

**Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología**

**Tesis presentada para optar al grado de
Licenciatura en Biología con énfasis en Zoología**

**Asociaciones entre moluscos Heterobranquios (Mollusca: Gastropoda) y
macroalgas en el Pacífico de Costa Rica**

Kimberli D. García Méndez

A62370

CIUDAD UNIVERSITARIA RODRIGO FACIO

2015

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

Yolanda E. Camacho García, Dra.
Co-Tutora de tesis

Cindy Fernández García, Dra.
Co-Tutora de tesis

Rita Vargas Castillo, M.Sc.
Lectora de tesis

Jorge Cortés Núñez, Dr.
Lector de tesis

José Antonio Vargas Zamora, Dr.
Miembro del tribunal examinador

Paul Hanson Snortum, Dr.
Representante del Decano

Kimberli D. García Méndez
Postulante

DERECHOS DE PROPIEDAD INTELECTUAL

©2015

Kimberli D. García Méndez

Todos los derechos reservados

DEDICATORIA

A mi mamá Lisbeth, por su amor y apoyo.

AGRADECIMIENTOS

Primero, quiero agradecer profundamente a mi familia por el apoyo que he recibido a lo largo de mis años de formación académica. En especial a mi mamá Lisbeth por su constante ayuda y motivación, las cuales han sido claves para avanzar en el camino.

Este trabajo no se hubiera podido realizar sin el apoyo y la colaboración de una extensa lista de personas e instituciones, las cuales depositaron su confianza en el proyecto.

En mi comité de tesis, le agradezco a Yolanda Camacho por su tiempo y dedicación para instruirme en la Malacología. Gracias por ser mi mentora en estos años y mostrarme el fascinante mundo de estas bellezas llamadas Opisthobranchios. A Cindy Fernández, por enseñarme sobre Ficología e incentivar mi interés hacia las algas, gracias por transmitirme la admiración hacia este grupo. A ambas les agradezco sus consejos y apoyo para las salidas de campo a través de sus proyectos de investigación. A Rita Vargas, por acogerme en el Museo cuando inicié mi aventura con los invertebrados marinos, así como por sus correcciones y sinceridad en sus comentarios, los cuales han contribuido a mejorar el manuscrito. A Jorge Cortés, por sus consejos y facilitación de literatura durante el desarrollo del presente trabajo.

Quiero expresar mi gratitud a Jeffrey Sibaja por su ayuda en el campo, sus comentarios y consejos sobre el manuscrito. A Juan José “Chepe” Alvarado, por darme la oportunidad de colaborar en su proyecto “Programa de monitoreo en los ecosistemas arrecifales y comunidades coralinas de las Áreas de Conservación Tempisque (ACT) y Osa (ACOSA)”, incluyendo la Isla del Coco (ACMIC), y facilitarme las salidas al campo en estas localidades. Asimismo, agradecer a Conservación Internacional Costa Rica (CI) por apoyar financieramente dicho proyecto.

Al personal del SINAC y de cada Área de Conservación visitada, por su colaboración y permitir el desarrollo de mi tesis en el Pacífico costarricense. Al personal del Under Sea Hunter por su ayuda en los muestreos en la Isla del Coco, en especial a Pepe, Juan Manuel y Gil. A Minor Lara y a María Marta Chavarría por su ayuda en el campo en los muestreos realizados en la zona de la Península de Santa Elena.

A todas aquellas personas que fueron mis compañeros durante los muestreos en el campo, en especial a Jeffrey Sibaja, Andrés Beita, Carlos Garita, Juan Carlos Azofeifa, Beatriz Naranjo, Rita Vargas, Victoria Bogantes y Davis Morera. En el laboratorio a Mary Cruz Rojas por colaborar conmigo en la identificación de las algas rojas. A Gerardo Umaña por facilitarme el software COMPAH para los análisis estadísticos. A Franciny García por sus comentarios y consejos en la edición de imágenes y diseño gráfico. También quiero extender mis agradecimientos a Hans Bertsch de la Universidad Autónoma de Baja California y a Jesús S. Troncoso de la Universidad de Vigo, por sus valiosos comentarios sobre el diseño de muestreo y consejos sobre ecología de opistobranquios, respectivamente.

Quiero agradecer al Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad de Costa Rica (UCR), por facilitarme el equipo y las instalaciones para el desarrollo de esta tesis. A la Universidad de Costa Rica, que a través de la Vicerrectoría de Investigación me apoyó económicamente para realizar las salidas al campo en el Pacífico Central. Asimismo, a la Vicerrectoría de Vida Estudiantil que me financió la asistencia a dos cursos internacionales y a un congreso internacional, como parte de la formación durante mi investigación. Finalmente, agradecer a la Oficina de Becas de la Universidad de Costa Rica que me apoyo económicamente durante toda mi carrera.

ÍNDICE GENERAL

Contenido	Página
I. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Marco teórico	1
1.2 Dieta de los opistobranquios	3
1.3 Antecedentes	5
1.3.1 Interacciones ecológicas opistobranquio-alga.....	5
1.3.2 Otros estudios sobre la fauna de opistobranquios en Costa Rica.....	6
1.4 Justificación.....	7
II. Hipótesis.....	8
III. OBJETIVOS.....	8
3.1 Objetivo general	8
3.2 Objetivos específicos.....	8
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	9
4.1 Descripción del área de estudio.....	9
4.1 Metodología	11
4.1.1 Trabajo de campo	11
4.1.2 Trabajo de laboratorio	16
4.2 Análisis de datos.....	17
4.2.1 Riqueza y diversidad	17
4.2.2 Descripción de las asociaciones ecológicas entre los opistobranquios y las macroalgas	18
4.2.3 Evaluación de las preferencias hacia las macroalgas por parte de los opistobranquios	19
V. RESULTADOS	21

5.1 Heterobranquios asociados a macroalgas en el Pacífico de Costa Rica.....	21
5.2 Riqueza y Diversidad	26
5.3 Descripción de las asociaciones ecológicas entre los opistobranquios y las macroalgas.....	32
5.4 Evaluación de las preferencias hacia las macroalgas por parte de los opistobranquios	39
VI. DISCUSIÓN.....	42
6.1 Ensamblajes de opistobranquios: diversidad y riqueza.....	42
6.2 Asociaciones opistobranquio-alga.....	45
6.2.1 Herbívoros generalistas	45
6.2.2 Herbívoros especialistas	46
6.2.3 Depredadores	48
VII. CONCLUSIONES.....	51
VIII. BIBLIOGRAFÍA.....	53
Apéndice I.....	66
Apéndice II	67
Apéndice III.....	69
Apéndice IV	70
Apéndice V	71
Anexo I: Catálogo de las especies	72

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Página
Figura 1. Zonas de estudio en la costa Pacífica de Costa Rica.....	10
Figura 2. Matrices utilizadas en el método estadístico de la Cuarta Esquina, para analizar las preferencias de los opistobranquios hacia los sustratos algales en el Pacífico de Costa Rica. Modificado de Legendre y Legendre 1998.....	20
Figura 3. Curva de acumulación de taxones de opistobranquios asociados a las macroalgas según esfuerzo de muestreo para cuatro zonas del Pacífico de Costa Rica.	27
Figura 4. Curva de rarefacción por especímenes de opistobranquios asociados a macroalgas en cuatro zonas del Pacífico de Costa Rica.	28
Figura 5. Dendrograma por restricción (orden geográfico) de la composición de los ensambles de opistobranquios en la costa Pacífica de Costa Rica.	30
Figura 6. Dendrograma por restricción (orden geográfico) de la composición de macroalgas en la costa Pacífica de Costa Rica.	31
Figura 7. Análisis de Componentes Principales hipergeométrico (PCAH) para los taxones de opistobranquios asociados a macroalgas en el Pacífico de Costa Rica. El escalamiento vectorial se realizó basado en los porcentajes de la varianza explicada para cada una de las especies de opistobranquios.	37
Figura 8. Análisis de Conglomerados de dos vías que muestra la relación entre los taxones de opistobranquios (Pearson, unión simple) y las macroalgas (CNESS, unión promedio) en el Pacífico de Costa Rica. A través de un "Heat Map" o mapa de calor se muestran las probabilidades hipergeométricas de asociación.....	38
Figura 9. Método de la Cuarta Esquina aplicado a las especies de opistobranquios asociados a algas en cuatro regiones del Pacífico de Costa Rica. Las filas son los atributos de las especies de opistobranquios (alimentación y cripsis), y las columnas atributos de las macroalgas.	41
Figura 10. <i>Aplysia parvula</i> y algas a las que se asocia. a. Especímen <i>A. parvula</i> vista dorsal; b. Talo de <i>Asparagopsis taxiformis</i> , fase de gametófito; c, d. Detalle de las frondas de <i>A. taxiformis</i> ; e. Talo de <i>Galaxaura rugosa</i> ; f. Detalle de la ramificación de <i>G. rugosa</i>	73

Figura 11. *Dolabrifera dolabrifera* y sustratos algales a los que se asocia. a. Vista dorsal; b. Tapetes algales; c. *Padina caulescens in situ*; d. Detalle del talo; e. Corte transversal mostrando las células medulares y corticales de la base del talo; f. Corte transversal mostrando las células medulares y corticales del ápice del talo..... 75

Figura 12. Opistobranquios asociados al alga *Padina durvillei*. a. *Dolabella auricularia*, vista dorsal; b. *Phyllaplysia padinae*, vista dorsal; c. *P. durvillei* hábito *in situ*; d. Detalle del talo; e. Corte transversal mostrando las células medulares y corticales de la base del talo; f. Corte transversal mostrando las células medulares y corticales del ápice del talo..... 77

Figura 13. *Phyllaplysia padinae* asociada al alga *Padina concrescens*. a. Espécimen *P. padinae* vista dorsal; b. *Padina concrescens in situ*; c. Detalle del talo; d. Corte transversal mostrando las células medulares y corticales de la base del talo; e. Corte transversal mostrando las células medulares y corticales del ápice del talo; f. Corte transversal de la lámina con esporangios..... 79

Figura 14. *Phyllaplysia padinae* asociada a *Sargassum pacificum*. a. Espécimen de *P. padinae*, vista dorsal; b. *Sargassum pacificum in situ*; c. Detalle del talo; d. Detalle de la lámina: vena central y criptostomas; e. Epibiontes de *S. pacificum*: briozoos sobre el eje central; f. Esponjas sobre los ejes laterales y las láminas. 80

Figura 15. *Padina mexicana*. a. Hábito *in situ*; b. Detalle del talo; c. Corte transversal mostrando las células medulares basales; d. Corte transversal mostrando las células medulares marginales. 81

Figura 16. *Stylocheilus striatus* y ejemplos de la variedad de sustratos a los que se asocia. a. Espécimen *S. striatus*, vista dorsal; b. *Amphiroa* sp. complejo E; c. Detalle del talo de *Amphiroa* sp. complejo E; d. *Halimeda discoidea* (Chlorophyta); e. *Padina* sp. (Ochrophyta); f. Rhodophyta filamentosa. 83

Figura 17. *Stylocheilus striatus* y algas a las que se asocia. a. Espécimen *S. striatus*, vista dorsal; b. *Spyridia filamentosa in situ*; c, d. Detalle del talo de *S. filamentosa*; e. *Polysiphonia* sp.; f. Detalle del talo de *Polysiphonia* sp. 84

Figura 18. Opistobranquios asociados a cianobacterias y a tapetes algales. a. *Haminoea* sp. vista dorsal, asociado a cianobacterias; b. *S. striatus* asociado a cianobacterias; c. Cianobacteria indet.; d. Detalle de la Cianobacteria; e. Tapetes algales; f. *Polybranchia viridis* vista dorsal, asociado a tapetes algales. 87

- Figura 19. Opistobranquios asociados al alga *Codium isabelae*. a. *Placida* sp., vista dorsal; b. *Hermaea* sp., vista dorsal; c. *Codium isabelae* *in situ*; d. Detalle del talo de *C. isabelae*; e. Detalle de un utrículo; f. Detalle de un utrículo con gametangio..... 88
- Figura 20. Opistobranquios asociados al alga *Caulerpa sertularioides*. a. *Berthelinia chloris*, vista dorsal; b. *Lobiger souverbii*, vista dorsal; c. *Oxynoe panamensis*, vista dorsal; d. *Caulerpa sertularioides* *in situ*; e. Detalle del talo; f. Corte transversal del estolón de *C. sertularioides* mostrando las trabéculas y el talo sifonal..... 91
- Figura 21. Opistobranquios asociados al alga *Ulva lactuca*. a. *Elysia diomedea*, vista dorsal; b. *Elysia* sp; vista dorsal; c. *Ulva lactuca* *in situ*; d. Detalle del talo de *U. lactuca*; e. Detalle de las células superficiales de la lámina de *U. lactuca*; f. Corte transversal de la lámina mostrando las dos células de grosor de *U. lactuca*. 93
- Figura 22. Opistobranquios asociados al alga *Halimeda discoidea*; a. *Elysia pusilla*, vista dorsal; b. *Elysia* sp. 1, vista dorsal; c. *Halimeda discoidea* hábito *in situ*; d. Detalle del talo de *H. discoidea*; e. Detalle de los utrículos superficiales de *H. discoidea*; f. Detalle de un utrículo de *H. discoidea*..... 95
- Figura 23. *Elysia* sp. 2 y sustratos algales a los que se asocia. a. *Elysia* sp. 2, vista dorsal; b. *Chlorodesmis caespitosa*; c, d. Detalle del talo de *C. caespitosa*; e. *Cladophora* sp.; f. Detalle celular de *Cladophora* sp. 97
- Figura 24. *Elysia* sp. 3 y el alga a la cual se asocia. a. Espécimen *Elysia* sp. 3, vista dorsal; b. *Monostroma ecuadoreanum* hábito *in situ*; c. Detalle del talo de *M. ecuadoreanum*; d, e. Detalle de las células superficiales de la lámina de *M. ecuadoreanum*; f. Corte transversal de la lámina de *M. ecuadoreanum* mostrando una célula de grosor. 98

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro	Página
Cuadro 1. Sitios de recolecta de sustratos algales y opistobranquios asociados en la costa Pacífica de Costa Rica, en el 2004 y de 2011 a 2014.....	12
Cuadro 2. Taxones y abundancia de opistobranquios asociados a macroalgas en cuatro zonas del Pacífico de Costa Rica.	22
Cuadro 3. Taxones de macroalgas encontrados con opistobranquios asociados en cuatro zonas del Pacífico de Costa Rica.	24
Cuadro 4. Valores observados y esperados para los taxones de opistobranquios asociados a macroalgas en cuatro zonas del Pacífico de Costa Rica.....	27
Cuadro 5. Promedio de taxones por localidad, índice de Simpson, diversidad de Shannon-Wiener y Equitabilidad (\pm límites al 95% de confianza), para los opistobranquios asociados a macroalgas, según las localidades de muestreo en cuatro regiones del Pacífico de Costa Rica.....	29
Cuadro 6. Filo y grupos funcionales de las macroalgas encontradas en el Pacífico de Costa Rica.	39

RESUMEN

Los moluscos heterobranquios, y particularmente el caso de los opistobranquios, representan uno de los grupos de gasterópodos más diversos a nivel ecológico y morfológico en todos los océanos. La capacidad de adaptarse a diferentes nichos y el nivel de especialización alimenticia observada en estos organismos, se consideran como la clave de la radiación de especies en estos moluscos. En Costa Rica además de un extenso trabajo de recolecta con fines taxonómicos en ambas costas, no se ha realizado ningún trabajo que aborde aspectos ecológicos de las especies de opistobranquios, y en el caso de las especies que habitan las macroalgas se desconoce qué tipo de asociación existe entre ambos organismos. El objetivo de esta investigación fue caracterizar la fauna de opistobranquios asociados a macroalgas en el Pacífico de Costa Rica, con el fin de contribuir al conocimiento ecológico de estos moluscos en el país.

Se estudiaron las especies de opistobranquios y los sustratos algales en los que se encontraban asociados, los cuales fueron recolectados durante los años 2004 y del 2011 al 2014, en 43 sitios de la costa Pacífica a diferentes profundidades y mediante distintos métodos de recolecta. Tanto el espécimen del alga como el del opistobranquio, se fijaron y preservaron para su posterior identificación en el laboratorio, y posteriormente se depositaron en el Herbario de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica (USJ) y en el Museo de Zoología (MZUCR), respectivamente.

En total se encontraron 47 taxones de opistobranquios con algún tipo de asociación a 25 taxones de macroalgas. Se elaboró un catálogo taxonómico ilustrado para cada especie de opistobranquio herbívoro, el mismo incluyó la información del sustrato algal al cual se asocia el molusco. Para los análisis ecológicos se incluyeron las especies herbívoras y las no herbívoras. Los parámetros de diversidad y riqueza de especies para opistobranquios asociados a algas, decrecieron en un gradiente de norte a sur a lo largo de la costa Pacífica. Estos ensamblajes de opistobranquios se diferenciaron en seis zonas en todo el Pacífico. Asimismo, a nivel de asociaciones se observaron tres tendencias, opistobranquios herbívoros generalistas, herbívoros específicos y carnívoros asociados a algas de mayor complejidad estructural. Por otro lado, la evaluación de las

preferencias, mostró distintos grados de asociación entre los distintos grupos tróficos y los grupos funcionales de algas.

Los valores de diversidad, riqueza y composición de los ensambles de opistobranquios asociados a macroalgas respondieron a características propias de cada región de la costa, así como a la disponibilidad de sustratos. Mientras que los patrones de asociación encontrados entre opistobranquios y macroalgas, se acompañan de una serie de adaptaciones morfológicas y anatómicas, y a nivel ecológico que le permiten a las especies de opistobranquios desarrollarse en uno o en varios sustratos algales. El presente estudio representa el primer esfuerzo en recopilar información ecológica de los opistobranquios en Costa Rica.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Marco teórico

Los moluscos heterobranquios constituyen uno de los grupos de gasterópodos más diversos que habitan en los ambientes acuáticos. Los miembros de esta subclase exhiben una gran variedad de formas, las cuales se acompañan de diferentes adaptaciones a nivel ecológico, fisiológico y anatómico, considerándoseles la subclase más heterogénea dentro de la clase Gastropoda (Dinapoli & Klussmann-Kolb 2010, Schrödl *et al.* 2011). Desde hace más de dos décadas el grupo Heterobranchia ha sido objeto de extensos estudios morfológicos, y más recientemente moleculares, con el fin de esclarecer cuáles y cómo son las relaciones evolutivas dentro del grupo (ver Wägele *et al.* 2014). Los clados que conforman a esta subclase son los Heterobranquios inferiores y los miembros de Opisthobranchia y Pulmonata (Euthyneura) (Schrödl *et al.* 2011).

Particularmente, en el caso de Opisthobranchia hasta hace poco este grupo de moluscos era considerado como monofilético; sin embargo, recientemente diferentes estudios moleculares y morfológicos confirman la naturaleza polifilética del grupo, y en consecuencia su clasificación se reestructuró considerablemente (Schrödl *et al.* 2011). Para efectos prácticos de este trabajo, y siguiendo a Schrödl *et al.* (2011), el término Opistobranquio se usará para hacer referencia a un grupo artificial de gasterópodos, que incluye a las babosas marinas o caracoles con concha globosa, bivalva o con forma de lapa. Estos presentan una tendencia a la reducción o internalización de la concha, y han sufrido un proceso de detorsión de su masa visceral. Externamente estos moluscos se caracterizan por su simetría bilateral, con la presencia de un par de tentáculos cefálicos o bien un escudo cefálico (Schrödl *et al.* 2011).

Actualmente se conocen cerca de 6000 especies de opistobranquios en todo el mundo (Behrens 2005); sin embargo, se presume que esta cifra es conservadora y que podría ser mayor debido, entre otras cosas, a la falta de inventarios faunísticos en zonas pobremente muestreadas, al descubrimiento de una cantidad importante de especies que se presumen cripticas, y a la implementación de herramientas moleculares en estudios

de biodiversidad (Dayrat 2005, Krug *et al.* 2011, Ornelas-Gatdula *et al.* 2012, Carmona *et al.* 2013, 2014, Camacho-García *et al.* 2014).

Al igual que otros grupos de invertebrados marinos, los opistobranquios alcanzan su mayor diversidad en las zonas tropicales (Camacho-García 2009). La mayoría de las especies pertenecen a ambientes marinos; sin embargo, se conoce un pequeño número de especies que se han adaptado a vivir en ambientes salobres o de agua dulce (Jörger *et al.* 2010). Al presentar un amplio ámbito de adaptaciones morfológicas y ecológicas, pueden desarrollarse en diferentes ambientes marinos y en un amplio ámbito de profundidades, desde las zonas intermareales hasta los ambientes extremos, tal y como son las fuentes hidrotermales a 4000m de profundidad (Valdés 2001, Camacho-García *et al.* 2005, Valdés *et al.* 2010).

La taxonomía de estos moluscos se basa en el estudio de caracteres morfológicos externos, tales como las estructuras del manto (tubérculos y cariofilídeos), las estructuras cefálicas (escudo cefálico, tentáculos orales y rinóforos), el tipo y disposición de las branquias, y la coloración en vivo del animal (Camacho-García *et al.* 2005, Hermosillo 2006). Además, la descripción de la anatomía interna tomando en cuenta la disposición del sistema circulatorio, nervioso y reproductivo, así como el estudio de la rádula y de los elementos de la mandíbula, son básicos para la clasificación de estos organismos (Hermosillo 2006, Valdés *et al.* 2010).

Actualmente se conocen diez órdenes de opistobranquios: Rhodopemorpha, Acteonoidea, Nudipleura, Tylodinoidea, Runcinacea, Cephalaspidea, Anaspidea, Pteropoda, Sacoglossa y Acochliidiacea (Wägele *et al.* 2014). Estos órdenes han sido respaldados por diferentes estudios de sistemática molecular, contradiciendo o confirmando las clasificaciones previamente establecidas con base en estudios morfológicos (Dinapoli & Klusmann-Kolb 2010, Schrödl *et al.* 2011, Wägele *et al.* 2014).

Quizá la cualidad más llamativa de estos gasterópodos, y la que los convierte en uno de los invertebrados más fascinantes y atractivos de los océanos, es su coloración. Los patrones cromáticos varían extraordinariamente a distintos niveles (género, familia, orden), y en ámbitos tan amplios como contrastantes. De manera que existen opistobranquios de colores conspicuos y brillantes, mientras que los hay con coloración

críptica casi imperceptibles (Behrens 2005, Becerro *et al.* 2006). La explicación ante esta variación cromática tan diversa es que dicha característica está ligada con su dieta, y que se asocia con la retención de compuestos químicos que son utilizados para la defensa, observándose numerosos casos de mimetismo y aposematismo (Gosliner & Behrens 1990, Cimino & Ghiselin 1998).

1.2 Dieta de los opistobranquios

Los moluscos opistobranquios se alimentan de una variedad muy amplia de organismos. Hay grupos que son exclusivamente carnívoros y entre sus presas hay esponjas, cnidarios, briozoos, poliquetos, peces e incluso hay casos documentados de canibalismo (Behrens 2005). En contraste, existen grupos como los anaspídeos y sacoglosos que son fundamentalmente herbívoros (Angulo-Campillo 2003, Camacho-García *et al.* 2005).

La alimentación ha sido señalada como un elemento clave en la radiación evolutiva de los opistobranquios, la cual sumada al efecto que tiene el hábitat explica la diversidad de estos organismos (Wägele 2004). Concretamente, Göbbeler y Klussmann-Kolb (2011), proponen que el desarrollo de ciertas estructuras especializadas para la alimentación propició que los opistobranquios lograran ocupar diversos nichos alimentarios, de modo que esta adaptación les permitió diversificarse en formas y especializarse en una gran variedad de hábitats.

El grado de especialización que ciertas especies de opistobranquios han alcanzado en su dieta tiene repercusiones ecológicas y evolutivas importantes para el grupo (Jensen 1993, 1997). De forma general se sabe que algunos de estos moluscos completan su ciclo de vida en el sustrato del cual se alimentan (esponja, coral o alga), y que las relaciones tienden a ser del tipo uno a uno, es decir, un tipo de opistobranquio para un tipo de sustrato (Göbbeler & Klussmann-Kolb 2011). Posiblemente, la prueba más concluyente de este tipo de relación es el hecho de que muchas babosas marinas muestran homocromía nutricional, es decir, son del mismo color e incluso forma que el sustrato del cual se alimentan, lo cual se traduce en una estrategia de camuflaje contra ataques de depredadores (Gosliner & Behrens 1990, Jensen 1997).

La preferencia alimentaria de parte de los opistobranquios hacia las algas se acompaña de una serie de adaptaciones morfológicas (Jensen 1997). Por ejemplo, los sacoglosos se han especializado en consumir fluidos de las algas con talo coenocítico. En estos moluscos la rádula se ha reducido a un único diente por fila, el cual es puntiagudo y lo emplean para perforar el alga y succionar los fluidos celulares (Jensen 1997, Curtis *et al.* 2006, Göbbeler & Klussmann-Kolb 2011, Schmitt & Wägele 2011). Otra estrategia alimentaria presente en este grupo, es la capacidad que tienen para incorporar en sus tejidos digestivos los cloroplastos de las algas que comen y mantenerlos viables durante cierto período de tiempo, comportándose metabólicamente como plantas (Wägele & Johnsen 2001).

Distintos estudios han demostrado que el grado de especialización alimentaria en los opistobranquios herbívoros se refleja en la escogencia de algas por parte de ciertas especies. Trowbridge y Todd (2001) encontraron que individuos de una especie con una dieta basada en un alga en específica, variaban al cambiarles la dieta por otras especies de algas. Esto a pesar de que estas algas sean consumidas por otros individuos de la misma especie de opistobranquio dentro de la misma región geográfica. Según los autores, lo anterior puede favorecer la formación de subpoblaciones de una misma especie sobre diferentes especies de algas (Trowbridge & Todd 2001).

Existen varias hipótesis que intentan explicar las preferencias alimentarias de los opistobranquios hacia un determinado tipo de alga. Jensen (1989) propuso que la preferencia hacia un alga en particular podría estar determinada genéticamente o bien ser adquirida a través del aprendizaje durante el desarrollo. Asimismo, Trowbridge (1991, 1993) y Trowbridge & Todd (2001) proponen dos explicaciones para entender la flexibilidad en la dieta de los opistobranquios herbívoros. La primera de ellas toma en cuenta la acción del ambiente, considerando que los cambios temporales en la cantidad y la calidad de algas pueden inducir un cambio en la dieta de los opistobranquios herbívoros (Trowbridge 1991, 1993). La segunda hipótesis plantea que el comportamiento alimentario podría estar determinado por los genes (Trowbridge & Todd 2001). No obstante, la razón de esta especificidad aún se desconoce.

Finalmente, desde el punto de vista ecológico y evolutivo, poseer un comportamiento alimentario mixto o uno basado en una sola especie de alga puede tener

un efecto sobre las poblaciones de los herbívoros y su recurso alimenticio (Christie *et al.* 2007, 2009, Schmidt & Scheibling 2007). En este sentido, para una determinada especie de molusco herbívoro la necesidad de utilizar un recurso diferente al cual se especializó puede representar una limitación en su desempeño como especie (Trowbridge & Todd 2001), mientras que para las poblaciones de algas, podría significar una modificación en la estructura poblacional relacionada directamente con la herbivoría (Christie *et al.* 2009, Prado & Heck Jr. 2011).

Tomando en cuenta esta particular relación entre los opistobranquios herbívoros y los sustratos algales, es de esperar que se den diferentes interacciones ecológicas a distinto nivel (refugio, sitios de crianza, alimentación), así como a diferente intensidad (generalistas y específicos). La información disponible acerca de dichas interacciones ha sido poco desarrollada en zonas tropicales (Jensen 2007).

1.3 Antecedentes

1.3.1 Interacciones ecológicas opistobranquio-alga

Las primeras investigaciones sobre las interacciones entre algas y opistobranquios fueron realizadas en zonas de climas templados, la mayoría en Europa y Estados Unidos. Los sacoglosos han sido el grupo más estudiado dentro de los opistobranquios herbívoros. Jensen (1980, 1993, 1997), Trowbridge (1991, 1993) y Trowbridge & Todd (2001) realizaron diversos estudios sobre las adaptaciones morfológicas en moluscos sacoglosos de acuerdo a su dieta, concluyendo que este es un factor clave para la radiación del grupo. Trowbridge (1991) y Jensen (1994) independientemente estudiaron la selección de alimento en diferentes especies de opistobranquios herbívoros, en sus trabajos describen patrones alimentarios en diferentes poblaciones de una misma especie de sacoglosos, y el valor adaptativo que ofrecen las dietas con cierta flexibilidad.

En los trabajos de Jensen (1989, 1993, 1994, 1996, 1997, 2007, 2011) se ha descrito la dieta de diferentes sacoglosos, así como el grado de especialización en las mismas. Jensen (2007) elaboró una filogenia para este grupo basada en las características alimentarias de cada especie. La autora, propone que el estudio de las interacciones ecológicas entre el alga y el opistobranquio permite conocer no sólo

procesos de coevolución entre alga-animal, sino también patrones biogeográficos para los opistobranquios. En este mismo trabajo publica el primer análisis biogeográfico para los sacoglosos y discute la importancia de conocer su dieta, especialmente en regiones poco estudiadas, con el fin de inferir patrones de distribución y afinidades biogeográficas para las especies (Jensen 2007).

Para Costa Rica, Camacho y colaboradores (2005), aportan la primera y única información acerca de la asociación entre de opistobranquios herbívoros y sustratos algales del Pacífico. Reportaron ocho familias, 17 géneros y 26 especies encontradas sobre algún tipo de alga. Los grupos que predominan en este listado son los sacoglosos y anaspídeos, en el primero se reportaron tres posibles nuevas especies que por falta de especímenes no se han descrito al día de hoy (Camacho-García com. pers. 2014).

En el caso del sustrato algal en el que habitan los opistobranquios, su identificación no ha sido tratada en ningún estudio previo a este trabajo. En Camacho-García *et al.* (2005) no hay identificaciones detalladas del alga. En la mayoría de los casos la identificación del alga se hizo a nivel de género, basándose en la morfología del talo a simple vista, o bien, se anotó el hábito del alga cuando se desconocía el género o especie. Lo anterior se debe en gran parte a que para la región del Pacífico Tropical Oriental, en particular para Centroamérica, los estudios ficológicos son escasos (Wysor 2004, Fernández-García *et al.* 2011). A pesar de que los estudios de la flora marina del Pacífico de Costa Rica se han focalizado en la sistemática y taxonomía del grupo, hasta el momento no existe una guía de campo de identificación que funcione como recurso de consulta para los interesados en el tema.

