63 |
| | - | - | 6 | 10-12 | - | - |
| | - | 90 | 6 | 16 | - | 96 |
| | - | - | 8-9 | 17,3 | - | - |

(Continuación de la tabla II)

| Nº | Especie/Species | Huevos/puesta Eggs/spawn mass | Ø huevos, µm Egg Ø, µm | Desarrollo/Development Días/Days | ºC | Tipo/Type | Referencia Reference |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 180. | Eubranchus farrani (ALDER & HANCOCK) | 588-650 | - | - | - | 1 | 73, 112 |
| | | - | 127(137)147 | 13-15 | 10-12 | 2 | 63 |
| | | - | - | 8 | 18-20 | - | - |
| 181. | Eubranchus misakiensis (BABA) | 250(a) | 90(a) | 13 | 6-21 | 1 | 51 |
| 182. | Eubranchus pallidus (ALDER & HANCOCK) | 15-173 | 110-150 | 4 | 15-25,5 | 2 | 84 |
| | | - | - | 9 | 17,3 | - | - |
| | | - | 93 | 13 | 10-12 | 2 | 63 |
| | | - | - | 7 | 11,5 | - | - |
| 183. | Facelina auriculata (MULLER) | 13.000 | - | 6 | 17-19 | 1 | 112 |
| | | 27.400(m) | 64-90 | - | - | 1 | 73 |
| 184. | Facelina coronata (FORBES) | - | - | 5-6 | 15-20 | 1 | 106, 12 |
| | | - | - | 11 | 16 | - | - |
| 185. | Facelina fusca SCHMEKEL | 40-200 | 180 | 8-10 | 13 | 1(2) | 124 |
| 186. | Favorinus auritulus MARCUS | 550 | 170 | - | - | 2 | 19 |
| 187. | Favorinus branchialis (MULLER) | 70 | - | 6-8 | - | 1 | 85 |
| | | 20.000(a) | 40(a) | - | - | 1 | 46 |
| 188. | Hermissenda crassicornis (ESCHSCHOLTZ) | 6.900-1.000.000 | 65,4±1,2 | 5-6 | 13-15 | 1 | 56 |
| 189. | Hervia costai HAEFELFINGER | 10.000 | 90 | 19 | 13 | - | 45 |
| 190. | Phestilla melanobrachia BERGH | - | - | - | - | 1 | 12 |
| 191. | Phestilla sibogae BERGH | - | - | - | - | 2 | 12 |
| 192. | Phidiana lynceus BERGH | 6.500 | 155 | - | - | 2 | 19 |
| 193. | Phyllodesmium xeniae GOHAR & ABUL-ELA | 8.640-11.220 | 130-140 | 4 | 28,5 | 1(2) | 32 |
| 194. | Pruvotfolia pselliotes (LABBÉ) | 5.000-10.000 | 80-90 | - | - | - | 126 |
| 195. | Pseudovermis axi MARCUS & MARCUS | 24 | 70 | 7 | 13-15 | - | 102 |
| 196. | Spurilla neapolitana (DELLE CHIAJE) | 16.500 | 90,4 | - | - | 2(1) | 19, 12 |
| 197. | Tenellia fuscata (GOULD) | 15-30 | 113 | - | - | 2 | 17, 19 |
| | | - | 183,5±3,9 | - | - | - | 19 |

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 198. Tergipes despectus (JOHNSTON) | 150(m) | 65-75 | - | - | 1 | 73 | |
| | - | 80 | 5 | 20 | 1 | 104 | |
| | 40-60 | 73(76)80 | 5 | 18-20 | 2 | 63 | |
| 199. Tergipes edwardsi NORDMANN | - | - | - | - | 1 | 12 | |
| 200. Tergipes lacinulatus BLAINVILLE | - | - | - | - | 2 | 12 | |
| 201. Trinchesia albopunctata SCHMEKEL | - | 100 | 10-12 | 16 | - | 97 | |
| 202. Trinchesia foliata (FORBES & GOODSIR) | 40 | - | 14 | 18-22 | - | 76 | |
| 203. Trinchesia granosa SCHMEKEL | - | 200x140 | 18 | 20 | 3 | 95 | |
| 204. Trinchesia ilonae SCHMEKEL | - | 120 | - | - | - | 97 | |
| 205. Trinchesia miniostriata SCHMEKEL | 30-40 | 70-90 | 8-9 | 16 | - | 97 | |
| 206. Trinchesia ocellata SCHMEKEL | 300-500 | 140x170 | 9 | 16 | - | 95 | |
| 207. Trinchesia viridis (FORBES) | - | 120-133 | 13 | 15-18 | 1 | 62 | |

ca de un 58 % de especies de tipo de desarrollo 1, alrededor de un 17 % de tipo 2 y cerca de un 18 % de tipo 3, mientras que un 7 % corresponde a especies de desarrollo "planctónico"; si este valor se reparte proporcionalmente entre los tipos 1 y 2, como parece lógico, los valores respectivos pasan a ser el 63,3 % y el 18,7 %. Estas cifras o las anteriores se aproximan a las que da THOMPSON (1967, 1976; véase tabla I); las ligeras diferencias pueden explicarse por el mayor número de especies utilizadas en nuestro trabajo y por la mayor proporción relativa de especies "tropicales" entre éstas (recuérdese que en los ambientes estables predominan las estrategias K y en los inestables las r).

La distribución por grupos es más significativa (tabla IV). Con excepción de los Aplisiáceos, algo más de la mitad de las especies de los demás grupos para los que se tienen datos suficientes presentan desarrollo planctotrófico, típico. Hay diferencias, sin embargo, en cuanto a la distribución de las dos estrategias de desarrollo minoritarias: Cefalaspídeos, Aplisiáceos y Doridáceos tienen principalmente (totalmente en el primer grupo) desarrollo directo, mientras que Eolidáceos y Dendronotáceos presentan como tipo de desarrollo secundario en importancia el 2. Los Sacoglosos se reparten aproximadamente por igual entre los dos tipos, y para los demás grupos no hay suficientes datos para atribuir significación a los porcentajes, que ya no aparecen en la tabla.

Ya puede adelantarse que estos primeros resultados son consecuentes con

**Tabla III - Tipos de desarrollo embrionario en los órdenes de Opistobranquios, según los datos de 169 especies (véase tabla II); se indica el número de especies y el porcentaje de las mismas dentro del total. Compárense los valores totales (última fila) con los que da THOMPSON (1976; tabla I).**

Table III - Embryonary developmental types in the Opisthobranch orders, according to the data from 169 species (see table II); number of species and percent of the same in total are indicated. Compare the total values (last row) with those given by THOMPSON (1976; table I).

| | TIPO 1 | | "planct." | | TIPO 2 | | TIPO 3 | | TOTAL | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | N | % | N | % | N | % | N | % | N | % |
| CEPHALASPIDEA | 6 | 3,5 | 1 | 0,5 | - | - | 3 | 1,7 | 10 | 5,9 |
| THECOSOMATA | 2 | 1,1 | - | - | - | - | - | - | 2 | 1,1 |
| APLYSIACEA | 12 | 7,1 | - | - | - | - | 1 | 0,5 | 13 | 7,6 |
| PLEUROBRANCHACEA | 1 | 0,5 | - | - | 2 | 1,1 | - | - | 3 | 1,7 |
| SACOGLOSSA | 14 | 8,2 | 2 | 1,1 | 6 | 3,5 | 5 | 2,9 | 27 | 15,9 |
| DENDRONOTACEA | 9 | 5,3 | 2 | 1,1 | 3 | 1,7 | 1 | 0,5 | 15 | 8,8 |
| DORIDACEA | 26 | 15,3 | 7 | 4,1 | 3 | 1,7 | 14 | 8,2 | 50 | 29,5 |
| ARMINACEA | 2 | 1,1 | - | - | - | - | 1 | 0,5 | 3 | 1,7 |
| AEOLIDACEA | 26 | 15,3 | - | - | 15 | 8,8 | 5 | 2,9 | 46 | 27,2 |
| Total | 98 | 57,9 | 12 | 7,1 | 29 | 17,1 | 30 | 17,7 | 169 | 100 |

las adaptaciones de los diferentes grupos de opistobranquios y con sus niveles de organización: los grupos con desarrollo secundario de tipo 3 son más K, es decir, presentan por lo general características más propias de grupos maduros, que los que tienen como segundo tipo de desarrollo el 2. Además de los caracteres que se han mencionado aquí y en ROS (1980a, 1980b), sólo hay que recordar la adaptación a un metabolismo exacerbado que presentan las especies con cerata dorsales (nivel V de MORTON, 1963; véase ROS, 1978: Eolidáceos, totalmente, y Dendronotáceos y Sacoglosos, en parte).

En el interior de tales cerata se ramifica el tubo digestivo (opistobranquios cladohepáticos), lo cual represen-

Tabla IV - Tipos de desarrollo embrionario dentro de los órdenes de Opistobranquios. Se han subrayado aquellos porcentajes que parecen más significativos; véase la explicación en el texto.

