



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Facultad de Ciencias Biológicas

Escuela Profesional de Ciencias Biológicas

**Revisión taxonómica de las especies del género *Aplysia*
(Gastropoda: Heterobranchia) de la costa peruana**

TESIS

Para optar el Título Profesional de Biólogo con mención en
Zoología

AUTOR

Alejandro MENDIVIL MALPICA

ASESOR

Franz Teodosio CARDOSO PACHECO

Lima, Perú

2021



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

Referencia bibliográfica

Mendivil, A. (2021). *Revisión taxonómica de las especies del género Aplysia (Gastropoda: Heterobranchia) de la costa peruana*. [Tesis de pregrado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Escuela Profesional de Ciencias Biológicas]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.

Metadatos complementarios

Datos de autor	
Nombres y apellidos	Alejandro Mendivil Malpica
Tipo de documento de identidad	DNI
Número de documento de identidad	76275645
URL de ORCID	https://orcid.org/0000-0001-6593-3993
Datos de asesor	
Nombres y apellidos	Franz Teodosio Cardoso Pacheco
Tipo de documento de identidad	DNI
Número de documento de identidad	09624117
URL de ORCID	https://orcid.org/0000-0002-1562-7098
Datos del jurado	
Presidente del jurado	
Nombres y apellidos	Rina Lastenia Ramírez Mesias
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	07923272
Miembro del jurado 1	
Nombres y apellidos	Jorge Luis Ramirez Malaver
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	43352480
Miembro del jurado 2	
Nombres y apellidos	Mabel Alvarado Gutiérrez
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	41353553
Datos de investigación	
Línea de investigación	No aplica

Grupo de investigación	Biodiversidad y Taxonomía de Invertebrados Marinos para Conservación y Manejo De Ambientes Marinos - BIOTINV
Agencia de financiamiento	Perú. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Vicerrectorado de Investigación y Posgrado. Programa de Proyectos de Investigación para Grupos de Investigación. B17102141-PCONFIGI. Perú. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Vicerrectorado de Investigación y Posgrado. Programa de Promoción de Tesis de Pregrado. B18100594- PTPGRADO.
Ubicación geográfica de la investigación	Edificio: Laboratorio de Biología y Sistemática de Invertebrados Marinos. Facultad de Ciencias Biológicas. UNMSM País: Perú Departamento: Lima Provincia: Lima Distrito: Lima Calle: (según corresponda) Latitud: -12.05963 Longitud: -77.08219
Año o rango de años en que se realizó la investigación	2018-2020
URL de disciplinas OCDE	Zoología, Ornitología, Entomología, Ciencias biológicas del comportamiento https://purl.org/pe-repo/ocde/ford#1.06.11 Biología marina, Biología de agua dulce, Limnología https://purl.org/pe-repo/ocde/ford#1.06.12 Otras temas de biología https://purl.org/pe-repo/ocde/ford#1.06.16



Universidad Nacional Mayor de San Marcos
(Universidad del Perú, Decana de América)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ACTA DE SESIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL DE
BIÓLOGO CON MENCIÓN EN ZOOLOGÍA
(MODALIDAD: SUSTENTACIÓN VIRTUAL DE TESIS)

Siendo las 15:03 horas del 24 de agosto de 2021, en el Salón de Grados Virtual de la Facultad de Ciencias Biológicas cuya dirección electrónica fue <https://meet.google.com/fyk-tvjg-xwf>, y en presencia del jurado formado por los profesores que suscriben, se inició la sesión para optar al **Título Profesional de Biólogo con mención en Zoología** de **ALEJANDRO MENDIVIL MALPICA**.

Luego de dar lectura y conformidad al expediente N° UNMSM-20210032139, el titulado expuso su tesis: **“REVISIÓN TAXONÓMICA DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Aplysia* (GASTROPODA: HETEROBRANCHIA) DE LA COSTA PERUANA”**, y el Jurado efectuó las preguntas del caso calificando la exposición con la nota 20, calificativo: **APROBADO CON MÁXIMOS HONORES**.

Finalmente, el expediente será enviado a la Escuela Profesional de Ciencias Biológicas y al Consejo de Facultad para que se apruebe otorgar el **Título Profesional de Biólogo con mención en Zoología** a **ALEJANDRO MENDIVIL MALPICA** y se eleve lo actuado al Rectorado para conferir el respectivo título, conforme a ley.

Siendo las 17:05 horas se levantó la sesión.

Ciudad Universitaria, 24 de agosto de 2021.

Dra. RINA RAMIREZ MESIAS
(PRESIDENTA)

Blgo. FRANZ CARDOSO PACHECO
(ASESOR)

Dr. JORGE RAMIREZ MALAVER
(MIEMBRO)

Dra. MABEL ALVARADO GUTIERREZ
(MIEMBRO)

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer el apoyo económico del Proyecto B17102141 financiado por el Vicerrectorado de Investigación y Posgrado (VRIP) con RR 04274-R-17, y el Proyecto B18100594 del Programa de Promoción de Tesis de Pregrado financiado por el VRIP con RR 05969-R-18.

Agradezco al CONCYTEC, a través de su unidad ejecutora FONDECYT, por cubrir mi estadía en México, en donde pude revisar la Colección Nacional de Moluscos y así aprender mucho más sobre el mundo de los Aplysiidos.

A mi asesor de tesis, Franz Cardoso Pacheco, por sus sugerencias, observaciones y valiosos aportes que me ayudaron a concretar esta investigación. Gracias por su tiempo y apoyo para sacar adelante esta tesis.

A Patricia Carbajal y Tina Kameya del Área Funcional de Investigaciones en Biodiversidad del Instituto del Mar del Perú por permitirme revisar la Colección Científica del IMARPE. Muchas gracias por tu apoyo Patricia.

A la Dra. Edna Naranjo García del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme revisar la Colección Nacional de Moluscos. Gracias por la oportunidad.

A Roberto Uribe por la donación de ejemplares y por compartirme información muy valiosa sobre las Aplysias. Gracias por tu amabilidad.

A Jhonatan Esplana, por la donación de ejemplares y por apoyarme con la colecta de animales en Paracas. Gracias por tu tiempo y ayuda.

A Geanpierre Guzman, Luis Aguirre, Jhordy Armas, Freddy Vila, Carol Cisneros, Óscar Machuca y Ana Huamantínco por la donación de ejemplares y fotografías. Muchísimas gracias porque cada ejemplar ha sido un tesoro para mí.

A Carlo Margenta Cunha de la Universidade Federal de São Paulo por la información brindada, la literatura compartida y los comentarios que me ayudaron a mejorar las descripciones. Gracias por ser tan amable.

A Ángel Valdés de la California Polytechnic State University, Juan Carlos Castilla de la Pontificia Universidad Católica de Chile, Katia Nakamura y Matt Nimbs de la Southern Cross University de Australia por la interesante información compartida que me ayudó a comprender mejor la taxonomía y distribución de *Aplysia* en el Perú. Gracias por sus valiosas respuestas.

A José Antonio Santamaria, Fabian Encinas, Leonidas Mulluhara, Ruslan Pastor, Alexander Aleman, Ulrich Zanabria y Deyvar Flores García por compartirme lo que sabían sobre las *Aplysias*. Gracias por su tiempo y amabilidad.

A Sara Clemente del IMARPE por ayudarme a fotografiar los ejemplares más pequeños que he revisado. Gracias por tu paciencia.

A mis compañeros de laboratorio Pamela Cardich y Miguel Vargas por el ameno ambiente de trabajo. Gracias Pamelin por invitarme tu almuerzo durante las largas jornadas de laboratorio revisando ejemplares. Gracias Miguelin por buscar *Aplysias* cuando salías de colecta.

A mis amigos Gerson Prado, Alexis Bravo, Jeffrey Leandro, Ángel Solís y Juan Diego Paulino por sus comentarios y apoyo durante el trabajo de esta tesis.

A Elizabeth Escobar por sus sugerencias, comentarios y apoyo durante todos estos meses de trabajo de la tesis. Han sido tantos meses de trabajo que pensé que nunca concluirían, gracias por tu apoyo durante todo este tiempo.

A mi familia por su paciencia y curiosidad cuando llevaba extraños animales a casa y me preguntaban que rayos es eso. Este trabajo se lo dedico a ustedes.

ABREVIATURAS

a: ano
ab.g: abertura genital
ab.m: abertura del manto
ab.o: abertura de la glándula opalina
ab.p: abertura del pene
am: ampolla
ao.a: aorta anterior
ao.g. aorta gástrica
ao.p: aorta posterior
an: anillo nervioso
ar.g: arteria genital
ar.op: arteria opalina
au: aurícula
bc: bursa copuladora
bo: boca
br: branquia
bu: buche
c.cb: conectivo cerebrobucal
c.cl: conectivo cerebropleural
c.cp: conectivo cerebropedal
c.lp: conectivo pleuropedal
c.lv: conectivo pleurovisceral
c.pd: comisura pedal
c.pp: comisura parapedal
ca: cavidad oral
ca.a: cámara anterior del buche
ca.p: cámara posterior del buche
cd.d: conductos hacia la glándula digestiva
cd.g: conducto hermafrodita grande
cd.p: conducto preampular
cd.s: conducto posampular
ci: ciego digestivo
cf: cámara de filtración
co: corazón
cp: canal del pene

cr: cresta aórtica
ct: cartílagos del odontóforo
eb: esfínter bucal
es: esófago
et: estómago
ga.b: ganglios bucales
ga.c: ganglios cerebrales
ga.l: ganglios pleurales
ga.p: ganglios pedales
ga.v: ganglio visceral
gd: glándula digestiva
gg: ganchos gástricos
gn: glándula nidamental
go: gónada
gs: glándulas salivales
in: intestino
l.or: lóbulo oral
l.pa: lóbulo parapodial
l.pr: lóbulo propodial
lb.e: labios externos
lb.i: labios internos
mx-m10: músculos del odontóforo
m.sr: membrana subradular
ma: manto
mb: masa bucal
md: mandíbulas
me: metapodio
mj: músculos de la región peribucal
mo: molleja
mp: músculos protractores del pene
mr: músculos retractores del pene
ms: mesopodio
mt: músculos retractores del tubo oral
mv: masa visceral
nO1-nO2: nervios opalinos anterior y posterior
nB1-nB6: nervios del ganglio bucal
nC1-nC6: nervios del ganglio cerebral
nf: nefrostoma

nL1-nL2: nervios del ganglio pleural
nP1-nP9: nervios del ganglio pedal
nv: nódulo anterior del ganglio visceral
nV1-nV6: nervios del ganglio visceral
od: odontóforo
oj: ojos
op: glándula opalina
p: pie
pa: parapodios
pc: pericardio
pe: pene
pl: placas de la molleja
pl.b: pliegues del buche
pl.d: pliegues dorsales
pl.e: pliegues del esófago
pl.g: pliegues gástricos
pp: protuberancias espinosas del pene
pr: propodio
ps: protuberancias espinosas del saco del pene
ra: rádula
re: recto
ri: rinóforos
rñ: riñón
rs: receptáculo seminal
sa: sifón anal
sp: saco del pene
sr: saco radular
su: surco seminal
tb: tubo oral
tc: tentáculos cefálicos
ti: tiflosol
va: válvulas auriculoventriculares
vs: válvula semilunar

ÍNDICE DE CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURAS.....	ix
ÍNDICE DE TABLAS.....	xvii
RESUMEN.....	xix
ABSTRACT.....	xxi
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. MARCO TEÓRICO.....	5
2.1. Taxonomía y Sistemática de <i>Aplysia</i>	5
2.2. Estudios Anatómicos en <i>Aplysia</i>	8
2.3. Revisión Histórica de <i>Aplysia</i> en el Perú.....	10
3. OBJETIVOS.....	13
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
4.1. Fuente de Especímenes.....	14
4.2. Análisis Morfológico.....	14
4.3. Análisis de la anatomía interna.....	16
4.4. Distribución Geográfica.....	20
5. RESULTADOS.....	21
5.1. Descripción taxonómica de las especies del género <i>Aplysia</i> en el Perú.....	21
Subgénero <i>Aplysia</i> Linnaeus, 1767	26
<i>Aplysia (Aplysia) nigra</i> d'Orbigny, 1837.....	27
<i>Aplysia (Aplysia)</i> sp. 1.....	62
Subgénero <i>Pruvotaplysia</i> Engel & Hummelinck 1936	81
<i>Aplysia (Pruvotaplysia) hooveri</i> Golestani et al., 2019.....	82
Subgénero <i>Varria</i> Eales, 1960	84
<i>Aplysia (Varria) inca</i> d'Orbigny, 1837.....	85

<i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> Mazzei & Zuccardi, 1889.....	119
Subgénero No Definido	143
<i>Aplysia</i> sp. 2.....	143
5.2. Clave dicotómica para las especies del género <i>Aplysia</i> en Perú.....	157
5.3. Distribución geográfica de las especies del género <i>Aplysia</i> en Perú.....	158
6. DISCUSIÓN	159
6.1. Taxonomía del género <i>Aplysia</i> en el Perú.....	159
6.2. Caracteres anatómicos de importancia taxonómica.....	172
6.3. Otros caracteres anatómicos de posible valor taxonómico.....	188
6.4. Distribución geográfica del género <i>Aplysia</i> en el Perú.....	200
7. CONCLUSIONES	204
8. RECOMENDACIONES	205
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	206
10. ANEXO	235
10.1. El subgénero <i>Aplysia</i> en el Pacífico Oriental.....	236
10.2. El subgénero <i>Varria</i> en el Pacífico Oriental.....	240
10.3. Medidas corporales de <i>Aplysia</i> en el Perú.....	244
10.4. Medidas radulares de <i>Aplysia</i> en el Perú.....	250
10.5. Variación numérica intraespecífica en la rádula de <i>Aplysia nigra</i>	252
10.6. Variación numérica intraespecífica en la rádula de <i>Aplysia inca</i>	253

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Vista dorsal de *Aplysia* mostrando los principales caracteres taxonómicos externos, con el borde de la concha delineado para mostrar su ubicación en el manto. Adicionalmente, se muestra la concha en vista ventral y dorsal con algunos caracteres señalados; así como los tipos de abertura del manto y de la glándula opalina..... 16
- Figura 2.** Vista dorsal del manto de *Aplysia*. La concha y la pared dorsal del manto han sido retiradas para mostrar la ubicación del pericardio, riñón y branquia..... 17
- Figura 3.** Vista ventral de *Aplysia* mostrando la cavidad corporal abierta. Se señalan los principales órganos del hemocele con el borde de la glándula opalina delineado para mostrar su ubicación en la cavidad corporal..... 19
- Figura 4.** *Aplysia (Aplysia) nigra*. A-B, Pucusana, Lima (LaBSIM 15.06-0029.4-5). C, Pucusana, Lima (LaBSIM 15.06-0030.4). D, Ancón, Lima (LaBSIM 15.06-0035). E, Los Órganos, Piura (LaBSIM 15.06-0036). F, igual que E pero liberando tinta violeta..... 31
- Figura 5.** Vista dorsal y ventral de un ejemplar preservado de *Aplysia (Aplysia) nigra* (IMARPE)..... 32
- Figura 6.** Morfología externa de *Aplysia (Aplysia) nigra*. A, vista dorsal, con los parapodios separados para mostrar el manto. B, vista lateral. C, vista ventral..... 33
- Figura 7.** Sifón anal de *Aplysia (Aplysia) nigra*..... 33
- Figura 8.** Abertura del manto y glándula opalina de *Aplysia (Aplysia) nigra*. A-C, Ancón (LaBSIM 15.06-0027.4): A, abertura del manto; B, aberturas de la glándula opalina; C, glándula opalina. D-F, Chimbote (IMARPE): D, abertura del manto; E, aberturas de la glándula opalina; F, glándula opalina. G-I, Los Órganos (LaBSIM 15.06-0034): G, abertura del manto; H, abertura de la glándula opalina; I, glándula opalina..... 34
- Figura 9.** Vista ventral y dorsal de la concha de *Aplysia (Aplysia) nigra*. A, Ancón (LaBSIM 15.06-0023.2). B, Ancón (LaBSIM 15.06-0035). C, Pucusana (LaBSIM 15.06-0029.4). D, Pucusana (LaBSIM 15.06-0029.5). E, Los Órganos (LaBSIM 15.06-0036). F, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0033)..... 35
- Figura 10.** Protoconcha de *Aplysia (Aplysia) nigra*. A, Ancón (LaBSIM 15.06-0023.2). B, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0033)..... 36
- Figura 11.** Rádula de *Aplysia (Aplysia) nigra*. A-B, Pucusana (LaBSIM 15.06-0029.5). C-D, Ancón (LaBSIM 15.06-0027.4). E-F, Chimbote (IMARPE)..... 37
- Figura 12.** Detalles de la rádula de *Aplysia (Aplysia) nigra*. A, Pucusana (LaBSIM 15.06-0030.3). B, Ancón (LabSIM 15.06-0023.2). C, Chimbote (IMARPE)..... 38
- Figura 13.** Mandíbulas de *Aplysia (Aplysia) nigra*. A, mandíbulas. B-C, superficie de las mandíbulas..... 39

Figura 14. Elementos mandibulares de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i> . A-D, Ancón (LaBSIM 15.06-0027.4). E-H, Pucusana (LaBSIM 15.06-0029.5).....	39
Figura 15. Vaina del pene y pene de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i> . A, vaina del pene retraída. B, vaina del pene protruida, Pucusana (LaBSIM 15.06-0030.4). C-F, vaina del pene abierta: C, Pucusana (LaBSIM 15.06-0029.4); D, Ancón (LaBSIM 15.06-0002.2); E, Chimbote (IMARPE); F, Los Órganos (LaBSIM 15.06-0036).....	41
Figura 16. Detalles de la vaina del pene y pene de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i> . A, Ancón (LaBSIM 15.06-0027.4). B, Pucusana (LaBSIM 15.06-0029.4). C, Pucusana (LaBSIM 15.06-0030.4). D-G, Los Órganos (LaBSIM 15.06-0036): D, vaina del pene; E, saco del pene; F, base del pene; G, punta del pene. H-I, protuberancias espinosas, Pucusana (LaBSIM 15.06-0030.4): H, saco del pene; I, base del pene.....	42
Figura 17. Vista dorsal y ventral de los órganos del hemocele de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i>	46
Figura 18. Sistema digestivo de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i> . A, vista lateral derecha del sistema digestivo. B, sistema digestivo abierto. C, vista lateral del intestino y ciego digestivo. D, ciego digestivo.....	47
Figura 19. Masa bucal de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i> . A, vista dorsal. B, vista lateral derecha. C, vista ventral. D, cavidad oral.....	48
Figura 20. Odontóforo de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i> . A, vista lateral. B, vista posterior. C, vista ventral. D, odontóforo abierto.....	48
Figura 21. Pliegues dorsales de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i> . A, vista completa, señalados con una flecha. B, superficie de los pliegues dorsales, con los elementos palatales señalados con una flecha. C-E, elementos palatales, en E se muestra la punta de los elementos palatales.....	49
Figura 22. Glándulas salivales de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i>	49
Figura 23. Molleja y cámara de filtración de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i>	50
Figura 24. Placas de la molleja y ganchos gástricos de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i> . A-E, placas de la molleja. F, gancho gástrico.....	50
Figura 25. Ciego digestivo de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i>	51
Figura 26. Corazón de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i>	52
Figura 27. Sistema circulatorio y renal de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i> . A, corazón con la aurícula separada de la pared del pericardio. B, corazón abierto longitudinalmente. C, vista lateral de la cavidad paleal con la branquia levantada para mostrar el nefrostoma.....	52
Figura 28. Sistema reproductor hermafrodita de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i>	53
Figura 29. Detalles del sistema reproductor hermafrodita de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i> en vista ventral. A, conducto hermafrodita grande y bursa copuladora. B, ampolla y receptáculo seminal. C, glándula nidamental. D, ampolla y conducto preampular.....	54

Figura 30. Vista dorsal y ventral del sistema nervioso de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i>	57
Figura 31. Vista dorsal del ganglio cerebral de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i>	58
Figura 32. Vista dorsal del ganglio bucal de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i>	58
Figura 33. Vista ventral del ganglio visceral de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i>	58
Figura 34. Vista dorsal del ganglio pedal de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i>	59
Figura 35. Mapa de distribución de <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i>	61
Figura 36. Vista dorsal y ventral de un ejemplar preservado de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i> . A, vista dorsal. B, vista ventral.....	64
Figura 37. Morfología externa de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i> . A, vista dorsal, con los parapodios separados para mostrar el manto. B, vista lateral. C, vista ventral.....	65
Figura 38. Sifón anal de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i>	65
Figura 39. Abertura del manto de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i>	66
Figura 40. Glándula opalina de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i> . A, abertura de la glándula opalina. B, glándula opalina.....	66
Figura 41. Vista ventral y dorsal de la concha de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i> . A, LaBSIM 15.06-0014.1. B, LaBSIM 15.06-0014.2.....	67
Figura 42. Rádula de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i> (LaBSIM 15.06-0014.2).	68
Figura 43. Detalles de la rádula de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i> (LabSIM 15.06-0014.2).	68
Figura 44. Mandíbulas y elementos mandibulares de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i> . A, mandíbulas. B-D, elementos mandibulares, en D se muestra la punta de los elementos mandibulares...69	69
Figura 45. Vaina del pene y pene de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i> . A, vaina del pene retraída. B, vaina del pene abierta mostrando el pene.....	70
Figura 46. Detalles de la vaina del pene y pene de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i> . A, saco del pene. B, protuberancias espinosas del saco. C, pene. D, protuberancias espinosas del pene.....	70
Figura 47. Sistema digestivo de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i> . A, vista lateral del sistema digestivo, la flecha señala la ubicación de la punta del ciego. B, sistema digestivo abierto. C, vista lateral del intestino y ciego digestivo. D, ciego digestivo.....	72
Figura 48. Pliegues dorsales de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i> . A-C, pliegues dorsales, señalados con una flecha. D-F, elementos palatales, en F se muestra la punta de los elementos palatales.....	73
Figura 49. Glándulas salivales de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i>	73

Figura 50. Molleja de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i>	74
Figura 51. Cámara de filtración de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i> , con los ganchos gástricos señalados con una flecha	74
Figura 52. Placas de la molleja y ganchos gástricos de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i> . A-D, placas de la molleja. E-F, ganchos gástricos.....	75
Figura 53. Pliegues gástricos de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i>	75
Figura 54. Ciego digestivo de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i> . A, ubicación del ciego en la masa visceral. B, ciego digestivo.....	75
Figura 55. Sistema reproductor hermafrodita de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i>	76
Figura 56. Detalles del sistema reproductor hermafrodita de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i> en vista ventral. A, conducto hermafrodita grande y bursa copuladora. B-D, glándula nidamental.....	77
Figura 57. Vista dorsal y ventral del anillo nervioso de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i>	78
Figura 58. Vista ventral del ganglio visceral de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i>	79
Figura 59. Mapa de distribución de <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i>	80
Figura 60. Vista lateral de un ejemplar preservado de <i>Aplysia (Pruvotaplysia) hooveri</i>	82
Figura 61. <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A, Barranco, Lima (LaBSIM 15.06-0032). B, Pucusana, Lima (LaBSIM 15.06-0017). C, Pucusana, Lima (LaBSIM 15.06-0029). D, Huanchaco, La Libertad (LaBSIM 15.06-0034). E, Chorrillos, Lima (LaBSIM 15.06-0028.5).	89
Figura 62. Vista dorsal y ventral de un ejemplar preservado de <i>Aplysia (Varria) inca</i>	90
Figura 63. Morfología externa de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A, vista dorsal. B, vista lateral. C, vista ventral.....	91
Figura 64. Sifón anal de <i>Aplysia (Varria) inca</i>	91
Figura 65. Abertura del manto y glándula opalina de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A-C, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0031): A, abertura del manto; B, abertura de la glándula opalina; C, glándula opalina. D-F, Huanchaco (LaBSIM 15.06-0034): D, abertura del manto; E, abertura de la glándula opalina; F, glándula opalina.	92
Figura 66. Vista ventral y dorsal de la concha de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A, Ancón (LaBSIM 15.06-0022.1). B, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0025.4). C, Pucusana (LaBSIM 15.06-0029.2). D, Barranco (LaBSIM 15.06-0032.6). E, Huanchaco (LaBSIM 15.06-0034). F, Laguna Grande (LaBSIM 15.06-0005).....	93
Figura 67. Protoconcha de <i>Aplysia (Varria) inca</i>	94
Figura 68a. Rádula de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A-B, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0025.2). C-D, Pucusana (LaBSIM 15.06-0030.2).....	95