1.3.2 Otros estudios sobre la fauna de opistobranquios en Costa Rica

El estudio de los opistobranquios en Costa Rica es reciente, los esfuerzos se han centrado en elaborar un inventario taxonómico debido al poco conocimiento que se tenía. En la costa del Pacífico de Costa Rica las recolectas con fines taxonómicos iniciaron en 1999 y continúan hasta el día de hoy. Producto del trabajo taxonómico se describieron varias especies de opistobranquios (Camacho-García & Ortea 2000, Valdés & Camacho-García 2000, 2004, Camacho-García & Valdés 2003, Camacho-García & Gosliner 2004, 2006, Gosliner *et al.* 2004). Camacho-García y colaboradores (2005),

publicaron la primera guía de campo de las babosas marinas del Pacífico de Costa Rica, este trabajo incluye una caracterización taxonómica de cada especie, datos de historia natural e información básica sobre ecología.

Recientemente, Camacho-García (2009) presentó una revisión del estado de conocimiento de los opistobranquios béticos de Costa Rica. En ese trabajo, reporta un total de 250 especies de opistobranquios para Costa Rica, de ellas 127 pertenecen a la costa del Pacífico, 111 al Caribe, y sólo 12 especies en común para ambas costas. Como resultado del trabajo taxonómico en opistobranquios que se ha hecho en Costa Rica durante los últimos 14 años, se han descrito 36 especies nuevas para la ciencia con especímenes recolectados en el país (Camacho-García 2009).

1.4 Justificación

Los moluscos opistobranquios desempeñan un importante rol ecológico en los ecosistemas marinos. La variedad de adaptaciones que muestran los convierte en excelentes organismos modelo para distintas disciplinas científicas, tales como la evolución, la neurobiología, la ecotoxicología y la investigación farmacéutica. Aspectos poco tratados como sus asociaciones ecológicas con otros organismos y en particular sus hábitos alimenticios, siguen aún sin entenderse por completo. La mayoría de información sobre interacciones entre algas y opistobranquios se ha derivado de estudios llevados a cabo en zonas de climas templados, existiendo vacíos de información en las zonas tropicales.

Por otro lado, en Costa Rica el esfuerzo de investigación en opistobranquios en los últimos años se ha centrado en completar el conocimiento taxonómico y no se han desarrollado estudios que traten aspectos sobre las interacciones ecológicas del grupo con otros organismos, específicamente entre opistobranquios y algas. Por los pocos estudios en zonas tropicales y dada la necesidad de información ecológica de opistobranquios en Costa Rica, el presente estudio pretende conocer las asociaciones entre opistobranquios y macroalgas del Pacífico de Costa Rica. Esperando que la información obtenida sirva como base para futuros estudios ecológicos de ambos grupos.

II. Hipótesis

Las especies de heterobranquios del Pacífico de Costa Rica se asocian con las especies de macroalgas de un modo generalista.

III. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

Caracterizar la fauna de moluscos heterobranquios asociados a macroalgas en el Pacífico de Costa Rica.

3.2 Objetivos específicos

1. Comparar la diversidad y abundancia de los heterobranquios asociados a las algas en las distintas localidades del Pacífico costarricense.
2. Describir las asociaciones de moluscos heterobranquios con las especies de macroalgas en el Pacífico de Costa Rica.
3. Establecer si existe una preferencia de sustratos algales por parte de las babosas marinas.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

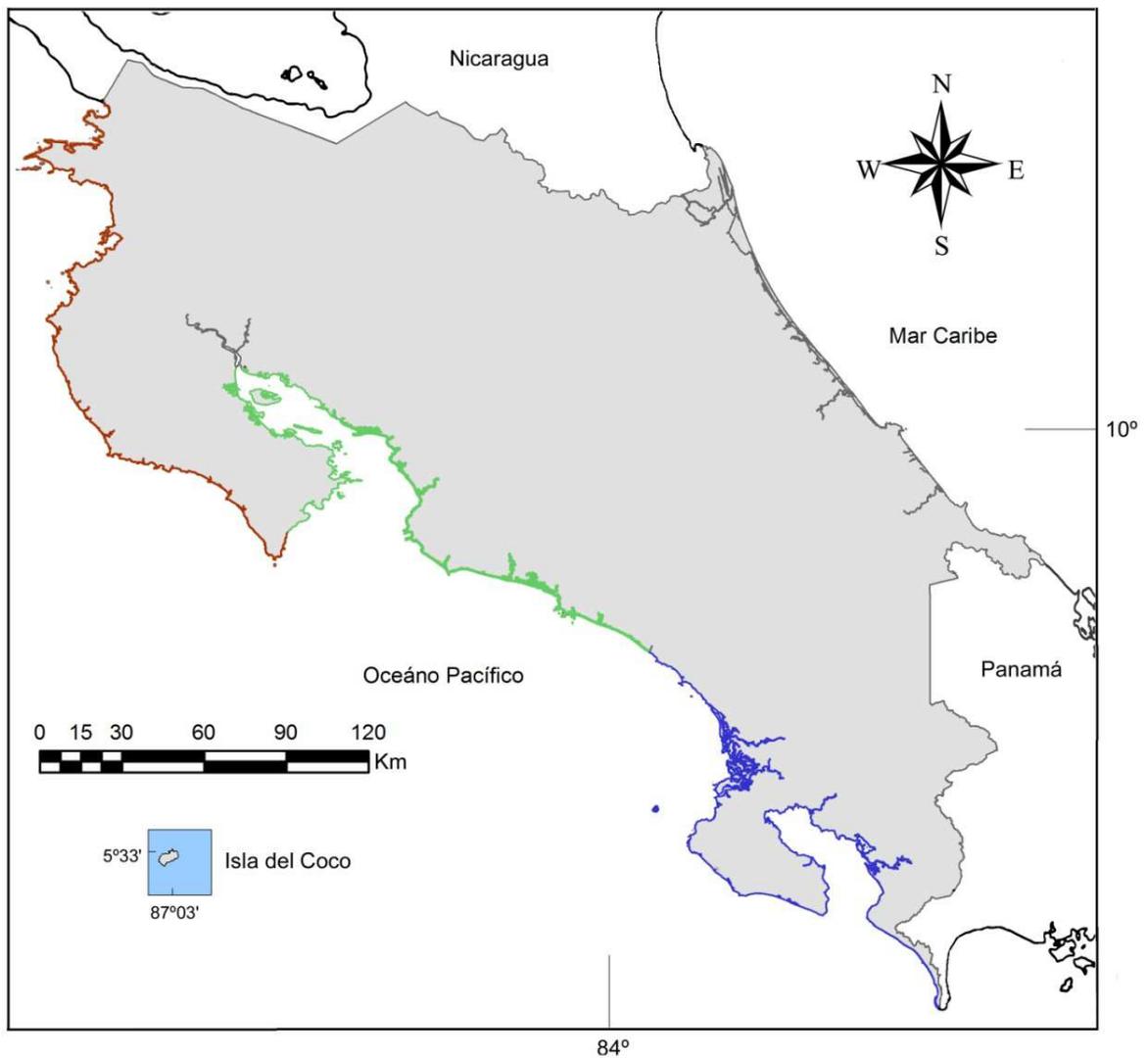
4.1 Descripción del área de estudio

La costa Pacífica de Costa Rica tiene una extensión de 1 254km y se caracteriza por tener una morfología irregular. Se ubica en la región denominada como Pacífico Tropical Oriental (PTO). Cuenta con diversos ambientes marinos, tales como golfos, bahías, playas rocosas y arenosas, estuarios, manglares, varias islas continentales y una oceánica, así como un fiordo tropical (Cortés & Wehrtmann 2009). Presenta dos estaciones, una seca (diciembre-abril) y una lluviosa (mayo-noviembre). Las mareas son semidiurnas con un rango en promedio de 3m (Cortés & Wehrtmann 2009). Biogeográficamente, la fauna de opistobranquios del Pacífico costarricense pertenece a la Provincia Panámica, la cual se extiende a lo largo de la costa Pacífica de América, desde la boca del Golfo de California en México hasta el Golfo de Guayaquil, entre Ecuador y Perú (Briggs & Bowen 2012). Con la finalidad de abarcar un mayor número de ambientes del Pacífico de Costa Rica, se dividió el litoral en cuatro regiones de estudio: Pacífico Norte (PN), Pacífico Central (PC), Pacífico Sur (PS) e Isla del Coco (IC) (Fig. 1).

La sección norte del Pacífico de Costa Rica se localiza desde la frontera con Nicaragua hasta Cabo Blanco en la Península de Nicoya. Esta región presenta playas arenosas y múltiples zonas rocosas, y en las bahías es común encontrar comunidades coralinas de diferente complejidad (Jiménez 2001, Cortés & Jiménez 2003, Jiménez *et al.* 2010). Su extremo más al norte está bajo la influencia de eventos de surgencia, específicamente forma parte del sistema de afloramiento del Golfo de Papagayo, uno de los tres que se dan en el PTO (Sibaja-Cordero & Cortés 2008, Cortés & Wehrtmann 2009). Durante la estación seca (Diciembre a Abril), producto de los vientos del NE, las aguas cálidas de la superficie son desplazadas, provocando el ascenso de las aguas frías y ricas en nutrientes desde el fondo, originando eventos ecológicos importantes (Sibaja-Cordero & Cortés 2008, Alfaro *et al.* 2012).

El Pacífico Central comprende desde las Islas Tortuga en el Golfo de Nicoya hasta la boca del Río Barú. Se caracteriza por tener extensas costas rocosas y gran cantidad de playas arenosas de alta energía, esto debido a su exposición ante el oleaje.

Por otro lado, uno de sus extremos está bajo la influencia del Golfo de Nicoya, lo cual le confiere características estuarinas (Sibaja-Cordero & Vargas-Zamora 2006). Asimismo, se pueden encontrar algunas comunidades coralinas, en su mayoría dentro del Parque Nacional Manuel Antonio (Cortés & Jiménez 2003, Cortés *et al.* 2010).



Zonas de estudio

- | | |
|--|--|
|  Pacífico Norte |  Pacífico Central |
|  Pacífico Sur |  Isla del Coco |

Elaborado por Kimberly García Méndez
Escuela de Biología UCR, 2014
Capas Atlas Digital de Costa Rica 2008, ITCR

Figura 1. Zonas de estudio en la costa Pacífica de Costa Rica.

La región correspondiente al Pacífico Sur abarca desde playa Dominical hasta la frontera con Panamá, incluyendo Golfo Dulce e Isla del Caño. La formación de arrecifes y comunidades coralinas es característica de la zona, siendo las más importantes las que se encuentran en el Parque Nacional Marino Ballena y la Reserva Biológica Isla del Caño (Guzmán & Cortés 1989, Alvarado *et al.* 2005, Alvarado 2006, Quesada-Alpízar & Cortés 2006). De igual manera, se pueden encontrar formaciones rocosas de diferente conformación.

Finalmente, la Isla del Coco forma parte del Parque Nacional Isla del Coco y es la única isla oceánica de Centroamérica. Se ubica aproximadamente a 500km de la costa Pacífica de Costa Rica y a 600km de las Islas Galápagos, y representa el núcleo del Área de Conservación Marina Isla del Coco (ACMIC) (Cortés 2008). En 24km² de área terrestre y 1 997km² de área marina protegida, la isla alberga una alta riqueza biológica reflejada en la gran cantidad de especies de organismos, entre las que destacan varias endémicas y de importante valor ecológico (Cortés 2012). En 1997 la Isla del Coco fue declarada por la UNESCO como Patrimonio Natural de la Humanidad (Cortés 2008).

4.1 Metodología

4.1.1 Trabajo de campo

Las muestras estudiadas se recolectaron entre junio de 2011 y octubre de 2014. Las mismas se obtuvieron por medio de diferentes proyectos de investigación desarrollados en el Centro de Investigaciones en Estructuras Microscópicas (CIEMIC) y el Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) de la Universidad de Costa Rica (UCR) (Apéndice I). Igualmente, se analizaron datos de recolectas realizadas entre el 17 y 21 de abril de 2004, a cargo del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) en el Pacífico Norte costarricense. En total se visitaron 43 sitios de muestreo (Cuadro 1). Dependiendo de las características de cada sitio visitado, el muestreo se desarrolló en la zona intermareal rocosa, o bien, en el submareal hasta los 20m de profundidad. Todas las recolectas se realizaron durante el día, y en todos los casos se anotó el nombre del sitio de recolecta, las coordenadas geográficas, la fecha y profundidad.

Cuadro 1. Sitios de recolecta de sustratos algales y opistobranquios asociados en la costa Pacífica de Costa Rica, en el 2004 y de 2011 a 2014.

Región	Localidad	Latitud (N)	Longitud (W)	Profundidad (m)	Método de recolecta
Pacífico Norte	Bahía Junquillal, Golfo de Santa Elena, Guanacaste	10° 57' 51.07"	85° 41'36.68"	0	Indirecto
	Islas Los Muñecos, Golfo de Santa Elena, Guanacaste	10° 57'31.71"	85° 43'22.52"	10	Indirecto
	Islas David, Bahía de Cuajiniquil, Guanacaste	10° 57'26.28"	85° 43'10.74"	11	Indirecto
	Bajo Rojo, Bahía de Cuajiniquil, Guanacaste	10° 57'25.55"	85° 43'58.03"	8-10	Indirecto
	Isla Pitahaya, Golfo de Santa Elena, Guanacaste	10° 56'15.98"	85° 48'05.85"	5-12	Indirecto
	Matapalito, Golfo de Santa Elena, Guanacaste	10° 56'03.37"	85° 47'39.46"	5	Indirecto
	Punta Pochote, Bahía Santa Elena, Guanacaste	10° 55'53.49"	85° 48'00.12"	6	Indirecto
	Isla Pelada, Archipiélago Islas Murciélagos, Guanacaste	10° 52'28.88"	85° 53'33.03"	6	Directo
	Cabeza de Mono, Bahía Culebra, Guanacaste	10° 36'33.00"	85° 42'09.09"	15	Directo
	Playa Panamá, Golfo de Papagayo, Guanacaste	10° 35'24.52"	85° 39'46.44"	0	Directo e indirecto
	Islas Pelonas, Bahía Culebra, Guanacaste	10° 34'44.00"	85° 42'37.09"	6	Directo e indirecto
	Playa Matapalito, Punta Gorda, Guanacaste	10° 32'30.07"	85° 46'25.07"	4	Indirecto

Región	Localidad	Latitud (N)	Longitud (W)	Profundidad (m)	Método de recolecta
	Playa Matapalo, a la derecha de Hotel Riu, Guanacaste	10° 32'02.27"	85° 44'47.71"	0	Indirecto
	Islas Brumel (SE), Guanacaste	10° 30'25.03"	85° 49'15.22"	4	Indirecto
	Isla Plata (costado suroeste), Bahía Brasilito, Guanacaste	10° 27'03.38"	85° 48'11.37"	10	Indirecto
	Punta Sabana, Bahía Brasilito, Guanacaste	10° 24'34.08"	85° 49'36.29"	12	Indirecto
	Punta Roble (NO), Playa Real, Guanacaste	10° 23'40.25"	85° 50'41.15"	5	Indirecto
	Playa Avellanas, Guanacaste	10° 13'33.15"	85° 50'15.16"	0	Indirecto
	Punta El Indio, Puerto Carrillo, Guanacaste	9° 51'53.00"	85° 29'51.30"	3	Indirecto
	Punta Carrillo, Carrillo, Guanacaste	9° 51'39.60"	85° 29'12.60"	5	Indirecto
	El Muñeco, Camaronal, Guanacaste	9° 51'17.80"	85° 27'32.30"	3-6	Indirecto
	R.N.A. Cabo Blanco, Sector San Miguel, Puntarenas	9° 34'55.19"	85° 08'30.44"	0	Indirecto
	R.N.A. Cabo Blanco, sector San Miguel, Poza San Miguel, Puntarenas	9° 34'45.97"	85° 08'16.99"	0-2	Indirecto
	Isla Cabo Blanco (lado E), Reserva Natural Absoluta Cabo Blanco, Puntarenas	9° 32'35.00"	85° 06'38.20"	10	Directo
Pacífico Central	El Cirial, Islas Tortugas, Puntarenas	9° 46'24.50"	84° 53'26.10"	2-6	Directo
	Humedal Playa Blanca (estación 2), Punta Leona, Puntarenas	9° 42'05.16"	84° 40'11.94"	2.5	Indirecto
	Humedal Playa Blanca (estación 1), Punta Leona, Puntarenas	9° 41'51.54"	84° 40'35.10"	4m	Indirecto
	Punta Bocana, Herradura, Puntarenas	9° 37'58.53"	84° 39'47.07"	0	Indirecto

Región	Localidad	Latitud (N)	Longitud (W)	Profundidad (m)	Método de recolecta
	Esterillos Oeste (frente a la Sirena), Puntarenas	9° 31'20.76"	84° 30'26.12"	0	Indirecto
	Playa Manuel Antonio, Parque Nacional Manuel Antonio	9° 22'47.96"	84° 08'42.87"	0-2.3	Indirecto
Pacífico Sur	Dominical, Puntarenas	9° 13'10.12"	83° 50'13.99"	0	Indirecto
	Punta Cambutal (lado Sur, frente a Cambutal), Dominical, Puntarenas	9° 12'43.84"	83° 49'48.58"	0-1	Directo e indirecto
	Bajo Tres Hermanas, Parque Nacional Parque Nacional Marino Ballena, Puntarenas	9° 06'14.70"	83° 42'24.70"	3	Indirecto
	El Jardín, R.B. Isla del Caño, Puntarenas	8° 42'55.70"	83° 52'28.30"	2-8	Indirecto
	Cueva del Tiburón, Reserva Biológica Isla del Caño, Puntarenas	8° 42'45.70"	83° 53'23.20"	2-10	Indirecto
	Reserva Biológica Isla del Caño, 150m O de la estación de guardaparques, Puntarenas	8° 42'40.42"	83° 53'6.83"	0	Directo
	El Chorro, R.B. Isla del Caño, Puntarenas	8° 42'24.00"	83° 51'58.90"	2-6	Indirecto
	San Josecito, Península de Osa, Puntarenas	8° 40'15.58"	83° 43'05.44"	2	Indirecto
	Sándalo, Golfo Dulce, Puntarenas	8° 34'43.90"	83° 21'03.90"	4-8	Indirecto
	Punta Nicuesa, Golfo Dulce, Puntarenas	8° 39'25.40"	83° 16'27.80"	3	Indirecto
Isla del Coco	Punta Ulloa, Isla del Coco, Puntarenas	5° 32'59.51"	87° 01'59.38"	5	Directo
	Punta Presidio, Isla del Coco, Puntarenas	5° 32'59.19"	87° 03'43.85"	9	Directo
	Punta María, Isla del Coco, Puntarenas	5° 31'54.10"	87° 05'21.94"	7	Directo

Recolecta dirigida: las recolectas en la zona de entre mareas se realizaron dos horas antes y dos horas después del pico de marea baja. Esto con el fin de abarcar la mayor cantidad de niveles de dicha zona. Cada nivel se inspeccionó detenidamente y se recolectaron las macroalgas de forma directa de los sustratos rocosos y de las pozas. En el submareal, las algas se recolectaron por medio de buceo a pulmón hasta los 3m de profundidad, y para abarcar mayores profundidades se usó el equipo de buceo autónomo hasta 20m de profundidad. Tanto en el intermareal como en el submareal, la recolecta opistobranquios se realizó empleando métodos directos e indirectos. En ambos métodos, se fotografiaron las algas *in situ* para documentar el hábitat antes de proceder a la recolecta de los organismos.

Método directo: se procedió a inspeccionar minuciosamente cada alga encontrada con el fin de recolectar los opistobranquios asociados. Dicho método se usó sólo cuando se encontró evidencia positiva acerca de la existencia de babosas sobre las algas (p. ej. puestas de huevos), y cuando las condiciones del ambiente así lo permitían. Una vez recolectados los opistobranquios se llevaron al laboratorio de campo, junto con una muestra del alga, para proceder con la documentación y preservación de los especímenes.

Método indirecto: cada alga fue recolectada en una bolsa plástica, manteniendo cada muestra separada con el fin de documentar qué opistobranquio estaba sobre cuál alga. Se llevaron de inmediato al laboratorio de campo. Mediante el remonte y el lavado de algas se procedió a recolectar los opistobranquios. El remonte de algas consistía en colocar las algas en bandejas plásticas blancas con agua de mar, y se dejarlas en reposo por varias horas. La escasez de oxígeno en el agua con el paso de las horas, producto de la respiración de los opistobranquios y de la degradación del alga, provoca que estos se desprendan de las algas y emerjan hacia la superficie donde es más fácil su observación y recolecta. Con el fin de evitar la muerte de los especímenes se revisaron las bandejas periódicamente. El lavado de las algas consistía en lavarlas manualmente con agua de mar en un balde, agitándolas durante unos segundos. Luego se separaron las algas, junto con el excedente de agua, del resto de material desprendido de estas. Dicho material fue examinado en bandejas y se procedió a recolectar los opistobranquios. Estos tipos de métodos de muestreo indirecto resultan ser muy efectivos para el caso de los

organismos que son difíciles de percibir en el campo, ya sea por su camuflaje o por su reducido tamaño (Camacho-García *et al.* 2005).

Documentación y preservación de especies: cada opistobranquio recolectado fue fotografiado. Esto debido a que características como el color y la forma externa del animal vivo, son importantes para su identificación taxonómica y generalmente se pierden al preservarlos. Posteriormente, fueron relajados con una disolución de $MgCl_2$ (80g reactivo sólido en 1L de agua de mar) para minimizar la contracción muscular excesiva. Seguidamente, se preservaron en etanol al 95% para futuros estudios de biología molecular. Los especímenes destinados a estudios anatómicos y morfológicos se fijaron en una solución de Bouins por una semana, transcurrido este tiempo se preservaron en etanol al 70%. De cada especie de alga recolectada, una submuestra se preservó en sílica gel para futuros estudios de biología molecular. Otra submuestra del alga se preservó en formalina al 4% en agua de mar para estudios morfológicos.

4.1.2 Trabajo de laboratorio

Identificación de los opistobranquios: los especímenes recolectados se identificaron, de ser posible a nivel de especie, utilizando la guía de identificación para el Pacífico Tropical Este de Camacho-García y colaboradores (2005). En el caso de los especímenes donde la identidad taxonómica no fue clara, se consultó literatura más específica y en algunos casos las descripciones originales de las especies. Se realizó una descripción de la morfología externa, tomando en cuenta las principales características utilizadas para la identificación taxonómica. Esta fase se realizó en el Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) de la Universidad de Costa Rica (UCR). Los especímenes identificados fueron catalogados y se encuentran depositados en la colección de Malacología del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica (MZUCR).

Identificación de las algas: Para la identificación de las algas se emplearon las guías de identificación disponibles para la región (Taylor 1945, Dawson 1957, 1960, 1962, Fernández-García 2012). Se realizaron cortes longitudinales y transversales cuando fue necesario. Se empleó el estereoscopio y el microscopio para examinar los diferentes cortes y estructuras de las algas. Una vez identificadas las algas se procedió a

entregarlas a la colección de Ficología del Herbario de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica (USJ) para su posterior catalogación y depósito en esta institución.

Para la elaboración del catálogo ilustrado se tomaron en cuenta solamente las especies de opistobranquios herbívoros encontrados entre 2012 y 2014. El mismo incluye la fotografía del molusco, así como de la especie de alga donde se encontró asociado el molusco. Se incluyó una breve descripción morfológica del opistobranquio, notas sobre su historia natural y su distribución, tanto para el Pacífico costarricense, como a nivel mundial.

4.2 Análisis de datos

4.2.1 Riqueza y diversidad

Para el análisis de los datos, se incluyó tanto a las especies de opistobranquios herbívoros como a las no herbívoros. En cada una de las regiones del Pacífico, se contabilizó la riqueza de taxones de opistobranquios asociados a macroalgas. Con el programa PAST (Hammer *et al.* 2001), para estudiar los patrones geográficos de la riqueza de taxones, se hizo la curva de acumulación de especies con respecto al esfuerzo de muestreo por medio de Mao Tau y la curva de rarefacción por especímenes, ambas para las especies de opistobranquios en las cuatro regiones de estudio. Asimismo, con la ecuación de Michaelis-Menten, aplicada a la curva por esfuerzo de muestreo, se calculó el número máximo de taxones esperados de opistobranquios y con esto se obtuvo el porcentaje de opistobranquios muestreado en cada una de las regiones.

Los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H), Simpson (1-D) y de Equitabilidad fueron calculados para todas las regiones del Pacífico, a los mismos se les calculó los límites de confianza al 95% por el método de Jackknife (Krebs 1999). Estos análisis se realizaron empleando el programa PAST (Hammer *et al.* 2001).

Con una matriz de similitud basada en Jaccard para las algas y otra matriz de disimilitud basada en CNESS para los opistobranquios, se analizaron las correlaciones la composición de las algas por zona y la diversidad de opistobranquios mediante la prueba de Mantel (Clarke & Warwick 1994). A través de un Dendrograma por restricción (orden geográfico de norte a sur) se graficó el cambio en la composición de

opistobranquios (disimilitud de CNESS) y algas (distancia de Manhattan) a lo largo de la costa Pacífica. Para comprobar la significancia de dicho cambio se aplicó un análisis de Seriación por restricción (orden geográfico norte a sur) (Hammer *et al.* 2001).

4.2.2 Descripción de las asociaciones ecológicas entre los opistobranquios y las macroalgas

Partiendo de una matriz de abundancia promedio de los taxones de opistobranquios para cada sustrato algal, y con el fin de atenuar el efecto que tuvo la cantidad de lugares muestreados y la influencia de especies dominantes, se generó una matriz de probabilidades hipergeométricas (probabilidad de tomar un espécimen de opistobranquios sobre un alga y que pertenezca a determinada especie) (Apéndice II). Esta matriz se calculó y estandarizó con el programa estadístico COMPAH (COMbinatorial Polythetic Agglomerative Hierarchical Clustering), basada en un $m=1$ (Gallagher 1999).

Con esta matriz estandarizada y centrada, se generó un Análisis de Componentes Principales basado en la matriz hipergeométrica (PCAH) que representa el CNESS (distancia de cuerda normalizada del número compartido de especies esperado entre algas) (Trueblood *et al.* 1994). El PCAH se obtuvo mediante el programa PAST (Hammer *et al.* 2001). También, se presentaron los vectores para las especies de opistobranquios, esto con el objetivo de distinguir las asociaciones de estos moluscos con las especies de macroalgas; dichos vectores representan el porcentaje de varianza explicado por especies (Trueblood *et al.* 1994). Para una mejor representación a esos vectores se les aplicó un escalamiento.

Con esta misma matriz en PAST, se generó un Análisis de Conglomerados con el fin de observar los grupos de algas que fueron similares según las especies de opistobranquios asociados. Para esto se usaron el método de unión promedio y el CNESS. Además, otro dendrograma se generó para los opistobranquios, basado en el índice de correlación de Pearson por unión simple, para determinar cuáles opistobranquios se comportaron de forma similar en relación al sustrato algal. Este dendrograma se basó en los grados de diferencia, donde 0° indica un comportamiento similar y 90° indica que no hay asociación (Trueblood *et al.* 1994, Hammer *et al.* 2001).

Ambos dendrogramas se fusionaron mediante un Mapa de Calor o “Heat map”, generado en el programa R (Crawley 2007) utilizando el paquete heatmap.plus (Day 2012). Este mapa de calor mostró el valor de probabilidades hipergeométricas de asociación entre el opistobranquio y el alga.

4.2.3 Evaluación de las preferencias hacia las macroalgas por parte de los opistobranquios

A través del método estadístico de la Cuarta Esquina (Legendre *et al.* 1997), se evaluó simultáneamente la composición de opistobranquios asociados a las macroalgas, sus atributos, y la variación en el hábitat. Lo anterior con el objetivo de determinar el tipo de asociación entre los opistobranquios y los sustratos algales.

Las asociaciones se analizaron partiendo del modelo de Permutación 1 de Control Ambiental sobre las especies (Legendre *et al.* 1997). Bajo este modelo la hipótesis nula (H_0), indica que los taxones de opistobranquios se distribuyen de forma aleatoria entre las macroalgas. Mientras que la hipótesis alternativa (H_1), propone una distribución no azarosa de los opistobranquios en las macroalgas. En este modelo las especies de opistobranquios se consideran independientes unas de otras, de esta manera las especies se encontrarían establecidas en el sustrato algal que brinde las mejores condiciones de vida para su desarrollo.

Para ello, se elaboró una matriz **A**, basada en la abundancia de los diferentes taxones de opistobranquios por sitio de muestreo. La segunda matriz **B**, correspondió a las características del hábitat, en este caso las algas donde se encontró algún opistobranquio. Como atributos de las algas, se tomó en cuenta el grupo funcional al cual pertenecieron y el filo. El grupo funcional para cada alga se determinó según Steneck y Dethier (1994), haciéndose una modificación para las algas sifonales. En el caso de los tapetes algales (“turf algae”), se designó bajo esta categoría a los sustratos formados por varios tipos de algas, típicamente de unos pocos milímetros de alto y con crecimiento en forma de alfombra. Adicionalmente, en esta matriz se incluyó la región y el lugar dónde fueron recolectadas las algas. La matriz **C**, se basó en los atributos de los opistobranquios, estos fueron el tipo de alimentación (según Camacho-García *et al.* 2005), y si fueron o no crípticos con respecto al sustrato donde se encontraron.

A través de la fórmula $D = CA'B$, se obtuvo una matriz **D** (Cuarta Esquina) con las probabilidades de asociación para cada uno de los taxones, considerando su abundancia, sus atributos y los de las macroalgas (Fig. 2). Además, de indicar si la asociación entre los atributos es significativa ($p < 0.10$), el método también indica la dirección de la misma, ya sea positiva o negativa para cada categoría dentro de cada atributo ($p < 0.05$). Este método estadístico prueba estas asociaciones basado en una distribución χ^2 . La elaboración de este análisis se realizó en el programa estadístico R (Crawley 2007) en el paquete ade4 (Chessel *et al.* 2004).

