

# La alimentación y el sustrato en los opistobranquios ibéricos

JOANDOMÈNEC ROS

Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona

## INTRODUCCIÓN

Los Opistobranquios (Moluscos: Gasterópodos) suelen vivir en ambientes bentónicos determinados, principalmente, por la presencia de las especies que les sirven de alimento. En publicaciones previas (Ros, 1974, 1975, 1976b, 1977) he comentado de manera más o menos amplia la relación directa que existe entre la mayoría de especies de opistobranquios y su alimento y, por tanto, su sustrato y biótomo habituales. Se comprende, pues, que las formas eurifagas sean potencialmente capaces de distribuirse sobre una zona más amplia que las estenófagas, aunque en último término tal capacidad depende de la abundancia o dispersión de la especie alimento (caso de las especies estenófagas pelágicas, que son prácticamente cosmopolitas: *Glaucus atlanticus*, *Fiona pinnata*, etc.).

Sea como sea, las distintas biocenosis bentónicas están caracterizadas por una fauna de opistobranquios relativamente constante, y algunas especies no se hallan nunca fuera de su biótomo, hasta el punto de que pueden ser consideradas indicadoras, mientras que otras son ubicuas y se encuentran limitadas únicamente por factores biogeográficos y ecológicos generales.

Cuáles sean estos factores históricos y ambientales que definen la distribución de cada especie particular sólo recientemente empieza a saberse, y son todavía pocas y fragmentarias las respuestas que pueden darse a las diez preguntas básicas que un zoogeógrafo debe plantearse a propósito de la distribución y de la ecología de los Opistobranquios

y de los invertebrados marinos en general (THOMPSON, 1976b). Entre estos factores aparecen como principales los relacionados con la alimentación (las características de la presa y, en especial, su distribución geográfica; la estenofagia o eurifagia del opistobranquio, etc.; BOUCHET & TARDY, 1976a, 1976b; FRANZ, 1976) y con el desarrollo (época de puesta y tipo de desarrollo embrionario del opistobranquio, que pondrán a las larvas pelágicas a merced de corrientes que faciliten la dispersión de la especie o bien limitarán la misma en aquellas formas con desarrollo bentónico directo o en las épocas desfavorables; BOUCHET & TARDY, 1976a, 1976b; BROWN, 1976; CLARK, 1976; FRANZ, 1976, etc.).

Se prestará atención en este artículo a los factores alimentarios y de sustrato de las especies de opistobranquios de nuestras costas; en otro trabajo se abordarán los aspectos del desarrollo que se hallan relacionados con la delimitación de tipos biológicos en estos interesantes gasterópodos, mientras que algunos aspectos zoogeográficos se comentan asimismo en otra publicación sobre la distribución espacial y temporal de los opistobranquios de nuestras aguas (Ros, 1978a).

## ALIMENTACIÓN

De los datos de alimentación de que se dispone en la actualidad para las especies de opistobranquios presentes en aguas ibéricas, que el autor ha publicado en parte en otros lugares (Ros, 1974, 1975, 1976b,

TABLA 1. — Alimento comprobado o que se sospecha (?) para distintas especies de opistobranquios ibéricos. 1: adultos; 2: juveniles; 3: desmenuzado, en acuario.

	ALGAS	ESPONJAS
<i>Scaphander lignarius</i> . . . . .	. . . . .	. . . . .
<i>Placida dendritica</i> . . . . .	Bryopsis cf. muscosa	
<i>Elysia viridis</i> . . . . .	Codium tomentosum	
	Bryopsis cf. muscosa (?)	
<i>Aplysia punctata</i> . . . . .	Chondrus crispus <sup>1</sup>	
	Ulva lactuca <sup>1</sup>	
	Enteromorpha sp. <sup>2</sup>	
<i>Aplysia dactylomela</i> . . . . .	Laurencia sp.	
<i>Aplysia depilans</i> . . . . .	Ulva lactuca	
<i>Tylodina perversa</i> . . . . .	. . . . .	Verongia aerophoba
<i>Lamellidoris neapolitana</i> . . . . .	. . . . .	. . . . .
<i>Serigea sublaevis</i> . . . . .	. . . . .	Clathrina coriacea
<i>Limacia clavigera</i> . . . . .	. . . . .	. . . . .
<i>Cadlina laevis</i> . . . . .	. . . . .	Dysidea fragilis (?)
<i>Glossodoris gracilis</i> . . . . .	. . . . .	Ircinia fasciculata
		Ircinia sp.
<i>Glossodoris tricolor</i> . . . . .	. . . . .	Cacospongia scalaris
		Ircinia fasciculata
		Petrosia ficiformis (?)
<i>Glossodoris fontandraui</i> . . . . .	. . . . .	Cacospongia mollior
		Spongia virgultosa (?)
<i>Glossodoris krohni</i> . . . . .	. . . . .	Hymeniacidon
		sanguinea (?)
<i>Archidoris tuberculata</i> . . . . .	. . . . .	Halichondria panicea
<i>Peltodoris atromaculata</i> . . . . .	. . . . .	Petrosia ficiformis
<i>Platydoris argo</i> . . . . .	. . . . .	. . . . .
<i>Dendrodoris limbata</i> . . . . .	. . . . .	Suberites domuncula
<i>Fimbria fimbria</i> . . . . .	. . . . .	. . . . .
<i>Coryphella pedata</i> . . . . .	. . . . .	. . . . .
<i>Flabellina affinis</i> . . . . .	. . . . .	. . . . .
<i>Calmella cavolinii</i> . . . . .	. . . . .	. . . . .
<i>Facelina coronata</i> . . . . .	. . . . .	. . . . .
<i>Hervia costai</i> . . . . .	. . . . .	. . . . .
<i>Dondice banyulensis</i> . . . . .	. . . . .	. . . . .
<i>Trinchesia coerulea</i> . . . . .	. . . . .	. . . . .
<i>Spurilla neapolitana</i> . . . . .	. . . . .	. . . . .
<i>Berghia verrucicornis</i> . . . . .	. . . . .	. . . . .