Table IV - Embryonary developmental types within the Opistobranch orders. The underlining signals the more significative percentages; see explanation in the text.

| | Planctotrófico | "planctónico" | Lecitotrófico | Directo |
|---|---|---|---|---|
| CEPHALASPIDEA (n=10) | 60 | 10 | - | 30 |
| APLYSIACEA (n=13) | 92 | - | - | 8 |
| SACOGLOSSA (n=27) | 51 | 7 | 22 | 18 |
| DENDRONOTACEA (n=15) | 60 | 13 | 20 | 7 |
| DORIDACEA (n=50) | 52 | 14 | 6 | 28 |
| AEOLIDACEA (n=46) | 56 | - | 32 | 11 |

ta un aumento de la superficie del cuerpo y los epitelios a cuyo través se intercambian gases y a veces alimento (CLARK, 1975), así como un aumento general del cociente S/V. En contraposición, el metabolismo es más pausado en los grupos holohepáticos (Doridáceos, Cefalaspídeos), en los que no hay papilas (o éstas son excrecencias tegumentarias del manto) ni existe proliferación de la superficie digestiva, y en los que el tamaño medio es también menor. Los Sacoglosos, que comparten algunas de las características de ambos grupos y son, además, polifiléticos, tienen distribuidas a partes iguales las especies con tipo de desarrollo lecitotrófico y directo.

Es claro que este análisis general, a nivel de grupos, sería más informativo si se efectuara especie por especie, teniendo en cuenta algunos datos complementarios: área de distribución como una primera estima de la estabilidad ambiental, relación S/V (o, en primera aproximación, tamaño del cuerpo y presencia o ausencia de papilas), etc.

## RELACIONES ENTRE NÚMERO Y TAMAÑO DE LOS HUEVOS Y PERÍODO DE DESARROLLO

Como conclusión a su comentario sobre las características de los tipos de desarrollo en los Opistobranquios, THOMPSON (1967, 1976) enumera, entre otras generalizaciones (referentes al número de embriones por cápsula ovígera, a la relación entre tamaño del progenitor y de la puesta, y de ésta según la distribución en el espacio y en el tiempo, que no se han tratado aquí), las siguientes: "En los Opistobranquios hay una correlación positiva entre el tamaño de los huevos y la duración del período embrionario, y una correlación inversa entre ambos y el tamaño de la puesta." "Dentro del tipo de desarrollo 1, las especies con los huevos mayores tienen un período embrionario más largo y, además, dan origen a larvas velígeras mayores." "Dentro de cualquiera de los tipos de desarrollo, las especies mayores tienden a producir huevos mayores y en mayor número." (THOMPSON, 1976).

Veremos que, a partir de los datos del presente estudio, es preciso matizar algunas de estas generalizaciones y corregir otras.

En la figura 2 se han dispuesto los valores correspondientes a tamaño de los huevos ($\mu$m de Ø) y número de los mismos por puesta de alrededor de un centenar y medio de especies de la tabla II, en la figura 3 los correspondientes a tamaño de los huevos y el producto días de duración del período embrionario por temperatura a que se desarrolla éste para otras tantas especies, y en la 4 los valores de número de huevos por puesta por el producto ºC x días de desarrollo para un centenar de especies. Se han representado los datos de todas las especies para las que las combinaciones de los mismos eran posibles; algunas especies están por lo tanto representadas en una figura pero no en otra, y sólo las de la figura 2 se identifican por el número que se les ha adjudicado en la tabla II.

Del examen de la figura 2 pueden hacerse los siguientes comentarios: existe una tendencia general al aumento del tamaño de los huevos con el tamaño

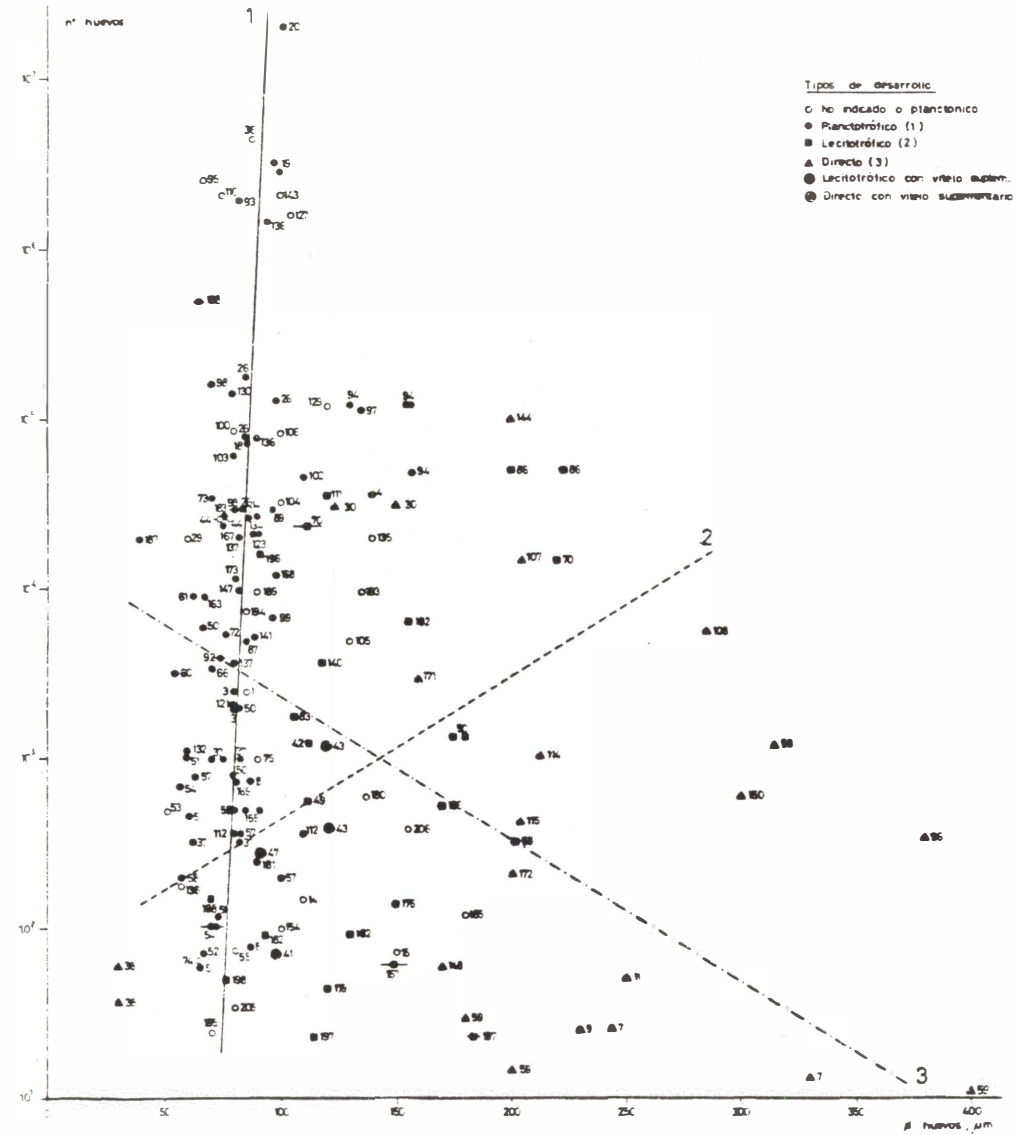


Fig. 2. Relación entre número de huevos por puesta (en ordenadas, escala logarítmica) y diámetro medio de los huevos (en abcisas, escala aritmética) para 161 especies de opistobranquios (79 de tipo de desarrollo 1, 25 de tipo 2, 25 de tipo 3 y 32 de tipo de desarrollo desconocido o "planctónico"), según los datos de la tabla II. La escala mixta acentúa la dispersión de los puntos sobre el eje de abcisas (o bien reduce la dispersión sobre el de ordenadas), pero es evidente una correlación positiva en las especies lecitotróficas, negativa en las de desarrollo directo e indiferente en las especies planctotróficas. No se han tenido en cuenta los puntos de los que se desconoce el tipo de desarrollo para trazar las rectas de regresión.

Fig. 2. Relationship between number of eggs per spawn (ordinates, logarithmic scale) and mean egg diameter (abscises, arithmetic scale) for 161 opisthobranch species (79 of developmental type 1, 25 of type 2, 25 of type 3 and 32 of unknown or "planktonic" development type), according to the data of table II. The semilog scale enhances the points dispersion on the abscissas ax (or reduces the dispersion on the ordinates ax), but a positive correlation in the lecitotrophic species, a negative one in those of direct development and an independency in the planktotrophic species is evident. The points corresponding to species of unknown type of development have been not considered in plotting the regression lines.

de la puesta, o viceversa, para el conjunto de especies representadas (hay pues correlación positiva, aunque baja, entre estos dos parámetros), pero las estrategias son muy distintas en los diferentes tipos de desarrollo. Las especies con larvas planctotróficas (n=79) prácticamente no aumentan el tamaño del huevo al pasar de puestas de $10^2$ a puestas de $10^7$ huevos (la recta de regresión para el tipo 1 es prácticamente paralela al eje de ordenadas, y ello sería más marcado si el eje de abcisas fuera asimismo logarítmico).