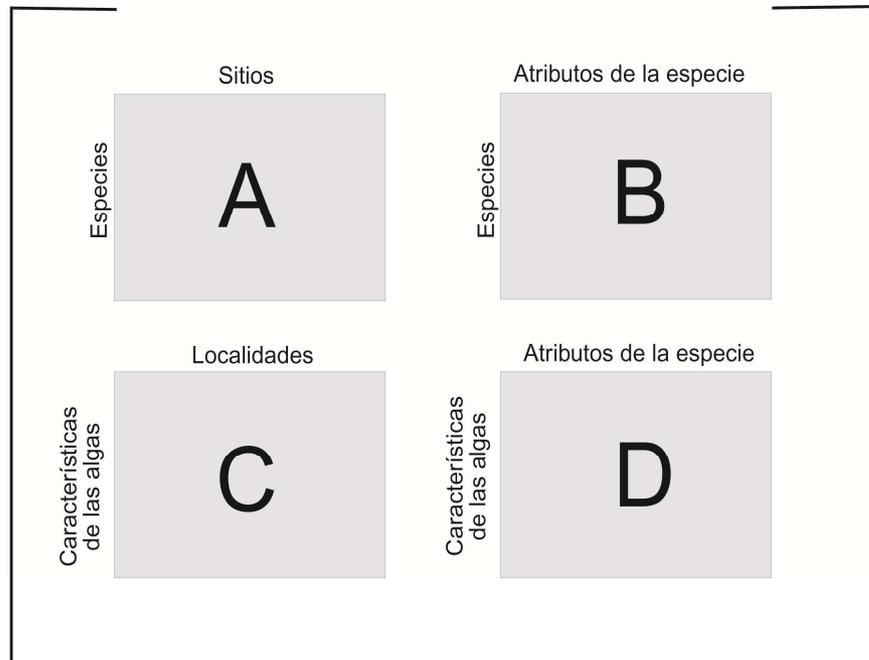


Figura 2. Matrices utilizadas en el método estadístico de la Cuarta Esquina, para analizar las preferencias de los opistobranquios hacia los sustratos algales en el Pacífico de Costa Rica. Modificado de Legendre y Legendre 1998.

V. RESULTADOS

5.1 Heterobranquios asociados a macroalgas en el Pacífico de Costa Rica

Se recolectó un total de 620 individuos de opistobranquios asociados a algún tipo de sustrato algal en 43 sitios de muestreo a lo largo de la costa Pacífica costarricense, en el 2004 y de 2011 a 2014 (Cuadro 1). Estos especímenes representan 47 taxones en total, repartidos en 28 especies identificadas, 16 con identificación a nivel de género y tres hasta familia (Cuadro 2). En el caso de las macroalgas se recolectaron en total 25 taxones, distribuidos en 17 especies, cinco identificados hasta género y dos a una categoría taxonómica superior (Cuadro 3). En el caso de los sustratos algales conocidos como tapetes algales o “turf”, un sustrato se dejó bajo esta categoría para los análisis.

Durante el proceso de identificación de algunos especímenes, tanto de algas como de opistobranquios, se notaron ciertas variaciones al comparar tales especímenes con la descripción de la especie, por lo cual se colocó la abreviación cf. (del latín *confer* que significa “comparar”) antes del epíteto específico. Las identificaciones de opistobranquios realizadas hasta nivel de género corresponden en su mayoría a especímenes cuyas características morfológicas no calzan con ninguna descripción hecha para las especies conocidas, por lo cual se presumen como nuevas para la ciencia. En el caso de los especímenes identificados a una categoría taxonómica mayor a género, no se contó con material suficiente para determinar su especie.

El catálogo incluye 18 especies de opistobranquios herbívoros asociados a 21 sustratos algales distintos (Anexo I). Todo el material analizado para este trabajo fue debidamente etiquetado, catalogado y se encuentra depositado en la colección de Malacología del Museo de Zoología (MZUCR) y en el Herbario de la Escuela de Biología (USJ) de la Universidad de Costa Rica (USJ).

Cuadro 2. Taxones y abundancia de opistobranquios asociados a macroalgas en cuatro zonas del Pacífico de Costa Rica.

Familia	Taxón	Pacífico Norte	Pacífico Central	Pacífico Sur	Isla del Coco
Aeolidiidae	<i>Aeolidiidae</i> indet.	1			
	<i>Aeolidiella alba</i>	1			
	<i>Spurilla neapolitana</i>	1			
Aglajidae	<i>Aglaja regiscorona</i>	1			
	<i>Navanax aenigmaticus</i>	15		1	
	<i>Navanax</i> cf. <i>polyalphos</i>		1		
Aplysiidae	<i>Aplysia parvula</i> *	7	3		
	<i>Dolabella auricularia</i> *	1			
	<i>Dolabrifera dolabrifera</i> *	4		3	
	<i>Phyllaplysia padinae</i> *	12	28	3	
	<i>Stylocheilus striatus</i> *	51	10	45	1
Bullidae	<i>Bulla punctulata</i> *	3			
Caliphyllidae	<i>Polybranchia viridis</i> *	4			
Chromodorididae	<i>Cadlina</i> sp.	1			
	<i>Chromodoris sphoni</i>	1			
	<i>Glossodoris sedna</i>		1		
Discodorididae	<i>Geitodoris</i> sp.	1			
	<i>Jorunna osae</i>		1		
Dotidae	<i>Doto</i> sp.	1			
	<i>Doto</i> sp. 1	1			
	<i>Doto</i> sp. 2	1			
Facelinidae	<i>Favorinus elenalexiarum</i>	12			
	<i>Phidiana lascrucensis</i>	2			

Familia	Taxón	Pacífico Norte	Pacífico Central	Pacífico Sur	Isla del Coco
Flabellinidae	<i>Flabellina marcusorum</i>	3			
Haminoeidae	<i>Haminoea</i> sp. *		1	1	
Hancockia	<i>Hancockia californica</i>	3			
Hermaeidae	<i>Hermaea hillae</i> *	1			
	<i>Hermaea</i> sp. *	5			
Juliidae	<i>Berthelinia chloris</i> *	1		1	
Limapontiidae	<i>Placida</i> sp.*	2			
Oxynoidae	<i>Lobiger souverbii</i> *			7	
	<i>Oxynoe panamensis</i> *	1		2	
Plakobranhidae	<i>Elysia diomedea</i> *	7			
	<i>Elysia pusilla</i> *	87	3	27	
	<i>Elysia</i> sp. *	16	3	1	
	<i>Elysia</i> sp. 1*	90	14		
	<i>Elysia</i> sp. 2*	4	1	1	18
Polyceridae	<i>Elysia</i> sp. 3*	76	1	3	
	<i>Limacia janssi</i>	1			
	<i>Polycera</i> sp.	8			
	<i>Polycerella glandulosa</i>	7			
	<i>Tambja</i> sp.	1			
Runcinidae	<i>Runcina</i> sp.*	1			
Scyllaeidae	<i>Crosslandia daedali</i>	1			
Tergipedidae	<i>Cuthona</i> sp. 11	1			
Tritoniidae	<i>Tritoniidae</i> indet.	1			
Zephyrinidae	<i>Zephyrinidae</i> indet.	1			

* **Especies herbívoras**

Cuadro 3. Taxones de macroalgas encontrados con opistobranquios asociados en cuatro zonas del Pacífico de Costa Rica.

División	Orden	Familia	Taxon	Pacífico Norte	Pacífico Central	Pacífico Sur	Isla del Coco
Chlorophyta	Bryopsidales	Caulerpaceae	<i>Caulerpa sertularioides</i>	X		X	
		Codiaceae	<i>Codium isabelae</i>	X	X		
		Halimedaceae	<i>Halimeda discoidea</i>	X	X	X	
		Udoteaceae	<i>Chlorodesmis caespitosa</i>				X
Ochrophyta	Cladophorales	Cladophoraceae	<i>Cladophora</i> sp.			X	
	Ulotrichales	Gomontiaceae	<i>Monostroma ecuadoreanum</i>	X			
	Ulvales	Ulvaceae	<i>Ulva lactuca</i>	X			
	Dictyotales	Dictyotaceae	<i>Padina caulescens</i>	X	X	X	
			<i>Padina concrescens</i>	X	X	X	
			<i>Padina durvillei</i>	X	X		
			<i>Padina mexicana</i>		X		
	Fucales	Sargassaceae	<i>Padina</i> sp.	X			
			<i>Sargassum howellii</i>	X			
			<i>Sargassum pacificum</i>	X	X		
<i>Sargassum</i> sp.			X				
<i>Sargssum</i> cf <i>pacificum</i>			X				
Rhodophyta	Bonnemaisoniales	Bonnemaisoniaceae	<i>Asparagopsis taxiformis</i>		X		
	Ceramiales	Spyridiaceae	<i>Spyridia filamentosa</i>			X	
		Rhodomelaceae	<i>Polysiphonia</i>				X
	Corallinales	Corallinaceae	<i>Amphiroa</i> complejo E			X	
	Nemaliales	Galaxauraceae	<i>Galaxaura rugosa</i>	X		X	
	Rhodymeniales	Lomentariaceae	<i>Gelidiopsis intricata</i>	X			
			Rhodophyta indet.	X			

División	Orden	Familia	Taxon	Pacífico Norte	Pacífico Central	Pacífico Sur	Isla del Coco
Cyanobacteria	Indet.	Indet.	Cianobacteria indet.	X		X	
Indet	Indet.	Indet.	Turf	X			

5.2 Riqueza y Diversidad

En términos de riqueza los opistobranquios que se encontraron asociados a las macroalgas en el Pacífico de Costa Rica, están representados por 47 taxones. La región con mayor riqueza de taxones fue el Pacífico Norte (PN) con 42, distribuidos en 24 sitios de recolecta. El Pacífico Central (PC) y Sur (PS), ambos con 12 taxones, en seis y diez sitios de recolecta, respectivamente. Finalmente, la Isla del Coco (IC) con dos taxones encontrados en tres sitios de recolecta (Cuadro 2).

La curva de acumulación de especies con respecto al esfuerzo de muestreo reflejó una tendencia hacia el crecimiento en el caso del PN, lo mismo se observó en las regiones del PC y PS donde las curvas no se estabilizaron por completo (Fig. 3). Lo anterior sugiere que la riqueza de taxones de opistobranquios asociados a macroalgas puede ser mayor al incrementarse el esfuerzo de muestreo en estas tres regiones. En el caso de la IC la pendiente se estabilizó pronto, sugiriendo que se tiene que aumentar en gran medida el esfuerzo de muestreo para encontrar especies adicionales de opistobranquios en las macroalgas.

Según la ecuación de Michaelis-Menten basada en la curva anterior, el PN presentó el mayor número de taxones de opistobranquios esperados, seguido por el PC y el PS (Cuadro 4). Por otro lado, en todas las regiones la riqueza de taxones esperados tiende a incrementarse, a excepción de la IC. Asimismo, para cada región, el porcentaje de especies representadas en este estudio es menor en el PC y mayor en la IC, sugiriendo que el número de taxones de opistobranquios asociados a algas podría aumentar en el PC y a mantenerse en la IC (Cuadro 4).

Adicionalmente, la curva de rarefacción por especímenes mostró una tendencia hacia el incremento de la pendiente en las regiones PN, PC y PS, a diferencia de la IC (Fig. 4). En esta curva el PN presentó una tendencia hacia el aumento de taxones de forma más equitativa entre las especies, en comparación con las otras regiones. En contraste, la IC alcanzó su asíntota de forma más abrupta, indicando cierta monopolización de parte de unas pocas especies (Fig. 4). La riqueza de taxones decreció con un patrón de norte a sur. Estos resultados concuerdan con los patrones observados en la curva de acumulación de especies por esfuerzo de muestreo (Fig. 3).

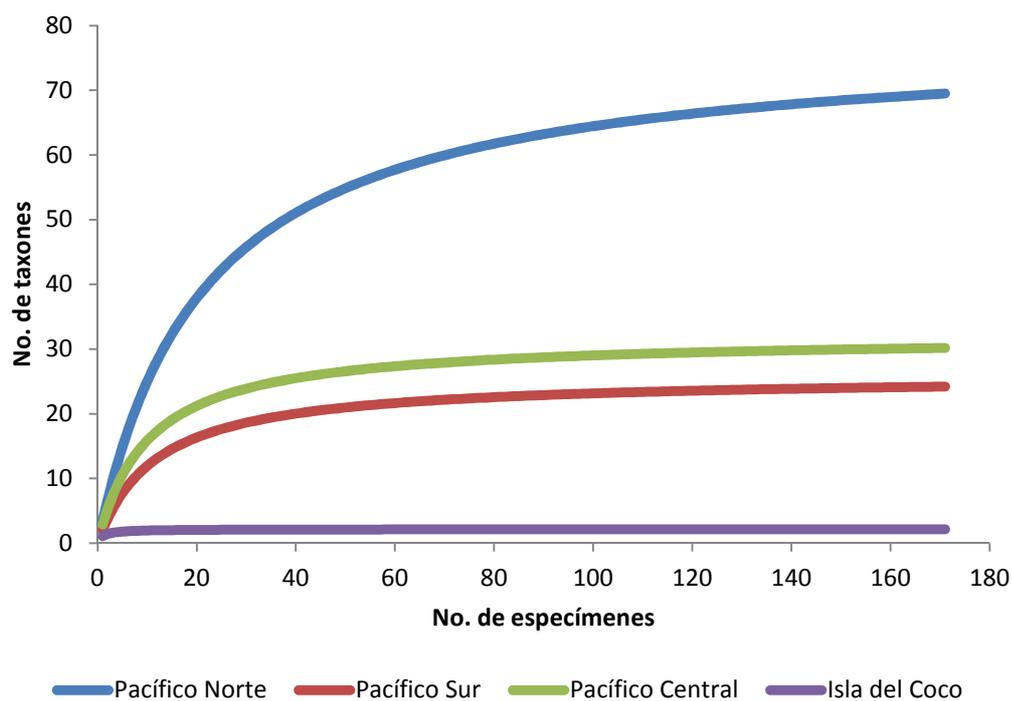


Figura 3. Curva de acumulación de taxones de opistobranquios asociados a las macroalgas según esfuerzo de muestreo para cuatro zonas del Pacífico de Costa Rica.

Cuadro 4. Valores observados y esperados para los taxones de opistobranquios asociados a macroalgas en cuatro zonas del Pacífico de Costa Rica.

	PN	PC	PS	IC
Taxones observados	42	12	12	2
Taxones esperados*	73	31	25	2
% de taxones muestreados del esperado	58	39	48	100

*Calculado con base a la ecuación Michaelis-Menten

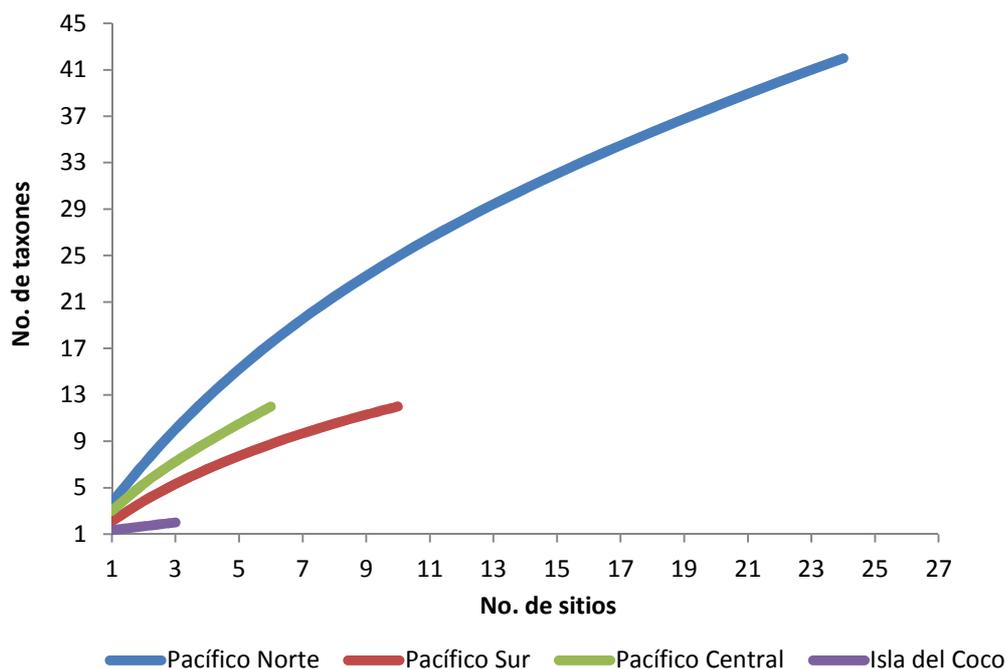


Figura 4. Curva de rarefacción por especímenes de opistobranquios asociados a macroalgas en cuatro zonas del Pacífico de Costa Rica.

La mayor diversidad de taxones se encontró en la región PN y la menor en la IC. Según el índice de Simpson, la probabilidad de recolectar dos individuos y que sean de diferente especie es mayor para el PN, seguido de las regiones PC, PS e IC (Cuadro 5). En general los valores de equitabilidad (J) se comportaron de manera similar en las cuatro regiones del Pacífico. Sin embargo, en el PC se encontró el mayor valor para este índice antes que para el PN.

De forma general, en términos de diversidad se sigue el mismo patrón que para la riqueza de taxones, observándose un decrecimiento desde la región norte hacia la región sur en el número de taxones de opistobranquios asociados a macroalgas. La IC presentó los valores más bajos en cuanto a riqueza y diversidad para estos opistobranquios.

Finalmente, en el caso de las macroalgas para toda la costa Pacífica se recolectaron 25 taxones de macroalgas con opistobranquios asociados, la mayoría fueron de la clase Phaeophyceae (Ochrophyta) (36%), seguido de Chlorophyta y

Rhodophyta (ambas con 28%); y finalmente Cyanophyta (4%) y los tapetes algales (4%) se recolectaron en menor medida.

Cuadro 5. Promedio de taxones por localidad, índice de Simpson, diversidad de Shannon-Wiener y Equitabilidad (\pm límites al 95% de confianza), para los opistobranquios asociados a macroalgas, según las localidades de muestreo en cuatro regiones del Pacífico de Costa Rica

	PN	PC	PS	IC
Taxones	4 \pm 0.71	3 \pm 0.80	2 \pm 0.75	1 \pm 1.60
Simpson (1-D)	0.87 \pm 0.15	0.75 \pm 0.38	0.69 \pm 0.42	0.10 \pm 0.18
Shannon-Wiener (H)	2.53 \pm 1.29	1.77 \pm 0.94	1.55 \pm 0.96	0.21 \pm 0.34
Equitabilidad (J)	0.68 \pm 0.37	0.71 \pm 0.35	0.62 \pm 0.39	0.30 \pm 0.49

Mediante la prueba de Mantel se determinó que, la composición de los ensambles de opistobranquios se relacionó con los cambios en la composición de las macroalgas (Mantel, $R=0.32$, $p<0.05$), no así con la zona de estudio (Mantel, $R= -0.05$, $p>0.05$). De la misma forma, la composición de las macroalgas no estuvo relacionada con la zona de estudio (Mantel, $R=0.01$, $p>0.05$).

El Dendrograma por restricción para los opistobranquios mostró la formación de seis ensambles de especies distribuidos a lo largo de la costa Pacífica (Fig. 5). En el presente estudio, el término ensamble hace referencia a un grupo de especies que se dan en un lugar y tiempo definido como resultado de la utilización de una serie de recursos similares en la comunidad. Dichas especies pueden o no estar interactuando entre sí, pero comparten requerimientos comunes de nicho (Gee & Griller 1987, Fauth *et al.* 1996). El cambio en la identidad de especies de opistobranquios fue de un 30% entre estas seis regiones ($Z= -5.02$, $p<0.05$) (Apéndice III). En el caso de las macroalgas, el Dendrograma por restricción mostró la formación de tres grandes grupos de macroalgas distribuidos en la costa (Fig. 6). El cambio en la identidad de taxones de macroalgas entre estos tres grupos fue de 30% ($Z= -4.57$, $p<0.05$) (Apéndice IV).

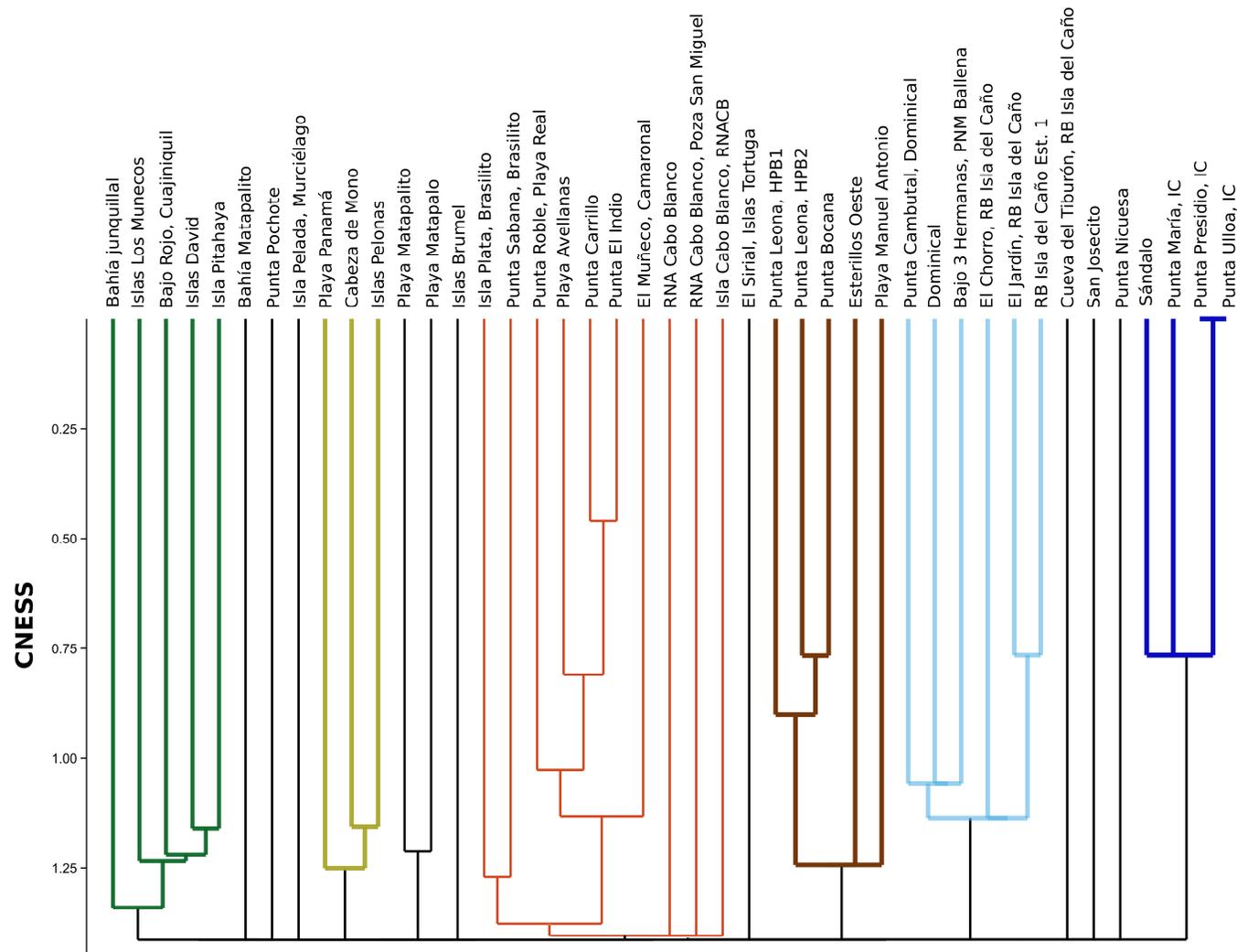


Figura 5. Dendrograma por restricción (orden geográfico) de la composición de los ensamblajes de opistobranquios en la costa Pacífica de Costa Rica.

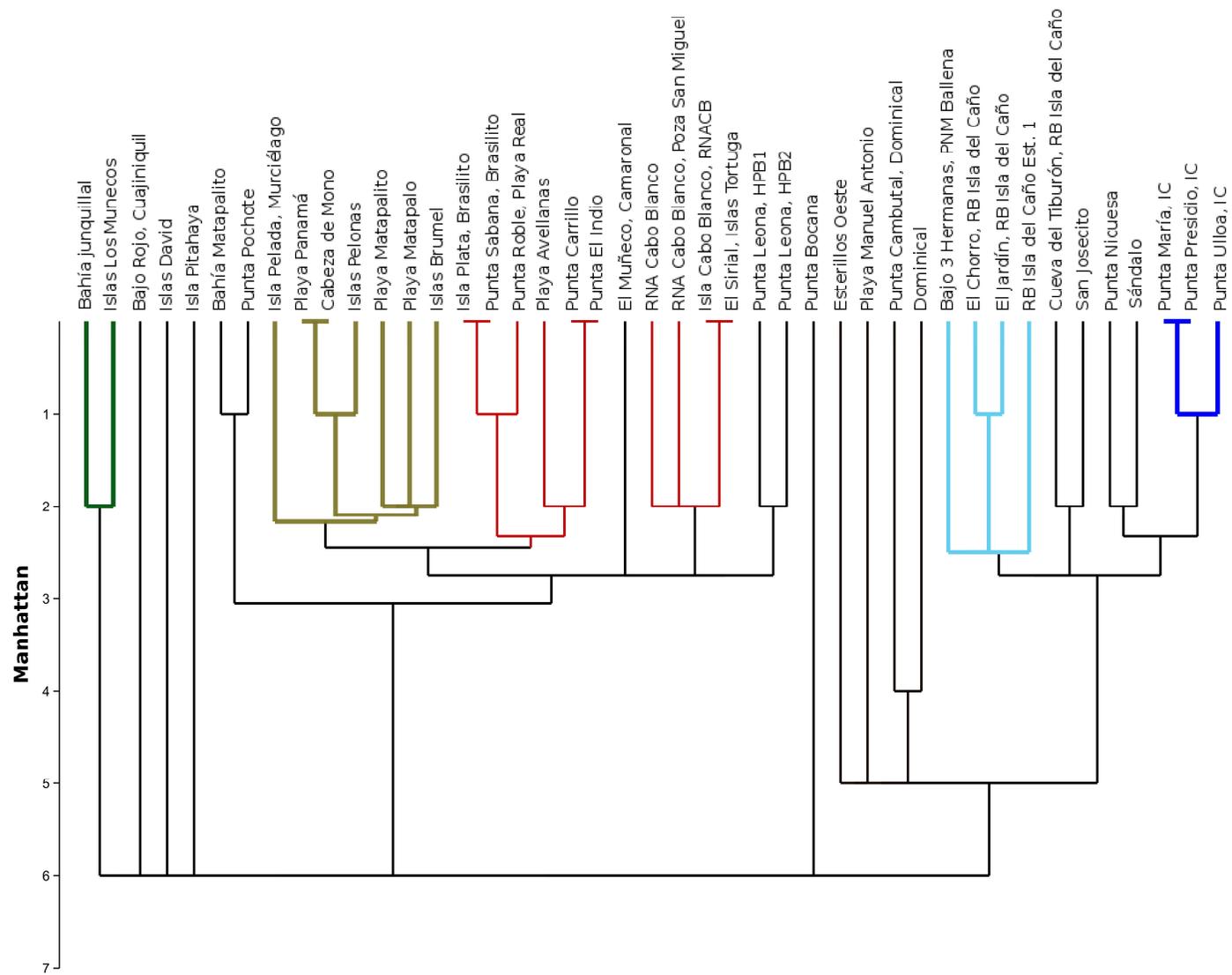


Figura 6. Dendrograma por restricción (orden geográfico) de la composición de macrolagas en la costa Pacífica de Costa Rica.

5.3 Descripción de las asociaciones ecológicas entre los opistobranquios y las macroalgas

A través del análisis del PCAH se obtuvieron cinco categorías de taxones que explican los patrones de asociación entre opistobranquios y algas en todo el Pacífico de Costa Rica (Fig. 7). A su vez dichos patrones correspondieron con el Análisis de Conglomerados de dos vías (Fig. 8).

La primera categoría la integran las especies *Stylocheilus striatus*, *Aplysia parvula* y *Phyllaplysia padinae* de la familia Aplysiidae. *Polycera* sp. (Polyceridae) y *Elysia* sp.2 (Plakobranchidae) conformaron el resto de esta categoría. Estas especies explicaron entre un 4 a 15% de la varianza (Fig. 7).

Stylocheilus striatus mostró un comportamiento más generalista con respecto a los sustratos algales donde se le encontró (14 taxones algales); sin embargo, presentó una tendencia hacia las algas rojas *Amphiroa* sp., *Polysiphonia* sp. y *Spyridia filamentosa* (Fig. 7). El mapa de calor (Fig. 8), indicó altas probabilidades de encontrar individuos de esta especie en alguno de estos sustratos algales por encima del resto de algas.

Un patrón similar de asociación hacia las algas rojas se encontró en *Aplysia parvula*. Para este opistobranquio las probabilidades de encontrarse en las algas *Asparagopsis taxiformis* y *Galaxaura rugosa* tendieron a incrementarse. Asimismo, *A. parvula* no presentó preferencia importante hacia las algas verdes y pardas, a pesar de haberse encontrado individuos sobre este tipo de sustratos algales (Figs. 7 y 8).

La especie *Phyllaplysia padinae* mostró un comportamiento específico hacia las algas pardas, con una tendencia hacia las del género *Sargassum* y *Padina*, en estas últimas estuvo mejor distribuida su presencia (Fig. 7). Entre las diferentes especies de *Padina*, *P. padinae* mostró un gradiente de escogencia, prefiriendo con mayor probabilidad a *Padina mexicana*, seguido de *P. durvillei*, y finalmente a *P. conrescens* (Fig. 8). Por otro lado se determinó que las algas del género *Sargassum* es donde las probabilidades de encontrar individuos de esta especie son mayores (Fig. 8).

De esta primera categoría, *Elysia* sp.2 fue la única especie que mostró una preferencia hacia las clorófitas. La misma se encontró en cuatro algas verdes, *Codium*

isabellae, *Halimeda discoidea*, *Cladophora* sp., y *Chlorodesmis caespitosa*, prefiriendo a estas dos últimas (Fig. 8). La presencia de *Elysia* sp.2 se relaciona con la disponibilidad del alga *C. caespitosa* (Fig. 7).

La única especie no herbívora dentro de esta categoría fue *Polycera* sp., la misma se encontró relacionada con algas del género *Padina*, mostrando una tendencia hacia *P. conrescens* (Fig. 7). A pesar de haberse encontrado en algas pardas, las probabilidades de encontrar individuos de esta especie en este tipo de sustratos no fueron altas, sino más bien fueron de medianas a bajas (Fig. 8).

La segunda categoría agrupa a nueve especies, entre ellas cuatro herbívoras y el resto con distintos hábitos alimentarios. Las especies *Elysia* sp. y *Elysia* sp.3 mostraron tendencia hacia las algas verdes, la primera se asoció con mayor probabilidad a *Ulva lactuca*, mientras que la segunda mostró una preferencia por *Monostroma ecuadorenum* (Figs. 7 y 8). Ambas especies presentaron probabilidades bajas de asociarse a *H. discoidea*, a pesar de haber sido encontradas en esta alga (Fig. 8).