1977), se infiere el conocimiento relativamente limitado que se tiene de este factor tan importante en la ecología de estos gasterópodos. Las publicaciones que tratan específicamente de la alimentación de los Opistobranquios no son muy numerosas (GRAHAM, 1938, 1955; FORREST, 1953; BRAAMS & GEELLEN, 1952; MILLER, 1961; HAEFELFINGER, 1962; THOMPSON, 1964; YOUNG,

1966; CAREFOOT, 1967a, 1967b; MCBETH, 1968, 1971; EDMUNDS, 1975; MORETEAU, 1977, por ejemplo), y suelen ocuparse por lo general de pocas especies del grupo o se convierten en compendios misceláneos reiterativos (SALVINI-PLAWEN, 1972). Además, no siempre se trata en estas publicaciones de las especies (depredadores o presas) comunes en nuestras aguas; salvo raras excepciones, los

*Confirmed or suspected (?) food of several species of iberian opisthobranchs. 1: adults; 2: young; 3: chopped, in aquarium.*

HIDROZOOS	ANTOZOOS	BRIOZOOS	MOLUSCOS
. . . . .	. . . . .	. . . . .	Dentalium sp. Turritella sp.
. . . . .	. . . . .	Schizomavella sp. (?)	
. . . . .	. . . . .	Schizomavella linearis (?) Schizobrachiella sanguinea (?)	
. . . . .	. . . . .	Sertella cellulosa (?)	
. . . . . Eudendrium cf. ramosum Eudendrium ramosum Eudendrium sp. Eudendrium sp. Eudendrium ramosum Eudendrium racemosum (?) Eudendrium ramosum Eudendrium racemosum Aglaophenia pluma (?) Sertularella sp. (?)	. . . . . Aiptasia mutabilis Anemonia sulcata (?) Aiptasia sp. (?)	. . . . .	Mytilus galloprovincialis <sup>3</sup>

escasos conocimientos que se poseen para los opistobranquios ibéricos proceden de estudios faunísticos amplios en los que se incluyen datos dispersos de tipo trófico (HAEFELFINGER, 1960; SWENNEN, 1961; VICENTE, 1967; SCHMEKEL, 1968; ROS, 1975; THOMPSON & BROWN, 1976; ORTEA, 1977, etc.), no siempre originales.

En este contexto constituyen excepción

trabajos como el de NIELL (1977), quizá por ser el autor un especialista en las especies alimento (algas) y no en la especie de opistobranquio estudiada (*Aplysia punctata*), lo que le permite realizar un estudio muy completo. MORTON (1960), OWEN (1964), PURCHON (1968), FRANC (1968) y THOMPSON (1976a), entre otros, dejan patente en sus obras misceláneas esta falta de información,

y, por otra parte, se encuentran en la literatura citada, con demasiada frecuencia, indicaciones «dudosas o falsas que proceden de observaciones superficiales» (HAEFELFINGER, 1960) o que no se ajustan en absoluto a los tres requerimientos mínimos que postula THOMPSON (1964).

A lo largo del estudio de los opistobranquios de las costas ibéricas unas pocas especies de opistobranquios han podido ser observadas mientras comían, principalmente en su ambiente natural pero también en acuario; en otras (*Scaphander lignarius*, *Peltdoris atromaculata*, *Tylodina perversa*) se ha estudiado el contenido del tubo digestivo o los restos fecales. La mayor parte de los datos así obtenidos confirman lo que ya se sabía sobre el alimento de estas especies, pero algunos son nuevos; la lista confeccionada con ellos se da en la tabla 1. Muchas especies presa, sin embargo, no están confirmadas, y se espera que ulteriores observaciones puedan aportar nuevos datos o corroborar los que se suponen.

*Umbraculum mediterraneum*, *Pleurobranchaea meckeli* y *Glossodoris valenciennesi* comen en acuario sus propios excrementos (y, quizá, sus secreciones mucosas) si no se les proporciona otro alimento; ninguna especie mantenida en ayuno ha comido sus propias puestas, ni las de otras especies (ni siquiera *Favorinus branchialis*, típicamente oófago, cuando tenía asu disposición puestas de *Glossodoris gracilis*, *G. tricolor*, *G. valenciennesi*, *Flabellina affinis*, *Hervia costai* y *Dondice banyulensis*), ni a otros opistobranquios (*F. branchialis*, *P. meckeli* y *Facelina drummondi* son especies para las que frecuentemente se ha citado el canibalismo). La actividad de los animales mantenidos en ayuno disminuye sensiblemente a los pocos días, quizá con la única excepción de *D. banyulensis* y *H. costai*, que suelen resistir un largo período de abstinencia. Los individuos de algunos grupos, especialmente los eolidáceos, *G. valenciennesi* y *Platydoriso argo*, se reducen sensiblemente de tamaño (hasta cerca de 1/3 de la longitud original a las 4 semanas de ayuno en *D. banyulensis*) y presentan una degeneración patente de la coloración corporal adquirida con la ingesta, que empalidece o desaparece por completo; el ayuno prolongado está ligado a la

ausencia de cnidos en los cnidosacos y a la autotomía de los *cerata* (eolidáceos) y del borde del manto (algunos dolidáceos) (Ros, 1976b, 1977). En general, las especies estenófagas resisten mejor el ayuno que las eurífagas, aunque hay variaciones notables dentro de los distintos grupos, y ello coincide con los dos tipos de estrategias de supervivencia que se comentarán más adelante.

