



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS**

Instituto de Biología

Revisión Sistemática y Análisis Filogenético  
del Género *Navanax* Pilsbry, 1895  
(Mollusca: Opisthobranchia: Aglajidae)

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

Beatriz Andrea Zamora Silva

DIRECTORA DE TESIS: DRA. EDNA NARANJO GARCÍA

MÉXICO, D.F

OCTUBRE, 2008



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

# CONTENIDO

Agradecimientos .....	1
Resumen .....	3
Abstract .....	4
Presentación .....	5
Introducción .....	6
Antecedentes .....	14
Hipótesis .....	17
Objetivos .....	17
Materiales y Métodos .....	18
Resultados .....	24
Lista de especies y sinónimos .....	24
Descripciones taxonómicas .....	27
Análisis filogenético .....	41
Discusión general .....	42
Historia taxonómica de los géneros <i>Aglaja</i> Renier, 1807 y <i>Chelidonura</i> A. Adams, 1850 .....	42
Los límites taxonómicos de los géneros <i>Aglaja</i> , <i>Chelidonura</i> y <i>Navanax</i> .....	44
Análisis de los caracteres utilizados en la filogenia .....	46
Relaciones filogenéticas entre las especies de <i>Navanax</i> , <i>Aglaja</i> y <i>Chelidonura</i> .....	47
Conclusiones .....	48
Apéndice I: Descripciones originales .....	50
Apéndice II: Claves taxonómicas .....	55
Apéndice III: Imágenes de ejemplares secos (conchas) .....	57
Referencias bibliográficas .....	59

# AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, por brindarme los recursos académicos, económicos y las opciones administrativas que me permitieron obtener mi grado de Maestra en Ciencias.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento otorgado (proyecto 188890) durante el período de vigencia de mis estudios de posgrado.

Al *Natural History Museum of Los Angeles County* y al Dr. Ángel Valdés Gallego por el financiamiento para realizar una estancia de investigación y por el apoyo en el proceso de préstamo de ejemplares científicos. Los conocimientos adquiridos y la facilidad de diversos recursos utilizados en dicha estancia enriquecieron significativamente el contenido de esta tesis.

A los miembros de mi comité tutorial, Dra. Edna Naranjo García, Dra. Blanca Estela Buitrón Sánchez y Dr. Juan José Morrone Lupi; por la paciencia, disponibilidad, confianza y aportaciones brindadas durante el curso de mi maestría y en el proceso de titulación.

A mis sinodales, Dr. Atilano Contreras Ramos y M. en C. Zoila Graciela Castillo Rodríguez, por sus atinados comentarios y las correcciones realizados para el mejoramiento de esta tesis.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitir mi formación bajo sus normas de exigencia, estatutos académicos y por brindarme la oportunidad de desempeñarme profesionalmente en sus aulas.

A las personas que facilitaron el envío de ejemplares científicos: Terry Gosliner (*California Academy of Sciences*), al personal del Departamento de Zoología de Invertebrados del *National Museum of Natural History, Smithsonian Institution*: Miroslav Harasewych, Linda Cole, Tyjuana Nickens y Paul Greenhall.

A quienes me brindaron apoyo técnico y/o académico o colaboraron con críticas y comentarios para el desarrollo de este trabajo: Giar Ann Kung (Laboratorio de Microscopía Electrónica, *Natural History Museum of Los Angeles County*), Anne DuPont (University of New Hampshire), Dra. Mónica Springer y M. en C. Yolanda Camacho (Museo de Zoología, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica), M. en C. Berenit Mendoza Garfias (Laboratorio de Microscopía Electrónica, Instituto de Biología, UNAM), Dr. Jesús Ortea Rato (Universidad de Oviedo), Dr. Manuel Caballer Gutiérrez (Universidad de Cantabria), al Biol. José Luis Tello Musi (Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM) y al Maestro Raymundo Lecuanda Camacho (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM).

A la Familia Hernández y a Michael Bialorke por su apreciable apoyo y cariño ofrecidos durante mi estancia en Los Angeles, California.

A la Dra. Martha Reguero Reza, por la paciencia y la confianza durante el tiempo que laboré en el laboratorio de Malacología del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.

A mi maestro José Antonio Martínez Pérez por brindar el ánimo que siempre me motivó a seguir y culminar esta tesis.

A Julio Magaña Cubillo, por su apoyo para obtener ejemplares científicos, por facilitar diversos materiales de consulta y por su ayuda en la edición de algunas imágenes presentadas en esta tesis.

A mi familia, por apoyarme cada quien a su manera.

A mis amigos: Tania Islas Peña, Antonio Araujo Soto, Guillermo Jiménez Cortés y Emmanuel Barrera García, quienes me brindaron su apoyo en algún momento de mis estudios, o en el tiempo que no dediqué a los mismos.

Y a Ernesto Arce Camacho, por su apoyo en el inicio de mi maestría.

## R E S U M E N

El género *Navanax* tiene tres especies, todas distribuidas en costas mexicanas: *Navanax inermis* (Océano Pacífico), *Navanax aenigmaticus* (Océano Pacífico, Golfo de México y Mar Caribe) y *Navanax polyalphos* (Océano Pacífico). La sistemática de este grupo es realmente compleja, su estudio ha provocado que muchas de sus especies sean trasferidas de un género a otro en repetidas ocasiones, lo que ha conducido a numerosas confusiones nomenclaturales que se incrementan debido a la falta de definición de caracteres morfológicos y anatómicos que establezcan claramente los límites taxonómicos de las especies. Para abordar la problemática anterior, se realizaron disecciones de ejemplares del género *Navanax* y de otros dos géneros de la familia Aglajidae con gran similitud morfológica y anatómica (*Aglaja* y *Chelidonura*), así como un análisis filogenético con enfoque cladista en el que se incluyeron 8 especies y 31 caracteres. Se presenta el resultado del análisis nomenclatural (lista de especies válidas, sinónimos y un recuento histórico de las aportaciones que diversos autores han hecho al respecto); así como una redescrición amplia de los géneros y especies, la cual incluye caracteres de la morfología externa y de su anatomía. La comparación anatómica estableció que los géneros *Aglaja* y *Navanax* constituyen una entidad genérica única e independiente de *Chelidonura*, lo cual se reflejó además en la filogenia obtenida para estos taxones. La especie *Navanax inermis* fue trasladada al género *Aglaja* (ahora *Aglaja inermis*), se reinstauró la especie *Posterobranchaea maculata* como el nombre válido con prioridad de autoría sobre *Navanax aenigmaticus* y se trasladó la especie *Navanax polyalphos* al género *Chelidonura* (ahora *Chelidonura polyalphos*).

## A B S T R A C T

The genus *Navanax* has three species, all of them distributed in Mexican coasts: *Navanax inermis* (Pacific Ocean), *Navanax aenigmaticus* (Gulf of Mexico, Pacific Ocean and Caribbean Sea) and *Navanax polyalphos* (Pacific Ocean). The systematic and phylogenetic relationships of this group is very confused, its study has caused the transfer of many species between other genera of Aglajidae. To aboard this problem, almost 150 specimens of *Navanax* and other two genus of Aglajidae (*Aglaja* and *Chelidonura*) were dissected, furthermore, a phylogenetic analysis with cladistic emphasis, wich includes 8 species and 31 characters, was done too. The result of nomenclatural analysis (valid species, synonym, taxonomical and historical review) and redescription of genus and species are presented. The anatomical comparission showed *Aglaja* and *Navanax* like unique generic entity, independent of *Chelidonura*. Phylogenetic trees support this proposal. *Navanax inermis* was changed to *Aglaja* (now *Aglaja inermis*), *Posterobranchaea maculata* was stated like valid name with nomenclatural priority over *Navanax aenigmaticus*, and *Navanax polyalphos* was transferred to *Chelidonura* (now *Chelidonura polyalphos*).

# P R E S E N T A C I Ó N

En esta tesis se estudian las especies del género *Navanax*, un grupo de cefalaspídeos (Gastropoda: Opisthobranchia) con representantes en las costas mexicanas, que hasta hace algunos años no había sido tratado. La presencia de estos organismos en ambientes de gran importancia ecológica, como arrecifes coralinos, manglares u otros con cierto grado de perturbación, su asociación con sustratos específicos (algas pardas o pastizales marinos), los patrones de coloración únicos según la localidad, la simpleza de su morfología externa en contraste con la complejidad de sus estructuras internas y los procesos biológicos relacionados a la función de las mismas, así como sus relaciones evolutivas vuelven a este grupo un objeto de estudio interesante para sustentar un proyecto de Maestría en Ciencias Biológicas con énfasis en Sistemática.

Una de las preguntas a la que esta tesis da respuesta, versa sobre los límites morfológicos y nomenclaturales de *Aglaja*, *Chelidonura* y *Navanax*, géneros ligados por la similitud corporal y por las relaciones filogenéticas que los ubican como taxones estrechamente relacionados. Además, la validez nomenclatural, la distribución geográfica, la identidad específica, la definición de caracteres diagnósticos con mayor peso y utilidad para la reconstrucción de la filogenia de las especies de *Navanax* también son cuestiones de importancia para este trabajo.

Las herramientas utilizadas en esta tesis para la resolución de dichas cuestiones son la revisión sistemática del género y sus especies, el análisis de la morfología externa y de la anatomía de ejemplares procedentes de diversas colecciones malacológicas, así como un análisis filogenético utilizando datos morfológicos que fueron procesados mediante métodos cladistas basados en parsimonia.

Finalmente, con la publicación de esta tesis, la autora busca impulsar el estudio de grupos de moluscos pobremente estudiados en nuestro país, tomando en cuenta no sólo la información proporcionada por la Sistemática tradicional, sino también aquella que se obtiene con un análisis cladista, el cual en un futuro deberá incluir caracteres moleculares. Por otro lado, se pretende fortalecer la presencia de estas especies en acervos científicos nacionales, mismos que hasta el día de hoy no dejan de tener poca representatividad de la biodiversidad de opistobranquios de México.



# INTRODUCCIÓN

Los opistobranquios (*opisto*: posterior; *branchia*: branquia) son moluscos gasterópodos que presentan coloraciones vistosas, cuerpos y estructuras considerablemente bellas, variadas y ornamentadas. Son conocidos comúnmente con el nombre de babosas marinas y existen en la actualidad aproximadamente 6000 especies en todo el mundo (Behrens, 1991). Tienen una distribución mundial, pero la mayor cantidad de especies se han registrado para arrecifes de coral, playas rocosas, praderas de pastos marinos, manglares y otros ambientes con influencia marina tropical. En México se han registrado alrededor de 400 especies (Sánchez, 1999; Gosliner, 1992).

Un fenómeno importante en la historia evolutiva de los opistobranquios es la detorsión. Durante este proceso se pierde la asimetría corporal externa, la cavidad del manto rota de la parte anterior hacia la parte posterior del lado derecho del animal, las branquias y el intestino se ubican posteriormente y los cordones nerviosos regresan a su posición lineal sin cruzarse (Thompson, 1967).

A diferencia del resto de los gasterópodos, los opistobranquios exhiben una tendencia evolutiva hacia la pérdida, reducción o internalización de estructuras corporales, lo cual ha originado una gran diversidad de formas, colores, ambientes, técnicas de caza, alimentación y mimetismo en ellos (Thompson, 1976; Mikkelsen, 1998).

Las babosas marinas presentan una amplia gama de formas corporales que van desde similares al resto de los gasterópodos con concha espiralada, hasta formas altamente complejas que carecen de la misma. Con la pérdida de la concha, muchas estructuras externas han aparecido en los opistobranquios, tal es el caso de los rinóforos, ceratas, tentáculos sensoriales, papilas etc. En algunos géneros como *Acteon*, *Rictaxis* o *Retusa*, la concha es fuertemente calcificada y la espira está elevada por encima de las vueltas corporales. En algunas familias como Hydatinidae, Cyclichnidae, Retusidae, Haminoeidae, Bullidae, y Akeridae se presenta una concha buloidal en la cual la espira se encuentra hundida y contenida dentro de las vueltas corporales. Algunas otras formas de la concha son en forma de lapa (Umbraculidae), bivalva externa (Juliidae), aplanada e interna (Aglajidae), externa con numerosas ornamentaciones (Thecosomata) o ausente en adultos (*Pleurobranchus*, *Elysia*) (Figura 1) (Gosliner, 1994).

El epitelio de la mayoría de los opistobranquios está cubierto por diferentes tipos celulares y cilios. La ciliación está bien desarrollada en los márgenes del manto y en la parte ventral del pie, estos cilios en ocasiones tienen la función transportadora de esperma. Muchos opistobranquios pueden mantener células de fuentes externas en su epitelio, como los sacoglosos, quienes pueden almacenar cloroplastos y zooxantelas para realizar la fotosíntesis (Thompson, 1976); o como la mayoría de los aeolidáceos que retienen los nematocistos obtenidos de su principal alimento (hidrozoos) en pequeños sacos ubicados en las ceratas del animal.

Algunos opistobranquios poseen dentro del manto glándulas que secretan sustancias ácidas como ácido sulfúrico (*Pleurobranchus*) (Thompson, 1960), tinta amarilla (Aglajidae) (Rudman, 1972a) o morada (*Aplysia*) (Beeman, 1968). Externamente, el epitelio de los opistobranquios puede estar ornamentado con pústulas, espículas, verrugas, tubérculos o cariofilidios (tubérculos ciliados rodeados por espículas) con función sensorial (Gosliner, 1994).

Tras la reducción y pérdida de la concha, los opistobranquios han desarrollado diversas estrategias de defensa (Mikkelsen, 2002). La secreción de sustancias químicas irritantes y la presencia de colores llamativos (aposemáticos) permiten a los opistobranquios eludir y alejar a sus depredadores. En los opistobranquios, la coloración externa tiene otras funciones además de la protección, tales como emitir señales interespecíficas con fines reproductivos y de mimetismo (Edmunds, 1987).

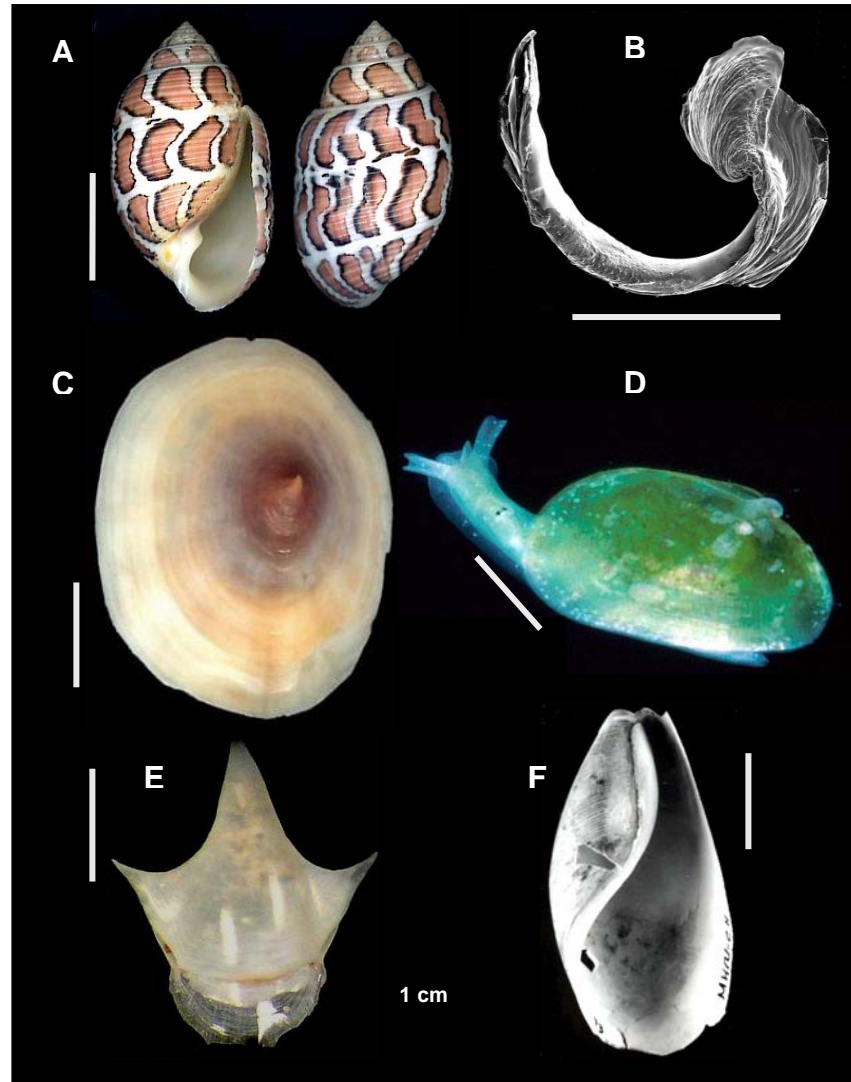


Figura 1.- Imagen de algunas conchas de opistobranquios  
 A: *Acteón*; B: *Navanax*; C: *Umbraculum*; D: *Tamanovalva*; E: *Cavolinia*; F: *Scaphander*.  
 Autor: A, C, D y E: Rudman, 2004. B: Zamora, A. F: Loyola, C.

Algunos opistobranquios presentan un estado plesiomorfo con torsión de toda la masa visceral. Esta condición se refleja en la morfología del sistema nervioso central, la cual posee un par de nervios cruzados (estreptoneuría), un par de ganglios cerebrales separados por una comisura cerebral, un par de ganglios pleurales y en posición posteroventral, un par de ganglios pedales. Todos estos ganglios están unidos por nervios conectivos. Los ganglios pedales están unidos por una comisura nerviosa que atraviesa la parte ventral de la masa bucal. Desde la parte posterior de los ganglios pleurales emerge un cordón nervioso que se extiende hasta limitar con un par de ganglios parietales. En muchas especies con sistema nervioso estreptoneuro, esta torsión ocurre en la parte media del cuerpo. En especies más derivadas se presenta una condición diferente a la antes descrita, en la cual los cordones nerviosos no están cruzados o torcidos (eutineuría). El sistema nervioso eutineuro es resultado del proceso de detorsión y ha aparecido al menos seis veces en diferentes linajes dentro de la historia evolutiva de los opistobranquios (Gosliner, 1994).

Algunos opistobranquios poseen neuronas gigantes que pueden ser estimuladas independientemente. Esta característica ha permitido estudios neurofisiológicos utilizando como modelo a algunas especies de *Aplysia*, *Navanax*, *Pleurobranchaea*, *Tritonia* y *Hermisidea*. En muchos opistobranquios existe una estructura sensorial llamada "órgano de Hancock", la cual consta de dos series de placas o láminas situadas a cada lado

de la abertura bucal. La función de los órganos de Hancock es desconocida (Thompson, 1976; Gosliner, 1994). Los rinóforos (proyecciones dorsales del manto, a veces con capacidad reversible) constituyen un efectivo órgano sensorial en especies que carecen de órganos de Hancock (Gosliner, 1994). Muchos opistobranquios poseen un segundo par de tentáculos orales con los que pueden manipular presas o pedazos de alimento. Otras estructuras sensoriales en los opistobranquios son colas mucosas quimiorreceptoras, fibras sensoriales ubicadas a cada lado de la abertura bucal (Aglajidae) y curúnculos (láminas o placas convolutas) ubicados entre los rinóforos de algunos nudibranquios (Gosliner, 1994). Algunos autores consideran a las ceratas como órganos sensoriales (Mac Farland, 1924; Marcus, 1962).

El sistema circulatorio de los opistobranquios es similar al resto de los moluscos. Generalmente tienen un corazón con dos cámaras, algunos vasos y senos sanguíneos cerca del corazón. En la mayoría de las especies el corazón contiene una cavidad pericárdica. En algunos opistobranquios sin torsión, el ventrículo se ubica anteriormente debido al desplazamiento de la cavidad palial. Del ventrículo fluye sangre a través de la aorta hacia las arterias anteriores y posteriores; todos los gasterópodos poseen un par de estas arterias, las cuales se ramifican formando senos sanguíneos distribuidos por todo el cuerpo del animal. La sangre sin oxígeno se acumula en esos senos sanguíneos y se recolecta en un seno abdominal ventral; una parte de esta sangre es transportada por venas aferentes hacia el ctenidio, luego es llevada por venas eferentes hacia la aurícula. El resto de la sangre entra al riñón desde el seno abdominal ventral y es transportada por senos eferentes hacia un seno branquial donde la sangre retorna a la aurícula (Gosliner, 1994).

El sistema digestivo de los opistobranquios consta de una boca en posición anteroventral; un esófago que varía en grosor y longitud según la especie; un bulbo bucal musculoso, el cual puede tener en su interior una rádula y/o mandíbulas y/o un buche. En la parte basal del esófago, donde se une con el bulbo bucal, se encuentran un par de glándulas salivales. Algunas secciones del esófago se engrosan y pueden modificarse como un buche con paredes delgadas o una molleja muscular. Dentro de la molleja puede haber placas quitinosas para digerir presas. Después de la molleja, el esófago se angosta y se introduce dentro de la glándula digestiva, dentro de la cual puede haber placas quitinosas que ayudan en el proceso de digestión de presas. La glándula digestiva junto con la ovotestis forma una masa glandular no diferenciada que constituye la mayor parte de la masa visceral. El estómago se angosta de nuevo para formar el intestino y este conducto termina en el ano (Rudman, 1972b).

El régimen alimenticio de los opistobranquios es muy variado. Muchos grupos se alimentan de algas verdes o pardas abundantes en la franja infralitoral hasta los 30 metros de profundidad (Sacoglossa, Anaspidea). Existen otros opistobranquios depredadores que han desarrollado una gran especificidad respecto a sus presas. Los ejemplos más claros de esta estrecha relación depredador-presa se presentan comúnmente en grupos de nudibranquios, por ejemplo las especies de Tritoniidae que se alimentan sólo de alcionáceos y gorgonáceos; Dendronotidae que se mantienen sobre colonias de hidroides tecados y atecados; los Aegiretidae buscan anémonas, octocorales y zoantideos y Asteronotidae que comen únicamente esponjas y briozoos (Nybakken y Mc Donald, 1981).

Salvo algunas excepciones, todos los opistobranquios son hermafroditas simultáneos. Muchas especies se acoplan en una cópula recíproca en la que el esperma es intercambiado por ambos individuos. El arreglo más primitivo del sistema reproductor de los opistobranquios es denominado monoáulico; en este tipo hay un pene no reversible seguido de una próstata glandular; posteriormente se encuentra un conducto genital en el que se conectan todas las estructuras de forma simple. De la ovotestis surge un canal hermafroditico que se extiende hasta la ampolla o vesícula seminal. La ampolla almacena por tiempos breves al esperma endógeno (autoesperma) y lo deposita en un conducto postampular (o receptáculo seminal). Este conducto postampular se une con el semen exógeno (aloesperma) y ambos entran a la masa glandular femenina. La masa glandular femenina consta de 3 estructuras: la glándula de la albúmina (que agrega una capa nutritiva a los huevos fertilizados), la glándula de la mucosa (la más grande del complejo glandular femenino y recubre a los cigotos de mucopolisacáridos) y la glándula de la membrana (agrega una cápsula membranosa alrededor de los cigotos). La glándula femenina limita con el gonoporo palial, donde se une con la bursa copulatrix; esta

estructura es frecuentemente el sitio donde el esperma exógeno es depositado tras la cópula. Siguiendo del gonoporo palial surge un canal espermático ciliado hacia el pene, generalmente no reversible, situado en el lado derecho del cuerpo. En algunas especies de Bullacea, Philinacea, Diaphanidae, Thecosomata, Aglajidae, Gymnosomata, Phillinoglossa y Acochlidiacea se presenta un sistema reproductivo monoáulico típico; excepto por un pene reversible cubierto por un tejido especial situado en la región cefálica (Thompson, 1976; Gosliner, 1994).

Debido al peso taxonómico de las variaciones morfológicas del sistema reproductor de los opistobranquios, se detalla a continuación la estructura de algunos órganos (información tomada de Marcus, 1962; Rudman, 1974; Thompson, 1976 y Gosliner, 1994):

- a) **Ovotestis:** Constituye la estructura con mayor volumen de la masa visceral de los individuos maduros. En muchas especies las partes femenina y masculina de este órgano son indiferenciables. Comúnmente las especies de opistobranquios tienen la parte femenina rodeando a la masculina.
- b) **Ampolla:** La ampolla es una extensión del conducto hermafroditico y se localiza en posición distal respecto a la ovotestis. Es el sitio de almacén de autoesperma, el cual es almacenado en pequeños paquetes hasta que es utilizado.
- c) **Bursa copulatrix:** Es el sitio de recepción inicial del esperma exógeno depositado tras la cópula, también funciona como zona de formación de gametos. En muchos taxa la bursa copulatrix se pierde y sólo el receptáculo seminal almacena esperma por largos periodos de tiempo; sin embargo muchos nudibranquios (Flabellinidae, Eubranchidae, Aeolidiidae) poseen ambas estructuras.
- d) **Próstata:** En muchos opistobranquios con sistema reproductor monoáulico, la próstata se asocia con el pene cefálico. En especies androdiaulicas, el conducto masculino se encuentra hundido y contiene elementos glandulares prostáticos. La próstata de los sacoglossos y muchos nudibranquios se presenta de dos formas: ligada a los vasos deferentes o como una serie de lóbulos con conductos separados que posteriormente se unen a los vasos deferentes. Los notaspideos carecen de próstata.
- e) **Pene:** La condición plesiomórfica del pene de los opistobranquios es no reversible con ubicación en la parte derecha de la cabeza y con comunicación a la abertura hermafroditica por medio de un canal espermático ciliado. En casi todas las especies se presentan penes sin armaduras o ganchos sujetadores. En los opistobranquios derivados el pene se asocia con la próstata y presenta múltiples variaciones en forma y tamaño según la especie. En algunos géneros como *Diaphana*, *Bulla* y *Haminoea* se presenta un canal secundario que se fusiona formando una papila peneana. En los géneros de la familia Aglajidae existe una considerable variación de la morfología antes descrita: el pene plesiomorfo se encuentra en todas las especies conocidas de *Nakamigawaia*, *Odontoglaja*, *Chelidonura*, *Aglaja*, *Phillinopsis*, algunas especies de *Melanochlamys* y *Navanax*. Sólo en algunas especies de *Aglaja* la próstata es simple pero presenta un anillo cuticular situado en la base de la papila peneana. En anaspideos el pene está armado con pequeños bloques de ganchos con forma de espinas; en sacoglossos va desde la condición plesiomórfica hasta penes armados con un estilete peneano; los notaspideos y nudibranquios tienen penes simples y desarmados con papilas y vasos deferentes transportadores de esperma. En muchos dóridos, la cerata adyacente al gonoporo se modifica a manera de gancho para fijar al otro individuo durante la cópula.

En todos los opistobranquios la cópula es recíproca, dos individuos se acoplan cabeza con cola con sus lados derechos opuestos. En raras ocasiones un individuo adopta una actitud pasiva mientras que el otro actúa en forma dominante. Casi todos los opistobranquios copulan en numerosas ocasiones (*"Individuals are promiscuous..."*) incluso en épocas no reproductivas o temporalmente poco favorables. En algunas especies de aplisiomorfos es común observar largas cadenas formando una masa viscosa de individuos copulando, esta cópula puede durar varias horas (Thompson, 1976).