El análisis de conglomerados y el PCAH mostraron que especies como *Dolabella auricularia* y *Haminoea* sp. se asociaron con el alga *P. durvillei*. En el caso de *Haminoea* sp., esta especie presentó una probabilidad un poco mayor de asociarse a cianobacterias (Figs. 7 y 8). En el resto de especies de la categoría, la tendencia en general fue a asociarse a las algas pardas, a excepción de *Spurilla neapolitana* y *Aeolidiella alba*, asociadas al alga *Gelidiopsis intricata* y a *Caulerpa sertularioides*, respectivamente. Sin embargo, de forma general las probabilidades de asociarse a especies de *Sargassum* son altas para este grupo (Fig. 8).

El tercer grupo se conformó por dos tipos de especies de opistobranquios que se diferencian en sus asociaciones con las macroalgas. El primer tipo correspondió a especies asociadas al alga verde *C. sertularioides*. Mientras que el segundo, fueron especies con un comportamiento menos específico y que se encontraron en al menos dos sustratos algales pertenecientes a distinta división incluso (Fig. 7).

Caulerpa sertularioides resultó ser el único sustrato donde se encontró *Berthellina chloris*, *Lobiger souverbii* y *Runcina* sp., además que la probabilidad de encontrar *Oxynoe panamensis*, aumentó en dicha alga (Fig. 8). En contraste a esta tendencia, *Polycera glandulosa*, *Favorinus elenalexiarum* y *Elysia diomedea* mostraron

ser especies generalistas en cuanto al sustrato algal. Sus probabilidades de estar asociados a sustratos como los tapetes algales. *Ulva lactuca* o algas del género *Padina* son mayores. El herbívoro *E. diomedea* mostró también altas probabilidades de estar asociado a cianobacterias y al alga verde *C. isabelae*, demostrando ser una especie altamente generalista (Figs. 7 y 8).

Las especies que pertenecen a la cuarta categoría mayoritariamente fueron especies no herbívoras, a excepción de *Elysia pusilla*, *Polybranchia viridis* y *Dolabrifera dolabrifera*. La tendencia dentro de este grupo fue de una asociación hacia los tapetes algales y hacia *P. concrescens* y *P. caulescens*, por parte de los opistobranquios no herbívoros (Fig. 7). *Navanax aenigmaticus*, cuya dieta se basa en consumir otros opistobranquios, estuvo presente en más sustratos algales (*P. concrescens*, *C. isabelae* y *H. discoidea*), en comparación con *Navanax cf. polyalphos* (*P. concrescens*) (Fig. 8).

La única asociación del tipo específica dentro de este grupo, se observó para *E. pusilla* con el alga *H. discoidea*, donde las probabilidades de asociación fueron altas para este opistobranquio en dicha alga. Por otra parte, *H. discoidea* no resultó ser un sustrato adecuado para encontrar a especies como *D. dolabrifera* y *P. viridis*, las cuales presentaron una tendencia de asociación con mayor probabilidad hacia los tapetes algales (Figs. 7 y 8).

Por último, el quinto grupo estuvo conformado por 17 taxones de opistobranquios. La mayoría de estos taxones estuvo representado por un único individuo en una sola alga. Con respecto al sustrato algal, estas especies se pudieron agrupar por su preferencia hacia las algas del género *Padina*, y hacia las clorófitas *H. discoidea* y *C. isabelae*.

Las especies de opistobranquios con mayor probabilidad de estar asociados a *Padina* sp. y a *P. caulescens* son especies no herbívoras, a excepción de *Bulla punctulata*, dentro de este subgrupo estuvo la mayoría de los taxones (11). Caso contrario ocurrió con el alga *H. discoidea*, aquí las especies de opistobranquios asociados fueron todas herbívoras (*Elysia* sp.1 y *Hermaea hillae*). Finalmente, *C. isabelae* resultó ser un sustrato al que se asociaron tanto especies de opistobranquios herbívoras como no herbívoras en igual proporción (Figs. 7 y 8).

Al analizar las tendencias generales, tomando en cuenta la varianza explicada por cada grupo de taxones de opistobranquios, su asociación y las probabilidades de dicha asociación, se observaron tres patrones. El primero de ellos son las especies de opistobranquios herbívoros con un tipo de asociación generalista, distribuidos en varios taxones de macroalgas y con probabilidades altas de ser encontrados en estos sustratos (e.g. *S. striatus*).

El segundo patrón en estas tendencias, correspondió a especies herbívoras cuya asociación es específica hacia algún taxón de macroalga. Estas especies tienden a relacionarse con mayor probabilidad a una sola especie de alga, o bien hacia un grupo en particular. Tal es el caso de *Phyllaplysia padinae* y su asociación con las algas pardas.

El último de estos patrones se observó en los opistobranquios no herbívoros, cuyas asociaciones hacia las macroalgas son generalistas; no obstante se notó cierta preferencia por las algas pardas. En general para estos moluscos las probabilidades de asociación aumentan hacia algas del género *Padina*, como por ejemplo el caso de *Polycera* sp.

Al comparar las algas entre sí con respecto a la fauna de opistobranquios asociada, se formaron varios subgrupos. Las algas *Amphiroa* sp., *S. filamentosa* y *Polysiphonia* sp. fueron las algas más similares (CNESS=0), debido a la presencia del opistobranquio *S. striatus* (Fig. 8). Seguidas por *Asparagopsis taxiformis* y *G. rugosa*, las cuales fueron más afines en relación a las especies de opistobranquios (CNESS=0.45). Lo mismo ocurrió con las algas pardas *S. pacificum* y *P. mexicana* (CNESS=0.60).

Congruente con el PCAH, el análisis de conglomerados mostró cómo *Cladophora* sp. y *Chlorodesmis caespitosa* formaron un grupo ya que comparten a *Elysia* sp.2. Esto es la excepción en las algas verdes, pues en general para este grupo, se observó que cada especie de clorófita sustenta especies diferentes de opistobranquios, de ahí la diferenciación a nivel de especie entre las algas verdes (Figs. 7 y 8).

Para las algas pardas sucedió lo contrario, pues este grupo de algas se diferenció del resto en el análisis, conformando un agregado de básicamente solo ocrófitas. Dentro de este agregado, estas algas compartieron especies similares de opistobranquios, siendo

P. padinae la más importante, y cuya presencia en estas algas contribuyó en gran medida a la segregación de este grupo (Fig. 7).

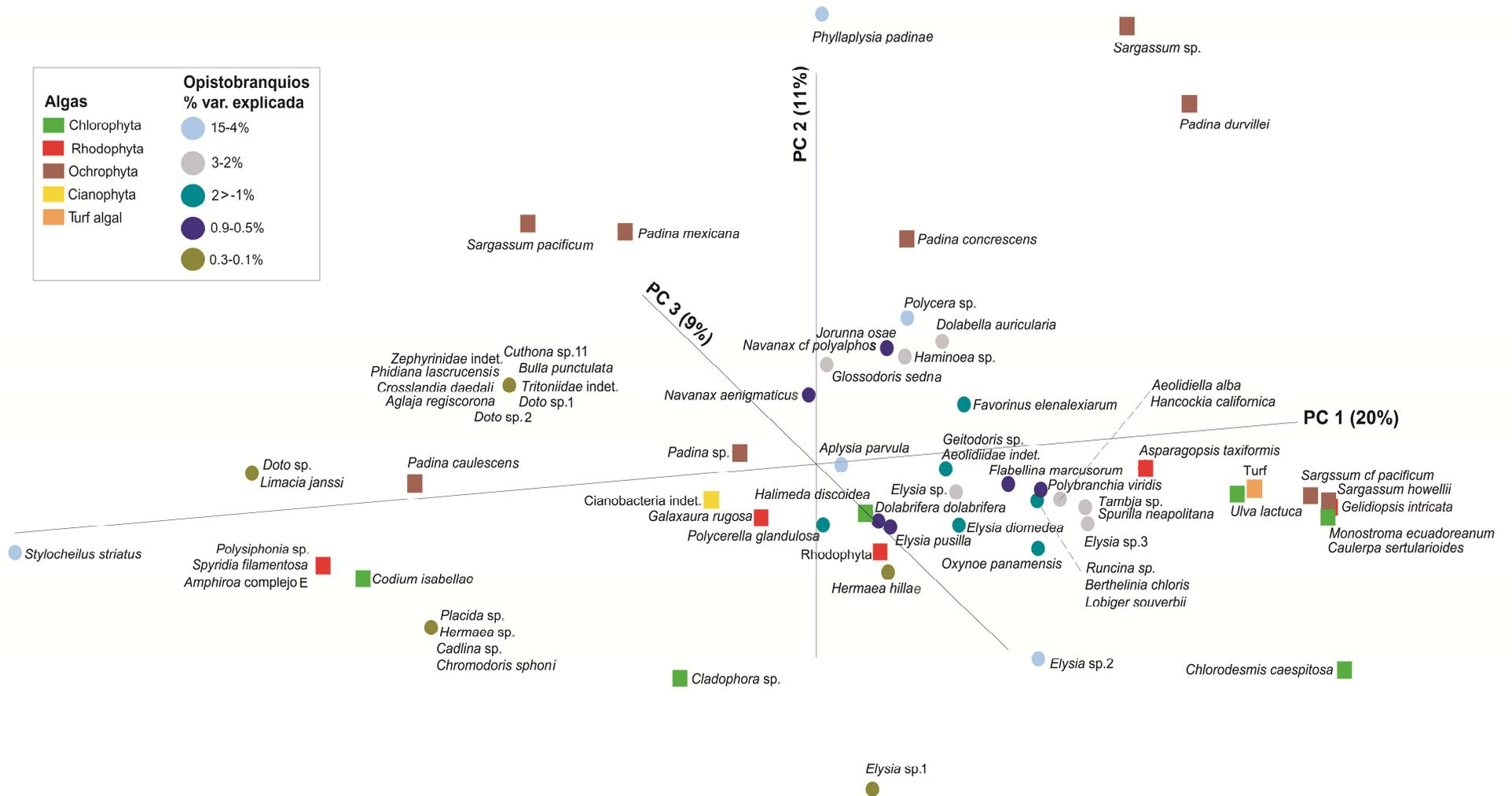


Figura 7. Análisis de Componentes Principales hipergeométrico (PCAH) para los taxones de opisthobranchios asociados a macroalgas en el Pacífico de Costa Rica. El escalamiento vectorial se realizó basado en los porcentajes de la varianza explicada para cada una de las especies de opisthobranchios.

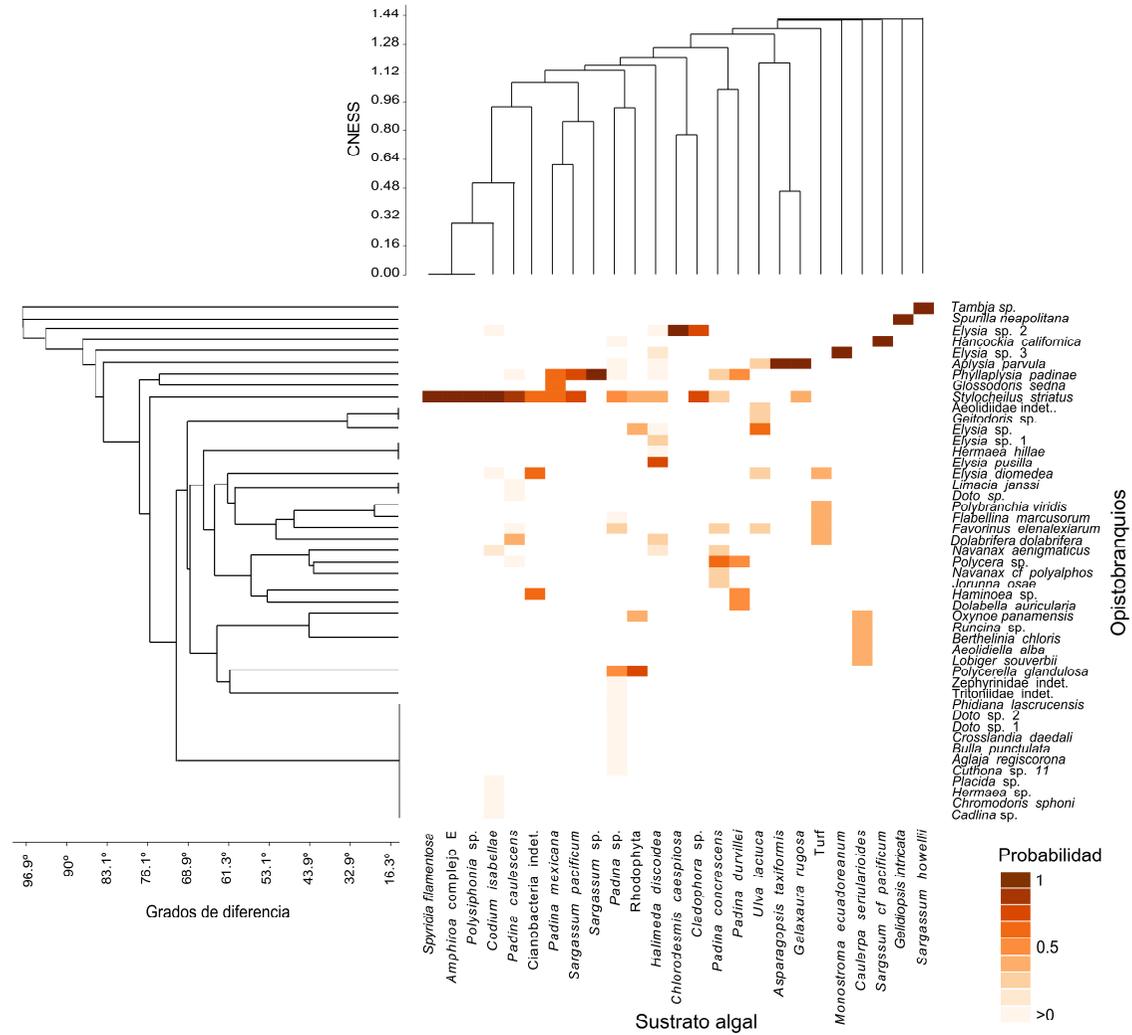


Figura 8. Análisis de Conglomerados de dos vías que muestra la relación entre los taxones de opistobranquios (Pearson, unión simple) y las macroalgas (CNESS, unión promedio) en el Pacífico de Costa Rica. A través de un "Heat Map" o mapa de calor se muestran las probabilidades hipergeométricas de asociación.

5.4 Evaluación de las preferencias hacia las macroalgas por parte de los opistobranquios

Se obtuvo la matriz con los datos de abundancia de los taxones de opistobranquios asociados a macroalgas para 42 sitios de muestreo en todo el Pacífico de Costa Rica. En el caso de los atributos de las algas, estas se repartieron en ocho categorías para el grupo funcional y cinco filos. En el caso de los tapetes algales estos se designaron como Filo mixto (Cuadro 6).

La región con más sitios de recolecta fue el PN (23 en total), y en general para todo el Pacífico se muestreó en una proporción similar los ambientes intermareales y submareales. La matriz con cada taxón de opistobranquios y sus atributos estuvo conformada por 8 grupos tróficos: herbívoros, depredadores de babosas de mar, comedores de briozoos, cnidarios, anémonas, esponjas, hidroides y huevos. Además, la mayoría de especímenes presentaron coloración críptica en relación al sustrato donde se recolectaron.

Cuadro 6. Filo y grupos funcionales de las macroalgas encontradas en el Pacífico de Costa Rica.

		Pacífico Norte	Pacífico Central	Pacífico Sur	Isla del Coco
Filo	Chlorophyta	X	X	X	X
	Ochrophyta	X	X	X	
	Rhodophyta	X	X	X	X
	Cianophyta	X		X	
	Mixto*	X			
Grupo funcional	Articulada calcárea	X		X	
	Filamentosa	X	X	X	X
	Foliosa corticada	X	X	X	
	Foliosa	X			
	Coriácea	X	X		
	Tapete algal	X			
	Sifonal	X	X	X	
Filamentosa corticada	X				

*Corresponde a tapetes algales conformados por una mezcla de filos.

Por el método de la Cuarta Esquina (Fig. 9), los opistobranquios herbívoros mostraron asociarse positivamente a las algas foliosas y sifonales, y aumentaron su presencia en estas últimas. Asimismo, prefirieron las algas verdes a cualquier otro tipo de alga, y se asociaron positivamente a ambientes intermareales, sin importar la región del Pacífico.

El otro grupo que presentó asociaciones positivas hacia ciertos sustratos algales, fueron los opistobranquios que se alimentan de briozoos. Estas especies exhibieron una tendencia a preferir las algas foliosas, sin embargo; su asociación se hace más positiva hacia las algas foliosas corticadas, incrementando su presencia cuando se trató de algas pardas (Fig. 9). Además, estos opistobranquios evitaron las algas sifonales y se encontró que están mejor representados en la región norte del Pacífico que en el resto de la costa.

Los opistobranquios comedores de esponjas se asociaron positivamente a algas foliosas, y la zona intermareal fue donde estos opistobranquios se asociaron en mayor medida (Fig. 9). Las algas con mayor presencia de opistobranquios depredadores de hidroides, fueron las foliosas corticadas y en general se asociaron más a las ocrófitas. Dichos opistobranquios estuvieron mejor representados en la región norte del Pacífico. Finalmente, aquellas especies que se alimentan de huevos estuvieron asociadas positivamente a tres tipos de algas, foliosas, foliosas corticadas y macrófitas coriáceas. No obstante, su asociación a estas dos últimas es mayor (Fig. 9).

Las especies cripticas se asociaron de forma positiva a las algas foliosas, pero prefieren a las algas sifonales. Por otro lado, su asociación aumenta en las algas verdes de ambientes intermareales. Contrariamente, las especies de opistobranquios no crípticos presentaron la tendencia a asociarse a algas foliosas y filamentosas, y fue en la región norte del Pacífico (PN) donde estas especies estuvieron mejor representadas (Fig. 9).

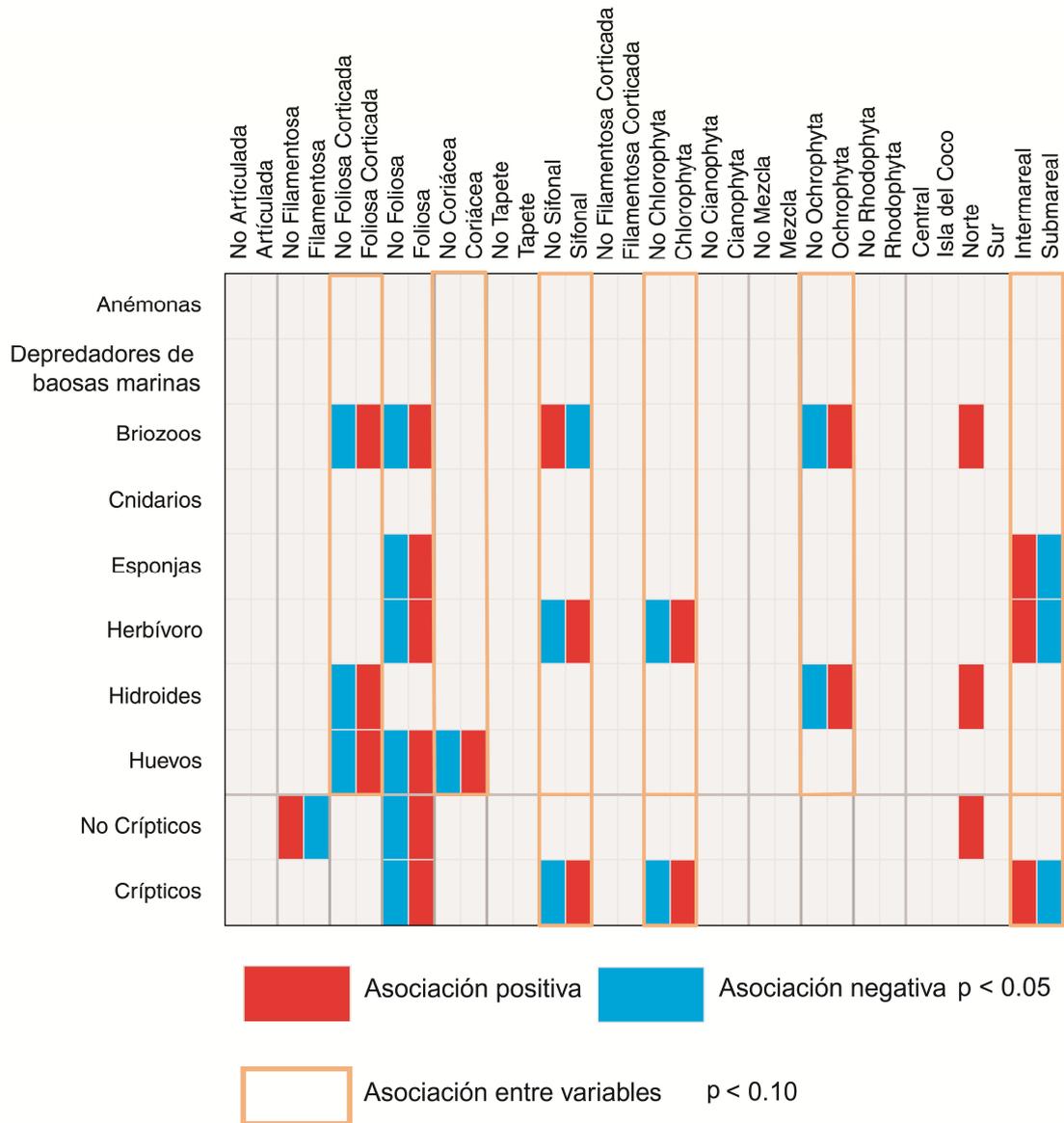


Figura 9. Método de la Cuarta Esquina aplicado a las especies de opistobranquios asociados a algas en cuatro regiones del Pacífico de Costa Rica. Las filas son los atributos de las especies de opistobranquios (alimentación y crípsis), y las columnas atributos de las macroalgas.

VI. DISCUSIÓN

6.1 Ensamblajes de opistobranquios: diversidad y riqueza

Previamente, Camacho-García y colaboradores (2005), reportaron 26 especies de opistobranquios herbívoros asociados a algas en el Pacífico Tropical del Este, y además otras cinco especies no herbívoras que se hallaron en este tipo de sustratos. El número de especies encontradas en el presente estudio, es comparable con lo reportado para el caso de los opistobranquios herbívoros, no así para las demás especies con otros tipos de alimentación. De los 47 taxones encontrados, 21 fueron herbívoros. Pese a esto, fue clara la diferencia en la abundancia de organismos herbívoros en contraste con los carnívoros, siendo explicada tal diferencia por la naturaleza misma del muestreo, dirigido únicamente a los sustratos algales.

De forma general, el número de taxones de opistobranquios encontrados en el presente estudio es relativamente alto en comparación con lo encontrado en otras localidades del Pacífico Tropical Oriental. En Baja California Sur, Angulo-Campillo (2003) estudió la fauna de opistobranquios en tres localidades durante 1 año, y encontró 27 familias, 42 géneros y 72 especies. Si bien estos valores son mayores a lo reportado en el presente estudio, el autor abarcó todo tipo de sustratos (rocas, algas, esponjas, etc.), por lo cual la diversidad de taxones, especialmente a nivel de familia y género, encontrados en el Pacífico costarricense se puede catalogar como alta, tomando en cuenta que se muestreó solamente los sustratos algales.

Con respecto a los sustratos algales encontrados en la costa Pacífica costarricense, se observó una variación entre las regiones estudiadas, así como dentro de estas regiones. Según Fernández-García y colaboradores (2011), la complejidad del hábitat junto con las variaciones en la temperatura y nutrientes, definen la diversidad de algas en el Pacífico. Lo anterior explica la composición de macroalgas encontrada en este trabajo, la cual es un reflejo de las características ambientales de cada lugar. Este cambio encontrado en la diversidad de macroalgas explica en un 29% la composición de la fauna de opistobranquios asociados a estas.

Al examinar la composición de opistobranquios asociados a algas, se encontró un gradiente de decrecimiento en la diversidad y riqueza de norte a sur, y un cambio de identidad en las especies al igual que las algas. Sin embargo, los ensamblajes de opistobranquios se dividieron en seis secciones discretas a lo largo de la costa Pacífica, a diferencia de las algas (tres grupos). Se conoce que en el caso de los opistobranquios herbívoros, su composición está ligada a la disponibilidad de algas (Trowbridge 1992, Jensen 1997, Angulo-Campillo 2003, Behrens 2005). No obstante, los cambios hallados en los ensamblajes de opistobranquios, además de deberse a la composición algal, se atribuyen a las características oceanográficas de cada sitio. De acuerdo a Hermosillo (2006), la capacidad que presenten los opistobranquios para tolerar y adaptarse a las fluctuaciones de las condiciones ambientales, tales como temperatura, oleaje y salinidad, incidirán en su diversidad.

La primera sección de los ensamblajes de opistobranquios corresponde a la Península de Santa Elena. Esta sección se caracteriza por estar bajo la influencia del afloramiento costero de Papagayo (de diciembre a abril) (Cortés 1996/1997). Recientemente, se documentaron cambios fenológicos en las algas producto de este fenómeno de surgencia (Cortés *et al.* 2014). Esta dinámica en las algas se refleja en las características de los ensamblajes de opistobranquios encontrados. Aquí, además de herbívoros se encontró la mayor diversidad de grupos carnívoros, posiblemente debido a la presencia de más algas ocrófitas. Dichas algas podrían estar aportando mayor complejidad estructural, contribuyendo a la formación de hábitats más heterogéneos que son usados por distintos organismos (Dean & Connell 1987), en este caso especies de opistobranquios herbívoras y carnívoras.

Bahía Culebra fue la segunda sección. En los últimos años se ha reportado un deterioro ambiental en esta bahía debido a distintos factores (Jiménez *et al.* 2001, Cortés *et al.* 2010, Alvarado & Vargas-Castillo 2012), lo cual ha repercutido sobre la composición de sus comunidades marinas. Predominaron el alga *Caulerpa sertularioides* y densos tapetes algales. Para esta bahía la cobertura de *C. sertularioides* se ha reportado como alta a través de todo el año (Fernández-García *et al.* 2012), pese a esto solamente la especie herbívora *Berthelinia chloris* mostró preferencia por dicha alga en esta zona.

La tercera sección fue la Península de Nicoya, aquí la composición de opistobranquios fue la más diversa y rica de todo el estudio. La complejidad estructural aportada por el alga *Halimeda discoidea* junto con el alga *Codium isabelae* podría explicar estos patrones en los ensamblajes de opistobranquios. Por su parte el Pacífico Central se caracterizó por presentar un cambio más marcado en la identidad de las especies de opistobranquios, siendo los depredadores poco comunes. En esta sección las algas más comunes fueron varias especies del género *Padina*, por lo cual la composición de opistobranquios se mantuvo muy similar en todas las localidades. En el Pacífico Sur, además de la reducción total de los grupos carnívoros, predominaron los herbívoros y las clorófitas y rodófitas de distinta complejidad estructural, especialmente en la Isla del Caño. Estos patrones de diversidad en los opistobranquios se pueden explicar por la heterogeneidad del hábitat aportada por cada una de las distintas especies de algas para cada región (Kohn & Leviten 1976, Dean & Connell 1987, Kelaher *et al.* 2004).

Finalmente, la Isla del Coco formó una sección aparte donde los valores de diversidad de opistobranquios y algas bajaron considerablemente. No obstante, en esta región el opistobranquio *Elysia* sp.2 tuvo su mayor abundancia asociándose a *Chlorodesmis caespitosa*. La complejidad estructural aportada por las macroalgas en la Isla del Coco es mucho menor que en las otras regiones, dado que predominan las algas filamentosas de menor tamaño, repercutiendo en la composición de opistobranquios asociados a estas (Kohn & Leviten 1976). La predominancia de algas filamentosas de menor tamaño en la Isla del Coco, puede ser el resultado de la presión de herbívoros de mayor tamaño como peces, erizos y quitones sobre las algas, afectando la complejidad estructural aportada por las algas al ecosistema (Alvarado & Chiriboga 2008, Fernández 2008). La Isla del Coco representó un extremo del gradiente observado a lo largo de la costa Pacífica en cuanto a composición de algas y opistobranquios asociados a ellas.

6.2 Asociaciones opistobranquio-alga

6.2.1 Herbívoros generalistas

Stylocheilus striatus se encontró a largo de la costa asociado a diferentes algas, siendo catalogado como el herbívoro más generalista, coincidiendo con lo reportado por Hermosillo (2006), e incluso puede llegar a ser la especie dominante (Angulo-Campillo 2003). Se conoce que esta especie forma numerosas asociaciones cuando se reproduce para luego morir (Behrens 2005, Hermosillo 2006). A este comportamiento se le atribuye las altas abundancias encontradas en algunas algas en el Pacífico costarricense.

Varios estudios señalan a este herbívoro como un consumidor de cianobacterias (Cruz-Rivera & Paul 2000, 2006). De modo que para el presente estudio *S. striatus* podría estar forrajeando sobre la superficie de diferentes algas en busca de cianobacterias. Pese a esto *S. striatus* presentó afinidad por algas rojas filamentosas (*Spyridia filamentosa* y *Polysiphonia* sp.), lo cual indica que también podría estar consumiendo estas algas. El comportamiento alimenticio de *S. striatus* es considerado poco común dentro de la familia Aplysiidae, pues en general se conoce que en esta familia la mayoría son herbívoros con preferencia por las algas pardas y en especial por las rojas (Paul & Pennings 1991, Pennings *et al.* 1993). Cruz-Rivera y Paul (2006), indican que *S. striatus* prefiere las cianobacterias del género *Lyngbya*; sin embargo, podría cambiar de alimentación y consumir otras especies de cianobacterias cuando su principal fuente de alimento no esté disponible.

En relación a otras especies de la familia Aplysiidae, estas se asociaron a algas pardas y rojas. *Aplysia parvula* prefirió las rodófitas y *Dolabella auricularia* las pardas. Ambas especies se consideran generalistas oportunistas (Carefoot 1987, Pennings *et al.* 1993), de ahí que *A. parvula* estuviera presente en varias algas en el presente trabajo. Rogers y colaboradores (2003) indican que la abundancia de esta especie se relaciona con la abundancia de las algas, en especial de las rojas.

En el caso de *D. auricularia* esta especie se encontró únicamente en *P. durvillei*, lo cual no indica necesariamente que sea específica. Previamente, se ha documentado su alta plasticidad alimentaria (Pennings *et al.* 1993). Dado que este opistobranquio es más activo durante la noche, es posible que en este estudio no se haya documentado

completamente sus hábitos alimentarios generalistas. Se sabe que los patrones de actividad en los opistobranquios afectan sus hábitos de forrajeo (Carefoot 1989, Rogers *et al.* 2003), por lo cual se debería contemplar este aspecto para especies como *D. auricularia*.