La observación ocasional de un ejemplar de una determinada especie de opistobranquia comiendo un alimento dado no indica, salvo en el caso de formas estenófagas estrictas, el espectro trófico completo de la misma, que puede ser muy amplio (Ros, 1974). Un examen detallado del contenido del tubo digestivo y de las heces ayuda a conocer mejor el régimen alimentario, pero sólo suelen identificarse aquellas especies alimento que dejan partes duras (moluscos, esponjas, etc.) o que se digieren parcialmente (algas, cnidarios, etc.); aún así, este examen no es completamente revelador, puesto que un determinado tipo de espículas o de cnidos, por ejemplo, puede encontrarse en la naturaleza en más de una especie de esponja o de cnidario, respectivamente. Además, cualquier intento de un estudio cuantitativo de la ingesta puede verse abortado por el hecho de sobreestimar aquellas partes identificables de la ingesta en detrimento de las que rápidamente son digeridas y no dejan trazas. Se sugiere que otro sistema de enfoque para el estudio de la dieta de los Opistobranquios podría basarse en la aplicación de métodos inmunológicos, como los señalados por PICKAVANCE (1970).

Una clasificación de los órdenes de opistobranquios y de las distintas especies de nuestras aguas según sus regímenes alimentarios se incluye en las tablas 2 y 3; para muchas especies los datos son sólo fragmentarios o faltan por completo, y aparecen en las listas con un interrogante.

Se ha tenido un especial interés en separar las formas micrófagas de las macrófagas, por suponer estas distintas estrategias tróficas implicaciones ecológicas más precisas que las que corresponden a la diferenciación según el tipo de presas; es decir, existe más afinidad ecológica entre ramoneadores de esponjas y ramoneadores de hidrarios,

TABLA 2.—Regímenes alimentarios de los distintos órdenes de opistobranquios; las relaciones dudosas se indican con un interrogante. El significado de los distintos números se da en el texto. — *Diets of the different opisthobranch orders; doubtful relations are indicated by a question mark. The meaning of the numbers is explained in the text.*

Órdenes	Régimen alimentario															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Cephalaspidea .....	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	?	.
Pyramidellacea .....	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Acochliidae .....	?	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	?	.	.
Sacoglossa .....	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.
Aplysiacea .....	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Thecosomata .....	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Gymnosomata .....	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.
Pleurobranchacea .....	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.
Doridacea .....	.	.	+	.	+	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.
Dendronotacea .....	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+
Arminacea .....	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	+	.	+	.	.
Eolidacea .....	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	?	.	+	.	+	.

por ejemplo, que entre cortadores de frondes de algas y suctores de algas.

La división en regímenes alimentarios que se ha hecho es la siguiente:

- A. Sedimentívoros (1)
- B. Filtradores (2)
- C. Fitófagos
  - C.1. Micrófagos (ramoneadores, suctores) (3)
  - C.2. Macrófagos (cortadores de frondes) (4)
- D. Zoófagos
  - D.1. Micrófagos (ramoneadores, suctores)
    - D.1.1. De esponjas (5)
    - D.1.2. De cnidarios
      - D.1.2.1. De alcionarios y gorgonarios (6)
      - D.1.2.2. De actiniarios (7)
      - D.1.2.3. De hidrozoos (8)
      - D.1.2.4. De sifonóforos y condroforos (9)
    - D.1.3. De cirrípedos (10)
    - D.1.4. De briozoos (11)
    - D.1.5. De ascidias (12)
    - D.1.6. De huevos (13)
  - D.2. Macrófagos (cazadores)
    - D.2.1. Microcarnívoros (14)
    - D.2.2. Macrocarnívoros (15)
- E. Ectoparásitos (16)

Es interesante comprobar que los distin-

tos grupos así formados corresponden de manera casi perfecta a agrupaciones sistemáticas y, más específicamente, a niveles de organización dentro de las mismas (MORTON, 1963; Ros, 1978b). Así, y excepción hecha de Piramideláceos, Acochliáceos, Gimnosomas y Tecosomas, que no se comentan aquí y para los que puede hallarse un tratamiento excelente en THOMPSON (1976a) (quien asimismo pasa revista y analiza en detalle la alimentación de todos los grupos de Opistobranquios), puede decirse en general que los Cefalaspídeos son casi exclusivamente sedimentívoros y microcarnívoros; los Sacoglosos suctores de algas; los Aplisiáceos macroherbívoros; los Pleurobrancháceos suctores o ramoneadores de ascidias y esponjas.

Dentro de los nudibranchios, los Doridáceos son micrófagos, ramoneadores o suctores de invertebrados sésiles, y en ellos cabe distinguir asimismo regímenes distintos según los grupos taxonómicos inferiores: entre los Anadoridáceos, los Oqueníidos se alimentan de ascidias, y Lamelidorididos, Egirétidos y Policéridos de briozoos; los Eudoridáceos y Porodoridáceos parecen agrupar exclusivamente formas que se nutren de esponjas (las especies espongiófagas incluyen representantes de por lo menos nueve familias de estos dos subórdenes).



TABLA 3. — (Continuación.)