Figura 68b. Rádula de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . E-F, Ancón (LaBSIM 15.06-0027.3). G-H, Samanco (LaBSIM 15.06-0009.3). I-J, Huanchaco (LaBSIM 15.06-0034).....	96
Figura 69. Detalles de la rádula de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0028.4). B, Pucusana (LaBSIM 15.06-0030.2). C, Ancón (LaBSIM 15.06-0022.2). D, Samanco (LaBSIM 15.06-0009.3). E, Huanchaco (LaBSIM 15.06-0034). F, Laguna Grande (LaBSIM 15.06-0005).....	97
Figura 70. Mandíbulas de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A. mandíbulas. B-C, superficie de las mandíbulas.....	98
Figura 71. Elementos mandibulares de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A-D, Ancón (LaBSIM 15.06-0027.1). E-H, Barranco (LaBSIM 15.06-0032.1).....	98
Figura 72. Vaina del pene y pene de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A, esquema de la vaina del pene. B, Ancón (LaBSIM 15.06-0022.1). C, Huanchaco (LaBSIM 15.06-0034). D, Samanco (LaBSIM 15.06-0009.1). E, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0028). F, Pucusana. G, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0031).	99
Figura 73. Detalles de la vaina del pene y pene de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A, Barranco (LaBSIM 15.06-0032). B, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0025). C-E, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0031): D, canal del pene; E, saco del pene; F, punta del pene. F-G, Huanchaco (LaBSIM 15.06-0034): F, saco del pene; G, pene.	100
Figura 74. Vista dorsal y ventral de los órganos del hemocele de <i>Aplysia (Varria) inca</i>	104
Figura 75. Sistema digestivo de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A, vista lateral del sistema digestivo. B, sistema digestivo abierto. C, vista lateral del intestino y ciego digestivo. D, ciego digestivo.....	105
Figura 76. Masa bucal de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A, vista dorsal. B, vista lateral derecha. C, vista ventral. D, cavidad oral.....	106
Figura 77. Odontóforo de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A, vista lateral. B, vista posterior. C, vista ventral. D, odontóforo abierto.....	106
Figura 78. Pliegues dorsales de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A, vista completa, señalados con una flecha. B, superficie de los pliegues dorsales, con los elementos palatales señalados con una flecha. C-E, elementos palatales, en E se muestra la punta de los elementos palatales.....	107
Figura 79. Glándulas salivales de <i>Aplysia (Varria) inca</i>	107
Figura 80. Molleja y cámara de filtración de <i>Aplysia (Varria) inca</i>	108
Figura 81. Placas de la molleja y ganchos gástricos de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A-E, placas de la molleja. F, gancho gástrico.....	108
Figura 82. Ciego digestivo de <i>Aplysia (Varria) inca</i>	109
Figura 83. Corazón de <i>Aplysia (Varria) inca</i>	110

Figura 84. Sistema circulatorio y renal de <i>Aplysia (Varria) inca</i> . A, corazón con la aurícula separada de la pared del pericardio. B, corazón abierto longitudinalmente. C, vista lateral de la cavidad paleal con la branquia levantada para mostrar el nefrostoma.....	110
Figura 85. Sistema reproductor hermafrodita de <i>Aplysia (Varria) inca</i>	111
Figura 86. Detalles del sistema reproductor de <i>Aplysia (Varria) inca</i> en vista ventral A, conducto hermafrodita grande y receptáculo seminal. B, conducto hermafrodita grande y ampolla. C, glándula nidamental. D, conducto preampular.....	112
Figura 87. Vista dorsal y ventral del sistema nervioso de <i>Aplysia (Varria) inca</i>	114
Figura 88. Vista dorsal del ganglio cerebral de <i>Aplysia (Varria) inca</i>	115
Figura 89. Vista dorsal del ganglio bucal de <i>Aplysia (Varria) inca</i>	115
Figura 90. Vista ventral del ganglio visceral de <i>Aplysia (Varria) inca</i>	115
Figura 91. Vista ventral del ganglio pedal de <i>Aplysia (Varria) inca</i>	116
Figura 92. Mapa de distribución de <i>Aplysia (Varria) inca</i>	118
Figura 93. <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> . A-B, Isla San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0032). C-D, Bahía de Sechura (LaBSIM 15.06-0039).....	122
Figura 94. Detalles de la coloración de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> . A, margen de los parapodios con bandas más claras. B, pequeños puntos negros en el parapodio.....	122
Figura 95 Vista dorsal y ventral de un ejemplar preservado de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i>	123
Figura 96. Morfología externa de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> . A, vista dorsal. B, vista lateral. C, vista ventral.....	124
Figura 97. Sifón anal de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i>	124
Figura 98. Abertura del manto y glándula opalina de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> . A-B, Sechura (LaBSIM 15.06-0021.1). G, abertura del manto. H, abertura de la glándula opalina. C, glándula opalina, Sechura (LaBSIM 15.06-0037.2). D-F, San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0021.1): D, abertura del manto. E, abertura de la glándula opalina. F, glándula opalina...	125
Figura 99. Vista ventral y dorsal de la concha de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> . A, Isla San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0021.1). B, Sechura (LaBSIM 15.06-0037.2). C, Sechura (LaBSIM 15.06-0039). D, Bayóvar (LaBSIM 15.06-0041.1).....	126
Figura 100 Protoconcha de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> . A, Bahía Samanco (LaBSIM 15.06-0024.1). B, Sechura (LaBSIM 15.06-0039).....	127
Figura 101. Rádula de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> . A-B, Isla San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0021.1). C-D, Sechura (LaBSIM 15.06-0018.1).....	128

Figura 102. Detalles de la rádula de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> . A, San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0021.1). B, Sechura (LaBSIM 15.06-0018.1). C, Bayóvar (LaBSIM 15.06-0041.1).....	128
Figura 103 Mandíbulas de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> . A. mandíbulas. B-C, superficie mandibular.....	129
Figura 104. Elementos mandibulares de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> ... A-D, Bayóvar (LaBSIM 15.06-0041.1). E-H, Isla San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0021.1).	129
Figura 105. Vaina del pene y pene de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> . A, vaina del pene retraída. B, Isla San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0021.1). C, Bayóvar (LaBSIM 15.06-0041.1). D, Sechura (LaBSIM 15.06-0039).	130
Figura 106. Detalles de la vaina del pene y pene de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> . A, Bayóvar (LaBSIM 15.06-0041.1). B, Sechura (LaBSIM 15.06-0018.3). C, Samanco (LaBSIM 15.06-0024.1). D-F, Sechura (LaBSIM 15.06-0039): D, canal del pene; E, saco del pene; F, punta del pene. G-I, San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0021.1): G, vaina del pene abierta; H, saco del pene, I, punta del pene.	131
Figura 107. Sistema digestivo de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> . A, vista lateral del sistema digestivo. B, sistema digestivo abierto. C, vista lateral del intestino y ciego digestivo. D, ciego digestivo.....	133
Figura 108. Pliegues dorsales y elementos palatales de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> . A, vista completa, señalados con una flecha. B, superficie de los pliegues dorsales, con los elementos palatales señalados. C-E, dentículos palatales, en E se muestra la punta de los elementos palatales.	134
Figura 109. Glándulas salivales de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i>	134
Figura 110. Molleja de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i>	135
Figura 111. Cámara de filtración de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> , con los ganchos gástricos señalados con una flecha.	135
Figura 112. Placas de la molleja y ganchos gástricos de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> . A-E, placas de la molleja. F, gancho gástrico.....	136
Figura 113. Ciego digestivo de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i>	136
Figura 114. Sistema reproductor hermafrodita de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i>	137
Figura 115. Detalles del sistema reproductor hermafrodita de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i> en vista ventral. A, conducto hermafrodita grande y bursa copuladora. B, ampolla y receptáculo seminal. C, glándula nidamental. D, conducto preampular.....	138
Figura 116. Vista dorsal y ventral del anillo nervioso de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i>	139
Figura 117. Vista ventral del ganglio visceral de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i>	140
Figura 118. Mapa de distribución de <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i>	142

Figura 119. Vista dorsal y ventral de <i>Aplysia</i> sp. 2.....	145
Figura 120. Morfología externa de <i>Aplysia</i> sp. 2. A, vista dorsal, con los parapodios separados para mostrar el manto. B, vista lateral. C, vista ventral.....	146
Figura 121. Detalles de la abertura del manto y de la glándula opalina de <i>Aplysia</i> sp. 2. A, abertura del manto. B, abertura de la glándula opalina. C, glándula opalina.....	146
Figura 122. Vista ventral y dorsal de la concha de <i>Aplysia</i> sp. 2.....	147
Figura 123. Rádula de <i>Aplysia</i> sp. 2.....	147
Figura 124. Detalles de la rádula de <i>Aplysia</i> sp. 2.....	148
Figura 125. Mandíbulas y elementos mandibulares de <i>Aplysia</i> sp.2. A, mandíbulas. B-C, elementos mandibulares.....	148
Figura 126. Vaina del pene de <i>Aplysia</i> sp. 2. A, vaina del pene. B, interior de la vaina del pene mostrando el pene.....	149
Figura 127. Sistema digestivo de <i>Aplysia</i> sp. 2. A, vista lateral derecha del sistema digestivo. B, molleja abierta. C, vista lateral del intestino y ciego. D, ciego digestivo.....	151
Figura 128. Pliegues dorsales de <i>Aplysia</i> sp. 2. A-B, pliegues dorsales. C-E, elementos palatales, en E se muestra la punta de los elementos palatales.....	152
Figura 129. Glándulas salivales de <i>Aplysia</i> sp. 2.....	152
Figura 130. Placas de la molleja de <i>Aplysia</i> sp. 2.....	153
Figura 131. Sistema reproductor hermafrodita de <i>Aplysia</i> sp. 2.....	153
Figura 132. Vista ventral del ganglio visceral de <i>Aplysia</i> sp. 2.....	154
Figura 133. Mapa de distribución de <i>Aplysia</i> sp. 2.....	156
Figura 134. Mapa de distribución del género <i>Aplysia</i> en el Perú.....	158
Figura 135. Relación entre el tamaño del animal y el número de filas de la rádula en <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i>	252
Figura 136. Relación entre el número de filas de la rádula y el máximo número de dientes por media fila en <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i>	252
Figura 137. Relación entre el tamaño del animal y el número de filas de la rádula en <i>Aplysia (Varria) inca</i>	253
Figura 138. Relación entre el número de filas de la rádula y el máximo número de dientes por media fila en <i>Aplysia (Varria) inca</i>	253

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), longitud de la concha (LC), ancho de la concha (AC), proporción de la longitud de la concha respecto a la longitud del cuerpo (%LT) y proporción longitud/ancho de la concha (r) en varios ejemplares de <i>Aplysia nigra</i>	35
Tabla 2. Medidas de la Tabla 1 agrupadas de acuerdo a su rango de tamaño mostrando el promedio y la desviación estándar de r y %LT en <i>Aplysia nigra</i> ; n indica el número de ejemplares de cada grupo.....	36
Tabla 3. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), longitud de la concha (LC), ancho de la concha (AC), proporción de la longitud de la concha respecto a la longitud del cuerpo (%LT) y proporción longitud/ancho de la concha (r) en varios ejemplares de <i>Aplysia</i> sp. 1.....	67
Tabla 4. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), longitud de la concha (LC), ancho de la concha (AC), proporción de la longitud de la concha respecto a la longitud del cuerpo (%LT) y proporción longitud/ancho de la concha (r) en varios ejemplares de <i>Aplysia inca</i>	93
Tabla 5. Vista dorsal y ventral de un ejemplar preservado de <i>Aplysia nigra</i>	94
Tabla 6. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), longitud de la concha (LC), ancho de la concha (AC), proporción de la longitud de la concha respecto a la longitud del cuerpo (%LT) y proporción longitud/ancho de la concha (r) en varios ejemplares de <i>Aplysia chierchiana</i>	126
Tabla 7. Comparación de las especies del subgénero <i>Aplysia</i> del Pacífico Oriental.....	236
Tabla 8. Comparación de las especies del subgénero <i>Varria</i> del Pacífico Oriental.....	240
Tabla 9. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), ancho corporal (AT), altura corporal (AIT), longitud del pie (LP), ancho del propodio (APr), ancho del mesopodio (AMs), ancho del metapodio (AMe), longitud del manto (LMa) y ancho del manto (AMa) en <i>Aplysia (Aplysia) nigra</i>	244
Tabla 10. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), ancho corporal (AT), altura corporal (AIT), longitud del pie (LP), ancho del propodio (APr), ancho del mesopodio (AMs), ancho del metapodio (AMe), longitud del manto (LMa) y ancho del manto (AMa) en <i>Aplysia (Aplysia) sp. 1</i>	245
Tabla 11. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), ancho corporal (AT), altura corporal (AIT), longitud del pie (LP), ancho del propodio (APr), ancho del mesopodio (AMs), ancho del metapodio (AMe), longitud del manto (LMa) y ancho del manto (AMa) en <i>Aplysia (Varria) inca</i>	245
Tabla 12. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), ancho corporal (AT), altura corporal (AIT), longitud del pie (LP), ancho del propodio (APr), ancho del mesopodio (AMs), ancho del metapodio (AMe), longitud del manto (LMa) y ancho del manto (AMa) en <i>Aplysia (Varria) chierchiana</i>	248

Tabla 13. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), número de filas de la rádula (f) y máximo número de dientes por media fila de la rádula (d) en *Aplysia (Aplysia) nigra*.....250

Tabla 14. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), número de filas de la rádula (f) y máximo número de dientes por media fila de la rádula (d) en *Aplysia (Varria) inca*.....250

Tabla 15. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), número de filas de la rádula (f) y máximo número de dientes por media fila de la rádula (d) en *Aplysia (Varria) chierchiana*.....251

RESUMEN

Aplysia es un género de moluscos gasterópodos que actualmente agrupa 45 especies válidas, conocidas como liebres marinas, con una distribución tropical y subtropical en los mares del mundo. *Aplysia* ha sido ampliamente usada como organismo modelo en neurociencia por sus neuronas gigantes y su sistema nervioso relativamente simple, y ha sido objeto de numerosas investigaciones sobre su ecología, fisiología, estrategias defensivas y productos naturales. Aunque se describieron 5 especies de *Aplysia* para Perú en el siglo XIX, no se han realizado estudios posteriores que incluyan un examen de ejemplares frescos colectados en Perú y una revisión crítica de las descripciones originales de estas especies. En consecuencia, la diversidad del género en Perú es poco conocida y se ha propuesto hasta 8 especies para aguas peruanas, en muchos casos sin localidades confirmadas, lo que enfatiza la necesidad de una revisión sistemática de estas especies. En este trabajo, se revisa el estado taxonómico de las especies del género *Aplysia* en el Perú en función de los caracteres morfológicos con énfasis en la anatomía de los principales sistemas. En Perú se reconocen cinco especies, incluida la especie recientemente descrita del subgénero *Pruvotaplysia*, *Aplysia hooveri*. Las otras cuatro especies son endémicas del Perú: dos del subgénero *Aplysia*: *Aplysia nigra* y *Aplysia* sp. 1, y dos del subgénero *Varria*: *Aplysia inca* y *Aplysia chierchiana*. Se realizó una detallada redesccripción morfológica y se discute la sinonimia, historia taxonómica y distribución para cada especie. Las especies se han distinguido por la forma corporal, el color y la ornamentación del cuerpo (por ejemplo, puntos negros), el pie, parapodios, abertura del manto, sifón anal, abertura de la glándula opalina, concha, rádula, mandíbulas y morfología del pene. *Aplysia nigra* se reconoce fácilmente como un animal negro y robusto, con parapodios fusionados posteriormente, abertura del manto pequeña, pie ancho, pero sin formar una ventosa, sifón anal corto y aplanado, concha aplanada con seno anal superficial, y saco y base del pene con

protuberancias espinosas. *Aplysia* sp. 1 probablemente es una nueva especie, con un cuerpo suave, marrón oliva, concha con seno anal cóncavo, y sifón anal corto y tubular; pero en el resto de los caracteres se parece mucho a *A. nigra*. *Aplysia inca* y *A. chierchiana* comparten la mayoría de características como la forma del cuerpo, concha, rádula, mandíbulas y pene; sin embargo, pueden distinguirse por los puntos negros que cubren los parapodios y la región cefálica de *A. chierchiana*. Es necesario corroborar las conclusiones de este trabajo utilizando datos moleculares y comparando las especies peruanas con el resto de especies de *Aplysia* del Pacífico Oriental, especialmente con las especies de California.

Palabras clave: moluscos, taxonomía, morfología, distribución, Perú

ABSTRACT

Aplysia is a genus of gastropod mollusks that currently includes 45 accepted species known as sea hares, with a tropical and subtropical distribution in the world's seas. *Aplysia* has been widely used as a model organism in neuroscience due to its giant neurons and relatively simple nervous system and has been the subject of much research on its ecology, physiology, defensive strategies and natural products. Although 5 species of *Aplysia* were described for Peru in the 19th century, there have been no subsequent studies that include an examination of fresh specimens collected in Peru and a critical review of the original descriptions of these species. Accordingly, the diversity of the genus in Peru is poorly known and as many as 8 species has been proposed for Peruvian waters, in many cases without confirmed localities, which emphasizes the need for a systematic review of these species. In this study, the taxonomic status of the species of the genus *Aplysia* in Peru are revised based on morphological characters and a detailed anatomical dissection of the main systems. Five species are recognized in Peru, including the recently described species of the subgenus *Pruvotaplysia*, *Aplysia hooveri*. The other four species are all endemic from Peru: two of the subgenus *Aplysia*: *Aplysia nigra* and *Aplysia* sp. 1, and two of the subgenus *Varria*: *Aplysia inca* and *Aplysia chierchiana*. It was performed a detailed morphological redescription and synonymies, taxonomic histories and distribution are discussed for each species. The species have been distinguished by the corporal shape, color and ornamentation of the body (e.g. black dots), foot, parapodia, mantle aperture, anal siphon, opaline gland aperture, shell, radula, jaws and penial morphology. *Aplysia nigra* is easily recognized as a black and robust animal, with posteriorly fused parapodia, small mantle aperture, wide foot but not forming a sucker, flat and short anal siphon, flat shell with superficial anal sinus, and penial sac and penis base with spiny warts. *Aplysia* sp. 1 is probably a new species, with a brown olive and soft body, shell with a concave anal sinus,

and short and tubular anal siphon, but in the rest of characters looks very similar to *A. nigra*. *Aplysia inca* and *A. chierchiana* share most characteristics like corporal shape, shell, radula, jaws and penis, however they can be distinguished by the black dots that cover the parapodia and cephalic region of *A. chierchiana*. It is necessary to corroborate the conclusions of this work using molecular data and comparing the Peruvian species with the rest of species of *Aplysia* of the Eastern Pacific, especially with the Californian ones.

Key words: molluscs, taxonomy, morphology, distribution, Peru

1. INTRODUCCIÓN

Los moluscos son considerados el segundo filo de animales con mayor número de especies descritas, estimándose entre 70,000 y 80,000 las especies actualmente conocidas (Rosenberg 2014, Brusca et al. 2016), aunque se estima que esto representa solo una fracción de su verdadera diversidad (Bouchet et al. 2002, Appeltans et al. 2012).

La clase Gastropoda constituye el grupo más diverso y exitoso de moluscos, con un aproximado de 63,000 especies recientes (Bouchet et al. 2017), ocupando una gran variedad de nichos ecológicos en ambientes marinos, dulceacuícolas y terrestres (Bieler 1992). Tradicionalmente Gastropoda se dividía en 3 subclases: Prosobranchia (caracoles marinos), Opisthobranchia (babosas marinas) y Pulmonata (caracoles y babosas terrestres); aunque el creciente desarrollo de filogenias moleculares ha llevado al establecimiento de una nueva clasificación (Dinapoli & Klussmann-Kolb 2010, Jörger et al. 2010, Schrödl et al. 2011, Kocot et al. 2013, Schrödl 2014, Zapata et al. 2014, Bouchet et al. 2017) en la que Opisthobranchia y Pulmonata, ninguno de ellos monofilético, forman parte de la subclase Heterobranchia, que incluye los clados de gasterópodos más diversos y ecológicamente difundidos (Zapata et al. 2014). Aquí destacan los “opistobranquios”, ahora separados en varios clados diferentes, que han desarrollado numerosas estrategias defensivas y alimenticias, como el secuestro de cnidocitos (Nudibranchia), la liberación de sustancias disuasivas (Anaspidea, Pleurobranchomorpha) o la asimilación de cloroplastos (Sacoglossa) (Wägele & Klussmann-Kolb 2005, Wägele et al. 2014), convirtiéndose en organismos modelo para varios campos de la biología, aunque ninguno ha sido tan intensamente investigado como la liebre de mar *Aplysia* (Heterobranchia: Anaspidea), modelo de estudio favorito de los neurobiólogos y posiblemente el molusco mejor estudiado (Moroz 2011).

A nivel mundial el género *Aplysia* incluye 45 especies válidas (MolluscaBase 2020) distribuidas en las zonas tropicales y subtropicales de los mares de todo el mundo, entre los 40°N y 40°S, aunque *A. punctata* llega hasta el borde del Círculo Polar Ártico en Noruega (Carefoot 1987). Por lo general se encuentran en la zona intermareal y sublitoral hasta 5 m de profundidad, habitando orillas rocosas, fondos arenosos, puertos y bahías (Carefoot 1987, Susswein et al. 1987). Se alimentan de macroalgas, principalmente rojas y verdes (Carefoot 1987, Nimbs et al. 2017a), y algunas especies pueden alcanzar grandes tamaños, como *A. vaccaria* que ha sido considerada la especie más grande de gasterópodo (Beeman 1968, Rudman 2006). Como animales conspicuos y ampliamente distribuidos, *Aplysia* ha llamado la atención de los naturalistas desde la época de los romanos (Eales 1921) y ha sido objeto de numerosos estudios anatómicos, ecológicos y fisiológicos.

El ciclo de vida y el rol ecológico de *Aplysia* han sido revisados en varias partes del mundo (Carefoot 1967, Sarver 1978, Audesirk 1979, Willan 1979, Plaut et al. 1998, Rogers et al. 2003, Clarke 2004), lo mismo que su comportamiento reproductivo (Otsuka et al. 1980, Switzer-Dunlap et al. 1984, Pennings 1991, Angeloni & Bradbury 1999, Yusa 2008, Lee et al. 2014), y mecanismos de defensa (Johnson & Willows 1999, Johnson et al 2006, Takagi et al. 2010); y actualmente la Universidad de Miami cuenta con una división exclusivamente dedicada al cultivo de *A. californica* para estudios fisiológicos (The National Resource for *Aplysia*). El uso de *Aplysia* en neurociencia se inició en la década de los 70 debido a su sistema nervioso sencillo y sus neuronas grandes y de fácil estudio (Moroz 2011); y ha llevado a importantes descubrimientos sobre los mecanismos subyacentes a la memoria y el aprendizaje (Kandel 2009). *Aplysia* es el género de moluscos más estudiado en busca de productos químicos marinos y aunque muchos de sus metabolitos secundarios todavía están en proceso de caracterización, varios han mostrado propiedades medicinales y farmacéuticas interesantes (Benkendorff 2010, Blunt et al. 2015, Pereira et al. 2016).

Los ecosistemas marinos costeros constituyen uno de los sistemas naturales más beneficiosos para el ser humano, pero también son uno de los más afectados por actividades antropogénicas como sobrepesca, polución, o introducción de especies invasoras (Millenn. Ecosyst. Assess. 2005, Halpern et al. 2008). En este contexto, los estudios de diversidad resultan cruciales para el manejo sostenible de los ambientes marinos (Miloslavich et al. 2016) y requieren el conocimiento sistemático y evolutivo de los grupos taxonómicos para planificar la conservación y explotación sostenible de los recursos naturales (Giangrande 2003). En el Perú los estudios sistemáticos para la mayor parte de la biota marina son escasos y las relaciones evolutivas y biogeográficas son prácticamente desconocidas (Tarazona et al. 2003); especialmente en grupos que han recibido poco interés como el género *Aplysia*, pese a la existencia de varias especies reportadas para el Perú y a su importancia ecológica y científica en varias ramas de la biología.