El conocimiento de las preferencias de los Cefalaspídeos hacia los sustratos algales es relativamente escaso (Malaquías *et al.* 2009). Se conoce que especies del género *Bulla* son herbívoros con un amplio ámbito de dietas, incluyendo clorófitas, ocrófitas y rodófitas (Malaquías *et al.* 2009). La asociación encontrada con el alga *Padina* no fue concluyente para el presente estudio, debido a las bajas abundancias de *Bulla punctulata* con respecto a la cantidad de remotes en esta alga. Al igual que *D. auricularia*, *B. punctulata* es una especie de hábitos nocturnos, durante el día suele enterrarse en la arena o esconderse debajo de rocas (Behrens 2005), lo que podría estar influyendo en las observaciones obtenidas en el campo.

6.2.2 Herbívoros especialistas

Phyllaplysia padinae estuvo mayormente asociada a las algas ocrófitas, con preferencia hacia las del género *Padina*. Este opistobranquio se encontró a lo largo de la costa siendo menos frecuente hacia el sur. En regiones templadas se ha documentado a otras especies del género *Phyllaplysia* sobre pastos marinos únicamente (Clark 1977). Pero en el caso de *P. padinae*, se había documentado forrajeando sobre *Zostera* sp. y *Padina durvillei* (Williams & Gosliner 1973). En el presente estudio, además de estar en varias especies de *Padina*, es la primera vez que se reporta asociada a *Sargassum* en Costa Rica. Lo anterior podría indicar que su dieta es mixta, basada en algas pardas. Pennings y colaboradores (1993), sugieren que en algunas especies de Aplysiidae las dietas mixtas son nutricionalmente más valiosas, pues complementan los recursos a través de varias fuentes de alimento en contraste con las dietas basadas en una sola alga. Otra explicación para que estas babosas sean más comunes en este tipo de algas, es la posibilidad de camuflarse a tal punto de pasar casi desapercibidas, en especial individuos pequeños. En el Pacífico Norte Americano la especie *P. taylori* por ejemplo, presenta una coloración críptica confundiendo con su sustrato, en este caso el pasto marino *Zostera* sp. (Bridges 1975). Particularmente, *P. padinae* es una especie que se

considera parte de un complejo de especies. Estudios genéticos realizados a especímenes del Golfo de California han revelado la existencia de diferentes poblaciones genéticas, y cuya divergencia pudo originarse por cambios en su dieta (Valdés com. pers. 2014). De ahí el valor de documentar todas las variantes posibles en la alimentación de estos organismos.

Sobre *Caulerpa sertularioides* se encontraron sólo tres especies de sacoglosos, *Berthelinia chloris*, *Oxynoe panamensis* y *Lobiger souverbii*. La preferencia de estos sacoglosos hacia las algas del género *Caulerpa* ha sido ampliamente estudiada (Jensen 1997, 2007, 2011, Maeda *et al.* 2010). De acuerdo a Cimino y Ghiselin (1998), estos opistobranquios son los únicos capaces de tolerar las sustancias químicas utilizadas por estas algas contra la herbivoría, e incluso pueden incorporar y modificar tales sustancias para usarlas contra sus depredadores. Asimismo, estas babosas tienen adaptaciones a nivel bucal que les permiten succionar los líquidos citoplasmáticos de estas algas sifonales (Jensen 1997). Por lo cual la alta afinidad de estos sacoglosos hacia *C. sertularioides*, se explica por sus adaptaciones a nivel morfológico y metabólico que les permite vivir en este sustrato. Jensen (1997) propone que la especialización en este grupo (Oxynoacea) está relacionada con la estabilidad de su fuente de alimento, en este caso el alga *C. sertularioides*.

Siguiendo con los sacoglosos, pero en este caso con los miembros de la familia Plakobranchidae, se determinó que fueron herbívoros especialistas. En su mayoría las especies del género *Elysia* mostraron alta afinidad, cada una, hacia una sola especie de alga verde, por lo cual no ocurre un traslape de nicho alimenticio. En la región de la Península de Nicoya las asociaciones entre *Elysia* sp.1-*Halimeda discoidea*, y *Elysia* sp.3-*Monsotroma ecuadorenum* fueron las más frecuentes. A diferencia de *M. ecuadorenum*, *H. discoidea* presenta un talo calcificado y ramificado, mientras que *M. ecuadorenum* es una lámina de una célula de grosos. En consecuencia, es probable que a nivel de rádula y demás partes bucales, las adaptaciones en estos opistobranquios sean distintas, producto de la especialización hacia un alga determinada (Jensen 1997).

Otras asociaciones encontradas fueron, *Elysia* sp.2-*Cladophora* y *Chlorodesmis caespitosa*, *Elysia* sp.-*Ulva lactuca*, y *E. pusilla*-*H. discoidea*. En conjunto, todas estas asociaciones confirman lo altamente específicos que son estos opistobranquios en el

Pacífico costarricense, y en parte explican lo diverso que resultó ser este género. Faucii y colaboradores (2007), llevaron a cabo un estudio con opistobranquios del género *Phestilla* en Hawaii. Este molusco habita la mayor parte de su vida sobre colonias de *Porites*, *Goniopora* y *Tubastrea*. Los autores encontraron evidencia molecular de especiación simpátrica en las especies estudiadas, debido a cambios relacionados con la escogencia de los sustratos (Faucii *et al.* 2007). Lo encontrado con el género *Elysia* en el Pacífico costarricense, podría deberse a una especiación ecológica de este tipo, debido a la escogencia diferencial de los sustratos algales como hábitat y fuente de alimento, como un posible mecanismo para evitar la competencia por los recursos en especies del mismo género (Gause 1932).

En el Pacífico de Costa Rica, *Haminoea* sp. prefirió las cianobacterias y esa asociación se encontró únicamente en el Golfo Dulce. Malaquías y colaboradores (2009) señalan que este género es exclusivamente herbívoro con preferencia por diatomeas; sin embargo, puede llegar a consumir algas filamentosas. Las cianobacterias consumidas por *Haminoea* sp. concuerdan con lo anterior y con lo encontrado por Cruz-Rivera y Paul (2006) quienes determinaron que estos opistobranquios fueron altamente selectivos en su dieta, prefiriendo siempre a las cianobacterias.

6.2.3 Depredadores

Este grupo de opistobranquios dominó en la Península de Santa Elena y disminuyó su presencia hacia el sur, donde solamente se encontró a una de estas especies. La dominancia de opistobranquios carnívoros en esta región puede deberse a la complejidad estructural que aportan al medio algas como *Padina* y *Sargassum*, y que fueron más comunes hacia el norte del país. Sanvicente-Añorve y colaboradores (2012) encontraron este mismo patrón en el norte de la Península de Yucatán, donde las especies carnívoras de opistobranquios dominaron en algas del género *Sargassum*. Se sabe que estas algas son capaces de modificar la rugosidad e incrementar la superficie del sustrato (Christie *et al.* 2007). Lo anterior es aprovechado por diferentes organismos epibiontes sésiles para asentarse, tales como esponjas, briozoarios e hidrozooos (Barrios & Lemus 2000, Christie *et al.* 2009). En consecuencia, los opistobranquios carnívoros buscan estos sustratos para encontrar su alimento (Sanvicente-Añorve *et al.* 2012). Por

otro lado, se ha demostrado que la abundancia de hidrozoos y briozoos aumenta en las regiones expuestas a afloramientos costeros, y que estos organismos sésiles muestran preferencia por las algas ocrófitas (Velimirov *et al.* 1977, Calder 1991, Orejas *et al.* 2000, 2013, Puce *et al.* 2007). Esto explica por qué opistobranquios depredadores de hidrozoos y briozoos, en su mayoría aposemáticos, fueron más frecuentes sobre las algas en la Península de Santa Elena.

Con respecto a los especímenes del género *Navanax*, estos se distribuyeron en la mayoría de las secciones del Pacífico. Estos moluscos al ser depredadores de otros opistobranquios se espera que estén sobre las algas en busca de presas (Malaquías *et al.* 2009). En su estudio, Sanvicente-Añorve y colaboradores (2012) encontraron al cefalaspídeo *Chelidonura hirundinina* habitando sobre *Halimeda* sp. Según los autores, las algas proveen a las especies carnívoras, un lugar protegido donde pueden encontrar a sus presas. Cabe destacar que la mayoría de especímenes de *Navanax aenigmaticus* en este estudio correspondieron a individuos de tallas pequeñas (obs. pers), lo cual podría estar reafirmando el uso de las algas como sitio de refugio, para juveniles incluso, tal y como sucede con otros grupos de invertebrados (Christie *et al.* 2009).

Favorinus elenalexiarum es un depredador especializado en comer huevos de otros opistobranquios y en apariencia es inmune a las toxinas de los huevos (García & Troncoso 2001, Behrens 2005). En el presente trabajo se asoció a más algas en el norte de Costa Rica, prefiriendo algas foliosas corticadas y macrófitas coriáceas, como *Padina* y *Sargassum*, respectivamente. Debido a la importante presencia de otros opistobranquios no herbívoros sobre estas algas, es de esperar que *F. elenalexiarum* esté depredando sobre las puestas de huevos de estas especies. Existen reportes sobre este opistobranquio asociado a lugares con coberturas de briozoarios e hidrozoos. Hermosillo (2006) encontró que esta especie fue una de las que dominó en las localidades con coberturas importantes de hidrozoos. Por otro lado, Rudman (2002) reporta que la especie *F. auritulus* se ha encontrado alimentándose sobre briozoos arborescentes. Ambos reportes concuerdan con lo encontrado en el Pacífico costarricense; sin embargo, no se puede aseverar que su dieta sea mixta hasta realizar más estudios al respecto.

En conclusión, la caracterización de las asociaciones entre opistobranquios y macroalgas en el Pacífico costarricense presentada aquí, representa uno de los primeros esfuerzos por completar la información ecológica de estos moluscos en el país. Asimismo, a través de este estudio se intenta mostrar la factibilidad de realizar trabajos ecológicos con las poblaciones de opistobranquios en las zonas tropicales. Por otro lado, se hace hincapié en la necesidad de ampliar aún más el conocimiento sobre las asociaciones entre estos organismos, a través de experimentos de escogencia en el laboratorio, muestreos nocturnos y con mayor periodicidad de muestreos, así como la revisión de contenidos estomacales de los moluscos opistobranquios.

VII. CONCLUSIONES

- Se recolectó un total de 620 individuos de opistobranquios asociados a algún tipo de sustrato algal en 43 sitios de muestreo en la costa Pacífica de Costa Rica, en el 2004 y de 2011 a 2014. Estos especímenes representan 47 taxones en total, repartidos en 28 especies identificadas, 16 con identificación a nivel de género y tres hasta familia.
- En el caso de las macroalgas se recolectaron en total 25 taxones, distribuidos en 17 especies, cinco identificados hasta género, dos a una categoría taxonómica superior y uno a grupo funcional. La mayoría de las algas pertenecieron a la clase Phaeophyceae (Ochrophyta) (36%), seguido de Chlorophyta y Rhodophyta (ambas con 28%); y finalmente Cyanophyta (4%) y los tapetes algales (4%).
- Los valores de riqueza, diversidad y composición de los moluscos opistobranquios asociados a las macroalgas en el Pacífico costarricense fueron diferentes entre las zonas estudiadas. Estos parámetros se relacionan con características a nivel local como eventos de surgencia y la geomorfología de la costa, disponibilidad del sustrato algal, como la monopolización por parte de una especie de alga y el efecto de la herbivoría sobre las macroalgas de parte de otros organismos distintos a las babosas marinas. Esto resultó en seis ensamblajes de opistobranquios asociados a algas a lo largo de la costa.
- Se presentaron tres tendencias en relación a las asociaciones: especies de opistobranquios herbívoros generalistas, herbívoros especialistas, y opistobranquios carnívoros (comedores de esponjas, huevos, otras babosas marinas, hidroides y briozoos) en algas más complejas desde el punto de vista estructural.
- En el caso de los opistobranquios herbívoros, los sacoglosos presentaron una mayor preferencia hacia las algas verdes. Dentro de este grupo la asociación hacia las algas fue específica, un ejemplo son las pocas especies adaptadas a alimentarse del alga *Caulerpa sertularioides*. Por el contrario, los anaspídeos mostraron en general preferencia por diversos tipos de algas (rojas, pardas y cianobacterias) a distinto nivel. *Stylocheilus striatus* resultó ser la especie más generalista de todo el estudio, debido

a su alimentación basada principalmente en cianobacterias que crecen sobre otras algas. Asimismo, otros miembros de la familia Aplysiidae prefirieron algas rojas y pardas, cada una a distinto nivel.

- La preferencia y el tipo de asociación de los opistobranquios hacia las macroalgas, se acompaña de una serie de adaptaciones morfológicas y anatómicas, así como a nivel ecológico que le permiten a las especies desarrollarse en uno o en varios sustratos algales.

VIII. BIBLIOGRAFÍA

- Alfaro, E.J., J. Cortés, J.J. Alvarado, C. Jiménez, A. León, C. Sánchez-Noguera, J. Nivia-Ruiz & E. Ruiz-Campos. 2012. Clima y variabilidad climática de la temperatura subsuperficial del mar en Bahía Culebra, Guanacaste, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 60 (Supl. 2): 159-171.
- Alvarado, J.J. 2006. Factores físico-químicos y biológicos que median en el desarrollo de los arrecifes y comunidades coralinas del Parque Nacional marino Ballena, Pacífico sur, Costa Rica. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San Pedro, Costa Rica.
- Alvarado, J.J. & Chiriboga, Á. 2008. Distribución y abundancia de equinodermos en las aguas someras de la Isla del Coco, Costa Rica (Pacífico Oriental). *Rev. Biol. Trop.* 56 (Supl. 2): 99-111.
- Alvarado, J.J. & R. Vargas-Castillo. 2012. Invertebrados asociados al coral constructor de arrecifes *Pocillopora damicornis* en Playa Blanca, Bahía Culebra, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 60 (Supl. 2): 77-92.
- Alvarado, J.J., J. Cortés, C. Fernández & J. Nivia. 2005. Coral communities and reefs of Ballena Marine National Park, Pacific coast of Costa Rica. *Cienc. Mar.* 31: 641-651.
- Angulo-Campillo, O. 2003. Variación espacio-temporal de las poblaciones de opistobranquios (Mollusca: Opisthobranchia) en tres localidades de B.C.S. México. Tesis de Maestría, Inst. Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Baja California Sur, México.
- Barrios, J. & A. Lemus. 2000. Estructura y dinámica de comunidades asociadas a cultivos de *Gracilariopsis tenuifrons* (Gracilariaceae) en Chacopta, Sucre, Venezuela. I: Inventario fainístico. *Rev. Biol. Trop.* 48: 137-143.

- Becerro, M.A., J.A. Starmer & V.J. Paul. 2006. Chemical defenses of cryptic and aposematic gastropod molluscs feeding on their host sponge *Dysidea granulosa*. *J. Chem. Ecol.* 32: 1491-1500.
- Behrens, D. 2005. *Nudibranchs Behavior*. New World, Florida, EEUU.
- Briggs, J.C. & B.W. Bowen. 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *J. Biogeogr.* 39: 12-30.
- Bridges, C.B. 1975. Larval development of *Phyllaplysia taylori* Dall, with a discussion of development in the Anaspidea (Opisthobranchiata: Anaspidea). *Ophelia* 14: 161-184.
- Calder, D.R. 1991. Associations between hydroid species assemblages and substrate types in the mangal at Twin Cays, Belize. *Can. J. Zool.* 69: 2067-2074.
- Camacho-García, Y. 2009. Benthic Opisthobranchs, p. 371-386. *In* I. Wehrtmann & J. Cortés (eds.). *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America*. Springer Science + Business Media B.V., Berlin, Alemania.
- Camacho-García, Y. & T. Gosliner. 2004. A new species of *Okenia* (Gastropoda: Nudibranchia) from the Pacific coast of Costa Rica. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 55: 431-438.
- Camacho-García, Y. & T. Gosliner. 2006. New species of zephyrinid genus *Janolus* Bergh, 1884 (Opisthobranchia: Nudibranchia) from North America and Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 54: 1295-1305.
- Camacho-García, Y. & J. Ortea. 2000. A new species of *Trapania* (Nudibranchia: Goniadorididae) from the Pacific coast of Central America. *Rev. Biol. Trop.* 48: 317-322.
- Camacho-García, Y. & A. Valdés. 2003. Caryophyllidia-bearing dorid nudibranchs (Mollusca, Nudibranchia, Doridacea) from Costa Rica. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 54: 65-79.

- Camacho-Garcia, Y., T.M. Gosliner & A. Valdés. 2005. Field Guide to the Sea Slugs of the Tropical Eastern Pacific. California. Academy of Science, San Francisco, California, EEUU.
- Camacho-García, Y.E., E. Ornelas-Gatdula, T.M. Gosliner & Á. Valdés. 2014. Phylogeny of the family Aglajidae (Pilsbry, 1895) (Heterobranchia: Cephalaspidea) inferred from mtDNA and nDNA. *Mol. Phylogen. Evol.* 71: 113-126.
- Carefoot T. 1987. *Aplysia*: its biology and ecology. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev.* 25: 167-284.
- Carmona, L., M. Pola, T.M. Gosliner & J.L. Cervera. 2013. A tale that morphology fails to tell: A molecular phylogeny of Aeolidiidae (Aeolidida, Nudibranchia, Gastropoda). *PLoS ONE* 8(5): e63000. doi:10.1371/journal.pone.0063000
- Carmona, L. B.R. Lei, M. Pola, T.M. Gosliner, Á. Valdés & J.L. Cervera. 2014. Untangling the *Spurilla neapolitana* (Delle Chiaje, 1841) species complex: a review of the genus *Spurilla* Bergh, 1864 (Mollusca: Nudibranchia: Aeolidiidae). *Zool. J. Linnean Soc.* 170. 132-154.
- Chessel, D., A.B. Dufour & J. Thioulouse. 2004. The ade4 package -I- one-table methods. *RNews* 4: 5–10.
- Christie, H., N.M. Jørgensen & K.M. Norderhaug. 2007. Bushy or smooth, high or low; importance of habitat architecture and vertical position for distribution of fauna on kelp. *J. Sea Res.* 58: 198-208.
- Christie, H., K.M. Norderhaug & S. Fredriksen. 2009. Macrophytes as habitat for fauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 396: 221-233.
- Cimino, G. & M.T. Ghiselin. 1998. Chemical defense and evolutionary trends in biosynthetic capacity among dorid nudibranchs (Mollusca: Gastropoda: Opisthobranchia). *Chemoecology* 9: 187-207.

- 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.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 1994. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation.* Natural Environment Research Council, Plymouth, Inglaterra.
- Cortés, J. 1996/1997. Comunidades coralinas y arrecifes del Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44(3)/45(1): 623-625.
- Cortés, J. 2008. Historia de la investigación marina de la Isla del Coco, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 56 (Supl. 2): 1-18.
- Cortés, J. 2012. Marine biodiversity of an Eastern Tropical Pacific oceanic island, Isla del Coco, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 60 (Supl. 3): 131-185.
- Cortés, J. & C.E. Jiménez. 2003. Corals and coral reefs of the Pacific of Costa Rica: history, research and status, p. 361-385. *In:* J. Cortés (ed.). *Latin American Coral Reefs.* Elsevier Science, Amsterdam, Holanda.
- Cortés, J. & I.S. Wehrtmann. 2009. Diversity of marine habitats of the Caribbean and Pacific of Costa Rica, p. 1-45. *In* I. Wehrtmann & J. Cortés (eds.). *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America.* Springer Science + Business Media B.V., Berlín, Alemania.
- Cortés, J., C. Jiménez, A.C. Fonseca & J.J. Alvarado. 2010. Status and conservation of coral reefs in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 58 (Supl. 1): 33-50.
- Cortés, J., J. Samper-Villarreal & A. Bernecker. 2014. Seasonal phenology of *Sargassum liebmannii* J. Agardh (Fucales, Heterokontophyta) in an upwelling area of the Eastern Tropical Pacific. *Aquat. Bot.* 119: 105-110.

- Crawley, M.J. 2007. *The R Book*. Wiley, New York, EEUU.
- Cruz-Rivera, E. & V.J. Paul. 2000. Coral reef benthic cyanobacteria as food and refuge: Diversity, chemistry and complex interactions. *Proc. 9th Int. Coral Reef Symp.*, Bali 515-520.
- Cruz-Rivera, E. & V.J. Paul. 2006. Feeding by coral reef mesograzers: algae or cyanobacteria? *Coral Reefs* 25: 617-627.
- Curtis, N.E., S.E. Massey & S.K. Pierce. 2006. The symbiotic chloroplasts in the sacoglossan *Elysia clarki* are from several algal species. *Invert. Biol.* 125: 336-345.
- Dawson, E.Y. 1957. Marine algae from the Pacific Costa Rican gulfs. *Los Angeles County Mus. Contr. Sci.* 15: 1-28.
- Dawson, E.Y. 1960. New records of marine algae from Pacific México and Central America. *Pac. Nat.* 1: 163-169.
- Dawson, E.Y. 1962. Additions to the marine flora of Costa Rica and Nicaragua. *Pac. Nat.* 3: 375-395.
- Dawson, E.Y. 1962. Una clave ilustrada de los géneros de algas bénticas del Pacífico de la América Central. *Pac. Nat.* 3: 167-231.
- Dayrat, B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biol J Linn Soc* 85:407-415.
- Dean, R.L. & J.H. Connell. 1987. Marine invertebrates in an algal succession. III. Mechanisms linking habitat complexity with diversity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 109: 249-273.
- Dinapoli, A. & A. Klussmann-Kolb. 2010. The long way to diversity-phylogeny and evolution of the Heterobranchia (Mollusca: Gastropoda). *Mol. Phylogen. Evol.* 55: 60-76.

- Fauci, A., R.J. Toonen & M.G. Hadfield. 2007. Host shift and speciation in a coral-feeding nudibranch. *Proc. R. Soc. B.* 274: 111-119.
- Fauth, J.E., J. Bernardo, M. Camara, W.J. Resetarits, J. Van Buskirk & S.A. McCollum. 1996. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. *Am. Nat.* 147: 282-286.
- Fernández, C. 2008. Flora marina del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, Pacífico Tropical Oriental. *Rev. Biol. Trop.* 56 (Supl. 2): 57-69.
- Fernández-García, C. 2012. Taxonomía y biogeografía de las familias Caulerpaceae (Chlorophyta), Dictyotaceae (Ochrophyta) y Corallinaceae (Rhodophyta) en el Pacífico de Centroamérica. Tesis de Doctorado, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México.
- Fernández-García, C., R. Riosmena-Rodríguez. B. Wysor, O.L. Tejada & J. Cortés. 2011. Checklist of the Pacific marine macroalgae of Central America. *Bot. Mar.* 54: 53-73.
- Fernández-García, C., J. Cortés, J.J. Alvarado & J. Nivia-Ruiz. 2012. Physical factors contributing to the benthic dominance of the alga *Caulerpa sertularioides* (Caulerpaceae, Chlorophyta) in the upwelling Bahía Culebra, north Pacific of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 60 (Supl. 2): 93-107.
- Gallagher, E. D. 1999. COMPAH documentation. User's Guide and application. Disponible en <http://www.es.umb.edu/edgwebp.htm>
- García, F.J. & J.S. Troncoso. 2001. *Favorinus elenalexiae*, a new species (Opisthobranchia: Aeolidiidae) from the eastern Pacific ocean. *Nautilus* 115: 150.
- Gause, G.F. 1932. Experimental studies on the struggle for existence I. Mixed population of two species of yeast. *J. Exp. Biol.* 9: 389-402.

- Gee, J.H.R. & P.S. Giller. 1987. Organization of communities, past and present. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra.
- Göbbeler, K. & A. Klussmann-Kolb. 2011. Molecular phylogeny of the Euthyneura (Mollusca, Gastropoda) with special focus on opisthobranchia as a framework for reconstruction of evolution of diet. *Thalassas* 27: 121-154.
- Gosliner, T. & D. Behrens. 1990. Special resemblance, aposematic coloration and mimicry in opisthobranch gastropods, p. 127-138. *In* M. Wicksten (ed.). *Adaptative Coloration in Invertebrates*. Texas A&M University, Texas, EEUU.
- Gosliner, T., J. Ortea & A. Valdés. 2004. New data on Tropical Eastern Pacific Chromodorididae (Nudibranchia: Doridina) with description of a new species of *Mexichromis* Bertsch, 1979. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 55: 590-599.
- Guzman, H.M. & J. Cortés. 1989. Coral reef community structure at Caño Island, Pacific Costa Rica. *P.S.Z.N.I: Mar. Ecol.* 10: 23-41.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001. Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electr.* 4: 1-9.
- Hermosillo, A. 2006. Ecología de los Opisthobranchios (Mollusca) de Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit, México. Tesis de Doctorado, Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.
- Jensen, K.R. 1980. A review of sacoglossan diets, with comparative notes on radular and buccal anatomy. *Malacol. Rev.* 13: 55-77.
- Jensen, K.R. 1989. Learning as a factor in diet selection in *Elysia viridis* (Montagu) (Mollusca, Opisthobranchia). *J. Moll. Stud.* 55: 79-88.
- Jensen, K.R. 1993. Morphological adaptations and plasticity of radular teeth of the Sacoglossa (Ascoglossa) (Mollusca: Opisthobranchia) in relation to their food plants. *Biol. J. Linn. Soc.* 48: 135-155.

- Jensen, K.R. 1994. Behavioural adaptations and diet specificity of sacoglossan opisthobranchs. *Ethol. Ecol. Evol.* 6: 87-101.
- Jensen, K.R. 1996. Phylogenetic systematics and classification of the Sacoglossa (Mollusca, Gastropoda, Opisthobranchia). *Phil. Trans. Roy. Soc. London B.* 351: 91-122.
- Jensen, K.R. 1997. Evolution of the Sacoglossa (Mollusca, Opisthobranchia) and the ecological associations with their food plants. *Evol. Ecol.* 11: 301-335.
- Jensen, K.R. 2007. Biogeography of the Sacoglossa (Mollusca, Opisthobranchia). *Bonn. Zool. Beitr.* 55: 255-281.
- Jensen, K.R. 2011. Comparative morphology of the mantle cavity organs of shelled Sacoglossa, with a discussion of relationships with other Heterobranchia. *Thalassas* 27: 169-192.
- Jiménez, C. 2001. Arrecifes y ambientes coralinos de Bahía Culebra, Pacífico de Costa Rica: aspectos biológicos, económico-recreativos y de manejo. *Rev. Biol. Trop.* 49 (Supl. 2): 215-231.
- Jiménez, C., J. Cortés, A. León & E. Ruiz. 2001. Coral bleaching and mortality associated with the 1997-98 El Niño in an upwelling environment in the eastern Pacific (Gulf of Papagayo, Costa Rica). *Bull. Mar. Sci.* 69: 151-169.
- Jiménez, C., G. Basse, Á. Segura & J. Cortés. 2010. Characterization of the coral communities and reefs of two previously undescribed locations in the upwelling region of Gulf of Papagayo (Costa Rica). *Rev. Cienc. Mar. Cost.* 2: 95-108.
- Jörger, K.M., I. Stöger, Y. Kano, H. Fukuda, T. Knebelsberger & M. Schrödl. 2010. On the origin of Acochlidia and other enigmatic euthyneuran gastropods, with implications for the systematics of Heterobranchia. *BMC Evol. Biol.* 10: 323-343.

- Kelaher, B.P., J.C. Castilla & R. Seed. 2004. Intercontinental test of generality for spatial patterns among diverse molluscan assemblages in coralline algal turf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 271: 221-231.
- Kohn, A.J. & P.J. Leviten. 1976. Effect of habitat complexity on population density and species richness in tropical intertidal predatory gastropod assemblages. *Oecologia* 25: 199-210.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*. 2da edición. Addison Wesley Logman, Inc. California, EE.UU.
- Krug, P.J., K. Händeler & J. Vendetti. 2011. Genes, morphology, development and photosynthetic ability support the resurrection of *Elysia cornigera* (Heterobranchia: Plakobranchoidea) as distinct from the 'solar-powered' sea slug, *E. timida*. *Invert. Syst.* 25: 477-489.
- Legendre, P., R. Galzin & M.L. Harmelin-Vivien. 1997. Relating behavior to habitat: solutions to the Fourth-corner problem. *Ecology* 78: 547-562.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science, Amsterdam, Holanda.
- Maeda, T., T. Kajita, T. Maruyama & Y. Hirano. 2010. Molecular phylogeny of the Sacoglossa, with a discussion of gain and loss of Kleptoplasty in the evolution of the group. *Biol. Bull.* 219: 17-26.
- Malaquías, M.A.E., E. Berecibar & D.G. Reid. 2009. Reassessment of the trophic position of Bullidae (Gastropoda: Cephalaspidea) and the importance of diet in the evolution of cephalaspidean gastropods. *J. Zoology* 277: 88-97.
- Orejas, C., J.M. Gili, V. Alvà & W. Arntz. 2000. Predatory impact of an epiphytic hydrozoan in an upwelling area in the Bay of Coliumo (Dichato, Chile). *J. Sea Res.* 44: 209-220.