Este resultado no concuerda con el que obtienen CLARK & GOETZFRIED (1978), para los cuales las 38 especies de tipo 1 estudiadas presentan un claro aumento del volumen y del diámetro ovulares en relación al número de huevos. Las especies con desarrollo del tipo 2 (n=25), en cambio, muestran una correlación positiva entre los dos factores, mientras que los autores citados encuentran que para las 14 especies lecitotróficas que ellos consideran los dos parámetros son independientes. Finalmente, para las especies de desarrollo directo (n=25), parece claro que la correlación es negativa, disminuyendo el número de huevos cuando aumenta el diámetro, lo cual es también aparente en el trabajo de CLARK & GOETZFRIED (1978) (9 especies de tipo 3). En resumen, nuestros resultados sólo en parte coinciden con los de THOMPSON (1967, 1976) y CLARK & GOETZFRIED (1978), y ello precisamente en lo que hace referencia a las especies de desarrollo directo. Debería, pues, reformularse la primera generalización antes transcrita como sigue:

1. En los Opistobranquios el tamaño del huevo y el tamaño de la puesta están correlacionados positivamente (especies de desarrollo lecitotrófico), negativamente (especies de desarrollo directo) o bien no muestran una correlación clara (especies de desarrollo planctotrófico).

Del examen de la figura 3 puede deducirse lo siguiente: existe, efectivamente, una correlación positiva entre el tamaño del huevo y el producto ºC x días de desarrollo, pero si se hace abstracción del conjunto y se observa el comportamiento de las especies según sus tipos de desarrollo, de nuevo aparecen diferencias. En resumen, para los huevos planctotróficos un pequeño aumento del diámetro ovular se traduce en un aumento notable del producto ºC x días de desarrollo, mientras que en los huevos de desarrollo directo, un gran aumento del diámetro ovular requiere un aumento reducido del período de incubación, que ya de por sí es más elevado. Las especies de larvas lecitotróficas tienen un comportamiento intermedio. Puede, pues, enunciarse:

2. En los Opistobranquios hay una correlación directa entre el tamaño de los huevos y el producto temperatura de incubación x duración de la misma, aunque con diferencias de grado entre los distintos tipos de desarrollo.

Puesto que tal correlación es directa, puede deducirse que el factor "número de huevos por puesta" se hallará relacionado con el producto ºC x días de desarrollo en el mismo sentido que lo está el tamaño de los huevos; sin embargo, el examen de la figura 4 sólo en parte confirma lo dicho: la co-

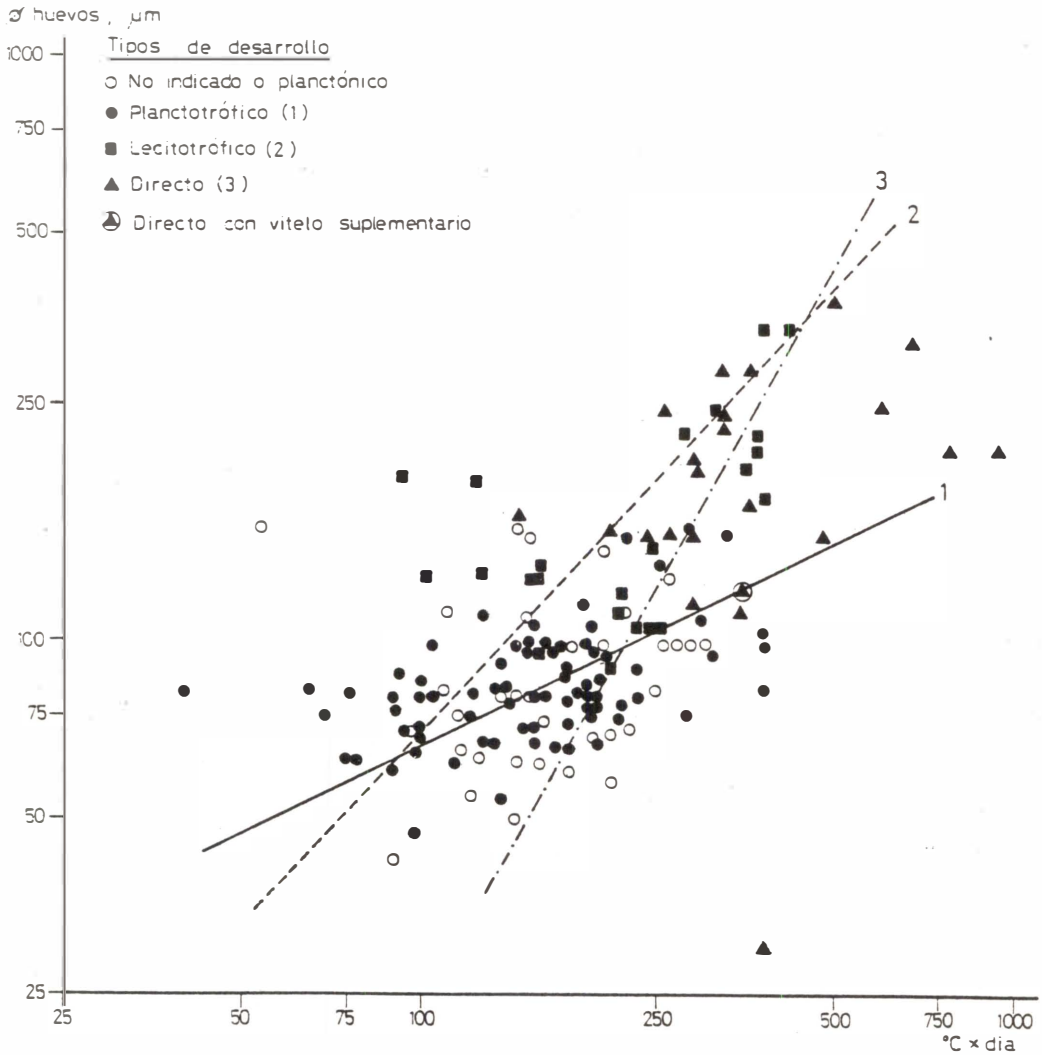


Fig. 3. Relación entre diámetro de los huevos (en ordenadas, escala logarítmica) y producto temperatura a que tiene lugar el desarrollo x días de duración del mismo (en abcisas. escala logarítmica) para 156 especies de opistobranquios (76 de tipo de desarrollo 1, 23 de tipo 2, 23 de tipo 3 y 34 de tipo de desarrollo desconocido o "planctónico"), según los datos de la tabla II. Hay una correlación positiva entre ambos parámetros, pero las especies de tipo de desarrollo distinto responden de manera diferente, como indica la pendiente de las respectivas rectas de regresión. No se han tenido en cuenta los puntos de los que se desconoce el tipo de desarrollo.

Fig. 3. Relationship between mean egg diameter (in ordinates, logarithmic scale) and the product temperature at which development takes place x days of duration of same (in abscisses, logarithmic scale) for 156 opisthobranch species (76 of development type 1, 23 of type 2, 23 of type 3 and 34 of unknown or "plancktonic" development type), according to the data of table II. There is a positive correlation between the two parameters, but the species of different development type respond differently, as indicated by the slopes of the regression lines. The points corresponding to species of unknown type of development have not been considered.

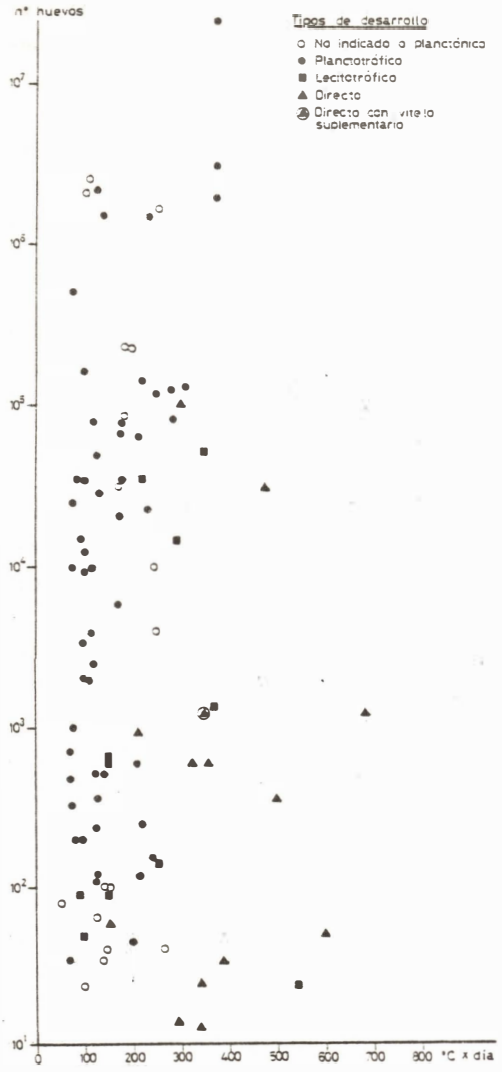


Fig. 4. Relación entre número de huevos por puesta (en ordenadas, escala logarítmica) y producto temperatura a que tiene lugar el desarrollo x días de duración del mismo (en abcisas, escala aritmética) para 95 especies de opistobranquios (53 de tipo de desarrollo 1, 10 de tipo 2, 14 de tipo 3 y 18 de tipo de desarrollo desconocido o "planctónico"), según los datos de la tabla II. A pesar de lo reducido del número de datos para los tipos 2 y 3, parecen mantenerse las tendencias indicadas (correlación positiva en las especies lecitotróficas, negativa en las de desarrollo directo), mientras que para las especies planctotróficas parece haber una ligera correlación positiva, que prácticamente no es separable de la independencia de caracteres apuntada para la relación tamaño del huevo-tamaño de la puesta. No se han tenido en cuenta los puntos de los que se desconoce el tipo de desarrollo, así como no se han trazado las rectas de regresión por no ser significativo el coeficiente de correlación.

