

COMPETÈNCIA I EVOLUCIÓ EN ESPÈCIES VEÏNES DE GASTERÒPODES MARINS

per JOANDOMÈNEC ROS i ARAGONÈS

INTRODUCCIÓ

Quasi tots els estudiosos de grans grups taxonòmics accepten que, almenys primàriament, l'especiació ha estat alopàtrica, i que una de les principals causes d'aïllament ha estat l'existència de barreres geogràfiques. Són molts els evolucionistes que admeten només l'especiació alopàtrica o geogràfica i rebutgen la simpàtrica. MAYR ^{26, 27} sembla haver establert definitivament les bases de la teoria dels «geògrafs», mentre que RENSCH i d'altres, acceptant o no l'especiació alopàtrica, creuen que la simpàtrica s'esdevé en l'evolució dels animals i que la seva importància hi és considerable.

Les dades i els suggeriments que són presentats al llarg d'aquest treball són fonamentalment ecològics, però donen peu a àmplies especulacions evolutives; i he intentat d'aplegar tots els que poden afermar la possibilitat de l'especiació simpàtrica, almenys dins el grup de què hom tractarà especialment, el dels nudibrànquis.

ALGUNS CONCEPTES ECOLÒGICS I DOS EXEMPLES

Els partidaris de l'ahopatria asseguren que, en els animals que es reproduïxen sexualment, apareix una nova espècie quan una població que estigui geogràficament isolada de la seva espècie paterna adquireix durant aquest període d'isolament caràcters que afavoriran o garantiran l'aïllament reproductiu quan les barreres externes desapareixeran ²⁵. Els partidaris de l'especiació simpàtrica basen llur teoria en dos postulats fonamentals: l'establiment de noves poblacions d'una espècie en diferents nínxols ecològics dins l'àrea que normalment recorren individus de la població paterna, i l'aïllament reproductiu dels fundadors de les

noves poblacions procedents d'individus de la població paterna. Segons MAYR²⁶, la hipòtesi d'una especiació simpàtrica no és necessària ni és defensada per fets irrefutables, però el mateix autor no exclou totalment la possibilitat que formes amb unes exigències ecològiques *extraordinàriament especialitzades* puguin divergir genèticament sense ajuda d'isolament geogràfic.

Aquest camí que MAYR sembla deixar obert, el d'espècies amb requeriments ecològics extraordinàriament especialitzats, ens porta d'antuvi a esbossar unes poques consideracions a propòsit del concepte de nínxol ecològic. Segons HUTCHISON^{16, 17}, un nínxol és un volum en un hiperespai els eixos del qual són les variables importants per a la vida d'una espècie; cada punt d'aquest hiperespai representa una combinació de factors (que constitueixen l'ambient) que permeten que l'espècie sobrevisqui; el conjunt de tots aquests punts és el nínxol fonamental, del qual l'espècie, per raons històriques, de disponibilitat i d'existència, només utilitza una part, l'anomenat nínxol real. Però diferents combinacions de factors ambientals poden no suportar igualment bé l'espècie i, a més, el model de comportament pot resultar en un hàbitat o preferència alimentària que de fet separi les espècies, encara que coincideixin llurs àrees de supervivència potencial.

Realment, doncs, a cada punt de l'hiperespai ambiental correspon una mesura de la probabilitat de supervivència i de reproducció en aquest ambient, així com de la preferència relativa per aquest. Un nínxol ecològic és, doncs, una mesura de l'eficàcia sobre un espai ambiental²⁸. Resulta del que ha estat dit que: a) l'extensió del nínxol és una mesura inversa de l'especialització; b) la superposició de nínxols o la distància entre nínxols és una mesura directa de la competència.

«La competència té lloc quan un nombre d'animals, de la mateixa espècie o bé de diferent, utilitzen recursos comuns que es troben en quantitat reduïda; o bé, si aquests recursos no són escassos, la competència té lloc quan els animals interfereixen o es malmeten entre ells en el procés de recerca d'aquests recursos.»² Com que qualsevol avantatge en la utilització d'aquests decideix, al cap d'un temps, l'eliminació de l'espècie que es troba en inferioritat, la conclusió és que dues espècies amb els mateixos requeriments ecològics no poden coexistir indefinidament en el mateix nínxol. Aquest és l'anomenat principi d'exclusió competitiva, o principi o axioma de Gause o de Volterra-Gause⁹.

El principi de Gause ha estat considerat com un dels més fèrtils en les teories ecològica i evolutiva, però, com en el cas de l'especiació simpàtrica, té enemics declarats que assenyalen, en el millor dels casos, la seva trivialitat. En efecte, analitzant dues de les formulacions més comunes del principi, la directa, «en les comunitats en equilibri no hi ha

dues espècies que ocupin el mateix nínxol»¹⁷, i la inversa, «si dues espècies persisteixen en una determinada regió, hom pot tenir per axiomàtic que alguna distinció ecològica hi deu haver entre elles»⁴⁰, apreciem que ambdues estan implícites en la teoria de l'evolució (dues espècies, coexisteixin o no, no poden tenir exactament els mateixos requeriments ecològics) i en la definició de nínxol apuntada més amunt (si l'hipervolum d'Hutchinson inclou *totes* les relacions ecològiques de l'organisme, no sols dues espècies no poden ocupar el mateix nínxol, sinó que tampoc no poden fer-ho dos individus de la mateixa espècie; vegeu AYALA¹, per a una anàlisi més extensa). La formulació del principi d'exclusió competitiva és més informativa i fidel quan hom en restringeix l'accepció: dues espècies no poden coexistir si competeixen pel mateix recurs essencial, normalment aliment o lloc per a viure.

Quan en un mateix ecosistema coexisteixen espècies que per llur afinitat taxonòmica i biològica hom podria suposar-les competidores, cal pensar que la competència, si existeix, ha d'ésser imperfecta, és a dir, molt atenuada pel fet que difereixen parcialment en la utilització de recursos comuns, o bé que, si competeixen per recursos comuns, cada espècie ha d'obtenir-ne d'altres, de manera que no està limitada pels que comparteix. La pressió de competència, bé que atenuada, porta a la formació de poblacions més capaces de resistir-la (o de produir-la) que les progenitores, en molt poques generacions en poblacions de *Drosophila melanogaster* i *D. simulans*²⁹; la selecció natural pot portar a l'estabilitat del sistema i a la coexistència competitiva, passant per un període d'oscil·lacions de dominància de cadascuna de les espècies implicades.

Si dues espècies que coexisteixen exploten principalment el mateix recurs limitat, és probable que l'una o l'altra s'extingeixi al final; però la selecció tendent a l'evitació de la competència augmenta la probabilitat de coexistència, i porta les dues espècies cap a la diferenciació ecològica. El resultat de la competència interspecífica és, doncs, l'evitació d'aquesta competència; d'ací que, en moltes poblacions naturals, les espècies ecològicament similars coexisteixin a causa de la reducció o l'evitació de la competència. I, com que la selecció natural és el resultat de la competència entre genotips molt semblants, el procés competitiu opera com una pressió de selecció, capaç, segons sembla, de diversificació evolutiva i, per tant, d'especiació. En actuar com un mecanisme de *feedback* fa que es mantingui la coexistència; el resultat és denominat «divergència de caràcters», és a dir, una accentuació de les diferències entre les espècies simpàtriques que no apareix en les alopatríques, i que afecta principalment els caràcters més relacionats amb la utilització del recurs pel qual hom competeix. Aquesta especialització divergent porta a la

segregació ecològica quan afecta espècies diferents, i a la segregació genètica quan actua sobre poblacions polimorfes d'una mateixa espècie.

Poblacions simpàtriques de morfes diferents d'una mateixa espècie polimorfa es poden mantenir, ultra la superioritat dels heterozigots, pel fet que s'adaptin millor a l'ambient que les poblacions resultants d'una alta variabilitat fenotípica; això significa que les espècies polimorfes simpàtriques representen fonts d'especiació latent, bé que no són massa afectades per la selecció interspecífica. La selecció intraspecífica, no obstant, no afecta per igual els diferents morfes, afavorint així la diversificació.