La erección del pene es posible gracias a los fluidos del tejido conectivo que rodean la base de este órgano. Durante la cópula el pene de cada individuo se inserta dentro de la bursa copulatriz de su pareja y el esperma es introducido por contracciones musculares de la vesícula seminal y de los vasos deferentes. La oviposición, en la cual los ovocitos son expulsados de los túbulos de la ovotestis, ocurre usualmente en las noches. Los huevos fecundados son cubiertos de capas mucosas secretadas por los componentes estructurales de la glándula femenina; luego de esto, la masa de huevos es expulsada al exterior en cuatro diferentes formas: a) en forma de cintas largas unidas por los bordes y enrolladas en forma de espiral; b) en forma cilíndrica formando largas cadenas espirales; c) formando una masa ovoide o globular adherida al sustrato por un tallo gelatinoso y d) en forma de riñón adherida al sustrato por uno de sus extremos (Thompson, 1976).

El desarrollo larvario de los opistobranquios puede darse en tres tipos (Thompson, 1976):

**Tipo 1.** Especies con larva planctotrófica: Este tipo incluye a casi todos los opistobranquios. Se producen masas de 10-26, 000,000 huevos cada una; estos huevos contienen embriones múltiples (más de 50 por huevo). La larva véliger resultante se forma tras en un periodo de 2 a 8 días de incubación. Esta larva carece de ojos y propodio, pero posee un velo, subvelo, músculo retractor de la concha, nefrídio, un par de nefrocistos, glándula mucosa metapodial y opérculo; el manto es inicialmente indiferenciado y se va uniendo a la protoconcha gradualmente. También posee un aparato cefalopedal alimenticio, con el cual captura microorganismos planctónicos durante aproximadamente 3 días, periodo que antecede a la metamorfosis.

**Tipo 2.** Especies con larva lecitotrófica: El término "lecitotrófica" se refiere a las larvas que pueden o no alimentarse de microorganismos planctónicos ya que la masa de huevos le provee los nutrientes necesarios para llevar a cabo la metamorfosis. Este tipo de desarrollo se presenta en algunos cefalaspideos, nudibranquios y sacoglosos pero no en anaspideos. Se forman huevos de gran tamaño y se almacenan en pequeños grupos (50 a 150 huevos por grupo); en ocasiones se presentan embriones múltiples. La larva véliger se incuba durante 4 a 42 días. Esta larva libre-nadadora posee ojos, rádula, propodio, velo, subvelo, músculo retractor larval, riñones bien desarrollados, opérculo y glándula metapodial y propodial.

**Tipo 3.** Especies con desarrollo directo: Este tipo de desarrollo está presente en cefalaspideos, sacoglosos y nudibranquios. Se producen grandes masas de huevos ordenadas en pequeños paquetes que contienen hasta 500 huevos por puesta. Los embriones múltiples son muy raros; el periodo de incubación de la véliger es de 13 a 50 días, después de los que emerge una post-larva bentónica (juvenil) que carece de nefrocistos, músculo retractor, velo, subvelo, glándulas pedales, concha y opérculo; el manto se invierte y se convierte en parte del tegumento dorsal; ojos y rádula están generalmente presentes.

En los últimos años se le ha prestado una gran atención al estudio del origen y evolución de los moluscos y a su consecuente repercusión en el sistema de ordenamiento taxonómico (García-Cubas, Escobar y Reguero, 1995). Por ello es importante realizar revisiones taxonómicas y análisis sobre las relaciones filogenéticas de las especies mexicanas, las cuales han sido poco analizadas a pesar de tener amplia representatividad en nuestros litorales.

Es probable que los opistobranquios derivaran de algún grupo de mesogastrópodos parafiléticos (Gosliner, 1988) y que las especies actuales junto con los pulmonados conformen un clado (Euthyneura) que comparte además de caracteres del sistema nervioso, muchas otras semejanzas morfológicas del ctenidio, sistema digestivo y reproductivo (Gosliner y Ghiselin, 1984).

Los registros paleontológicos de los opistobranquios se restringen a los grupos con conchas bien calcificadas y ocasionalmente a aquellas especies con presencia de concha en etapas larvarias. Algunas especies fósiles de cefalaspideos, acteónidos y ringicúlidos han sido encontradas en estratos del Triásico, Cenozoico y Carbonífero, sin embargo el registro fósil de los opistobranquios ha sido insuficiente para la reconstrucción filogenética ya que los caracteres observados en conchas fosilizadas no pueden ser comparados con formas vivientes de babosas sin concha (Valdés y Lozouet, 2000).

Al abordar el origen de los moluscos, a menudo se observan diversas controversias no resueltas. Una de ellas trata sobre el probable ancestro y grupos hermanos de los moluscos (en teorías actuales, se indica que podría ser un gusano aplanado o una especie de anélido-artrópodo). Datos moleculares recientes sustentan la hipótesis evolutiva de los moluscos a partir de un linaje celomado metamérico (Bieler, 1992).

Una controversia relativa a los gasterópodos va ligada a la interpretación del fenómeno de la torsión, el cual ocurre en la ontogenia de todos los gasterópodos y se refiere al giro dextrógiro de la masa visceral y del manto a 180° relativos al eje anteroposterior del complejo cabeza-pie. La torsión es un carácter útil en el estudio de la filogenia, relaciones ancestro-descendiente y del grupo hermano de la clase Gastropoda (Bieler, 1992).

Se ha propuesto el término Heterobranchia para incluir a diversos grupos de Prosobranchia, Opisthobranchia+Pulmonata (Euthyneura) y Architectonicoidea (Haszprunar, 1988) los cuales comparten ancestros comunes con *Doris*, *Helix* y *Conus*. Distintos autores sostienen que el origen de los opistobranquios son los grupos más primitivos de Mesogastropoda, mientras que otros malacólogos indican que el ancestro directo sería un tipo de arqueogastrópodo monotocárdico (Ponder y Lindberg, 1997). Una corriente evolutiva más actual sostiene que Opisthobranchia es un clado separado de Pulmonata con igual importancia que el resto de las subclases de los gasterópodos, hipótesis que resta valor filogenético a la categoría Euthyneura. Esta nueva controversia es un tanto difícil de aceptar, ya que muchos autores (e.g. Gosliner y Ghiselin, 1984) reconocen que opistobranquios y pulmonados poseen numerosos caracteres en común y probablemente ancestría compartida. Además, casi todos los trabajos filogenéticos realizados hace apenas unos cuantos años involucran a cualquier opistobranquio con el linaje de los pulmonados (Ponder y Lindberg, 1997). Trabajos recientes sobre filogenia molecular (e.g. Wollscheid y Wägele, 2003) apoyan esta hipótesis.

El estudio del origen de los opistobranquios exhibe inconvenientes serios debido a que existe un gran número de sinonimias nomenclaturales y similitudes morfológicas que confunden los límites de las especies; también se presentan múltiples caracteres convergentes que indican diversos procesos de pérdida, modificación o adquisición de estructuras. En todas las categorías taxonómicas que conforman la subclase Opisthobranchia se observan 60 a 80% de paralelismos, convergencias y/o reversiones. Esta es la mayor razón por la que autores como Ghiselin (1980) recomiendan el uso de la sistemática filogenética como una herramienta para abordar esta problemática y establecer las relaciones ancestro-descendiente de la subclase (Gosliner y Ghiselin, 1984).

La poca claridad de las relaciones filogenéticas y la extensa variedad de formas y adaptaciones han ocasionado que muchos autores establezcan tendencias generales en el intento de definir el curso de la evolución de los opistobranquios. Es común observar en muchos artículos científicos párrafos que aseguran que los opistobranquios no pueden ser definidos por un conjunto de caracteres comunes en todos sus miembros, por lo que la única tendencia evolutiva cierta es la pérdida o reducción de la concha en el curso de su evolución. La presencia de entre 60 y 80% de paralelismos tornan poco confiables los estudios filogenéticos usando parsimonia. Algunos autores agrupan a los opistobranquios junto con los pulmonados en un clado llamado Heterobranchia, mientras que otros abandonan esta clasificación y consideran a esos taxa como dos entidades separadas. Muchos autores coinciden en que Opisthobranchia es un grupo parafilético y que Ringiculidae puede considerarse como el grupo más basal de la subclase. En otros estudios filogenéticos se separa al grupo conformado por Diaphanoidea, Ringiculoidea y Acteonoidea de Cephalaspidea y el resto de los opistobranquios, pero estos estudios coinciden en la condición de parafilia de todos los opistobranquios (Bieler, 1992).

Tomando en cuenta sinapomorfias morfológicas, se han establecido filogenias en las que se presentan dos grandes clados que conforman a Opisthobranchia: el primero constituido por Ringiculoidea, Acteonoidea, Diaphanoidea, Bullomorpha, Anaspidea, Sacoglossa, Gymnosomata, Rhodopemorpha, Acochlidomorpha, Pleurobranchia y Acoela; y el otro conformado por Thecosomata, Gymnomorpha, Thalassophila, Hygrophila, Archaeopulmonata y Stylommatophora. En dicho estudio se considera que Architectonicoidea y

Pyramidelloidea como grupos hermanos de los opistobranquios. Otra filogenia morfológica indica que Euthyneura está compuesto de tres clados: uno (Pulmonata) que incluye a Basommatophora, Onchidiidae, Soleolifera y Stylommatophora; otro (Bulloidea) formado por Acteonoidea, Runcinoidea, Cephalaspidea (Dayrat y Tillier, 2002). Algunas filogenias recientes han analizado los genes mitocondriales de algunas especies de Opisthobranchia y sus grupos hermanos. Los resultados muestran que los clados conformados por Cephalaspidea, Anaspidea y Tylodinoidea; y por Architectibranchia y Nudipleura constituyen linajes bien establecidos (Dayrat y Tillier, 2002).

Los miembros de la familia Aglajidae se desarrollan principalmente en mares tropicales y cálidos. Presentan una estructura corporal exterior muy simple, alargada, con el dorso separado en dos partes por un ligero surco transversal; el manto se prolonga hacia la parte posterior en dos lóbulos; la concha se limita a la mitad posterior del cuerpo y se reduce a una única espira muy abierta, plana y fina. Están desprovistos de mandíbulas, rádula y estructuras para trituración, sin embargo, pueden ser depredadores bastante activos. Sobre el cuerpo, generalmente de colores pardos, pueden presentar líneas longitudinales de diversos colores y puntos de tonalidades brillantes, en ocasiones bioluminiscentes, que son resultado de la simbiosis con algunas bacterias. Esta familia está compuesta por seis géneros válidos (Figura 2) que son *Aglaja* Renier, 1804; *Chelidonura* A. Adams, 1850; *Melanochlamys* Cheesman, 1881; *Navanax* Pilsbry, 1895; *Odontoglaja* (Rudman, 1978) y *Phillinopsis* Pease, 1860 (Skoglund, 2002; Valdés, 2006).

El género *Navanax* Pilsbry, 1895 contiene tres especies: *N. aenigmaticus* (Bergh, 1893) distribuida en el Pacífico, Golfo de México y Mar Caribe; *N. inermis* (Cooper, 1862) que se distribuye en el Pacífico y Golfo de México y *N. polyalphos* (Gosliner & Williams, 1972) cuya distribución abarca el Golfo de California y algunas regiones del pacífico centroamericano (Figura 3) (Gosliner, 1980; Valdés, 2006). *Navanax* contienen especies hermafroditas que presentan cópula recíproca en la que se alternan machos y hembras. Generalmente copulan en pareja, aunque se han registrado cópulas de hasta cuatro organismos. Previo a la cópula, estos moluscos participan en un cortejo que inicia cuando el individuo que se desempeñará como macho secreta un camino de moco que es seguido por el individuo que se comportará como hembra, cuando la pareja se encuentra más cerca, rozan sus lóbulos caudales y giran hacia el lado derecho para localizar la apertura genital; es en este momento cuando la región cefálica de ambos individuos queda en contacto y se logra la estimulación de sus penes, los cuales salen de su cavidad y realizan una transferencia recíproca de esperma. Algunos organismos pueden almacenar exoesperma hasta por un mes. Es probable que los organismos busquen ser fertilizados en lugar de realizar la donación de esperma. Aproximadamente de 30 a 35 días después de la cópula, los individuos depositan la puesta de huevos sobre macroalgas y ocasionalmente sobre otros sustratos como rocas o arena. Tras un periodo de aproximadamente 10 días de incubación, emerge una larva véliger planctotrófica que se alimenta principalmente de algas y diatomeas. Algunos organismos juveniles se alojan por periodos indeterminados entre las hojas del sargazo marino (*Sargassum*); los organismos adultos se desarrollan en el fondo marino, donde se les localiza bajo algas pardas (*Gracillaria*), rocas, sobre corales y fondos arenosos (Leonard y Lukowiak, 1985).

Además de ser caníbales, la dieta de estas especies consta de otros opistobranquios como doridáceos (*Cadlina*, *Glossodoris*), armináceos (*Antiopella*), eolidáceos (*Flabellina*, *Hermisenda*, *Spurilla*), nudipleuráceos (*Pleurobranchus*); otros cefalaspideos (*Bulla*, *Haminoea*, *Aglaja*); prosobranquios de los géneros *Cystiscus*, *Erato* y *Mitrella*; anélidos (*Nereis*); artrópodos (Caprellidae, *Spirontocaris*) y vertebrados (Gobiidae, *Porichthys*) a quienes engullen enteros tras peleas y persecuciones activas (Paine, 1963).

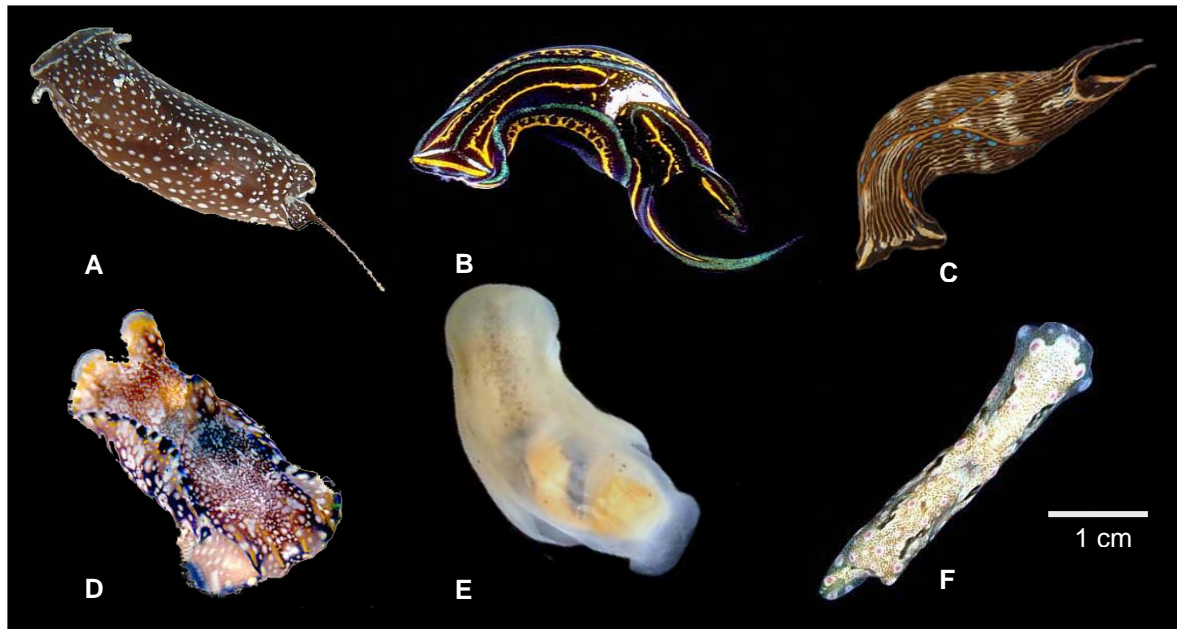


Figura 2.- Imagen de las especies tipo de los géneros de Aglajidae  
A: *Aglaja tricolorata*. B: *Chelidonura hirudinina*. C: *Navanax inermis*. D: *Philinopsis speciosa*. E:  
*Melanochlamys cylindrica*. F: *Odontoglaja guamensis*. Autor fotos: Rudman, 2004.

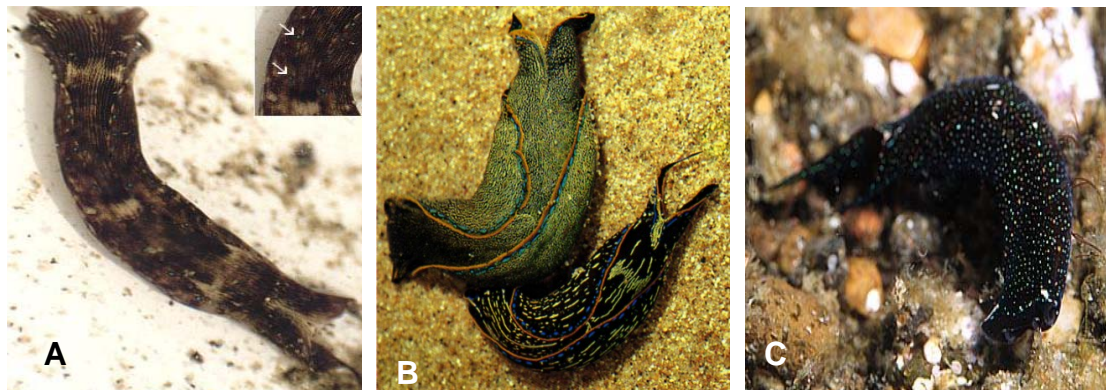


Figura 3.- Imagen de las especies del género *Navanax*  
A: *Navanax aenigmaticus* B: *N. inermis* C: *N. polyalphos*  
Autores fotos: A: Rudman, 2004, B y C: Behrens, 199.



## ANTECEDENTES

Se han realizado diversos aportes al conocimiento de nuevas especies de aglájidos en todo el mundo. Algunos de estos trabajos son los de Baba y Abe (1959), quienes describieron a la especie *Chelidonura tsurugensis* en la bahía Tsuruga (Japón) con base en la disposición de los puntos y líneas de colores del escudo cefálico y posterior. En dicho trabajo reconocen como especies válidas a *Ch. hirudinina*, *Ch. fulvipunctata* y *Ch. inornata*.

Rudman publicó en 1968 tres nuevas especies: *Chelidonura aureopunctata*, *Aglaja virgo* y *A. lorraine* para la región del norte de Nueva Zelanda. A diferencia de muchos otros trabajos publicados, aquellos realizados por este autor ofrecen descripciones minuciosas sobre la morfología externa y detalles de los sistemas internos de los moluscos estudiados. En el trabajo antes mencionado, Rudman hace un recuento minucioso de los sistemas nervioso, reproductor y digestivo, así como de la concha de las especies descritas.

La descripción de la especie *Ch. sandrana* y una exhaustiva descripción anatómica de la estructura peneana, genitalia, concha, coloración y una breve discusión sobre la validez del género *Aglaja* y *Chelidonura* fue publicada en otra investigación realizada por Rudman en 1973. Dicha investigación representa el primer esfuerzo para definir los límites taxonómicos de dos géneros de la familia Aglajidae.

En otro de sus trabajos, Rudman (1978) acuñó el nombre del género *Odontoglaja* y dentro de él a la especie *O. guamensis* para la bahía de Guam, la más grande y meridional de las islas Marianas. Además, en este trabajo el autor abordó la evolución de algunas especies de aglájidos australianos considerando la modificación de caracteres tales como rádula (presencia y pérdida de la misma), concha, placas de la molleja, genitalia y estructura peneana. Este trabajo es el primero en su tipo que aborda desde un punto de vista evolutivo, no cladista, a algunas especies de los géneros *Melanochlamys*, *Aglaja*, *Chelidonura*, *Philineopsis* y *Odontoglaja*. En este trabajo también se erige a la familia *Cylichnidae*, la cual pertenece a la superfamilia *Philineacea*, junto con *Aglajidae* y otras familias de cefalaspideos.

Gosliner y Williams (1972) describieron por primera vez a la especie *Chelidonura polyalphos* con un ejemplar recolectado en la bahía de San Carlos, Sonora. En este trabajo se incluyeron importantes datos sobre la sistemática del género *Chelidonura*, descripción de la morfología externa, de la branquia, genitalia, pene, sistema nervioso y reproductor, así como esquemas básicos de la forma de la concha. Por lo anterior, este trabajo constituye el primero de su tipo realizado con ejemplares recolectados en playas mexicanas e inicia con una serie de estudios realizados con los géneros de la familia *Aglajidae* en la porción norte americana del océano Pacífico.

En 1988 Gosliner aborda nuevamente el estudio de los *Philineacea*, ahora en la zona del atolón de Aldabra (océano Índico) y describe cinco nuevas especies: *Philine orca*, *P. rubrata*, *Spiniphiline kensleyi*, *Chelidonura babai* y *Enotepteron rosewateri*. En este trabajo se publican esquemas de las estructuras más estudiadas en el grupo; así como fotografías de la concha, dientes radulares y placas de la molleja.

Perrone (1990) describió a la especie *Chelidonura orchidaea* en el Golfo de Taranto (Mediterráneo) y aborda brevemente la problemática de la similitud morfológica y la falta de límites genéricos específicos entre *Navanax*, *Aglaja* y *Chelidonura*.

Gran parte de las especies del género *Chelidonura* que se conocen para el golfo de México y Cuba se han descrito por Ortea en colaboración con otros autores. Por mencionar algunos de sus trabajos, Martínez y Ortea (1997) describieron la especie *Chelidonura cubana*; Ortea y Espinosa (1998) describieron a *Chelidonura juancarlosi* en los subarchipiélagos Jardines del Rey y Jardines de la Reina (costa norte de Cuba) con base en su coloración y forma externas. En este trabajo se diferencia a *Ch. juancarlosi* de *Ch.*

*petra* Marcus, 1976; debido a que esta última especie carece de filamentos táctiles anteriores y posee un escudo cefálico de igual longitud que el escudo posterior, caracteres que según los autores, son suficientes para considerar como entidades diferentes. Ortea, Espinosa y Moro (2003) describieron a la nueva especie *Chelidonura mariagordae* en la península de Guanacahabibes y proporcionaron una descripción general de su coloración y forma, así como una comparación entre las conchas de *Ch. mariagordae* y *Ch. juancarlosi* utilizando esquemas básicos de dicha estructura. En un trabajo más reciente, Ortea, Moro y Espinosa (2007) describieron dos nuevas especies del género *Phillinopsis* y discuten ampliamente sobre los límites taxonómicos de algunas especies de los géneros de Aglajidae; además ofrecen claves taxonómicas para la identificación de géneros y proponen la creación de un nuevo género: *Spinoaglaja*.

Ernst Marcus (1966b) identificó 19 ejemplares de opistobranquios recolectados entre Monrovia y Lagos y Cabo Lopez (Golfo de Guinea) durante la expedición biológica *Pillsbury* (1964-1965). Entre estos ejemplares nombraron a las especies nuevas *Aglaja taila* y *A. pelsunca* entre otros opistobranquios. En 1970, Evelin y Ernst Marcus describieron a las especies *Aglaja felis*, *A. hummerlincki* y registraron para las islas caribeñas de Curaçao a las especies *Ch. hirudinida*, *Ch. evelinae dica*, *Ch. berolina* y *Ch. sabina*. En este trabajo se presentan redescpciones completas de las especies ya mencionadas, siendo un aporte significativo al conocimiento de los aglajidos del Atlántico que anteriormente carecían de descripciones completas.

Las primeras descripciones de las especies de los géneros de Aglajidae datan desde el siglo XIX con obras publicadas en las revistas con mayor tradición en el campo de la malacología y la sistemática (por ejemplo: *Bulletin of Society of Philomathique*, *The Nautilus*, *Bulletin of Zoological Nomenclature*, *Memoirs of The Academy of Sciences* etc.). En estas obras se describieron especies que en la actualidad no tienen validez taxonómica, pero que las características que las definieron como entidades específicas son útiles en la comparación y análisis actual de las mismas o de otras especies de géneros relacionados. Así tenemos el trabajo de Rochebrune (1882) en donde describió a varias especies de moluscos, entre ellas dos aglajidos, sin embargo sus descripciones son escuetas, pero permiten de cierta forma dar seguimiento a los cambios nomenclaturales de algunas especies del género *Navanax*. Simpson (1895) identifica que el género *Navarchus* aplicado a especies de Doridiidae (Aglajidae) se encontraba preocupado y propone que las especies del género *Navarchus* sean trasladadas al género *Navanax*.

MacFarland (1924) publicó un tratado extenso de los opistobranquios de la región Panámica en el que incluye la redescpción de las especies *Navanax inermis* y *Aglaja diomedea*. En dicha redescpción no se incluyeron datos anatómicos pero ofrece información sobre la descripción morfológica externa, dieta y talla de dichas especies.

Cernohorsky (1976) comenta sobre la propuesta de validar al taxón *Aglaja* Renier, 1807 y Aglajidae Pilsbry, 1895 emitida por Lemche (1972 7 1976), quien manifiesta como respuesta al mismo comentario que *Doridium* Meckel 1809 y *Doridiinae* Fischer, 1803 tienen prioridad cronológica sobre los taxones descritos al inicio del párrafo.

Rudman realizó una extensa descripción y comparación anatómica de los géneros *Phillinopsis* (1972a); *Melanochlamys* (1972b) *Navanax*, *Chelidonura* y *Aglaja* (1974). En dichos trabajos, además de ofrecer la descripción más completa publicada para estos taxones, el autor discute sobre los límites anatómicos, morfológicos y posición taxonómica de más de veinte especies de Aglajidae.

Eveline y Ernst Marcus (1960) revisaron algunas especies brasileñas de opistobranquios del océano Atlántico. Entre los cambios realizados por los autores en este trabajo, resalta la transferencia de *Chelidonura evelinae* hacia el género *Aglaja* y la aclaración de que la subespecie *Chelidonura evelinae dica* es sólo una variación de color, por lo que el taxón descrito como una nueva subespecie, fue suprimido.

Fasulo *et al.* (1982) describieron la variación morfológica de conchas de las especie *Aglaja depicta* Renier, 1807 y ofrecen información importante sobre el desarrollo larval de la especie.

Por otro lado, Martínez *et al.* (1993) revisaron tres especies de aglajidos con distribución en la península ibérica: *Aglaja tricolorata* Renier, 1807; *Chelidonura italica* Sordi, 1981 y *Phillinopsis depicta* (Renier, 1807). Los autores aportan datos biológicos de las especies y discuten el valor sistemático de algunos caracteres del sistema reproductor de las mismas.

Goto y Poppe (1996) presentaron una lista con todas las especies de moluscos conocidas en el mundo, en dicha lista sólo incluyeron las especies válidas taxonómicamente para la fecha de publicación de su obra. Para el caso de los aglajidos, los autores presentan 20 especies para *Aglaja*, 12 para *Chelidonura*, una para *Nakamigawaia*, una para *Odontogljaja* y siete para *Phillinopsis*. En esta publicación no se reconoce al género *Navanax* como válido.