Los primeros reportes de *Aplysia* en Perú datan de la primera mitad del siglo XIX (Rang 1828, d'Orbigny 1837) con 2 especies descritas para Callao, *A. inca* y *A. nigra*, y 2 especies descritas para Paíta, *A. rangiana* y *A. lessonii*; posteriormente Mazzarelli & Zuccardi (1889) describieron una quinta especie para la Isla San Lorenzo. Pese a lo antiguo de estos registros, el único estudio taxonómico donde se mencionan las especies de la costa peruana fue la revisión mundial de Eales (1960), quien definió 4 especies para el Perú, principalmente en base a descripciones de autores previos, ya que el único ejemplar peruano que revisó fue el sintipo de *A. inca*. Listas de invertebrados y moluscos del Perú publicadas posteriormente han incluido 5 (Dall 1909; Alamo & Valdivieso 1987, 1997), 6 (Paredes et al. 1999b, Ramírez et al. 2003) y hasta 8 (Uribe et al. 2013a) especies de *Aplysia*, sin haber corroborado las descripciones previas y en muchos casos sin haber revisado material colectado, evidenciando la necesidad de una revisión que clarifique su taxonomía (Uribe et al. 2013a). Debido a su amplia variación morfológica (Saad et al. 2014,

Nimbs et al. 2017b), la taxonomía de *Aplysia* requiere el uso conjunto de análisis morfológicos y moleculares, un enfoque usado en años recientes para diferenciar especies en anaspideos (Alexander & Valdés 2013, Valdés et al. 2017, Golestani et al. 2019, Bazzicalupo et al. 2020) y otros grupos de opistobranquios (Gonzales & Gosliner 2014, Goodheart et al. 2015, Krug et al. 2016, Moustafa et al. 2018).

A la par del desarrollo de estudios moleculares, durante los últimos años se ha dado un mayor énfasis a la descripción de la anatomía interna de los opistobranquios (Lima & Simone 2015, Lima 2016, Cunha & Simone 2018) con el objetivo de reconocer nuevos caracteres fenotípicos para fines taxonómicos y filogenéticos que faciliten la identificación de las especies, así como el entendimiento de las tendencias evolutivas (Cunha & Simone 2018). Esto es especialmente importante para especies como las revisadas en este trabajo, cuyas descripciones originales datan del siglo XIX y carecen de información para algunos caracteres taxonómicos de gran utilidad en moluscos como la rádula o el sistema reproductor; lo que hace necesaria una redescipción de estas especies, en las que se describa a detalle cada uno de los principales sistemas corporales. El objetivo de este trabajo es revisar la taxonomía, morfología, anatomía y distribución de las especies del género *Aplysia* de la costa peruana. Además, se proporciona una clave dicotómica para su fácil identificación.

2. MARCO TEÓRICO

2.1. Taxonomía y Sistemática de *Aplysia*

Linneo describió inicialmente a la liebre de mar *Aplysia* como *Tethys* en la 10° edición (1758) del *Sistema Naturæ*, pero en la 12° edición (1767) le cambió el nombre a *Laplysia*, probablemente un error de imprenta, que Gmelin corrigió por *Aplysia* en la 13° edición (1791), mientras que *Tethys* fue usado como nombre de un nudibranquio. Desde el comienzo el uso de *Aplysia* para la liebre de mar quedó bien establecido en la literatura (Blainville 1823, Delle Chiaje 1828, Rang 1828, Lamarck 1836, Mazzarelli 1891b, Eales 1921); sin embargo, Pilsbry (1895a, b) indicó que, por prioridad de la 10° edición, su nombre correcto era *Tethys*, sugerencia que fue seguida por algunos autores (Verrill 1901; MacFarland, 1909, Dall 1909). El caso se presentó ante la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica que validó el uso de *Aplysia* como nombre genérico para la liebre de mar (ICZN, 1954).

Aplysia ya era conocida desde la época de los romanos y fue descrita por varios naturalistas antes de Linneo, quienes remarcaron su semejanza con caracoles terrestres y su secreción violeta que autores como Plinio y Rondelet injustificadamente consideraron venenosa (Eales 1921). Aunque inicialmente Linneo (1758) describió 2 especies de *Aplysia*, en 1767 designaría una sola especie, *A. depilans*, estableciéndola como la especie tipo del género. Lamarck (1809) creó la familia Aplysiidae para las liebres de mar, reconociendo un nuevo género, *Dolabella*; aunque también incluyó otros grupos de gasterópodos dentro de esta familia. La primera monografía sobre el género *Aplysia* fue la de Blainville (1823) quien revisó la historia natural y las especies de *Aplysia* del Mediterráneo y regiones cercanas, dividiéndolas en dos grupos, las típicas natatorias y las de parapodios fusionados posteriormente. Rang (1828) es el autor de la primera revisión mundial de los Aplysiidos describiendo más de 20 especies de *Aplysia*, muchas de ellas actualmente no reconocidas,

separándolas en 2 grupos de acuerdo a la abertura del manto. Posteriormente Sowerby (1869) le dedicó una monografía a *Aplysia* dentro de su catálogo de conchas de moluscos, aunque dado que la concha no es un carácter distintivo en *Aplysia*, muchas de estas especies no son fácilmente reconocibles. Mazzairelli (1893) publicó una monografía sobre los Aplysiidos del Golfo de Nápoles diferenciando 2 subfamilias y 6 géneros en total, entre los cuales *Aplysia* fue dividido en 2 subgéneros: *Aplysia* sensu stricto y *Siphonota*. Pilsbry (1895b) revisó los géneros y caracteres taxonómicos de los Aplysiidos y definió el género *Aplysia* en su sentido actual, aunque bajo el nombre de *Tethys*, separando *Siphonota* (= *Paraplysia*) como un género aparte; además describió más de 70 especies de *Aplysia* a nivel mundial y dividió el género en varias secciones que guardan similitud con los subgéneros actualmente reconocidos.

La primera propuesta de un subgénero en *Aplysia* fue la de Pruvot-Fol (1933) quien estableció el subgénero *Tullia* para la especie *A. juliana*, diferenciándola de otras especies de *Aplysia* por la presencia de una ventosa posterior; mientras que Engel & Hummelinck (1936) distinguieron el subgénero *Pruvotaplysia* para especies pequeñas y con la abertura del manto muy grande. Por otro lado, Eales (1944) elaboró una clasificación taxonómica de la familia Aplysiidae que en su mayor parte todavía es válida, diferenciando 4 subfamilias y 10 géneros, incluyendo *Aplysia* dentro de la subfamilia Aplysiinae. Posteriormente Engel & Eales (1957) revisaron las especies del subgénero *Tullia* Pruvot-Fol 1933 agregando varias especies además de *A. juliana*. Como culminación de su investigación en la familia Aplysiidae, Eales (1960) revisó el género *Aplysia* a nivel mundial, definiendo 35 especies en 5 subgéneros: *Pruvotaplysia* (2 spp.), *Neaplysia* (1 sp.), *Aplysia* (= *Tullia* Pruvot-Fol 1933; 6 spp.), *Varria* (25 spp.) y *Phycophila* (1 sp.); diferenciando las especies por variaciones en la coloración, morfología externa, concha, rádula, pene y sistema nervioso; caracteres que se han convertido en estándar en la descripción de cualquier *Aplysia*.

Posterior al trabajo de Eales (1960) se han publicado revisiones y listados regionales de la familia Aplysiidae para varias partes del mundo: Hawái (Kay 1964), California (Beeman 1968), África Oriental e Índico (Bebbington 1974), Nápoles (Bebbington 1975), Australia y Pacífico (Bebbington 1977), Mar Rojo (Eales 1979, Yonow 2008), Nueva Zelanda (Willan 1979), Cabo Verde (Ortea & Martínez 1990), Islas Canarias (Ortea & Martínez 1991), Islas Británicas (Bebbington 1995), Venezuela (Rivero et al. 2003), Pacífico Este Tropical (Camacho-García et al. 2005), Pacífico Noreste (Behrens & Hermosillo 2005, Valdés 2019), Caribe (Valdés et al. 2006), México (Hermosillo et al. 2006), Índico Occidental (Yonow 2012) o Australia (Nimbs et al. 2017b).

Aunque la monofilia de Anaspidea (Aplysiidae + Akeridae, con un único género *Akera*) es apoyada por caracteres morfológicos (Mikkelsen 1996, Klussmann-Kolb 2004) y moleculares (Medina & Walsh 2000, Grande et al. 2004, Vonnemann et al. 2005, Klussmann-Kolb & Dinapoli 2006, Göbbeler & Klussmann-Kolb 2011), la clasificación de su familia más numerosa, Aplysiidae, todavía está en discusión. Medina & Walsh (2000), usando marcadores moleculares, no encontraron soporte, con la excepción de Aplysiinae, para las subfamilias propuestas por Eales (1944), las mismas que fueron apoyadas por Klussmann-Kolb (2004) en base a evidencia morfológica; por otro lado, en la clasificación más reciente de los gasterópodos (Bouchet et al. 2017) solo se reconocen 3 subfamilias en Aplysiidae, de las cuales Aplysiinae es la que cuenta con mayor sustento. La filogenia de *Aplysia* ha sido discutida por Medina et al. (2001, 2005), los que encontraron soporte para la mayoría de subgéneros propuestos por Eales (1960), con la excepción de *Neaplysia*, que se incluye dentro de *Varria*, y *Phycophila*, con solo una especie, que recientemente se ha encontrado que constituye un género diferente (Bazzicalupo et al. 2020); por lo que en este trabajo solo se discutirán los subgéneros *Aplysia*, *Pruvotaplysia* y *Varria*. Estos

subgéneros también cuentan con evidencia morfológica y han sido recuperados en análisis moleculares posteriores (Golestani et al. 2019).

El creciente desarrollo de técnicas de extracción y secuenciamiento de ADN ha permitido que en años recientes se popularice el uso de análisis moleculares como herramienta para diferenciar especies. El primer estudio de este tipo en *Aplysia* fue realizado por Alexander & Valdés (2013) encontrando que *A. dactylomela*, tradicionalmente considerada una especie circumglobal, constituía dos especies diferentes, una en el Pacífico y otra en el Atlántico. Saad et al. (2014) por el contrario, comprobaron que dos morfotipos de *A. brasiliana*, que diferían en varios caracteres morfológicos, constituían una única especie. El uso conjunto de análisis moleculares y morfológicos permitieron a Valdés et al. (2017) identificar 6 especies en *Dolabrifera*, otro género de Aplysiidae, las cuales, además, pudieron diferenciarse por caracteres de la concha y la vaina del pene. En un trabajo parecido, Golestani et al. (2019) revisaron la sistemática de *Aplysia parvula*, previamente considerada circumglobal, identificando 4 complejos de especies, distinguibles por la forma corporal, coloración, rádula, concha y vaina del pene; encontrando un total de 10 especies diferentes. Por el contrario, usando un enfoque puramente morfológico, Cunha & Rosenberg (2019) introdujeron cambios taxonómicos en varias especies de *Aplysia*, a partir de la revisión de material tipo preservado.

2.2. Estudios Anatómicos en *Aplysia*

Revisiones anatómicas del género *Aplysia* pueden encontrarse en Redi (1684: comentario sobre la anatomía de *Aplysia* comparándola con pulmonados terrestres), Bohadsch (1761: anatomía general de *Aplysia*, como *Lerneae*), Cuvier (1803: anatomía general incluyendo la primera descripción detallada de varios sistemas de *Aplysia*, como *Laplysia*), Blainville (1823: monografía de *Aplysia* incluyendo un comentario sobre su anatomía), Delle Chiaje (1828: anatomía de *A. depilans* y *A. fasciata*, la primera como *A. leporina*, la segunda como

A. neapolitana y *A. poli*), Rang (1828: primera monografía sobre los Aplysiidos incluyendo una revisión sobre la anatomía de *Aplysia*), Milne Edwards (1845 y 1847: sistema circulatorio de *Aplysia*), Kollmann (1876: circulación de *Aplysia* usando como modelo *A. fasciata* y *A. depilans*, la primera como *A. poli*, la segunda como *A. leporina*), Spengel (1881: sistema nervioso de *A. depilans*, como *A. leporina*), Cunningham (1883: anatomía del riñón de *A. depilans*), Blochmann (1884: anatomía general de *A. depilans*, *A. punctata* y *A. fasciata*, el último como *A. limacina*), Vayssière (1885: glándula opalina, ganglio visceral y vaina del pene de *A. fasciata*, *A. depilans* y *A. punctata*; 1888: corazón y sistema arterial de *A. depilans*), Saint-Loup (1888: sistema circulatorio de *Aplysia*; 1889: sistema reproductivo de *Aplysia*), Mazzarelli (1889: sistema reproductor de *A. fasciata*, *A. depilans* y *A. punctata*, la primera como *A. limacina*; 1891: ganglio óptico, ciego digestivo y conducto renopericardial de *Aplysia*; 1893: descripción anatómica de *A. depilans* y *A. punctata*; 1899: ganglio bucal de *Aplysia depilans*), Robert (1889: sistema reproductor de *Aplysia*), Zuccardi (1890: sistema digestivo de *A. punctata*, *A. depilans* y *A. fasciata*, el último como *A. limacina*), Cuenot (1890: cresta aórtica de *A. depilans* y *A. punctata*), Bouvier (1891: sistema arterial de *A. depilans* y *A. fasciata*), Pilsbry (1895b: sistema reproductor de *Aplysia*), Lacaze-Duthiers (1898: ganglio bucal de *Aplysia*), Amaudrut (1898: sistema digestivo de *A. punctata*), Guiart (1900: ganglio visceral de *Aplysia*), Blatin & Vlès (1906: sistema arterial de *A. punctata*), MacFarland (1909: descripción anatómica de *A. dactylomela* y *A. cervina* como *Tethys*; 1966: descripción anatómica de *A. californica*), Eales (1921: descripción anatómica de *A. punctata*), Howells (1942: sistema digestivo de *A. punctata*), Marcus & Marcus (1955: anatomía general de *A. brasiliiana* y *A. juliana*; 1957: sistema reproductor de *A. cervina*, *A. brasiliiana*, *A. dactylomela* y *A. juliana*), Winkler (1957: descripción anatómica de *A. californica* y *A. vaccaria*), Frazier (1967: ganglio visceral de *A. californica*), Quattrini (1967: sistema reproductor de *A. depilans*), Thompson & Bebbington (1969: sistema reproductor de *A. depilans*, *A. punctata* y *A. fasciata*), Coggeshall (1969: estatocisto de *A.*

californica; 1972: glándula nidamental de *A. californica*), Brandiff & Beeman (1973: bursa copuladora de *A. californica*), Mayeri et al. (1974: corazón y sistema circulatorio de *A. californica*), Brace (1977: musculatura de la cavidad corporal de *A. punctata*), Purchon (1977: disección general de *A. fasciata*, como *A. winneba*), Fretter & Ko (1979: sistema digestivo de *A. punctata*), Dudek et al. (1980: gónada de *A. californica*), Price et al. (1984: aorta anterior y nervios asociados de *A. californica*), Painter et al. (1985: conducto hermafrodita grueso de *A. californica*, *A. dactylomela* y *A. brasiliiana*), Scott et al. (1991: musculatura y nervios de la masa bucal de *A. californica*), Skelton & Koester (1992: sistema arterial de *A. californica*), Evans et al. (1996: musculatura de la masa bucal de *A. californica*), Lee et al. (2015: sistema reproductor de *A. kurodai*), y Cunha & Simone (2018: descripción anatómica de *A. depilans*).

2.3. Revisión Histórica de *Aplysia* en el Perú

El primer registro de *Aplysia* para la costa peruana corresponde a *Aplysia lessonii*, descrita por Rang (1828) como una nueva especie a partir de ejemplares colectados en Paita por el naturalista francés M. Lesson. Posteriormente, Alcides d'Orbigny (1837) describió 3 nuevas especies para la ciencia a partir de sus colectas en el Perú: *Aplysia inca*, *Aplysia nigra* y *Aplysia rangiana*; las dos primeras con su localidad tipo entre la Isla San Lorenzo y Callao, la tercera colectada en Paita. Los dibujos y descripciones de las conchas de estas 4 especies fueron incluidos por Sowerby (1869) en su tratado conchiliológico sobre *Aplysia*. Años más tarde, Mazzarelli & Zuccardi (1889, 1890) describieron una nueva especie para el Perú, *Aplysia chierchiana* Mazzarelli & Zuccardi, 1889, a partir de ejemplares provenientes de la Isla San Lorenzo, caracterizados por la abertura del manto reducida a una papila contráctil en forma de penacho. Pilsbry (1895b) reconoció estas 5 especies como válidas y dio una clave para diferenciarlas de otras especies de la costa occidental

de América. Tanto Dall (1909) como MacFarland (1924) siguieron la opinión de Pilsbry (1895b).

En su revisión sobre el subgénero *Aplysia*, Engel & Eales (1957) consideraron *A. nigra* como una especie muy parecida a la circumglobal *Aplysia juliana* Quoy & Gaimard, 1832; sin embargo, no llegaron a revisar ningún ejemplar peruano, excepto por uno sin localidad ni fecha de colecta, que identificaron como *A. juliana*. Ese mismo año, Eales (1957) revisó los ejemplares tipo de *Aplysia* depositados en el Museo Nacional de Historia Natural de París describiendo el tipo de *A. inca*, aunque desafortunadamente el tipo de *A. nigra* no pudo ser encontrado (Engel & Eales 1957, Valdés & Héros 1998). Eales (1960) revisó las especies de *Aplysia* a nivel mundial, introduciendo los siguientes cambios taxonómicos en las especies reportadas para el Perú: *A. chierchiana* es considerada como una especie dudosa, probablemente por la ausencia de un ejemplar tipo; *A. rangiana* es sinónimo junior de *A. juliana*; y *A. lessonii* se considera sinónimo de *Aplysia keraudreni* Rang, 1828, una especie originalmente descrita para la Polinesia Francesa; mientras que *A. inca* y *A. nigra* se mantienen como especies válidas, la primera endémica de la costa peruana, la segunda reportada además para Australia, Nueva Zelanda y Brasil. Es necesario mencionar que Eales (1960) prácticamente no revisó ningún ejemplar peruano, con la excepción del tipo de *A. inca*, es decir, tanto *A. rangiana* como *A. lessonii* fueron sinonimizadas solo en base a las descripciones originales, mientras que *A. inca* y *A. nigra* fueron validadas, pero sus descripciones están incompletas y el tipo de *A. nigra* no fue revisado. Aunque Eales (1960) reportó *A. nigra* para otros países aparte de Perú, actualmente los registros para Australia y Nueva Zelanda son considerados *A. juliana* (Rudman 2003, Nimbs et al. 2017a), mientras que en Brasil no ha vuelto a ser reportada, por lo que es posible que *A. nigra*, lo mismo que *A. inca*, sean endémicas del Perú.

En las últimas décadas se han publicado listados de moluscos e invertebrados del Perú variando en el número y nombre de las especies de *Aplysia* reportadas. Dall (1909) registró 5 especies: *Tethys rangiana*, *T. chierchiana*, *T. inca*, *T. lessonii* y *T. nigra* que fueron citadas posteriormente por Alamo y Valdivieso (1987, 1997) como *Aplysia juliana*, *A. chierchiana*, *A. inca*, *A. lessonii* y *A. nigra*; mientras que Paredes et al. (1999b), en base a la información proporcionada por la Dra. Sandra Millen (University of British Columbia, Canadá, datos no publicados), citaron 6 especies que también fueron consideradas por Ramírez et al. (2003), las 4 consideradas válidas por Eales (1960) junto con *A. parvula* y *A. dactylomela*, estas dos últimas como dudosas junto con *A. keraudreni*. Nakamura (2007) solo mencionó dos especies de *Aplysia* para la costa norte: *A. juliana* y *A. lessonii*; mientras que Uribe et al. (2013a) citaron 8 especies de *Aplysia* para Perú, aunque sin proporcionar un análisis taxonómico, las 4 reportadas por Eales (1960), más *A. lessonii*, *A. chierchiana* y las dos adicionales por Paredes et al. (1999b). Todo ello remarca la necesidad de clarificar la taxonomía de las especies de *Aplysia* en el Perú. Recientemente, Golestani et al. (2019) describieron una nueva especie de *Aplysia* para el Pacífico Oriental Tropical, *Aplysia hooveri*, que en su límite meridional llega hasta Tumbes; sin embargo, esta especie forma parte de un complejo de especies que ha sido identificado molecularmente, pero todavía se necesita examinar un mayor número de ejemplares para encontrar caracteres morfológicos que permitan diferenciarla.

3. OBJETIVOS

3.1. General:

Revisar la taxonomía, morfología, anatomía y distribución de las especies del género *Aplysia* en la costa peruana

3.2. Específicos:

- Redescribir morfológicamente las especies del género *Aplysia* en el Perú.
- Elaborar una clave dicotómica para el reconocimiento de las especies del género *Aplysia* en el Perú.
- Realizar una revisión anatómica detallada para identificar nuevos caracteres taxonómicos que ayuden a diferenciar las especies de *Aplysia* en el Perú.
- Definir la distribución de las especies del género *Aplysia* en el Perú.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Material biológico

Se realizaron colectas en localidades representativas de la costa peruana, en la Bahía de Ancón (Lima), Isla San Lorenzo (frente al Callao), Pucusana (Lima) y Bahía de Sechura (Piura), con el objetivo de abarcar todo el rango de distribución del género *Aplysia* en el Perú, mediante la búsqueda manual en la franja intermareal o buceo SCUBA en la zona sublitoral, entre julio del 2017 y septiembre del 2018. También se buscaron ejemplares entre las algas varadas en playas arenosas, en las localidades de Bahía de Ancón (Lima), Chorrillos (Lima), Huanchaco (La Libertad) y Paracas (Ica). Los ejemplares colectados fueron fotografiados frescos, relajados mediante congelamiento, preservados en alcohol al 80% y depositados en la Colección Científica del Laboratorio de Biología y Sistemática de Invertebrados Marinos (LaBSIM) de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, en donde también se revisaron los especímenes colectados en años anteriores. Adicionalmente, se revisaron especímenes de la Colección Científica del Instituto del Mar del Perú (IMARPE).

4.2. Análisis Morfológico

Para la identificación y caracterización de las especies de *Aplysia* se recurrió a los caracteres diagnósticos mencionados por Eales (1944, 1960), Bebbington (1974, 1977), Valdés et al. (2017) y Golestani et al. (2019): tamaño, apariencia, coloración corporal, tentáculos cefálicos, rinóforos, pie, parapodios, manto y abertura del manto, sifón anal, color de la secreción liberada por la glándula de tinta, forma de la abertura de la glándula opalina, concha, mandíbulas, rádula y vaina del pene (Fig. 1). La apariencia, coloración corporal, color de la secreción liberada por la glándula de tinta y color de la secreción de la glándula opalina fueron registrados en campo; el resto de caracteres fueron revisados en laboratorio a partir de material preservado. Los ejemplares examinados fueron

fotografiados con una cámara digital Nikon Coolpix P90, pesados en una balanza electrónica Excell SI-130 con precisión de 0.5 g, y dibujados a escala con ayuda de una cinta métrica. Los dibujos a lápiz fueron digitalizados usando las herramientas de dibujo de CorelDraw y exportados a formato JPG o PNG. Adicionalmente se tomaron mediciones hasta el nivel de milímetro con el objetivo de establecer proporciones entre las diversas partes corporales, algunas de estas mediciones se tomaron de MacFarland (1909, 1924), otras se proponen aquí: longitud corporal (LC), ancho corporal (AnC), altura corporal (AIC), longitud del pie (LP), ancho del propodio (APr), ancho del mesopodio (AMs), ancho del metapodio (AMe), longitud del manto incluyendo la longitud del sifón anal (LMa), ancho del manto (AMa) y longitud de la branquia (LB). Las aberturas del manto y de la glándula opalina fueron fotografiadas usando un Microscopio estereoscópico con cámara incorporada Leica S APO/ LED2500 con cámara digital EC4. La concha fue fotografiada a escala usando un fondo blanco y la imagen obtenida fue editada en Adobe Photoshop para retirar el fondo y posteriormente se usó Corel Draw para elaborar una lámina de las conchas. Las mandíbulas y las placas de la molleja fueron separadas, limpiadas y preservadas en alcohol al 80%. La rádula fue limpiada usando lejía comercial (hipoclorito de sodio al 4% p/p) agregando gotas con una pipeta mientras que con agujas entomológicas n°000 se retiraban los residuos orgánicos entre los dientes, luego fue lavada y preservada en alcohol al 80%. Los pliegues dorsales, mandíbulas y rádula fueron fotografiados para observar los elementos palatales, elementos mandibulares y detalles de los dientes, respectivamente. Tanto para los elementos antes mencionados como para los dientes de la rádula se realizaron dibujos a escala con fines de claridad. La vaina del pene fue fotografiada y dibujada, tanto entera como diseccionada para mostrar el pene. Se usó el Microscopio estereoscópico Leica S APO/ LED2500 con cámara digital EC4 para fotografiar los detalles del saco del pene y del pene.