Fig. 4. Relationship between number of eggs per spawn mass (in ordinates, logarithmic scale) and the product temperature at which development takes place x days of duration of same (in absisses, arithmetic scale) for 95 opisthobranch species (53 of development type 1, 10 of type 2, 14 of type 3 and 18 of unknown or "planktonic" type of development), according to the data of table II. Despite the low number of data for types 2 and 3, the indicated tendencies seem to hold (positive correlation in lecitothrophic species, negative en those of direct development), while for the planktotrophic species there seems to be a slightly positive correlation, in fact not clearly separate of the independence of characters indicated for the relation egg size-clutch size. The points for which the type of development is unknown or "planktonic" have not been considered, and the regression lines have not been plotted because the correlation coefficients were not significative.

rrelación ya no aparece independiente para las especies de desarrollo planctotrófico (n=53), sino directa, pero el reducido número de las que tienen desarrollo lecitotrófico (n=10) o directo (n=14) no permite una conclusión significativa, aunque parecen mantenerse las tendencias apuntadas en 1. Puede pues hacerse la siguiente generalización provisional, consecuencia de las dos anteriores:

3. En los Opistobranquios el tamaño de

la puesta y el producto temperatura de incubación x duración de la misma están correlacionados positivamente (especies de desarrollo lecitotrófico), negativamente (especies de desarrollo directo) o bien no muestran correlación clara (especies de desarrollo planctotrófico).

## DISCUSIÓN

En el comentario de las figuras 2 a 4 no se ha tomado en consideración la distribución sistemática (aunque del examen de las tablas III y IV puede tenerse una ligera impresión de la zona de distribución en que determirados órdenes taxonómicos "cargan" más que otros; por ejemplo, los puntos que corresponden a especies de desarrollo directo son sobre todo doridáceos, etc.), así como tampoco la procedencia geográfica ni el tamaño de las especies cuyos datos se comparan, aspectos, todos ellos, de importancia. Ello afecta, indudablemente, a los resultados, haciéndolos más vagos al aumentar su dispersión; pero se pretende una visión de conjunto y, por otra parte, lo reducido del universo muestral tampoco permite demasiadas subdivisiones.

Si se atiende a los esquemas de la figura 5, que representan las envolventes de las nubes de puntos de las figuras 2 y 3, pueden añadirse a las anteriores las siguientes generalizaciones globales, que quizá no se ajusten al comportamiento de cada grupo en concreto.

Las especies de tipo de desarrollo planctotrófico tienen huevos pequeños (50 a 150 μm), medianamente a muy numerosos ($10^2$ a $10^7$); las especies de tipo de desarrollo lecitotrófico tienen huevos medianos (100 a 200 μm), de poco a medianamente numerosos ($10^1$ a $10^5$), y las especies de desarrollo directo tienen huevos medianos a grandes (100 a 400 μm), de poco a medianamente numerosos ($10^1$ a $10^5$). El solapamiento en cuanto a tamaño se debe en parte a lo que THOMPSON (1976) señala en su tercera generalización: el número de huevos crece con el tamaño del animal; puesto que el tamaño medio de las especies de desarrollo directo es mayor que el de las especies con desarrollo planctomórfico, ello supone asimismo un desplazamiento hacia tamaños mayores de la puesta.

La partición del espacio de coordenadas definido por los parámetros tamaño del huevo y tamaño de la puesta es, pues, clara. La superposición central corresponde prácticamente a la totalidad de la distribución de las especies de tipo de desarrollo 2, pero los extremos planctotrófico (más r) y de desarrollo directo (más K) del espectro de variación se diferencian netamente. Sean cuales sean las razones fisiológicas o ecológicas que explican esta distribución (algunas se apuntan más abajo), es evidente que hay un límite que los Opistobranquios no transgreden, el que corresponde a la parte superior derecha del espacio de coordenadas de la figura 2 (y de la fig. 5A): hay pues, un límite al tamaño de los huevos, otro a su número y otro a la combinación de ambos; en resumen, no hay puestas formadas por muchos huevos grandes.

La observación de la figura 5A sugiere, asimismo, que hay un tamaño "mí-

nimo" del huevo de los Opistobranquios que oscila entre los 50 y los 150 µm de Ø (huevos que dan origen a larvas planctotróficas, con un valor medio que se sitúa hacia los 100 µm). Este es el tamaño del huevo sin vitelo; cuando la estrategia de desarrollo (2 o 3) exige la presencia de vitelo, el tamaño del huevo aumenta (el tamaño medio de los huevos lecitotróficos es de unos 150 µm, y el de los huevos de desarrollo directo de unos 250 µm, siempre aproxi-

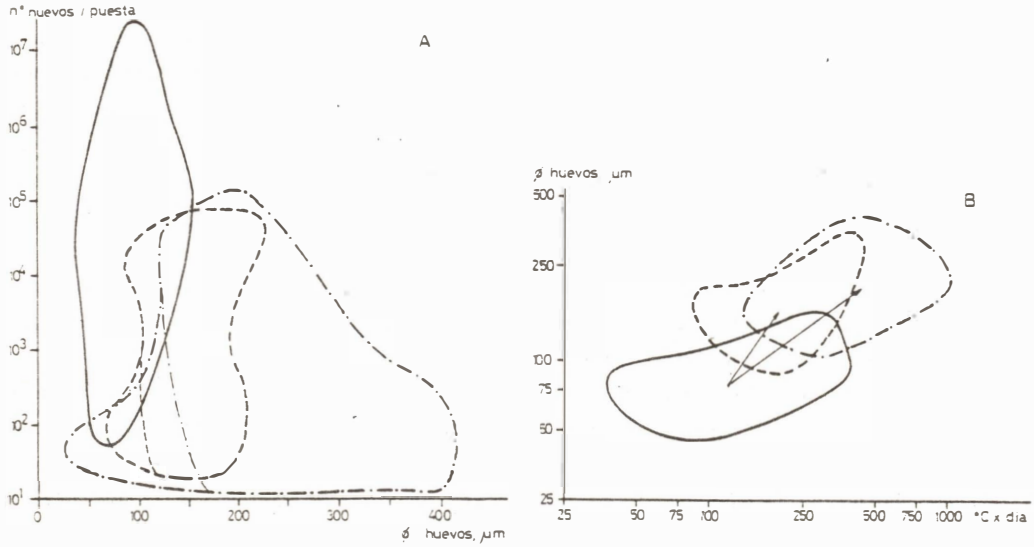


Fig. 5. Envolventes de los puntos representados sobre los planos de coordenadas de las figuras 2(A) y 3(B), separadas según el tipo de desarrollo (1, línea continua; 2, linea de trazos; 3, línea de puntos y trazos). En A se indica, para las estrategias 2 y 3, la distribución de aquellas especies que, por poseer vitelo extraovular, presentan un diámetro ovular menor que el propio de su grupo (zonas de la izquierda de cada superficie, limitadas por las líneas de trazo fino correspondiente). Hay una cierta superposición central, que corresponde prácticamente a la totalidad de la distribución de las especies lecitotróficas, pero los extremos planctotrófico (más r) y directo (más K) del espectro de variación se diferencian netamente. En B se indican, de modo muy aproximado, las posibles "trayectorias" evolutivas divergentes que se han seguido desde el núcleo de especies 1 hasta el núcleo de especies 2 (aumento del diámetro medio del huevo, pero no de los grados-día de desarrollo embrionario) y hasta el núcleo de especies 3 (aumento tanto del diámetro medio del huevo como del tiempo y de la temperatura de incubación).

Fig. 5. Contour lines of the points represented on the coordinate planes of the figures 2(A) and 3(B), which have been separated according to development type (1, solid line; 2, broken line; 3, broken and dotted line). In A, it has been indicated, for strategies 2 and 3, the distribution of those species that, because of having extraovular yolk, present a lesser egg diameter than the species of their groups (areas at left of each surface, limited by the narrow lines). There is a certain central overlapping, which virtually corresponds to the totality of the lecitotrophic species, but the planktotrophic (more r) and benthonic (more K) tails of the variation range are neatly separated. In B there is a very approximative indication of the possible divergent evolutive "trajectories" followed from the species of type 1 core to the type 2 species (increase of the mean egg diameter, but not of the degrees-day of embryonary development) and to the type 3 species (increase both of the mean egg diameter and of the "incubation effort") core.

madamente y según la figura 5A, es decir, haciendo abstracción de los valores reales de la fig. 2 y de los datos de la tabla I).