Dos exemples que ocorren en poblacions naturals de gasteròpodes marins poden ésser assenyalats ací. *Nucella lapillus* forma poblacions aparentment contínues sobre àmplies bandes de costa; les diferències de coloració entre individus d'una mateixa població, que hom cregué degudes a diferències d'alimentació i d'exposició a l'aire, tenen de fet una base genètica⁴². A Roscoff n'hi ha dues races, de 18 i de 13 parells de cromosomes; la darrera sembla recent i es troba a les zones més exposades de la costa, mentre que la de 18 parells de cromosomes és limitada a les més abrigades. Hi ha interfertilitat i apareixen formes intermèdies en zones litorals i amb un nombre de cromosomes també intermedis. *Patina pellucida* viu sobre *Laminaria*, i l'aparença dels animals de les frondes és diferent de la dels que hi ha als rizoides, mentre que els de l'estípit presenten caràcters intermedis. No es tracta de dues espècies, com algú havia cregut; GRAHAM i FRETTER¹⁰ i FRETTER i GRAHAM⁶ han demostrat que tots els individus juvenils són iguals i es desenvolupen segons una fàcies o una altra, d'acord amb el lloc en què es fixen sobre *Laminaria*.

El cas de *Nucella lapillus* és interessant perquè il·lustra el fet que en una població de gasteròpodes de distribució contínua i, aparentment, d'identics requeriments ecològics o molt similars, hi ha, malgrat tot, suficients oportunitats d'aïllament per a permetre l'evolució de races diferents que, indubtablement, poden continuar segregant-se. El de *Patina pellucida* és un bon exemple del que THODAY⁴⁵ ha denominat «flexibilitat fenotípica de desenvolupament», fenomen pel qual un genotip pot conformar fenotips diferents en ambients diferents, cadascun d'ells més ben adaptat que els altres a l'ambient que el produeix. La selecció sembla haver actuat en aquest cas en contra de la fixació genètica de dues espècies diferents, puix que, versemblantment, *Patina* té més probabilitats de sobreviure si els juvenils poden adaptar-se indistintament a dos substrats diferents en lloc d'un de sol, com passaria en el cas de dues espècies; però aquest exemple podria ésser l'excepció en lloc de la regla, és a dir, que potser la flexibilitat fenotípica de desenvolupament és l'inici d'una ulterior diversificació genotípica i especiació.

ESTUDIS EN POBLACIONS NATURALS DE GASTERÒPODES MARINS

Aquests casos, entre d'altres, semblen provar que també es produeix la diversificació simpàtrica o que, si més no, els mecanismes descrits semblen capaços de formar la base d'una especiació incipient, bé que no és clar quines causes actuen, i com, sobre les poblacions simpàtriques, i si el resultat d'aquesta diversificació arriba a nivell d'espècie o es queda per dessota.

En els darrers anys, i en part per tractar d'esbrinar la possibilitat de l'especiació simpàtrica, diferents autors han estudiat poblacions naturals d'espècies properes de planàries, *Drosophila*, copèpodes, molluscs, peixos, amfibis, ocells i mamífers. Els processos competitiu que poden ésser observats en poblacions experimentals, són difícils d'endevinar en les naturals, on el ritme del procés pot ésser molt lent i el comportament de cada espècie per separat impossible d'individualitzar. Això no obstant, la competència interspecífica ha estat observada en la natura, i, de fet, en tots els estudis de poblacions estables que contenen dues o més espècies similars, han estat descobertes diferències més o menys subtils en els respectius nínxols, la qual cosa aferma la validesa del principi de Gause.

FRETTER i GRAHAM⁶ han revisat part de la literatura existent sobre especiació de gasteròpodes prosobranquis litorals. TEST⁴⁴ és dels primers autors a estudiar poblacions de gasteròpodes marins compostes de més de dues espècies simpàtriques ecològicament similars; en el seu treball conclou que les 17 espècies d'*Acmaea* que coexisteixen en una àmplia regió de la costa californiana poden fer-ho gràcies a la diversificació de llurs nínxols ecològics que, en part, se superposen en una o més dimensions.

KOHN^{19, 20, 21, 22} ha estudiat poblacions de *Conus* de diferents àrees geogràfiques tropicals, principalment pacífiques. En un dels seus primers treballs¹⁹, dut a terme per tal de descriure els nínxols ecològics de 19 espècies de *Conus* hawaians, determinar el grau d'aïllament entre espècies ecològicament semblants, i dilucidar els mecanismes que permeten a gran nombre d'espècies estretament emparentades de sobreviure i conservar llur identitat en un ambient restringit, l'autor troba que l'aïllament ecològic resulta del fraccionament de l'hàbitat en microhàbitats, que difereixen especialment pel que fa a la zona ocupada (zonació o model de distribució), al tipus de substrat i a la relació de les espècies amb aquest, i, principalment, a la natura de l'aliment. El resultat és que hom evita la competència interspecífica severa que portaria a l'eliminació d'algunes de les espècies de l'hàbitat, i conclou que el nombre d'espècies estretament rela-

cionades taxonòmicament i ecològicament que pot ocupar un hàbitat és proporcional a la quantitat de fraccionament en microhàbitats, que poden superposar-se en part, però que són suficientment diferents perquè la competència interspecífica severa sigui evitada. Uns quants paràmetres que no són compartits poden, doncs, ésser suficients perquè les diferents espècies coexisteixin sense interferir.

ELS NUDIBRANQUIS

Després del que ha estat dit, sembla que resten clares algunes de les idees que avui dia són acceptades o debatudes sobre la competència, el principi d'exclusió competitiva, la diversificació dels nínxols, la segregació de les espècies i l'especiació simpàtrica. Voldria ara exposar unes quantes dades i fer algunes aportacions al tema, que provenen de dos anys d'estudi dels gasteròpodes opistobranquis de les nostres aigües, dels nudibranquis especialment, i que plantegen problemes de l'ordre dels considerats.

Els opistobranquis en general i els nudibranquis en particular, malgrat presentar avantatges indubtables per a l'estudi de problemes ecològics concrets, manquen encara del coneixement taxonòmic i ecològic de què gaudeixen els prosobranquis, cosa deguda en gran part a l'handicap que representa la reducció o absència de conquilla enfront de tres-cents anys d'estudis eminentment conquiliològics, i al baix nombre d'individus que solen formar llurs poblacions; d'ací que les dades obtingudes siguin més qualitatives que no pas quantitatives.

Dels opistobranquis hom ha dit que són un museu vivent de morfologia adaptativa; presenten una sorprenent diversitat d'organització i especialitzacions sovint molt accentuades, que afecten quasi tots els caràcters considerables^{30, 31}. En els nudibranquis aquesta diversitat sembla provenir en gran part de l'absència de conquilla, veritable llast evolutiu dels molluscs testacis. Els nudibranquis típics estan molt diversificats, ocupen un nivell tròfic alt en un ecosistema molt estable i d'elevat grau d'organització, com és el bentònic, de nínxols ecològics gairebé il·limitats, i gaudeixen d'una organització avançada; a més, solen presentar-se en grups d'espècies veïnes que coexisteixen en nínxols estrets.

La descripció soma de la biologia d'una espècie ens farà comprendre millor l'àmplia gamma d'adaptacions d'aquests animals.

Peltodoris atromaculata és un doridaci; com en tots els nudibranquis, la conquilla, la cavitat paleal i la brànquia hi han desaparegut, i una gran part de les seves funcions (respiratòries, sensorials, defensives o protectores i de camuflament) les porta a terme la superfície dorsal nua, que és

granulosa i conté espícules calcàries en aquesta espècie. Els ulls són vestigials i interns; l'osfradi s'ha perdut i ha estat reemplaçat per un parell de tentacles cefàlics olfactoris, els rinòfors. L'anús s'obre en la regió posterior de la línia mitjana dorsal, i al seu voltant hi ha una corona de brànquies pinnades, secundàries. En aparença, *Peltodoris* és bilateralment simètric, però ja externament apareixen el penis i els orificis genitals al costat dret. L'adult rarament ultrapassa els 70 mm¹³.