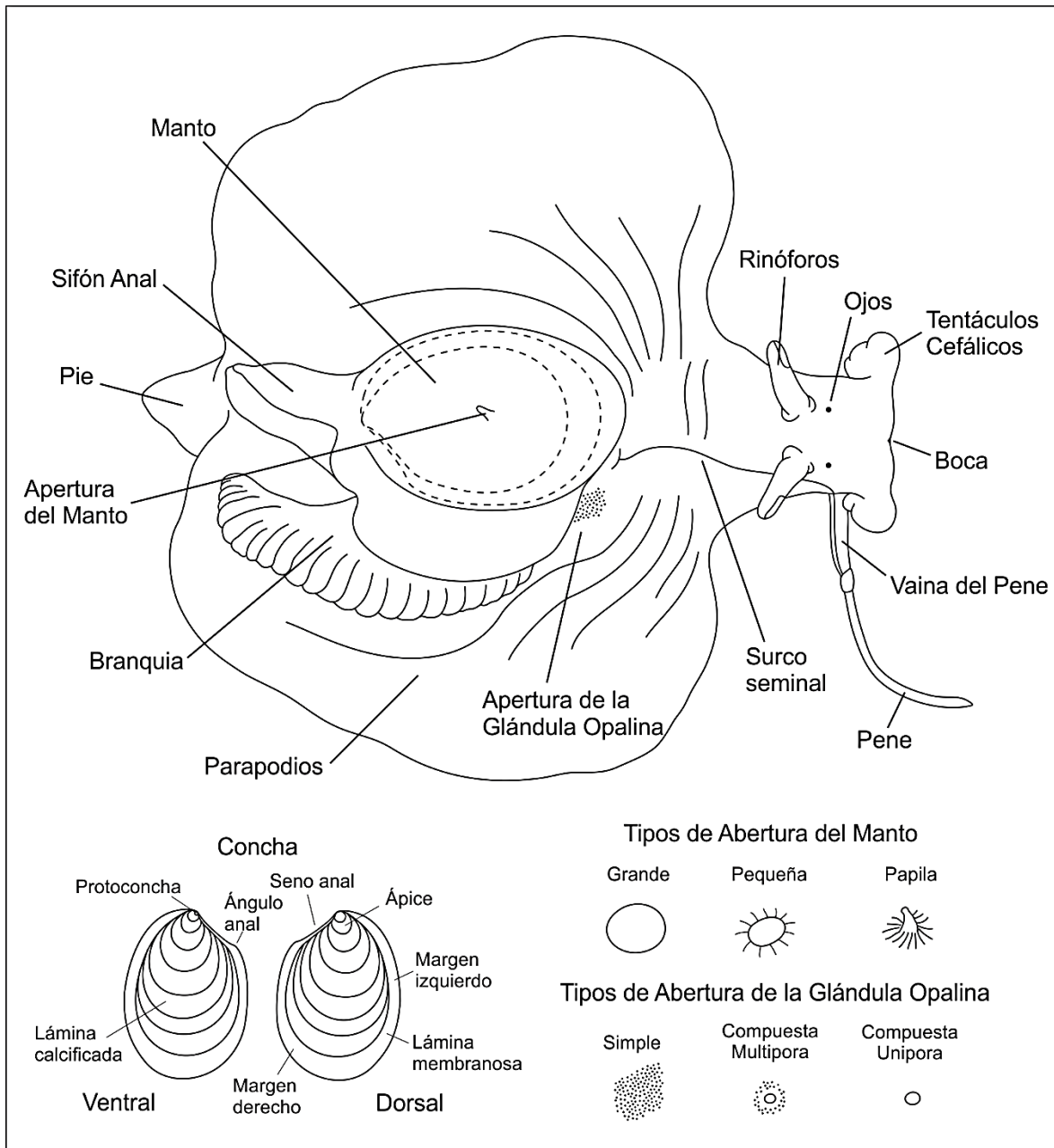


Figura 1. Vista dorsal de *Aplysia* mostrando los principales caracteres taxonómicos externos, con el borde de la concha delineado para mostrar su ubicación en el manto. Adicionalmente, se muestra la concha en vista ventral y dorsal con algunos caracteres señalados; así como los tipos de abertura del manto y de la glándula opalina.

4.3. Análisis de la anatomía interna

Para la disección anatómica se tomaron como referencias los trabajos de MacFarland (1909), Eales (1921), Purchon (1977) y Cunha & Simone (2018). La revisión de la anatomía interna comenzó con un corte longitudinal a lo largo del borde izquierdo del manto retirando

toda la capa de tejido hacia la derecha con el fin de extraer con facilidad la concha y permitir la observación del pericardio y del riñón (Fig. 2). Se realizó un corte transversal en la pared dorsal del pericardio para llegar al corazón. La aurícula se separó de la pared posterior del pericardio para observar con facilidad las cámaras del corazón, que se abrieron longitudinalmente para revisar su superficie interna. Se describió la forma y ubicación del riñón, y se ubicó el nefrostoma. El conducto renopericardial no pudo ser reconocido. Para la nomenclatura del pericardio se siguió a Cunha & Simone (2018).

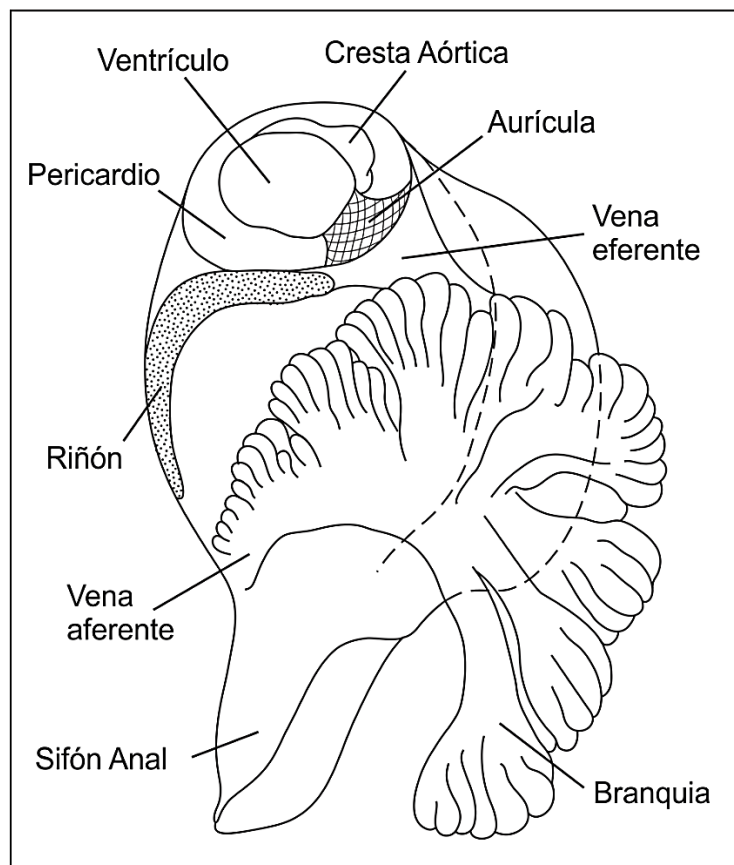


Figura 2. Vista dorsal del manto de *Aplysia*. La concha y la pared dorsal del manto han sido retiradas para mostrar la ubicación del pericardio, riñón y branquia.

Se realizó un corte longitudinal a lo largo de la línea media del pie para acceder a los órganos del hemocele en vista ventral (Fig. 3). Para cada uno de los órganos se dio una estimación de su volumen. A continuación, se retiró el tejido conectivo concentrado alrededor de la masa bucal para seguir con facilidad el recorrido del sistema arterial anterior

y de los nervios provenientes del anillo nervioso y del ganglio visceral. Para la nomenclatura del sistema arterial se siguió a Eales (1921) y Skelton & Koester (1992: sistema arterial anterior). Para la nomenclatura del sistema nervioso se siguió a MacFarland (1909), Eales (1921), Jahan-Parwar & Fredman (1976: ganglio cerebral), Kandel (1979), Hening et al. (1979: ganglio pedal), Scott et al. (1991: ganglio bucal) y Cunha & Simone (2018: ganglio visceral).

El sistema digestivo se revisó tanto externa como internamente. Para la descripción externa se empezó por la masa bucal tomando nota de los músculos que la conectan a la pared del hemocele. Continuando en dirección caudal se revisaron las glándulas salivales, esófago, buche, molleja y cámara de filtración. Luego se retiró la membrana que cubre la masa visceral lo que permitió describir el estómago y la glándula digestiva, así como seguir el recorrido del intestino y del ciego digestivo, cuya punta puede reconocerse en el extremo posterodorsal de la masa visceral. El intestino se siguió hasta el recto y el ano que se ubica en el borde interno del sifón anal. Para revisar la disposición de las placas de la molleja y de los ganchos gástricos se abrió la molleja siguiendo su eje anteroposterior, continuando el corte hasta el estómago lo que permitió extraer las placas de la molleja, ganchos gástricos y contenido estomacal, así como describir la superficie interna del estómago. La masa bucal fue aislada del cuerpo separándola del esófago y las glándulas salivales, a la altura del anillo nervioso. Para extraer las mandíbulas y la rádula se abrió la pared dorsal de la masa bucal siguiendo su eje anteroposterior lo que también sirvió para revisar el canal faríngeo y los pliegues dorsales. Los músculos del odontóforo fueron descritos siguiendo la nomenclatura de Howells (1942), Jahan-Parwar & Fredman (1983), Chiel et al. (1986), Scott et al. (1991) y Simone (2011).

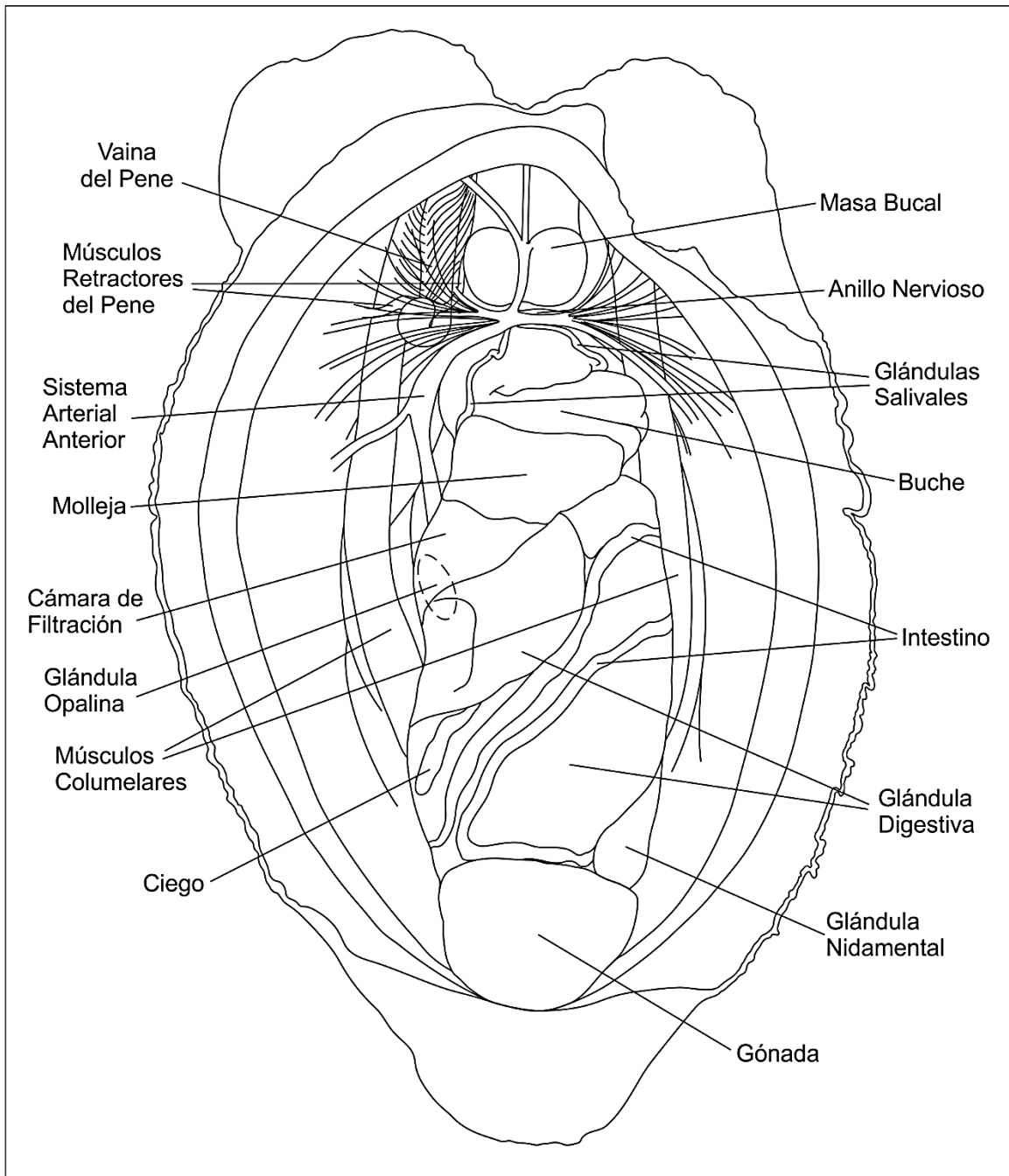


Figura 3. Vista ventral de *Aplysia* mostrando la cavidad corporal abierta. Se señalan los principales órganos del hemocele con el borde de la glándula opalina delineado para mostrar su ubicación en la cavidad corporal.

Con el animal en vista ventral, se movió la glándula digestiva hacia la derecha para dejar al descubierto los órganos del sistema reproductor hermafrodita retirando el tejido conectivo que lo cubre para observar con claridad la glándula nidamental y el receptáculo

seminal. En su costado izquierdo se reconoció la glándula opalina. Tanto el sistema reproductor hermafrodita como la glándula opalina fueron fotografiados usando el Microscopio estereoscópico Leica S APO. Para revisar la anatomía de la vaina del pene se retiraron los nervios pedales y arterias de ese lado del cuerpo lo que facilitó la descripción de los músculos protractores y retractores del pene. Para la nomenclatura del sistema reproductor se siguió a Thompson & Bebbington (1969), Beeman (1970), Klusmann-Kolb (2001), Valdés et al. (2017), y Cunha & Simone (2018).

4.4. Distribución Geográfica

Se georeferenciaron los ejemplares colectados como parte de este estudio, así como los provenientes de colecciones científicas. En el caso de ausencia de datos geográficos, se utilizó Google Earth para establecer coordenadas referenciales. La distribución de las especies fue modelada usando el programa QGIS 3.10.

5. RESULTADOS

5.1. Descripción taxonómica de las especies del género *Aplysia* en el Perú

Familia Aplysiidae Lamarck, 1809

Género *Aplysia* Linnaeus, 1767

Aplysia Linnaeus, 1767: 1072; especie tipo: *Aplysia depilans* Gmelin, 1791, por designación posterior (ICZN 1954: Op. 200).

Tethys Linnaeus, 1758: 653; no *Tethys* Linnaeus, 1767; especie tipo no designada.

Diagnosis (basada en Eales 1944, 1960)

Animal alargado u ovalado, más ancho en la región visceral. Superficie corporal lisa, sin filamentos ni protuberancias. Tentáculos cefálicos formando un velo oral. Rinóforos cónicos, ubicados a medio camino entre los tentáculos cefálicos y los parapodios. Pie de ancho variable, generalmente formando una cola, pero puede formar una ventosa posterior. Parapodios simétricos, amplios y bien desarrollados, anteriormente separados, posteriormente libres o fusionados. Manto ovalado o circular, con una abertura grande o reducida. Abertura genital en el extremo anterior de la cavidad paleal. Glándula opalina simple o compuesta, multipora o unipora. Concha delgada, arqueada, formada por una lámina dorsal membranosa y una lámina ventral calcificada, con seno anal característico. Mandíbulas grandes, elementos mandibulares simples. Rádula grande, fórmula: y.x.1.x.y; diente raquídeo ancho con cúspide central usualmente denticulada y 1-2 cúspides secundarias; dientes laterales alargados con cúspide principal usualmente denticulada y cúspides secundarias más pequeñas; dientes marginales con cúspide reducida. Vaina del pene usualmente con canal y saco del pene bien diferenciados. Saco del pene y pene lisos o armados. Usualmente con dos músculos retractores. Tomando como base la clasificación de Eales (1960) y los resultados de Medina et al. (2005) y Bazzicalupo et al. (2020), *Aplysia* se divide en tres subgéneros: *Aplysia*, *Pruvotaplysia* y *Varria*.

Morfología externa.- Animal alargado u ovalado, más ancho en la región visceral, más estrecho hacia la región cefálica y la cola. Región cefálica con 2 pares de proyecciones sensoriales: tentáculos cefálicos y rinóforos. Tentáculos cefálicos en el extremo anterior de la región cefálica, laterales a la boca, formando un velo oral en donde están integrados los lóbulos orales. Rinóforos cónicos, con una hendidura en su zona distal, ubicados a medio camino entre los tentáculos cefálicos y los parapodios. Ojos cerca de la base de los rinóforos, pequeños. Pie formado por tres regiones: propodio, mesopodio y metapodio. Propodio anterior y voluminoso. Mesopodio medial. Metapodio posterior, usualmente en forma de cola alargada, pero puede tener forma de ventosa. Parapodios simétricos, amplios y bien desarrollados, anteriormente separados, posteriormente libres o fusionados, en cuyo caso pueden formar una cámara parapodial. Manto ovalado o circular; bajo su margen derecho se forma la cavidad paleal, donde se ubican la branquia, nefrostoma, abertura genital y aberturas de las glándulas defensivas; su borde posterior derecho forma el sifón anal. Concha cubierta por la superficie dorsal del manto, visible a través de una abertura grande, pequeña o reducida en forma de papila. Glándula de tinta en la superficie ventral del margen derecho del manto, usualmente libera tinta violeta, en ocasiones blanca. Glándula opalina en el suelo de la cavidad paleal, por delante de la branquia; puede ser simple o compuesta, con varias o una única abertura. Abertura genital en el extremo anterior de la cavidad paleal.

Concha.- Delgada, arqueada, formada por una lámina dorsal membranosa y una lámina ventral calcificada que suele estar fragmentada o ausente; margen derecho contiguo a la protoconcha, cóncavo, formando un seno anal característico en su extremo posterior. Escultura formada por líneas concéntricas muy finas.

Sistema digestivo.- Masa bucal cilíndrica en la región cefálica. Un par de mandíbulas grandes, ocupando parte anterior de la masa bucal, formadas por elementos mandibulares

simples. Odontóforo esférico, ocupando zona posteroventral de la masa bucal, formado por varios pares musculares. Rádula grande, fórmula: y.x.1.x.y; diente raquídeo ancho con cúspide central usualmente denticulada y 1-2 cúspides secundarias; dientes laterales alargados con cúspide principal usualmente denticulada y cúspides secundarias más pequeñas; dientes marginales pequeños con cúspides reducidas. Un par de pliegues dorsales ocupando la zona posterodorsal de la masa bucal, formando un canal faríngeo que conduce hacia el esófago, cubiertos por elementos palatales simples. Un par de glándulas salivales alargadas, adheridas a la molleja, pasan a través del anillo nervioso y desembocan en la superficie dorsal de la masa bucal. Esófago de pared gruesa, con pliegues elevados. Buche voluminoso de pared delgada, con pliegues poco elevados. Molleja de pared muscular gruesa, con placas quitinosas piramidales. Cámara de filtración de pared delgada, con numerosos ganchos gástricos delgados. Estómago pequeño, con un par de pliegues gástricos y con varios conductos que comunican con la glándula digestiva. Ciego digestivo separado del estómago como un divertículo cuya punta es visible en la superficie de la glándula digestiva. Glándula digestiva voluminosa, ocupando la mayor parte de la región visceral. Intestino de pared delgada, de recorrido sinuoso alrededor de la glándula digestiva. Ano ubicado en el sifón anal.

Sistema circulatorio y renal.- Branquia voluminosa, ocupando la mayor parte de la cavidad paleal, integrada al sistema circulatorio a través de un par de vasos branquiales: el posterior aferente que transporta sangre venosa; y el anterior eferente que transporta sangre oxigenada y desemboca en la aurícula. Pericardio ubicado en la región anterodorsal del manto, por debajo de la concha. Corazón ocupando la mayor parte del pericardio; formado por aurícula, ventrículo y cresta aórtica. Aurícula adherida al borde posterior derecho del pericardio, comunicándose anteriormente con el ventrículo, que se conecta con la cresta aórtica que se ubica ventral al ventrículo. Sistema arterial integrado por tres

arterias principales: aorta gástrica y posterior, que nacen del ventrículo; y aorta anterior, que nace de la cresta aortica. Aorta gástrica irrigando la molleja, buche, esófago y glándulas salivales. Aorta posterior irrigando la glándula digestiva, gónada e intestino. Aorta anterior bastante ramificada; irrigando anteriormente la pared del hemocele, pie, vaina del pene y masa bucal; irrigando posteriormente el sistema reproductor hermafrodita y glándula opalina. Riñón posterior al pericardio, formando una masa aplanada triangular que se comunica con el pericardio a través del conducto renopericardial. Nefrostoma visible en la base de la branquia.

Sistema reproductor.- Monaulico. Dividido en dos partes: sistema reproductor masculino en la región cefálica y sistema reproductor hermafrodita en la región visceral; ambas partes conectadas a través del surco seminal externo que se ubica dorsolateralmente en el costado derecho del cuerpo. Sistema reproductor masculino: Vaina del pene formada por dos regiones diferentes: canal del pene y saco del pene, en cuyo interior se ubica el órgano copulador. Canal del pene de pared muscular, se continúa en el surco seminal a través de la abertura del pene ubicada por detrás del tentáculo cefálico derecho. Saco del pene de pared delgada, liso o armado con protuberancias espinosas. Pene retráctil, liso o armado con protuberancias espinosas. Generalmente con un par de músculos retractores gruesos y varios músculos protractores delgados.

Sistema reproductor hermafrodita formado por gónada y gonoducto hermafrodita, el cual puede dividirse en dos regiones: gonoducto posterior de origen mesodermico y gonoducto anterior de origen ectodermico. El gonoducto posterior surge de la gónada como un conducto preampular muy delgado y se ensancha en su región media formando una ampolla que funciona como vesícula seminal. La ampolla continúa en el conducto posampular que transporta los gametos hasta la cámara de fecundación; de aquí nacen la glándula nidamental y el gonoducto anterior. La glándula nidamental está formada por la

glándula de albumen, glándula mucosa y glándula membranosa; y es la encargada de elaborar las masas de huevos. El gonoducto anterior es conocido como el conducto hermafrodita grueso y está formado por tres canales: oviducto, vagina y conducto deferente; desembocando en la abertura genital ubicada en el extremo anterior de la cavidad paleal. En el gonoducto anterior también desembocan tres cámaras: receptáculo seminal (=espermaticisto *sensu* Eales 1921), bursa copuladora (=glándula gametolítica *sensu* Thompson & Bebbington 1969; =espermoteca *sensu* Eales 1921) y glándula atrial; el primero desemboca cerca de la cámara de fertilización, la segunda es esférica y se conecta con la región proximal del gonoducto; y la tercera está fijada a la pared proximal del gonoducto.