Valdés y colaboradores (2006) presentaron una guía de campo para identificar a más de 250 especies de opistobranquios del atlántico noroeste. Este trabajo es de gran importancia por la magnitud de la diversidad que presenta, así como por la calidad de las fotografías de los ejemplares vivos, conchas y partes anatómicas. Finalmente, el trabajo ordena taxonómicamente a las especies y se presenta una lista con las especies válidas así como sus sinónimos, variaciones de color, distribución actualizada y algunos datos sobre la biología y ecología de las especies.

Gosliner (1980) realizó un estudio de las relaciones filogenéticas entre algunas especies de Aglajidae y evaluó el peso taxonómico de caracteres morfológicos tales como forma y color del cuerpo, glándulas labiales, sistema digestivo, sistema reproductivo, pene, concha, branquia, fibras bucales sensoriales, sistema nervioso, conducta y masa de huevos. Presenta también una lista de sinónimos, especies válidas y menciona cuales de los caracteres analizados son, a su criterio, ancestrales y derivados.

Ponder y Lindberg (1997) y Bieler (1992) refieren el análisis de los caracteres morfológicos útiles para el análisis filogenético de los clados mayores de Gastropoda.

Finalmente, el trabajo de Dayrat y Tillier (2002) analiza las relaciones filogenéticas de los eutineuros con una reevaluación de los caracteres morfológicos de 75 taxones de la subclase Opisthobranchia, entre ellos 15 géneros de la familia Aglajidae.

# HIPÓTESIS

1. Los géneros *Aglaja* y *Navanax* contienen especies con similitudes morfológicas y anatómicas suficientes para ser considerados como una misma entidad genérica.
2. El género *Chelidonura* y sus especies están definidos adecuadamente por un conjunto de características diferentes de *Aglaja* y *Navanax*.
3. Los caracteres morfológicos externos no son suficientes para identificar a las especies del género *Navanax*.
4. En las especies de *Navanax* existen patrones de coloración que dependen de la distribución geográfica de las mismas, pero tales características no establecen taxones diferentes.
5. La forma corporal, el color, la concha, el sistema reproductor y el sistema nervioso contienen características que permiten clarificar los límites taxonómicos entre las especies de *Navanax*, *Chelidonura* y *Aglaja*.
6. El género *Navanax* carece de validez nomenclatural en la actualidad, sus especies deberán trasladarse al género *Aglaja*.
7. La especie *N. aenigmaticus* del océano Pacífico es la misma que se distribuye en el océano Atlántico, a pesar de estar geográficamente separadas.
8. El análisis filogenético mostrará a un clado formado por las especies de los géneros *Aglaja-Navanax* independiente del clado *Chelidonura*.

# OBJETIVOS

## General

Realizar una revisión taxonómica y análisis filogenético de las especies del género *Navanax* Pilsbry, 1895 con base en caracteres morfológicos y anatómicos.

## Particulares

- Revisar los cambios nomenclaturales ocurridos en las especies del género *Navanax*.
- Diseñar ejemplares científicos para obtener los caracteres que conformarán el análisis filogenético
- Redescribir la morfología externa y la anatomía de las especies de *Navanax* y de algunas otras especies de los géneros *Chelidonura* y *Aglaja*.
- Establecer las diferencias morfológicas, nombres válidos y sinónimos de las especies del género *Navanax*.
- Reconstruir la filogenia del grupo utilizando los caracteres obtenidos en las disecciones.
- Formular claves taxonómicas para las especies del género *Navanax*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Para la revisión sistemática de las especies se obtuvieron descripciones originales, mismas que fueron traducidas al español. Además, se registraron los cambios nomenclaturales y opiniones vertidas al respecto de la posición taxonómica de las especies analizadas; se establecieron los caracteres más utilizados hasta el momento para identificar a dichos taxones y se elaboró una lista con los sinónimos de las especies de todos los géneros de la familia Aglajidae con base en los arreglos sistemáticos de Skoglund (2002), Bouchet y Rocroi (2005), Valdés *et al.* (2006) y Redfern (2001).

Debido a que en las colecciones mexicanas se carece de ejemplares de las especies requeridas para este estudio, se establecieron préstamos de especímenes con instituciones extranjeras (Cuadro 1). Los museos y colecciones que facilitaron especímenes fueron el *Natural History Museum of Los Angeles County* (abreviado LACM), *California Academy of Sciences* (abreviado CAS), *National History Museum Smithsonian Institution* (abreviado USNM) y la colección malacológica del Instituto Nacional de Biodiversidad (abreviado INBio), ahora depositada en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica.

Además de los ejemplares procedentes de acervos extranjeros, se disecaron organismos obtenidos en recolectas realizadas por la autora en diversas localidades de los arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano (Veracruz, México), mismos que fueron depositados y catalogados en la Colección Nacional de Moluscos (CNMO). Estos datos también pueden observarse en el cuadro 1.

En este trabajo, el material examinado es llamado "concha" para conchas secas (con o sin residuos de tejidos suaves) y "especímenes húmedos" o "ejemplares" para organismos completos conservados en alcohol que pueden o no contener concha y partes blandas. Todos los especímenes húmedos fueron disecados realizando cortes longitudinales partiendo de la zona central-dorsal del escudo cefálico hasta el inicio de los lóbulos caudales. Se registraron las características de la morfología externa y anatomía mediante dibujos realizados bajo una cámara lúcida. Las conchas secas fueron examinadas y fotografiadas por medio de microscopía electrónica de barrido.

En el análisis filogenético se utilizaron 27 caracteres de la morfología externa, anatomía y 4 caracteres sobre la distribución de las especies, mismos que pueden observarse en el cuadro 2. Se incluyeron ocho especies en dicho análisis: tres del género *Navanax*: *N. aenigmaticus*, *N. inermis* y *N. polyalphos*; dos del género *Aglaja*: *A. diomedea* y *A. ocelligera*; dos del género *Chelidonura*: *Ch. berolina* y *Ch. hirudinina* y *Bulla striata* como grupo externo.

Las especies *Aglaja ocelligera*, *Phillinopsis aeci*, *Ch. petra*, *N. evelinae*, *N. nyalnya*, *N. orbygnianus*, *Ch. juancarlosi* y *Ch. mariagordae* (entre otras) fueron excluidas del análisis ya que son consideradas como sinónimos con información taxonómica dudosa o no disponible.

En la selección de caracteres se buscó reflejar el intervalo de las variaciones morfológicas y anatómicas de los taxones analizados. Los estados de carácter fueron indicados como 0: condición plesiomórfica y 1: condición apomórfica. Los caracteres utilizados en la matriz de datos son los siguientes:

**1. Lóbulos caudales**

Simétricos (0), asimétricos (derecho más corto que el izquierdo 1)

**2. Fibras sensoriales bucales**

Ausentes (0); Presentes (1)

**3. Órgano de Hancock**

Ausente (0); Presente (1)

**4. Abertura peneana en el lado derecho del escudo cefálico**

Ausente (0); Presente (1)

**5. Abertura gonádica en el lado derecho del animal**

Ausente (0); Presente (1)

**6. Canal espermático en el lado derecho del animal**

Ausente (0); Presente (1)

**7. Pene**

No reversible, en la parte derecha del animal con comunicación con el canal espermático (0); Reversible, en la parte derecha del animal con comunicación con el canal espermático (1).

**8. Papila peneana**

Ausente (0); Presente (1)

**9. Parápodos**

Al margen del escudo cefálico y posterior (0); Cubriendo al escudo cefálico y posterior (1)

**10. Branquia**

Dentro de la cavidad del manto al lado derecho del animal (0); ausente (1)

**11. Bulbo bucal reversible**

Ausente (0); Presente (1)

**12. Glándulas salivales**

Ausentes (0); Presentes (1)

**13. Esófago diferenciado**

Ausente (0); Presente (1)

**14. Glándula digestiva diferenciada**

Ausente (0); Presente (1)

**15. Ovotestis diferenciada**

Ausente (0); Presente (1)

**16. Intestino sobre glándula digestiva**

Ausente (0); Presente (1)

**17. Glándula de la mucosa**

Espiralada con vueltas abiertas (0); Espiralada con vueltas fusionadas (1)

**18. Forma de la ampolla**

Espiral (0); Lineal (1)

**19. Glándula de la albúmina**

Fusionada con la glándula de la cápsula (0); No fusionada (1)

**20. Saco gametolítico**

Ausente (0); Presente (1)

**21. Próstata**

Granular (0); No granular (1)

**22. Próstata bifida**

Ausente (0); Presente (1)

**23. Ganchos peneanos**

Ausentes (0); Presentes (1)

**24. Glándula amarilla**

Ausente (0); Presente (1)

**25. Concha**

Presente (0); Ausente (1)

**26. Concha**

Parcialmente calcificada (0); Completamente calcificada (1)

**27. Forma de la concha**

Auricular completa (0); Cuneiforme sencilla (1)

El análisis de la matriz de datos se realizó utilizando un algoritmo exhaustivo en el programa PAUP versión 4.0. Se utilizaron optimizaciones ACCTRAN y DELTRAN para la transformación de los caracteres. Los caracteres fueron polarizados utilizando como grupo externo a *Bulla striata*. La selección de estos grupos externos se hizo con base en los trabajos de Bieler (1992), Dayrat y Tillier (2002) y Malaquias y Reid (2008) quienes indican que los Bullomorpha son grupos hermanos del resto de los cefalaspídeos eutineuros y que su uso como grupos externos en la filogenia es válido. Finalmente, los árboles obtenidos fueron editados en programas computacionales convencionales.

Cuadro 1.- Datos de recolecta e información sobre la procedencia de los ejemplares disecados

Museo - Institución	Número de Catálogo	Especie	Localidad	Número de ejemplares
Colección Nacional de Moluscos, Instituto de Biología, UNAM	CNMO1710	<i>Navanax aenigmaticus</i>	Laguna Arrecifal, arrecife La Gallega, Veracruz, México. Sobre algas pardas del género <i>Gracillaria</i> , (19° 13' 7.1" N; 96° 13' 42.5" Oeste). Recolectora: Andrea Zamora Silva. 30, octubre, 2004. Identificó: Andrea Zamora.	9
	CNMO1818	<i>Navanax inermis</i>	Isla Ixtapa, Zihuatanejo, México. 01, agosto, 1963.	3
Museo de Zoología, Universidad de Costa Rica (antes Colección Malacológica del Instituto Nacional de Biodiversidad)	INB0001487289	<i>Navanax aenigmaticus</i>	Costa Rica, Cabo Blanco. Estación Cabuya, Punta Flor. 10 m. 9:34:26:7220 N; -85:05:31:4020 W. Recolector: F. Alvarado. 2, marzo, 1997. Identificó: Yolanda Camacho García.	1
	INB0001498359	<i>Navanax aenigmaticus</i>	Costa Rica, Puntarenas. Punta Gallardo, Roca la Viuda. 16 m. 8:36:56:0240 N; 83:14:13:0060 W. Recolectora: Socorro Ávila. 13, marzo, 1997. Identificó: Terry Gosliner.	1
	INB0001495801	<i>Navanax orbygnianus</i>	Costa Rica, Limón. Gandoca – Manzanillo.	1
	INB0001497323	<i>Navanax orbygnianus</i>	Costa Rica, Limón.	1
	INB0001495803	<i>Navanax orbygnianus</i>	Caribe	1
	INB0003836293	<i>Navanax aenigmaticus</i>	Costa Rica, Guanacaste. Playa Avellanas. 0 m. 10:13:28:7926 N; 85:50:26:5971 W. Recolector: Terry Gosliner. 21, abril, 2004. Identificó: Yolanda Camacho.	1
	INB0003836234	<i>Navanax aenigmaticus</i>	Costa Rica, Guanacaste. Playa Conchal. 2 m. 10:24:25:2610 N; 85:48:23:1858 W. Recolector: Terry Gosliner. 19, abril, 2004. Identificó: Yolanda Camacho.	1
	INB0001482936	<i>Navanax aenigmaticus</i>	Costa Rica, Guanacaste. Santa Rosa, Playa Naranjo, estero real. 1 m. 10:48:14:4480 N; 85:41:16:9990 W. Recolectora: Yolanda Camacho. 7, diciembre, 1995. Identificó: Yolanda Camacho.	1
	INB0003091347	<i>Navanax aenigmaticus</i>	Costa Rica, Guanacaste. Playa Real. 0 m. 10:23:06:4595 N; -85: 50: 44: 1748 W. Recolector: M. Calderón. 21, julio, 2000. Identifico: Socorro Ávila.	1
	INB0003836293	<i>Navanax aenigmaticus</i>	Costa Rica, Tempisque, Pacifico, Colecta indirecta de algas ( <i>Halimeda</i> ) en zona intermareal rocosa	1

Continúa cuadro 1 en la siguiente página

## Continúa cuadro 1:

National Museum of Natural History Smithsonian Institution	USNM 767533	<i>Chelidonura inornata</i>	Popukes Beach. Kahuku, Oahu, Hawaii.	2	
	USNM 576206	<i>Navanax aenigmaticus</i>	Mancora, Perú. 17-Junio-1960. W. Klawe	1	
	USNM 575680	<i>Phillinopsis sperta</i>	Iwayama Bay, Coral flat in Geruherugairu, between Kaibakleu Island.	2	
	USNM 771859	<i>Melanochlamys diomedea</i>	Triangles Bank, Campeche, Gulf of México.	14	
	USNM 574671	<i>Aglaja nana</i>	Triangles Bank, Campeche, México.	1	
	USNM 576537	<i>Aglaja pelsunca</i>	Pines Light, California.	1	
	USNM 804715	<i>Aglaja hummalincki</i>	Sin datos de recolecta	2	
	USNM 575426	<i>Aglaja nana</i>	Richmond Yatch Hbr., California.	1	
	USNM 575530	<i>Aglaja nana</i>	Berkeley Yatch Harbour, California.	36	
	USNM 576256	<i>Aglaja taila</i>	Gulf of Guinea. East Atlantic.	1	
	USNM 576258	<i>Aglaja pelsunca</i>	Gulf of Guinea. East Atlantic.	1	
	USNM 576279	<i>Aglaja pusa</i>	Biscayne Bay, Florida of West Point, Key Biscayne.	1	
	USNM 575027	<i>Navanax inermis</i>	North end to Pt. Loma, San Diego Bay, California	3	
	USNM 742676	<i>Navanax aenigmaticus</i>	Farfan flats, Panamá (Pacífico). 14-Abril-1972. Canal zone.	1	
	USNM 742725	<i>Navanax aenigmaticus</i>	Panamá Survey. Isla Venado (Pacífico).	2	
	USNM 753623	<i>Navanax inermis</i>	Punta Sargento near Islá Tiburón	5	
	USNM 804722	<i>Navanax evelinae</i>	North end of West Jetty, Coatzacoalcos, Veracruz, México.	1	
	USNM 820893	<i>Navanax aenigmaticus</i>	North Atlantic Ocean, Caribbean Sea, Belize. Glover's Reef. NE Cay.	1	
	Natural History Museum of Los Angeles County	USNM 574439	<i>Chelidonura hirudinina</i>	Outer reef. Flats. Bikini id. Bikini Atoll. Marshall Ids. Cruping on surface of rocks color sketch made of living animal. 5-Agosto-1947	6
		USNM 859415	<i>Chelidonura babai</i>	Indian Ocean. Aldabra Atoll.	1
USNM 804861		<i>Navanax inermis</i>	Venice Canal, California	3	
USNM 753626		<i>Navanax inermis</i>	Puerto Lobos, Sonora, México	3	
USNM 8000679		<i>Navanax inermis</i>	North Pacific Ocean; Channel Islands: San Clemente Island. California.	2	
USNM 575866		<i>Chelidonura inornata</i>	Pulau Hontu, Singapore, Malasia	1	
LACM 2002-64.6		<i>Chelidonura hirudinina</i>	Phoenix Islands, Kiribati	1	
LACM 2002-17.2		<i>Chelidonura fulvipunctata</i>	Six Sticks, Phoenix Islands, Kiribati	1	
LACM 25122		Sin identidad	Isla Lobos Reef, Veracruz, México.	1	
LACM 153883		<i>Chelidonura inornata</i>	Balabala Island, Papua New Guinea.	1	
LACM 76-5		<i>Navanax inermis</i>	Bahía de los Ángeles, Baja California, México	1	
LACM 8479		<i>Aglaja diomedea</i>	Newport Bay, Orange County, California	1	
LACM 153836	<i>Chelidonura inornata</i>	Hana Kuba Island, Papua New Guinea	1		
LACM 153998	<i>Chelidonura varians</i>	Vama Island, D'Entrecasteaux Island, Papua, New Guinea	1		
LACM 153837	<i>Chelidonura electra</i>	Muscoota Wreck, Milne Bay, Papua New Guinea	1		
LACM A. 2777	<i>Chelidonura phoceae</i>	Catalina Harbour, Isthmus Sta. Catalina Island, Los Angeles County, California	1		

Continúa cuadro 1 en la siguiente página



## Continúa cuadro 1:

Natural History Museum of Los Angeles County	LACM 171751	<i>Chelidonura inornata</i>	Vama Island, D'Entrecasteaux Island, Papua, New Guinea	1
	LACM 1935- 73.10	<i>Navanax inermis</i>	(6° 49.8' N; 77° 41.6' W). Sur de Punta Marzo, Bahía Octavia, Colombia.	1
	LACM 25125	<i>Aglaja sp.</i>	Arrecife de Enmedio, Veracruz, México. 17-jun-1973	1
	LACM AHF 315- 35	<i>Navanax aenigmaticus</i>	Gordon Rocks, Indefatigable Island, Galapagos, Ecuador.	1
	LACM A. 7066	<i>Chelidonura inermis</i>	Palos Verdes, Los Angeles, California	1
	LACM AHF 287- 34	<i>Navanax inermis</i>	Cedros Island, Baja California, México	1
	LACM AHF 784- 38	<i>Navanax aenigmaticus</i>	Darwin Bay, Tower Island, Galapagos Islands.	1
	LACM 1935-7310	<i>Navanax aenigmaticus</i>	Bahia Octavia, Colombia	1
	LACM 2002 – 17.2	<i>Chelidonura fulvipunctata</i>	9.1 – 18.2 m. On and under rubble, outside ref., Phoenix Ids., Kiribati.	1
	LACM 1972- 68.44.	<i>Navanax aenigmaticus</i>	Isla del Caño, Puntarenas, Costa Rica.	1
LACM 153896	<i>Phillinopsis pilsbryi</i>	Sand with patch reef, Lvadi, Bentle Bay, Papua, New Guinea.	1	
LACM 153303	<i>Navanax inermis</i>	36.7 – 55m. Canal de Jicaron, Veraguas, Panamá.	1	
CAS66928	<i>Navanax polyalphos</i>	MEXICO: Golfo de California	2	
CAS 69064	<i>Navanax inermis</i>	CALIFORNIA: San Diego County; San Diego flood control channel BOTTOM.	1	
California Academy of Sciences	CAS 72285	<i>Navanax aenigmaticus</i>	BAHAMAS: Grand Bahama Island: Gold Rock Creek	1
	CAS 81438	<i>Navanax</i>	COSTA RICA: Guanacaste	3
	CAS 98716	<i>Navanax aenigmaticus</i>	ECUADOR: Galapagos Islands	1
Donación personal Dr. Jesús Ortea Rato (Universidad de Oviedo, España)	-	<i>Navanax nyalnya</i>	Talco Radi, Ghana	1
	-	Sin identidad	Boavista, Cabo Verde	1
	-	Sin identidad	Caleta James, Galápagos	1
	-	<i>Navanax orbygnianus</i>	Santa Lucía, Cabo Verde	1
	-	<i>Navanax orbygnianus</i>	Isla de Maiz, Cabo Verde	1
	-	<i>Phillinopsis depicta</i>	Stocking Islands, Bahamas	1
Colección personal Anne DuPont (University of New Hampshire)	-	<i>Chelidonura africana</i>	Dollar Beach, Bahamas	1
	-	<i>Aglaja felis</i>	Monument Beach, Bahamas	1
	-	<i>Chelidonura hirudinina</i>	Monument Beach, Bahamas	1
	-	<i>Phillinopsis aeci</i>	Sand Dollar Beach, Bahamas	1

Cuadro 2.- Matriz de datos para el análisis filogenético

	CARACTERES	TAXONES							
		1	2	3	4	5	6	7	8
1	Lóbulos caudales. Simétricos (0), asimétricos (derecho más corto que el izquierdo 1).	0	0	1	1	0	0	0	0
2	Fibras sensoriales bucales. Ausentes (0); Presentes (1)	1	1	1	1	1	1	1	0
3	Órgano de Hancock. Ausente (0); Presente (1)	1	1	1	1	1	1	1	0
4	Abertura peneana en el lado derecho del escudo cefálico. Ausente (0); Presente (1)	1	1	1	1	1	1	1	0
5	Abertura gonádica en el lado derecho del animal. Ausente (0); Presente (1).	1	1	1	1	1	1	1	0
6	Canal espermático en el lado derecho del animal. Ausente (0); Presente (1).	1	1	1	1	1	1	1	0
7	Pene. No reversible, en la parte derecha del animal con comunicación con el canal espermático (0); Reversible, en la parte derecha del animal con comunicación con el canal espermático (1).	1	1	1	1	1	1	1	0
8	Papila peneana. Ausente (0); Presente (1).	1	1	0	0	1	1	1	0
9	Parápodos. Al margen del escudo cefálico y posterior (0); Cubriendo al escudo cefálico y posterior (1).	1	1	0	1	1	1	1	1
10	Branquia. Ausente (0) Dentro de la cavidad del manto al lado derecho del animal (1).	1	1	1	1	1	1	1	0
11	Bulbo bucal reversible. Ausente (0); Presente (1).	1	1	1	1	1	1	1	0
12	Glándulas salivales. Ausentes (0); Presentes (1).	1	1	1	1	1	1	1	0
13	Esófago diferenciado. Ausente (0); Presente (1).	1	1	1	1	1	1	1	0
14	Glándula digestiva diferenciada. Ausente (0); Presente (1).	1	1	1	1	1	1	1	0
15	Ovotestis diferenciada. Ausente (0); Presente (1).	1	1	1	1	1	1	1	1
16	Intestino sobre glándula digestiva. Ausente (0); Presente (1).	1	1	1	1	1	1	1	0
17	Glándula de la mucosa. Espiralada con vueltas abiertas (0); Espiralada con vueltas fusionadas (1).	0	0	1	1	0	0	0	0
18	Forma de la ampolla. Espiral (0); Lineal (1)	0	0	0	0	0	0	0	1
19	Glándula de la albúmina. Fusionada con la glándula de la cápsula (0); No fusionada (1).	0	0	1	1	0	0	0	0
20	Saco gametolítico. Ausente (0); Presente (1).	1	1	1	1	1	1	1	1
21	Próstata. No Granular (0); Granular (1).	1	1	1	1	1	1	1	0
22	Próstata bifida. Ausente (0); Presente (1).	0	0	0	0	1	1	0	0
23	Ganchos peneanos. Ausentes (0); Presentes (1).	0	0	0	0	0	0	0	0
24	Glándula amarilla. Ausente (0); Presente (1).	1	1	1	1	1	1	1	0
25	Concha. Presente (1); Ausente (0).	1	1	1	1	1	1	1	1
26	Concha. Parcialmente calcificada (0); Completamente calcificada (1)	0	0	1	1	0	0	0	1
27	Forma de la concha. Auricular completa (0); Cuneiforme sencilla (1)	1	1	0	0	1	1	1	0
28	Distribución en el océano Pacífico ausente (0) presente (1)	1	1	0	0	1	0	1	0
29	Distribución anfiatlántica ausente (0) presente (1)	0	0	0	1	0	1	0	0
30	Distribución en el océano Atlántico ausente (0) presente (1)	0	0	1	1	0	1	0	1
31	Rádula	0	0	0	0	0	0	0	1

**Taxones:**

 1: *Aglaja diomedea*

 2: *A. ocelligera*

 3: *Chelidonura berolina*

 4: *Ch. hirudinina*

 5: *Navanax inermis*

 6: *N. aenigmaticus*

 7: *N. polyalphos*

 8: *Bulla striata* (grupo externo)

# RESULTADOS

## Lista de especies y sinónimos

A continuación se presenta la lista de especies válidas y sus sinonimias, las cuales corresponden a todos los géneros de la familia Aglajidae.