- Orejas, C., S. Rossi, Á. Peralba, E. García, J.M. Gili & H. Lippert. 2013. Feeding ecology and trophic impact of the hydroid *Obelia dichotoma* in the Kongsfjorden (Spitsbergen, Arctic). *Polar Biol.* 36: 61-72.
- Ornelas-Gatdula, E., Y. Camacho-García, M. Schrödl, V. Padula, Y. Hooker, T.M. Gosliner & Á. Valdés. 2012. Molecular systematics of the “*Navanax aenigmaticus*” species complex (Mollusca, Opisthobranchia): Coming full circle. *Zool. Scr.* 41: 374-385.
- Paul, V.J. & S.C. Pennings. 1991. Diet derived chemical defenses in the sea hare *Stylocheilus longicauda* (Quoy et Gaimard 1824). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 151: 227-243.
- Pennings, S.C., M.T. Nadeau & V.J. Paul. 1993. Selectivity and growth of the generalist herbivore *Dolabella auricularia* feeding upon complementary resources. *Ecology* 74(3): 879-890.
- Prado, P. & K.L. Heck Jr. 2011. Seagrass selection by omnivorous and herbivorous consumers: determining factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 429: 45-55.
- Puce, S., G. Bavestrello, C.G. Di Camillo & F. Boero. 2007. Symbiotic relationships between hydroids and bryozoans. *Symbiosis* 44: 137-143.
- Quesada-Alpízar, M.A. & J. Cortés. 2006. Los ecosistemas marinos del Pacífico sur de Costa Rica: estado del conocimiento y perspectivas del manejo. *Rev. Biol. Trop.* 54 (Supl. 1): 101-145.
- Rogers, C.N., R. de Nys & P.D. Steinberg. 2003. Ecology of the sea hare *Aplysia parvula* (Opisthobranchia) in New South Wales, Australia. *Molluscan Res.* 23: 185-198.
- Rudman, W.B. 2002. *Favorinus auritululus* Marcus, 1955. Sea slug forum. Australian Museum, Sydney. Disponible en: <http://www.seaslugforum.net/find/favoauri>

- Sanvicente-Añorve, L., M. Hermoso-Salazar, J. Ortigosa, V. Solís-Weiss & E. Lemus-Santana. 2012. Opisthobranch assemblages from a coral reef system: the role of habitat type and food availability. *Bull. Mar. Sci.* 88: 1061-1074.
- Schmidt, A.L. & R.E. Scheibling. 2007. Effects of native and invasive macroalgal canopies on composition and abundance of mobile benthic macrofauna and turf-forming algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 341: 110-130.
- Schmitt, V. & H. Wägele. 2011. Behavioral adaptations in relation to long-term retention of endosymbiotic chloroplasts in the sea slug *Elysia timida* (Opisthobranchia, Sacoglossa). *Thalassas* 27: 225-238.
- Schrödl, M., K.M. Jörger, A. Klussmann-Kolb & N.G. Wilson. 2011. Bye bye “Opisthobranchia”! A review on the contribution of mesopsammic sea slugs to euthyneuran systematics. *Thalassas* 27: 101-112.
- Sibaja-Cordero, J.A. & J.A. Vargas-Zamora. 2006. Zonación vertical de epifauna y algas en litorales rocosos del Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 54 (Supl. 1): 49-67.
- Sibaja-Cordero, J.A. & J. Cortés. 2008. Vertical zonation of rocky intertidal organisms in a seasonal upwelling area (Eastern Tropical Pacific). *Rev. Biol. Trop.* 56 (Supl. 4): 91-104.
- Steneck, R.S. & M.N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69: 476-498.
- Taylor, W.R. 1945. Pacific marine algae of the Allan Hancock expeditions to the Galapagos Islands. *Allan Hancock Pac. Exped.* 12: 1-528.
- Trowbridge, C.D. 1991. Diet specialization limits herbivorous sea slug's capacity to switch among food species. *Ecology* 72: 1880-1888.

- Trowbridge, C.D. 1992. Phenology and demography of a marine specialist herbivore: *Placida dendritica* (Gastropoda: Opisthobranchia) on the central coast of Oregon. *Mar. Biol.* 114: 443-452.
- Trowbridge, C.D. 1993. Feeding ecology of the Ascoglossan opisthobranch *Aplysiopsis enteromorphae* (Cockerell & Eliot): Patterns of distribution and impact on tidepool-dwelling green algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 169: 233-257.
- Trowbridge, C.D. & C.D. Todd. 2001. Host-plant change in marine specialist herbivores: Ascoglossan sea slugs on introduced macroalgae. *Ecol. Monogr.* 71: 219-243.
- Trueblood, D.D., E.D. Gallagher & D.M. Gould. 1994. Three stages of seasonal succession on the Savin Hill Cove mudflat, Boston Harbor. *Limnol. Oceanogr.* 39: 1440-1454.
- Valdés, A. 2001. Deep-sea cryptobranch dorid nudibranchs (Mollusca, Opisthobranchia) from the Tropical West Pacific, with descriptions of two new genera and eighteen new species. *Malacologia* 43: 237-311.
- Valdés, A. & Y. Camacho-García. 2000. A new species of *Cyerce* Bergh, 1871 (Mollusca, Sacoglossa, Polybranchiidae) from the Pacific coast of Costa Rica. *Bull. Mar. Sci.* 66: 445-456.
- Valdés, A. & Y. Camacho-García. 2004. "Cephalaspidean" heterobranchs (Gastropoda) from the Pacific coast of Costa Rica. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 55: 459-497.
- Valdés, A., T.M. Gosliner & M.T. Ghiselin. 2010. Opisthobranchs, p. 148-172. *In* J.L. Leonard & A. Córdoba-Aguilar (eds.). *The Evolution of Primary Sexual Characters in Animals*. Oxford Univ. Press, New York, EEUU.
- Velimirov, B., J.G. Field, C.L. Griffiths & P. Zoutendyk. 1977. The ecology of kelp bed communities in the Benguela upwelling system: Analysis of biomass and spatial distribution. *Helgol. wiss. Meeres.* 30: 495-518.

- Wägele, H. 2004. Potential key characters in Opisthobranchia (Gastropoda, Mollusca) enhancing adaptive radiation. *Org. Divers. Evol.* 4: 175-188.
- Wägele, H. & G. Johnsen. 2001. Observations on the histology and photosynthetic performance of “solar-powered” opisthobranchs (Mollusca, Gastropoda, Opisthobranchia) containing symbiotic chloroplasts or zooxanthellae. *Org. Divers. Evol.* 1: 193-210.
- Wägele, H., A. Klussmann-Kolb, E. Verbeek & M. Schrödl. 2014. Flashback and foreshadowing—a review of the taxon Opisthobranchia. *Org. Divers. Evol.* 14:133-149.
- Willams, G.C. & T.M. Gosliner. 1973. A new species of Anaspidean opisthobranch from the Gulf of California (Mollusca: Gastropoda). *Veliger* 16: 216-232.
- Wysor, B. 2004. An annotated list of marine Chlorophyta from the Pacific coast of the Republic of Panama with a comparison to Caribbean Panama species. *Nova Hedwigia* 78: 209-241.

Apéndice I

Proyectos de investigación que contribuyeron a la toma de datos para el presente trabajo. CIEMIC=Centro de Investigaciones en Estructuras Microscópicas, CIMAR= Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología, UCR=Universidad de Costa Rica.

Nombre proyecto y código	Unidad Académica	Fechas de recolecta de datos	Investigador principal
“Biodiversidad, taxonomía y sistemática de moluscos opistobranquios en las costas del Pacífico y Caribe de Costa Rica” N° 810-B1-136	CIEMIC, UCR	junio 2011- octubre 2014	Yolanda E. Camacho García
“Filogenia molecular de la familia Aglajidae (Pilsbry, H.A. 1895) inferida a partir de ADN mitocondrial y nuclear” N° 808-B2-504	CIMAR, UCR	enero 2013 octubre de 2014	Yolanda E. Camacho García
“Programa de monitoreo en los ecosistemas arrecifales y comunidades coralinas de las Áreas de Conservación Tempisque (ACT) y Osa (ACOSA)” N° 808-B3-503	CIMAR, UCR	enero 2013- agosto 2014	Juan José Alvarado Barrientos
“Catálogo fotográfico de las macroalgas marinas del Pacífico de Costa Rica” N° 808-B4-717	CIMAR, UCR	enero 2013- octubre 2014	Cindy Fernández García
“Ecología de las playas de arena e intermareales rocosos de Costa Rica” N° 808-B4-117	CIMAR, UCR	mayo 2014	Jeffrey Sibaja Cordero

Apéndice II

Especies de algas recolectadas y sus respectivos códigos de vinculación a la colección de Ficología del Herbario de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica (USJ).

División Alga	Sustrato	Código Colección Ficología
Chlorophyta	<i>Caulerpa sertularioides</i>	CFCR-1036
	<i>Caulerpa sertularioides</i>	CFCR-1497
	<i>Chlorodesmis caespitosa</i>	CFCR-1503
	<i>Cladophora</i> sp.	CFCR-1508
	<i>Codium isabellae</i>	CFCR-1380
	<i>Halimeda discoidea</i>	CFCR-1109
	<i>Halimeda discoidea</i>	CFCR-1132
	<i>Halimeda discoidea</i>	CFCR-1136
	<i>Halimeda discoidea</i>	CFCR-1268
	<i>Halimeda discoidea</i>	CFCR-1423
	<i>Halimeda discoidea</i>	CFCR-1470
	<i>Halimeda discoidea</i>	CFCR-1498
	<i>Halimeda discoidea</i>	CFCR-1499
	<i>Halimeda discoidea</i>	CFCR-1500
	<i>Monostroma ecuadoreanum</i>	CFCR-1085
	<i>Ulva lactuca</i>	CFCR-1094
	<i>Ulva lactuca</i>	CFCR-1096
	<i>Ulva lactuca</i>	CFCR-1105
Cianobacteria	Cianobacteria indet.	CFCR-1128
	Cianobacteria indet.	CFCR-1250
Ochrophyta	<i>Padina caulescens</i>	CFCR-1093
	<i>Padina caulescens</i>	CFCR-1472
	<i>Padina caulescens</i>	CFCR-1480
	<i>Padina caulescens</i>	CFCR-1482
	<i>Padina conrescens</i>	CFCR-1108
	<i>Padina conrescens</i>	CFCR-1129
	<i>Padina conrescens</i>	CFCR-1391
	<i>Padina conrescens</i>	CFCR-1421
	<i>Padina conrescens</i>	CFCR-1430
	<i>Padina conrescens</i>	CFCR-1466
	<i>Padina conrescens</i>	CFCR-1481
<i>Padina conrescens</i>	CFCR-1483	

División Alga	Sustrato	Código Colección Ficología
	<i>Padina durvillei</i>	CFCR-1097
	<i>Padina durvillei</i>	CFCR-1464
	<i>Padina mexicana</i>	CFCR-1484
	<i>Sargassum howellii</i>	CFCR-1493
	<i>Sargassum pacificum</i>	CFCR-1098
	<i>Sargassum pacificum</i>	CFCR-1099
	<i>Sargassum pacificum</i>	CFCR-1393
	<i>Sargassum pacificum</i>	CFCR-1494
	<i>Sargassum cf pacificum</i>	CFCR-1092
Rhodophyta	<i>Amphiroa complejo E</i>	CFCR-1504
	<i>Asparagopsis taxiformis</i>	CFCR-1478
	<i>Galaxaura rugosa</i>	CFCR-1505
	<i>Gelidiopsis intricata</i>	CFCR-1501
	<i>Polysiphonia sp.</i>	CFCR-1506
	<i>Spyridia filamentosa</i>	CFCR-1507

Apéndice III

Fórmula para calcular la probabilidad hipergeométrica (Gallagher 1999).

$$H_{ik|m} = 1 - \frac{\binom{Total_i - x_{ik}}{m}}{\binom{Total_i}{m}} = 1 - \left[\frac{\frac{(Total_i - x_a)!}{m! (TOTAL_i - x_{ik} - m)!}}{\frac{Total_i!}{m! (TOTAL_i - m)!}} \right]$$

donde; $Total_i$ = muestra total.

x_{ik} = la abundancia de la especie k en una muestra i .

$m = NESSM$ = número de especímenes seleccionados al azar.

! = factorial

Anexo I: Catálogo de las especies

Filo Mollusca Linnaeus, 1758

Clase Gastropoda Cuvier, 1795

Subclase Heterobranchia Gray, 1840

Familia Aplysiidae Lamarck, 1809

Género *Aplysia* Linnaeus, 1767

Aplysia parvula Mörch, 1863

Fig. 10a

Sinonimias: *Aplysia allochroa* Bergh, 1908; *Aplysia anguilla* Sowerby G.B. II, 1869; *Aplysia atromarginata* Bergh, 1905; *Aplysia australiana* Clessin, 1899; *Aplysia concava* G.B. Sowerby I, 1833; *Aplysia intermedia* Farran, 1905; *Aplysia japonica* Sowerby G.B. II, 1869; *Aplysia lobata* Bergh, 1908; *Aplysia norfolkensis* G.B. Sowerby II, 1869; *Aplysiopsis juanina* Bergh, 1898; *Syphonota elongata* Pease, 1860.

Características: Con rinóforos bien diferenciados y tentáculos orales de mayor tamaño a cada lado de la boca. El borde de los parapodios presenta una línea negra. Bajo estos está la concha subovalada de naturaleza frágil. La coloración es muy variable, va desde tonos rojizos hasta verde oscuro, con patrones de manchas blancas-amarillas distribuidas en todo el cuerpo.

Historia natural: En el Pacífico costarricense se encuentra asociada a distintas algas, desde la zona intermareal hasta 10m de profundidad. Es más común en las algas rojas *Asparagopsis taxiformis* (Delile) Trevisan de Saint-Léon 1845 (Fig. 10b, c, d), y *Galaxaura rugosa* (J.Ellis & Solander) J.V.Lamouroux 1816 (Fig. 10e, f). Asimismo, en *Ulva lactuca* Linnaeus, 1753, *Halimeda discoidea* Decaisne 1842, y en menor cantidad en un alga del género *Padina*. Anteriormente, para el PTO, se había reportado en algas del género *Chaetomorpha* (Camacho-García *et al.* 2005) Los adultos se congregan para formar cadenas de reproducción. Al ser irritada, expulsa tinta púrpura al medio como una respuesta defensiva ante el peligro.

Distribución: Se encontró en las regiones norte y central del Pacífico costarricense. Es cosmopolita, distribuida desde los trópicos hasta aguas templadas.

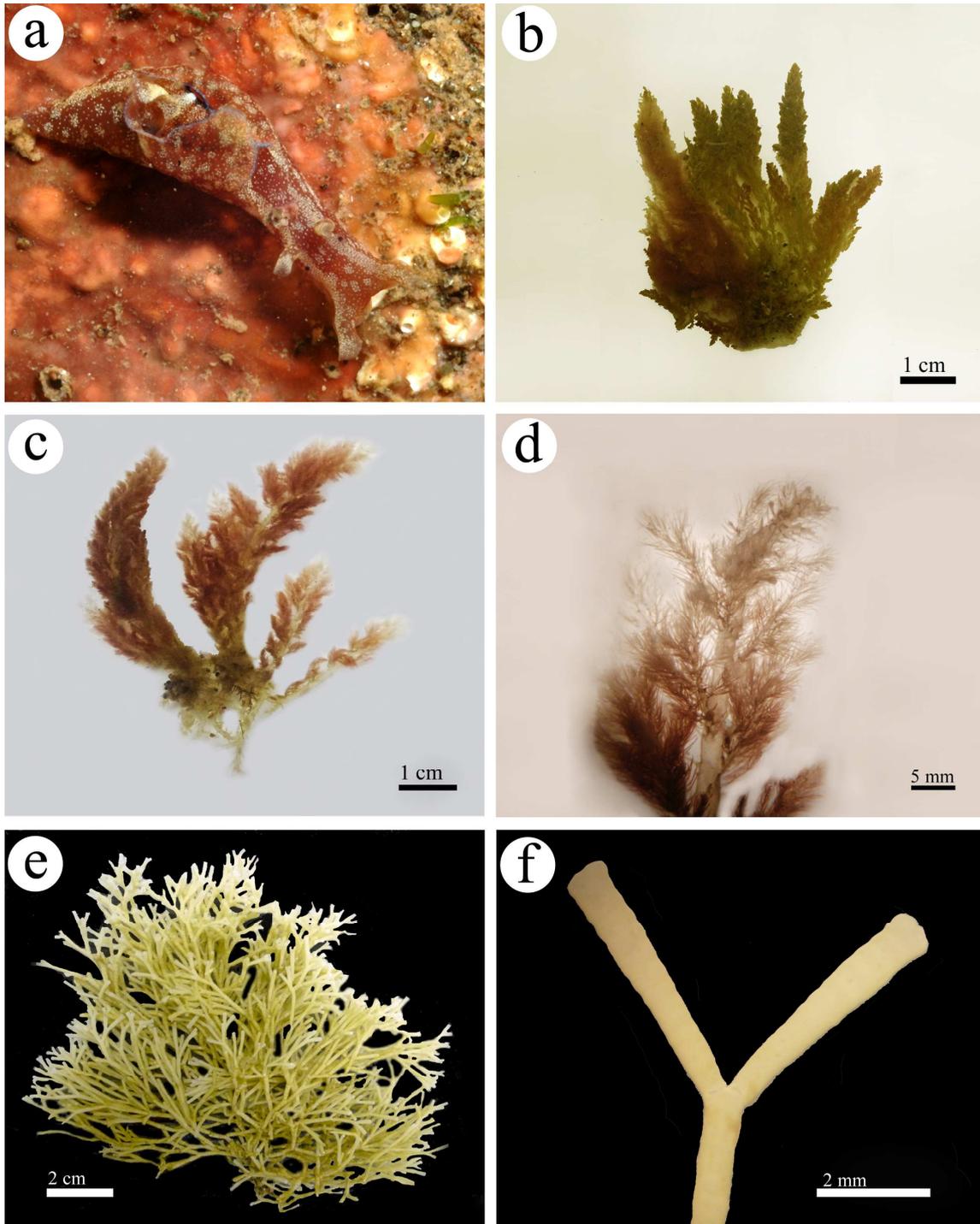


Figura 10. *Aplysia parvula* y algas a las que se asocia. **a.** Especimen *A. parvula* vista dorsal; **b.** Talo de *Asparagopsis taxiformis*, fase de gametófito; **c, d.** Detalle de las frondas de *A. taxiformis*; **e.** Talo de *Galaxaura rugosa*; **f.** Detalle de la ramificación de *G. rugosa*.

Género *Dolabrifera* Gray, 1847
Dolabrifera dolabrifera (Rang, 1828)

Fig. 11a

Sinonimias: *Aplysia ascifera* Rang, 1828; *Aplysia dolabrifera* Rang, 1828; *Aplysia oahouensis* Souleyet, 1852; *Dolabrifera ascifera* (Rang, 1828); *Dolabrifera cuvieri* H. Adams & A. Adams, 1854; *Dolabrifera maillardi* Deshayes, 1863; *Dolabrifera nicaraguana* Pilsbry, 1896; *Dolabrifera olivacea* Pease, 1860; *Dolabrifera sowerbyi* G.B. Sowerby II, 1868; *Dolabrifera swiftii* Pilsbry, 1896; *Dolabrifera virens* A.E. Verrill, 1901.

Características: Los rinóforos y los tentáculos orales son pequeños. El cuerpo es aplanado y con el extremo posterior redondeado y más ancho que en la parte anterior. Los parapodios se encuentran juntos, a excepción de las dos aperturas sifonales, la inhalante y la exhalante, ubicadas sobre el dorso. Presenta una cocha frágil. El cuerpo está cubierto de numerosas protuberancias de distinto tamaño y color. Su color en general puede variar desde el verde oliva hasta el marrón-rojizo.

Historia natural: Se encuentra sobre distintos sustratos algales de la zona intermareal en el Pacífico costarricense, es más común sobre tapetes algales (Fig. 11b), sobre *Padina caulescens* Thivy in W.R. Taylor 1945 (Fig. 11c-f), y sobre *Halimeda discoidea*. Como mecanismo de defensa, el animal expela una sustancia blanquecina tóxica.

Distribución: En el Pacífico norte y sur de Costa Rica en este estudio. A nivel mundial su distribución es circumtropical.

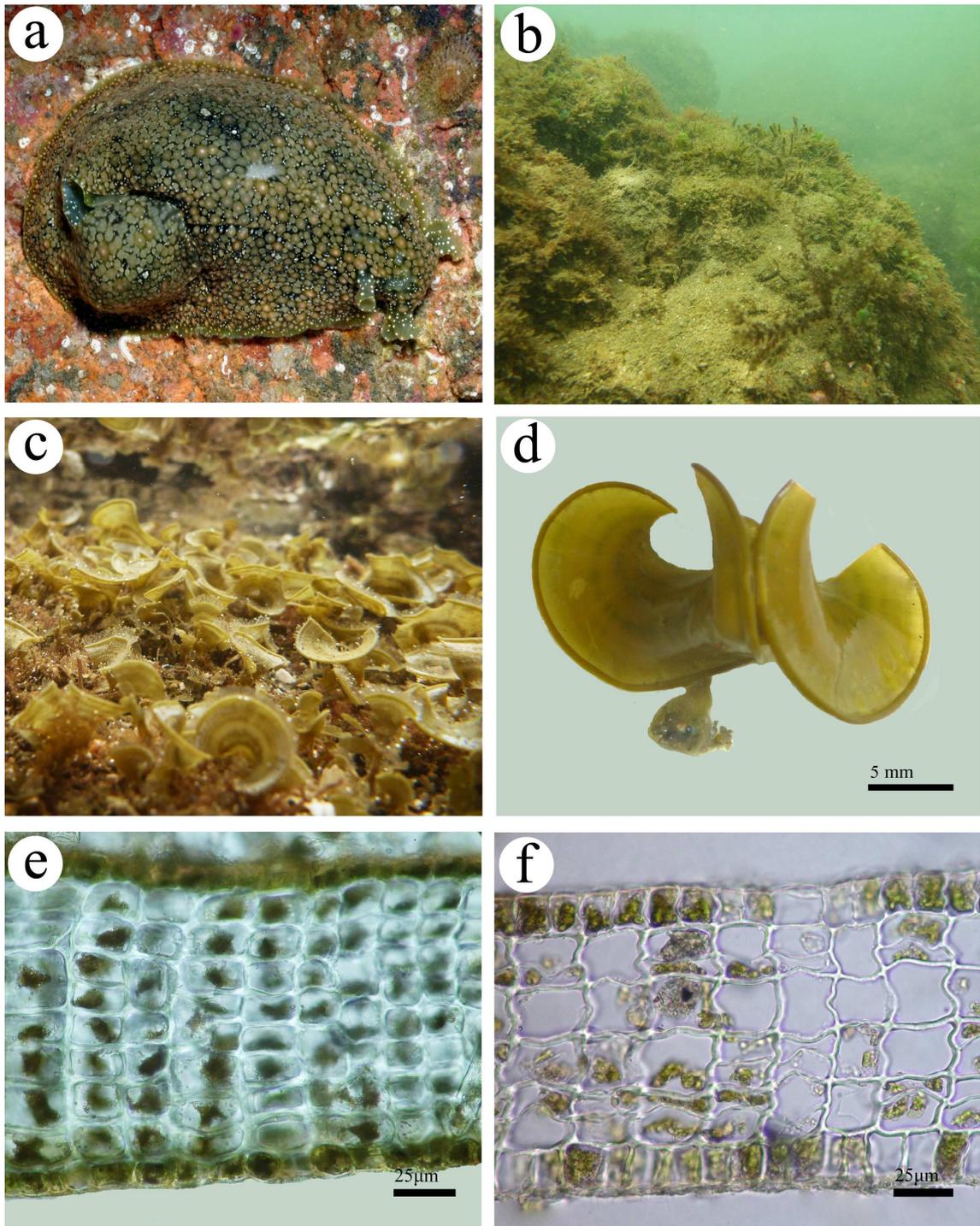


Figura 11. *Dolabrifera dolabrifera* y sustratos algales a los que se asocia. **a.** Vista dorsal; **b.** Tapetes algales; **c.** *Padina caulescens* in situ; **d.** Detalle del talo; **e.** Corte transversal mostrando las células medulares y corticales de la base del talo; **f.** Corte transversal mostrando las células medulares y corticales del ápice del talo.

Género *Dolabella* Lamarck, 1801
Dolabella auricularia (Lightfoot, 1786)

Fig. 12a

Sinonimias: *Aplysia ecaudata* Rang, 1828; *Aplysia gigas* Rang, 1828; *Aplysia teremidi* Rang, 1828; *Aplysia truncata* Rang, 1828; *Dolabella ecaudata* (Rang, 1828); *Dolabella gigas* (Rang, 1828); *Dolabella rumphii* Blainville, 1819; *Dolabella scapula* (Martyn, 1786); *Patella scapula* Martyn, 1786.

Características: Con tentáculos orales y rinóforos pequeños. El extremo posterior del cuerpo es un escudo amplio y aplanado, de aspecto truncado y con forma de cuña. El sifón exhalante se ubica en esta porción del cuerpo, mientras que el inhalante entre los parapodios que se mantienen unidos. Posee una concha bien calcificada. Presenta tubérculos o protuberancias intrincadas sobre la superficie del cuerpo. Su color va desde el marrón oscuro hasta los tonos verduzcos.

Historia natural: Se encuentra asociada a zonas con alta densidad del alga parda *Padina durvillei* Bory Saint-Vincent 1827 (Fig. 12c-f), en el submareal a 6m de profundidad. Se ha reportado como un herbívoro generalista, con preferencia hacia algas pardas y rojas. Al igual que algunas especies de la familia Aplysiidae, es capaz de liberar tinta púrpura rojiza en respuesta al ataque de depredadores. Se camufla eficientemente con el medio, debido a su coloración críptica y a la textura de su cuerpo.

Distribución: En el Pacífico norte de Costa Rica. Está ampliamente distribuida en el Indo-Pacífico, Hawaii y en el Pacífico Tropical Oriental.

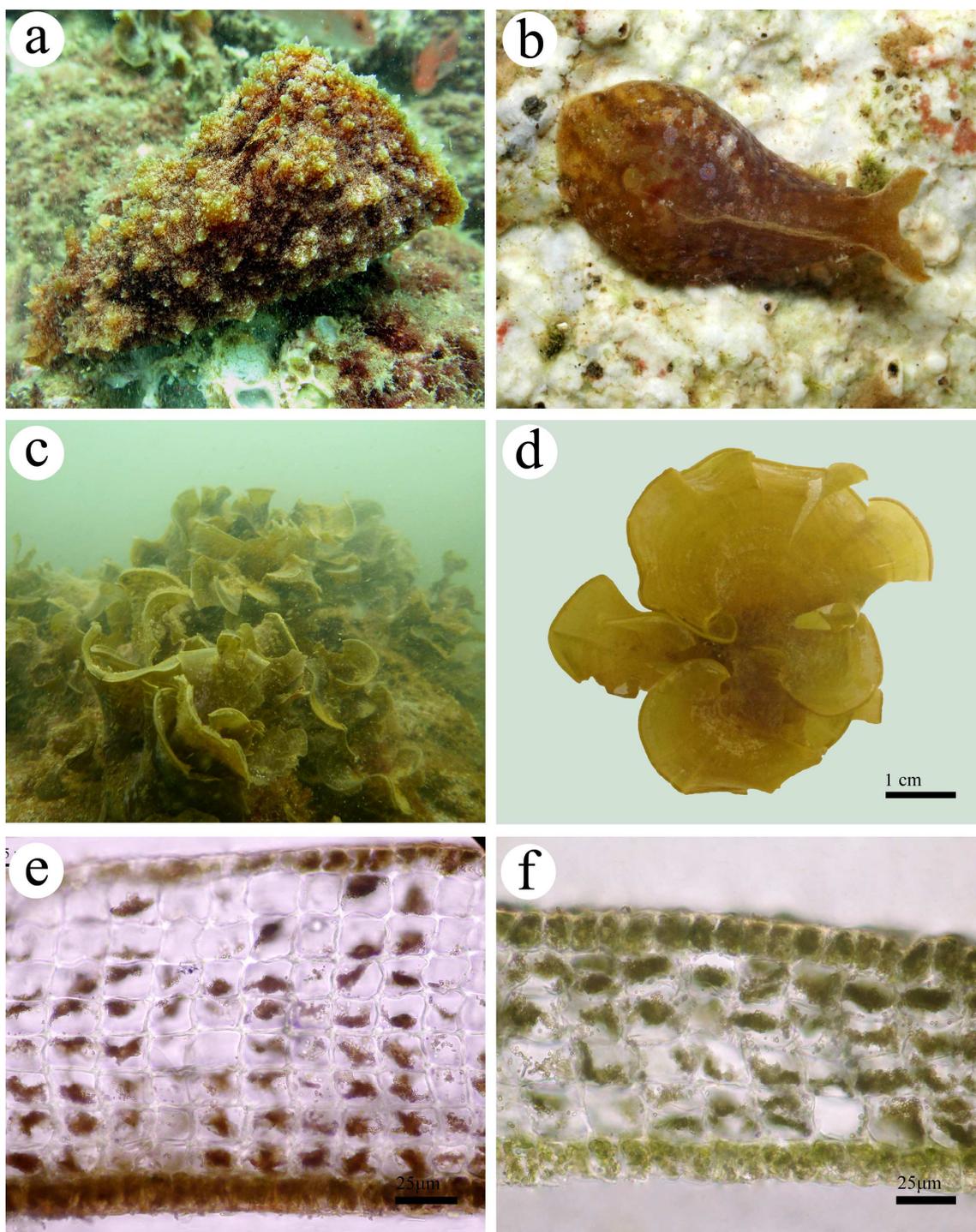


Figura 12. Opistobranquios asociados al alga *Padina durvillei*. **a.** *Dolabella auricularia*, vista dorsal; **b.** *Phyllaplysia padinae*, vista dorsal; **c.** *P. durvillei* hábito *in situ*; **d.** Detalle del talo; **e.** Corte transversal mostrando las células medulares y corticales de la base del talo; **f.** Corte transversal mostrando las células medulares y corticales del ápice del talo.

Género *Phyllaplysia* P. Fischer, 1872

Phyllaplysia padinae Williams & Gosliner, 1973

Figs. 12b, 13a, 14a

Características: El cuerpo al estar en reposo presenta una forma elíptica, la cual cambia al estar el animal activo. Los rinóforos son cortos y se posicionan sobre los ojos. Los tentáculos orales son gruesos y cortos. Posee dos aperturas sifonales y una concha pequeña bajos los parapodios fusionados. Presenta papilas blancas en forma de estrellas sobre el dorso. Es café rojizo e incluso verde oliva, con o sin manchas blancas. Algunos individuos presentaron manchas rosadas sobre el dorso.

Historia natural: Esta especie es común y se encuentra desde los 0 hasta 12m de profundidad sobre diferentes sustratos. Es más común en las algas pardas *Padina concrescens* Thivy in W.R. Taylor 1945 (Fig. 13b-f), *Padina mexicana* E.Y. Dawson 1944 (Fig. 15), *P. durvillei* (Fig. 12c-f), *P. caulescens* (Fig. 11c-f), y *Sargassum pacificum* Bory de Saint-Vincent 1828 (Fig. 14b-d). Además sobre el alga verde *Halimeda discoidea* pero en menor cantidad. Para la zona del Golfo de California se ha reportado sobre el pasto marino del género *Zoostera* (Williams & Gosliner 1973).

Distribución: En este estudio se encontró en todas las regiones del Pacífico de Costa Rica, a excepción de la Isla del Coco. Se ha reportado desde el Golfo de California hasta Costa Rica y en las Islas Galápagos.