Com els rinòfors, les brànquies són retràctils i reaccionen ràpidament als estímuls externs; si aquests, especialment els tàctils, són prou forts, *Peltodoris* pot autotomitjar flocs de la vora del mantell. Aquest presenta una mostra de color (blanc amb taques marró fosc a negres) disruptiva, que contrasta amb el substrat sobre el qual sol trobar-se l'animal, l'esponja *Petrosia ficiformis*; es tracta sens dubte d'una coloració advertidora (aposemàtica), que presenten també molts altres nudibrànquies ben protegits dels depredadors per mecanismes defensius variats; els de *Peltodoris* no són massa coneguts, però poden ésser derivats de la presència d'espícules i del tast repulsiu de certes secrecions del mantell. En els nudibrànquies els sistemes de defensa comporten, a més dels esmentats, l'alliberament de secrecions àcides i repehents, i la presència de cnidosacs proveïts de nematocists que es descarreguen per contacte. En altres nudibrànquies la coloració del cos harmonitza amb la del substrat, sigui per acumulació de pigments provinents de l'aliment (homocromia alimentària) o per veritable coloració críptica; solen estar proveïts de mecanismes de defensa igualment eficaços. En altres, finalment, la coloració és inconspícua i de vegades no hi ha protecció.

L'alimentació de *Peltodoris atromaculata* és extraordinàriament especialitzada, bé que aquest animalet ocupa un nínxol intermedi entre els dels nudibrànquies fitòfags i els dels depredadors altament modificats: brosteja exclusivament sobre l'esponja *Petrosia ficiformis*, i, a excepció de petits desplaçaments de recerca de nous exemplars d'aquesta, és extremadament sedentari, i pot passar-se mesos sobre una mateixa esponja. En general, doridaçis i eolidaçis són carnívors lents, que pasturen sobre animals sèssils; els doridaçis brostegen esponges, els goniòdòrids succionen el contingut de briozous i ascídies, els tritònids s'alimenten de cnidaris sèssils, com els eolidaçis, que arriben a acumular els nematocists de llurs preses, per a utilitzar-los més tard com a arma de defensa. Altres grups més especialitzats succionen el contingut d'ous de peixos i mol·luscs, de cèl·lules vegetals, o bé són caçadors actius; en tots ells sol ésser notable una marcada especificitat depredador-presa.

La ràdula de *Peltodoris* és àmplia, amb nombroses dents rasposes fal·ciformes; en l'estómac l'aliment és triturat i digerit extracel·lularment, absorbit i metabolitzat intracel·lularment després. Les espícules de *Petrosia*

i el pigment de les algues simbiotes de l'esponja són expulsats amb els excrements i no són acumulats com en altres espècies, algunes de les quals contenen també algues simbiotes. Com tots els opistobranquis, *Peltodoris* té un aparell genital complex i hermafrodita, i la fecundació és encruada. La posta, que és espiralada en els doridacis, sol ésser de colors contrastants en els nudibranquis de coloració aposemàtica, i sovint homocroma amb el color de l'adult. És blanca en *Peltodoris*, i encara que el desenvolupament dels ous no ha estat observat, és probable que, com d'altres espècies sedentàries, no hi hagi larves velígeres lliures, sinó que el desenvolupament tingui lloc dins l'ou: és corrent de trobar, sobre la mateixa esponja, juvenils (d'uns 5 mm) i adults. Això no obstant, els velígers lliures i pelàgics semblen la norma per a la gran majoria de nudibranquis.

La duració de la vida de *Peltodoris atromaculata* deu ésser d'un any a trenta mesos, i totes les dades fan pensar en una sola generació anual, estival. Aquest dòrid comparteix amb molts d'altres l'absència d'enemics naturals coneguts. És típicament mediterrani i hom sol trobar-lo a les nostres costes entre els 5 metres i els 50 metres de profunditat, en hàbitats determinats pels de l'esponja i, per tant, pels de l'alga simbiot d'aquesta: les zones del coralligen protegides de la llum i les coves. És particularment abundant en els fons de les illes Medes, al litoral gironí.

Aquest esbós de la biologia d'un nudibranqui comú a les nostres costes ens ha donat alhora una idea de la de tot el grup i una mesura del desconeixement que, encara avui dia, hom té de certs aspectes de la vida d'aquests moluscs, especialment pel que fa a reproducció, vida larvària i dinàmica de llurs poblacions naturals.

CASOS DE SEGREGACIÓ EN ESPÈCIES VEÏNES DE NUDIBRANQUIS

Els exemples concrets que vull exposar aquí comencen amb una família de doridacis, els Glossodorídids, essencialment tropicals (*Chromodoris*), però representats a les nostres costes per un nombre d'espècies del gènere *Glossodoris*, que varia entre deu i catorze, segons els autors. Es tracta d'animallets petits, normalment de 10 a 40 mm de llargada i de colors bigarrats; solen formar poblacions poc nombroses i molt disperses (algunes espècies són conegudes per un exemplar o pocs més), la qual cosa explica en part el relatiu desconeixement sistemàtics del grup. A les nostres costes jo he trobat *Glossodoris gracilis*, *G. tricolor*, *G. messinensis*, *G. fontandraui*, *G. luteorosea*, *G. valenciennesi*, *G. krohni* i *G. purpurea*^{37, 37 bis}. *G. elegantula* és assenyalat per altres autors i *G. luteopunctata*⁷ i *G. bilineata*³⁴ són espècies comunes a les costes nord-africanes, on viuen

juntament amb algunes de les esmentades. Altres espècies no han estat confirmades o cauen en sinonímia (*G. limbata*, *G. pallens*, *G. coelestis*, etc.), i no seran tingudes aquí en consideració. Totes les espècies reportades de les nostres costes viuen en la zona del coralligen, i algunes arriben a la zona litoral superficial i atenyen i ultrapassen quasi totes el nivell de —50 m de profunditat.

En uns pocs pams quadrats poden trobar-se juntes dues o més espècies, bé que això s'esdevé rarament a causa del curt nombre d'individus. La raó de la coexistència de les diferents espècies de *Glossodoris* en hàbitats similars, pot ésser explicada per mecanismes de segregació alimentària; totes elles mengen esponges, però de les dades que hom té sembla que en aigües mediterrànies cada espècie de *Glossodoris* es limita a explotar una sola espècie d'esponja: *G. tricolor* menja *Cacospongia scalaris*^{5, 27 bis}, *Ircinia fasciculata*^{27 bis}, *Ircinia sp. i*, potser, *Petrosia ficiformis*^{27 bis}. *G. luteorosea* menja *Spongionella pulchella*²⁸; jo he trobat *G. gracilis* brostejant *Ircinia fasciculata* i una altra espècie del mateix gènere; *G. fontandraui* brosteja *Cacospongia mollior*, i *G. krohni* se sol trobar sobre o a prop d'*Hymeniacidon sanguinea*^{27 bis}. *G. purpurea* menja també *Spongionella pulchella*²⁸, però és esciàfila, mentre que *G. luteorosea* és fotòfila, de manera que una espècie es troba normalment sobre fons il·luminats i l'altra dins esquerdes o petites coves, i, com que els nínxols estan separats respecte al factor llum, versemblantment ja no han de segregarse per l'aliment. No hi ha més dades sobre l'alimentació dels glossodoríids mediterranis, però indicis indirectes (substrat habitual, espècies acompanyants, nombre de dents de la ràdula, estructura del tub digestiu, etc.) confirmen l'existència d'una segregació alimentària marcada.

G. gracilis, *G. bilineata*, *G. luteopunctata*, *G. valenciennesi*, *G. krohni* i *G. purpurea*, a les costes atlàntiques del Marroc, sembla que mengen en captivitat una esponja del gènere *Ircinia*²; no resta clar si aquest és llur aliment a la natura, i si es tracta de la mateixa espècie d'*Ircinia*. Si és així, hi ha superposició de part dels nínxols i les espècies deuen estar segregades en relació amb algun altre paràmetre ecològic, o bé no coexisteixen i, per tant, no competeixen per l'aliment.