	Régimen alimentario									
	3	5	7	8	9	10	11	12	13	15
<b>DORIDACEA:</b>										
Goniodoris nodosa	.	.	.	.	.	.	+ <sub>1</sub>	+	.	.
G. castanea	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
Trapania maculata	.	.	.	.	.	.	?	?	.	.
T. lineata	.	.	.	.	.	.	?	?	.	.
Lamellidoris neapolitana	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Diaphorodoris papillata	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
D. luteocincta v. alba	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Crimora papillata	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Serigea sublaevis	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Limacia clavigera	?	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Polycera quadrilineata	?	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Thecacera pennigera	?	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Cadlina laevis	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Glossodoris gracilis	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
G. fontandraui	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
G. valenciennesi	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
G. punctilucens	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
G. krohni	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
G. luteorosea	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
G. purpurea	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
G. tricolor	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
G. messinensis	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Rostanga rubra	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Doris verrucosa	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Archidoris tuberculata	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Anisodoris stellifera	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Peltodoris atromaculata	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Jorunna tomentosa	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Platydoris argo	.	?	.	.	.	.	?	.	.	.
Phyllidia sp.	.	?	.	.	.	.	.	.	.	.
Doriopsisilla pusilla	.	?	.	.	.	.	.	.	.	.
Dendrodoris limbata	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
D. grandiflora	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>EOLIDACEA:</b>										
Coryphella pedata	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
C. lineata	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
C. pellucida	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Flabellina affinis	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Calmella cavolinii	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Caloria maculata	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Eubranchus farrani	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Fiona pinnata	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.
Facelina coronata	.	.	.	+	.	.	.	.	.	?
Facelina drummondi	.	.	.	+	.	.	.	.	.	?
Facelinopsis marioni	.	.	.	?	.	.	.	.	.	.
Hervia costai	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Dondice banyulensis	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Trinchesia coerulea	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
T. genovae	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Favorinus branchialis	.	.	+	+	.	.	.	.	+	?
Aeolidiella alderi	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Spurilla neapolitana	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Berghia verrucicornis	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
B. coerulescens	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.

Los Dendronotáceos, considerados por algunos autores como el puente de unión entre Doridáceos y Eolidáceos, en base a la anatomía y a la morfología de ambos grupos, resultan ser también un eslabón adecuado debido a su régimen alimentario: las formas más primitivas (Tritoniídeos) son roneadoras de alcionarios y gorgonarios, mientras que las más avanzadas (Lomanótidos, Hancóquidos, Dendronótidos, Dotoídeos) se alimentan de hidrarios. Los representantes de por lo menos dos familias (Fimbríidos y Filiroides) se han hecho macrófagos, y cazan activamente sus presas o parasitan medusas pelágicas.

Los Eolidáceos parecen haber seguido la línea de evolución trófica donde la dejaron los Dendronotáceos, y mientras la mayor parte de grupos (entre ellos los más primitivos) se alimentan de hidrarios (Corifélidos, Flabelinídeos, Eubránquidos, Cutónidos, Facelínidos, Trinquesídeos, entre otros), los más evolucionados ramonean actiniarios (en nuestras aguas Eolidiídeos y Espuríliidos) y otros hexacorarios, sifonóforos y condróforos (Glauciídeos), condróforos y cirrípedos (Fiónidos), o son suctores de huevos (Cálmidos, Favorínidos).

Por su parte, los Armináceos, que agrupan especies de morfología muy dispar y que convergen hacia otros grupos de nudibranquios, se alimentan de manera variada (micrófagos: esponjas, hidrarios, alcionarios, briozoos; macrófagos: otros moluscos, etc.), lo que parece confirmar su pluralidad adaptativa.

Cabría todavía hacer otras consideraciones al respecto de la integración de estos moluscos en las comunidades de que forman parte y en relación con la alimentación; aquellas especies que «incorporan» y utilizan posteriormente parte de la presa con fines no primariamente tróficos (eolidáceos, sacoglosos; véase apéndice) representan elementos más antiguamente integrados en las comunidades en que viven. Otras relaciones que pueden dar cuenta de parentescos filéticos caen fuera del ámbito de este trabajo.

## SUSTRATO

En general, los tectibranchios son más abundantes en los fondos blandos, especial-

mente en los fangosos, y los nudibranchios presentan mayor diversidad en los fondos duros, en especial en los coralígenos. Ello ya era de prever a partir de los datos de organización de estos gasterópodos y, de manera aproximada, puede aceptarse que los representantes de los primeros niveles de organización de MORTON (1963; véase Ros, 1973, 1978b) se integran en ecosistemas menos organizados, mientras que los de los últimos niveles, más evolucionados, pertenecen a comunidades más estables y maduras.

En la tabla 4 se indican los biótopos confirmados o muy probables de un centenar de especies de opisthobranchios (cefalaspídeos, sacoglosos, aplisiáceos, pleurobrancáneos, doridáceos, dendronotáceos y eolidáceos) de aguas ibéricas. Se ha limitado el número de especies a las encontradas por el autor (Ros, 1975, y datos posteriores), con exclusión de piramidélidos y pterópodos, aunque la lista podría extenderse incluyendo algunas otras especies bien conocidas (Ros, 1976a; ORTEA, 1977) de nuestras costas. La división en biótopos no es tampoco la mejor que podría hacerse (véanse, al respecto, JAECKEL, 1952; PÉRÈS & PICARD, 1964; LEDOYER, 1968, entre otros), pero tiene la ventaja de la concisión; un mayor detalle acerca del sustrato y del hábitat propio de cada especie puede encontrarse en ROS (1975).

Se distinguen cuatro grandes grupos de comunidades: biocenosis de sustratos blandos, biocenosis de sustratos duros, de las praderas de fanerógamas marinas y de los fondos contaminados en general, a las que se añade un quinto grupo de especies pelágicas o nadadoras. El detalle es como sigue:

- I. Biocenosis de sustratos blandos:
  1. Fondos de fango.
  2. Fondos de arena.
  3. Fondos de grava organógena y «cascajo».
- II. Biocenosis de las praderas de fanerógamas marinas (en especial *Posidonia oceanica* y *Zostera nana*):
  4. Hojas y rizomas con epibiontes.
  5. Fango y sedimento entre los rizomas.
- III. Biocenosis de sustratos duros:

6. Zonas mediolitoral e infralitoral
  7. Zona infralitoral profunda.
  8. Zona circalitoral (concrecionamiento, «precoralígeno»).
  9. Zona circalitoral (coralígeno en sentido amplio).
  10. Cuevas oscuras.
- IV. Ambiente portuario y contaminado en general:
11. Paredes rocosas y sustratos duros en general.
  12. Fango detrítico y sustratos blandos en general.
- V. Formas pelágicas o semipelágicas:
13. Formas nadadoras o neustónicas.