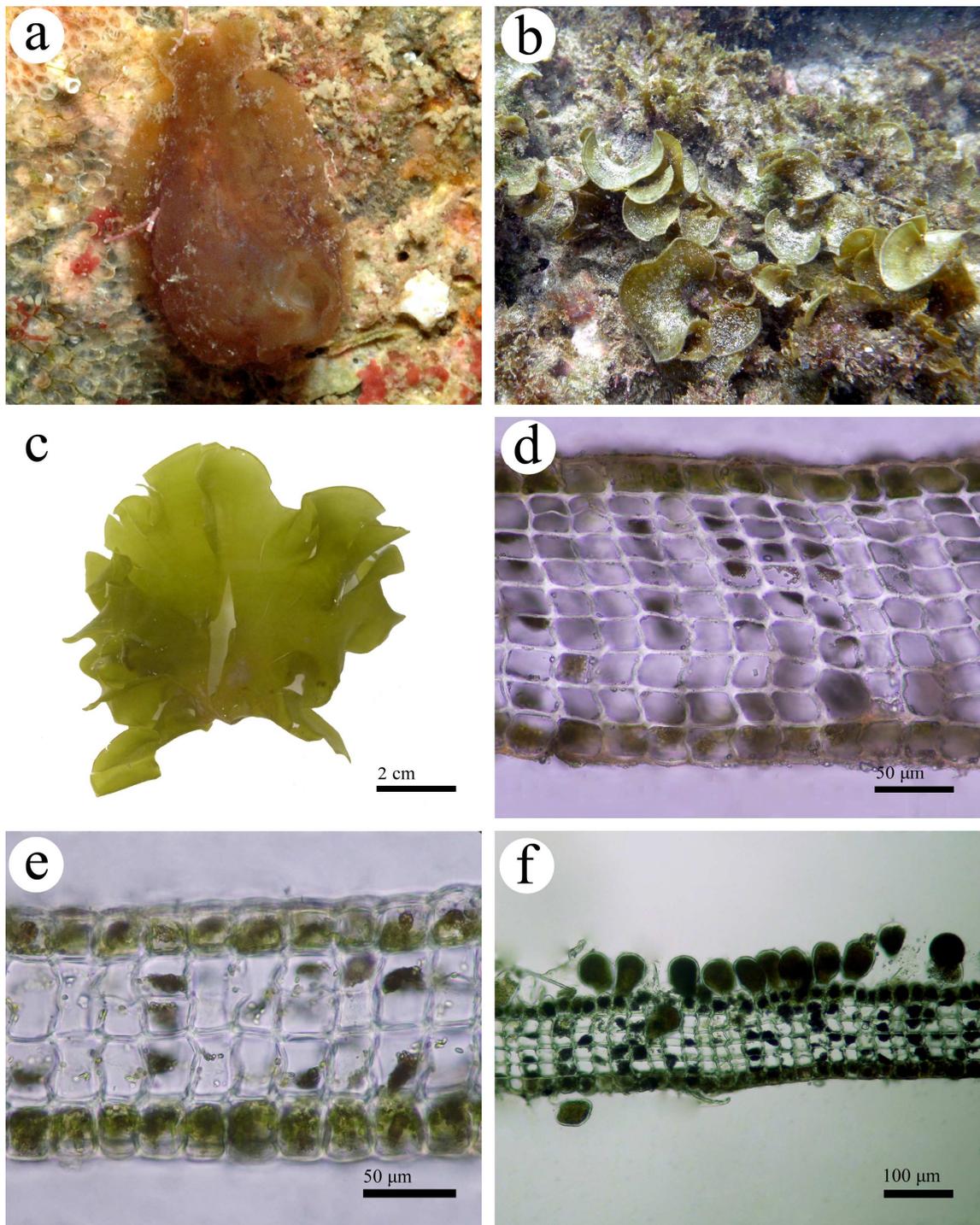


Figura 13. *Phyllaplysia padinae* asociada al alga *Padina concrescens*. **a.** Especímen *P. padinae* vista dorsal; **b.** *Padina concrescens* *in situ*; **c.** Detalle del talo; **d.** Corte transversal mostrando las células medulares y corticales de la base del talo; **e.** Corte transversal mostrando las células medulares y corticales del ápice del talo; **f.** Corte transversal de la lámina con esporangios.

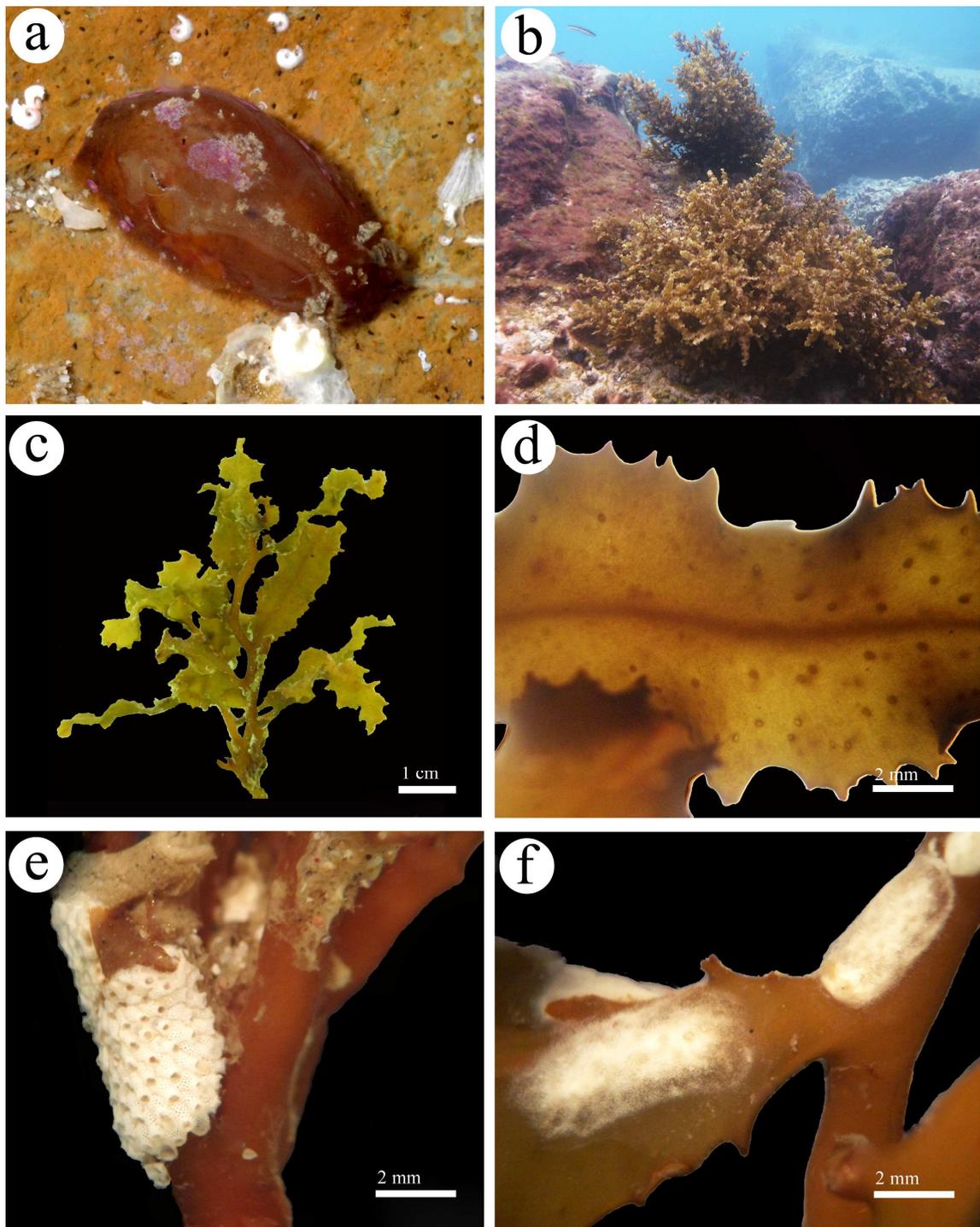


Figura 14. *Phyllaplysia padinae* asociada a *Sargassum pacificum*. **a.** Espécimen de *P. padinae*, vista dorsal; **b.** *Sargassum pacificum* *in situ*; **c.** Detalle del talo; **d.** Detalle de la lámina: vena central y criptostomas; **e.** Epibiontes de *S. pacificum*: briozoos sobre el eje central; **f.** Esponjas sobre los ejes laterales y las láminas.

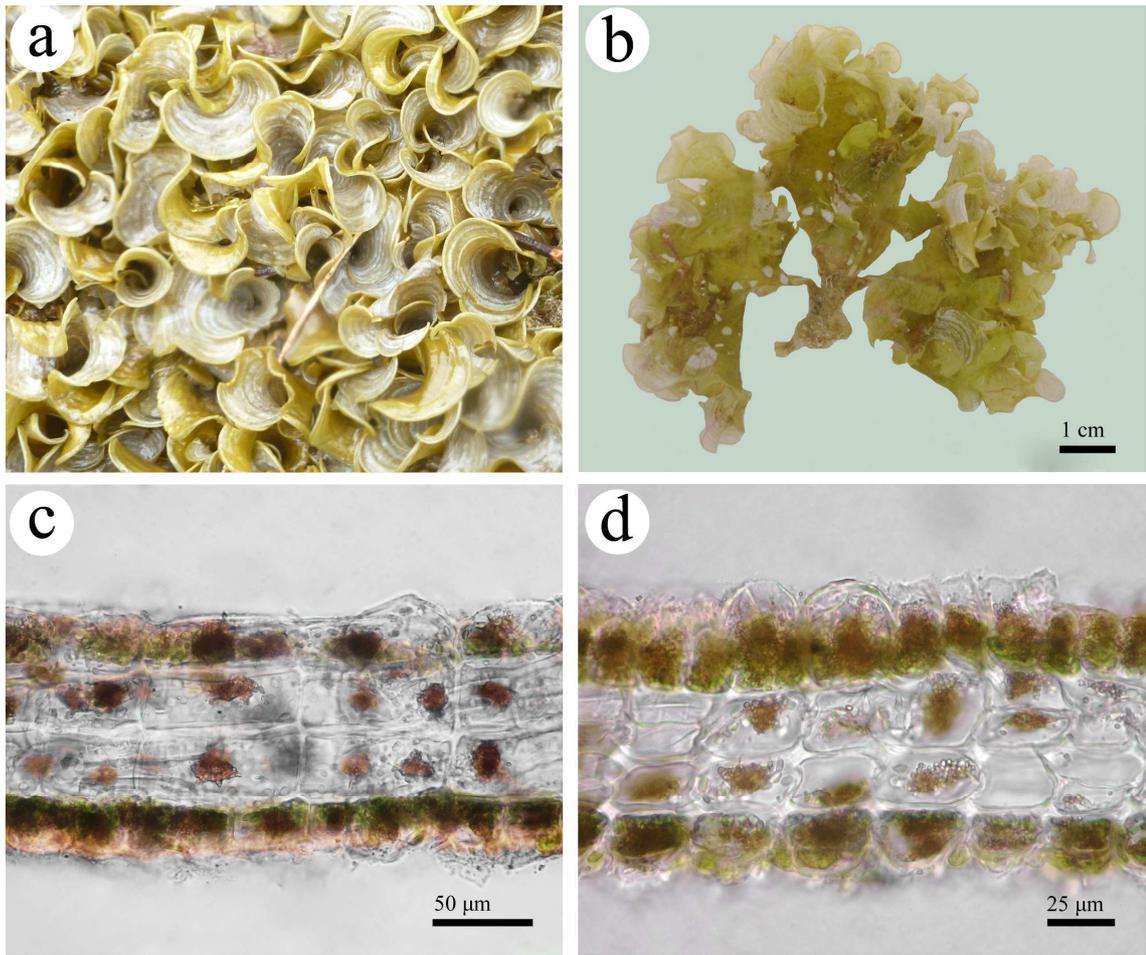


Figura 15. *Padina mexicana*. **a.** Hábito *in situ*; **b.** Detalle del talo; **c.** Corte transversal mostrando las células medulares basales; **d.** Corte transversal mostrando las células medulares marginales.

Género *Stylocheilus* Gould, 1852

Stylocheilus striatus (Quoy & Gaimard, 1832)

Figs. 16a, 17a

Sinonimias: *Aplysia striata* Quoy & Gaimard, 1832; *Notarchus polyomma* Mörch, 1863; *Stylocheilus lineolatus* Gould, 1852.

Características: Los rinóforos y los tentáculos orales son largos y están bien diferenciados. El cuerpo está cubierto por numerosas papilas alargadas. Presenta líneas longitudinales marrón oscuro y ocelos azules. La concha está ausente en los adultos a diferencia de los juveniles. La coloración varía entre rojo hasta verde claro.

Historia natural: Sobre numerosos sustratos algales, desde la zona intermareal hasta 10m de profundidad. En las clorófitas *Codium isabelae* W.R.Taylor 1945, *Halimeda discoidea* y *Cladophora* sp. En las algas rojas *Spyridia filamentosa* (Wulfen) Harvey in Hooker 1833 (Fig. 17b-d), *Polysiphonia* sp. (Fig. 17e, f), *Amphiroa* sp. (complejo E) (Fig. 16b, c) y *Galaxaura rugosa*. En las ocrófitas *Padina* sp., *P. caulescens*, *P. conrescens*, *P. mexicana*, y *Sargassum pacificum*. Finalmente en la cianobacterias filamentosas (Fig. 18b-d). Su dieta se basa en cianobacterias y se ha documentado migraciones nocturnas hacia zonas con altas densidades de estas algas. Suele formar agregaciones con fines reproductivos. Es capaz de liberar tinta púrpura como defensa.

Distribución: En el presente estudio esta especie se encontró en todas las regiones del Pacífico costarricense. A nivel mundial su distribución es Circumtropical.

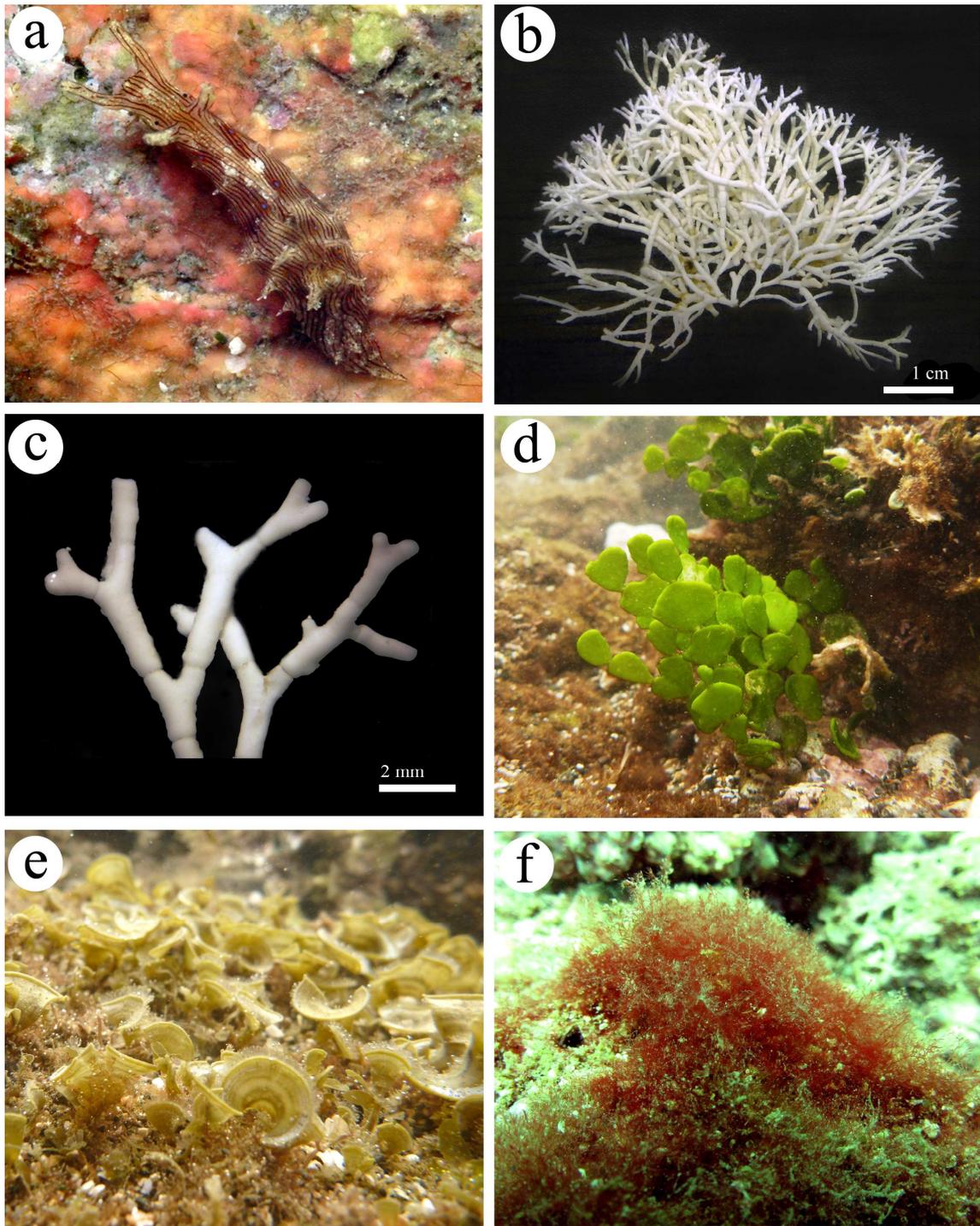


Figura 16. *Stylocheilus striatus* y ejemplos de la variedad de sustratos a los que se asocia. **a.** Espécimen *S. striatus*, vista dorsal; **b.** *Amphiroa* sp. complejo E; **c.** Detalle del talo de *Amphiroa* sp. complejo E; **d.** *Halimeda discoidea* (Chlorophyta); **e.** *Padina* sp. (Ochrophyta); **f.** Rhodophyta filamentosa.

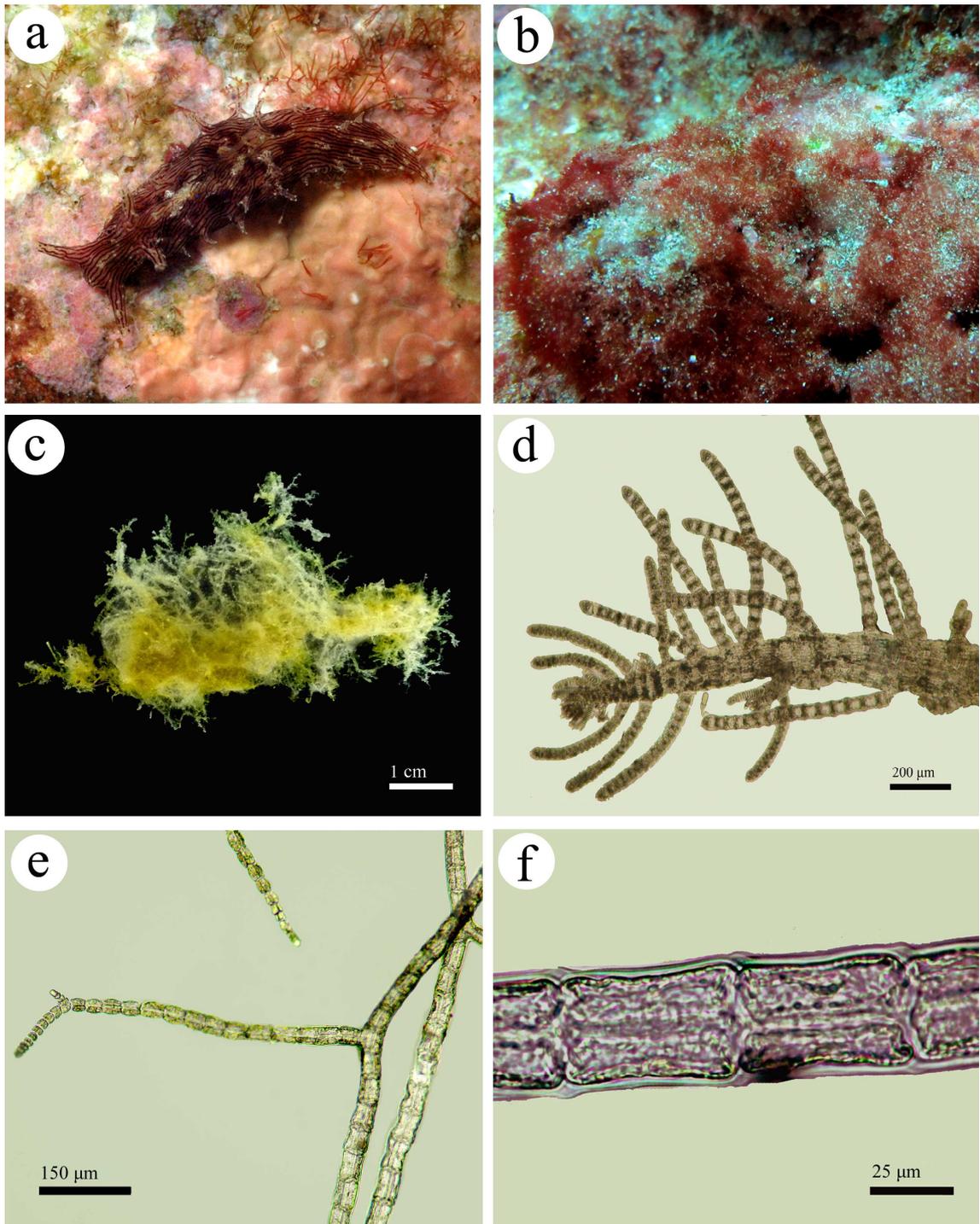


Figura 17. *Stylocheilus striatus* y algas a las que se asocia. **a.** Especimen *S. striatus*, vista dorsal; **b.** *Spyridia filamentosa* in situ; **c, d.** Detalle del talo de *S. filamentosa*; **e.** *Polysiphonia* sp.; **f.** Detalle del talo de *Polysiphonia* sp.

Familia Haminoeidae Pilsbry, 1895

Género *Haminoea* Turton & Kingston in Carrington, 1830

Haminoea sp.

Fig. 11a

Características: Concha externa, ovalada, delgada y translúcida. Escudo cefálico amplio con un par de ojos oscuros bien desarrollados. El pie del animal es ancho y sus bordes anteriores sobresalen por debajo del escudo cefálico. Es capaz de retraer su cuerpo dentro de la concha. El cuerpo es amarillo pálido con manchas oscuras distribuidas en todo su cuerpo, además presenta puntos anaranjados sobre el dorso.

Historia natural: Se encuentra en la zona intermareal hasta los 6m de profundidad, en Cianobacterias filamentosas (Fig. 18c, d), y en el alga *Padina durvillei* (Fig. 12c-f). Al igual que otras especies del género *Haminoea*, esta podría alimentarse de cianobacterias.

Distribución: En el Pacífico central y sur de Costa Rica.

Familia Caliphyllidae Tiberi, 1881

Género *Polybranchia* Pease, 1860

Polybranchia viridis (Deshayes, 1857)

Fig. 18f

Sinonimias: *Hermaea viridis* Deshayes, 1857

Características: Cuerpo cubierto por múltiples ceratas con forma de hoja, las cuales presentan pequeñas papilas sobre su superficie. Dichas papilas cubren incluso los rinóforos, estos últimos son largos y enrollados, y sobresalen del cuerpo. Bajo las ceratas en la línea media del cuerpo se encuentra el pericardio el cual es poco visible. Su coloración es café verdosa y presenta patrones de manchas blancas distribuidas en las ceratas y sobre el cuerpo.

Historia natural: Es frecuente encontrar esta especie sobre tapetes algales densos donde se camufla (Fig. 18e). Se encuentra sobre estos sustratos desde los 0 hasta 6m de

profundidad. Ha sido reportada sobre el alga verde calcárea *Halimeda discoidea*. Al sentirse amenazada puede desprender sus ceratas, los cuales continúan en movimiento, esto para crear una distracción y evadir su amenaza.

Distribución: En el Pacífico costarricense se encuentra en la región norte. Se distribuye además, desde la costa Pacífica de México hasta las Islas Galápagos, el Golfo de México y en el Océano Atlántico norte.

Familia Limapontiidae Gray, 1847

Género *Placida* Trinchese, 1876

Placida sp.

Fig. 19a

Características: Las ceratas cubren el dorso a ambos lados del cuerpo, las mismas son verde-amarillas y se observan las glándulas digestivas como ramificaciones verde oscuro. Rinóforos largos y enrollados, al igual que el resto del cuerpo, presentan un patrón de manchas y líneas verde oscuro.

Historia natural: Se encuentra en la zona intermareal en las pozas de marea, sobre el alga verde *Codium isabelae* (Fig. 19 c-f). Por su tamaño tan reducido y su coloración es difícil de observar.

Distribución: En el Pacífico de Costa Rica, en Playa Avellanas (PN).

Familia Hermaeidae H. Adams & A. Adams, 1854

Género *Hermaea* Lovén, 1844

Hermaea sp.

Fig. 19b

Características: Cuerpo alargado y cabeza diferenciada con rinóforos largos. Las ceratas se distribuyen sobre el dorso en dos líneas, en el medio se observa el pericardio. El extremo posterior del pie se prolonga más allá del cuerpo. Verde-amarillo, con ceratas verde oscuro y con los ápices claros, los rinóforos amarillo claro.

Historia natural: Se encuentra en la zona intermareal sobre el alga verde *Codium isabelae* (Fig. 19c-f). Especie muy críptica debido a su tamaño y coloración.

Distribución: Conocido solo para la Reserva Natural Absoluta Cabo Blanco, en la región del Pacífico norte de Costa Rica.

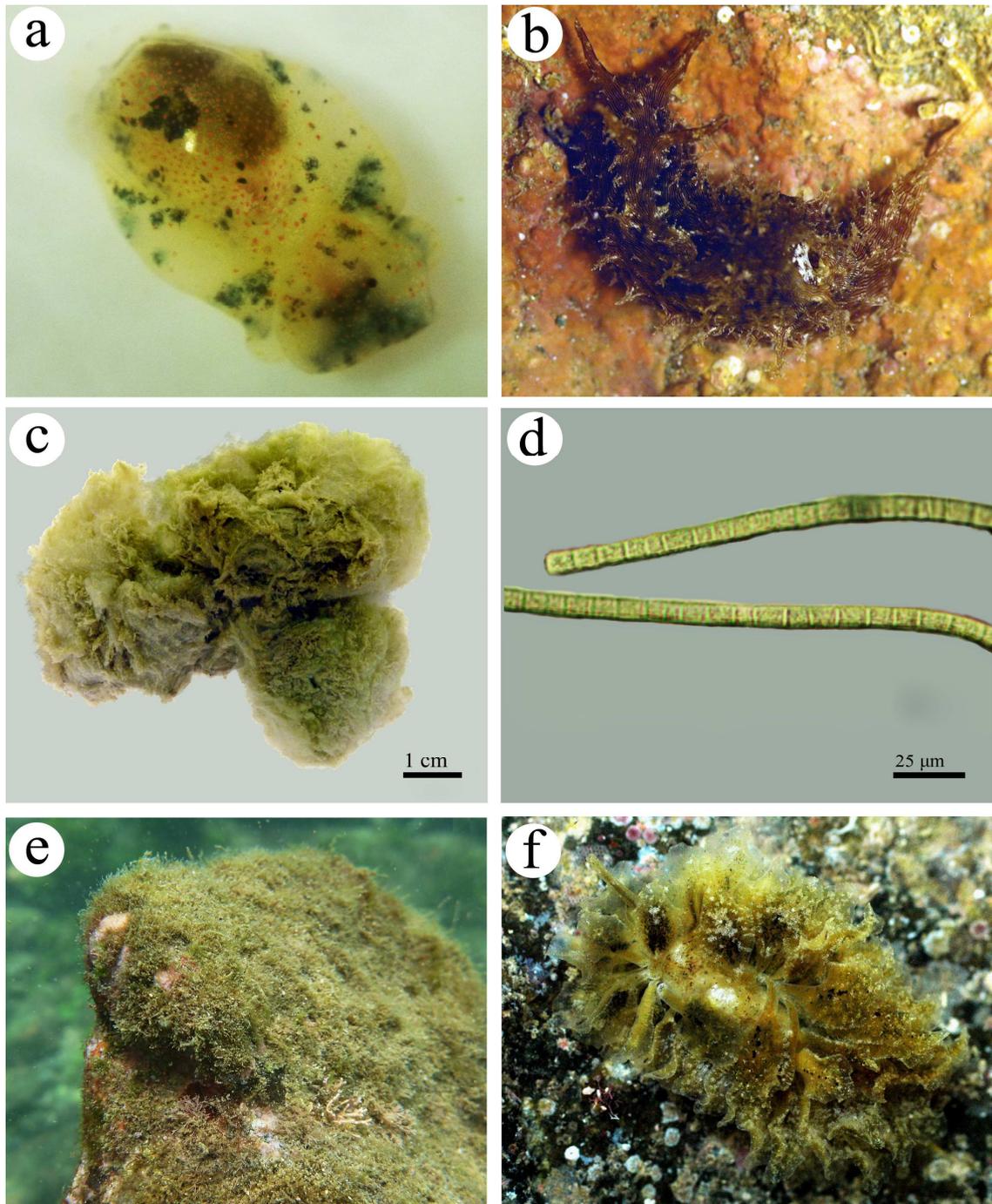


Figura 18. Opisthobranchios asociados a cianobacterias y a tapetes algales. **a.** *Haminoea* sp. vista dorsal, asociado a cianobacterias; **b.** *S. striatus* asociado a cianobacterias; **c.** Cianobacteria indet.; **d.** Detalle de la Cianobacteria; **e.** Tapetes algales; **f.** *Polybranchia viridis* vista dorsal, asociado a tapetes algales.