Sólo en algunos casos los huevos portadores de vitelo son más pequeños (puntos rodeados de un círculo en las figuras 2, 3 y 4, y espacio definido por el límite izquierdo y las líneas finas de las distribuciones 2 y 3 en la figura 5A): cuando presentan vitelo extraovular. Este vitelo extraovular y extracapsular nutre al embrión pero no enlentece el proceso de desarrollo, ya de por sí más pausado en estas especies (véase más adelante); se tienen así las ventajas del desarrollo directo (o con una vida planctónica corta) y de la vida embrionaria reducida. Se limita de ese modo el tiempo en que el huevo está sujeto a depredación; además, un huevo de tamaño grande es asimismo una presa codiciada: al separar el vitelo del cigoto la depredación, si existe, deja intactos a los huevos, cuya única desventaja es entonces que empiezan una vida larvaria con menos reservas que las habituales. El hecho de que algunas especies pueden cambiar de un desarrollo lecitotrófico o directo a otro planctotrófico en época de escasez, y también el haberse observado casos en los que la presencia de vitelo está suplida por la de varios embriones que practican el canibalismo, con lo que sólo uno de ellos se desarrollará normalmente después de haber incorporado las reservas de los demás (CLARK & GOETZFRIED, 1978), indican una gran variabilidad potencial en las estrategias de desarrollo que pueden utilizarse, así como lo general de las conclusiones a que aquí se está llegando.

Otra manera de interpretar la figura 5A es en términos de esfuerzo reproductor, definido simplemente en este caso como la fracción de la energía incorporada que se dedica a la reproducción. Invertir en producir más huevos representa un cambio de escala, cuantitativo, al que se puede hacer frente si los recursos son suficientes o abundantes; no representa, en principio, ningún problema para una misma especie pionera en distintas situaciones ambientales o para una determinada estrategia evolutiva que da origen a especies r mayores o más fértiles si el ambiente proporciona los recursos alimentarios adecuados.

Sin embargo, invertir en producir vitelo, intra- o extraovular, o bien en producir huevos que se desarrollarán siguiendo una pauta metamorfogenética abreviada (véase fig. 1), obviando parte de las secuencias de desarrollo típicas, supone una variación cualitativa respecto al modelo planctotrófico. Implica modificaciones morfológicas en el sistema reproductor, a la par que pautas de comportamiento larvario y de morfogénesis cualitativamente distintas, fruto de una adaptación evolutiva que sólo se da en especies estrategas de la K, ligadas estrechamente a ambientes de recursos no fluctuantes.

En la figura 5B se ha indicado lo que podría calificarse de "trayectorias" evolutivas en el resultado de adaptaciones que pueden haber conducido de especies planctotróficas a especies lecitotróficas o de desarrollo directo. La idea es que las especies de tipo de desarrollo 1 precisan de un cierto "es-

fuerzo de desarrollo" (el producto ºC x días de incubación), conmensurado con el tamaño del huevo y que aumenta al aumentar éste; las especies de tipo de desarrollo 2 no aumentan, proporcionalmente, tanto el esfuerzo de desarrollo al crecer el diámetro ovular, mientras que para las especies de desarrollo directo la estrategia supone tanto un aumento del diámetro (y del volumen) ovular como del producto ºC x días. Las dos "trayectorias" hipotéticas trazadas pueden no ser más que una misma tendencia general (la correlación directa ya indicada anteriormente), pero la partición del espacio de coordenadas (a pesar del solapamiento parcial) en tres grupos parece demasiado clara como para no tenerse en cuenta.

TODD (1979), en un trabajo esclarecedor sobre la energía utilizada en la reproducción por dos especies de doridáceos, uno planctotrófico y otro lecitotrófico, llega a algunas conclusiones que son de interés en el contexto presente. La especie lecitotrófica (Adalaria proxima) invierte más energía en la reproducción, pero la planctotrófica (Onchidoris muricata) realiza un esfuerzo relativo mayor. Parece haber un umbral de energía absoluta para soportar la lecitotrofia, y las especies pequeñas no pueden sobrepasarlo; las mayores pueden optar por la lecitotrofia, el desarrollo directo o la planctotrofia típica, en función de la impredecibilidad del ambiente. Puesto que tanto el número elevado de huevos como el tamaño grande de los mismos es función del tamaño del progenitor, una primera restricción a la posibilidad de elegir entre las tres estrategias es el tamaño; otra la constituye la disponibilidad y estabilidad del alimento. Así, "mientras que la estrategia que presenta una determinada especie depende presumiblemente de la combinación específica de las presiones y exigencias ecológicas que actúan sobre dicha especie, la dispersión larvaria ... y la cantidad y predecibilidad de la energía disponible son quizá las más importantes." (TODD, 1979). Ello explicaría la razón por la que la planctotrofia es la estrategia mayoritaria en los Opistobranquios (y en la mayoría de invertebrados marinos), mientras que las otras dos estrategias representan opciones secundarias.

Una tercera restricción es la que apuntan CLARK & GOETZFRIED (1978): el paso de una estrategia a otra sólo es posible cuando los tipos de desarollo más avanzados son recapitulativos (larvas lecitotróficas que pasan por un estadio de velígera antes de la eclosión, o larvas de tipo 3, que presentan un estadio de velígera capsular; véase BONAR, 1978); en tales casos puede pensarse que el paso de una estrategia de desarrollo 1 a otra 2 o 3 es reciente, puesto que no se han eliminado todavía los genes que controlan el desarrollo planctotrófico, o bien que es selectivamente ventajoso mantener una cierta totipotencia de desarrollo, que permita pasar de un tipo de desarrollo a otro según lo requiera, por ejemplo, la adaptación a las condiciones ambientales. En este sentido, las flechas dibujadas en 5B deberían poseer puntas en los dos extremos.

La disyunción de las envolventes de los tipos de desarrollo 2 y 3 en la figura 5B implica que el aumento del

volumen ovular se invierte de distinta manera en las dos estrategias de desarrollo. En un caso, se aumenta la dotación vitelina de una larva velígera para que ésta no se vea obligada a alimentarse. En el otro, el vitelo es utilizado para llevar a efecto la metamorfosis en el interior de la cápsula ovígera. Es decir, en el tipo 2 el vitelo sirve simplemente para acortar el período de desarrollo larvario del embrión, del que surge una velígera que precisará todavía un período (que suele ser breve) de vida planctónica. En el tipo 3, el vitelo se invierte en la formación de la larva velígera intracapsular, pero se utiliza además para el desarrollo metamórfico, dando un juvenil. En algunos casos este juvenil se ha ahorrado la morfogénesis de los órganos larvarios relacionados con la alimentación y/o la natación o la sustentación planctónica, y en otros ha surgido directamente de una embriogénesis capsular, a través de un desarrollo ametamórfico, condensado o reducido. En ambos casos (y teniendo en cuenta la superposición relativamente amplia de las tres envolventes en la figura 5B), se ha dedicado un esfuerzo suplementario (y un mayor volumen ovular, por tanto) a la producción de animales bentónicos ya adaptados a un ambiente que será el del adulto.


## SUMMARY

### Development and bionomic strategies in the Opisthobranchia

The relationship between larval development types and bionomic or ecologic strategies in the Opisthobranchia are discussed in terms of clutch size, egg size, days of incubation (duration of the embryonary development), temperature of incubation and developmental types (of THOMPSON, 1967). The data were obtained from all the available sources and refer to over two hundred species of opisthobranchs of all over the world (table II).

In a first approach, the planktotrophic type of development is found typically in the r-strategist species, and the lecitotrophic and direct types in the more K-strategist ones (table I). The distribution of the different types in the entire subclass is as follows: 63,3 % of the species are planktotrophic, 18,7% lecitotrophic and 17,7 have direct development (table III); the percentage of the non-planktotrophic development increases with envoronmental stability.

With the exception of the Aplysiacea (with a 92 % of planktotrophic species), a little more than one half on the species of the different systematic orders for which there is enough data have planktotrophic development (table IV), but there are differences in the distribution of the other two developmental strategies: the Cephalaspidea, Aplysiacea and Doridacea have mainly type 3 development, and Aeolidacea and Dendronotacea mainly type 2 development, whereas the Sacoglossa divide its non-planktotrophic development half-and-half between types 2 and 3. The size of the molluscs, the presence or absence of cerata (and the ratio surface to volume) and the individual ecological strategy seems to account basically for this pattern.

Contrarily to what other authors have found, in the Opisthobranchia the egg size and the clutch size are positively (species of type 2 development), negativelly (species of type 3) or not correlated at all (species of type 1 development). There is also a direct relationship between the egg size and the product temperature x days of incubation, the three types differing, however, in the degree of correlation; there is not a so clear-cut rela-

tionship between clutch size and the incubation product in the three developmental types (figures 2 to 4).

The figure 5, which summarizes the results of the relationships found, shows the distribution of the three types of development on the coordinate space defined by the egg number/egg size and the egg size/°C x days of incubation axes. The strategies differ greatly and so do the energy inversion within each developmental types: to produce more eggs is a problem of quantity, which can be dealt with if there are abundant resources; to produce eggs with intra- or extracapsular yolk, or eggs with an abbreviated development pattern, however, implies a qualitative variation respective to the planktotrophic model.