Sistema nervioso.- Eutineuro. Anillo nervioso circumesofageal posfaríngeo. Ganglios cerebrales, pleurales y pedales fusionados o separados, equidistantes, conectados por conectivos cortos. Un par de ganglios cerebrales fusionados, ubicados dorsalmente, con seis pares de nervios extendiéndose a los tentáculos cefálicos, rinóforos, ojos y estatocisto. Un par de ganglios bucales conectados por una comisura muy corta, y enlazados a los ganglios cerebrales mediante un conectivo largo; adheridos a la pared posterior de la masa bucal, con seis pares de nervios extendiéndose a la masa bucal, buche y glándulas salivales. Un par de ganglios pedales más grandes que los demás, conectados por una comisura pedal gruesa y una comisura parapedal delgada; ubicados lateroventralmente, con nueve pares de nervios extendiéndose al pie, parapodios y pared del hemocèle. Un par de ganglios pleurales pequeños, con un par de conectivos pleuroviscerales muy largos. Ganglio visceral formado por la fusión de varios ganglios del asa visceral, dividido en dos hemisferios más o menos diferenciados, con seis nervios extendiéndose al sifón anal, sistema reproductor hermafrodita, pericardio y bursa copuladora.

Subgénero *Aplysia* Linnaeus, 1767

Aplysia Linnaeus, 1767; especie tipo *Aplysia depilans* Gmelin, 1791.

Tullia Pruvot-Fol, 1933; especie tipo *Aplysia juliana* Quoy & Gaimard, 1832.

Metaplysia Pilsbry, 1951; especie tipo *Aplysia (Metaplysia) badistes* Pilsbry, 1951

Subaplysia Medina, Collins & Walsh, 2005; especie tipo no designada.

Diagnosis (basada en Engel & Eales 1957 y Eales 1960)

Animal generalmente grande. Cuerpo ancho, aplanado y ovalado, más ancho en la región visceral, estrechándose gradualmente hacia la región cefálica que es bastante ancha. Pie ancho, metapodio usualmente formando una ventosa. Parapodios estrechos, posteriormente fusionados. Manto ovalado, aplanado. Abertura del manto pequeña. Glándula de tinta generalmente blanca. Glándula opalina simple y multipora. Concha ligeramente arqueada, seno anal casi recto. Rádula con el mayor número de dientes del género; diente raquídeo ancho con cúspide central poco o nada denticulada, cúspides secundarias reducidas; dientes laterales con cúspide principal poco o nada denticulada, cúspides secundarias reducidas; dientes marginales con cúspide reducida. Vaina del pene con canal y saco del pene bien diferenciados. Saco del pene armado. Pene usualmente armado en la base.

Historia Taxonómica

Pruvot-Fol (1933, 1934) definió el subgénero *Tullia* para *A. juliana* Quoy & Gaimard, 1832, diferenciándola del resto del género por el desarrollo de una ventosa en el extremo posterior del pie y por los dientes radulares simples. Posteriormente, Pilsbry (1951) estableció el subgénero *Metaplysia* para una nueva especie de Florida, *A. badistes* (= *A. juliana*), también basándose en la presencia de la ventosa posterior. Engel & Eales (1957) revisaron las especies de Pruvot-Fol (1934) y dieron una diagnosis para *Tullia*, agregando varias características que corroboran que forma un grupo natural. Eales (1960) renombró el

subgénero como *Aplysia*, ya que *A. depilans* Gmelin 1791, la especie tipo del género *Aplysia*, comparte la diagnosis de *Tullia*. Medina et al. (2005) obtuvieron un alto soporte para este grupo y lo renombraron como *Subaplysia*, que debe ser considerado sinónimo junior del subgénero *Aplysia* (Cunha & Simone 2018). Eales (1960) y Cunha & Simone (2018) reconocen siete especies dentro de este subgénero: *Aplysia depilans* Gmelin, 1791; *Aplysia juliana* Quoy & Gaimard, 1832; *Aplysia nigra* d'Orbigny, 1837; *Aplysia cedrosensis* Bartsch & Rehder, 1939; *Aplysia vaccaria* Winkler, 1955; *Aplysia dura* Eales, 1960; y *Aplysia reticulopoda* Beeman, 1960. En este trabajo, incluyendo *Aplysia nigra* y *Aplysia* sp. 1, se consideran 6 especies del subgénero *Aplysia* para el Pacífico Oriental (ver Tabla 7).

***Aplysia (Aplysia) nigra* d'Orbigny, 1837**

(Fig. 4-35)

Aplysia nigra d'Orbigny, 1837: 209-210, pl. 18, figs. 1-2; Alamo & Valdivieso, 1987: 90; Alamo & Valdivieso, 1997: 84; Nakamura, 2006: 79; Uribe et al. 2013a: 47.

Tethys nigra Pilsbry, 1895b: 85, pl. 22, figs. 10, 11; Dall 1909: 200.

Aplysia (Aplysia) nigra, Eales, 1960: 369, text-figs. 46b, c, f; Paredes et al. 1999b: 31; Ramírez et al. 2003: 264.

Material Tipo.- Probablemente perdido, no encontrado en el MNHN (Engel & Eales 1957, Valdés & Héros 1998).

Localidad tipo.- Costa oriental de la Isla San Lorenzo, frente a Callao, Perú (d'Orbigny, 1837).

Material Examinado

1 espécimen, 181 mm; Las Conchitas, Ancón (Lima), varado en playa arenosa; col. C. Paredes, 09/10/1977; **LaBSIM** 15.06-0002.2.- 1 espécimen, 75 mm; San Francisco, Ancón (Lima), intermareal, rocoso con algas; col. O. Machuca, 2017; **LaBSIM** 15.06-0019.- 1 espécimen, 85 mm; San Francisco, Ancón (Lima), varado en playa arenosa; 02/06/2017;

LaBSIM 15.06-0020.2.- 3 especímenes, 76-114 mm; San Francisco, Ancón (Lima), 11°46'17.57" S, 77°11'18.92" W, orilla de la playa arenosa con algas; col. F. Cardoso, 02/072017; **LaBSIM** 15.06-0023.1-3.- 1 espécimen, 155 mm; San Francisco, Ancón (Lima), 11°46'19.32" S, 77°11'17.90" W, intermareal, rocoso con algas; cols. P. Guardales y J. Leandro, 19/11/2017; **LaBSIM** 15.06-0027.4.- 2 especímenes, 231-236 mm; Muelle Chico, Pucusana (Lima), 12°28'47.42" S, 76°47'50.67" W, intermareal, rocoso con algas; cols. A. Mendivil y A. Bravo, 16/12/2017; **LaBSIM** 15.06-0029.4-5.- 2 especímenes, 211-246 mm; Muelle Chico, Pucusana (Lima), 12°28'47.42" S, 76°47'50.67" W, intermareal, rocoso con algas; col. A. Mendivil, 06/01/2018; **LaBSIM** 15.06-0030.3-4.- 1 concha seca, 70.4 mm; Agua Dulce, Chorrillos (Lima); col. A. Mendivil, 15/01/2018; **LaBSIM** 15.06-0033.- 1 espécimen, 196 mm; San Francisco, Ancón (Lima), 11°46'22.13" S, 77°11'13.83" W, intermareal, orilla rocosa; col. A. Mendivil, 30/03/2018; **LaBSIM** 15.06-0035.- 1 espécimen, 33 mm; Playa Los Órganos (Piura), 04°10'42.08"S, 81°08'30.40"W, varado en playa arenosa; col. J. Esplana, 19/05/2018; **LaBSIM** 15.06-0036.- 1 espécimen, 131 mm; Laguna Grande, Pisco (Ica), 14°09'04.81" LS, 76°15'09.25" LW, entre arena y algas; 24/11/1998; **LaBSIM** 15.06-0043.2.- 2 especímenes, 105-113 mm; Puerto de Chimbote (Ancash), sublitoral; col. S. Castañeda Gonzales; **IMARPE**.- 1 espécimen, 183 mm; Isla San Lorenzo, Callao, sublitoral, 4 m; cols. J. Fiestas y P. Carbajal, 21/07/2016; **IMARPE**.

Diagnosis

Animales hasta 280 mm de longitud. Cuerpo endurecido, robusto, ovalado y aplanado. Tentáculos cefálicos cortos, gruesos y enrollados. Rinóforos gruesos y distantes entre sí. Pie muy ancho y grueso, con una cola bastante ancha, sin formar una ventosa. Parapodios estrechos, rígidos, posteriormente fusionados formando una cámara parapodial. Manto aplanado y poco diferenciado. Abertura del manto pequeña y ovalada. Sifón anal ancho, muy corto y aplanado. Superficie corporal completamente negra, generalmente sin

ornamentaciones, aunque a veces pueden observarse grupos de manchas blancas distribuidos por toda su superficie. Concha grande, ligeramente arqueada, seno anal ancho y usualmente recto. Rádula hasta 120 x 2.61.1.61.2 dientes; diente raquídeo ancho, cúspide central no denticulada; dientes laterales alargados, cúspide principal generalmente no denticulada, con 1 cúspide lateral reducida. Mandíbulas gruesas con crestas longitudinales y borde fuertemente festoneado. Saco del pene armado con varias hileras de protuberancias espinosas ligeramente elevadas y no ramificadas. Pene grueso, espatulado, armado con protuberancias espinosas en su región basal, con la punta bilobulada.

Redescripción

Morfología Externa.- Animal más grande llegó a medir 280 mm de longitud; cuerpo endurecido, robusto, ovalado y aplanado; más ancho en la región visceral, estrechándose gradualmente hacia la región cefálica (Figs. 4-6). Región cefálica representando cerca de 1/4 de la longitud corporal. Tentáculos cefálicos (Figs. 5 y 6A-B: tc) cortos, gruesos, enrollados, con su base más estrecha. Lóbulos orales (Fig. 6B-C: l.or) integrados en la superficie ventral del velo oral. Rinóforos (Figs. 5 y 6A-B: ri) cónicos, gruesos y distantes entre sí, con una hendidura distal que ocupa menos de la mitad de su longitud. Pie muy ancho, grueso, con una cola bastante ancha (Fig. 5). Propodio (Figs. 5 y 6C: pr) ancho y grueso, con un par de lóbulos en su margen anterior poco distinguibles. Mesopodio (Figs. 5 y 6C: ms) más estrecho y largo que las demás regiones del pie. Metapodio (Fig. 5 y 6C: me) muy ancho y grueso, pero no bien diferenciado del mesopodio, sin formar una ventosa. Parapodios (Figs. 5 y 6A-B: pa) estrechos, rígidos, separados anteriormente, fusionados posteriormente formando una cámara parapodial, con lóbulos parapodiales poco desarrollados en el borde anterior de los parapodios (Fig. 6B: l.pa). Manto relativamente grande, plano, ovalado, poco diferenciado, ocupando más de 1/3 de la longitud corporal (Figs. 5 y 6A: ma). Margen derecho del manto sin cubrir por completo la branquia. Cavidad

paleal relativamente pequeña, rodeada por la cámara parapodial. Abertura del manto (Figs. 5, 6A y 8: ab.m) pequeña, en promedio el 5% de la longitud del manto, ovalada, plana, ubicada en el centro del manto. Sifón anal (Figs. 5, 6A y 7: sa) ancho, muy corto y aplanado, sin sobresalir de la cámara parapodial, ocupando 1/4 de la longitud del manto, se comunica con el exterior mediante un sifón exhalante formado por el borde posterior de los parapodios. Glándula opalina simple y multipora, con numerosas aberturas muy pequeñas ocupando un área relativamente grande en el suelo de la cavidad paleal (Figs. 6A y 8: ab.o). Los especímenes examinados presentaron las siguientes medidas en promedio (n = 15, ver Tabla 9): Longitud Corporal, 150 mm; Ancho Corporal, 74 mm; Altura Corporal, 64 mm; Longitud del Pie, 145 mm; Ancho del Propodio, 56 mm; Ancho del Mesopodio, 61 mm; Ancho del Metapodio, 61 mm; Longitud del Manto, 57 mm; y Ancho del Manto, 35 mm.

Coloración externa.- Superficie corporal completamente negra (Fig. 4); aunque puede estar ornamentada con pequeñas manchas blancas (Fig. 4E-F) distribuidas por todo el cuerpo, incluyendo la superficie interna de los parapodios. Pie, manto, branquia y pene también negros. Los individuos preservados generalmente mantienen restos de color del animal, especialmente en el pie (Fig. 5), o adquieren un tono grisáceo; aunque tampoco es raro encontrar ejemplares que han perdido cualquier rastro de coloración. Secreción de la glándula de tinta blanca y escasa, con excepción del ejemplar de Los Órganos, Piura donde la tinta fue violeta (Fig. 4F). Secreción de la glándula opalina mucosa, blanquecina y espesa.

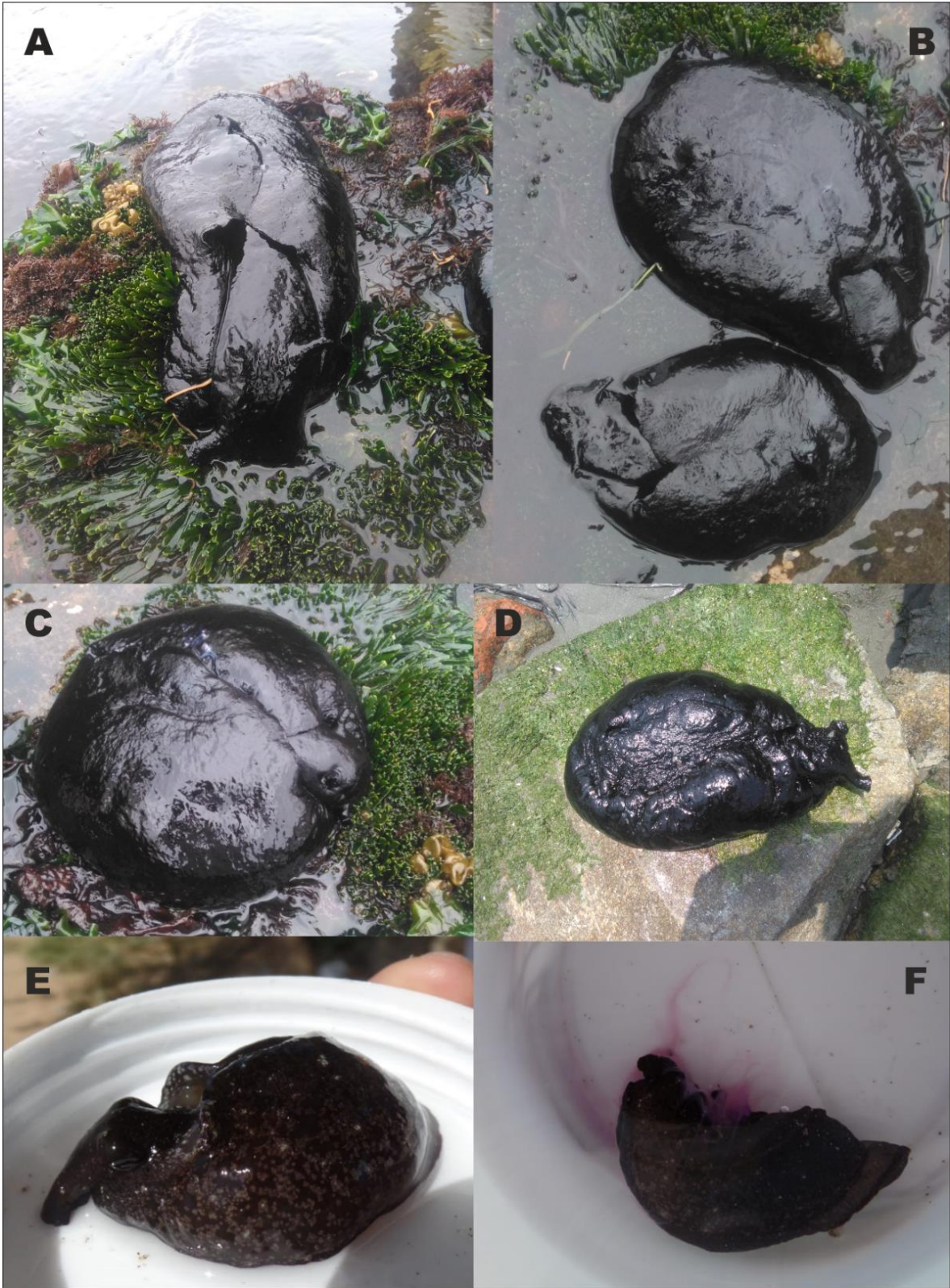


Figura 4. *Aplysia (Aplysia) nigra*. **A-B**, Pucusana, Lima (LaBSIM 15.06-0029.4-5). **C**, Pucusana, Lima (LaBSIM 15.06-0030.4). **D**, Ancón, Lima (LaBSIM 15.06-0035). **E**, Los Órganos, Piura (LaBSIM 15.06-0036). **F**, igual que E, pero liberando tinta violeta.

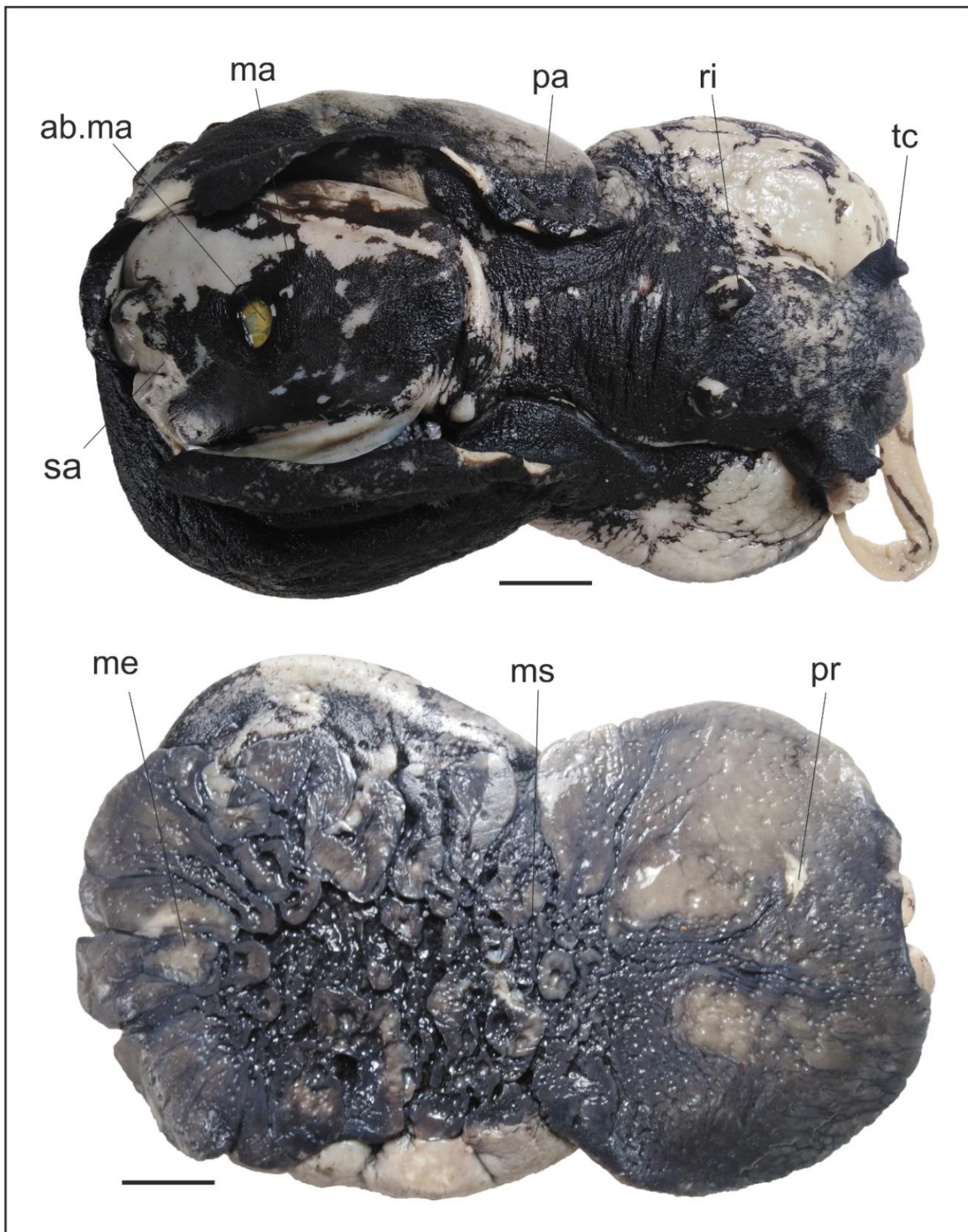


Figura 5. Vista dorsal y ventral de un ejemplar preservado de *Aplysia (Aplysia) nigra* (IMARPE). ab.m, abertura del manto; ma, manto; me, metapodio; ms, mesopodio; pa, parapodios; pr, propodio; ri, rinóforos; sa, sifón anal; tc, tentáculos cefálicos. Escala: 20 mm.

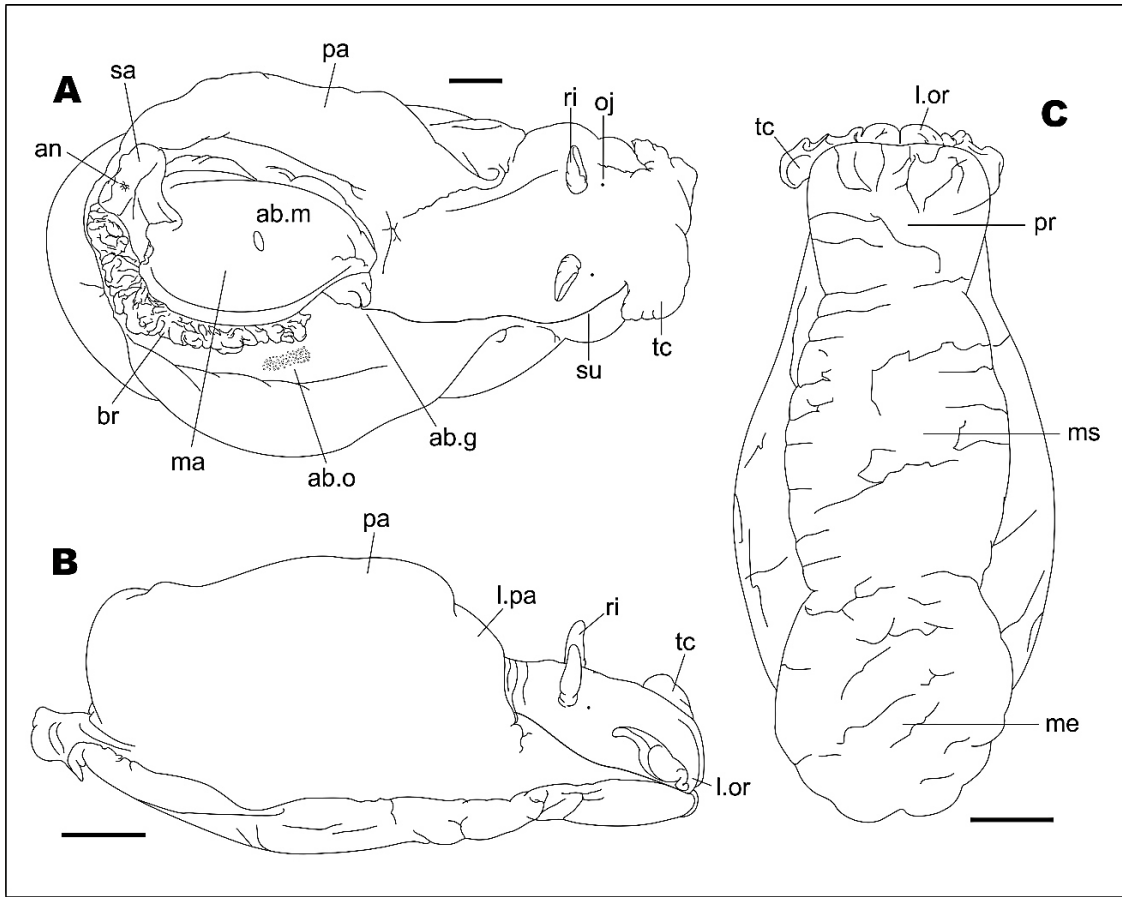


Figura 6. Morfología externa de *Aplysia (Aplysia) nigra*. **A**, vista dorsal, con los parapodios separados para mostrar el manto. **B**, vista lateral. **C**, vista ventral. ab.m, abertura del manto; a, ano; ab.g, abertura genital; ab.o, abertura de la glándula opalina; br, branquia; l.or, lóbulo oral; l.pa, lóbulo parapodial; ma, manto; me, metapodio; ms, mesopodio; oj, ojos; pa, parapodios; pr, propodio; ri, rinóforos; sa, sifón anal; su, surco seminal; tc, tentáculos cefálicos. Escala: 20 mm.