En moltes de les poblacions naturals de Dendronotacis i Eolidacis, per citar alguns grups coneguts, coexisteixen també espècies del mateix gènere, que eviten la competència explotant diferents espècies d'hidraris. De l'observació del quadre número 1, elaborat amb dades de HAEFELFINGER¹², VICENTE⁴⁷ (obtingudes, per ambdós, a les costes mediterrànies franceses), SWENNEN⁴³ (litoral holandès), MILLER²⁸ (aigües atlàntiques angleses) i SCHMEKEL²⁸ (golf de Nàpols), i en el qual són tabulades les espècies d'hidraris consumides per les diferents espècies de *Doto*, *Coryphella*, *Eubranchus* i *Trinchesia*, es desprèn que els espectres alimentaris d'algu-

NUDIBRANQUIS		HIDRARIS
<i>Doto coronata</i>	●	<i>Abietinaria abietina</i>
<i>Doto cuspidata</i>	●	<i>Aglaophenia pluma</i>
<i>Doto fragilis</i>	●	<i>Bougainvillea ramosa</i>
<i>Doto parvinae</i>	●	<i>Campanularia verticillata</i>
<i>Doto pinnatifida</i>	●	<i>Clavita multicornis</i>
<i>Coryphella lineata</i>	●	<i>Clytia johnstoni</i>
<i>Coryphella pedata</i>	●	<i>Coryne</i> sp.
<i>Coryphella pellucida</i>	●	<i>Coryne muscooides</i>
<i>Coryphella verrucosa</i>	●	<i>Diphasia tamariscea</i>
<i>Eubranchus cingulatus</i>	●	<i>Dynamena</i> sp.
<i>Eubranchus azignus</i>	●	<i>Dynamena pumila</i>
<i>Eubranchus farreni</i>	●	<i>Eudendrium</i> sp.
<i>Eubranchus pallidus</i>	●	<i>Eudendrium arbuscula</i>
<i>Eubranchus tricolor</i>	●	<i>Eudendrium ramosum</i>
<i>Trinchesia aurantia</i>	●	<i>Halecium</i> sp.
<i>Trinchesia coerulea</i>	●	<i>Halecium beani</i>
<i>Trinchesia foliata</i>	●	<i>Halecium halecinum</i>
<i>Trinchesia granosa</i>	●	<i>Hydrallmania falcata</i>
<i>Trinchesia ocellata</i>	●	<i>Kirohenpauria pinnata</i>
	●	<i>Lafoea dumosa</i>
	●	<i>Laomedea flexuosa</i>
	●	<i>Nemertesia antennina</i>
	●	<i>Nemertesia ramosa</i>
	●	<i>Obelia</i> sp.
	●	<i>Obelia dichotoma</i>
	●	<i>Obelia geniculata</i>
	●	<i>Obelia longissima</i>
	●	<i>Plumularia oatharina</i>
	●	<i>Plumularia setacea</i>
	●	<i>Podocoryne</i> sp.
	●	<i>Sarsia eximia</i>
	●	<i>Sertularella</i> sp.
	●	<i>Sertularella polysonias</i>
	●	<i>Sertularia argentea</i>
	●	<i>Sertularia cupressina</i>
	●	<i>Tubularia indivisa</i>
	●	<i>Tubularia larynx</i>

QUADRE 1. — Espectres alimentaris de diferents espècies de quatre gèneres de nudibranquis: *Doto*, *Coryphella*, *Eubranchus* i *Trinchesia*, segons dades de HAEFELFINGER (1960), SWENNEN (1961), MILLER (1961), VICENTE (1967) i SCHMEKEL (1968). No totes les espècies de nudibranquis tabulades comparteixen el mateix hàbitat, però hom pot observar la no interferència alimentària quasi absoluta aparellant a l'atzar dues espècies qualsevols. La segregació es fa més evident si hom compara espècies del mateix gènere i espècies simpàtriques

nes d'aquestes són prou amplis com per a evitar la competència per l'aliment entre les diferents espècies d'un mateix gènere. De les moltes inferències que hom pot fer d'aquesta taula, una de les més interessants, i que és certa si es compleix que totes les espècies han estat estudiades amb la mateixa intensitat, és que nudibrànquis com *Doto coronata*, *Coryphella lineata* i *Trinchesia foliata* són relativament eurífags i poden sobreviure explotant diverses espècies d'hidraris, mentre que d'altres, com *D. cuspidata*, *Eubranchus cingulatus* i *T. ocellata*, són estenòfags i mostren una notable especificitat alimentària. Les primeres són espècies generalistes, que poden viure en qualsevol biòtop adequat que contingui, almenys, una de les espècies predades; les segones són especialistes, i s'han de restringir als hàbitats favorables al desenvolupament de l'espècie alimentària. Les primeres són versàtils, ubiqüistes; obligades les darreres. Si, en alguna ocasió, coincideixen les unes espècies i les altres en una zona restreta, la competència directa pot ésser evitada per l'adequació de cadascuna d'elles a l'aliment que les altres no exploten; si no, les especialistes tenen les de perdre.

L'especificitat alimentària pot arribar a un nivell superior si diferents animals mengen parts diferents d'una mateixa espècie d'aliment. Això passa en alguns eolidacis, que no tan sols brostegen un sol tipus de pòlip, sinó que acumulen un sol tipus de cnidoblast del mateix hidrari; no se sap si es tracta d'una preferència alimentària o si, de fet, és una preferència de sistema de defensa¹⁵. Ambdues possibilitats són plausibles, ja que mentre uns pòlips són més nutritius que d'altres o estan menys defensats, *Aeolis pilata* selecciona només un tipus de nematocist de la seva presa, *Pennaria tiarella* (els mastigòfors microbàsics), mentre que els tipus no seleccionats són digerits per les mateixes cèl·lules que mantenen els que s'acumulen¹⁶. Els mastigòfors microbàsics són els nematocists més penetrants de *P. tiarella*, i injecten toxines.

EDMUNDS⁴ divideix els eolidacis en dos grups: aquells que seleccionen només un o dos tipus de nematocists, i aquells que n'acumulen de tots els tipus que es troben en l'espècie predada. Caldria revisar a fons la biologia dels components de cadascun d'aquests grups per veure si, en efecte, hi ha selectivitat alimentària, i si aquesta està correlacionada amb d'altres aspectes de llur comportament ecològic.

Aquest tipus de segregació alimentària, tanmateix, pot no haver estat produït per pressions de competència, perquè algunes poblacions naturals són petites i diverses espècies poden coexistir i explotar conjuntament una mateixa població unispecífica d'hidraris si aquesta és suficientment gran. Quan diferents espècies d'eolidacis exploten aparentment la mateixa font d'alimentació, té lloc un altre tipus de segregació. A Blanes, sobre els blocs de l'escullera del port, viu a l'estiu una població bas-