On the other hand, the evolutive "trajectories" from type 1 development to types 2 and 3 (fig. 5B) can explain the different allocation and fate of the viteline reserves in type 2 and 3 developmental patterns: in the lecitotrophic strategy, the yolk serves simply to shorten the larval period of the embryo (and also all its associated risks); in the direct development strategy the yolk is invested in the formation of the intracapsular veliger larva, but also in the capsular metamorphogenesis, which produces benthic juveniles without need of swimming (and other larval) organs. More bionomic considerations are based in the reproductive or developmental effort of the r versus the K strategists. These supplement the ecological ones dealt with in ROS (1980a, 1980b).

## BIBLIOGRAFÍA


1. ALDER, J. & HANCOCK, A., 1845-55. A Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca. Ray Society. London.
2. BABA, K., 1937. Contribution to the knowledge of a nudibranch, Okadaia elegans Baba. Jap. J. Zool., 7:147-190.
3. BABA, K. & HAMATANI, I., 1959. The direct development in Runcina setoensis Baba (Opistobranchia, Cephalaspidea). Publ. Seto. Mar. biol. Lab., 7:281-290.
4. BALLESTEROS, M. & ORTEA, J.A., 1980. Contribución al conocimiento de los Dendrodoridae (Moluscos: Opistobranquios: Doridáceos) del litoral ibérico. I. P.Dept.Zool, 5:25-37.
5. BARLETTA, G., 1974. Secondo reperto di Phyllidia pulitzeri Provot-Fol, 1962 (Gastropoda Nudibranchia). Natura, 65(1-2):25-32.
7. BEBBINGTON, A., 1970. Aplysiid species from Malta with notes on the Mediterranean Aplysiomorpha (Gastropoda, Opistobranchia). Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 38:25-46.
8. BEBBINGION, A. & THOMPSON, T.E., 1968. Note sur les opisthobranches du Bassin d'Arcachon. Act. Soc. Lin. Bordeaux, 105(5A): 1-35.
9. BEEMAN, R.D., 1970a. The anatomy and functional morphology of the reproductive system in the opistobranchia mollusk Phyllaplysia taylori Dall, 1900. Veliger, 13(1):1-31.
10. BEEMAN, R.D., 1970b. An ecological study of Phyllaplysia taylori Dall, 1900, Gastropoda: Opistobranchia, with an emphasis on its reproduction. Vie Milieu, XXI(1-A):189-212.
11. BEHRENTZ, A., 1931. Trekk av Lamellidoris muricatas biologi og av dens generasjons organers bygning. Nyt.Mag.Naturvid., 70: 1-26.
12. BONAR, D.B., 1978. Morphogenesis at metamorphosis in Opistobranch Molluscs. In: Settlement and Metamorphosis of Marine Invertebrate Larvae, F.S. Chia & M.E. Rice, eds. Elsevier. New York:177-196.
13. BRIDGES, C.B., 1975. Larval development of Phyllaplysia taylori Dall, with a discussion of development in the Anaspidea (Opisthobranchiata: Anaspidea). Ophelia, 14:161-184.
14. BRIDGES, C. & BLAKE, J.A., 1972. Embryology and larval development of Coryphella trilineata O'Donoghue, 1921 (Gastropoda: Nudibranchia). Veliger, 14:293-297.
15. BROWN, H.H., 1934. A study of a tectibranch gastropod mollusc, Philine aperta (L.). Trans. R.Soc. Edinb., 58:179-210.
16. CHIA, F.S., 1971. Oviposition, fecundity,

and larval development of three sacoglossan opisthobranchs from the Northumberland coast, England. Veliger, 13:319-325.

17. CLARK, K.B., 1975. Nudibranch life cycles in the Northwest Atlantic and their relationship to the ecology of fouling communities. Helgoländer wiss. Meeresunters., 27:28-69.

18. CLARK, K.B. & FRANZ, D.R., 1969. Occurrence of the saccoglossan opisthobranch Hermaea dentritica Alder & Hancock in New England. Veliger, 12:174-175.

19. CLARK, K.B. & GOETZFRIED, A., 1978. Zoogeographic influences on development patterns of North Atlantic Ascoglossa and Nudibranchia, with a discussion of factors affecting egg size and number. J. Moll. Stud., 44:283-294.

20. CLARK, K.B., BUSACCA, M. & STIRTS, H., 1979 Nutritional aspects of development of the ascoglossan, Elysia cauze. In: Reproductive Ecology of Marine Invertebrates, S. Strancyk ed. Belle W. Baruch Library in Marine Science nº 9. University of South Carolina, Columbia:11-24.

21. COLGAN, N., 1912. Notes on the development of Actaeonia, showing that A. corrugata of Alder and Hancock is but an immature stage of their Cenia (Actaeonia) Cocksii. Ir. Nat., 21:225-231.

22. COLGAN, N., 1914. The opisthobranch fauna of the shores and shallow waters of County Dublin. Ir.Nat., 23:161-204.

23. COSTELLO, D.P., DAVIDSON, M.E., EGGERS, A., FOX, M.H. & HENLEY, C., 1975. Methods for Obtaining and Handling Marine Eggs and Embryos. Marine Biological Laboratory, Woods Hole.

24. EALES, N.B., 1921. Aplysia. L.M.B.C.Mem., 24:84 pp.

25. EDMUNDS, M., 1963. Berthelinia caribbea, n. sp., a bivalved gastropod from the West Atlantic. Journ.Linn.Soc.Zool., XLIV:731-739.

FRANC, A., 1968. Sous-Classe des Opisthobranches. In: Traité de Zoologie. P.-P. Grassé, ed., 5(8):608-893. Masson. Paris.

26. FRANZ, D.R., 1967. On the taxonomy and biology of the dorid nudibranch Doridella obscura. Nautilus, 80(3):73-79.

27. GANTES, H., 1962. Recherches sur quelques larves de Glossodoridídae (Mollusques Opistobranches). Bull. Soc. Sci. Nat. Phys Maroc., 42(4):267-277.

28. GASCOIGNE, T., 1956. Feeding and reproduction in the Limapontiidae. Trans.Roy.Soc. Edinb., 63:129-151.

30. GOHAR, H.A.F. & ABOUL-ELA, I.A., 1957a. The development of Berthellina citrina (Mollusca, Opistobranchiata). Publ. Mar. Biol. Sta. Ghardaga, 9:69-84.

31. GOHAR, H.A.F. & ABOUL-ELA, I.A., 1957b. The development of three Chromodorids. Publ. Mar. Biol. Sta. Ghardaga, 9:203-228.

32. GOHAR, H.A.F. & ABOUL-ELA, I.A., 1957c. On a new nudibranch Phyllodesmium xeniae. Publ. Mar. Biol. Sta. Ghardaga, 9:131-144.

33. GOHAR, H.A.F. & ABOUL-ELA, I.A., 1959. On the biology and development of three nudibranchs (from the Red Sea). Publ. Mar. Biol. Sta. Ghardaga, 10:41-62.

34. GOHAR, H.A.F. & SOLIMAN, G.N., 1963. The biology and development of Hexabranchus sanguineus (Rüpp. and Leuck.) (Gastropoda, Nudibranchiata). Publ.Mar.Biol.Sta.Ghardaga, 12:219-248.

35. GOHAR, H.A.F. & SOLIMAN, G.N., 1967a. The biology and development of the nudibranch Chromodoris tinctoria (Rüpell and Leuckart) (with reference to the taxonomic value of spawning characters). Publ.Mar. Biol.Sta.Ghardaga, 14:95-108.

36. GOHAR, H.A.F. & SOLIMAN, G.N., 1967b. The biology and development of Discodoris concinna (Alder and Hancock) (Gastropoda, Nudibranchia). Publ.Mar.Biol.Sta.Ghardaga, 14:197-214.

37. GOHAR, H.A.F. & SOLIMAN, G.N., 1967c. On two rare nudibranchs of the genus Trippa Bergh (of different developmental behaviour). Publ.Mar.Biol.Sta.Ghardaga, 14: 269-293.

38. GOHAR, H.A.F. & SOLIMAN, G.N., 1967d. The biology and development of Asteronotus cespitosus (Van Hasselt) (Gastropoda, Nudibranchia). Publ.Mar.Biol.Sta.Ghardaga, 14:177-195.

39. GOHAR, H.A.F. & SOLIMAN, G.N., 1967e. The

direct development of the nudibranch Casella obsoleta (Rüpp. and Leuck.) (with remarks on the metamorphosis). Publ.Mar. Biol. Sta.Ghardaga, 14:149-166.

40. GOHAR, H.A.F. & SOLIMAN, G.N., 1967f. The biology and development of Chromodoris inornata Pease (Gastropoda, Nudibranchia). Publ.Mar.Biol.Sta.Ghardaga, 14:77-94.

41. GOHAR, H.A.F. & SOLIMAN, G.N., 1967g. The biology and development of Dendrodoris (=Doridopsis) fumata (Rüpp. and Leuck.) (Gastropoda, Nudibranchia). Publ.Mar.Biol. Sta.Ghardaga, 14:31-54.