### Grupo Informal Opisthobranchia Milne-Edwards, 1848

Cephalaspidea Fischer, P., 1883

Superfamilia Philinoidea Gray, 1850

Familia Aglajidae Pilsbry, 1895

### Género *Aglaja* Renier, 1807

*Aglaja tricolorata* Renier, 1807 (especie tipo)

*Doridium membranaceum* Meckel, 1809

*Doridium meckelii* Delle Chiaje, 1823

*Acera marmorata* Cantraine, 1841

*Doridium tuberculatum* Delle Chiaje, 1841

*Aglaja minuta* Pruvot Fol, 1953

*A. felis* Marcus y Marcus, 1970

*A. hummelincki* Marcus y Marcus, 1970

*A. ocelligera* (Bergh, 1893)

*Doridium ocelligerum* Bergh, 1893

*Aglaja ocelligera* (Bergh, 1893)

*Doridium adellae* Dall, 1894

*Chelidonura phoceae* Marcus, 1961

*Aglaja phoceae* (Marcus, 1961)

*A. depicta* Renier, 1807

*A. orientalis* Baba, 1949

*A. regiscorona* Bertsch, 1972

*A. taila* Marcus & Marcus, 1966

*A. unsa* Marcus y Marcus, 1969

### Género *Navanax* Pilsbry, 1895

*Navanax inermis* (Cooper, 1862) (especie tipo)

*Strategus inermis* Cooper, 1862

*Navarchus inermis* (Cooper, 1862)

*Doridium purpureum* Bergh, 1893

*Aglaja bakeri* MacFarland, 1924

*Chelidonura inermis* (Cooper, 1862)

*Aglaja inermis* (Cooper, 1862)

*N. aenigmaticus* (Bergh, 1893)

*Posterobranchaea maculata* d'Orbigny, 1837

*Doridium gemmatum* Mörch, 1863

*Posterobranchus orbignyanus* Rochebrune, 1882

*Doridium punctilucens* Bergh, 1893

*Navarchus aenigmaticus* Bergh, 1893

*Chelidonura africana* Pruvot-Fol, 1953

*Chelidonura evelinae* Marcus, 1955

*Aglaja gemmata* (Mörch, 1863)

*Aglaja punctilucens* (Bergh, 1893)  
*Chelidonura nyanyana* Edmunds, 1968  
*Chelidonura evelinae dica* (Marcus y Marcus, 1970)  
*Navanax gemmatum* (Mörch, 1863)  
*Chelidonura sabina* Marcus & Marcus, 1970

*N. polyalphos* (Gosliner y Williams, 1972)  
*Chelidonura polyalphos* Gosliner y Williams, 1972

**Género *Chelidonura* A. Adams, 1850**

*Chelidonura hirudinina* (Quoy & Gaimard, 1832) (especie tipo)  
*Bulla hirudinina* Quoy & Gaimard, 1832  
*Chelidonura adamsi* Angas, 1867

*C. amoena* Bergh, 1900  
*C. berolina* Marcus y Marcus, 1970  
*Chelidonura juancarlosi* Ortea y Espinosa, 1998  
*Chelidonura mariagordae* Ortea, Espinosa y Moro, 2004

*C. elegans* Bergh, 1900  
*C. fulvipunctata* Baba, 1938  
*Chelidonura mediterranea* Swennen, 1961  
*Chelidonura conformata* Burn, 1966

*C. inornata* Baba, 1949  
*C. obscura* (Bergh, 1901)  
*C. orchidaea* Perrone, 1990  
*C. pallida* Risbec, 1951  
*Chelidonura electra* Rudman, 1970

*C. tsurugensis* Baba y Habe, 1959  
*C. aureopunctata* Rudman, 1968  
*C. cubana* Ortea y Martínez, 1997  
*C. italica* Sordi, 1981  
*C. babai* Gosliner, 1988  
*C. varians* Eliot, 1903

**Género *Melanochlamys* Cheeseman, 1881**

*Melanochlamys cilindrica* Cheeseman, 1881 (especie tipo)  
*M. diomedea* (Bergh, 1893)  
*Doridium diomedea* Bergh, 1893  
*Aglaja diomedea* (Bergh, 1893)  
*Aglaja nana* Steinberg y Jones, 1960  
*Melanochlamys nana* (Steinberg y Jones, 1960)

*M. ezoensis* (Baba, 1957)  
*Aglaja ezoensis* Baba, 1957

*M. henri* (Burn, 1969)  
*Aglaja henri* Burn, 1969

*M. lorrainae* (Rudman, 1968)  
*Aglaja lorraine* Rudman, 1968

*M. maderense* (Watson, 1897)  
*Doridium maderense* Watson, 1897

*M. queritor* Burn, 1958  
*Aglaja queritor*, Burn, 1958

*M. seurati* (Vayssiere, 1926)  
*Doridium seurati* Vayssiere, 1926

**Género *Philinopsis* Pease, 1860**

*Philinopsis speciosa* Pease, 1860 (especie tipo)

*P. ceylonica* (White, 1946)  
*Aglaja ceylonica* White, 1946

*P. cyanea* (Martens, 1879)  
*Doridium cyaneum* Martens, 1879  
*Doridium nigrum* Martens, 1879  
*Doridium guttatum* Martens, 1880  
*Doridium marmoratum* Smith, 1884  
*Doridium capensis* Bergh, 1907  
*Aglaja iwasa* Hirase, 1936

*P. depicta* (Renier, 1807)  
*Doridium coriaceum* Meckel, 1809  
*Acera carnosus* Cuvier, 1810  
*Doridium aplysiaeforme* Delle Chiaje, 1825  
*Doridium carnosum* Cuvier, 1817  
*Eidothea marmorata* Risso, 1826  
*Acera marmorata* Cantraine, 1840

*P. dubia* (O'donoghue, 1929)  
*P. gardineri* (Eliot, 1903)  
*Doridium gardineri* Eliot, 1903  
*Chelidonura velutina* Bergh, 1908  
*Aglaja splendida* Risbec, 1951

*P. gigliolii* (Tapparrone – Canefri, 1874)  
*Aglaja gigliolii* Tapparone – Canefri, 1874

*P. lineolata* (H. Adams, 1854)  
*Aglaja lineolata* H. & A. Adams, 1854

*P. minor* (Tchang-Si, 1934)  
*Aglaja depicta* var *minor* Tchang-Si, 1934

*P. nuttalli* (Pilsbry, 1896)  
*Aglaja nuttalli* Pilsbry, 1896

*P. pelsunca* (Marcus y Marcus, 1966)  
*Aglaja pelsunca* Marcus y Marcus, 1966

*P. petra* (Ev. Marcus, 1976)  
*Philinopsos aeci* Ortea y Espinosa, 2001

*P. pilsbryi* (Eliot, 1900)

*Doridium pilsbryi* Eliot, 1900  
*Philinopsis nigra* Pease, 1860  
*Doridium alboventralis* Bergh, 1897  
*Aglaja pilsbryi hawaiiensis* Pilsbry, 1920

*P. pusa* (Marcus y Marcus, 1966)

*Philinopsis pusum* Marcus y Marcus, 1967

*P. reticulatum* (Eliot, 1903)

*Doridium reticulatum* Eliot, 1903  
*Aglaja reticulata* (Eliot, 1903)

*P. taronga* (Allan, 1933)

*Aglaja taronga* Allan, 1903  
*Chelidonura aureopunctata* Rudman, 1968

*P. troubridgensis* (Verco, 1909)

*Aglaja troubridgensis* (Verco, 1909)

*P. orientalis* A. Baba, 1949

*P. virgo* (Rudman, 1968)

*Aglaja virgo* Rudman, 1968

*P. багаensis* Ortea, Moro y Espinosa, 2007

*Philinopsis batabanoensis* Ortea, Moro y Espinosa, 2007

Género *Odontoglaja* Rudman, 1978

*Odontoglaja guamensis* Rudman, 1978 (especie tipo)

## Descripciones taxonómicas

***Navanax inermis* (Cooper, 1862)**

*Strategus inermis* Cooper, 1862  
*Navarchus inermis* (Cooper, 1862)  
*Doridium purpureum* Bergh, 1893  
*Aglaja bakeri* MacFarland, 1924  
*Chelidonura inermis* (Cooper, 1862)  
*Aglaja inermis* (Cooper, 1862)

MATERIAL TIPO: Recolectado en Isla Catalina, California. Depositado en el *Museum of the California Academy of Sciences* con el número de catálogo CAS 1736.

MATERIAL EXAMINADO: Los Angeles, California (LACM 7066), Bahía de San Diego, California (CAS 69064), Bahía de San Diego, California (USNM 575027), Bahía de los Ángeles, California (LACM 76-5), Isla Cedros, Baja California, (LACM AHF 287-34), Palos Verdes, California (LACM A. 7066), Guanacaste, Costa Rica (CAS 81438), Bahía de San Diego, California (CAS 69064), Isla Ixtapa, Zihuatanejo, México (CNMO 1818), Punta Sargento, Isla Tiburón, Baja California (USNM 753623), Venice Canal, California (USNM 804861), Puerto Lobos, Sonora, México (USNM 753626).

ETIMOLOGÍA: El nombre de la especie significa "sin armadura" o "indefenso". Probablemente llamada así por no poseer concha visible.

**HISTORIA TAXONÓMICA:** *Navanax inermis* es la especie tipo del género *Navanax* descrito por Pilsbry en 1895 (Pilsbry, H.A. 1895. *Navanax n.n. for Navarchus. The Nautilus*, 8:131) para reemplazar al género *Navarchus* originalmente descrito por Filippi & Veraby, 1859 para un grupo de peces. Se asignó a este género la especie tipo *N. inermis* (Cooper, 1862) con un ejemplar recolectado en Bahía de Panamá. Originalmente *N. inermis* (Cooper, 1862) se ubicaba en el género *Strategus*; posteriormente Charles Torrey Simpson, al analizar la descripción y uso del género *Navanax* en la obra de Pilsbry, H.A. 1895. *Man. of Conch. Vol. 16, pp. 57-58, pl. 15, figs. 89-93*, indica en su publicación de 1895 (Simpson, C.T. 1895. *The Nautilus. Vol. VIII. No. 11, p 131*) lo siguiente:

*"In working upon the Tectibranchs for Vol. XVI of the Manual of Conchology, I find that the name Navarchus, applied to a group of Doridiidae, is preoccupied. I propose, therefore, to substitute Navanax, the type being N. inermis Cooper"*.

Dado lo anterior, se reconoce como especie válida (ver lista de especies válidas y sinónimas para este género) a *N. inermis* (Cooper, 1862), por lo que el género *Strategus* deja de ser utilizado para Mollusca y actualmente se reconoce a Hope, 1837 como autor con prioridad nomenclatural para este taxón, el cual corresponde a un grupo de escarabajos de la familia Scarabeidae.

**MORFOLOGÍA EXTERNA:** La talla del animal vivo va desde 20 hasta 180 mm. Los parápodos envuelven el cuerpo cilíndrico y robusto. Con una cabeza rectangular; escudo cefálico tetralobulado y escudo posterior dividido en dos lóbulos simétricos. El color de fondo es café, morado, negro con puntos amarillos y manchas blancas irregulares; en el borde de los parápodos se presentan líneas punteadas alternadas de color naranja, amarillo, azul o verde. Los ojos están rodeados por halos brillantes de colores claros. Con órganos de Hancock y sedas sensoriales. La piel del animal es lisa y suave.

**MORFOLOGÍA DE LA CONCHA:** La concha es interna, plana y poco calcificada. El borde posterior está cubierto por una membrana transparente muy frágil. La protoconcha es cóncava y de ella se desprenden los anillos de crecimiento que desembocan en una sola espira aplanada y abierta (Figura 5).

**ANATOMÍA:** El bulbo bucal es musculoso, en forma de pera, de mayor tamaño que la glándula digestiva. Sobre el bulbo bucal se localizan un par de ganglios cerebrales y pleurales, por debajo del bulbo bucal se localiza un par de ganglios pedales unidos a los anteriores por nervios fibrosos formando un anillo peribucal. Del ganglio pleural surge el ganglio suprainestinal que se une con el ganglio subintestinal y el ventral cerrando así el circuito de ganglios nerviosos. El esófago es cilíndrico, más o menos delgado, con un par de glándulas salivales alargadas a cada lado. Esta estructura se une al buche, el cual se inserta en el estómago y atraviesa la glándula digestiva. El intestino pasa a través de la glándula digestiva y desemboca en la abertura anal cerca del borde del manto. El pene está cubierto por una papila peneana bien desarrollada de color claro. La próstata es granular y se divide en dos lóbulos o secciones más o menos de igual tamaño conforme el animal alcanza tallas mayores de 60 mm. El atrio vestibular de la genitalia femenina es amplio, de él se desprende la glándula de la cápsula y de la albúmina, ambas de tamaño pequeño, no más grandes que el saco gemrtolítico. La ampolla es plegada sobre sí misma, con algunas ondulaciones irregulares en su superficie. La glándula mucosa está espiralada pero sus espiras no se cierran completamente.

**DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA:** De Bahía de Monterey (California) a Bahía Manuela (México). Además se le localiza a lo largo del Golfo de California hasta Jalisco (México).

**DISCUSIÓN:** La coloración en esta especie es variable. El color de fondo tiene variaciones de tonos que van de café oscuro o negro hasta colores anaranjados con manchas y líneas irregulares de color amarillo con numerosos puntos azules brillantes (Figura 4).

Según Gosliner (1980) la papila peneana de *N. inermis* es bien desarrollada y cónica en contraste con la papila corta de *N. polyalphos* y la de *N. aenigmaticus* que es poco desarrollada. Esta característica fue observada en las disecciones realizadas en los ejemplares analizados en este estudio.

La glándula de la mucosa es abierta, el atrio vestibular más o menos reducido y la glándula de la cápsula fusionada en su parte anterior tal como lo reporta Rudman (1974). Considerando lo anterior, el ejemplar sin identidad específica CAS 81438 parece pertenecer a esta especie, hecho que se sustenta además por la localidad de recolecta (Guanacaste, Costa Rica -Pacífico-).

Rudman (1974) reporta para *N. inermis* una próstata granular bifida, característica que no puede observarse en los ejemplares disectados de esta especie en este trabajo (Figura 6). En los especímenes aquí disecados se observó una próstata granular unificada, sin rastros de bifurcación. Probablemente en organismos adultos se desarrolle esta característica, aunque cabe mencionar que las tallas de los ejemplares disectados son parecidas al ejemplar disectado por Rudman en su publicación. No obstante, la característica "próstata granular y dividida en dos brazos" puede considerarse como válida para *Navanax aenigmaticus* (llamada *N. orbygnianus* en los ejemplares donados por el Dr. Jesús Ortea Rato, recolectados en Cabo Verde y Galápagos).

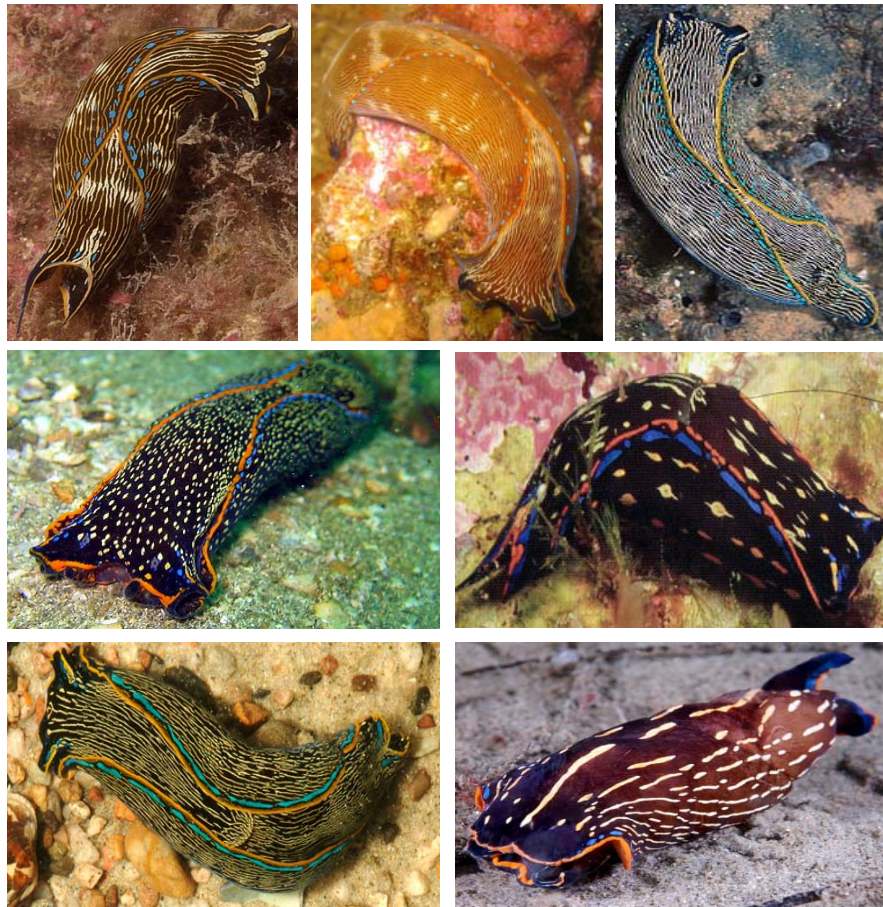


Figura 4.- Variaciones de color en la especie *Navanax inermis*  
Fotografías: Magnus Kjaergaard.



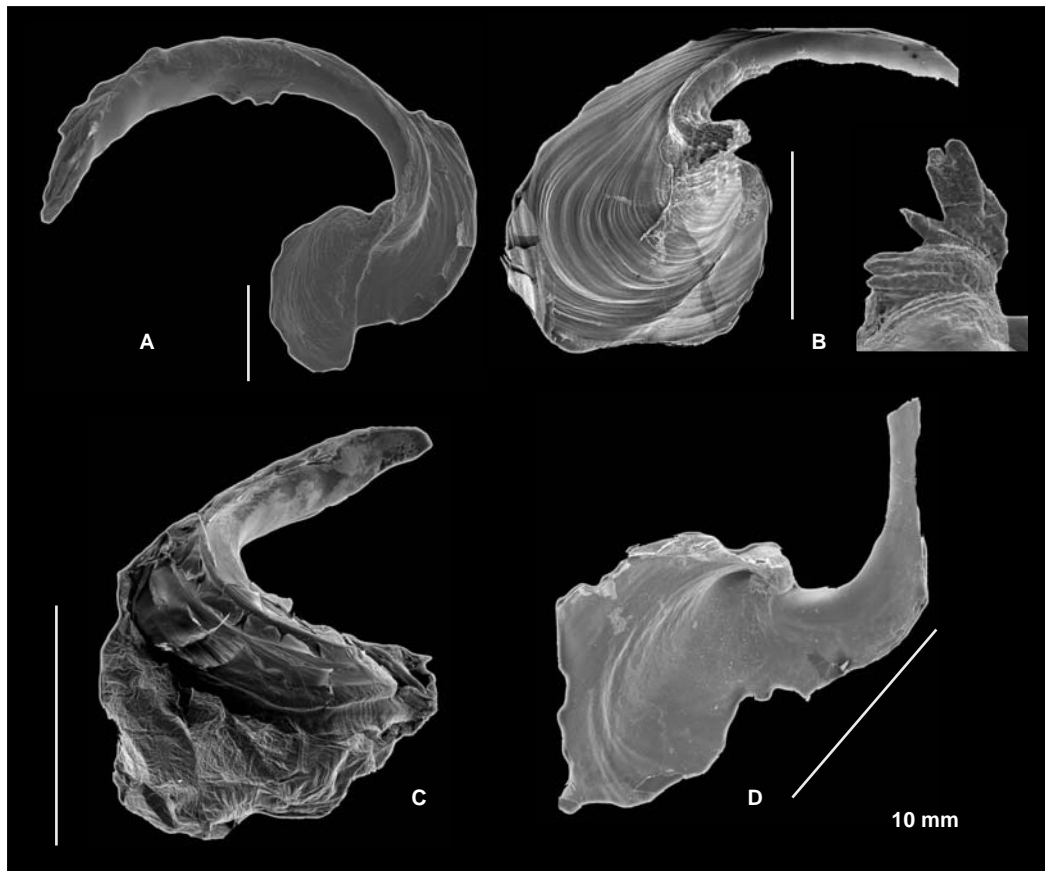


Figura 5.- Imagen de la concha de *Navanax inermis*  
A: USNM 575027; B: LACM 76-5; C: LACM AHF 287-34; D: USNM-827296

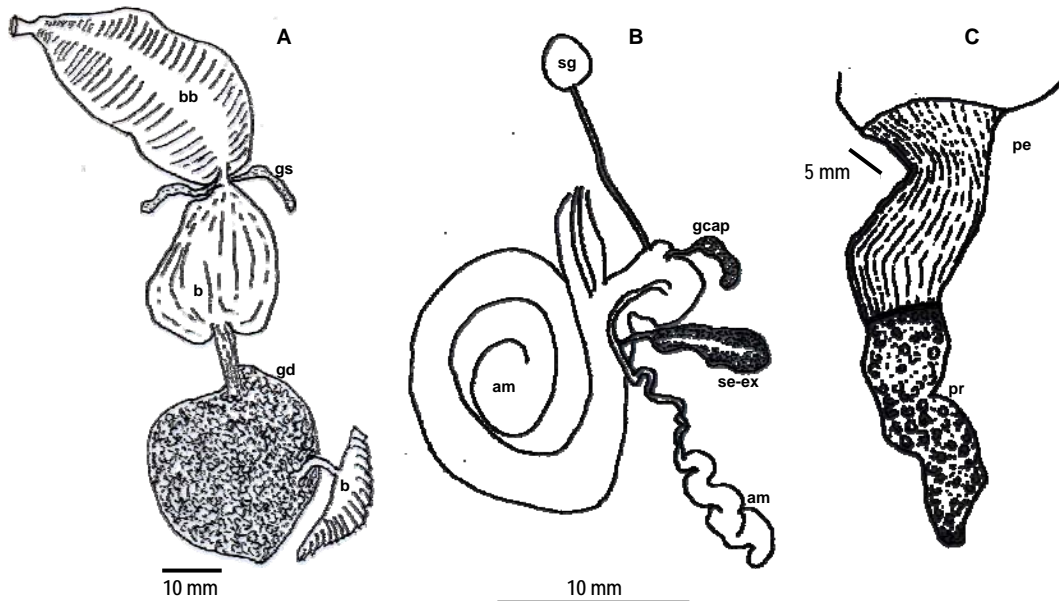


Figura 6.- Anatomía general (A), genitalia femenina (B) y próstata (C) de *Navanax inermis*

A: LACM A. 7066; B: A. 7066; C: USNM 575027

bb: bulbo bucal; gs: glándula salival; b: buche; gd: glándula digestiva; b: branquia; gcap: glándula de la cápsula; se-ex: saco de esperma exógeno; am: ampolla; sg: saco gametolítico; pe: pene; pr: próstata

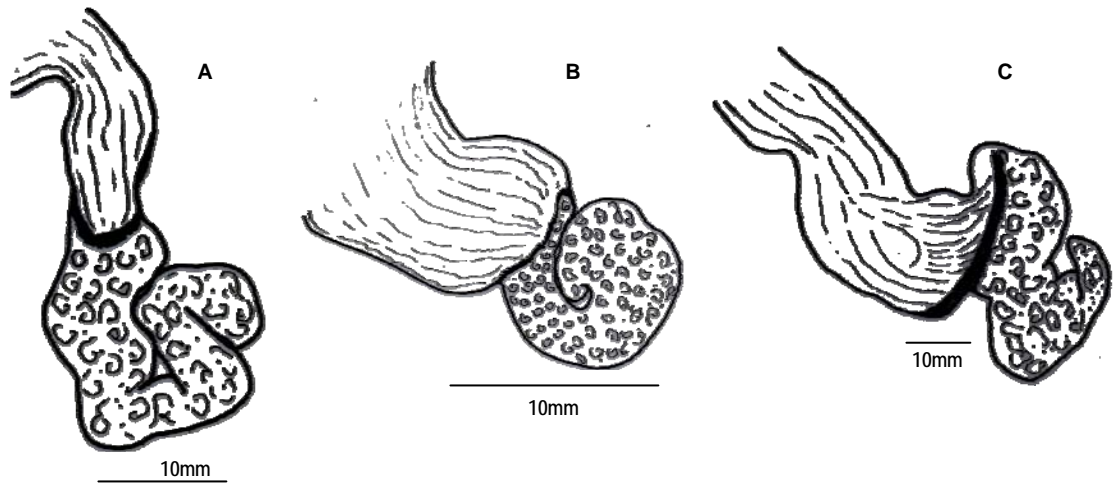


Figura 7.- Próstatas de *Navanax inermis*  
 A: Bahía de San Diego, California (CAS 69064); B: Guanacaste, Costa Rica (Pacífico) (CAS 81438); C: Baja California, México (LACM AHF 287-34).

***Navanax aenigmaticus* (Bergh, 1893)**  
*Posterobranchaea maculata* d'Orbigny, 1837  
*Doridium gemmatum* Mörch, 1863  
*Posterobranchus orbignyianus* Rochebrune, 1882  
*Doridium punctilucens* Bergh, 1893  
*Navarchus aenigmaticus* Bergh, 1893  
*Chelidonura africana* Pruvot-Fol, 1953  
*Chelidonura evelinae* Marcus, 1955  
*Aglaja gemmata* (Mörch, 1863)  
*Aglaja punctilucens* (Bergh, 1893)  
*Chelidonura nyanyana* Edmunds, 1968  
*Chelidonura evelinae dica* (Marcus y Marcus, 1970)  
*Navanax gemmatum* (Mörch, 1863)  
*Chelidonura sabina* Marcus & Marcus, 1970

MATERIAL TIPO: Desaparecido

MATERIAL EXAMINADO: Isla de Enmedio, Veracruz (LACM 25125); La Gallega, Veracruz (CNMO 1710); Manzanillo, Costa Rica (Caribe) (INB0001495801, INB0001495803 y INB000 1497323); Belice (Caribe) (USNM-820893); Punta Octavia, Colombia (LACM 1935-73.10); Puntarenas, Costa Rica (Pacífico) (LACM 1972-68.44); Isla Jicarón, Panamá (Pacífico) (LACM 153303); Perú (USNM 576206); Panamá (Pacífico) (USNM 742725 y USNM-742676); Bahamas (CAS 072285); Tempisque, Costa Rica (Pacífico) (INB0003836293); Galápagos (CAS 98716); Cabo Blanco, Costa Rica (Pacífico) (INB0001487289).

ETIMOLOGÍA: El nombre de la especie significa "enigmático".

HISTORIA TAXONÓMICA: *Navanax aenigmaticus* es la especie que ha sufrido un mayor número de cambios nomenclaturales y es el taxón que presenta más sinónimos de todo el género. *N. aenigmaticus* fue descrita con un ejemplar colectado en costas del Pacífico panameño (Bergh, 1893), pero en la actualidad se desconoce el paradero del holotipo.

Actualmente los autores que reconocen como válido a este género son Rudman (1974), Gosliner (1980), Skoglund (2002), Ortea *et al.* (2001) y Valdés *et al.* (2006).

**MORFOLOGÍA EXTERNA:** La talla del animal vivo va desde 10 hasta 120 mm. Los parápodos envuelven el cuerpo cilíndrico y delgado. Con una cabeza rectangular; escudo cefálico tetralobulado y escudo posterior dividido en dos lóbulos simétricos. El color de fondo es café, verde olivo, rojizo, azulado, morado, negro o gris con puntos amarillos y manchas blancas irregulares; en el borde de los parápodos se presentan líneas punteadas de color azul brillante. Los ojos son simples puntos negros. Con órganos de Hancock y sedas sensoriales. La piel del animal es lisa y suave.

**MORFOLOGÍA DE LA CONCHA:** La concha es interna, plana y poco calcificada. El borde posterior está cubierto por una membrana transparente muy frágil. La protoconcha es cóncava y de ella se desprenden los anillos de crecimiento que desembocan en una sola espira aplanada y abierta (Figura 8).

**ANATOMÍA:** El bulbo bucal es musculoso, en forma de pera, de mayor tamaño que la glándula digestiva. Sobre el bulbo bucal se localizan un par de ganglios cerebrales y pleurales, por debajo del bulbo bucal se localiza un par de ganglios pedales unidos a los anteriores por nervios fibrosos formando un anillo peribucal. Del ganglio pleural surge el ganglio suprainestinal que se une con el ganglio subintestinal y el ventral cerrando así el circuito de ganglios nerviosos. El esófago es cilíndrico, más o menos delgado, con un par de glándulas salivales alargadas a cada lado. Esta estructura se une al buche, el cual se inserta en el estómago y atraviesa la glándula digestiva. El intestino pasa a través de la glándula digestiva y desemboca en la abertura anal cerca del borde del manto. El pene está cubierto por una papila peneana bien desarrollada de color claro. La próstata es granular y se divide en dos lóbulos o secciones más o menos de igual tamaño conforme el animal alcanza tallas mayores de 60 mm. El atrio vestibular de la genitalia femenina es amplio, de él se desprende la glándula de la cápsula y de la albúmina, ambas de tamaño pequeño, no más grandes que el saco gemtolítico. La ampolla es plegada sobre sí misma, con algunas ondulaciones irregulares en su superficie. La glándula mucosa está espiralada pero sus espiras no se cierran completamente (Figura 9).