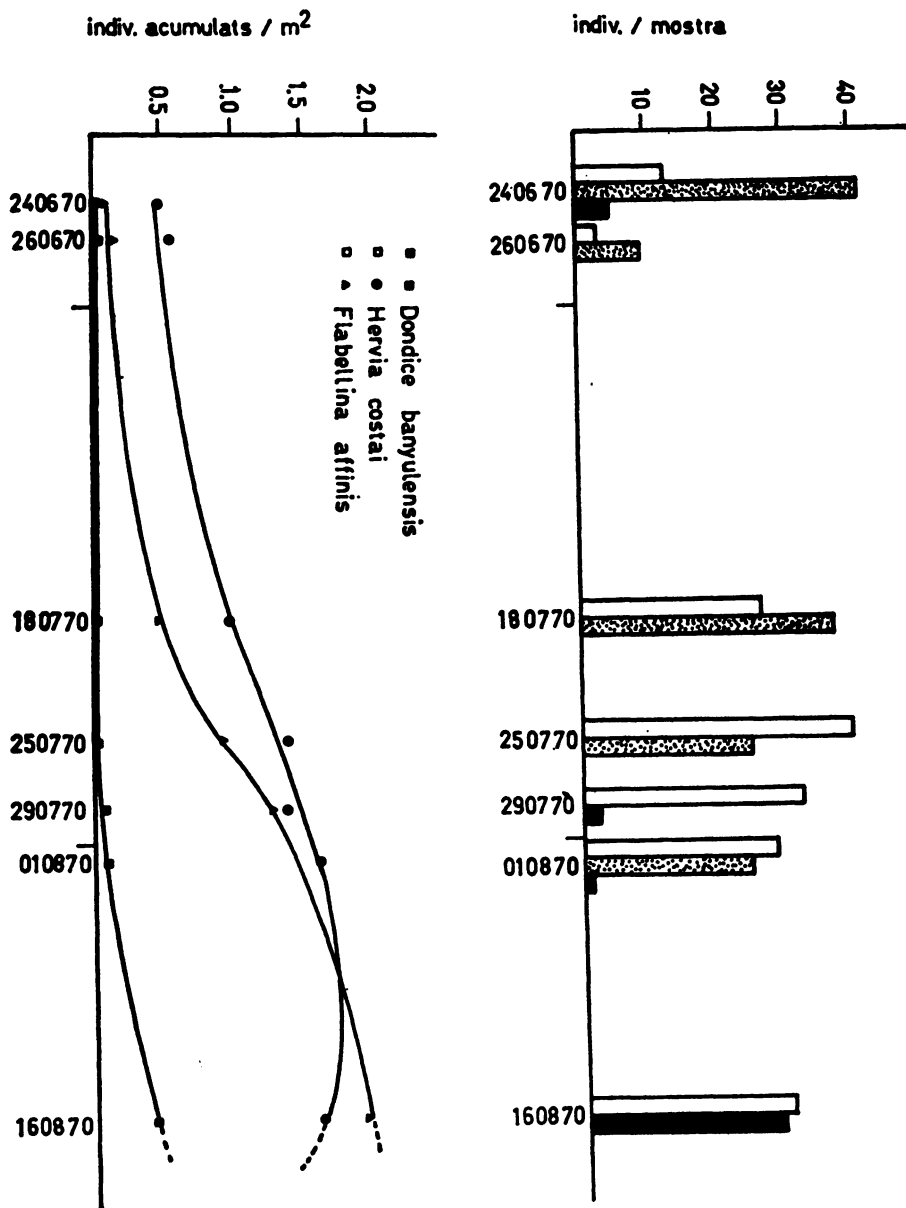


FIG. 1. — Evolució en el temps de la població d'eolidacis de l'escullera del port de Blanes al llarg de l'estiu de 1970. A la dreta, nombre d'individus per mostra; a l'esquerra, nombre d'individus (acumulats) per m². (De Ros, 1971.)

tant nombrosa de *Flabellina affinis*, *Hervia costai* i *Dondice banyulensis*, que mengen un hidrari abundant a la zona interior, d'aigües càlides i poc il·luminades, *Eudendrium ramosum*. Bé que en un moment determinat no hi ha més nudibrànquis dels que aparentment la població d'hidraris pot suportar, en explotar tots la mateixa espècie sembla que haurien d'entrar en competència. Un estudi del nombre d'individus de les diferents espècies al llarg de l'estiu de 1970 donà els resultats que són indicats en la figura 1, de la qual podem treure algunes conclusions.

La població d'eolidacis considerada va augmentant lentament el seu potencial numèric, i arriba al màxim pel setembre-octubre, després del qual màxim la població desapareix quasi enterament, però el cicle de les diferents poblacions està desferrat, i els tres màxims no es donen simultàniament. Sembla haver-hi, doncs, una segregació en el temps, que permet la coexistència competitiva de les tres espècies tot evitant la simultaneïtat dels màxims demogràfics de llurs respectives poblacions.

Deuen existir uns certs mecanismes d'evitació de la competència intraspecífica en espècies les larves de les quals no són pelàgiques, sinó que es desenvolupen dins l'ou i eclosionen com a juvenils preparats per a alimentar-se sobre el mateix substrat. *Glossodoris gracilis* i *G. tricolor* tenen ous que originen juvenils directament, mentre que *G. messinensis*, *G. bilineata*, *G. luteopunctata* i *G. valenciennesi* tenen velígers lliures, que es dispersen ^{8, 14}. En tots els casos hi ha mecanismes reguladors del nombre d'individus; deixant a part el nombre d'ous que es malmeten o són predats (si ho són), en les espècies amb larves pelàgiques és clar que els corrents i la instal·lació sobre substrats inadequats són els reguladors més eficaços, mentre que en les espècies amb larves bentòniques la regulació dels nombres deu ésser posterior i fruit de la pressió de competència. Les poblacions juvenils de *G. tricolor* que jo he trobat són sempre compostes d'un nombre bastant elevat d'exemplars; aquests animals són de moviments lents, que no afavoreixen certament la dispersió, i conviuen atapeïdament sobre la mateixa esponja. Aparentment, doncs, hi deu haver algun sistema d'evitació o de disminució de la competència que, per ara, desconeixem, bé que podria tractar-se de l'eclosió escalonada dels ous, la qual cosa fa que en cada moment només una petita part dels juvenils estigui explotant el mateix recurs alimentari, que varia al llarg del desenvolupament fins arribar al de l'adult. De fet, en un mateix agrupament de *G. tricolor* solen haver-hi juvenils de mida diferent i, per tant, d'edat diferent.

No és estrany que coincideixin les èpoques de posta i d'eclosió de les espècies depredadores amb les de proliferació de llur aliment habitual; l'eclosió dels ous que donen lloc a velígers nedadors és naturalment sincronitzada amb la presència en aquell determinat moment de

quantitat suficient d'aliment (plàncton) per a les larves, i el màxim de la població de l'adult ho és amb el màxim de la població de llur aliment. Els cicles biològics són sincronitzats en eolidacis i hidraris, per exemple.

Hom pot pensar en una primera diferenciació produïda per l'explo-tació per part d'una mateixa espècie de recursos alimentaris de qualitat diferent: els primers eolidacis d'una població estival (els de primavera-començament d'estiu) brostegen hidraris no totalment desenvolupats o «juvenils», mentre que els «darrers vinguts» (els de final d'estiu-tardor) s'alimenten de pòlips ben desenvolupats o senils.

Si l'aliment no segueix cap cicle anual, les larves poden sorgir teòricament en qualsevol moment de l'any, sense estar lligades al factor nutricional. En l'associació doridaci-esponja, per exemple, on tal cosa pot tenir lloc, els juvenils que neixen en èpoques diferents es troben sota l'efecte de diferents condicions ambientals, i això pot ésser la causa d'un altre tipus de diferenciació incipient. Si hom suposa que el període de temps que transcorre entre l'eclosió dels primers ous i dels darrers d'una mateixa posta (eclosió escalonada) és suficientment llarg perquè certs factors ambientals afectin diferentment els primers i els darrers nascuts, tot el que ha estat dit de segregació en el temps pot ésser aplicat a aquesta població única, i la diferenciació pot no ésser cíclica i ocórrer dins la mateixa població uniparental, completament simpàtrica.

El fet que diferents espècies d'un mateix gènere de nudibrànquies s'alimentin de diferents espècies d'hidraris, o bé de la mateixa, limitant-se però cada espècie a un tipus de pòlip diferent, és, al meu entendre, no sols un exemple d'elevada segregació alimentària, sinó d'especiació simpàtrica, si admetem com a origen d'aquesta la divergència de caràcters en una població original de la mateixa espècie. Quelcom semblant pot inferir-se quan dues espècies veïnes exploten espècies diferents d'un mateix gènere d'hidraris, si admetem que el paràmetre «alimentació» que correspon al nínxol ecològic es troba a nivell de gènere, i no d'espècie. La diversificació en el temps que hem apuntat com a possible en individus d'una mateixa població (eolidacis) o d'una mateixa posta (dolidacis), pot ésser considerada, almenys primàriament, una font de segregació de caràcters que, portada a l'extrem, pot ésser la causa d'una posterior especiació simpàtrica.