42. GRAHAME, J., 1969. The biology of Bertheli-nia caribbea Edmunds. Bull.Mar.Sci., 19 (4):868-879.

43. HADFIELD, M.G., 1963. The biology of nudi-branch larvae. Oikos, 14:85-95.

44. HAELFINGER, H.R., 1960a. Neue und wenig bekannte Opistobranchier der Gattungen Trapania und Caloria aus der Bucht von Villefranche-sur-Mer (A.-M.). Rev. Suisse Zool., 67(2):226-238.

29. HAELFINGER, H.R., 1960b. Beobachtungen an Polycera quadrilineata (Müller) (Moll. Nudibr.). Rev. Suisse Zool., 67(3):101-117.

46. HAEFELFINGER, H.R., 1962. Quelques faits concernant la nutrition chez Favorinus branchialis (Rathke, 1806) et Stiliger vesiculosus (Deshayes, 1864), deux mollus-ques opisthobranches. Rev.Suisse Zool., 69(2):311-316.

47. HAGERMAN, L., 1970. The influence of low salinity on survival and spawning on Ely-sia viridis (Montagu) (Opistobranchia, Saccoglossa). Sarsia, 42:1-6.

48. HAMATANI, I., 1960a. Notes on veligers of Japanese opisthobranchs (1). Publ.Seto Mar.Biol.Lab., 8:59-70.

49. HAMATANI, I., 1960b. Notes on veligers of Japanese opisthobranchs (2). Publ.Seto Mar.Biol.Lab., 8:307-315.

50. HAMATANI, I., 1961a. Notes on veligers of Japanese opisthobranchs (3). Publ.Seto Mar.Biol.Lab., 9:67-79.

51. HAMATANI, I., 1961b. Notes on veligers of Japanese opisthobranchs (4). Pub.Seto Mar. Biol.Lab.,9:353-361.

52. HAMATANI, I., 1962. Notes on veligers of Japanese opisthobranchs (5). Pub.Seto.Mar. Biol.Lab., 10:283-292.

53. HAMATANI, I., 1963. Notes on veligers of Japanese opisthobranchs (6). Publ.Seto Mar.Biol.Lab., 11(1):125-130.

54. HAMATANI, I., 1967. Notes on veligers of Japanese opisthobranchs (7). Publ.Seto Mar.Biol.Lab., 15(2):121-131.

55. HAND, C. & STEINBERG, J., 1955. On the occu rrence of the nudibranch Alderia modesta (Lovén, 1844) on the central Californian coast. Nautilus, 69(1):22-28.

56. HARRIGAN, J.F. & ALKON, D.L., 1978. Larval rearing, metamorphosis, growth and repro-duction of the eolid nudibranch Hermissen-da crassicornis (Eschscholtz, 1831) (Gas-tropoda: Opisthobranchia). Biol.Bull., 154:430-439.

57. HORIKOSHI, M., 1967. Reproduction, larval features and life history of Philine den-ticulata (J. Adams) (Mollusca-Tectibran-chia). Ophelia, 4:43-84.

HURST, A., 1966. The egg masses and veligers of Opisthobranchs. Ann. Rep. Amer. Mala-col. Union, 1966:64-65.

58. HURST, A., 1967. The egg masses and veli-gers of thirty Northeast Pacific opistho-branchs. Veliger, 9:255-288.

59. KANDEL, E.R., 1978. Behavioral Biology of Aplysia. A Contribution to the Comparative Study of Opisthobranch Molluscs. Freeman. San Francisco.

60. KAWAGUTI, S., 1959. Formation of the bival-ve shell in a gastropod, Tamanovalva li-max. Proc. Japan Acad., 35:607-611.

61. KAWAGUTI, S. & YAMASU, T., 1960. spawning habits of a bivalved gastropod, Tamanoval-va limax. Biol.J.Okayama Univ., 6:133-149.

62. KRESS, A., 1971. Uber die Entwicklung der Eikapselvolumina bei verschiedenen Opis-thobranchier-Arten (Mollusca, Gastropoda). Helgoländer wiss. Meeresunters., 22:326--349.

63. KRESS, A., 1972. Veränderungen der Eikap-selvolumina während der Entwicklung ver-schiedener Opisthobranchier-Arten (Mollus-ca, Gastropoda). Mar.Biol., 16:236-252.

64. KRESS, A., 1975. Observations during embryo

nic development in the genus Doto (Gastropoda, Opisthobranchia). J.mar.biol.Ass. U.K., 55:691-701.

65. KRESS, A., 1977. Runcina ferruginea n. sp. (Cephalaspidea: Opisthobranchia: Gastropoda), a new runcinid from Great Britain. J.mar.biol.Ass. U.K., 57:201-211.

66. KUZIRIAN, A.M., 1977. The rediscovery and biology of Coryphella nobilis Verrill, 1880 in New England (Gastropoda: Opisthobranchia). J.moll.Stud., 43(3):230-240.

67. KUZIRIAN, A.M., 1979. Taxonomy and biology of four New England Coryphellid nudibranchs (Gastropoda: Opisthobranchia). J.moll.Stud., 45(3):239-261.

68. LALLI, C.M. & CONOVER, R.J., 1973. Reproduction and development of Paedoclione doliiformis, and a comparison with Clione limacina (Opisthobranchia: Gymnosomata). Mar.Biol., 19:13-22.

69. LEMCHE, H., 1976. New British species of Doto Oken, 1815 (Mollusca: Opisthobranchia). J. mar. biol. Ass. U.K., 56:691-706.

MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O., 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press. Princeton. New Jersey.

70. MARCUS, E. d. B.-R., 1972. On the Anaspidea (Gastropoda: Opisthobranchia) of the warm waters of the Western Atlantic. Bull. Mar. Sci., 22(4):841-874.

MARGALEF, R., 1974. Ecología. Omega. Barcelona.

71. MCGOWAN, J.A. & PRATT, I., 1954. The reproductive system and early embriology of the nudibranch Archidoris montereyensis (Cooper). Bull. Mus. Comp. Zool., 111(7): 261-276.

72. MEYER, H.A. & MÖBIUS, K., 1865. Fauna der Kieler Bucht. 1. Die Hiterkeimer oder Opistobranchia. Engelmann. Leipzig.

MILEKOVSKY, S.A., 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation. Mar. Biol., 10-193-213.

73. MILLER, M.C., 1962. Annual cycles of some Manx nudibranches, with a discussion of the problem of migration. Journ. Anim. Ecol., 31(3):545-569.

74. MORITZ, C.E., 1936. The development of Tethys (Aplysia) protea. Yb. Carnegie Instn. Wash., 35:90.

MORTON, J.E., 1963. The molluscan pattern: evolutionary trends in a modern classification. Proc. Linn. soc. Lond., 174(1): 53-72.

75. O'DONOGHUE, C.H. & O'DONOGHUE, E., 1922. Notes on the nudibranchiate mollusca from the Vancouver Island Region. 2. The spawn of certain species. Trans Roy. Canadian Inst., 14(1):131-143.

76. ORTEA, J.A., 1977. Moluscos marinos gasterópodos y bivalvos del litoral asturiano entre Ribadesella y Ribadeo con especial atención a la subclase de los Opistobranquios. Tesis doctoral. Univ. Oviedo.

77. ORTEA, J.A., 1978. Cinco opistobranquios nuevos para la fauna ibérica (Gastropoda: Opisthobranchia) colectados en Asturias. Supl.Cien.Bol.Idea, 23:107-120.

78. OSTERGAARD, J.M., 1950. Spawning and development of some Hawaiian marine gastropods. Pacific Sci., 4(2):75-115.

79. PELSENEER, P., 1899. La condensation embryogénique chez un nudibranche. Trav.Sta. Zool. Wimereux, 7:513-521.

80. PELSENEER, P., 1935. Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des Mollusques. Mém.Acad.R.Belg.cl.Sci., 1:1-622.

PIANKA, E.R., 1970. On r- and K- selection. Amer. Nat., 104(940):592-597.

81. RAO, K.V., 1937. Structure, habits and early development of a new species of Stiliger Ehrenberg. Rec.Indian.Mus., 34:435-464.

82. RAO, K.V., 1962. Development and life history of a nudibranchiate gastropod, Cuthona adyarensis Rao. Journ.Mar.Biol.Assoc. India, 3:186-197.

83. RAO, K.V. & ALAGARSWAMI, K., 1960. An account of the structure and early development of a new species of a nudibranchiate gastropod, Eolidina (Eolidina) manarensis. Journ.Mar.Biol.Ass.India, 2:6-16.

84. RASMUSSEN, E., 1944. Faunistic and biological notes on marine invertebrates. 1.

The eggs and larvae of Brachystomia rissoides (Hanl.), Eulimella nitidissima (Mont.), Retusa truncatula (Brug.) and Embletonia pallida (Alder & Hancock.) (Gastropoda marina). Vidensk. Meddel. Naturh. Foren., 107:207-233.

85. RASMUSSEN, E., 1951. Faunistic and biological notes on marine invertebrates. 2. The eggs and larvae of some Danish marine gastropods. Vidensk. Meddel. Naturh. Foren., 113:201-249.