**DISCUSIÓN:** *Navanax aenigmaticus* presenta numerosas variaciones de color según la localidad donde han sido recolectados los ejemplares (Figura 10). Con cada una de estos patrones de color algunos autores nombraron nuevas especies, con lo que se ha incrementado la confusión taxonómica de esta especie. Además, la presencia de esta especie en la porción americana del océano Atlántico y Pacífico, así como la similitud de las especies de este género con las de *Chelidonura* y *Aglaja* vuelven todavía más difícil su estudio. Se han descrito numerosos patrones de coloración para esta especie (Figura 11), por lo que Gosliner (1980) no considera al color como una característica suficiente para nombrar nuevas especies o delimitar taxonómicamente a las ya existentes. Para nombrar una nueva especie, se requieren además de una descripción de la forma o color del cuerpo, las características de la morfología externa, morfología de la concha y anatomía; por lo que si en futuras investigaciones se describe un nuevo taxón sólo con un nuevo patrón de coloración, la especie no deberá ser considerada como válida.

Al analizar la anatomía de especímenes de *Navanax aenigmaticus* distribuidos en el océano Atlántico y Pacífico podría pensarse que se trata de especies diferentes; sin embargo, las diferencias observadas en la próstata, por ejemplo, pueden ser producidas por los efectos deformantes de las sustancias preservadoras, por lo que no se considera que se trate de dos especies distintas, separadas geográficamente por la gran masa continental americana.

A continuación se describe morfológica y anatómicamente a las especies sinónimas de *N. aenigmaticus*:

*Navanax evelinae* (Marcus, 1955)

*Navanax evelinae dica* (Marcus, 1955)

*Chelidonura evelinae* (Marcus, 1955)

*Aglaja evelinae* (Marcus, 1955)

*Chelidonura evelinae* y la subespecie *Chelidonura evelinae dica* fueron descritas originalmente por Marcus en 1955, posteriormente Rudman las traslada al género *Aglaja* en 1974. Finalmente, la misma autora de la

especie y subespecie suprime al taxón en 1976 debido a que considera que su nominación fue realizada con base en un ejemplar que presentaba una combinación de colores ahora reconocida para *N. aenigmaticus*. En las disecciones hechas en este trabajo no se encontraron diferencias en la disposición de los ganglios del sistema nervioso, ni en la forma de la próstata de los ejemplares asignados a las especies *N. evelinae* y *N. aenigmaticus*.

*Navanax africanum* (Pruvot-Fol, 1953) (= *N. nyanyana* (Edmunds, 1968)

Marcus (1966a), con base en patrones de coloración, propuso que *N. aenigmaticus* (reconocida todavía por la autora como *Aglaja evelinae*) era distinta a la especie del atlántico africano *N. africanum*. Sin embargo, Gosliner (1980) identifica similitudes en el patrón de coloración de ambas especies (pigmentos naranjas a lo largo del borde de los parapodos) y considera que no hay diferencias anatómicas ni morfológicas entre ellas, por lo que establece a *N. africanum* como sinónimo de *N. aenigmaticus*.

*Doridium gemmatum* (Mörch, 1863)

Especie descrita con un solo ejemplar de las islas Vírgenes. Bergh (1893) describe a *D. punctilucens* con un ejemplar recolectado en las islas caribeñas de Santo Tomás y Guadeloupe. Marcus y Marcus (1970) sugieren que ambas especies tienen muchas similitudes en la coloración y las ubican como especies sinónimas. Gosliner reconoce que hay semejanzas entre la concha y morfología de *N. aenigmaticus* con *D. gemmatum* y *D. punctilucens*, por lo que ubica a estas dos especies como sinónimas de *N. aenigmaticus*.

*Posterobranchus maculata* d'Orbigny, 1837

Especie descrita con un ejemplar recolectado en Valparaíso, Chile únicamente con características externas. Gosliner menciona que la forma del cuerpo es similar a *Navanax* y que la coloración y distribución geográfica de dicha especie la ubican como sinónimo de *N. aenigmaticus*.

*Posterobranchus orbygnianus* Rochebrune, 1882

Esta especie fue superficialmente descrita con un ejemplar de Isla Santiago, Cabo Verde (no de Chile, como indica Gosliner, 1980) actualmente depositado en el Museo de Cessac, Francia. La descripción original hecha por Rochebrune indica:

*"Corpore crasso, sub rotundo, pede curto, sub bipartito, nigrescente, striatulado, lobis posterioribus leviter elevatis; nigro violaceo, longitudinaliter lineis flavescensibus, irregularibus, interruptis picto; pallium ad marginem denticulato, griseo viridescente.*

*Long. 0,014; lat. 0,011*

*Hab.: Rade de Santiago (M. de Cessac). Mus. Paris"*

Traducida al español:

"Cuerpo grande, poco redondeado, pie corto, partido en dos, negruzco, estriado, lóbulos posteriores elevados; negro violáceo, líneas longitudinales amarillentas irregulares, manchas interrumpidas; palio y margen dentado, gris iridiscente".

Localidad tipo: Isla de São Tiago (Santiago), República de Cabo Verde. Holotipo depositado en el Museo de Cessac, Francia.

Como puede observarse, la descripción es ambigua y podría describir a cualquier especie de Aglajidae, por lo que no se considera una herramienta útil para realizar comparaciones y determinar si la especie *P. orbygnianus* se trata de un sinónimo de *N. aenigmaticus*.

Mediante las disecciones realizadas en este estudio se observó lo siguiente:

a) A pesar de que sólo fue posible extraer la parte más ancha e inicial de la espira de los ejemplares asignados a la especie *N. orbygnianus* recolectado en el caribe costarricense, se observó que no muestra

ninguna diferencia respecto a la concha de los ejemplares de la especie *N. aenigmaticus* recolectados en el Caribe beliceño, Golfo de México y Pacífico panameño (Figura 8).

b) El bulbo bucal de *N. orbygnianus* recolectado en el Caribe costarricense es similar al que se ha descrito anteriormente por Rudman (1974) para el género *Navanax* y para *N. aenigmaticus* en lo propuesto en este trabajo, así como lo mencionado por Gosliner en 1980 (Figura 9).

c) La disposición de los ganglios del sistema nervioso que se observó en el ejemplar asignado a *N. orbygnianus*, recolectado en el Caribe costarricense es sin duda el mismo que el que se ha descrito en este trabajo para la especie *N. aenigmaticus* de diferentes localidades.

d) El arreglo de la genitalia femenina en un ejemplar de *N. orbygnianus* recolectado en el Caribe de Costa Rica es similar a la genitalia descrita en este trabajo para tres ejemplares de *N. aenigmaticus* recolectados en tres distintas localidades: Guanacaste, Pacífico costarricense; Veracruz, México y Bahamas.

e) La próstata del ejemplar de *N. orbygnianus* corresponde a un individuo juvenil en el que no se observó la bifurcación en la zona glandular reportada previamente por Rudman (1974) para el género *Navanax* y descrita para *N. inermis* y *N. aenigmaticus* en este trabajo. Sin embargo, en ejemplares de la especie *N. orbygnianus* de mayor talla, uno de ellos recolectado en Gandoca (Caribe costarricense), otro recolectado en Punta Arenas (Pacífico, Costa Rica), uno más recolectado en isla Santa Lucía, Cabo Verde y en un ejemplar recolectado en Galápagos; se observa una bifurcación gradual de la parte granular de la próstata, pero no se distinguieron dos porciones separadas totalmente como lo reporta Rudman (1974). Probablemente este carácter aparezca conforme el individuo adquiere su madurez reproductiva. Se considera a *N. orbygnianus* especie sinónimo de *N. aenigmaticus* con base en los patrones de coloración y en las similitudes morfológicas y anatómicas entre los ejemplares de las dos especies.

Retomando el aspecto nomenclatural y con la intención de establecer el nombre válido para la especie en cuestión (*N. aenigmaticus*), recordamos que *Posterobranchaea maculata* d'Orbygni, 1837 es considerada por Gosliner (1980) sinónimo de *N. aenigmaticus* y *N. orbygnianus* Rochebrune, 1882 (= *P. orbygnianus*) es considerada también sinónimo de *N. aenigmaticus* según los resultados de este trabajo. Ortea *et al.* (2001) sugieren el uso de *N. orbygnianus* (el más antiguo conocido, según su publicación) ya que no se adecuadamente la distribución de la especie y no se ha utilizado el nombre de *N. aenigmaticus*. Valdés (2006) sugiere que *P. maculata* d'Orbygni, 1837 es probablemente el nombre válido de la especie en cuestión, y propone su uso hasta que el problema nomenclatural sea resuelto. Considerando a *P. maculata* d'Orbygni, 1837 con prioridad nomenclatural respecto a *P. orbygnianus* y *N. aenigmaticus*, podría ser esta especie la que tenga validez taxonómica en la actualidad. Se sugiere hacer estudios anatómicos en ejemplares de *P. maculata* procedentes de la localidad tipo (Valparaíso, Chile) para confirmar esta propuesta.

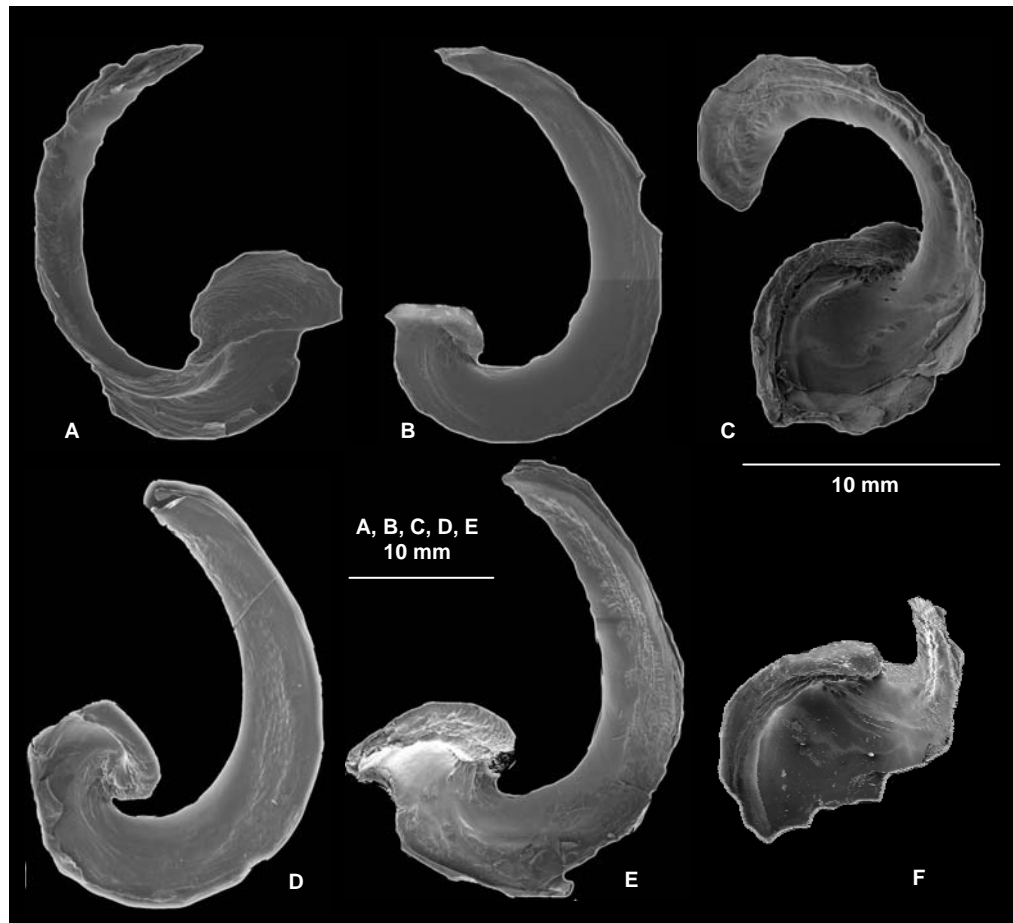


Figura 8.- Imagen de la concha de *Navanax aenigmaticus*  
A: Veracruz, México (CNMO 1710); B: Belice, (Caribe) (USNM 820893); C: Veracruz, México (LACM 25125); D: Guanacaste, Costa Rica (Pacífico) (INB0003836293); E: Galápagos (LACM AHF 315-35); F: Caribe, Costa Rica (INB0001495803).

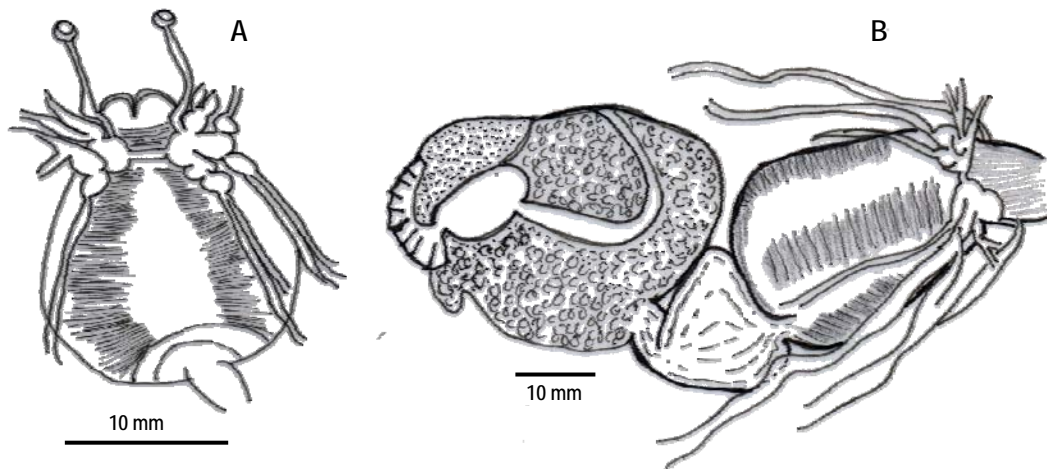


Figura 9.- Imagen del bulbo bucal y de la anatomía de *Navanax aenigmaticus*  
A: Manzanillo, Costa Rica (Caribe) (INB0001495801); B: Bahamas (CAS 72285)

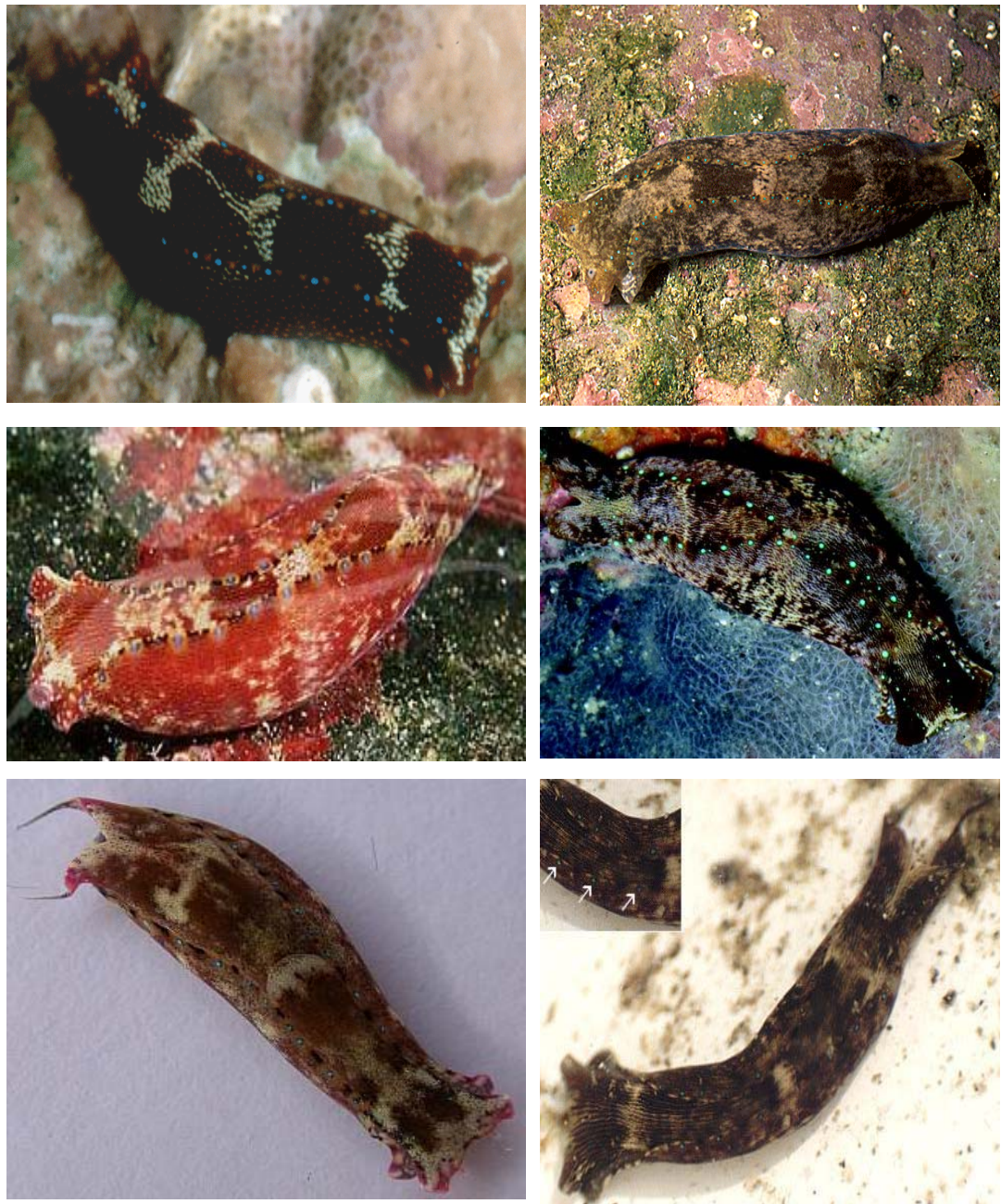
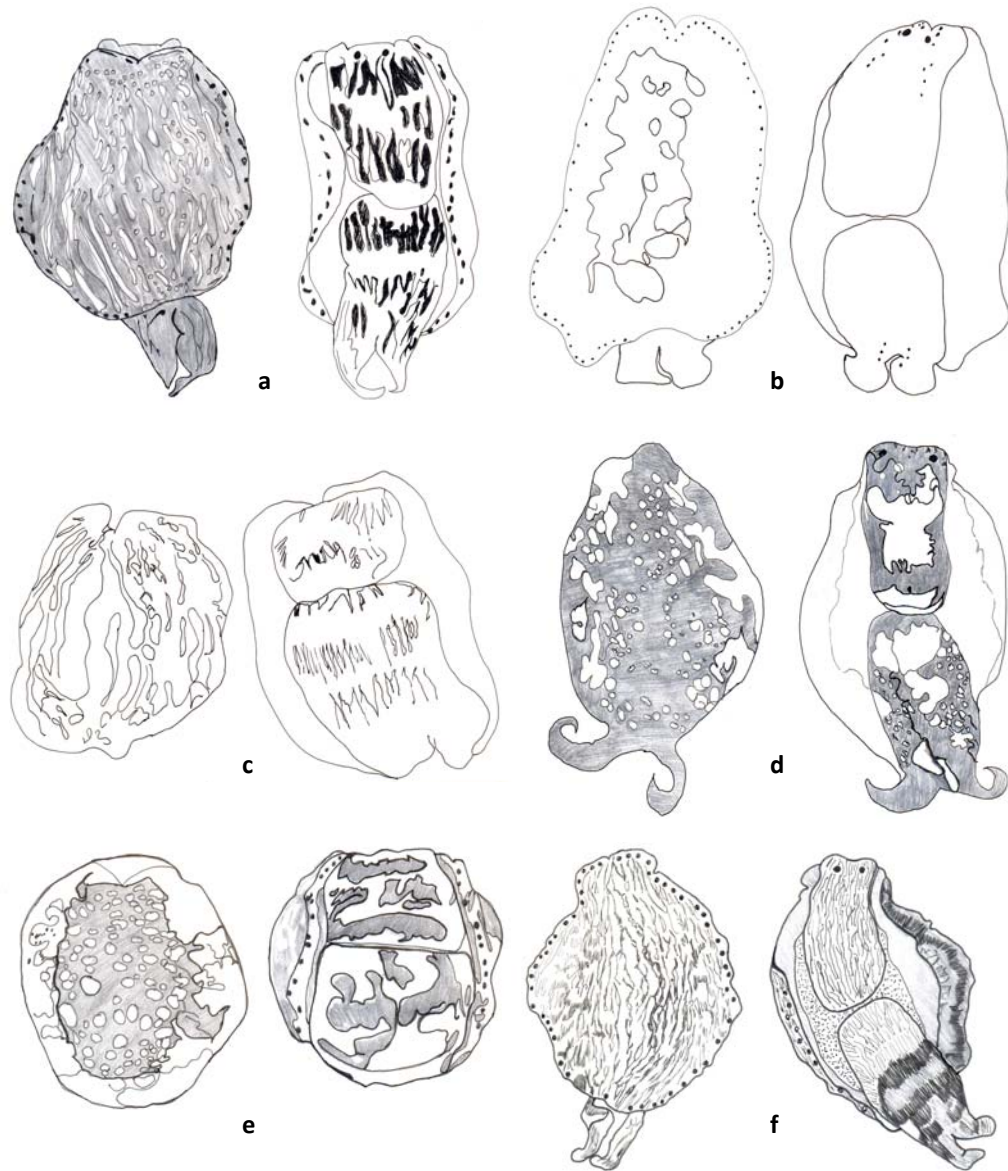


Figura 10.- Variaciones de color en la especie *Navanax aenigmaticus*  
A y B: Océano Pacífico; C,D,E y F: Océano Atlántico  
Fotografías: Rudman, 2003



**Figura 11.- Distintos patrones de coloración en *N. aenigmaticus***  
(a): Ghana; (b): Cuba; (c): Boa Vista, Cabo Verde; (d): Isla de Maiz, Cabo Verde; (e): Puntarenas, Costa Rica (pacífico); (f): Arrecife Gallega, Veracruz.  
En todos: esquema izquierdo (vista ventral); esquema derecho (vista dorsal)



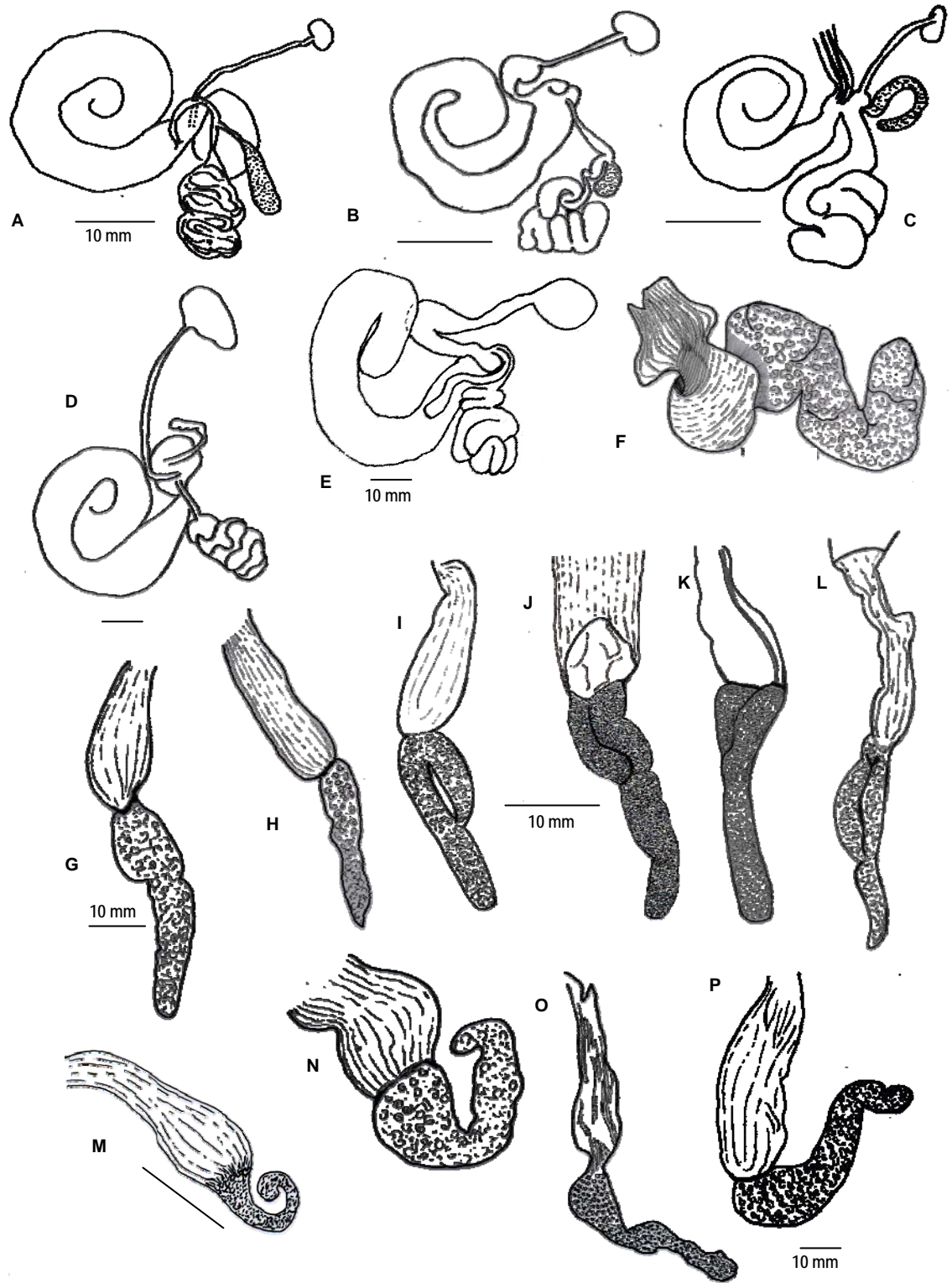


Figura 12.- Genitalia femenina y próstata de *Navanax aenigmaticus* y *N. orbygnianus*

A: Costa Rica, Caribe (INB0001495803); B: Perú (USNM 576206); C: Bahamas (CAS 72285); D: Galápagos (CAS 98716); E: Veracruz (CNMO 1710); F: Panamá (USNM 742676); G: Costa Rica, (Pacífico) (LACM 1972-68.44; H: Bahamas (CAS 72285); I: Cabo Verde; J: Costa Rica (Caribe) (INB0001497323); K: Costa Rica (Pacífico) (INB00014988359); L: Galápagos; M: Costa Rica (Caribe) (INB000 1495801); N: Costa Rica (Pacífico) (INB0001487289); O: Peru (USNM576206) y P: Galápagos (CAS 98716).

***Navanax polyalphos* (Gosliner y Williams, 1972)**

*Chelidonura polyalphos* Gosliner y Williams, 1972

**MATERIAL TIPO:** Recolectado en Bahía de San Carlos, México. Depositado en la *Invertebrate Zoology Type Collection* de la *California Academy of Sciences* con el número de catálogo CASIZ 549.