El darrer cas que vull exposar fa referència a la coloració i a les mostres de colors d'aquests interessants molluscs. De primer antuvi hom podria pensar que la coloració bigarrada i contrastant es manté en aquests animallets perquè: a) és un caràcter conservatiu com la possessió de rindòfors o de cnidosacs, o bé un caràcter distintiu de família o de gènere, com el tipus de ràdula o la forma de les brànquies; b) és un caràcter

adaptatiu, fruit de pressions de selecció molt variades. La possibilitat *a*) no sembla certa, perquè hi ha coloracions molt diferents dins el mateix gènere i sovint de la mateixa espècie; la possibilitat *b*) és més versemblant, puix que en la major part dels casos es tracta d'una coloració advertidora.

«Els animals ben defensats per llurs pròpies armes evolucionen en el sentit de fer-se aparents, amb coloracions vistoses i moviments menys ràpids. Els seus depredadors habituals aprenen aviat a deixar-los en pau, i llur coloració característica fa que aquests assaigs causin menys víctimes que si haguessin d'atacar-los repetidament»²⁴. La coloració advertidora, semàtica o aposemàtica³, és un arma adequadíssima per a aquests animalets, que ja hem vist que estan tan ben defensats (espícules, cnidosacs, secrecions àcides i repel·lents, mal gust, etc.; vegeu THOMPSON⁴⁶), i és eficaç, puix que no hi ha depredadors confirmats de quasi cap espècie de nudibranqui.

Si una coloració resulta que afavoreix l'eficàcia d'una espècie, la selecció tendeix a conservar-la; si aquesta espècie es disgrega en espècies filles, de biologia divergent, la selecció tendeix a diversificar cada coloració, adaptant-la a l'ambient o a les exigències ecològiques particulars de cada espècie, o dels diferents morfs de la mateixa espècie. Si una coloració semàtica és particularment eficaç, com la de les vespes, hom comprèn que existeixi una certa pressió de selecció que aboca a l'adopció comuna de la mateixa mostra de color o de la mateixa coloració. Es formen així els anomenats cercles aposemàtics o sinaposemàtics, constituïts per espècies veïnes o no, que comparteixen un mateix motiu de color o de dibuix. Sovint es parla també de cercles mimètics, fent referència al mimetisme de Müller (diferents espècies ben defensades que comparteixen un mateix motiu semàtic) o al de Bates (conjunt d'espècies format per les defensades, amb coloració semàtica, i les indefenses, que les imiten)⁴⁶. Tant si es tracta d'un mimetisme com de l'altre (puix que el caràcter repulsiu o no agradable d'algunes espècies no està comprovat), en els glossodorídids de la Mediterrània, entre d'altres grups de nudibranquis, sembla haver-hi cercles sinaposemàtics ben establerts.

En el quadre número 2 he agrupat les espècies de *Glossodoris* que semblen compartir un mateix motiu de coloració aposemàtica. El resultat prova, al meu entendre, l'existència de diferents grups molt clars, que poden constituir cercles mimètics, en especial el grup I. Les diferents espècies d'un mateix grup han estat reunides en sentit horitzontal, i alguns grups (IV i V) han estat ampliat amb la incorporació d'altres espècies de doriadacis, afins (*Cadlina laevis*) o no, que s'assemblen pel motiu de color o la coloració general. El grup V pot ésser ampliat fins a incloure colidacis (un dels quals és representat), cap als quals convergeix evidentment *Dia-*

phorodoris papillata ³², i així intervindrien diverses espècies de protecció provada (nematocists). Els cinc grups poden ésser caracteritzats de la manera següent:

I) Coloració de fons blava amb vora del mantell i línies longitudinals blanques, grogues i groc taronja.

II) Coloració de fons roja amb taques o punts contrastants, sobretot grocs, i III), coloració de fons rosada amb taques, línies trencades o punts grocs.

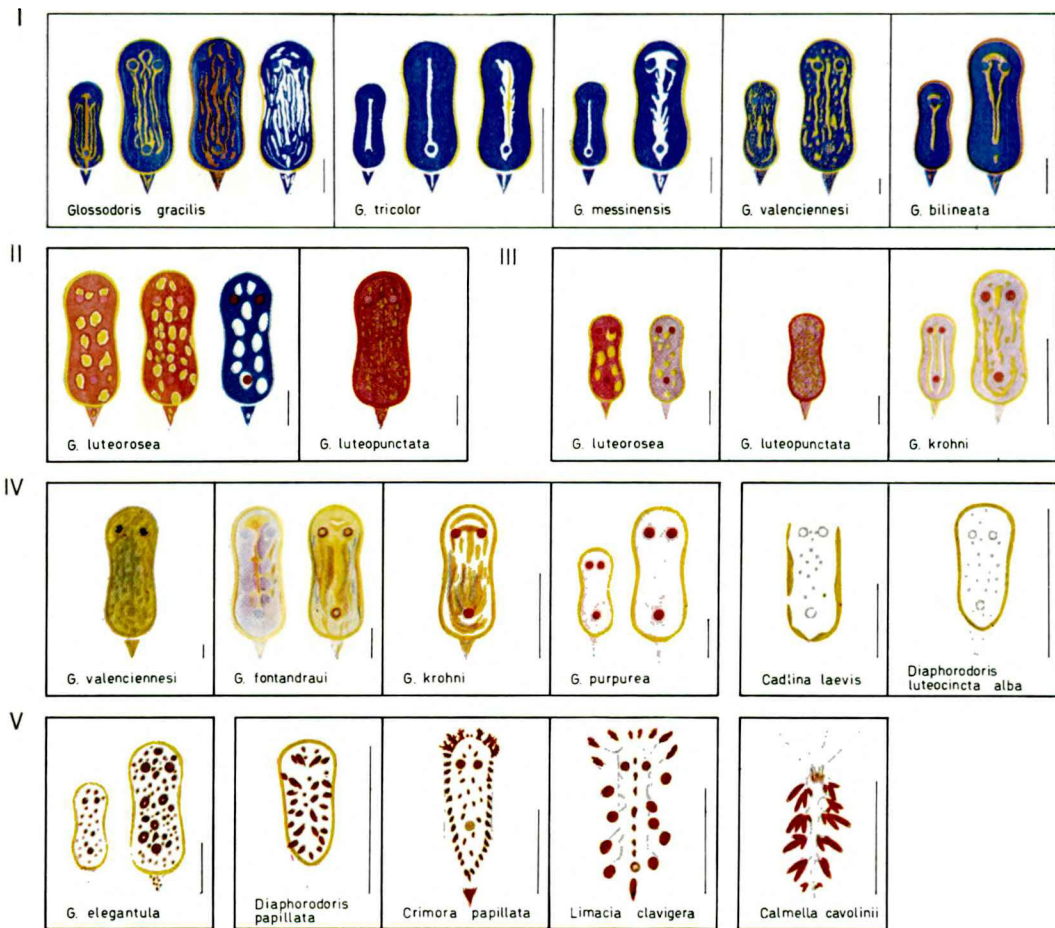
IV) Coloració de fons blanca, o blava o rosada molt pàlida, amb taques i ratlles grogues.

V) Coloració de fons blanca amb taques o papil·les contrastants roges; de vegades, vora del mantell groga.

Naturalment, aquests pretesos cercles aposemàtics deixen d'ésser-ho si les espècies que els formen no coexisteixen, si més no, en un biòtop determinat. A les nostres costes són freqüents les agrupacions de *G. tricolor*, *G. messinensis* i *G. gracilis*, *G. valenciennesi* (groc) i *G. fontandraui*, i al Cantàbric *G. valenciennesi* (blau) i *G. gracilis*, *G. luteorosea* i *G. krohni*; a Canàries *G. valenciennesi* (groc) coexisteix amb *G. punctilucens*, també groc i no representat aquí, i a l'Atlàntic marroquí hom troba *G. luteopunctata* i *G. krohni* ⁸; totes les espècies de les nostres costes, de fet, coexisteixen al corallígen (al Cap de Begur, per exemple), on també hom troba els altres doridacis dibuixats al quadre 2. Per a una exposició més extensa, vegeu Ros ^{37 bis}.