Figura 7. Sifón anal de *Aplysia (Aplysia) nigra*.

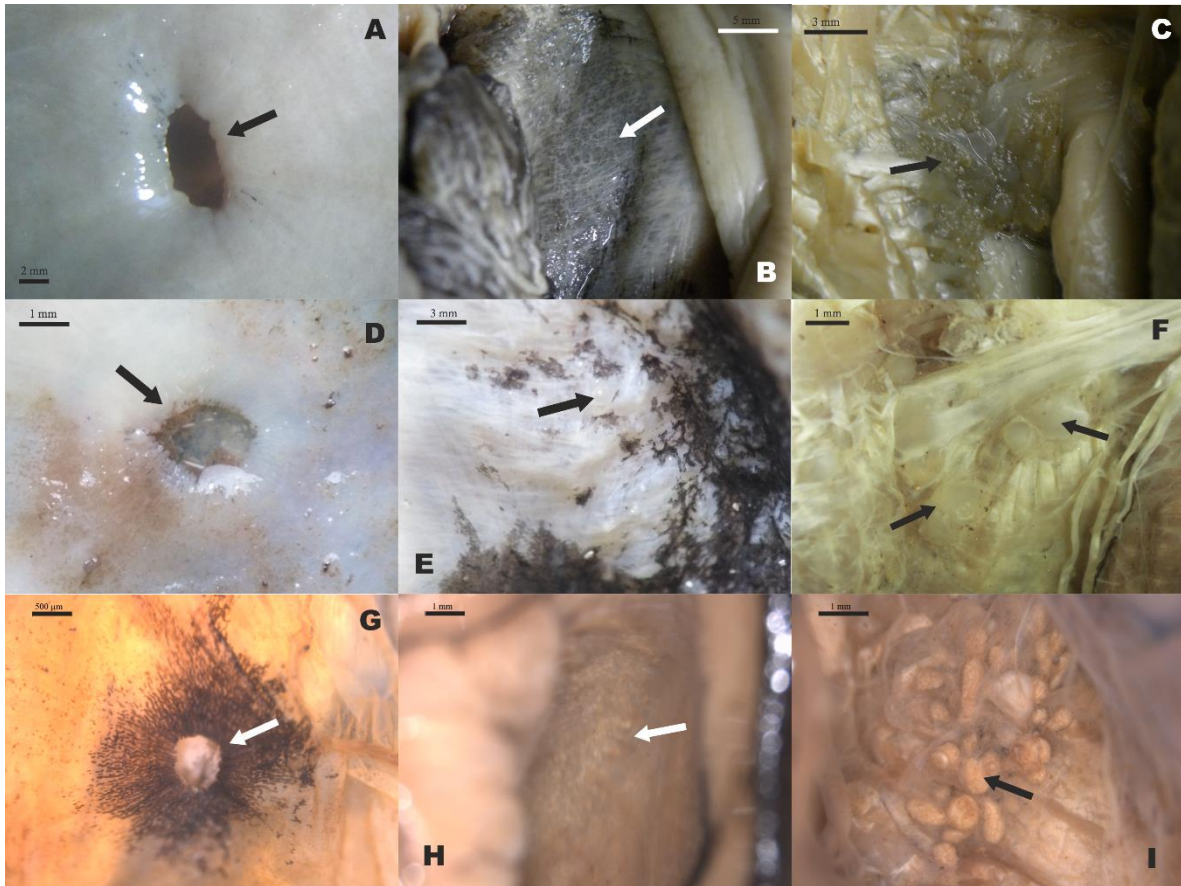


Figura 8. Abertura del manto y glándula opalina de *Aplysia (Aplysia) nigra*. **A-C**, Ancón (LaBSIM 15.06-0027.4): A, abertura del manto; B, aberturas de la glándula opalina; C, glándula opalina. **D-F**, Chimbote (IMARPE): D, abertura del manto; E, aberturas de la glándula opalina; F, glándula opalina. **G-I**, Los Órganos (LaBSIM 15.06-0036): G, abertura del manto; H, abertura de la glándula opalina; I, glándula opalina. A, escala: 2 mm; B, escala: 5 mm; C y E, escala: 3 mm; G, escala: 500 μ m; D, F y H-I, escala: 1 mm.

Concha.- Grande, su longitud mayor a 1/3 de la longitud corporal, ligeramente arqueada, ovalada a subovalada, relativamente estrecha, más ancha cerca del seno anal; margen izquierdo ligeramente convexo; margen derecho ligeramente convexo o casi recto, estrechándose abruptamente hacia el ápice; ángulo anal casi recto; seno anal ancho y usualmente recto, pero a veces ligeramente cóncavo (Fig. 9). Protoconcha visible en el ápice de la lámina calcificada (Fig. 10). Escultura formada por líneas concéntricas muy finas. En las Tablas 1 y 2 se detallan medidas y proporciones de la concha.

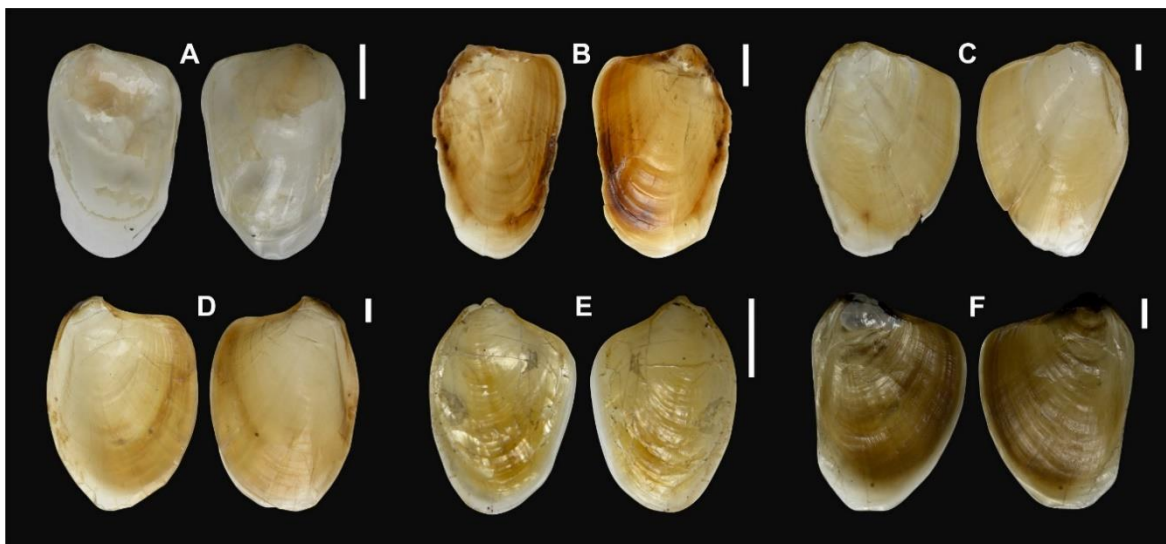


Figura 9. Vista ventral y dorsal de la concha de *Aplysia (Aplysia) nigra*. **A**, Ancón (LaBSIM 15.06-0023.2). **B**, Ancón (LaBSIM 15.06-0035). **C**, Pucusana (LaBSIM 15.06-0029.4). **D**, Pucusana (LaBSIM 15.06-0029.5). **E**, Los Órganos (LaBSIM 15.06-0036). **F**, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0033). Escala: 10 mm.

Tabla 1. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), longitud de la concha (LC), ancho de la concha (AC), porcentaje de la longitud de la concha respecto a la longitud del cuerpo (%LT) y proporción longitud/ancho de la concha (r) en *Aplysia (Aplysia) nigra*.

Código	Localidad	LT	LC	AC	%LT	r
LaBSIM 15.06-0036	Los Órganos (Piura)	33	13.91	9.13	42.2	1.52
LaBSIM 15.06-0023.2	Ancón (Lima)	91	37.73	25.39	41.5	1.49
LaBSIM 15.06-0027.4	Ancón (Lima)	155	59.28	38.42	38.2	1.54
LaBSIM 15.06-0035	Ancón (Lima)	198	50.36	32.28	25.4	1.56
LaBSIM 15.06-0033	Chorrillos (Lima)	-	70.40	47.16	-	1.49
LaBSIM 15.06-0029.4	Pucusana (Lima)	236	80.77	59.78	34.2	1.35
LaBSIM 15.06-0029.5	Pucusana (Lima)	239	85.08	58.51	35.6	1.45
LaBSIM 15.06-0030.3	Pucusana (Lima)	246	89.40	65.08	36.3	1.37
				\bar{x}	36.2	1.47
				s	5.61	0.08

Tabla 2. Medidas de la Tabla 1, excepto LaBSIM 15.06-0035, agrupadas de acuerdo a su rango de tamaño mostrando el promedio y la desviación estándar de %LT y r en *Aplysia (Aplysia) nigra*; n indica el número de ejemplares en cada grupo.

Grupo	Rango	n	%LT	r
I	Menos de 200 mm	3	$\bar{x} = 40.63$; $s = 2.14$	$\bar{x} = 1.52$; $s = 0.03$
II	Más de 200 mm	3	$\bar{x} = 35.37$; $s = 1.07$	$\bar{x} = 1.39$; $s = 0.05$

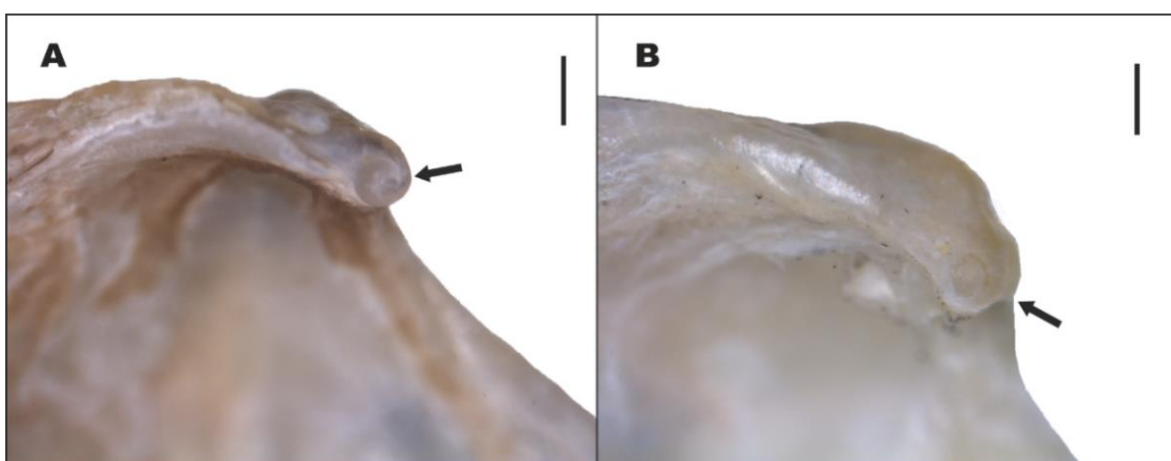


Figura 10. Protoconcha de *Aplysia (Aplysia) nigra*. **A**, Ancón (LaBSIM 15.06-0023.2). **B**, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0033). Escala: 500 μ m.

Rádula.- Diente raquídeo ancho, especialmente en la base; cúspide central robusta y triangular, no denticulada; 1 cúspide lateral secundaria pequeña a cada lado de la cúspide central, no denticulada. Dientes laterales alargados; cúspide principal robusta y triangular, generalmente no denticulada, excepto por 1 dentículo basal pequeño en su margen interior; con 1 cúspide lateral reducida. Dientes marginales pequeños, con la cúspide principal reducida. Fórmula (ver Tabla 13): 42 x 1.21.1.21.1 (LaBSIM 15.06-0023.2, Fig. 12B), 96 x 2.43.1.43.2 (LaBSIM 15.06-0027.4, Fig. 11C-D), 120 x 2.61.1.61.2 (LaBSIM 15.06-0029.4), 104 x 2.55.1.54.2 (LaBSIM 15.06-0029.5, Fig. 11A-B), 91 x 2.52.1.54.2 (LaBSIM 15.06-0030.3, Fig. 12A), 84 x 2.56.1.56.2 (LaBSIM 15.06-0030.4), 111 x 2.59.1.59.2 (LaBSIM 15.06-0035), 73 x 1.40.1.40.1 (IMARPE, Figs. 11E-F y 12C).

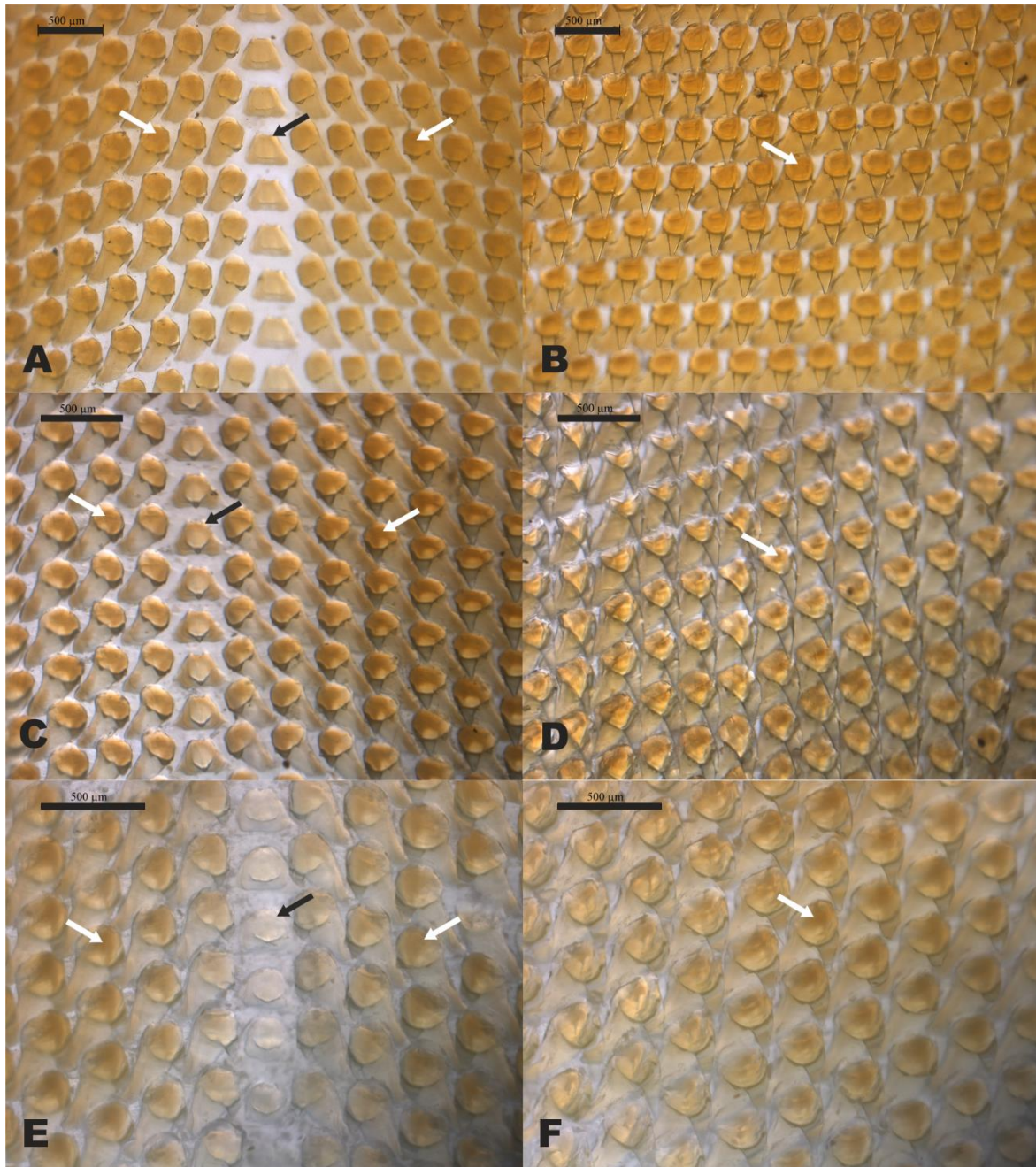


Figura 11. Rádula de *Aplysia (Aplysia) nigra*. **A-B**, Pucusana (LaBSIM 15.06-0029.5). **C-D**, Ancón (LaBSIM 15.06-0027.4). **E-F**, Chimbote (IMARPE). Flecha negra, diente raquídeo; flecha blanca, dientes laterales. Escala: 500 µm.

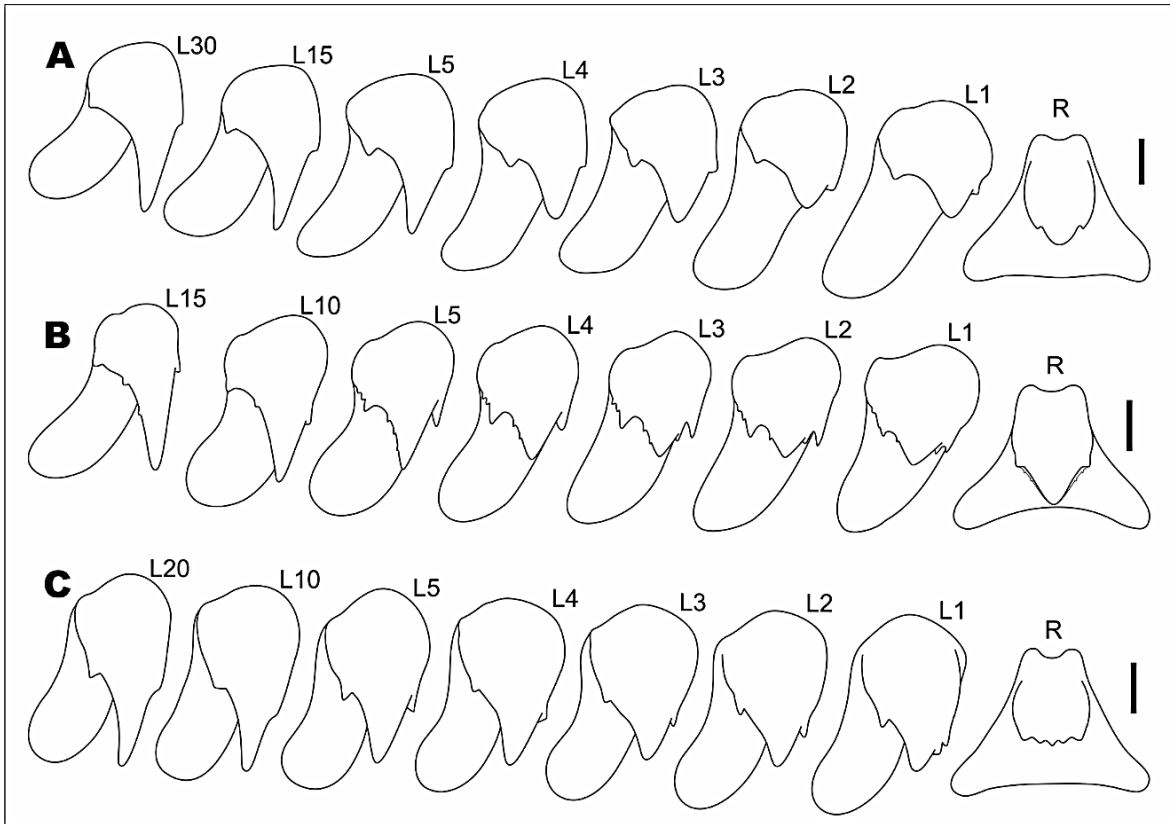


Figura 12. Detalles de la rádula de *Aplysia (Aplysia) nigra*. **A**, Pucusana (LaBSIM 15.06-0030.3). **B**, Ancón (LabSIM 15.06-0023.2). **C**, Chimbote (IMARPE). R, diente raquídeo; L1-L30, dientes laterales. Escala: 50 μ m.

Mandíbulas.- Gruesas, con crestas longitudinales bien desarrolladas, 3 veces más anchas que largas, bordes anterior y posterior fuertemente festoneados (Fig. 13). Elementos mandibulares alargados, moderadamente curvos hacia el extremo distal, punta engrosada con un surco en su extremo formando un reborde (Fig. 14).

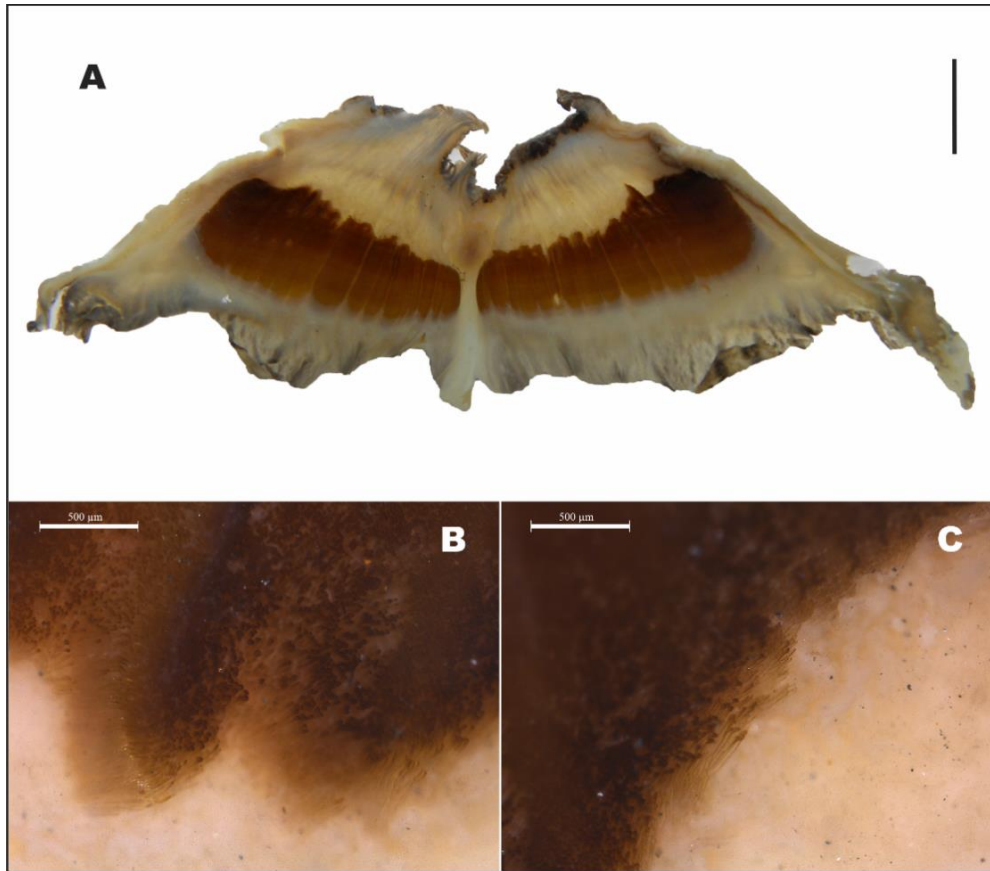


Figura 13. Mandíbulas de *Aplysia* (*Aplysia*) *nigra*. **A**, mandíbulas. **B-C**, superficie de las mandíbulas. **A**, escala: 5 mm; **B-C**, escala: 500 µm.

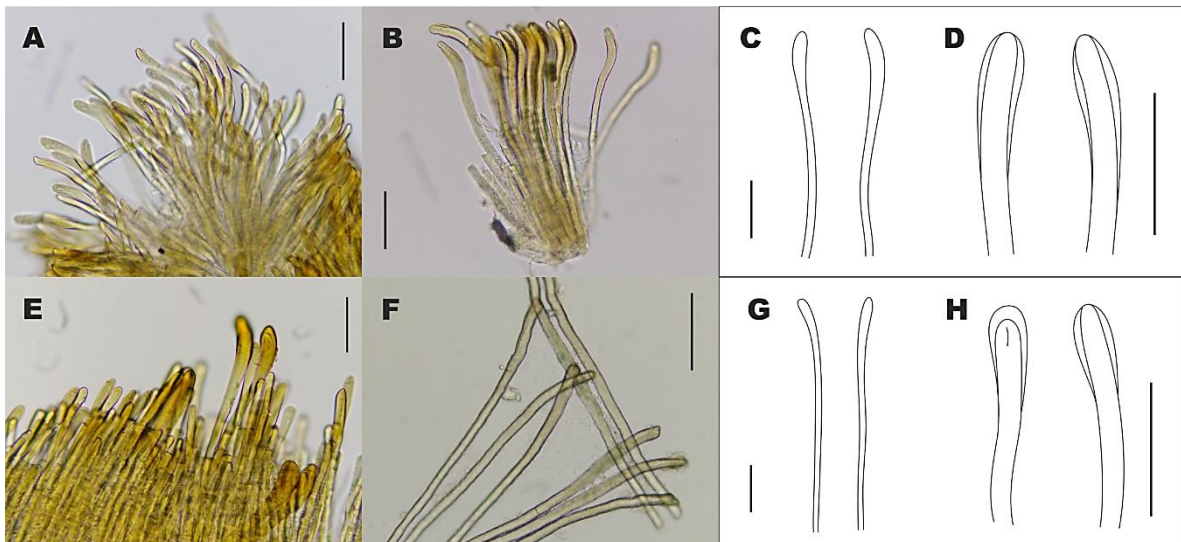


Figura 14. Elementos mandibulares de *Aplysia* (*Aplysia*) *nigra*, en **D** y **H** se muestra la punta de los elementos mandibulares. **A-D**, Ancón (LaBSIM 15.06-0027.4). **E-H**, Pucusana (LaBSIM 15.06-0029.5). Escala: 100 µm.