## DISCUSIÓN

Los datos sobre alimentación y sustrato que se ofrecen en este trabajo son otros factores ecológicos a tener en cuenta a la hora de definir las distintas estrategias de supervivencia en los Opisthobranchios, y quizá la alimentación se preste más que ningún otro carácter (a excepción de los relacionados con la reproducción y el desarrollo) para poner de relieve tales estrategias, pues condiciona, entre otros aspectos, el ciclo biológico de estos moluscos.

Así, las especies zoófagas que se alimentan de organismos estacionales, efímeros (principalmente hidrarios), están obligadas a tener una vida corta, cuya duración se reduce aproximadamente a la de la proliferación de la especie alimento, mientras que las especies que se nutren a expensas de organismos que perduran (esponjas, actinarios, ascidias, cirrípedos, etc.) pueden vivir durante más tiempo, a la vez que suelen tener una sola generación anual (dos o más en las otras). En algunos casos la evolución ha llevado a pasar de la alimentación de especies estacionales a la alimentación de especies duraderas (éste parece ser el caso de los Doridáceos como grupo), mientras que en otros se ha tendido a la estenofagia (principalmente cuando las especies alimento son duraderas) o a la eurifagia (en el caso de presas estacionales).

Otro carácter va muy ligado a la amplitud del espectro alimentario: las especies estenófagas «aprovechan» completamente la especie alimento, mientras que las eurífagas

la «malgastan», comiendo sólo parte y desechando más comida de la que ingieren; THOMPSON (1976a) ve en este fenómeno una clara relación entre la eficiencia en la manipulación del alimento y la especificidad de la dieta, pero éste y otros aspectos de la biología de los Opisthobranchios pueden interpretarse como métodos o estrategias distintos (estrategia de la  $r$ , estrategia de la  $K$ ), explicables en términos ecológicos más completos (ROS, en preparación). Esta misma diferencia en el aprovechamiento de la presa se ha interpretado asimismo como un caso de estenofagia extrema (ROS, 1974); es decir, la especie de opisthobranchio que «malgasta» la presa comiendo sólo una fracción de ella puede hallarse especializada en comer sólo una parte de la misma (es el caso de algunos eolidáceos que sólo utilizan un tipo de pólipos de los varios que existen en los hidrarios que consumen; MORETEAU, 1977). Por otra parte, algunas especies estenófagas suelen serlo de presas poco diferenciadas histológicamente (esponjas), mientras que las eurífagas suelen preñar sobre organismos más diversificados a nivel de organización, de manera que, en parte, la disyuntiva estenofagia-eurifagia vendría impuesta por el tipo de alimento. Pero sólo en parte, como lo atestiguan otros caracteres ecológicos (ROS, 1973).

Cabe suponer que lo mismo es válido para las especies fitófagas, aunque los datos no son suficientes para confirmar que en ellas la eurifagia vaya ligada al consumo de algas estacionales y la estenofagia al de especies anuales.

En general, la abundancia de una especie de nudibranchio en un hábitat determinado depende, además de factores intrínsecos de la propia especie, de factores extrínsecos o ambientales, de los que uno de los más importantes parece ser la cantidad de alimento disponible en el área considerada; asimismo, la distribución del adulto de muchas especies no ligadas a un tipo estrictamente determinado de alimento puede venir condicionada por la distribución temprana de la larva, que con frecuencia sí se halla en situación de dependencia directa de cierta clase de alimento, en ausencia del cual puede ser incapaz de llevar a cabo su metamorfosis (MILLER, 1961). Se han co-

TABLA 4. — Sustratos confirmados o muy probables (?) de un centenar de especies de opisto-branquios ibéricos. El significado de los distintos números se da en el texto; 1: juveniles. Datos de distintos autores y propios (véase ROS, 1975). Para la distribución de las especies en el litoral ibérico, véase ROS (1976a) y ORTEA (1977). — *Confirmed or very probable (?) substrates of a hundred species of iberian opisthobranchs. The meaning of the numbers is explained in the text; 1: young. Data from various sources and original (see ROS, 1975). For the distribution of the species in the Iberian litoral, see ROS (1976a) and ORTEA (1977).*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Pseudacteon pusillus	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cylichna cylindracea	.	+	?	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
C. crossei	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Scaphander lignarius	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
S. punctostriatus	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Philine catena	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
P. quadripartita	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Doridium carnosum	.	+	.	.	.	?	.	.	.	.	.	+	.
Gasteropteron meckeli	+	+	?	.	.	.	.	.	.	.	.	?	+
Bulla striata	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	?	.
Haminaea navicula	+	?	.	.	?	.	.	.	.	.	.	+	.
Mamilloretusa mammillata	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Rhizorus acuminatus	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Placida dendritica	.	.	.	+	.	+	+	.	+	.	.	.	.
P. viridis	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.
Elysia viridis	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.
E. timida	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
Thuridilla hopei	.	.	.	+	.	+	+	+	+	.	+	.	.
Aplysia punctata	.	+	.	+	.	+	+	.	+ <sub>1</sub>	+ <sub>1</sub>	+	+	.
A. dactylomela	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	?
A. fasciata	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.
A. depilans	.	+	.	+	.	?	+	.	.	.	.	.	+
Petalifera sp.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Notarchus punctatus	?	+	.	.	.	?	.	.	.	.	.	.	.
Umbraculum mediterraneum	+	+	+	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.
Tyrodina perversa	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.
Bouvieria aurantiaca	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
B. elongata	+	+	.	.	.	.	.	.	.	?	.	.	.
B. ocellata	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Oscanius membranaceus	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Susania testudinaria	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Pleurobranchaea meckeli	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Goniodoris nodosa	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
G. castanea	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Trapania maculata	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	.
T. lineata	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Lamellidoris neapolitana	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Diaphorodoris papillata	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.
D. luteocincta var. alba	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Kaloplocamus ramosus	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Crimora papillata	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.
Serigea sublaevis	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
Limacia clavigera	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Polycera quadrilineata	.	.	.	+	.	+	+	+	+	.	+	.	.
Thecacera pennigera	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.