Aquestes agrupacions, que fan referència només a les espècies mediterrànies, serien més nombroses i amb més representants si hom tingués en compte les de les mars càlides, on hi ha un nombre veritablement elevat de glossodorídids (cromodorídids) «blaus», per exemple. Una crítica que pot ésser feta d'antuvi a aquesta agrupació és que potser els depredadors no veuen la coloració esclatant d'aquests animalets, sigui perquè no arriba als fons on viuen tota la llum necessària, sigui perquè els depredadors no tenen els sistemes visuals prou desenvolupats. A la primera objecció hom pot respondre que potser els depredadors potencials no responen als colors, sinó a les mostres o combinacions de contrast, que són conservades en condicions de llum difusa o filtrada com és la del fons. Quant a la segona, hom no en coneix els depredadors i no pot per tant respondre-hi, però molts peixos i crustacis superiors distingeixen colors diferents i demostren preferències per determinades mostres de color en llur aliment o en llur parella sexual.

Els motius que es repeteixen en les diferents espècies d'un cercle aposemàtic són tan semblants, que diferents autors n'han resultat enganyats, i els nudibrànquis no són una excepció. Així, durant molt de temps han estat confosos els juvenils de *Glossodoris gracilis* amb els de *G. tricolor*



QUADRE 2. — Possibles cercles sinosemàtics formats per diferents espècies del gènere *Glossodoris* de les nostres costes i per *Cadlina laevis*, *Diaphorodoris luteocincta* var. *alba*, *D. papillata*, *Crimora papillata* i *Limacia clavigera*. Per a cada espècie han estat esquematitzats el juvenil i l'adult; quan hi ha dos o més adults, llurs models de coloració respectius representen les variacions intraspecífiques extremes, essent la coloració més comuna la de l'esquerra. Brànquies i rinòfors són indicats amb cercles; el traç a la dreta dels esquemes representa 1 cm i es refereix a les dimensions de l'adult. Original de B. Torres

i *G. messinensis*, i els adults d'aquestes dues espècies entre ells¹⁴. *G. elegantula* ha estat considerat fins fa molt poc com a sinònim de *Diaphorodoris papillata*, fins que SORDI¹⁴ demostrà llur identitat. Els errors comesos en aquest aspecte poden ésser comparats només amb els que provenen de la descripció de preteses noves espècies que, de fet, no són sinó formes diferents d'una mateixa espècie (polimorfa?), o bé els juvenils. En el quadre 2 hi ha reproduïdes les mostres de color corresponents al juvenil i a l'adult; quan hi ha dos o més adults sota el mateix encapçalament es tracta de diferències intraspecífiques extremes que cauen dins la variabilitat pròpia de cada espècie.

Si hom accepta el punt de vista de molts especialistes, segons el qual els mimetismes, i especialment els cercles mimètics, tenen un origen simpàtric o bé es donen en espècies actualment simpàtriques, puix que, si no, llur efectivitat és nul·la, aquest és un altre argument que afavoreix la possibilitat d'especiació simpàtrica, sobretot tenint en compte la resta de dades que hom té per als grups considerats.

CONCLUSIONS

Els casos concrets que han estat exposats aporten nous interrogants al dilema de l'especiació simpàtrica, o bé, si ens és permès d'especular, deixen obert el camí a conclusions evolutives que tot just hem esbossat. Resumint tot el que ha estat dit, sembla cert que determinats grups de nudibrànquis compleixen el requeriment que MAYR admet com a única possibilitat per a l'especiació simpàtrica; i no solament això, sinó que plantegen situacions versemblantment originades per un procés evolutiu d'aquest tipus i que són difícils d'explicar si hom accepta l'existència de barreres geogràfiques com a única responsable de l'evolució.

AGRAÏMENT

Bona part de les idees exposades aquí han estat suggerides pel doctor R. Margalef, a qui haig d'agrair també la lectura crítica de l'original. La senyoreta Berta Torres és autora dels esquemes del quadre núm. 2; vagi també per a ella el meu agraïment, que faig extensiu a la SOCIETAT CATALANA DE BIOLOGIA per oferir-me l'ocasió de llegir aquest treball.

BIBLIOGRAFIA

1. AYALA, F. J. — *Competition, Coexistence and Evolution*, «Essays in Evolution and Genetics in Honor of Theodosius Dobzhansky», M. K. Hecht & W. C. Steere Eds. North-Holland (Amsterdam 1970).
2. BIRCH, L. C. — *The meanings of competition*, «Amer. Natural.», 91, 5-18 (1957).
3. COTT, H. B. — *Adaptive coloration in animals*, Methuen (Londres 1966).
4. EDMUNDS, M. — *Protective mechanisms in the Eolidacea (Mollusca, Nudibranchia)*, «J. Linn. Soc. (Zool.)», 47, 25-71 (1966).
5. FOURNIER, A. — *Anatomie, histologie et histochimie du tube digestif de Peltodoris atromaculata Bergh, 1880*, «Vic Milieu», 20 (1-A), 73-93 (1969).
6. FRETTER, V. i GRAHAM, A. — *The origin of species in littoral Prosobranchs*, «Speciation in the Sea», J. P. Harding & N. Tebble Eds. The Systematics Ass., 5 (Londres 1963).
7. GANTÉS, H. — *Glossodoris luteopunctata, une nouvelle espèce de mollusque nudibranche*, «Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc», 7, 133-135 (1962).
8. — *Recherches sur quelques larves de Glossodorididae (Mollusques Opisthobranches)*, «Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc», 42 (4), 267-277 (1963).
9. GAUSE, G. F. — *The struggle for existence*, Williams & Wilkins (Baltimore, 1934).
10. GRAHAM, A. i FRETTER, V. — *The life history of Patina pellucida (L.)*, «J. Mar. biol. Ass. U. K.», 25, 590-601 (1949).
11. HAEFELFINGER, H. R. — *Remarques sur le développement du dessin de quelques Glossodoridiens (Mollusques Opisthobranches)*, «Rev. suisse Zool.», 66, 309-315 (1959).
12. — *Catalogue des Opisthobranches de la Rade de Villefranche-sur-Mer et ses environs (Alpes Maritimes)*, «Rev. suisse Zool.», 67, 323-351 (1960).
13. — *Beiträge zur Kenntnis von Peltodoris atromaculata Bergh, 1880 (Mollusca, Opisthobranchiata)*, «Rev. suisse Zool.», 68, 331-343 (1961).
14. — *Contribution à la systématique des Glossodoridiens méditerranéens (Gastropoda, Opisthobranchia)*, «Rev. suisse Zool.», 76, 703-710 (1969).
15. HARRIS, L. G. — *Nudibranch associations as Symbioses*. Dins «Aspects of the Biology of Symbiosis», T. C. Cheng Ed. Univ. Park Press (Baltimore 1971).
16. HUTCHINSON, G. E. — *Concluding Remarks*, «Sympos. Quant. Biol.», 22, 415-427 (1957).
17. — *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*, Yale Univ. Press (New Haven 1965).
18. KEPNER, W. A. — *The manipulation of the nematocysts of Pennaria tiarella by Aeolis pilata*, «J. Morphol.», 73, 297-311 (1943).
19. KOHN, A. J. — *The ecology of Conus in Hawaii*, «Ecol. Monogr.», 29, 47-90 (1959).
20. — *Food specialization of Conus in Hawaii and California*, «Ecology», 47, 1041-1043 (1966).
21. — *Environmental complexity and species diversity in the gastropod genus Conus on Indo-West Pacific reef platforms*, «Amer. Natural.», 101, 251-259 (1967).
22. — *Microhabitats, abundance and food of Conus on atoll reefs in the Maldives and Chagos Islands*, «Ecology», 49, 1046-1062 (1968).
23. LEVINS, R. — *Toward an evolutionary theory of the niche*, «Evolution and Environment», E. T. Drake Ed., Yale Univ. Press (New Haven 1968).
24. MARGALEF, R. — *Comunidades Naturales*, «Inst. Biol. Mar. Univ. Puerto Rico» (Mayagüez 1962).
25. MAYR, E. — *Systematics and the origin of species*, «Columbia Univ. Press» (Nova York 1942).