Vaina del Pene y Pene.- Vaina del pene con canal y saco del pene bien diferenciados. Canal del pene (Figs. 15 y 16C: cp) grueso, con pliegues elevados en su superficie interna. Saco del pene (Figs. 15 y 16C: sp) grande, delgado, armado con protuberancias espinosas distribuidas en varias filas longitudinales concentradas en la superficie opuesta al surco seminal. Protuberancias espinosas del saco, ligeramente elevadas y no ramificadas (Figs. 15 y 16H: ps). Pene grueso, espatulado, ~7 veces más largo que ancho; armado con 3-4 hileras longitudinales de pequeñas protuberancias espinosas distribuidas en la región basal del pene opuesta al surco seminal, ocupando 1/4 de la longitud del pene (Fig. 16J: pp). Punta del pene bilobulada, el surco seminal termina en el lóbulo más corto y redondeado; el lóbulo opuesto es triangular. Par de músculos retractores gruesos, ~8 veces más largos que ancho (Figs. 15 y 16: mr). Músculos protractores formados por varias fibras delgadas.

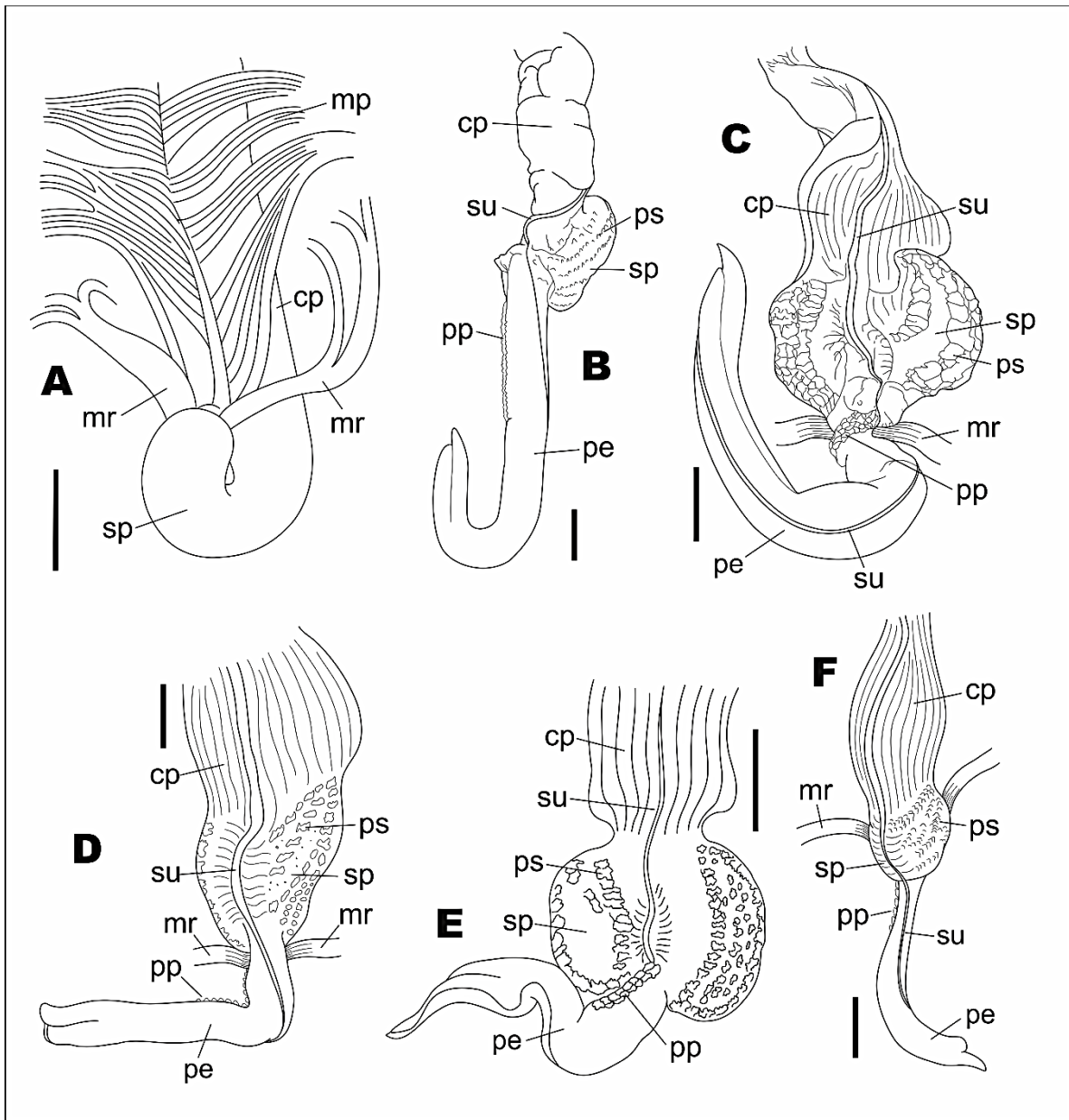


Figura 15. Vaina del pene y pene de *Aplysia (Aplysia) nigra*. **A**, vaina del pene retraída. **B**, vaina del pene protruida, Pucusana (LaBSIM 15.06-0030.4). **C-F**, vaina del pene abierta mostrando el pene: **C**, Pucusana (LaBSIM 15.06-0029.4); **D**, Ancón (LaBSIM 15.06-0002.2); **E**, Chimbote (IMARPE); **F**, Los Órganos (LaBSIM 15.06-0036). cp, canal del pene; mp, músculos protractores del pene; mr, músculos retractores del pene; pe, pene; pp, protuberancias espinosas del pene; ps, protuberancias espinosas del saco del pene; sp, saco del pene; su, surco seminal. A-E, escala: 10 mm; F, escala: 1 mm.

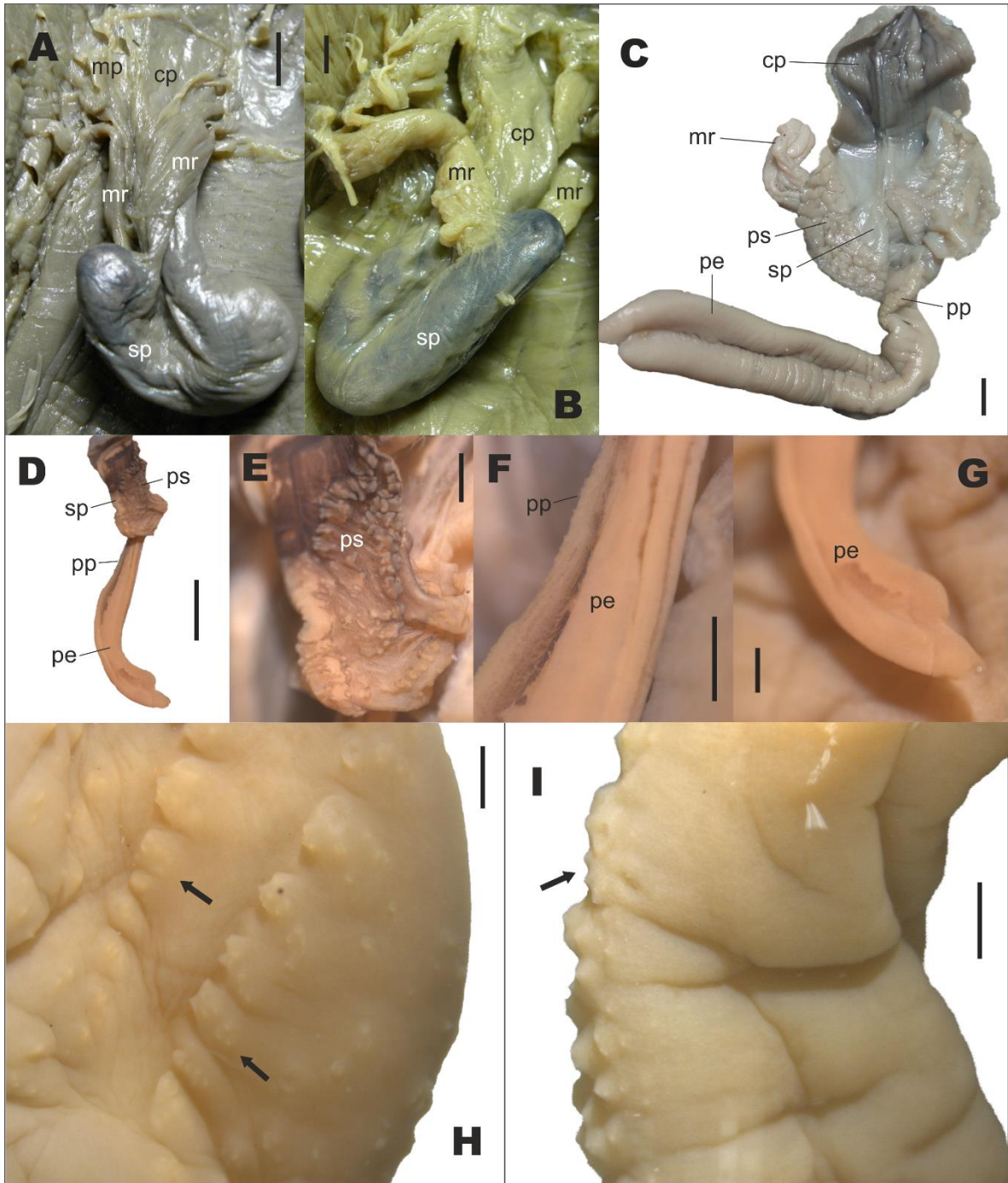


Figura 16. Detalles de la vaina del pene y pene de *Aplysia (Aplysia) nigra*. **A**, Ancón (LaBSIM 15.06-0027.4). **B**, Pucusana (LaBSIM 15.06-0029.4). **C**, Pucusana (LaBSIM 15.06-0030.4). **D-G**, Los Órganos (LaBSIM 15.06-0036): **D**, vaina del pene; **E**, saco del pene; **F**, base del pene; **G**, punta del pene. **H-I**, protuberancias espinosas, Pucusana (LaBSIM 15.06-0030.4): **H**, saco del pene; **I**, base del pene. cp, canal del pene; mp, músculos protractores del pene; mr, músculos retractores del pene; pe, pene; pp, protuberancias espinosas del pene; ps, protuberancias espinosas del saco del pene; sp, saco del pene; su, surco seminal. A-C, escala: 5 mm; D y H-I, escala: 2 mm; E-G, escala: 500 μ m.

Hemocele.- Masa bucal (Fig. 17: mb) ocupando el ~10% del volumen del hemocele. Vaina del pene a la derecha de la masa bucal, ocupando el ~10% del hemocele. Anillo nervioso circumesofageal (Fig. 17: an) ocupando el ~5% del hemocele. Buche (Fig. 17: bu) y molleja (Fig. 17: mo) entre la masa bucal y la masa visceral, ocupando entre los dos el ~25% del hemocele. Masa visceral ocupando más de la mitad posterior del cuerpo. Glándula digestiva (Fig. 17: gd) e intestino (Fig. 17: in) representando la mayor parte de la masa visceral, ocupando en conjunto el ~25% del hemocele. Sistema reproductor hermafrodita adherido a la superficie dorsal de la cavidad corporal, ocupando el ~10% del hemocele. Gónada (Fig. 17: go) en el extremo posterior de la masa visceral, ocupando el ~15% del hemocele.

Sistema Digestivo.- Tubo oral formado por labios externos con pliegues longitudinales elevados y labios internos con pliegues transversales menos desarrollados. Masa bucal piriforme. Músculos retractores del tubo oral (Fig. 19A-B: mt) nacen en la superficie dorsal anterior del esfínter bucal y se dirigen posteriormente, insertándose en la pared dorsal del hemocele. Esfínter bucal (Fig. 19A-C: eb) posterior al tubo oral, equivalente a 1/3 de la longitud de la masa bucal, formado por dos capas musculares (Fig. 20A: mj): la interna compuesta por fibras circulares, la externa formada por fibras longitudinales. Un par de músculos retractores del esfínter bucal (Fig. 19A-C: mx) ~8 veces más largos que anchos, nacen en la superficie dorsal posterior del esfínter bucal y se dirigen lateralmente insertándose en la pared dorsal del hemocele. Odontóforo esférico, conectado al tubo oral por dos pares musculares: m10d, par de músculos protractores dorsales de la masa bucal (Fig. 19A-B), ~15 veces más largos que anchos, se originan en la superficie dorsal del odontóforo y se insertan en la región dorsal del tubo oral; y m10v, par de músculos ventrales protractores de la masa bucal (Fig. 19C), ~10 veces más largos que anchos, se originan en la superficie ventral del odontóforo y se insertan en la región ventral del tubo oral. Músculos del odontóforo (Fig. 20): m2, par de músculos retractores de la masa bucal, ~12 veces más

anchos que largos, se originan a cada lado del odontóforo y se dirigen posteriormente, insertándose en la pared lateral del hemocele, cerca del músculo columelar; m4, par de músculos dorsales tensores de la rádula, formados por varios paquetes musculares, un par de ellos se insertan en el borde posterior del saco radular, el resto se inserta y rodea los cartílagos del odontóforo ocupando la mayor parte del volumen del odontóforo; m5, par de músculos dorsales tensores auxiliares, ~4 veces más largos que anchos, se originan a cada lado de la región anterior del odontóforo y se dirigen hacia su interior, pasando por debajo de la cara ventral de m4, para insertarse en el borde anterior del saco radular; m6, músculo horizontal, ubicado entre los cartílagos del odontóforo, más ancho en su mitad inferior; m7, par de músculos delgados, ~10 veces más largos que anchos, se originan en la cara posterior de los cartílagos del odontóforo, cerca de su borde dorsal, y se dirigen ventralmente insertándose en el extremo anterior del saco radular; m9, músculo horizontal impar, se origina en el borde posterior de m4, conectando ambos pares musculares. Cartílagos del odontóforo no delimitados por una membrana, formando cojines radulares anchos y aplanados compuestos por tejido conectivo y muscular (Fig. 20D: ct). Par de glándulas salivales gruesas, aplanadas y más anchas en su zona media (Figs. 18A-B y 22: gs). Pliegues dorsales (Figs. 19D y 21A-B: pl.d) ocupando la mayor parte de la cavidad oral; elementos palatales densos, alargados, curvos hacia el extremo distal, punta con el borde engrosado (Fig. 21C-D). Esófago (Fig. 18A-B: es) grueso, con pliegues longitudinales anchos y elevados. Buche (Fig. 18A-B) de pared delgada, ocupando el doble del volumen de la masa bucal, con pliegues transversales y longitudinales anchos y poco elevados; dividido en 2 cámaras por un cinturón transversal de fibras circulares, la cámara anterior (Figs. 18A: ca.a) más voluminosa que la cámara posterior (Figs. 18A: ca.p). Molleja (Fig. 18A-B: mo) de pared gruesa, ocupando un tercio del volumen del buche; con 10-11 placas quitinosas grandes y piramidales de base rómbica, distribuidas en tres hileras transversales en la zona posterior de la molleja; con ~50 placas quitinosas medianas a pequeñas,

aciculares, de base ovalada o circular, distribuidas en varias hileras transversales en la zona anterior de la molleja (Figs. 18B, 23 y 24A-E: pl). Cámara de filtración (Fig. 18A-B: cf) de pared delgada, ocupando la mitad del volumen de la molleja; con numerosos ganchos gástricos pequeños y aciculares, de base circular a ovalada, distribuidos en varias hileras transversales formando una banda diagonal ancha (Figs. 18B, 23 y 24F: gg). Estómago (Fig. 18A-B: et) de pared delgada, más pequeño que la cámara de filtración; con un par de pliegues gástricos (Fig. 18B: pl.g) poco elevados e irregulares, que nacen cerca del borde anterior del estómago y terminan por delante de las aberturas de la glándula digestiva (Fig. 18B: cd.d). Ciego digestivo (Fig. 18A-B: ci) de pared delgada y de ancho igual a un tercio del ancho del estómago; durante la mayor parte de su recorrido oculto dentro de la glándula digestiva, pero su extremo reaparece en la superficie de la masa visceral como una punta enrollada en espiral (Figs. 18D & 25). Tiflosol (Figs. 18B: ti) recorriendo en su totalidad la superficie interna del ciego digestivo y continuando en el intestino durante una distancia igual a la mitad de la longitud del estómago. Intestino (Figs. 18A-B: in) de pared delgada y más estrecho que el ciego digestivo, recorriendo una vuelta y media sinuosa y con varios pliegues alrededor de la masa visceral (Fig. 18C), continuando posterior a la gónada como un recto corto, que atraviesa la superficie dorsal del hemocele desembocando en el ano.

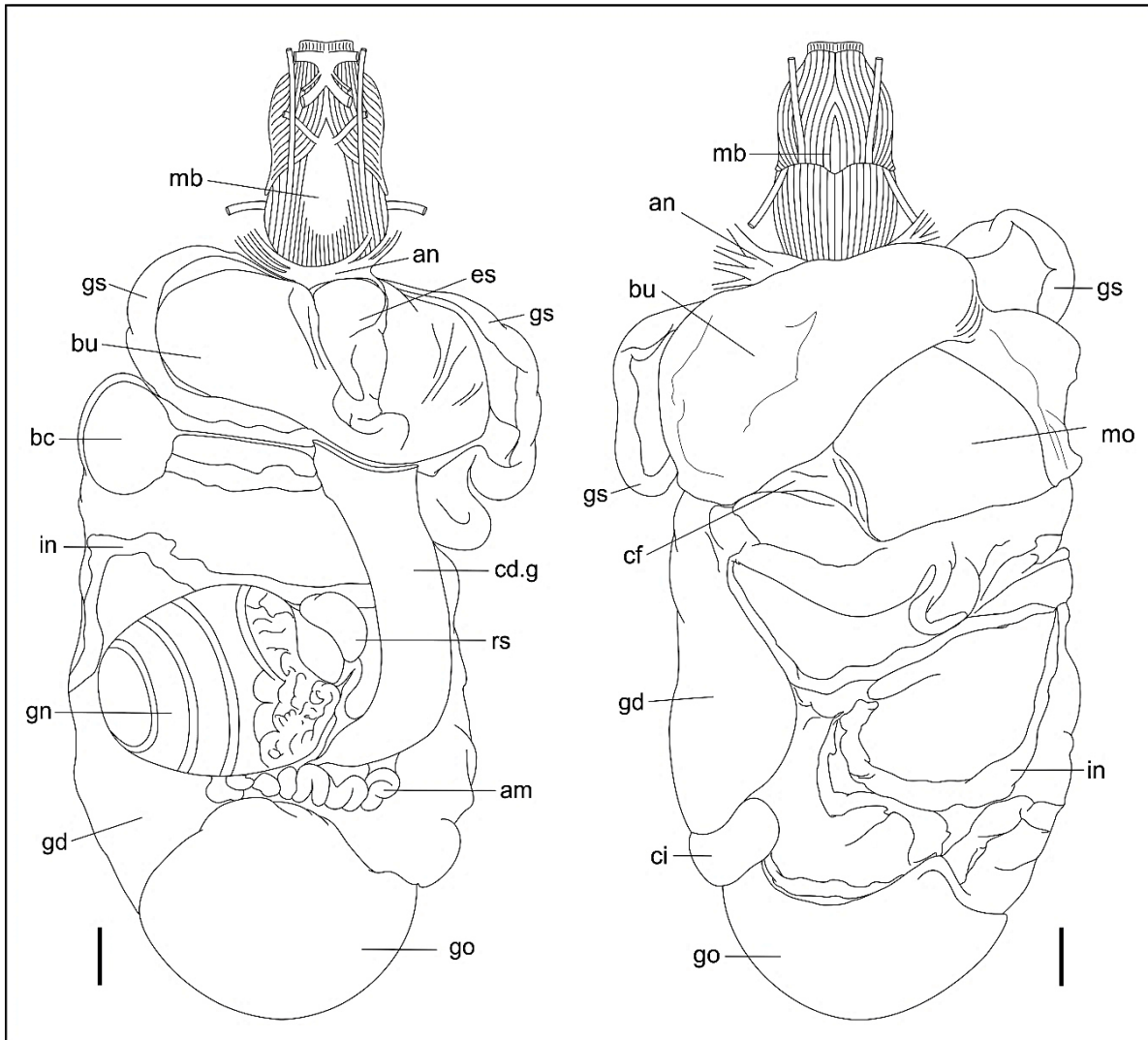


Figura 17. Vista dorsal y ventral de los órganos del hemocelo de *Aplysia (Aplysia) nigra*. mb, masa bucal; an, anillo nervioso; es, esófago; gs, glándulas salivales; bu, buche; bc, bursa copuladora; in, intestino; cd.g, conducto hermafrodita grande; rs, receptáculo seminal; gn, glándula nidamental; go, gónada; am, ampolla; gd, glándula digestiva; am, ampolla; ci, ciego digestivo; mo, molleja; cf, cámara de filtración. Escala: 10 mm.

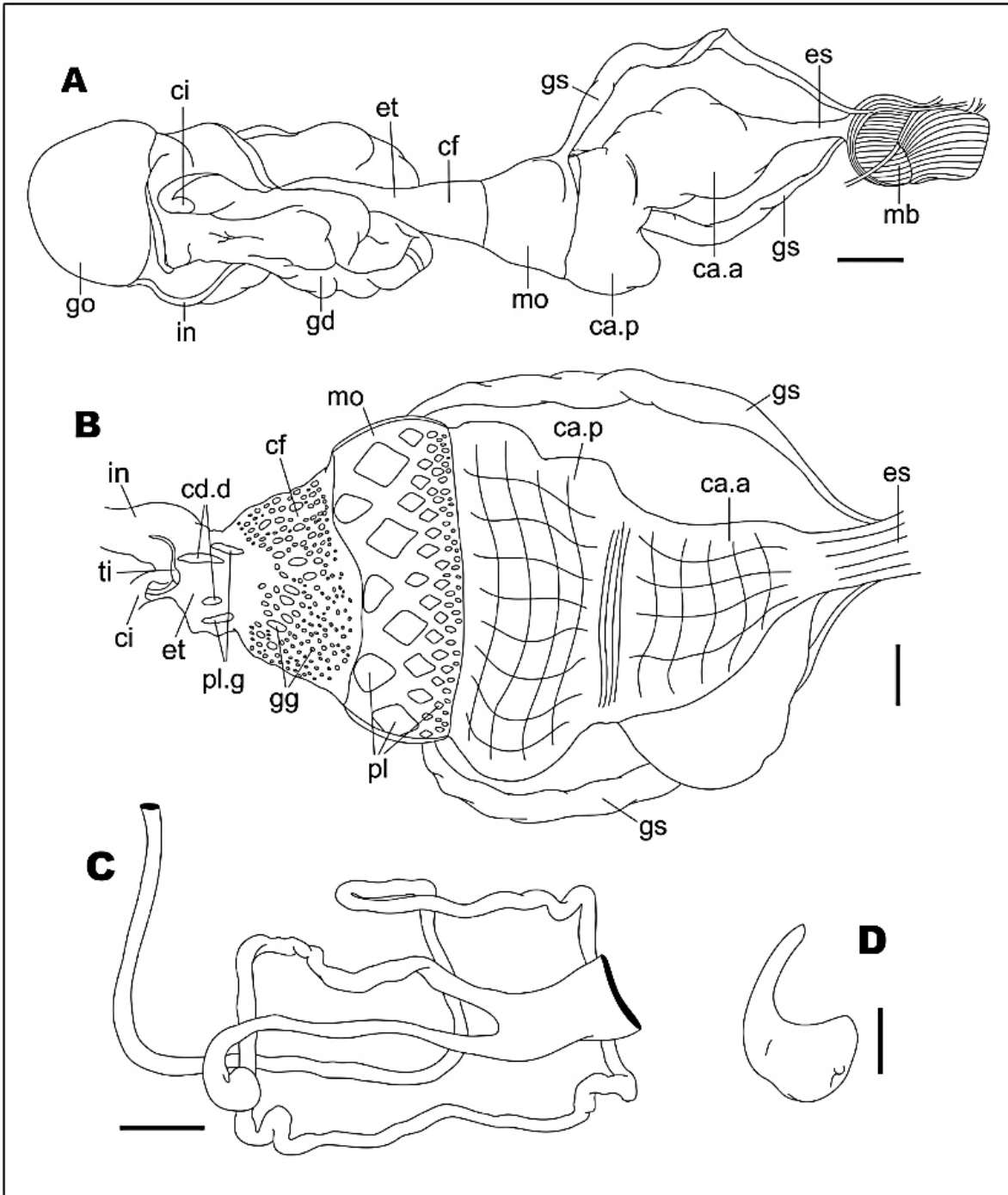


Figura 18. Sistema digestivo de *Aplysia (Aplysia) nigra*. **A**, vista lateral derecha del sistema digestivo. **B**, sistema digestivo abierto. **C**, vista lateral del intestino y ciego digestivo. **D**, ciego digestivo. ca.a, cámara anterior del buche; ca.p, cámara posterior del buche; cd.d, conductos hacia la glándula digestiva; ci, ciego digestivo; cf, cámara de filtración; es, esófago; et, estómago; gd, glándula digestiva; gg, ganchos gástricos; go, gónada; gs, glándulas salivales; in, intestino; mo, molleja; pl, placas de la molleja; pl.g, pliegues gástricos; ti, tiflosol. A, escala: 20 mm; B-C, escala: 10 mm; D, escala: 5 mm.