TABLA 4. — (Continuación.)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	15
<i>Cadlina laevis</i>	+	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.
<i>Glossodoris gracilis</i>	.	.	.	+	.	+	+	+	+	.	.	.	.
<i>G. fontandraui</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.
<i>G. valenciennesi</i>	.	.	.	+	.	+	+	+	+	.	+	.	.
<i>G. punctilucens</i>	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>G. krohni</i>	.	.	.	+	.	+	+	+	+	.	.	.	.
<i>G. luteorosea</i>	.	.	.	+	.	.	+	+	+	.	.	.	.
<i>G. purpurea</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.
<i>G. tricolor</i>	.	.	.	+	.	+	+	+	+	.	+	.	.
<i>G. messinensis</i>	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.
<i>Rostanga rubra</i>	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.
<i>Doris verrucosa</i>	.	.	+	+	.	.	.	.	+	+	.	.	.
<i>Archidoris tuberculata</i>	+	+	+	.	+	?	+	+	+	.	.	?	.
<i>Anisodoris stellifera</i>	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Peltdoris atromaculata</i>	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.
<i>Jorunna tomentosa</i>	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Platydoris argo</i>	?	.	.	+	.	.	+	+	+	.	.	.	.
<i>Phyllidia</i> sp.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Doriopsisilla pusilla</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Dendrodoris limbata</i>	+	.	+	+	.	+	+	.	.	+	.	.	.
<i>D. grandiflora</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.
<i>Tritonia hombergi</i>	+	+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>T. plebeia</i>	.	+	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Tritonia</i> sp.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Duvaucelia manicata</i>	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>D. villafranca</i>	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>D. striata</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.
<i>Marionia blainvillea</i>	+	.	.	+	.	.	.	.	?	.	.	.	.
<i>Fimbria fimbria</i>	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Coryphella pedata</i>	.	.	.	+	.	+	+	+	+	.	.	.	.
<i>C. lineata</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>C. pellucida</i>	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Coryphella</i> sp. I	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Coryphella</i> sp. II	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Flabellina affinis</i>	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	.	.
<i>Calmella cavolinii</i>	.	.	.	+	.	+	+	.	+	.	+	.	.
<i>Caloria maculata</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Eubranchus</i> cf. <i>farrani</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Fiona pinnata</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+
<i>Facelina coronata</i>	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Facelina drummondi</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	+	+	+	.	.
<i>Facelinopsis marioni</i>	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Hervia costai</i>	.	.	.	+	.	+	+	+	+	+	+	.	.
<i>Dondice banyulensis</i>	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	.	.
<i>Trinchesia coerulea</i>	.	.	+	+	.	.	+	.	+	.	.	.	.
<i>T. genovae</i>	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Trinchesia</i> sp. I	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Trinchesia</i> sp. II	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Favorinus branchialis</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.
<i>Aeolidiella alderi</i>	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Spurilla neapolitana</i>	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Berghia verrucicornis</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	.	?	.	?	.
<i>B. coeruleascens</i>	.	.	.	.	.	+	?	.	.	.	.	.	.

mentado en otro lugar algunos aspectos de la abundancia de distintas especies de opistobranquios en nuestras costas (ROS, en prensa), y la competencia, otro factor muy ligado a la alimentación, se ha considerado asimismo en otra publicación (ROS, 1974); pero resulta adecuado discutir ahora brevemente un aspecto de la ecología trófica que enlaza a la vez con la distribución de los Opistobranquios y con la competencia entre las distintas especies.

Aquellas especies que se alimentan de presas duraderas (que suelen ser abundantes durante todo el año y que se pueden considerar distribuidas al azar en los hábitats adecuados) se encuentran por lo general en número reducido de individuos, a veces en solitario, y las poblaciones numerosas sólo existen cuando la especie alimento es muy abundante en una determinada zona; aun en este caso, los individuos de una misma especie de opistobranquio (o de especies distintas con dietas similares) no parecen competir por un alimento que se halla en exceso, que pueden utilizar totalmente y que debe bastar, por tanto, a las necesidades de la población.

En cambio, los opistobranquios que se alimentan de especies estacionales suelen presentar acúmulos importantes de individuos en los lugares y en las épocas de proliferación del alimento (MILLER, 1961; MAC LEOD & VALIELA, 1975). Como sea que entonces deben alimentarse en exceso (la época de puesta coincide con la de alimento abundante), que estas especies suelen ser eurípagas y que, como se ha dicho, inutilizan buena parte del alimento disponible, pueden entonces darse fenómenos de competencia. Evidentemente, es difícil establecer en estos casos una relación de causa a efecto, pues la eurifagia puede ser tanto el origen de esta abundancia como la solución para evitar la competencia (ROS, 1974), y la estenofagia casi absoluta de los opistobranquios de una sola generación anual y de alimento perdurable puede asimismo explicarse, indistintamente, como efecto de la reducida densidad de población o como causa de la misma.