26. — *Animal Species and Evolution*, «Harvard Univ. Press.» (Cambridge 1963).
27. — *Especies animales y evolución*, «Ed. Univ. Chile» i «Ed. Ariel» (Barcelona 1968).
28. MILLER, M. C. — *Distribution and food of the Nudibranchiate Mollusca of the South of the Isle of Man.*, «J. Anim. Ecol.», 30, 95-116 (1961).
29. MOORE, J. A. — *Competition between Drosophila melanogaster and Drosophila simulans. II. The improvement of competitive ability through selection*, «Proc. Nat. Acad. Sci.» (USA), 38, 813-817 (1952).
30. MORTON, J. — *The molluscan pattern: evolutionary trends in a modern classification*, «Proc. Linn. Soc. London», 174 (1), 53-72 (1962).
31. MORTON, J. C. — *Molluscs*, «Harper & Brothers» (Nova York 1960).
32. PORTMANN, A. i SANDMEIER, E. — *Zur Kenntnis von Diaphorodoris (Gastr. Nudibranchiata) und ihrer mediterranen Formen*, «Verh. Nat. Ges. Basel», 71, 174-183 (1960).
33. PRUVOT-FOL, A. — *Etude des Nudibranches de la Méditerranée*, «Arch. Zool. exp. gén.», 88 (1), 1-79 (1951).
34. — *Etude de quelques Opisthobranches de la côte atlantique du Maroc et du Sénégal*, «Trav. Inst. Sci. Chérifien», 5, 1-105 (1953).
35. — *Mollusques Opisthobranches*, «Faune de France», 58, Paul Lechevalier (Paris 1954).
36. PURCHON, R. D. — *The Biology of the Mollusca*, «Pergamon Press» (Oxford 1968).
37. ROS, J.-D. — *Contribución al conocimiento de los Gasterópodos Opisthobranquios de las costas catalanas*. Memòria (Beca de Estudios en España, Fundación Juan March). (Barcelona. Inèdit. 1971).
- 37 bis. ROS, J. D. — *Opisthobranquios (Gastropoda: Euthyneura) del litoral ibérico. Estudio faunístico y ecológico*. Tesi. Universitat de Barcelona. 1973.
38. SCHMEKEL, L. — *Ascoglossa, Notaspidea und Nudibranchia im Litoral des Golfes von Neapel*, «Rev. suisse Zool.», 75, 103-155 (1968).
39. SÉGUY, E. — *Code Universel des Couleurs*, Paul Lechevalier (Paris, 1936).
40. SLOBODKIN, L. B. — *Growth and Regulation of Animal Populations*, «Holt», Rinehart & Winston (Nova York 1961).
41. SORDI, M. — *Nuovo ritrovamento di Glossodoris elegantula (PHILIPPI, 1844) (Doris) (Gastropoda, Nudibranchiata)*, «Atti Un. Malacol. Italiana», 1 (1), 20-29 (1970).
42. STAIGER, H. — *Genetical and morphological variation in Purpura lapillus with respect to local and regional differentiation of population groups*, «Année biol.», 33, 251-258 (1957).
43. SWENNEN, C. — *Data on distribution, reproduction and ecology of the nudibranchiate molluscs occurring in the Netherlands*, «Netherlands J. Sea Res.», 1 (1-2), 191-240 (1961).
44. TEST, A. R. — *Ecology of California Acmaea*, «Ecology», 26, 395-405 (1945).
45. THODAY, J. M. — *Components of fitness*, «S. E. B. Symp.», 7, 96-113 (1953).
46. THOMPSON, T. E. — *Defensive adaptations in Opisthobranchs*, «J. Mar. biol. Ass. U. K.», 39, 123-134 (1960).
47. VICENTE, N. — *Contribution à l'étude des Gastéropodes Opisthobranches du Golfe de Marseille*, «Rec. Trav. St. Mar. End.», 42 (58), 133-178 (1967).
48. WICKLER, W. — *El mimetismo en las plantas y en los animales*, «Guadarrama» (Madrid 1968).

DISCUSSIÓ

VALLMITJANA

Comenta l'ultraestructura cel·lular a propòsit de l'evolució en els mol·luscs.

Per les relacions possibles amb el tema a desenvolupar hom suggereix unes consideracions de tipus morfològic. Els espermatozoides presenten una organització aparentment simple i força homogènia en totes les espècies; no obstant això, en alguns grups són més complexos i amb característiques o modificacions especials: això sol succeir en grups molt evolucionats.

Bé que és difícil d'aplicar conclusions exactes i definitives en la morfologia i en l'estructura (i encara millor, ultraestructura) dels espermatozoides, això pot contribuir a fixar el nivell filogenètic d'un determinat grup taxonòmic (TUZET, etc.).

En el cas present, si no hem escoltat o interpretat erròniament certs punts de l'exposició, les característiques citològiques que exposen, recolzen o coincideixen amb els principals punts del procés evolutiu que han estat mantinguts per als opistobranquis i altres.

Els senyals possibles d'evolució i ultraadaptació en els espermatozoides, són: aglomeració dels condriosomes en un nombre d'elements reduït (fins a una sola mitocòndria o condriosfera); tendència del centríol a endinsar-se en el nucli; també, l'aparició de components especials (fibres, etc.) Potser derivats d'un segon centríol, o veritable flagel dins el nucli. També, l'emigració del corpuscle basal pot arribar a situar-se a la part anterior del cap, al mateix nivell de l'acrosoma o fins i tot anterior a aquest. Pèrdua del flagel. Formacions especials en l'organització flagellar.

Resumint, els espermatozoides poden contribuir amb la seva morfologia a una determinada posició i al desenvolupament filogenètic d'un grup, generalment en concordança amb altres criteris.

ROS

Poden ajudar molt les observacions al microscopi electrònic, i el camí que el doctor VALLMITJANA assenyalava ha estat encetat recentment per BEEMAN, HOLMAN, THOMPSON i altres autors. Una altra possibilitat de la microgra-

fia electrònica és, al meu entendre, l'estudi de les espícules que molts opistobranquis nus presenten al mantell; un tal estudi podria aclarir definitivament si aquestes formacions són reminiscències de la conquilla ancestral (amb valor, doncs, filogenètic i evolutiu), o són mers acúmulos o incretes procedents de l'aliment (sobretot, esponges). L'estudi pels mateixos procediments de ràdules i altres formacions dures relacionades amb l'alimentació, bé que interessant en altres aspectes, entre els quals hi ha la filogènia de grans grups, creiem que pot aportar molt poc a l'esbrinament dels processos de microevolució de què principalment hem parlat, puix que aquestes estructures anatòmiques es troben molt adaptades a la textura particular del substrat del qual s'alimenta l'animal, i es donen molt sovint processos de convergència que condueixen a analogies desconcertants (Risso-Domínguez, C. J., «Ann. Mus. Civ. Storia Nat. Genova», 73, 141-171 (1962)).

GADEA

L'estudi presentat en aquesta ponència sembla que es refereixi més a la selecció natural que no pas a l'evolució *sensu stricto*, entesa no en el sentit històric, ans en el sentit causal i fenomenològic.

ROS

L'evolució *sensu stricto* no pot prescindir de la selecció, natural o induïda artificialment. De fet, només els lamarckistes *sensu lato* han oblidat o ignorat d'antuvi el paper de la selecció natural en l'evolució dels éssers vivents, paper reconegut des de Darwin fins a l'actual teoria sintètica. Potser la seva objecció apunta cap a la manera com ha estat exposat el tema, és a dir, d'una forma més aviat ecològica, en lloc de fer-ho seguint un camí «ortodox». Estic d'acord amb el doctor GADEA si vol dir que aquest no és un tema per a ésser exposat basant-se exclusivament en dades ecològiques, però són aquestes les que teníem a mà, i qualsevol aportació que pugui contribuir al coneixement de la història d'un tàxon ha de tenir cabuda dins una teoria evolutiva general.