**MATERIAL EXAMINADO:** Baja California, México (CAS 66928).

**ETIMOLOGÍA:** El nombre de la especie proviene del griego *poly* (=muchos) y *alphos* (=puntos blancos) y significa "muchos puntos blancos sobre la piel"

**HISTORIA TAXONÓMICA:** *Navanax polyalphos* fue ubicado originalmente por sus autores en 1972 dentro del género *Chelidonura*. Posteriormente, Gosliner (1980) traslada a *N. polyalphos* al género *Navanax* debido a las similitudes anatómicas que el autor encuentra entre las especies de estos géneros. Goto y Poppe (1996) coloca a *N. polyalphos* dentro del género *Aglaja* debido a que no reconocen la validez de *Navanax*. En la revisión que Skoglund (2002) hace sobre el trabajo de Keen (1971) traslada nuevamente a *N. polyalphos* al género *Chelidonura*. En la actualidad la especie permanece en el género *Navanax* sin más cambios en su nomenclatura.

**MORFOLOGÍA EXTERNA:** La talla del animal no va más allá de los 40 mm de longitud. Los parápodos envuelven el cuerpo cilíndrico y más o menos robusto. Con una cabeza rectangular; escudo cefálico tetralobulado y escudo posterior dividido en dos lóbulos simétricos. El color de fondo es negro, rojo, púrpura o la combinación de estos colores; con numerosos puntos blancos brillantes distribuidos aleatoriamente en todo el cuerpo; el margen de los parápodos está delimitado por líneas punteadas de color naranja o amarillo. Los ojos son simples puntos blancos. Con órganos de Hancock y sedas sensoriales. La piel del animal es lisa y suave.

**MORFOLOGÍA DE LA CONCHA:** La concha es interna, plana y fuertemente calcificada. En forma de cuña con una abertura amplia y los bordes adelgazados. No posee membrana transparente.

**ANATOMÍA:** El bulbo bucal es musculoso, más pequeño que la glándula digestiva. Sobre el bulbo bucal se localizan un par de ganglios cerebrales y pleurales, por debajo del bulbo bucal se localiza un par de ganglios pedales unidos a los anteriores por nervios fibrosos formando un anillo peribucal. Del ganglio pleural surge el ganglio suprainestinal que se une con el ganglio subintestinal y el ventral cerrando así el circuito de ganglios nerviosos. El esófago es cilíndrico y corto, más o menos delgado, con un par de glándulas salivales alargadas y delgadas a cada lado. Esta estructura se une al buche, el cual se inserta en el estómago y se introduce en la glándula digestiva. El intestino pasa a través de la glándula digestiva y desemboca en la abertura anal cerca del borde del manto. El pene está cubierto por una papila peneana más o menos desarrollada. La próstata posee un solo brazo granular. El atrio vestibular de la genitalia femenina es alargado, con dos lóbulos en los que de su base se desarrolla la glándula de la mucosa, la cual es delgada y sus bordes espiralados nunca están en contacto. Con un receptáculo seminal simple, que antecede a un conducto post ampular muy largo, el cual se modifica en la ampolla curvada y finalmente en el ovotestis. Esta conformación es única y permite identificar claramente a esta especie cuando la coloración del animal se ha perdido por efecto de las sustancias fijadoras (Figura 13).

**DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA:** Desde Isla Santa Cruz, Isla Cedros y el Golfo de California hasta Costa Rica.

**DISCUSIÓN:** *Navanax polyalphos* tiene además de una anatomía característica, una coloración única que permite identificar a la especie incluso con ejemplares de colecciones científicas que han perdido todo el color visible.

Esta especie posee una concha completamente calcificada y una papila peneana más o menos bien desarrollada. Gosliner (1980) propuso que las especies de *Navanax* poseen el tipo de concha descrito

anteriormente para *N. inermis* y *N. aenigmaticus* y el tipo de concha que presenta *N. polyalphos*; sin embargo, esa idea no es aceptada debido a que, con base en las disecciones hechas en este trabajo, se sostiene que una concha completamente calcificada, auricular, con una abertura ligera es exclusiva para el género *Chelidonura*, tal como lo propone Rudman (1974). Incluso Gosliner comenta: "*In N. polyalphos, the shell is completely and uniformly calcified as in Chelidonura*" (Gosliner, 1980).

*Navanax polyalphos* posee un bulbo bucal más pequeño que la glándula digestiva, carácter exclusivo de especies de *Chelidonura* (Rudman, 1974). En el sistema nervioso no existen diferencias entre *Navanax* y *Chelidonura*, pero en la genitalia femenina se observan características únicas de la especie: la glándula mucosa tiene la espiral más delgada que puedo observarse en todas las especies disecadas en este trabajo, la ampolla es larga, tubular y de ninguna forma parecida a la ampolla de especies de *Aglaja*, *Navanax* ni *Chelidonura*, posee un gonoducto celómico postampular y un receptáculo seminal distal con su conducto reducido. La próstata es similar a que muestran Gosliner y Williams (1972).

Dado lo anterior, se considera que *N. polyalphos* comparte más características con las especies de *Chelidonura* que con las de los géneros *Aglaja* y *Navanax*, por lo que se propone el traslado de la especie analizada al género *Chelidonura*.

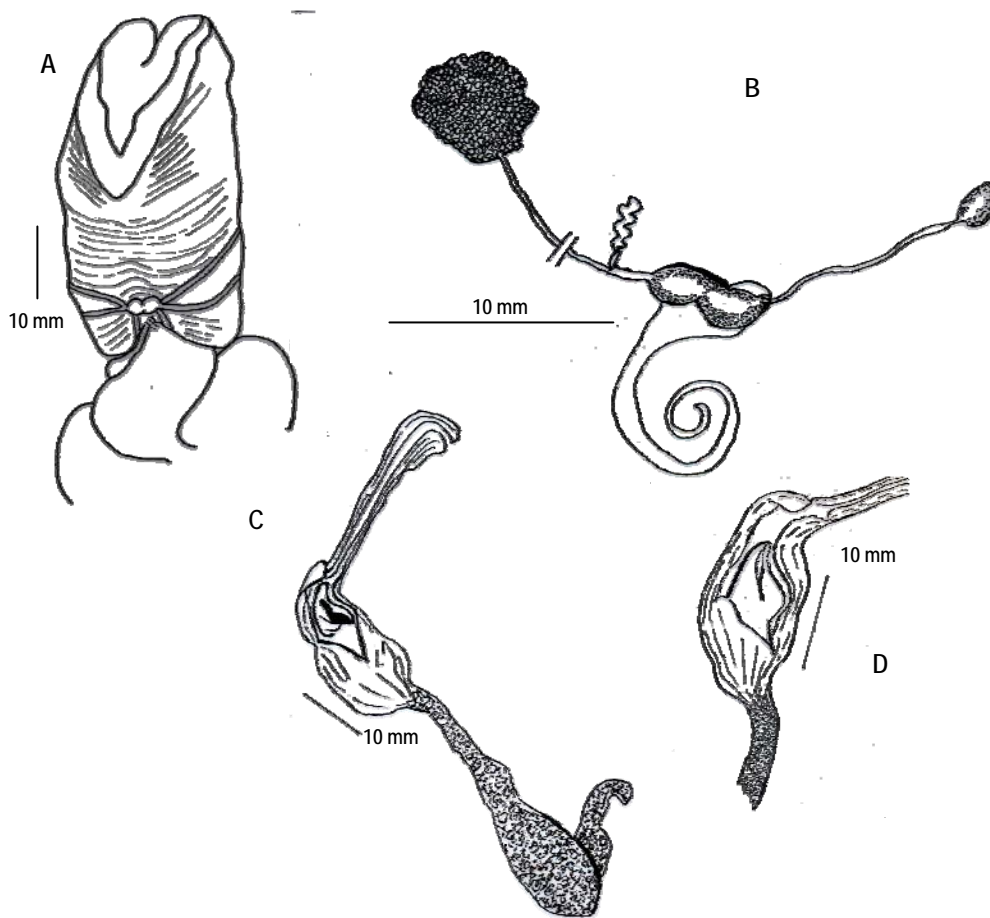


Figura 13.- Anatomía de *Navanax polyalphos*

A: Bulbo bucal; B: Genitalia femenina; C: Próstata; D: Pene. Ejemplar: Baja California, México (CAS 66928).

## Análisis filogenético

En la figura 14 se observan los cladogramas que reconstruyen la filogenia de 8 especies de la familia Aglajidae (ver detalles de los taxones y caracteres en el Cuadro 2).

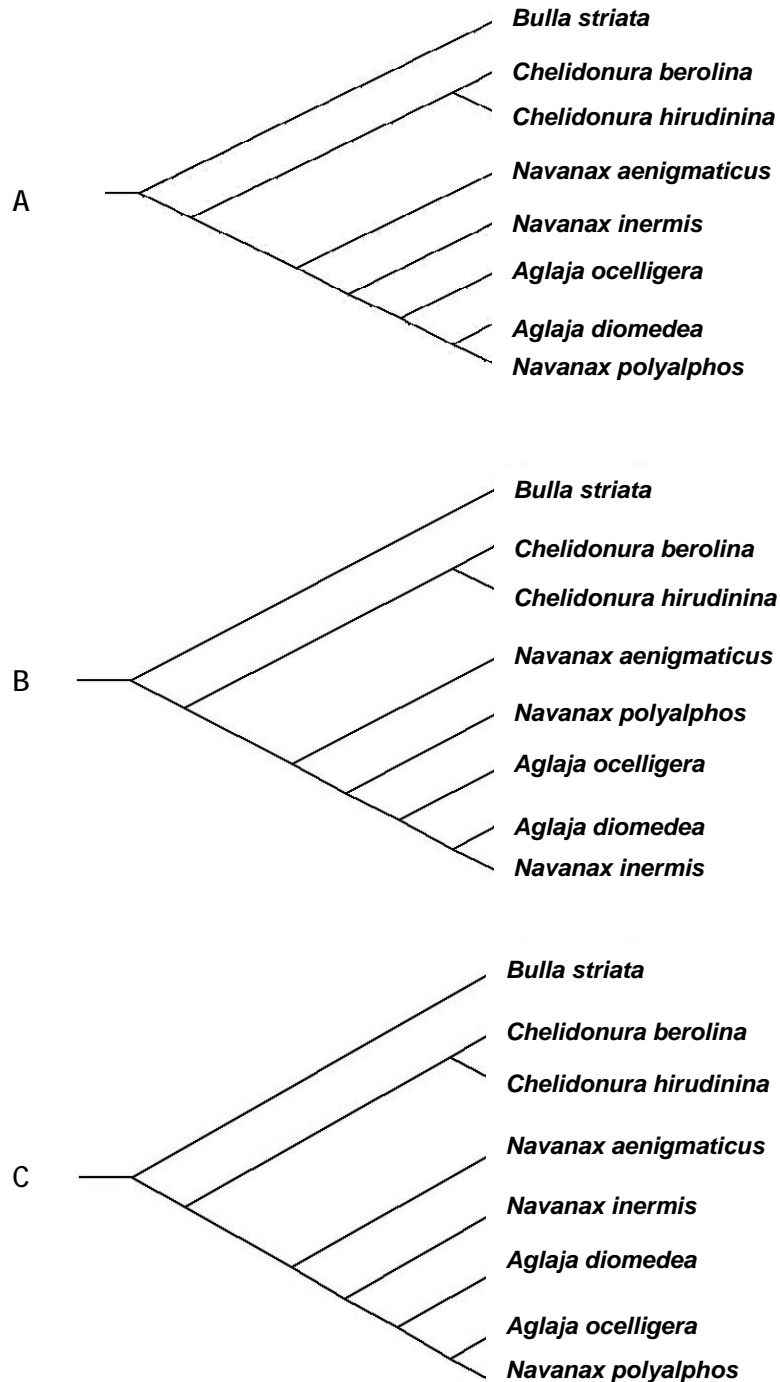


Figura 14.- Filogenia de algunas especies de la familia Aglajidae

## DISCUSIÓN GENERAL

Debido a la similitud morfológica de las especies de los géneros *Aglaja*, *Navanax* y *Chelidonura*, se presenta a continuación una discusión general sobre la historia taxonómica, morfología externa y anatomía de estos taxones; así como un análisis de los caracteres utilizados en la filogenia del grupo.

### Historia taxonómica de los géneros *Aglaja* Renier, 1807 y *Chelidonura* A. Adams, 1850

El género *Aglaja* fue publicado por Renier, S.A. *Prospetto Della Classe dei Vermi*, p. 16, 1807, *Tavole di Classificazione, Padova*, tav. 8; 1847, *Osservazioni postume di Zoologia Adriatica, Venezia*. P. 3, tav. 16. El autor describió al género utilizando a la especie tipo *Aglaja tricolorata* Renier, 1807 recolectada en las costas mediterráneas de Malta.

Al respecto de la validez de este género, en 1976 Cernohorsky publicó un comentario en el *Bulletin of Zoological Nomenclature* en donde manifiesta:

*"I am opposed to the validation of Aglaja Renier, 1807 and the family group name AGLAJIDAE Pilsbry, 1895, as set out in the application by Dr. H. Lemche. The acceptance of Aglaja Renier, 1807 is undesirable when Doridium Meckel, 1809 is taxonomically available name even though its type-species is a synonym. The family group name DORIDIINAE J. E. Gray, 1847 based on Doridium Meckel, 1809 has chronological priority over AGLAJIDAE Pilsbry, 1895, and also is considerably earlier than DORIDIIDAE Fischer, 1883. It was stated by Dr. Lemche that Aglaja Renier, 1807 has been in general use for about 80 years but no list of authors using Aglaja prior 1959 has been enclosed to support this claim. After 1959 the usage of Aglaja in literature has been in direct breach of the Rules of I.C.Z.N. and does not qualify in my opinion as valid usage"*

Considerando el comentario anterior, Lemche responde utilizando el mismo medio de comunicación científica:

*"First, I am indebted to Dr. Cernohorsky for drawing my attention to an earlier publication of a family-group name based on Doridium. This leads to the following changes in my formal proposals:*

*(1) (c) the family name AGLAJIDAE Pilsbry, 1895 (1847) based on the generic name Aglaja Renier, 1807 as validated under the plenary powers in (b) above, and as amended from from DORIDIINA J. E. Gray, 1847, based on Doridium Meckel, 1809, a junior subjective synonym of Aglaja Renier, 1807.*

*(5) To place on the Official List of Family-group Names in Zoology the name AGLAJIDAE Pilsbry, 1895 (1847) as accepted 1) (c) above.*

*(7) (b) DORIDIINA J. E. Gray, 1847 an invalid original spelling of AGLAJIDAE (Gray, 1847) as corrected under (1) (c) above.*

*Secondly, I may say that the turnover from Doridium to Aglaja was so prompt and universal any clearer demonstration of it is a waste of time and effort. However, the following list of references to Aglaja since 1941 is taken from the Zoological Record (in which I find no references to Doridium since that date):*

*1941. ALLAN, J., Vict. Nat. Melbourne. Vol. 57.*

*1946 WHITE, K.M., Proc. Malac. Soc. London. Vol. 26:91-102; 167-172*

*1949 BABA, K. Opisthobranchia of Sagami Bay.*

*1953 PRUVOT-FOL, A., Trav. Inst. Sci. Cherif.*

*1966 MAC FARLAND, F.M., Mem. Calif. Acad. Sci. Vol. 6.*

*----- MARCUS, E. & E., Stud. Trop. Oceanogr. Vol. 4*

*1973 FU-SHIANG CHIA & SKEEL, M. Veliger."*

En 1977, el *Bulletin of Zoological Nomenclature* en la opinión 1079 [*AGLAJA* Renier, (1807); *A. depicta* Renier (1807) y *A. tricolorata* Renier, (1807) (Mollusca: Gastropoda) Rendered available under the plenary powers]

establece los lineamientos respecto a la posesión del nombre *Aglaja* Renier, 1807; también analiza la historia del taxonómica del caso y transmite las decisiones finales tomadas por la Comisión de Nomenclatura Zoológica. En resumen, la opinión manifiesta que:

- a) "... the generic name *Aglaja* Renier, 1807 and the two specific names *depicta* Renier, 1807 and *tricolorata* Renier, 1807, are hereby deemed to be published and nomenclaturally available from their ude by Renier, 1807, *Tavole di Classificazione, Padova, tav. 8; 1847, Osservazioni postume di Zoologia Adriatica, Venezia. P. 3, tav. 16, a work previously placed on the Official Index of Rejected and Invalid Works in Zoology*"
- b) "the two generic names *Doridium* Meckel, 1809 and *Acera* Cuvier, 1810, are hereby suppressed for the purposes of the Law Priority, but not for those of the Law of Homonymy"
- c) "the family name **AGLAJIDAE** Pilsbry, 1895, is hereby ruled to be available from 1847, the date of its senior subjective synonym **DORIDIINAE** Gray, 1847, rejected below".
- d) "The following generic names are hereby placed on the Official Index of Rejected and Invalid Generic Names in Zoology:  
*Doridium* Meckel, 1809 y *Acera* Cuvier, 1810  
*Aglaja* Eschscholtz, 1825  
*Aglaja* Brady, 1863 (a junior synonym of *Aglaja* (Swainson, 1827) for Crustacea"

Finalmente, la *Official List and Indexes of Names in Zoology* (hasta 2007) y las *Official Lists and Indexes of Names and Works in Zoology* indican como válidos o como homónimos en uso los siguientes taxones:

#### Nombres válidos:

- ***Aglaja*** [Renier], [1807], [*Tav. serv. Class. Conn. Anim.*]: Tav. VIII (gender: feminine) (type species, by designation by Suter, 1913 (*Manual New Zealand Moll.*: 542): *Aglaja tricolorata* [Renier], [1807], [*Tav. serv. Class. Conn. Anim.*]: Tav. VIII) (ruled under the plenary power to be an available name) (Gastropoda). Op. 1079
- **AGLAJIDAE** Pilsbry, 1895 (1847), in Tryon, *Man. Conch.*, 16: 43 (type genus: *Aglaja* [Renier], [1807]) (Gastropoda). Op. 1079

#### Homónimos válidos:

- ***Aglaja*** Brady, 1867, in Folin & Périer, *Les fonds de la mer*, 1: 89 (a junior homonym of *Aglaja* Swainson, 1827). Op. 1079
- ***Aglaja*** [sic] Renier, [1804], *Prospetto Classe Vermi*: XVI (included in a work rejected for nomenclatural purposes). Op. 427
- **AGLAINAE** Swainson, 1837, *Nat. Hist. Classific. Birds*, 2: 275 (in Lardner's *Cabinet Cycloped.*, 92) (unavailable because not based on the name of an included genus). Op. 1079
- ***Aglaja*** Eschscholtz, 1825, *Isis* (Oken), 16: 743 (a junior homonym of *Aglaja* [Renier], [1807]). Op. 1079

En las mismas fuentes se califican a los siguientes taxones como suprimidos o inválidos:

- **DORIDIINAE** (correction of DORIDIINA) Gray, 1847, *Proc. zool. Soc. London*, 1847: 161 (type genus: *Doridium* Meckel, 1809) (invalid because the name of the type genus has been suppressed under the plenary power). Op. 1079
- ***Doridium*** Meckel, 1809, *Beytr. vergl. Anat.*, 1(2): 33 (suppressed under the plenary power for the purposes of the Principle of Priority but not for those of the Principle of Homonymy). Op. 1079

Actualmente los autores que reconocen como válido a este género son Rudman (1974), Gosliner (1980), Goto y Poppe (1996), Redfern (2001), Skoglund (2002), Espinosa y Ortea *et al.* (2001) y Valdés *et al.* (2006).

El caso del género *Chelidonura* es menos complejo: éste género fue descrito en Sowerby, G.B. 1850. *Thesaurus Conchylorum*, 2:561, 601. London: Sowerby con la especie tipo *Bulla hirudinina* Quoy & Gaimard, 1832 (con distribución actual en el Caribe e Indopacífico), la cual fue trasladada a *Chelidonura hirudinina* (Quoy & Gaimard, 1832) como especie monotípica. No han ocurrido mayores cambios en la historia nomenclatural de este género.

Los autores que reconocen la validez de este género son Gosliner (1980), Goto y Poppe (1996), Redfern (2001), Skoglund (2002), Espinosa y Ortea (2001), Valdés y Camacho (2004) y Valdés (2006).

### Los límites taxonómicos de los géneros *Aglaja*, *Chelidonura* y *Navanax*

Rudman (1974) transfiere más de 20 especies del género *Chelidonura* al complejo que denomina *Navanax-Aglaja* debido a que considera que el primer género es distinto. Según el autor, los principales caracteres que separan a *Chelidonura* de *Navanax-Aglaja* son: ausencia de diafragma, ubicación de la cavidad de la concha, tamaño del bulbo bucal, pene, próstata, forma y disposición del esófago y buche, enrollamiento de la glándula de la mucosa y disposición de la glándula de la albúmina con respecto a la glándula de la cápsula. Tomando en cuenta lo anterior, las características que definen al género *Chelidonura* son:

- 1.- Ausencia de diafragma (en *Navanax-Aglaja* esta estructura es suspendida desde la base de la cavidad del cuerpo y resguarda los órganos internos).
- 2.- En los tres géneros únicamente existe glándula labial ventral (no hay dorsal) y su posición es debajo del bulbo bucal, casi ocupando la mayor parte de su superficie baja (en *Navanax-Aglaja* es anterior, ubicada junto a la abertura del bulbo bucal).
- 3.- El bulbo bucal es pequeño (en *Navanax-Aglaja* es siempre de mayor tamaño que la glándula digestiva).
- 4.- El sistema reproductor está caracterizado por un saco de esperma exógeno que es comunicado al vestíbulo genital por un conducto separado (en *Navanax-Aglaja* este saco se conecta mediante un conducto hermafroditico), el oviducto se conecta a la glándula de la albúmina de manera similar que la glándula de la cápsula, ambas glándulas se conectan al atrio vestibular (en *Navanax-Aglaja* esto es muy similar, pero difiere en la zona de unión de ambas glándulas), la glándula de la mucosa es espiral con las vueltas muy cerradas, simulando un aparente órgano fusionado (en *Navanax-Aglaja* es espiral pero con las vueltas muy abiertas, tal como se muestra en las figuras de las genitales femeninas).
- 5.- La papila peneana es cónica, con un canal seminal que va sobre su lado ventral (no describe este carácter para *Navanax-Aglaja* pero según observaciones hechas en este trabajo, la papila peneana de especies de este complejo de géneros tienen una papila menos desarrollada).
- 6.- La concha es completamente calcificada, fuerte y parcialmente enrollada (en *Navanax-Aglaja* la concha es parcialmente calcificada y la única espira con calcio está cubierta por una membrana que asemeja un ala de hasta 4 mm de ancho). Aunque son evidentes las diferencias de la concha de estos géneros, el autor considera que esta estructura no puede ser un carácter utilizado como diagnóstico para separar a los géneros analizados, ya que es frágil y se disuelve fácilmente por las sustancias preservadoras. Sin embargo, en este trabajo, la concha se considera útil para separar a los géneros *Chelidonura* de *Navanax-Aglaja* ya que en la actualidad existen métodos para examinarla con más precisión, como la microscopía electrónica de barrido, no disponible en la época de publicación del trabajo de Rudman (1974).

Gosliner (1980) coincide en muchos de los caracteres nombrados por Rudman para considerar a *Chelidonura* como un género independiente, pero considera que la unión de *Navanax-Aglaja* está sujeta a dudas por las siguientes diferencias:

- 1.- La concha de *Aglaja* es completamente calcificada y puede presentar dos formas: a) con una pequeña y delgada curva similar en tamaño a la parte calcificada de *Philinopsis* y a la mayoría de las especies de *Navanax*, ocupando sólo un cuarto de la cavidad de la concha y b) con una "ala" expandida pero completamente calcificada que ocupa la mayor parte de la cavidad de la concha. En *Chelidonura* la concha se encuentra totalmente calcificada y extendida. En *Navanax* la concha no está calcificada completamente.

- 2.- El autor considera que existe glándula labial dorsal en al menos cinco especies de *Aglaja*, *Chelidonura* y en *Navanax*.
- 3.- El sistema reproductivo es igual a lo descrito por Rudman, pero aclara que el conducto hermafroditico es ramificado en los tres géneros.
- 4.- El pene de *Aglaja* es variable en forma y presenta una papila circular enrollada.
- 5.- El escudo cefálico de *Aglaja* es unilobulado, redondeado en su parte anterior; en *Chelidonura* es tri o cuadrilobulado, en *Navanax* es exclusivamente cuadrilobulado. Esta característica coincide con lo observado en las disecciones de ejemplares completos realizadas en este trabajo. Los lóbulos cefálicos de *Aglaja* nunca están tan desarrollados como en *Navanax*.
- 6.- El bulbo bucal de *Chelidonura* es pequeño y muy muscular.
- 7.- *Chelidonura* carece de ganglio genital (excepto *Ch. varians*), *Aglaja* y *Navanax* tampoco poseen este ganglio.
- 8.- El pene de *Chelidonura* es simple, sin papila peneana, de igual forma en *Navanax* pero no en *Aglaja*.
- 9.- En *Chelidonura* los lóbulos caudales son muy largos y el lóbulo derecho es notablemente más corto que el izquierdo (en *Aglaja* los lóbulos pueden ser simétricos o el izquierdo puede formar un flagelo pequeño; en *Navanax* los lóbulos siempre son simétricos). Esta característica se observó también en los ejemplares examinados en este estudio.
- 10.- El receptáculo seminal se inserta en el atrio vestibular común en lugar del conducto hermafroditico.
- 11.- La glándula de la mucosa es un lóbulo simple en *Navanax* (carácter no observado en las disecciones de este estudio).
- 12.- La branquia de *Aglaja* y *Chelidonura* es unipinada o bipinada, en *Navanax* es tripinada.

En resumen, Rudman expone al menos 6 características por las cuales debe ser considerado al género *Chelidonura* separado de *Aglaja* y *Navanax*, todos esos caracteres fueron observados y son sustentados en este estudio. Sin embargo se considera que las diferencias observadas por Gosliner, las cuales fueron marcadas con los números 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 y 12 son válidas y también fueron observadas en este estudio. Los resultados presentados no pueden apoyar las características de los puntos 1 y 11 de Gosliner.

La postura final es entonces, que *Aglaja* y *Navanax* poseen características tan similares que pueden ser considerados un sólo género separado de *Chelidonura*. Dado lo anterior y considerando la historia taxonómica de los géneros analizados, se sugiere trasladar las especies del género *Navanax* al género *Aglaja*, ya que este último posee prioridad nomenclatural, validez de publicación y mayor cantidad de especies que *Navanax*.

Finalmente, los cambios que sufrieron las especies revisadas en este estudio se resumen en la siguiente lista taxonómica:

Familia Aglajidae Pilsbry, 1895

Género *Aglaja* Renier, 1807

***Aglaja inermis* (Cooper, 1862)**

*Navanax inermis* (Cooper, 1892)

Género *Chelidonura* A. Adams, 1850

***Chelidonura polyalphos* (Gosliner y Williams, 1972)**

*Navanax polyalphos* (Gosliner y Williams, 1972)

Género *Posterobranchaea* d'Orbigny, 1835

***Posterobranchaea maculata* d'Orbigny, 1837**

*Navanax aenigmaticus* (Bergh, 1893)



## Análisis de los caracteres utilizados en la filogenia

**LÓBULOS CAUDALES.** Este carácter se presenta en todas las especies de la familia Aglajidae. Se incluyó en la matriz de datos debido a que algunos autores los consideran distintivos de las especies de los géneros *Navanax*, *Aglaja* y *Chelidonura*. La condición "simétricos" es característica de *Navanax* y *Aglaja*, mientras que la condición "izquierdo más largo que el derecho" es específica de *Chelidonura*.