En uno y otro caso, sin embargo, la distribución de los organismos obedece a un modelo de contagio, siendo más abundantes

los opistobranquios en determinados lugares en los que las especies presa son sustancialmente numerosas (o lo son los individuos de una única especie alimento). Ello explica sin duda, por lo menos en parte, los distintos valores de abundancia que se han encontrado para algunas especies de nuestras costas; las densidades más bajas se dan, en efecto, en las especies estenófagas, y las más altas en las eurípagas, con algunas excepciones que corresponden a una abundancia insólita de opistobranquios estenófagos debido a un acúmulo extraordinario de la especie alimento (caso de *Glossodoris valenciennesi* en el Cantábrico y de *Peltochlamys atromaculata* en el Mediterráneo, por ejemplo). Inversamente, y como también era de esperar, los valores de diversidad específica más altos corresponden a muestras de poblaciones principalmente estenófagas, y los más bajos a muestras de colectivos con abundancia de especies eurípagas (ROS, en prensa).

#### APÉNDICE: SOBRE LA SIMBIOSIS EN LOS OPISTOBRANQUIOS

Algunos sacoglosos presentan algas simbiotas (zooxantelas) y cloroplastos procedentes de las algas que les sirven de alimento o, como también se ha sugerido, heredadas de los progenitores (DROOP, 1963; GREENE, 1970; GREENE & MUSCATINE, 1972). Los cloroplastos, que se retienen en las células de la glándula digestiva, proporcionan materiales estructurales y energéticos a los moluscos hospedantes (TRENCH, TRENCH & MUSCATINE, 1970 y trabajos posteriores). No está comprobado que otros opistobranquios (*Aeolidiella*, *Aeolis*, *Favorinus*, *Spurilla*, etc.) poseedores de cloroplastos gocen de tales ventajas, y en ellos parece tratarse de simples acúmulos de tejidos de la presa (actinias y anémonas de mar), en los que sí existen zooxantelas simbiotas.

Se ha sugerido (GREENE, 1970) que la simbiosis entre cloroplastos algales y sacoglosos es la regla en lugar de la excepción, y si ello es cierto cabe suponer que en las especies de nuestras costas se da también este fenómeno, lo que TAYLOR (1968) ha comprobado para *Elysia viridis* (para ulteriores estudios en esta especie, así como

para una más amplia referencia bibliográfica, véase HINDE & SMITH, 1975). No se ha investigado la presencia de cloroplastos en los sacoglossos ibéricos, pero sí se ha podido observar que, a diferencia de los eolidáceos y de otros opistobranquios coloreados por la ingesta (homocromía alimentaria; ROS, 1976b, 1977), *Placida viridis*, *P. dendritica*, *Elysia viridis*, *E. timida* y, sobre todo, *Thuridilla hopei*, conservan su coloración verde aún después de permanecer largo tiempo en ayuno; *T. hopei*, asimismo, no se reduce de tamaño como otras especies estudiadas.

HARRIS (1971) incluye entre las asociaciones de simbiosis en las que intervienen nudibranchios las siguientes: la inducción de la metamorfosis en las larvas velígeras (que requieren la presencia de determinado sustrato alimentario); la quimiorrecepción y las respuestas quimiotácticas de pares depreda-

dor-presa muy específicos (eolidáceos y anémonas, por ejemplo); la utilización de pigmentos (homocromía alimentaria) y de los nematocistos de las presas (eolidáceos). A mi entender, las dos primeras «asociaciones» son simplemente ejemplos de la utilización del sentido químico en beneficio de la propia especie, ya sea para la reproducción, ya para la alimentación, y las otras (a propósito de las cuales ya se ha hablado en ROS, 1976b, 1977) representan una utilización de estructuras ajenas para el mismo fin. Las únicas relaciones que caben en el concepto de simbiosis, tal como yo lo interpreto, son el consorcio sacogloso-cloroplasto, ya comentado, y las simbiosis de limpieza que se dan entre ciertos grandes doridáceos tropicales (*Hexabranhus*) y determinadas quisquillas limpiadoras (*Periclimenes*), que les prestan sus atenciones (véase, por ejemplo, ANÓNIMO, 1971, y SCHUMACHER, 1973).

## SUMMARY

FOOD AND SUBSTRATE IN IBERIAN OPISTHOB-RANCHS. — In this paper some new and miscellaneous data on food and substrate of Iberian Opisthobranchs are presented, together with some comments on feeding behaviour, and a classification of the species according to their food. The groupings so formed reflect taxonomy and functional morphology: the Cephalaspidea are mainly sedimentivores and microcarnivores, the Sacoglossa algae-suckers, the Aplysiacea macroherbivores, the Pleurobranchacea suckers or browsers on ascidians and sponges, the Doridacea browsers or suckers on sessile invertebrates, mainly ascidians, polyzoans and sponges, the Dendronotacea browsers on cnidarians, macrophagous or parasites, and the Eolidacea feed also on cnidarians and, less often, on eggs and

other opisthobranchs (tables 1, 2 and 3). In relation to substrate, the Tectibranchs are mainly soft-bottoms-dwelling animals, and the Nudibranchs mainly inhabitants of hard-bottoms (table 4). Euryphagy and stenophagy are considered as partial aspects of a broader set of ecological characteristics of these molluscs, that can be discussed also in terms of the two different ecological strategies (*r* and *K*). Life span, number of generations per year, wastage of the prey in the individual opisthobranch, and abundance, diversity and competition in their populations are related with these strategies. A closing appendix restricts the concept of symbiosis in Opisthobranchs to the sacoglossan-chloroplast and cleaning associations.

## BIBLIOGRAFÍA

Se indican únicamente las referencias bibliográficas no citadas en ROS (1975).