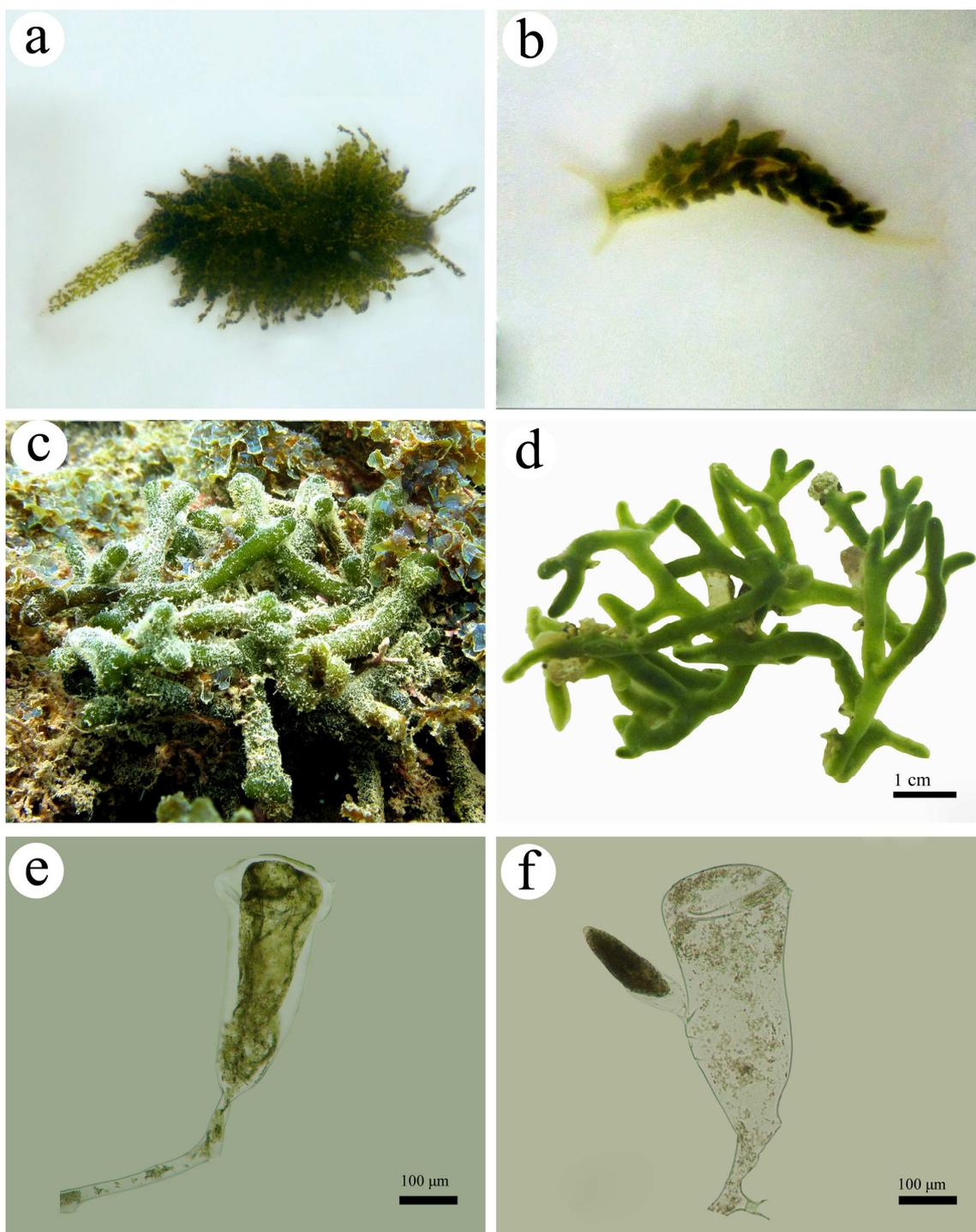


Figura 19. Opistobranquios asociados al alga *Codium isabelae*. **a.** *Placida* sp., vista dorsal; **b.** *Hermaea* sp., vista dorsal; **c.** *Codium isabelae* in situ; **d.** Detalle del talo de *C. isabelae*; **e.** Detalle de un utrículo; **f.** Detalle de un utrículo con gametangio.

Familia Juliidae E. A. Smith, 1885

Género *Berthelinia* Crosse, 1875

Berthelinia chloris (Dall, 1918)

Fig. 20a

Sinonimias: *Berthelinia chloris belvederica* Keen & Smith, 1961; *Scintilla chloris* Dall, 1918.

Características: Con concha bivalva y translúcida. El cuerpo de animal es carnoso de color verde hierba y su pie es más claro. Sus rinóforos son largos y enrollados. Puede presentar algunas líneas oscuras sobre la concha, así como machas blancas en el borde de la concha.

Historia natural: En el submareal hasta 6m de profundidad, sobre el alga verde sifonal *Caulerpa sertularioides* (S.G.Gmelin) M.A.Howe 1905 (Fig. 20d-f).

Distribución: Se encuentra en Bahía Culebra (PN) y la Reserva Biológica Isla del Caño (PS) de Costa Rica. Se distribuye desde Baja California hasta Islas Galápagos.

Familia Oxynoidae Stoliczka, 1868 (1847)

Género *Lobiger* Krohn, 1847

Lobiger souverbii P. Fischer, 1857

Fig. 20b

Sinonimias: *Lobiger picta* Pease, 1868

Características: Cuerpo alargado y con una concha externa, redonda y translúcida. Los rinóforos son largos y enrollados. Presenta cuatro lóbulos parapodiales alargados con el borde crenulado La coloración es verde intensa, con machas blancas sobre el cuerpo y hacia los bordes de los parapodios. Cuenta con líneas azules brillantes en el dorso.

Historia natural: Asociado al alga *Caulerpa sertularioides* (Fig. 20d-f), hasta 6m de profundidad. En respuesta a un ataque es capaz de autotomizar los lóbulos parapodiales para crear distracción, también puede secretar una sustancia lechosa irritante para los depredadores.

Distribución: Común de encontrar en la región sur del Pacífico costarricense, en la Reserva Biológica Isla del Caño. A nivel mundial su distribución es circumtropical.

Género *Oxynoe* Rafinesque, 1814

Oxynoe panamensis Pilsbry & Olsson, 1943

Fig. 20c

Características: Cuerpo largo con una concha externa. Los rinóforos son cortos y gruesos. Presenta tubérculos cónicos de distinto tamaño que cubren el cuerpo. El pie es alargado y tiene una línea media blanca. La coloración es verde limón, con numerosos puntos negros y manchas azules sobre los parapodios. Los rinóforos son blanquecinos en el ápice.

Historia natural: Se encuentra en el submareal hasta 6m sobre el alga *Caulerpa sertularioides* (Fig. 20d-f). La especie secreta una sustancia lechosa en respuesta a los ataques, y es capaz de desprender su cola larga para distraer a los depredadores.

Distribución: En el Pacífico costarricense se ha encontrado en la Reserva Biológica Isla del Caño. Se distribuye además desde Baja California sur hasta Panamá.

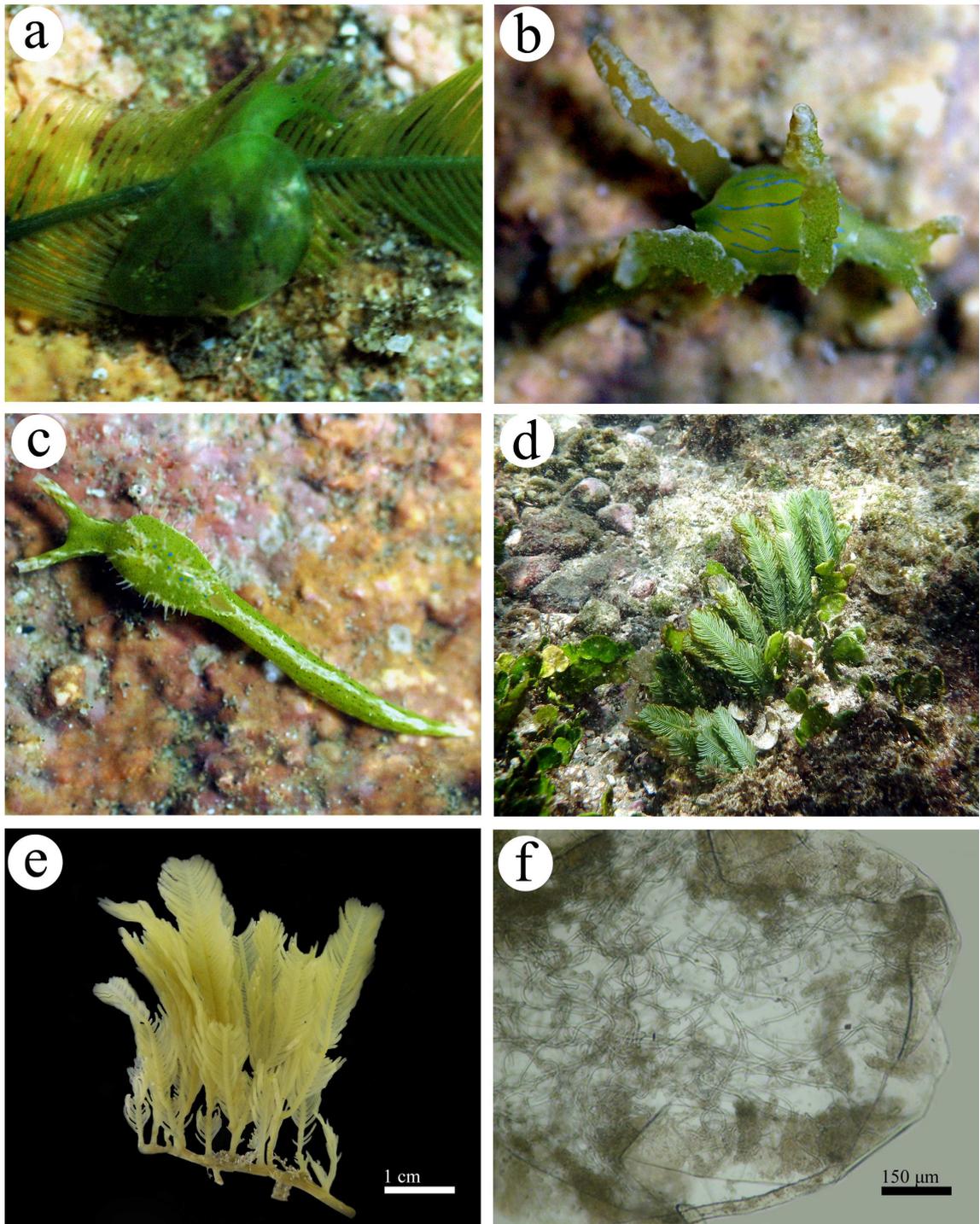


Figura 20. Opistobranquios asociados al alga *Caulerpa sertularioides*. **a.** *Berthelinia chloris*, vista dorsal; **b.** *Lobiger souverbii*, vista dorsal; **c.** *Oxynoe panamensis*, vista dorsal; **d.** *Caulerpa sertularioides in situ*; **e.** Detalle del talo; **f.** Corte transversal del estolón de *C. sertularioides* mostrando las trabéculas y el talo sifonal.

Familia Plakobrachidae Gray, 1840

Género *Elysia* Risso, 1818

Elysia diomedea (Bergh, 1894)

Fig. 21a

Sinonimias: *Tridachia diomedea* Bergh, 1894; *Tridachiella diomedea* (Bergh, 1894).

Características: Cabeza evidente con rinóforos largos. Parapodios fuertemente plegados en sus bordes y distribuidos a lo largo del cuerpo. De color verdoso con líneas blancas en la mayoría del cuerpo e incluso amarillas y negras sobre los parapodios. Los rinóforos presentan líneas amarillas y negras.

Historia natural: Sobre distintos sustratos algales. En las algas verdes *Ulva lactuca* (Fig. 21c-f), y *Codium isabellae*. También en tapetes algales y cianobacterias. Desde la zona intermareal hasta 15m de profundidad. Es capaz de retener los cloroplastos de las algas viables realizando fotosíntesis dentro de su cuerpo, a este fenómeno se le llama cleptoplastosis.

Distribución: Es una especie común en el Pacífico costarricense. Se distribuye desde el Golfo de California hasta Panamá.

Elysia sp.

Fig. 21b

Características: Cuerpo alargado, con la parte media de los parapodios más gruesa. Los rinóforos son cortos. La coloración es verde claro, con machas verdes oscuras y puntos amarillos sobre los parapodios.

Historia natural: Se encuentra en las algas verdes *Ulva lactuca* (Fig. 21c-f), y *Halimeda discoidea*, desde la zona intermareal hasta 10m de profundidad.

Distribución: En las regiones norte, central y sur del Pacífico costarricense.

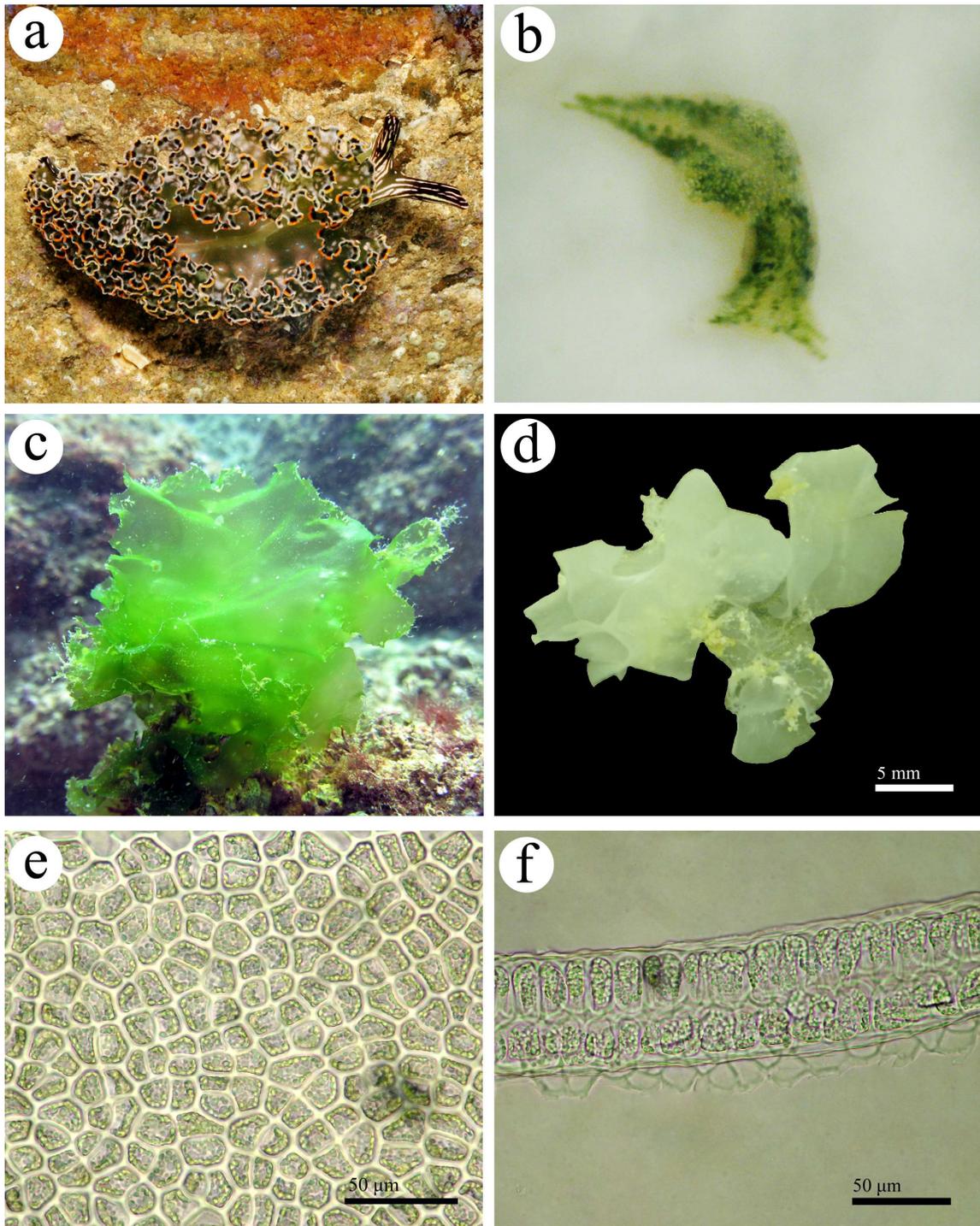


Figura 21. Opistobranquios asociados al alga *Ulva lactuca*. **a.** *Elysia diomedea*, vista dorsal; **b.** *Elysia* sp; vista dorsal; **c.** *Ulva lactuca* *in situ*; **d.** Detalle del talo de *U. lactuca*; **e.** Detalle de las células superficiales de la lámina de *U. lactuca*; **f.** Corte transversal de la lámina mostrando las dos células de grosor de *U. lactuca*.

Elysia pusilla (Bergh, 1871)

Fig. 22a

Sinonimias: *Elysia halimeda* Macnae, 1954; *Elysiella pusilla* Bergh, 1871.

Características: Cuerpo redondeado, aplanado y dorso-ventralmente comprimido. Color verde. Los parapodios se encuentran juntos y dispuestos hacia el centro y a lo largo del cuerpo. La cabeza y los rinóforos están diferenciados, estos últimos tienen el ápice blanquecino. Ambas estructuras se retraen hacia el cuerpo, en posición de reposo se fijan en el sustrato y se ocultan en parte por la disposición de los parapodios.

Historia natural: Es común y se encuentra desde la zona intermareal hasta 10m de profundidad. Se asocia exclusivamente al alga verde calcárea *Halimeda discoidea* (Fig. 22c-f), de la cual se alimenta y donde se camufla debido a su gran semejanza con los segmentos del talo.

Distribución: En Costa Rica se encuentra distribuida en las regiones norte, central y sur del Pacífico. También se encuentra en el Indo-Pacífico y en el archipiélago de Hawaii.

Elysia sp. 1

Fig. 22b

Características: Cuerpo alargado que al estar en reposo tiene aspecto aplanado. Los parapodios están fusionados con excepción de la parte media del cuerpo, donde se separan formando un orificio. La cabeza y los rinóforos están bien diferenciados, estos últimos son color rosa claro en los ápices. El resto del cuerpo es verde oscuro con manchas y puntos rosados y crema.

Historia natural: Se asocia a la clorófita *Halimeda discoidea* (Fig. 22c-f). Es muy común en la zona intermareal y hasta los 5m de profundidad.

Distribución: En las regiones norte, central y sur del Pacífico costarricense.

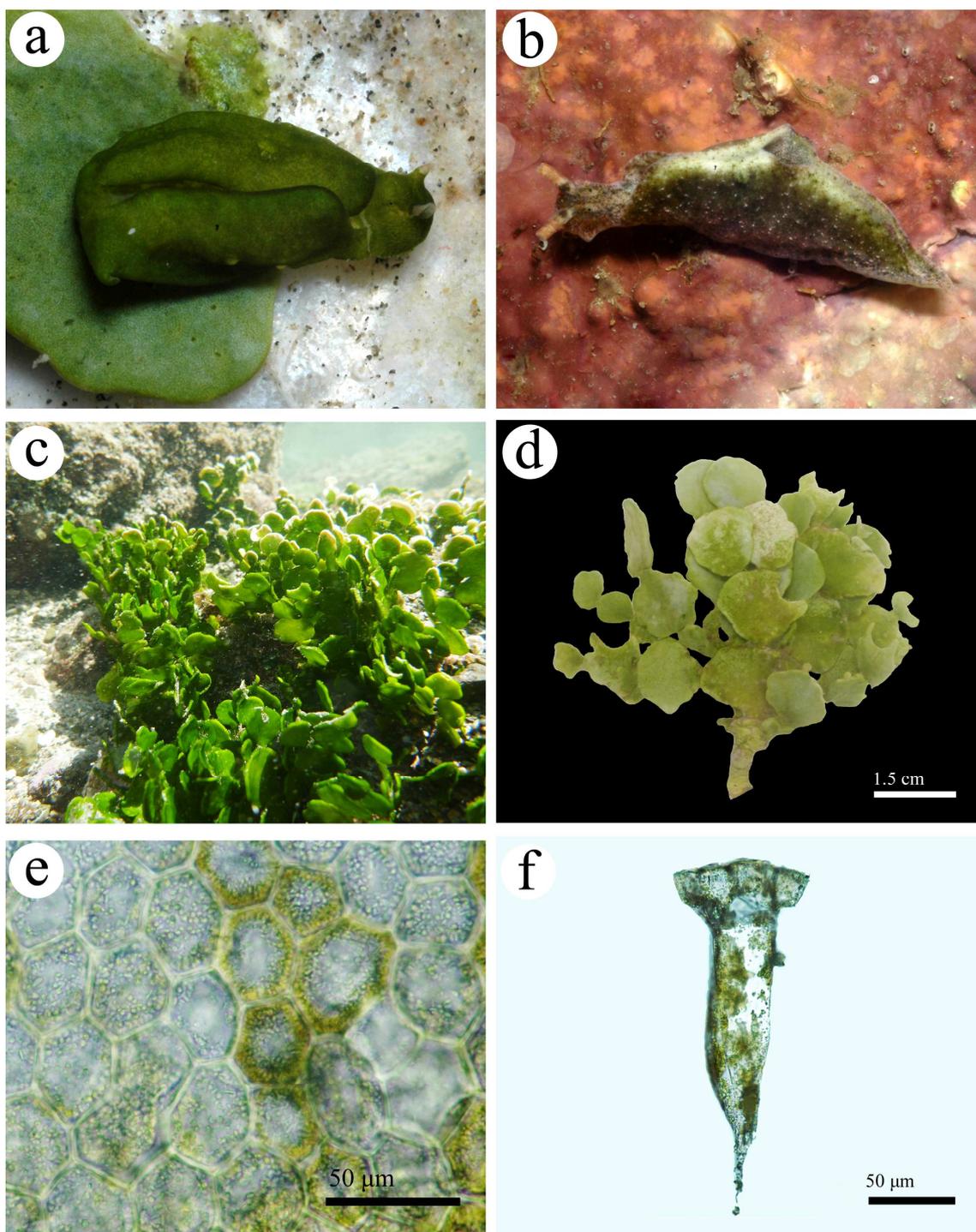


Figura 22. Opistobranquios asociados al alga *Halimeda discoidea*; **a.** *Elysia pusilla*, vista dorsal; **b.** *Elysia* sp. 1, vista dorsal; **c.** *Halimeda discoidea* hábito *in situ*; **d.** Detalle del talo de *H. discoidea*; **e.** Detalle de los utrículos superficiales de *H. discoidea*; **f.** Detalle de un utrículo de *H. discoidea*.

Elysia sp. 2

Fig. 23a

Características: El cuerpo es alargado y los parapodios se fusionan completamente, los bordes de estos son marcadamente crenulados. Los rinóforos son largos y enrollados. El color es verde oliva en todo el cuerpo, presenta manchas rosa claro y blancas sobre los parapodios y los rinóforos. Los bordes de los parapodios son verde claro.

Historia natural: Es más común de encontrar en las algas verdes filamentosas *Chlorodesmis caespitosa* J.Agardh 1887 (Fig. 23c, d) y *Cladophora* sp. (Fig. 23e, f). Además en menor cantidad sobre *Codium isabelae* y *Halimeda discoidea*. Se ha reportado también en algas del género *Caulerpa* (Camacho-García *et al.* 2005). Desde la zona intermareal hasta 10m de profundidad.

Distribución: En todo el Pacífico de Costa Rica, incluyendo la Isla del Coco donde fue muy abundante. Desde Baja California hasta Costa Rica y las Isla Clipperton.

Elysia sp. 3

Fig. 24a

Características: El cuerpo es alargado y más ancho hacia la parte media de los parapodios. Los rinóforos son enrollados y más claros que el resto del cuerpo. El cuerpo es de color verde oliva y presenta manchas blanquecinas sobre la cabeza y el pericardio.

Historia natural: Es más común de encontrar en la zona intermareal asociado al alga *Monostroma ecuadorenum* W.R. Taylor 1945 (Fig. 24b-f), y en menor cantidad sobre *Halimeda discoidea* en la sección submareal hasta 6m de profundidad.

Distribución: Se distribuye en toda la costa Pacífica de Costa Rica, pero en este estudio no se encontró en la Isla del Coco.

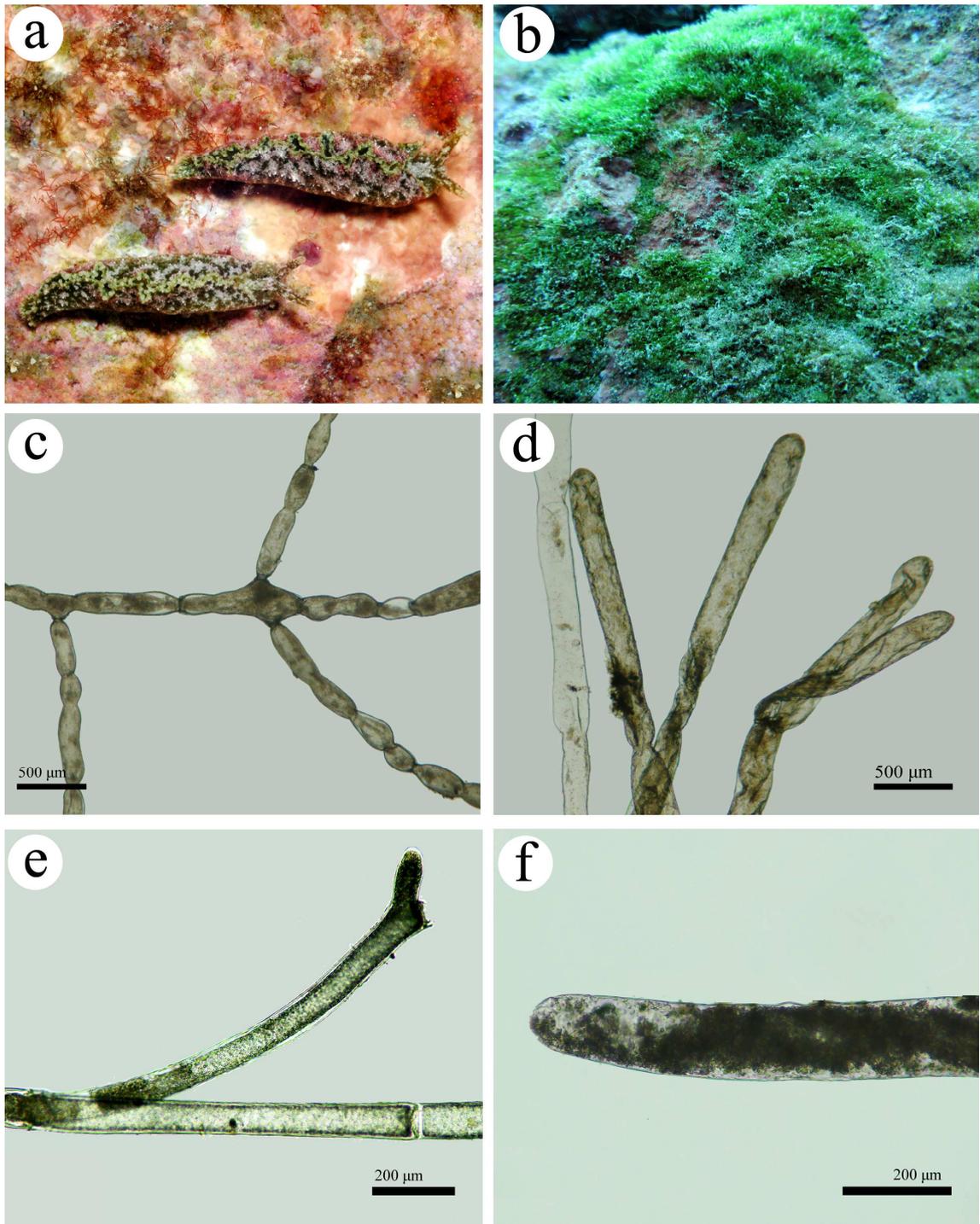


Figura 23. *Elysia* sp. 2 y sustratos algales a los que se asocia. **a.** *Elysia* sp. 2, vista dorsal; **b.** *Chlorodesmis caespitosa*; **c, d.** Detalle del talo de *C. caespitosa*; **e.** *Cladophora* sp.; **f.** Detalle celular de *Cladophora* sp.

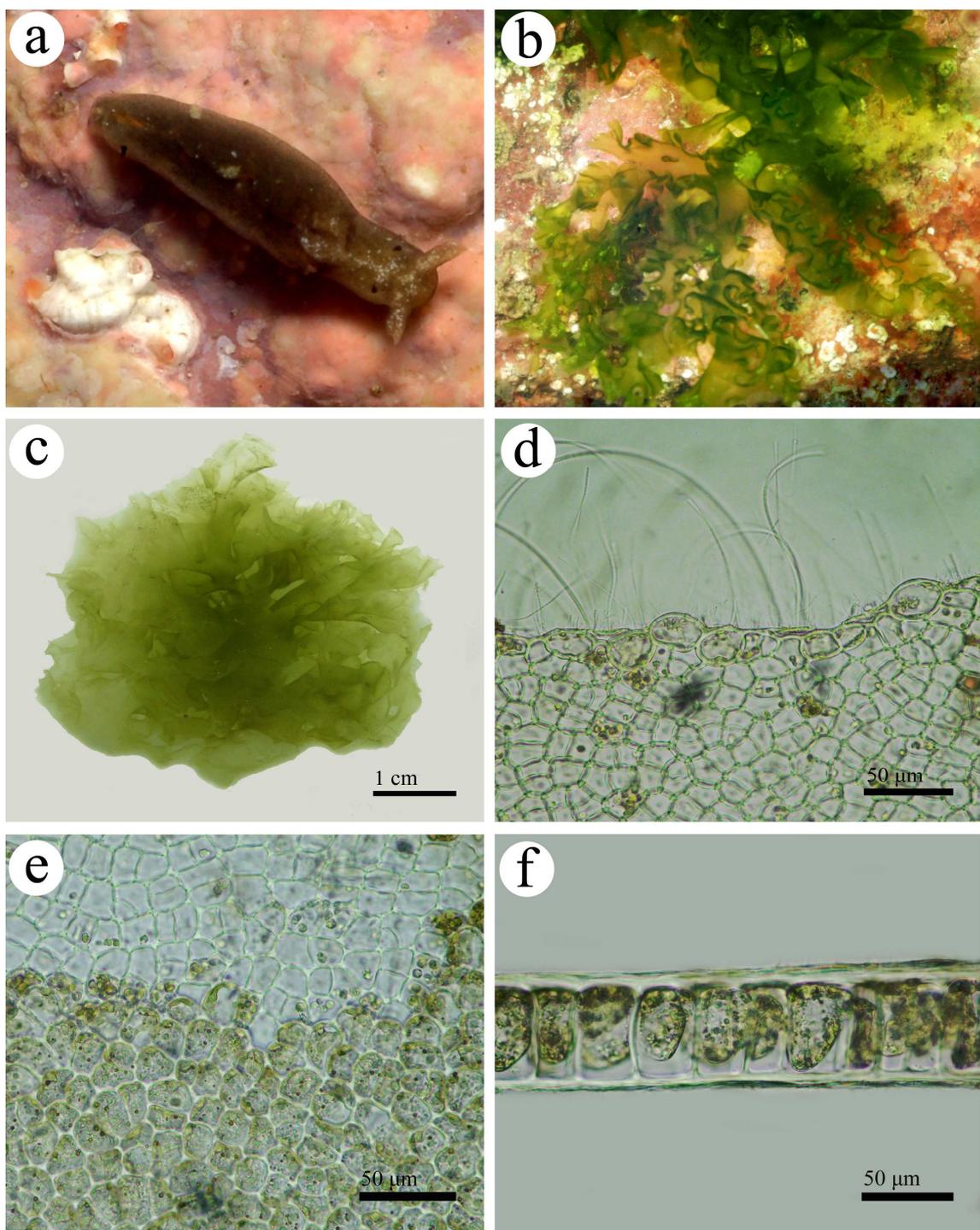


Figura 24. *Elysia* sp. 3 y el alga a la cual se asocia. **a.** Especímen *Elysia* sp. 3, vista dorsal; **b.** *Monostroma ecuadoreanum* hábito *in situ*; **c.** Detalle del talo de *M. ecuadoreanum*; **d, e.** Detalle de las células superficiales de la lámina de *M. ecuadoreanum*; **f.** Corte transversal de la lámina de *M. ecuadoreanum* mostrando una célula de grosor.