**FIBRAS SENSORIALES BUCALES.** Estos caracteres son primitivos y sus modificaciones son mínimas entre las especies. En *Aglaja* se presentan un par de mechones de sedas sensoriales bien desarrolladas. Sólo en algunas especies de *Chelidonura* estas sedas están bien desarrolladas en forma de mechones. En todas las especies de *Navanax* estas sedas están situadas a cada lado de la boca.

**ÓRGANO DE HANCOCK Y GLÁNDULA AMARILLA.** Esta estructura junto con la glándula amarilla son las más conservadas en los aglajidos. Algunos autores consideran a los órganos de Hancock como precursores de los rinóforos (Gosliner, 1980) o en el caso de la glándula amarilla, es considerada homóloga a la glándula de tinta de los Anaspideos (Ponder y Lindberg, 1997).

**PENE Y PAPILA PENEANA.** La variabilidad de la estructura peneana es muy útil. En *Chelidonura* el pene es simple y la papila peneana es poco desarrollada; en todas las especies de *Navanax* el pene es simple (sin armadura o ganchos peneanos) y sustancialmente más corto que la masa bucal. El pene de *Aglaja* es el más variable de todos. Las características del complejo peneano y la próstata son una primera herramienta que nos permite establecer diferencias entre las especies que externamente parecen ser distintas. Con base en el tamaño y estructura de la región glandular de la próstata es posible tener una idea sobre las tallas que deben alcanzar los individuos para ser considerados maduros sexualmente. Rudman (1974) también considera que la descripción del sistema reproductor es uno de caracteres con mayor peso taxonómico para separar a los géneros de Aglajidae. La forma de la glándula de la mucosa, la forma de enraizamiento del ducto hermafroditico y la posición del receptáculo seminal son caracteres que varían sustancialmente entre las especies de los géneros analizados. Con base en el análisis de estos caracteres es posible separar a las especies de *Chelidonura* como una entidad genérica independiente de *Navanax* y *Aglaja*.

**FORMA DE LA CONCHA** (resumen de los caracteres 25, 26 y 27). Debido a la fragilidad de esta estructura y que en la mayoría de las publicaciones que abordan el estudio de Aglajidae sólo se presentan esquemas rústicos o, si presentan fotografías, éstas fueron tomadas con técnicas fotográficas simples que no permiten análisis profundos. Es de vital importancia el uso de microscopía electrónica de barrido para describir con mayor énfasis a la concha de los aglajidos. De igual forma, es indispensable obtener la concha lo más completa posible, hecho que se dificulta debido a la deformación o descalcificación producida por el formol. Rudman (1974) insiste en que *Chelidonura* puede ser distinguida por su concha, pero no reconoce los dos tipos de concha mencionados por Gosliner (1980) para *Aglaja*.

**RÁDULA.** Esta estructura no se presenta en la mayoría de los géneros de Aglajidae. Únicamente *Odontogljaja* posee rádula, pero este género no fue incluido en el análisis. El grupo externo utilizado en la filogenia (*Bulla striata*) si presenta rádula, hecho que quedó

**OTROS CARACTERES NO UTILIZADOS EN ESTE ESTUDIO.** Rudman (1974) considera la presencia del diafragma (que divide internamente a la porción anterior y posterior del animal) como uno de los caracteres con mayor peso taxonómico en el estudio de los Aglajidae, debido a que es una estructura vestigial homóloga en los cefalaspideos que se retiene en las formas ancestrales. Gosliner resta importancia a esta estructura y sugiere mayores estudios al respecto. Desafortunadamente, en este trabajo no se registraron las características del diafragma de las especies disecadas, por lo que no es posible ofrecer un aporte a esta discusión.

## Relaciones filogenéticas entre las especies de *Navanax*, *Aglaja* y *Chelidonura*

La filogenia de los Aglajidae no es un tema sencillo de abordar. El grado de especialización, la detorsión de la cavidad del manto, la reducción e internalización de la concha, la ausencia de rádula y otras partes duras del tracto digestivo, la condición ancestral de un sistema nervioso poco modificado, las características del sistema reproductivo y la ecología de las especies de *Aglaja*, *Chelidonura* y *Navanax* son caracteres que difícilmente pueden ser descritos y analizados en su totalidad, debido a que sólo en algunas especies estas características presentan variaciones mínimas. Además, existe siempre el riesgo de considerar una autoapomorfía o paralelismos para establecer las relaciones filogenéticas de las especies.

Rudman (1978) sustenta que Philinidae está filogenéticamente ligada con Aglajidae y que ambas familias derivan de algún grupo de Scaphandridae. Únicamente es posible establecer la filogenia de Aglajidae si se analizan paralelamente a especies de las familias Philinidae, Scaphandridae y Gastropteridae.

Gosliner (1980) reconoce un proceso de evolución en paralelo entre las familias Aglajidae y Philinidae. La rádula puede estar presente o ausente en estas familias y la pérdida de esta estructura ha ocurrido independientemente en cada una de ellas. El autor indica que las similitudes morfológicas y anatómicas de estas familias pueden ser útiles para establecer las relaciones ancestro-descendiente de Aglajidae. En seis géneros de Aglajidae (*Odontogljaja*, *Melanochlamys*, *Chelidonura*, *Philinopsis*, *Aglaja* y *Philine*) se presentan modificaciones de un ancestro filínido (Gosliner, 1980), por lo que la inclusión de especies de estas familias en un análisis cladista resulta benéfico para comprender la evolución del grupo.

Existen pocos trabajos sobre la filogenia de Aglajidae, uno de ellos, el más importante hasta ahora publicado, es el que se ha mencionado con insistencia en este trabajo (Gosliner, 1980). En este análisis se incluyeron 12 especies (*Odontogljaja guamensis*; *Melanochlamys cylindrica*, *M. diomedea*; *Philinopsis depicta*, *P. pilsbryi*, *P. speciosa*; *Chelidonura hirudinina*, *Ch. pallida*; *Aglaja tricolorata*, *A. orientalis*; *Navanax inermis* y *N. polyalphos*) y once caracteres: rádula, grado de descalcificación de la concha, diafragma, ganglio genital, conducto hermafroditico, glándula de la mucosa, lóbulos caudales, receptáculo seminal, sedas sensoriales, bulbo bucal y uniformidad en la calcificación de la concha. Aunque en el estudio no se muestra un cladograma que indique las relaciones filogenéticas entre las especies, el autor muestra cuáles de los caracteres examinados son ancestrales y cuáles derivados. Los caracteres ancestrales para *Chelidonura* son: ganglio genital, sedas sensoriales, bulbo bucal y grado de descalcificación de la concha. Para *Navanax* son: receptáculo seminal, bulbo bucal y grado de descalcificación de la concha. Para *Aglaja* son: receptáculo seminal, sedas sensoriales, bulbo bucal y grado de descalcificación de la concha. Los caracteres derivados para *Chelidonura* son: rádula, grado de descalcificación de la concha, diafragma, ducto hermafroditico, lóbulos caudales y receptáculo seminal; para *Navanax* y *Aglaja* son todos los anteriormente mencionados excepto el receptáculo seminal. Finalmente, Gosliner reconoce que debido a la evolución en paralelo de Aglajidae, es imposible confirmar la monofilia de los seis géneros analizados, mediante análisis cladistas.

En los tres cladogramas presentados en este estudio, las dos especies de *Chelidonura* (*Ch. berolina* y *Ch. hirudinina*) aparecen conformando un clado que nos permite confirmar los caracteres que definen al género. De igual forma, en los tres cladogramas se observa un segundo grupo de especies, conformado por *N. aenigmaticus*, *N. inermis*, *N. polyalphos*, *Aglaja diomedea* y *A. ocelligera*. Este hecho sustenta por un lado que las similitudes morfológicas hermanan filogenéticamente a esos dos géneros, y por otro, que no existen características morfológicas y/o anatómicas que separen taxonómicamente a estas especies, por lo tanto *Navanax* y *Aglaja* pueden ser considerados como una sola entidad genérica.

Por último, es importante resaltar que en los cladogramas A y B aparece la especie *A. ocelligera* relacionada con dos especies de *Navanax*: *N. polyalphos* (A) y *N. inermis* (B). En el cladograma C aparecen relacionadas *A. diomedea* con *N. inermis*. Considero que además de la similitud morfológica y anatómica de dichas especies, la afinidad geográfica es el carácter que hermana a dichos taxones, sustentando nuevamente la unidad genérica de los mismos.

## CONCLUSIONES

El género *Aglaja* Renier, 1807 es un nombre válidamente publicado y actualmente reconocido por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica como portador del nombre genérico y género típico de la familia Aglajidae. Se reconocieron siete homónimos válidos relacionados con la nomenclatura de *Aglaja*, así como sus especies válidas (nueve) con sus respectivos sinónimos. Para el género *Chelidonura* se reconocieron quince especies válidas y sus sinónimos.

Se incorporó información taxonómica a la descripción de las tres especies de *Navanax*. Con base en la comparación morfológica y anatómica de las especies, se concluye que *N. evelinae*, *N. evelinae dica*, *Chelidonura evelinae*, *Aglaja evelinae*, *N. africanum*, *Doridium gemmatum* y *Posterobranchaea maculata* se tratan de la misma especie (*Navanax aenigmaticus*).

Como lo sugiere Gosliner, se realizó un estudio detallado de la nomenclatura y anatomía de *Posterobranchus orbygnianus*. Se presentó la descripción original de la especie, se corrigió la localidad tipo (considerada anteriormente en Chile) y se indica la ubicación actual del holotipo para futuras investigaciones. El análisis anatómico de *P. orbygnianus* mostró que no hay diferencias entre esta especie y *N. aenigmaticus* recolectada en localidades del Caribe y Pacífico centroamericanos, por lo que debe considerarse a la primera especie sinónima de la segunda.

Al concluir el análisis nomenclatural y anatómico de las especies, se trasladó la especie *N. inermis* al género *Aglaja* (considerándola ahora como *Aglaja inermis*), la especie *N. polyalphos* se transfirió al género *Chelidonura* (considerándola ahora como *Chelidonura polyalphos*) y se reconoció a *Posterobranchaea maculata* como el sinónimo con prioridad de autoría sobre *N. aenigmaticus*, por lo que dicho sinónimo se reubicó como la especie válida.

Con base en el análisis de los trabajos de Rudman (1974), Gosliner (1980) y en los resultados presentados en este trabajo, se establecieron los caracteres que permiten delimitar claramente los límites genéricos de *Aglaja*, *Navanax* y *Chelidonura*. Los géneros *Aglaja-Navanax* poseen características que permiten considerarlos como una sola entidad genérica independiente de *Chelidonura*.

Como puede apreciarse, el género *Navanax* pierde validez y se erigen como géneros válidos de la familia Aglajidae *Aglaja*, *Chelidonura*, *Melanochlamys*, *Odontoglaja*, *Phillinopsis* y *Posterobranchaea*.

En el análisis de los caracteres morfológicos y anatómicos se concluye que:

a) la forma del cuerpo, colores de fondo y patrón de coloración de las especies analizadas no clarifican los límites genéricos, por lo tanto su uso para referirse a un género o para describir una nueva especie es ambiguo.

b) Existen al menos 5 patrones de coloración para la especie *N. aenigmaticus* que dependen de la localidad de recolecta, pero no corresponden a taxones diferentes.

c) Los procesos sensoriales en las especies de Aglajidae son constantes, mostrando pequeñas diferencias poco significativas para la definición de los taxones.

d) Se otorga mayor valor taxonómico a la concha de las especies analizadas. El tipo de concha que define a *Aglaja-Navanax* es calcificada parcialmente, con una pequeña espira abierta y cubierta por una membrana transparente. El tipo de concha que define a *Chelidonura* es calcificada completamente, auricular con una abertura simple y casi plana.

e) Los caracteres del sistema nervioso no son determinantes ni proporcionan información de gran utilidad para definir los límites genéricos debido a que no muestra cambios derivados y a que posee estructuras simples muy conservadas que son apreciables en ancestros cercanos o grupos hermanos sin cambios aparentes.

f) Los caracteres anatómicos que si indican relaciones de ancestría y nos permiten establecer claramente los límites taxonómicos de los géneros y especies de Aglajidae son: diafragma, genitalia femenina (glándula de la mucosa, atrio vestibular, receptáculo seminal, ducto hermafrodítico, glándula de la cápsula y ovotestis) y genitalia masculina (pene, papila peneana y próstata), además de la concha.

En el análisis filogenético, se muestran dos clados: uno conformado por las especies de *Chelidonura* y otro por el conjunto de especies de *Aglaja* y *Navanax*, lo que nos permite establecer a estos dos últimos géneros como una sola entidad genérica independiente con independencia del género *Chelidonura*.

# APÉNDICE I: DESCRIPCIONES ORIGINALES

## Descripciones de los géneros de Aglajidae

(Traducciones realizadas con base en fuentes originales)

### *Familia Aglajidae* Pilsbry, 1896

Descripción tomada de Pilsbry, H.A., 1896, Tryon's Manual of Conchology, XVI, P. 43 = Doridiidae, Vayssiere, Fischer, et al. *en* MacFarland, F.M., 1924, Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. California Academy of Sciences. Vol. XIII, No. 25 25 pp. 389-420.

*"Cuerpo oblongo, con dos escudos dorsales separados por un surco transversal, el escudo de la cabeza tiene márgenes posteriores estrechos; el escudo posterior o manto dirigido hacia atrás en dos lóbulos o aletas. Pie ancho, truncado en el frente y detrás, los lados continúan dentro de los lóbulos parapodiales carnosos, los cuales permanecen recurvados o erectos a cada lado del cuerpo. Concha interna, posterior, consistente en una plana y única vuelta espiral y una diminuta espira, el borde de la concha está calcificado, el resto de ella es membranoso. El ctenidio es posterior, del lado derecho, grande y bipectinado. La masa bucal es muy grande, sin mandíbulas o dientes. El pene con sulcus superficial, glándula prostática grande".*



### *Aglaja* Renier, 1807

Descripción e imagen tomadas de Martínez, E. *et al.* 1993. La familia Aglajidae (Opisthobranchia: Cephalaspidea) en la Península Ibérica. *Iberus*. 11 (1): pp. 15-29

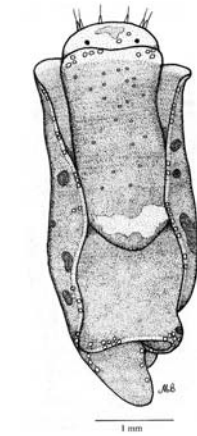
*"El escudo cefálico representa algo más de la mitad de la longitud total del animal y es redondeado en la parte anterior, donde se diferencian ligeramente dos lóbulos; posteriormente se estrecha y su extremo posterior es más o menos triangular. Cuando el animal se desplaza, el escudo cefálico monta sobre la parte anterior del manto. Los parapodos son amplios, llegando a cubrir casi la totalidad de la parte posterior del escudo cefálico. El pie forma anteriormente dos cortos palpos ligeramente curvados, que se dirigen hacia atrás. En la región caudal el manto presenta dos lóbulos, de los cuales el izquierdo se prolonga en un filamento delgado y extensible, sin estructuras sensoriales cefálicas".*



***Navanax* Pilsbry, 1895**

Descripción e imagen tomadas de Rudman, W. B. 1974. A comparison of *Chelidonura*, *Navanax* and *Aglaja* with other genera of the Aglajidae (Opisthobranchia: Gastropoda). Zoological Journal of the Linnean Society. 54 (3): pp. 185-212.

*“Cuerpo alargado, el escudo cefálico se extiende hasta la mitad del cuerpo, el borde posterior es redondeado. El escudo posterior inicia bajo el escudo cefálico, el borde posterior termina en un par de lóbulos triangulares simétricos. Los parápodos son grandes y envuelven parcialmente la parte dorsal del cuerpo. Con sedas sensoriales a cada lado de la boca. La concha es grande y aplanada, el borde superior es fuertemente calcificado”.*



***Chelidonura* A. Adams, 1850**

Descripción e imagen tomadas de Martínez, E. *et al.* 1993. La familia Aglajidae (Opisthobranchia: Cephalaspidea) en la Península Ibérica. Iberus. 11 (1): pp. 15-29.

*“El cuerpo es alargado, el escudo cefálico triangular, con la parte anterior bien definida y formando un lóbulo redondeado a cada lado. El escudo cefálico representa algo más de la mitad del cuerpo. La parte posterior del manto presenta dos lóbulos caudales, siendo el izquierdo más largo que el derecho al prolongarse en una especie de “cola”. Los parápodos bien desarrollados. En el borde frontal del escudo cefálico se presentan procesos sensoriales acabados en sedas y distribuidos en cuatro haces, además de ojos aparentes”.*



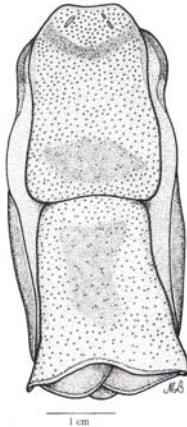
***Melanochlamys* Cheeseman, 1881**

Descripción e imagen tomadas de Rudman, W.B. 1971. On *Melanochlamys* Cheeseman, 1881. A Genus of the Aglajidae (Opisthobranchia, Gastropoda) Pacific Science. 26: pp. 50-63.

*“Cuerpo cilíndrico, las extensiones parapodiales del pie son chicas, usualmente presionados contra los lados del cuerpo y cubriendo apenas el borde del dorso. El escudo cefálico ocupa la mitad anterior del dorso y posteriormente su borde es redondeado formando una pequeña dentación. Una ligera línea media corre de la parte anterior del borde hacia la parte media del escudo cefálico. Los lóbulos laterales del pie [están] cercanos a los lados del animal y no [están] cubriendo a la superficie del mismo”.*

***Philinopsis* Pease, 1860**

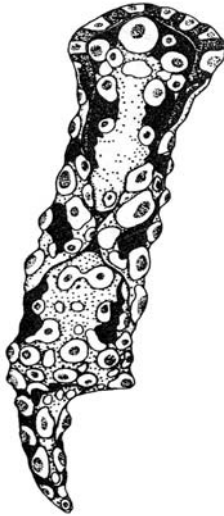
Descripción e imagen tomadas de Rudman, 1972. A Comparative Study of the Genus *Philinopsis* Pease, 1860 (Aglajidae-Opisthobranchia). Pacific Science. 26: pp. 381-399.



*"Cuerpo alargado-oval, el escudo cefálico cobre 2/5 partes o la mitad del largo total del cuerpo. Las esquinas posteriores del escudo cefálico son redondeadas. El escudo posterior es también redondeado anteriormente y se extiende un poco más allá del borde del pie. En la parte media del animal. Manto sin flagelo, con lóbulos posteriores cortos; parápodos cortos, dejando de cubrir amplias zonas del escudo cefálico y posterior".*

***Odontoglaja* Rudman, 1978**

Descripción e imagen tomadas de Rudman, 1978. A new species and genus of the Aglajidae and the evolution of the philinacean opisthobranch molluscs. Zoological Journal of the Linnean Society. 62: pp. 89-107.



*"Cuerpo alargado, estrecho, escudo cefálico triangular, estrecho posteriormente. Escudo posterior redondeado anteriormente, comienza detrás del borde del escudo cefálico. Con grandes y angulosas extensiones en el lado derecho del escudo posterior. El pie no se extiende a lo largo del cuerpo y los parápodos son más largos en la parte media del cuerpo cubriendo la parte desnuda entre el escudo cefálico y el posterior. Concha: interna, un poco calcificada, aplanada en espiral, con terminación en tres partes angulosas. Con otras pequeñas vueltas espirales de apariencia bulboidal. Sistema reproductivo: Monoaulico, el espermooviducto llega hasta el vestíbulo genital, sin saco espermático exógeno. Saco gametolítico abierto por un pequeño ducto dentro del vestíbulo genital. Glándula mucosa en forma de salchicha sin ramificaciones laterales. Glándula de la albúmina alargada, yaciendo y con la abertura hacia la glándula de la mucosa. Canal alimentario: Con rádula, una fila de dientes laterales en cada lado de la línea media. Dientes en forma phillinoidea, pero soportan un gran denticulo en la punta. Con una molleja rudimentaria, glándulas labiales presentes, una debajo de la otra. Con sedas sensoriales a cada lado de la boca, con glándula amarilla abriendo hacia la reducida cavidad del manto".*

## Descripciones de las especies de *Navanax*

### *Navanax inermis* (Cooper, 1862)

(Descripción basada en la original de Cooper, 1862 tomada de MacFarland, 1924).

"Escudo cefálico de 50 mm, grande, casi igual que el escudo posterior. El margen anterior es achatado, adelgazado, recto, con sus ángulos formando pequeños tentáculos enrollados profundamente acanalados en el borde de su superficie anterior. Los palpos labiales se encuentran en el borde a los lados de la boca, palpos cubiertos por una pequeña, cerrada y redondeada zona pelúcida la cual es sensitiva y retráctil cuando es estimulada. El margen medio anterior de la cabeza es hendido formando un canal. En la punta de las pequeñas prolongaciones laterales de la cabeza se localizan los ojos, cada uno en el centro de una mancha blanca. En organismos anestesiados la boca evertida muestra siete u ocho papilas, las cuales son extendidas y se muestran claramente en el acto masticatorio. El escudo posterior es alargado y elíptico, con sus márgenes estrechos; la mitad posterior se proyecta libremente más allá del cuerpo en dos lóbulos triangulares; el izquierdo, de 30 mm. de longitud extendiéndose más que el derecho, el más corto, de cerca de 20 mm. Branquia bipinada, café delgada y cubierta por pequeñas manchas blanquecinas, 13 divisiones anteriores y 11 posteriores. Color aterciopelado, espeso, café oscuro; el cuerpo y los parápodos ornamentados con manchas o puntos amarillo pálido por cualquier parte. Presenta una amplia gama de tonalidades café oscuro. La masa visceral es globular, delgada y alargada, libre del pie al parapodio hasta la abertura anal. El ano se localiza en posición medio-lateral, inmediatamente detrás de la branquia y justo debajo del borde de la cavidad palial. La abertura reproductiva se ubica en la parte baja del lado derecho de la cabeza, a partir de esta, corre un canal hacia atrás hasta la base de la branquia. La branquia en el lado derecho yaciendo sobre la cavidad del manto, su axis basal es de 2.5 mm. de longitud, once ramas pinadas simples se adhieren a lo largo de la delgada curva dirigida y enraizada hacia atrás. Doce placas en la branquia, cada una con numerosas láminas laterales"

### *Navanax aenigmaticus* (Bergh, 1893)

(Descripción hecha por Marcus y Marcus, 1955 para *Chelidonura evelinae* considerando a *Ch. evelinae* como sinónimo de *N. aenigmaticus*. Los autores se basaron en la descripción original que Bergh publicó para *N. aenigmaticus* en 1893).

"Animales vivos de aproximadamente 40 mm. de longitud y 7 mm. de ancho. El escudo cefálico se extiende hasta la parte media del cuerpo, donde es achatado y agudo. Los animales sobrelapan el borde anterior del escudo del manto. La forma de las dos "alas posteriores", los lóbulos del manto, varía en el lado derecho e izquierdo según los individuos. De color café oscuro con puntos blancos, similar a la alga *Padina*, entre la cual viven los animales. El patrón de color del dorso es compuesto por rayas irregulares café oscuras y amarillas brillantes que terminan en puntos. Las rayas café se tornan blanquecinas en organismos fijados. Los bordes de los parápodos no tienen puntos brillantes, pero los escudos corporales tienen patrones simétricos de puntos brillantes. Una hilera de puntos azules acompañados con puntos blancos rodean los márgenes de los parápodos, el borde posterior del pie abre entre los lóbulos posteriores del manto. El número de puntos azules incrementa con la edad. El escudo cefálico forma dos pequeñas curvas en el frente, las cuales continúan en dos pares de láminas. Las láminas ubicadas una a cada lado de la boca, parecen dos botones acopetados ciliados y están ligeramente prolongados antero-lateralmente hacia las esquinas del escudo frontal. El canal entre la lámina interna y externa puede estar más o menos cercano. Debajo de las proyecciones laterales del escudo cefálico yacen los órganos de Hancock, los cuales tienen de 5 a 6 láminas laterales que corren desde atrás hacia delante. Los dos pequeños y oscuros ojos yacen detrás del borde anterior del escudo cefálico algo cerca de los botones ciliados. Concha semilunar, se amplía hacia el lado izquierdo y está fuertemente calcificada según su extensión. La cámara de la concha abre junto con un pequeño canal ciliado atrás del ano en el lado izquierdo como en *Aglaja*. El límite anterior de la cavidad del manto es la papila genital. Posteriormente sigue la branquia que se origina en el lado derecho superior, entre la papila genital y la anal y se extiende entre los dos lóbulos del manto. La parte superior y la inferior de la branquia están cubiertas por láminas. El riñón desemboca entre la branquia y la papila anal. La boca es perpendicular, no transversal como lo descrito en las especies de Bergh. Con un par de glándulas labiales en posición ventral respecto a la boca.



*Las glándulas salivales son muy cortas. El término correcto para la porción siguiente del tracto alimentario es esófago, no estómago como Bergh llamó a esa estructura, pues no está en comunicación con el hígado. El esófago inicia en una parte dilatada, como en Aglaja y continúa tubular. La parte más ancha del esófago tiene láminas longitudinales y un divertículo ventral y dorsal. Estas estructuras funcionan como un buche en otras especies carnívoras que engullen a sus presas enteras. El estómago es irregular, puede tener algunos divertículos. El hígado es compacto y redondeado. La papila anal yace en la parte trasera de esta cavidad. Los órganos reproductivos son similares a Aglaja. El pene es ciliado, musculoso, desarmado. La próstata grande y racemosa, ubicada al lado derecho junto a la boca del animal.*

***Navanax polyalphos* Gosliner y Williams, 1972**

(Diagnosis original tomada de Gosliner T. & G. Williams. 1972)

*“Esófago recto, acortado y reducido; posición del ganglio bucal adyacente a la coyuntura faringo-esofágica; glándulas salivales alargadas con apariencia de hilo; faringe abrupta; coyuntura faringe-esofágica fácilmente identificable; bursa copulatrix pequeña y plana; el receptáculo seminal cerca del gonoducto celómico; bulbo peneano dentado, desarmado; cuerpo negro con puntos negros distribuidos uniformemente; pequeño, tamaño uniforme (menos de 40 mm. de longitud); el largo de la concha en proporción 2:1 respecto al ancho de la misma”.*

## APÉNDICE II: CLAVES TAXONÓMICAS

Ortea *et al.* (2007) presentan una clave dicotómica para identificar a los géneros de Aglajidae con distribución atlántica. En ella utiliza únicamente caracteres morfológicos externos, tales como rádula, bigotes sensoriales, lóbulos caudales desiguales y bulbo bucal eversible entre otros. De dicha clave, llaman la atención los siguientes caracteres:

- a) "Bulbo bucal eversible/no eversible". Este carácter no puede ser utilizado para definir a los géneros, ya que las especies de Aglaja, Chelidonura y Navanax tienen músculos asociados al movimiento del bulbo bucal, por lo que todas pueden evertir esta estructura; además, este carácter no puede ser definido con ejemplares de colecciones malacológicas.
- b) "Concha visible/no visible desde el exterior entre los lóbulos caudales". Este carácter es en gran medida ambiguo, ya que dependiendo de la coloración o de la talla del animal, la concha puede o no ser visible; además, todas las especies de Aglajidae tienen concha, y el hecho de que ésta no pueda observarse a simple vista no es un carácter que defina taxonómicamente a un género.
- c) "Género *Navanax* sin diafragma". Según las disecciones mostradas en Rudman (1974), las especies de este género si tienen diafragma.
- d) "Lóbulo izquierdo a veces formando un filamento muy desarrollado (para género *Aglaja*)". Este carácter si es uno de los que definen a *Aglaja*. Considerando que el autor utiliza las características de los lóbulos caudales para definir a los géneros de Aglajidae ("similares" para definir a *Phillinopsis*), resulta un tanto contradictorio que no utilice el carácter "lóbulo derecho más pequeño que el izquierdo" para el género *Chelidonura*.