ANÓNIMO — 1971. *Mar. Science*, 17 (6).

BOUCHET, P., & TARDY, J. — 1976a. Faunistique et biogéographie des Nudibranches des côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche. *Ann. Inst. océanogr.*, 52 (2): 205-213.

— — 1976b. Biogeography of sea-slugs along the Atlantic and Channel French coasts. *J. moll. Stud.*, 42 (2): 296-297.

BRAAMS, W. G., & GEELLEN, H. F. M. — 1953. The preference of some Nudibranchs for certain Coelenterates. *Arch. Néerl. Zool.*, 10: 241-264.

BROWN, G. H. — 1976. The zoogeography of North-east Atlantic species of Nudibranchia. *J. moll. Stud.*, 42 (2): 297-298.

CLARK, K. B. — 1976. Development patterns, habitat stability, and the zoogeography of Atlantic Nudibranchia and Ascoglossa. *J. moll. Stud.*, 42 (2): 298.

- DROOP, M. R. — 1963. Algae and Invertebrates in symbiosis. *Symp. Soc. Gen. Microbiology, XIII. Symbiotic associations*, 1963: 171-199.
- EDMUNDS, M. — 1975. An Eolid Nudibranch Feeding on Bryozoa. *The Veliger*, 17 (3): 269-270.
- FRANZ, D. R. — 1976. Ecological determinants of opisthobranch distribution patterns in the temperate Northwest Atlantic. *J. moll. Stud.*, 42 (2): 300-301.
- HARRIS, L. G. — 1971. Nudibranchs associations as Symbioses. In: *Aspects of the biology of symbiosis*, T. C. Cheng, Ed. University Park Press, Baltimore.
- HINDE, R. S., & SMITH, D. C. — 1975. The role of photosynthesis in the nutrition of the mollusc *Elysia viridis*. *Biol. J. Linn. Soc.*, 7: 161-171.
- MAC LEOD, P., & VALIELA, I. — 1975. The Effect of Density and mutual Interference by a Predator: A Laboratory Study of Predation by the Nudibranch *Coryphella rufibranchialis* on the hydroid *Tubularia larynx*. *Hydrobiologia*, 47(3-4): 339-346.
- MCBETH, J. W. — 1968. Feeding behavior of *Corbambella steinbergae*. *The Veliger*, 11 (2): 145-146.
- 1971. Studies on the Food of Nudibranchs. *The Veliger*, 14 (2): 158-161.
- MORETEAU, J. C. — 1977. Étude sur l'alimentation d'*Aeolidia papillosa* L. *Cah. Biol. Mar.*, 18: 369-383.
- MORTON, J. E. — 1963. The molluscan pattern: evolutionary trends in a modern classification. *Proc. Linn. Soc. London*, 174 (1): 53-72.
- NIELL, F. X. — 1977. L'alimentation d'*Aplysia punctata* (GASTROPODA, Opisthobranchia) CUVIER dans la Ría de Vigo (Galice). I. Analyse du contenu digestif d'individus de la zone intertidale. *Malacologia*, 16 (1): 207-209.
- 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. Universidad de Oviedo.
- OWEN, G. — 1964. Feeding. In: *Physiology of Mollusca*, II. K. M. Wilbur & C. M. Yonge, Eds. Academic Press. New York.
- PICKAVANCE, J. R. — 1970. A new approach to the immunological analysis of invertebrate diets. *J. Anim. Ecol.*, 39 (3): 715-724.
- ROS, J. D. — 1973. *Opistobranquios (Gastropoda: Euthyneura) del litoral ibérico. Estudio faunístico y ecológico*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona.
- 1974. Competència i evolució en espècies veïnes de gasteròpodes marins. *Coll. Soc. Cat. Biol.*, VII, *Evolució*: 101-121.
- 1975. Opistobranquios (Gastropoda: Euthyneura) del litoral ibérico. *Inv. Pesq.*, 39 (2): 269-372.
- 1976a. Catálogo provisional de los opistobranquios ibéricos. *Misc. Zool.*, III (5): 21-51.
- 1976b. Sistemas de defensa en los Opistobranquios. *Oecologia aquatica*, 2: 41-77.
- 1977. La defensa en los opistobranquios. *Investigación y Ciencia*, 12: 48-60.
- 1978a. Distribució en l'espai i en el temps dels opistobranquis ibèrics, amb especial referència als del litoral català. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat., Zool.*, 42 (en prensa).
- 1978b. Presentación de los Opistobranquios y bases para una campaña de recolección. *Inm. y Ciencia*, 12 (en prensa).
- (En prensa). On some data on opisthobranch populations.
- SCHUMACHER, H. — 1973. Das kommensalische Verhältnis zwischen *Periclimenes imperator* (Decapoda: Palaemonidae) und *Hexabranchus sanguineus* (Nudibranchia: Doridacea). *Mar. Biol.*, 22: 355-360.
- TAYLOR, D. L. — 1967. Chloroplasts as symbiotic organelles in the digestive gland of *Elysia viridis* (Gastropoda, Opisthobranchia). *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 48: 1-15.
- THOMPSON, T. E. — 1976a. *Biology of Opisthobranch Molluscs, I*. The Ray Society. London.
- 1976b. Introduction: zoogeography of nudibranchs. *J. moll. Stud.*, 42 (2): 295-296.
- THOMPSON, T. E., & BROWN, G. H. — 1976. *British Opisthobranch Molluscs*. Academic Press. London.
- TRENCH, M. E.; TRENCH, R. K., & MUSCATINE, L. — 1970. Utilization of photosynthetic products of symbiotic chloroplasts in mucus synthesis by *Placobranchus ianthobapsus* (GOULD), Opisthobranchia, Sacoglossa. *Comp. Biochem. Physiol.*, 37: 113-117.