86. RASMUSSEN, E., 1973. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). Ophelia, 11:1-507.

87. REID, J., 1964. The reproduction of the sacoglossan opisthobranch Elysia maoria. Proc.zool.Soc.Lond., 143:365-393.

88. RISBEC, J., 1928. Contribution à l'étude des nudibranches néo-calédoniens. Faune des Colonies Françaises, e:1-328.

89. RIVEST, B.R., 1978. Development of the eolid nudibranch Cuthona nana (Alder and Hancock, 1842), and its relationship with a hydroid and hermit crab. Biol. Bull., 154:157-175.

90. ROGINSKAYA, J.S., 1962. The egg-masses of nudibranchs of the White-Sea. Biology of the White Sea, 1:201-214.

91. ROGINSKAYA, J.S., 1978. On the reproduction of Acteonia cocksi (Alder and Hancock) (Opisthobranchia: Sacoglossa) in the intertidal zone of the Kanin-Nos peninsula. Malacological Rev., 11:117-118.

ROS, J.-D., 1978. Presentación de los Opistobranquios y bases para una campaña de recolección. Inm. y Ciencia, 12:17-36.

ROS, J.-D., 1980a. Estrategias ecológicas en los Opistobranquios. Com. Prim. Congr. Nac. Malac., 1980:85-93.

ROS, J.-D., 1980b. Tipos biológicos en los Opistobranquios. Res.Primer Simp. Est. Bentos Mar.,

92. SALVAT, F., 1968. Hermaea paucicirra Pruvot-Fol, 1953 (Mollusque Gastéropode Opisthobranche Sacoglosse). Bull.Mus.Nat.Hist. Nat., 40(2):358-365.

93. SAUNDERS, A.M.C. & POOLE, M., 1910. The development of Aplysia punctata. Q.Jl. microsc. Sci., 55:497-539.

94. SCHMEKEL, L., 1965. Calmella sphaerifera n. sp., ein neuer Aeolidier aus dem Mittelmeer (Gastr. Opisthobranchia). Pubbl. staz. zool. Napoli, 34:452-461.

95. SCHMEKEL, L., 1966a. Zwei neue Arten der Familie Cuthonidae aus dem Golf von Neapel: Trinchesia granosa n. sp. und Trinchesia ocellata n. sp. (Gastr. Opisthobranchia). Pubbl. staz. zool. Napoli, 35: 13-28.

124. SCHMEKEL, L., 1966b. Zwei neue Facelinidae aus dem Golf von Neapel: Facelina (A.) fusca n. sp. und Antonietta luteorufa, n. sp., n. gen. (Gastr. Opisthobranchia). Pubbl. staz. zool. Napoli, 35:29-46.

96. SCHMEKEL, L., 1968a. Ascoglossa, Notaspidea und Nudibranchia im Litoral des Golfes von Neapel. Rev. suisse Zool., 75(6):103--155.

125. SCHMEKEL, L., 1968b. Doto doerga Marcus, 1963 (Gastr. Nudibranchia) aus dem Karibischen Meer im Golf von Neapel. Pubbl. staz. zool. Napoli, 36:1-7.

97. SCHMEKEL, L., 1968c. Vier neue Cuthonidae aus dem Mittelmeer (Gastr. Nudibranchia): Trinchesia albopunctata n. sp., Trinchesia miniostriata n. sp., Trinchesia ilonae n. sp. und Catriona maua Marcus & Marcus, 1960. Pubbl. staz. zool. Napoli, 36:437--457.

98. SCHMEKEL, L. & KRESS, A., 1977. Die Gattung Doto (Gastropoda, Nudibranchia) im Mittelmeer und im Aermelkanal mit Beschreibung einer neuen Art, Doto acuta, n. sp. Malacologia, 16(2):267-499.

99. SEELEMANN, U., 1968. Zur überwindung der biologischen grenze meer-land durch Mollusken. II. Untersuchungen an Limapontia capitata, Limapontia depressa und Assiminea grayana. Oecologia, 1:356-368.

100. SMITH, S. T., 1966. Studies on the ontogeny of Retusa obtusa (Montagu, 1803) (Gastropoda, Opisthobranchia). Ph.D. Thesis. University of Bristol.

SOLIMAN, G.N., 1977. A discussion of the systems of classification of Dorid nudibranch veliger shells and their taxonomic significance. J. moll. Stud., 43:12-17.

101. SOLIMAN, G.N., 1978. The redescription,

reproduction and development of the dorid nudibranch Platydoris scabra (Cuvier) from the Northwestern Red Sea. J. moll. Stud., 44:151-165.

102. SWEDMARK, B., 1968. The biology of interstitial mollusca. Symp. zool. Soc. Lond., 22:135-149.

103. TARDY, J., 1962. Cycle biologique et métamorphose d'Eolidina alderi (Gastéropode, Nudibranche). C. r. Acad. Sci. Paris, 255: 3250-3252.

104. TARDY, J., 1964. Observations sur le développement de Tergipes despectus (Gastéropodes, Nudibranches). C. r. Acad. Sc. Paris, 258:1635-1637.

105. TARDY, J., 1965. Description et biologie de Cerberilla bernadetti, espèce nouvelle de gastéropode nudibranche de la côte atlantique française; discussion sur la position systématique du genre. Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 65(1349):1-22.

106. TARDY, J., 1969a. Etude systématique et biologique sur trois espèces d'Aeolidielles des côtes européennes (Gastéropodes Nudibranches). Bull. Inst. océanogr. Monaco, 68(1389):1-40.

126. TARDY, J., 1969b. Un nouveau genre de nudibranche méconnu des côtes atlantique et de la Manche: Pruvotfolia (nov. g.) pselliotes (Labbé) 1923. Vie Milieu, XX (2A): 327-346.

107. TCHANG-SI, 1931a. Un nouveau cas de condensation embryogénique chez un nudibranche (Doridopsis limbata Cuvier). C. r. Acad. Sci. Paris, 192:302-304.

108. TCHANG-SI, 1931b. Contribution à l'étude des mollusques opisthobranches de la côte provençale. Thèses Université de Lyon: 2-211.

109. THOMPSON, T.E., 1958. The natural history, embryology, larval biology and post-larval development of Adalaria proxima (Alder and Hancock) (Gastropoda, Opisthobranchia). Phil. Trans. R. Soc. Ser. B., 242: 1-58.

110. THOMPSON, T.E., 1961. The importance of the larval shell in the classification of the Sacoglossa and the Acoela (Gastropoda, Opisthobranchia). Proc. malac. Soc. Lond., 34:233-238.

111. THOMPSON, T.E., 1962. Studies on the ontogeny of Tritonia hombergi Cuvier (Gastropoda, Opisthobranchia). Phill. Trans. R. Soc. Ser. B., 245:171-218.

112. THOMPSON, T.E., 1967. Direct development in the nudibranch Cadlina laevis, with a discussion of developmental processes in Opisthobranchia. J. mar. biol. Ass. U.K., 47:1-22.

113. THOMPSON, T.E., 1970. Eastern Australian Pleurobranchomorpha (Gastropoda, Opisthobranchia). J. Zool. Lond., 160:173-198.

114. THOMPSON, T.E., 1972. Eastern Australian Dendronotoidea (Gastropoda: Opisthobranchia). Zool. J. Linn. Soc., 51:63-77.

115. THOMPSON, T.E., 1975. Dorid nudibranchs from eastern Australia (Gastropoda, Opisthobranchia). J. Zool. Lond., 176:477-517.

THOMPSON, T.E., 1976. Biology of Opisthobranch Molluscs, 1. Ray Society. London.

116. THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). Meddr. Kommn. Havunders, ser. Plankt., 4(1):1-523.

THORSON, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biol. Rev., 25(1):1-45.

117. TODD, C.D., 1979. Reproductive energetics ot two species of dorid nudibranchs with planktotrophic and lecithotrophic larval strategies. Mar.Biol., 53:57-68.

118. USUKI, I., 1967. The direct development and the single cup-shaped larval shell of a nudibranch, Glossodoris sibogae (Bergh). Sci. Rep. Niigata Univ., Ser.D. (Biology), 4:75-85.

119. USUKI, I., 1969. The reproduction, development and life history of Bertellina citrina (Rüpell et Leuckart) (Gastropoda, Opisthobranchia). Sci. Rep. Niigata Univ. Ser. D. (Biology), 6:107-127.

120. USUKI, I., 1970. Studies on the life history of Aplysiae and their allies in the Sado district of the Japan Sea. Sci. Rep.

Niigata Univ., Ser. D. (Biology), 7: 91-105.

121. VANUCCI, M. & HOSOE, K., 1953. Sobre Embletonia mediterranea (Costa), nudibranquio da região lagunar de Cananéia. Bol. Inst. Oceanogr., 4(1, 2):103-120.

122. VAYSSIERE, A., 1900. Note sur un nouveau cas de condensation embryogénique observé chez le Pelta coronata, type de Tectibranche. Zool. Anz., 23:286-288.

123. VESTERGAARD, K. & THORSON, G., 1938. Uber den laich und die larven von Duvaucelia plebeja, Polycera quadrilineata, Eubranchus pallidus und Limapontia capitata (Gastropoda, Opisthobranchiata). Zool. Anz., 124:129-138.