Si una clave taxonómica sólo considera caracteres morfológicos, existe el riesgo de definir incorrectamente a un género o erigir un nuevo taxón con caracteres que no son únicos para tal categoría taxonómica (Por ejemplo: *Spinoaglaja*, género nuevo descrito en la publicación donde apareció la clave antes analizada, actualmente sinonimizado por Valdés (2006) como *Phillinopsis*).

Otro punto a discutir en la publicación de Ortea *et al.* (2007) es el hecho de que los autores consideran que el género *Odontoglaja*, en combinación con la especie *O. sabadiaga* (Ortea, Espinosa y Moro, 2001) está presente en el océano Atlántico (Islas Canarias), sin embargo, el género en discusión está estrictamente restringido a la localidad tipo del mismo y de la única especie conocida (monotípica): *O. guamensis* Rudman, 1978 reportada para el pacífico oeste. Este cambio de región geográfica fue corregido con el traslado de *O. sabadiaga* al género *Chelidonura* posteriormente.

La clave taxonómica presentada por Ortea *et al.* (2007) es la siguiente:

- 1 - Sin rádula.....2
- 1'- Con rádula..... *Odontoglaja*
- 2 - Con bigotes sensoriales en la cabeza, lóbulos caudales similares, glándulas bucales sólo en la región ventral..... 3
- 2'- Sin bigotes sensoriales o con ellos en el antro bucal, lóbulos caudales similares, glándulas labiales dorsales y ventrales, o sólo ventrales..... 4
- 3 - Bulbo bucal eversible, concha visible desde el exterior entre los lóbulos caudales:
  - A) Con diafragma incompleto, bigotes sensoriales por debajo de los ojos, lóbulos desiguales, el izquierdo a veces con un filamento muy desarrollado..... *Aglaja*
  - B) Sin diafragma, lóbulos posteriores iguales, filamentos sensoriales en el antro bucal..... *Navanax*

- 3 - Bulbo bucal no eversible, bigotes sensoriales por encima de los ojos, concha no visible por detrás, sin diafragma visceral..... *Chelidonura*
- 4 - Bulbo eversible, concha en forma de escudo con el hombro calcificado y membranosa en el resto, dos solapas en el dorso de la región visceral, externo posterior del escudo cefálico levantado..... *Philinopsis*
- 4 - Bulbo no eversible, bigotes en el antro bucal, concha espiral y muy calcificada, lóbulos caudales festoneados..... *Melanochlamys*
- 4 - Bulbo no eversible, sin bigotes, concha calcificada por completo y con espinas anexas a la protoconcha, lóbulos caudales iguales y uniformes, escudo cefálico más estrecho que la región visceral y con el borde posterior plano..... *Spinoaglaja gen. nov.*

Las siguientes claves taxonómicas incluyen en caracteres morfológicos externos y anatómicos, lo cual representa el principal aporte de esta herramienta sistemática para la identificación de los géneros revisados de Aglajidae y de las especies de *Navanax*.

Para géneros de Aglajidae

1a. Concha interna, con una espira abierta, calcificada sólo en esta región, con una membrana transparente descalcificada desde el borde de la espira y hasta aproximadamente 2 a 4 mm. Lóbulos del pie simétricos o el izquierdo formando un flagelo delgado. Bulbo bucal periforme, más grande que la glándula digestiva. Esófago romboidal separado de la glándula digestiva. Con papila peneana. Próstata granular bifurcada en dos brazos simétricos bien separados o con una división poco definida, que define ligeramente dos regiones en la glándula. Glándula de la mucosa enrollada con las vueltas abiertas sin que sus bordes estén unidos..... *Aglaja, Navanax*

1b. Concha interna, auricular, completamente calcificada, con una espira ligera. Lóbulo izquierdo del pie más largo que el derecho. Bulbo bucal cilíndrico, más pequeño que la glándula digestiva. Esófago más o menos tubular, plegado sobre la glándula digestiva. Sin papila peneana. Próstata granular formada de un solo brazo sin divisiones. Glándula de la mucosa enrollada con las vueltas cerradas formando una sola estructura con fusión aparente..... *Chelidonura*

Para especies de *Navanax*

1a. Con puntos de color azul brillante en todo el borde de los parápodos, en ocasiones fusionados formando una línea que se interrumpe en algunas partes del animal. Seguida de esta línea azul, se localiza una línea de tonalidades naranjas o amarillentas. El color del fondo del animal es oscuro negro-azulado, con numerosas líneas, puntos o manchas de tamaño irregular en todo su dorso. Con papila peneana. Próstata bifida en estadios maduros. Con distribución restringida al océano Pacífico..... *N. inermis*

2 a. Con puntos de color azul brillante en todo el borde de los parápodos, nunca se fusionan estos puntos. Una serie de 6 a 10 puntos rodeando los bordes de los lóbulos del escudo cefálico y la región caudal. El color de fondo del animal varía según la localidad, pero puede ser desde rojiza, verde oliva, negra, gris o azul. Con patrones de parches de manchas y/o líneas perpendiculares al eje del animal. Próstata bifida o con división aparente en dos brazos. Distribución atlántica..... *N. aenigmaticus*

3 a. Concha interna, auricular, completamente calcificada, con una espira ligera. El color de fondo del animal es completamente negro. Pene sin papila peneana. Próstata de un solo brazo. Ampolla muy alargada, enrollada ligeramente; atrio vestibular con dos lóbulos, saco gametolítico y ovotestis asituados al final de largos túbulos que se conectan a cada lóbulo del atrio..... *N. polyalphos*

## APÉNDICE III: IMÁGENES DE EJEMPLARES SECOS (CONCHAS)

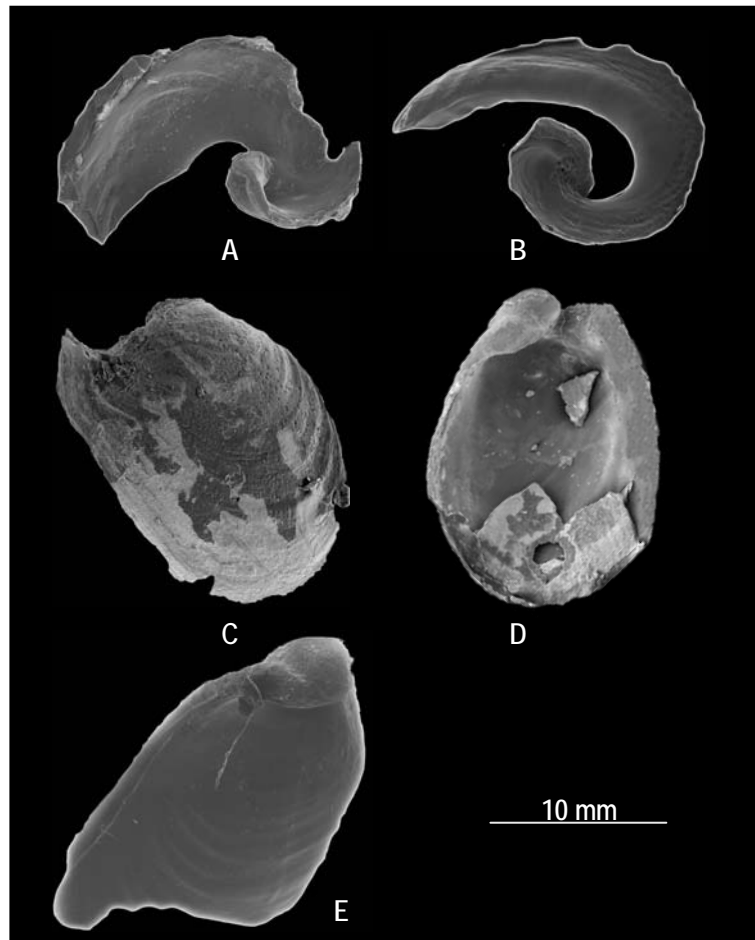


Figura 1.- Imagen de la concha de algunas especies de Aglajidae  
A: *Aglaja diomedea* (USNM 8479); B: *A. taila* (USNM 575256); C y D: *Chelidonura hirudinina* (USNM 2002-64.6); E: *Philinopsis pilsbryi* (LACM 153896).

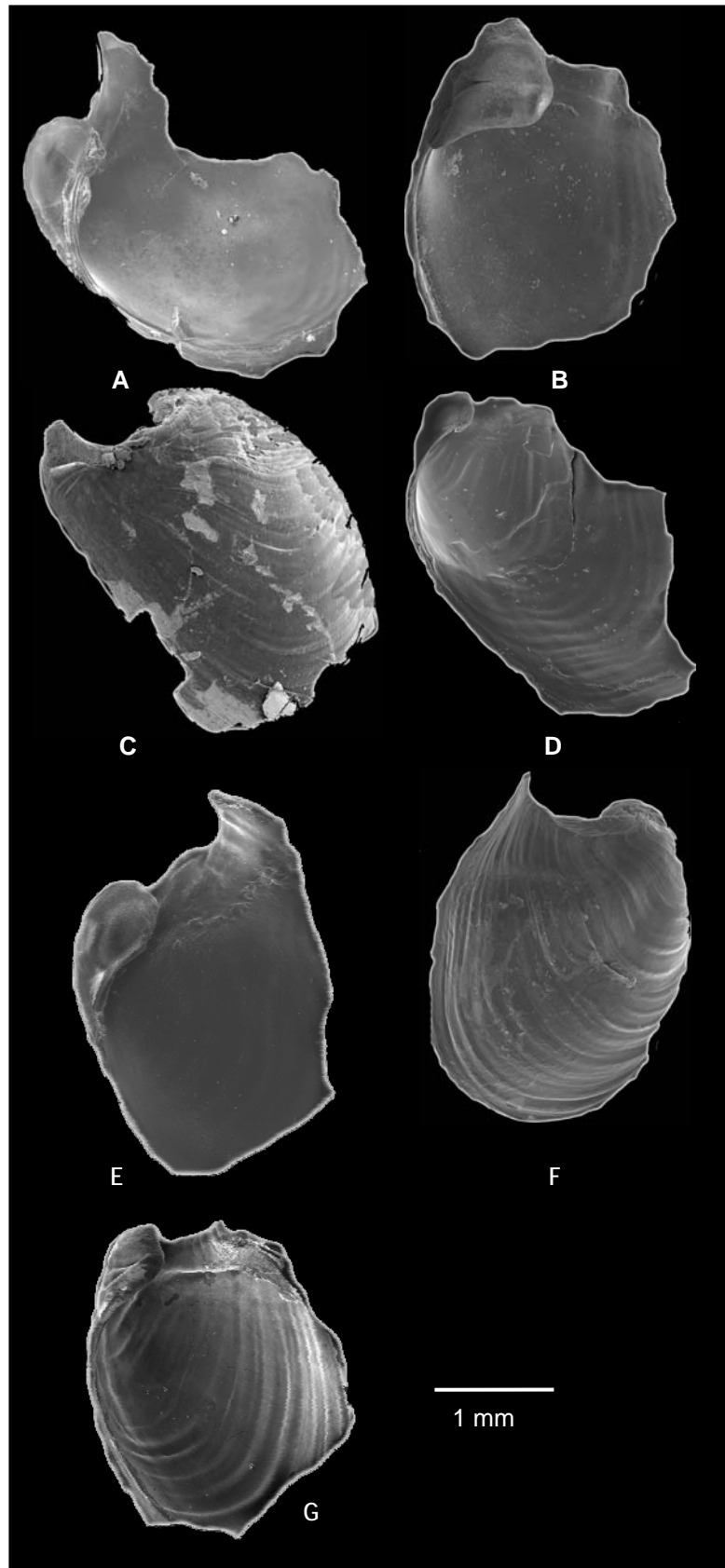


Figura 15.- Imagen de la concha de algunas especies del género *Chelidonura*.  
A: *Chelidonura fulvipunctata* (LACM 2002-17.2); B: *Ch. hirudinina* (LACM 2002-64.6); C: *Ch. hirudinina* (USNM 767244); D: *Ch. hirudinina* (USNM 574439); E: *Ch. hirudinina* (USNM 574439) vista externa (F); G: *Ch. inornata* (USNM 575866). Fotografías: A. Zamora.

# REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abbott, R.T. 1974. *American Seashells*. 2a ed. Van Nostrand Reinhold Company, New York. 663 p.
- Beeman, R. 1968. The order Anaspidea. *The Veliger*. 1(3): 87-102.
- Behrens, D. 1991. *Pacific Coast Nudibranchs. A Guide to the Opisthobranchs from Alaska to Baja California*. 2a. ed. Sea Challengers, California. 107 p.
- Bertsch, H. 1973. Distribution and Natural History of Opisthobranch Gastropods from Las Cruces, Baja California del Sur, Mexico. *The Veliger*. 16(1): 105-111
- Bieler, R. 1992. Gastropod Phylogeny and Systematics. *Annu. Rev. Ecol.Syst.* 23:311-338.
- Bouchet, P. y J. Rocroi. 2005. Clasificación and Nomenclator of Gastropod Families. *Malacologia*. 47(1-2):1-397.
- Cernohorsky, W. 1976. Comments on the proposal to validate *Aglaja* Renier, 1807 and Aglajidae Pilsbry, 1895 (Mollusca). *Bulletin of Zoological Nomenclature*. 31: 196-199.
- Cooper, J. 1862. On some new genera and species of California mollusca. *Proceedings of the California Academy of Natural Sciences*. 2: 202-203.
- Dayrat, B. y S. Tillier. 2002. Evolutionary relationships of euthyneuran gastropods (Mollusca): a cladistic re-evaluation of morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 135: 403-407.
- Edmunds, M. 1987. Color in opisthobranchs. *American Malacological Bulletin, Preston, UK*. Vol. 5(2): 185-1996.
- Fasulo, G. y G. Villani. 1982. Ritrovamento di *Aglaja* Renier, 1807 nel Golfo di Napoli. *Bolletino Malacologico*. 18(5-6): 97-106.
- Ferreira, A., y H. Bertsch. 1975. Anatomical and Distributional Observations of some Opisthobranchs from Panamic Fanual Province. *The Veliger*. 17(4): 323-330.
- García-Cubas, A., F. Escobar y M. Reguero. 1995. Moluscos de la Península de Yucatán. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 49:127-146.
- Gosliner, T. y G. Williams. 1972. A new species of *Chelidonura* from bahía de San Carlos, Gulf of California, with a Synonymy of the Family Aglajidae. *The Veliger*. 14(4): 424-436.
- \_\_\_\_\_. 1980. Systematics and phylogeny of the Aglajidae. (Opisthobranchia: Mollusca). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 68: 325-360.
- \_\_\_\_\_. y M. Ghiselin. 1984. Parallel Evolution in Opisthobranch Gastropods and its implications for Phylogenetic Methodology. *Systematic Zoology*. 33(3): 255-274.

- \_\_\_\_\_. 1988. The Philinacea (Mollusca: Gastropoda: Opisthobranchia) of Aldabra Atoll, with descriptions of five new species and a new genus. *Biological Society of Washington*. 8: 79-100.
- \_\_\_\_\_. 1992. Biodiversity of Tropical Opisthobranch Gastropod Faunas. *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium*. Vol. 2. 702-709.
- \_\_\_\_\_. 1994. Gastropoda: Opisthobranchia. En: *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. San Francisco, California. 5: 253-355.
- Goto, Y. y G. Poppe. 1996. *A listing of Living Mollusca*. Filipinas. 576-577.
- Haszprunar, G. 1988. On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura. *Journal of Molluscan Studies*. 54: 367-441.
- Keen, M. 1971. *Sea Shells of Tropical West America*. Stanford University Press, California. 208 pp.
- Kikutaro, A. y T. Abe. 1959. The genus *Chelidonura* and a new species, *Ch. tsurugensis*, from Japan. *Bulle Seto Marine Biological Laboratory*. VII (2): 279-280.
- Lemche, H. 1972. *Aglaja* Renier, 1807, *Aglaja depicta* Renier, 1807 and *A. tricolorata* Renier, 1807 (Mollusca Opisthobranchia): Proposed Validation under the Plenary Powers. Z.N. (S.) 1092. *Bulletin of Zoological Nomenclature*. 29 (3): 127-130.
- \_\_\_\_\_. 1976. Comments on the proposal to validate *Aglaja* Renier, 1807 and Aglajidae Pilsbry, 1895 (Mollusca). *Bulletin of Zoological Nomenclature*. 31: 196-199.
- Leonard, J. y K. Lukowiak. 1985. Courtship, copulation, and sperm trading in the sea slug, *Navanax inermis* (Opisthobranchia: Cephalaspidea). *Journal of Zoology*. 63: 2719-2729.
- López-Caballero, E.J. y G. Pérez. 1999. Métodos de análisis en la reconstrucción filogenética. *Bol. S.E.A.* 26: 45-56.
- Nybakken, J. y G. McDonald. 1981. Feeding Mechanisms of West American Nudibranchs Feeding on Bryozoa, Cnidaria and Ascidiacea, with special respect to the radula. *Malacologia*. 20(2): 439-449.
- MacFarland, F.M. 1924. Opisthobranchiate Mollusca. *California Academy of Sciences*. 13(25): 389-420.
- \_\_\_\_\_. 1966. Studies of Opisthobranchiate Mollusks of the Pacific Coast of North America. *Memoirs of the Academy of Sciences*. VI: 546 pp.
- Malaquias, A. y D. Reid. 2008. Systematic revision of the living species of Bullidae (Mollusca: Gastropoda: Cephalaspidea), with a molecular phylogenetic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 153: 453-543.
- Marcus, Ev. 1962. Opisthobranchs from Florida and the Virgin Islands. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*. 12(3):450-488.
- \_\_\_\_\_. y Er. Marcus. 1960. Opisthobranchs from American Atlantic warm waters. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*. 10(1):130-203.

- \_\_\_\_\_. 1966a. Opisthobranchs from the southwestern Caribbean sea. *Biological investigations of the deep sea*. 17(3): 597-628.
- \_\_\_\_\_. 1966b. The R/V Pillsbury deep-sea Biological Expedition to the Gulf of Guinea, 1964-65. *Studies of Tropical Oceanography*. 4(1): 152-208.
- \_\_\_\_\_. y E. Marcus. 1969. Euthyneure Meeresschnecken Brasiliens. *Nicht einzeln im Buchhandel erhältlich. Sonderdruck aus Beiträge zur Neotropischen Fauna*. VI (1): 1-16.
- \_\_\_\_\_. y E. Marcus. 1970. Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands. *Societas investigatrix historiae naturalis Suriname et Antillarum Neerlandicarum*. 59: 1-129.
- Martínez, E., M. Ballesyerros, C. Ávila, L. Dantart y G. Cimino. 1993. La Familia Aglajidae (Opisthobranchia: Cephalaspidea) en la Península Ibérica. *IBERUS*. 11(1): 15-29.
- \_\_\_\_\_. y J. Ortea. 1997. *Haminoea elegans* (Gray, 1825) (Opisthobranchia: Cephalaspidea), a truly Amphiatlantic Species. *The Veliger*. 40(4):281-291.
- Mikkelsen, P. 1998. Review of shell reduction and loss in traditional and phylogenetic molluscan systematics, with experimental manipulation of a negative gain character. *American Malacological Bulletin*. 14(2):201-218.
- \_\_\_\_\_. 2002. Shelled Opisthobranchs. *Advances in Marine Biology*. Nueva York. 2: 68-135.
- Morrone, J. 2003. *El lenguaje de la cladística*. 2ª ed. Dirección General de Publicaciones y fomento editorial, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 109 pp.
- Ortea, J. y E. Martínez. 1997. Una nueva especie de *Chelidonura* A. Adams, 1850 (Mollusca: Opisthobranchia: Cephalaspidea) de las costas de Cuba. *Avicennia*. 6/7: 137-140.
- \_\_\_\_\_. y J. Espinosa. 1998. Dos nuevas especies de Moluscos marinos (Mollusca: Gastropoda) recolectadas en los subarchipiélagos Jardines del Rey y Jardines de la Reina, descritas en honor a los reyes de España por su primera visita a Cuba. *Avicennia*. 8/9: 1-6.
- \_\_\_\_\_. J. Espinosa y L. Moro. 2001. Descripción de una nueva especie de *Philine* Ascanius, 1772. *Avicennia*. 4: 38-40.
- \_\_\_\_\_. J. Espinosa y L. Moro. 2003. Descripción de una nueva especie de *Chelidonura* A. Adams, 1850 (Mollusca: Opisthobranchia: Cephalaspidea) de la península de Guanacahabibes, Cuba. *Revista de la Academia de Ciencias de Canarias*. XV (3-4): 217-221.
- \_\_\_\_\_. L. Moro y J. Espinosa. 2007. Descripción de dos nuevas especies de *Philinopsis* Pease, 1860 (Mollusca: Opisthobranchia: Cephalaspidea) de Cuba y Bahamas con comentarios sobre las especies atlánticas del género. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*. XVIII (4): 33-52.
- Paine, R. 1963. Food Recognition and Predation on Opisthobranchs by *Navanax inermis*. *The Veliger*. 6(1): 1-9.
- Perrone, A. 1990. Una nuova specie di Aglajidae dal fondo batiale del Golfo di Taranto: *Chelidonura orchidaea* sp. nov. (Opisthobranchis: Philinoidea). *Bolletino Malacologico*. 26(5-9): 105-112.
- Pilsbry, H. 1895. *Navanax* n.n for *Navarchus*. *Nautilus*. 8:31.



- Ponder, W. y D. Lindberg. 1997. Towards a phylogeny of gastropod mollusks: an analysis using morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 119:83-265.
- Redfern, C. 2001. *Bahamian Seashells. A thousand species from Abaco, Bahamas*. Bahamianseashells.com, Florida. 280 pp.
- Renier, S. 1807. Tavole per servire alla classificazione e conoscenza degli Animali, Tav. VIII. *Publicación privada*.
- Rochebrune, M. 1882. Diagnoses d'espèces nouvelles pour la faune d l'archipel du Cap-Vert. *Bulletin of Society of Philomathique*. 6(7): 24-32.
- Rudman, B. 1968. Three New species of the Opisthobranch Family Aglajidae from New Zealand. *Transactions of the Royal Society of New Zealand*. 10(23): 211-216.
- \_\_\_\_\_. 1972a. A comparative study of the genus *Phillinopsis* Pease, 1860 (Aglajidae, Opisthobranchia). *Pacific Science*. 26: 381-399.
- \_\_\_\_\_. 1972b. On *Melanochlamys* Cheeseman, 1881, a genus of the Aglajidae (Opisthobranchia, Gastropoda). *Pacific Science*. 26: 50-62.
- \_\_\_\_\_. 1973. On some species of *Chelidonura* (Opisthobranchia: Aglajidae) from Zanzibar and Fiji. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 52(3) 201-215.
- \_\_\_\_\_. 1974. A comparison of *Chelidonura*, *Navanax* y *Aglaja* with other genera of the Aglajidae (Opisthobranchia: Gastropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 54(3): 185-212.
- \_\_\_\_\_. 1978. A new species and genus of the Aglajidae and the evolution of the phillinacean opisthobranch molluscs. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 62: 89-107.
- \_\_\_\_\_. 2004. Sea slug forum. Australian Museum, Sydney. <http://www.seaslugforum.net>
- Sánchez, O. 1999. "Biodiversidad de Moluscos Opistobranquios (Mollusca: Opistobranchiata) del Pacífico Mexicano: isla Cedros-Vizcaino". Informe final del proyecto L136. Comisión Nacional para el uso y conocimiento de la Biodiversidad, México.
- Simpson, Ch. 1895. New Publications. *The Nautilus*. VII (3): 131.
- Skoglund, C. 2002. Panamic Province Molluscan Literature. Additions and Changes from 1971 through 2001. *The Festivus*. XXXIII: 1-286.
- Systema Naturae, 2000. <http://sn2000.taxonomy.nl/Main/Classification/34361.htm>
- Thompson, T. 1960. Defensive acid-secretion in marine Gastropods. *F. Mar. Biol. Ass.* 39: 115-122.
- \_\_\_\_\_. 1967. Adaptative significance of Gastropod Torsion. *F. Mar. Biol. Ass. Malacologia*. 5(3): 423-430.
- \_\_\_\_\_. 1976. *Biology of Opisthobranch Molluscs*. Vol. 1. Department of Zoology, University of Bristol. United Kingdom. 207 p.

- Vaught, K. 1989. *A classification of the living Mollusca*. American Malacologists, Florida, 195 pp.
- Valdés, Á. y P. Lozouet. 2000. Opisthobranch Molluscs from the tertiary of the Aquitaine Basin (South-Western France), with descriptions of seven new species and a new genus. *Palaentology*. 43(3): 457-479.
- \_\_\_\_\_. y Y. Camacho. 2004. "Cephalaspidean" Heterobranchs (Gastropoda) from the Pacific Coast of Costa Rica. *Proceedings of the California Academy of Sciences*. California. 55(26): 459-496.
- \_\_\_\_\_., D. Behrens y A. DuPont. 2006. *Caribbean Sea Slugs. A field guide to the opisthobranch molluscs from the tropical northwestern Atlantic*. Sea Challengers Natural History Books. E. U. 289 pp.
- Wägele, H. 2004. Potential key characters in Opisthobranchia (Gastropoda, Mollusca) enhancing adaptative radiation. *Organisms, Diversity and Evolution*. 4:175-188.
- Watrous, L. y Q. Wheeler. 1981. The out-group comparasion method of character analysis. *Systematic Zoology*, 30(1): 1-11.
- Wollscheid, E. y H. Wägele. 2003. Initial results on the Molecular Phylogeny of the Nudibranchia (Gastropoda, Opisthobranchia) based on 18S rDNA data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 13(2):215-226.