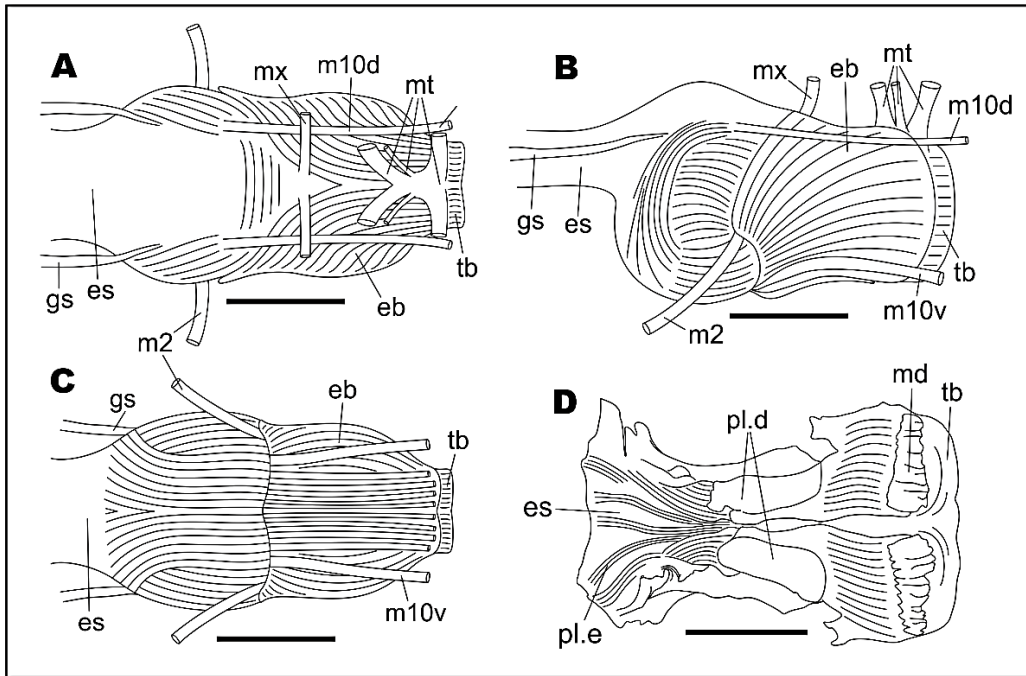


Figura 19. Masa bucal de *Aplysia (Aplysia) nigra*. **A**, vista dorsal. **B**, vista lateral derecha. **C**, vista ventral. **D**, cavidad oral. eb, esfínter bucal; es, esófago; gs, glándulas salivales; mx-m10, músculos del odontóforo; md, mandíbulas; mt, músculos retractores del tubo oral; tubo oral. Escala: 10 mm.

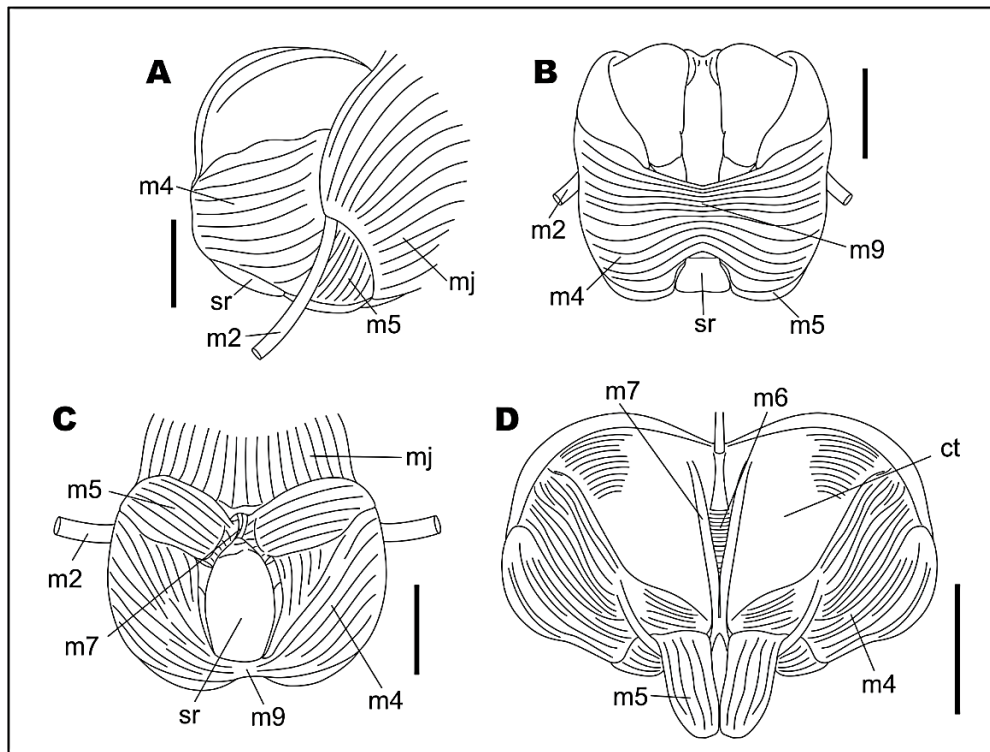


Figura 20. Odontóforo de *Aplysia (Aplysia) nigra*. **A**, vista lateral. **B**, vista posterior. **C**, vista ventral. **D**, odontóforo abierto. ct, cartílagos del odontóforo; mx-m10, músculos del odontóforo; mj, músculos de la región peribucal; sr, saco radular. Escala: 5 mm.

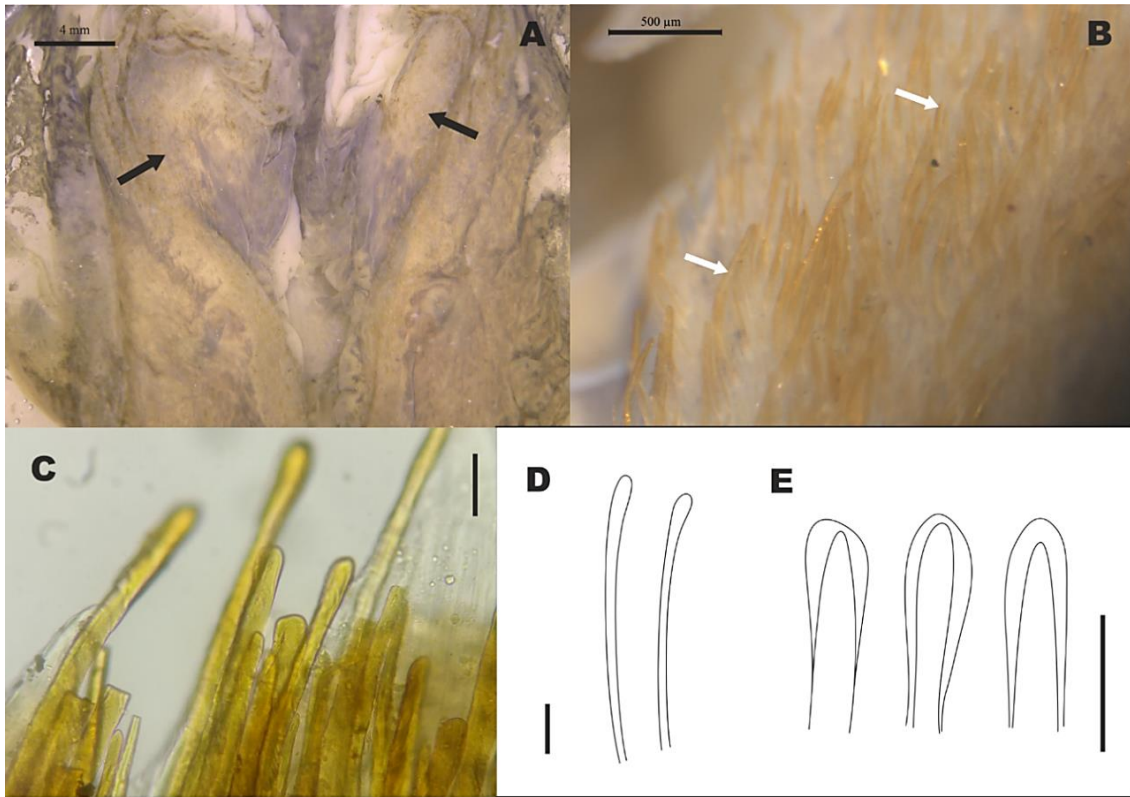


Figura 21. Pliegues dorsales de *Aplysia* (*Aplysia*) *nigra*. **A**, vista completa, señalados con una flecha. **B**, superficie de los pliegues dorsales, con los elementos palatales señalados con una flecha. **C-E**, elementos palatales, en E se muestra la punta de los elementos palatales. A, escala: 4 mm; B, escala: 500 µm; C-E, escala: 100 µm.



Figura 22. Glándulas salivales de *Aplysia* (*Aplysia*) *nigra*. gs, glándulas salivales; es, esófago. Escala: 2 mm.

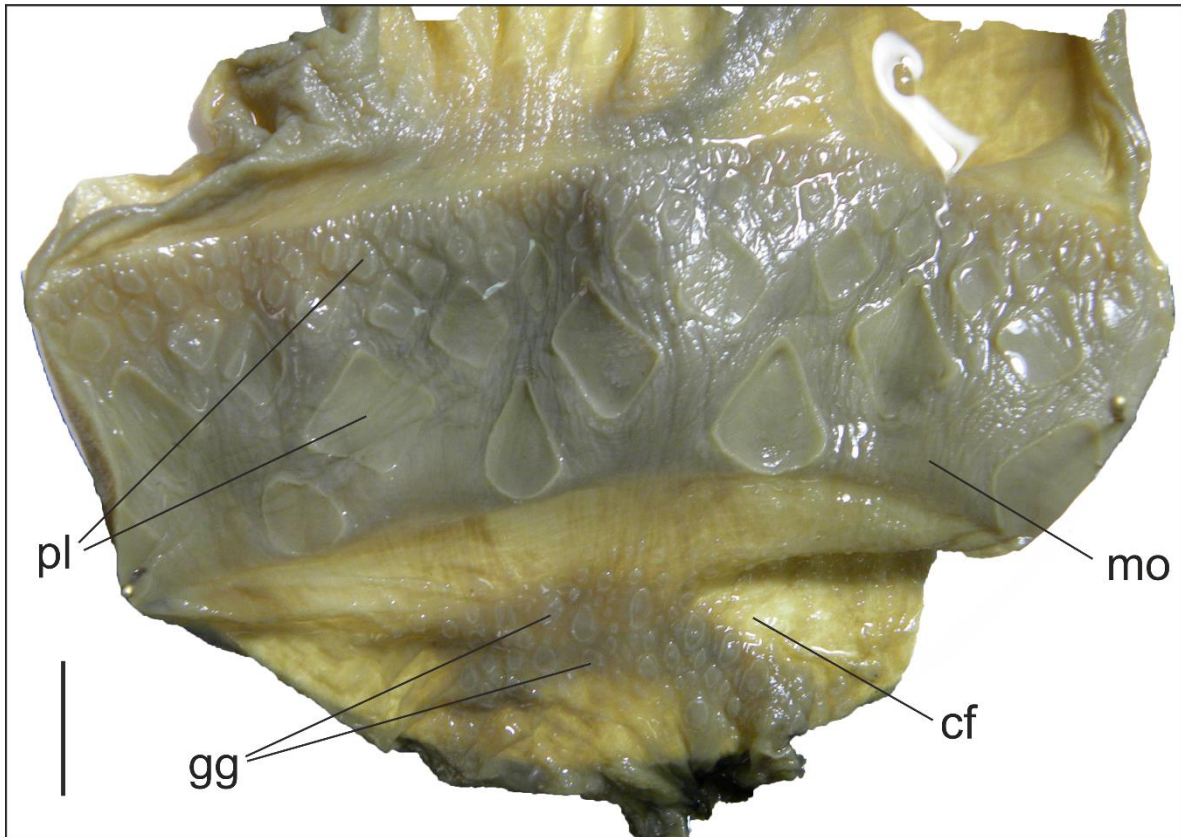


Figura 23. Molleja y cámara de filtración de *Aplysia (Aplysia) nigra*. cf, cámara de filtración; gg, ganchos gástricos; mo, molleja; pl, placas de la molleja. Escala: 10 mm.

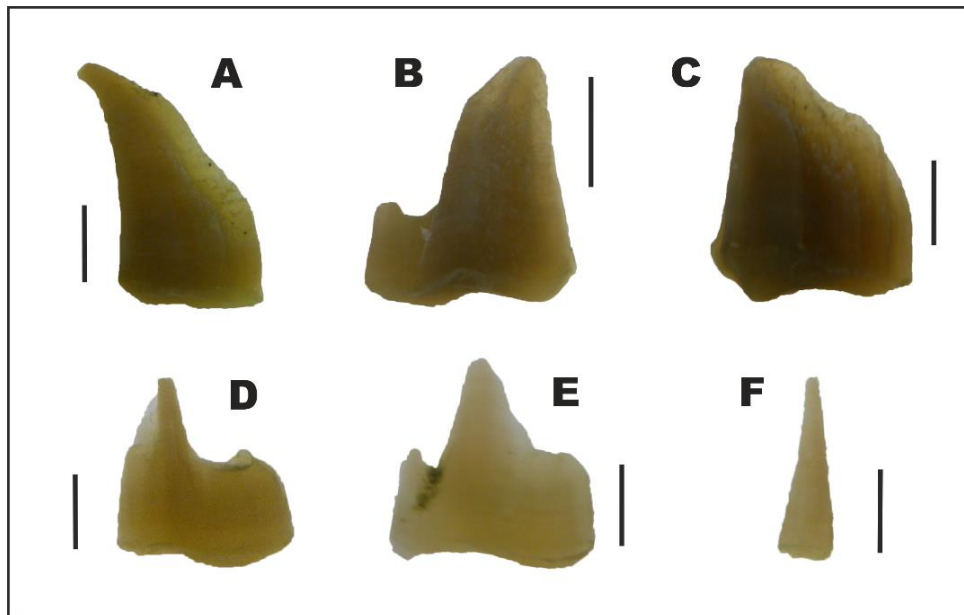


Figura 24. Placas de la molleja y ganchos gástricos de *Aplysia (Aplysia) nigra*. A-E, placas de la molleja. F, gancho gástrico. A-C, escala: 4 mm; D-F, escala: 2 mm.

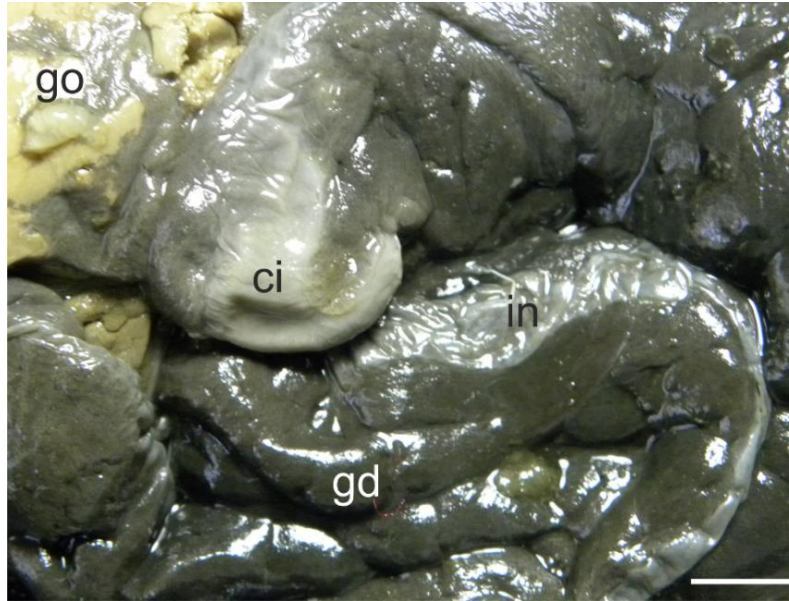


Figura 25. Ciego digestivo de *Aplysia (Aplysia) nigra*.
ci, ciego digestivo; gd, glándula digestiva; in, intestino; go, gónada. Escala: 5 mm.

Sistema Circulatorio y Renal.- Pericardio más ancho que largo, equivalente a 1/3 de la longitud del manto. Corazón (Fig. 26) ocupando la mayor parte de la cavidad del pericardio. Aurícula (Fig. 27A) expansible de pared delgada con una red interna de fibras entrelazadas. Válvulas aurículo-ventriculares (Fig. 27B: va) ubicadas a la entrada del ventrículo, formadas por un par de pliegues concéntricos; ancho de cada pliegue igual a la mitad del ancho del ventrículo. Ventrículo (Fig. 27A: ve) de pared gruesa con numerosos pliegues internos transversales y longitudinales; anteriormente se comunica con la cresta aórtica y con las aortas gástrica y posterior. Válvula semilunar (Fig. 27B: vs) ubicada a la entrada de la cresta aórtica, formada por un pliegue semiconcéntrico dorsal; ancho del pliegue igual a menos de un tercio del ancho de la cresta aórtica. Cresta aórtica (Fig. 27A: cr) de pared gruesa con algunos pliegues internos longitudinales; ocupando cerca de la mitad del volumen del ventrículo; fusionada ventralmente a la pared del pericardio comunicándose con la cavidad del hemocele a través de la aorta anterior. Riñón de pared esponjosa, ocupando un volumen parecido a la cresta aórtica. Nefrostoma en el extremo posterior del riñón, visible cerca del suelo de la cavidad paleal por debajo de la base de la branquia (Fig. 27C).

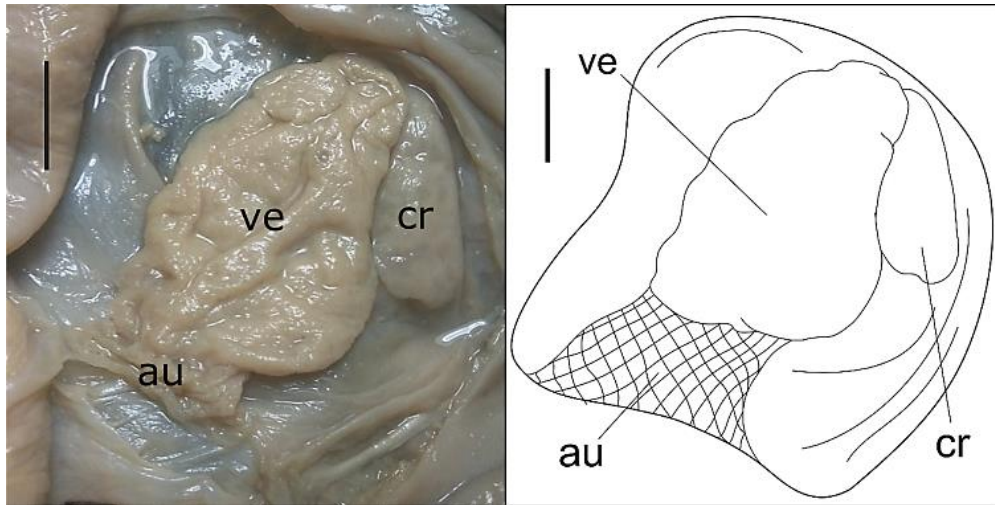


Figura 26. Corazón de *Aplysia (Aplysia) nigra*. au, aurícula; cr, cresta aórtica; ve, ventrículo. Escala: 5 mm.

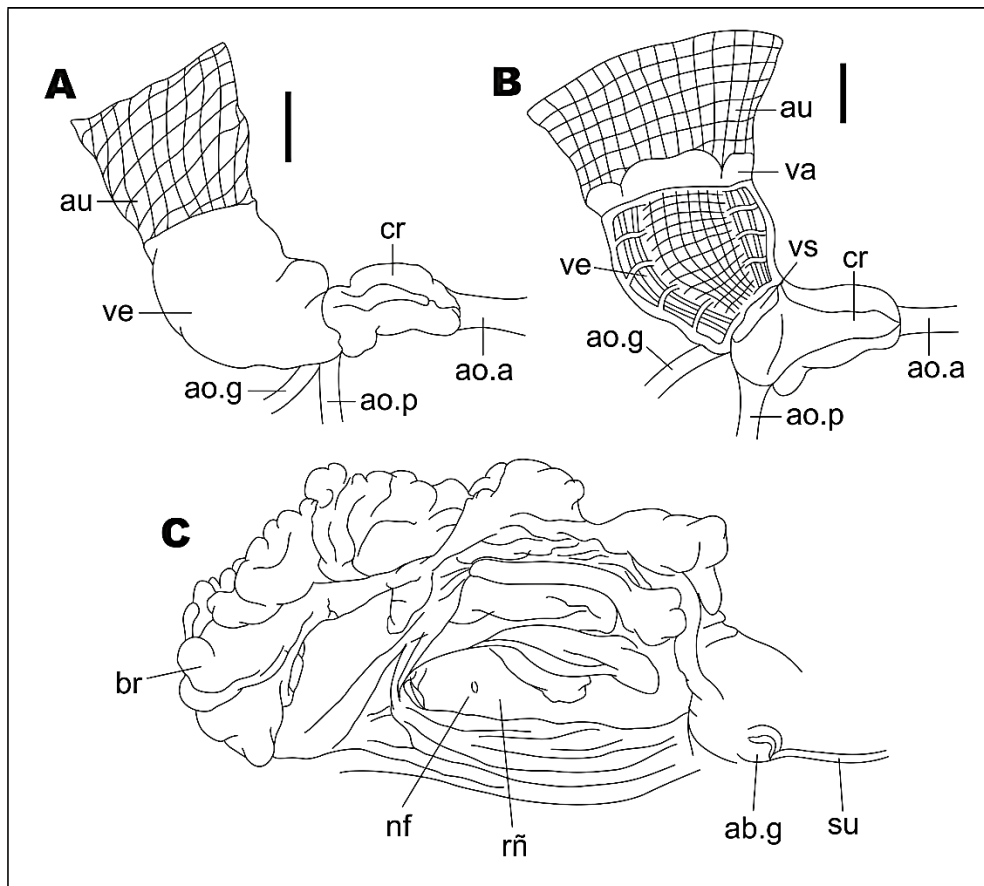


Figura 27. Sistema circulatorio y renal de *Aplysia (Aplysia) nigra*. **A**, corazón con la aurícula separada de la pared del pericardio. **B**, corazón abierto longitudinalmente. **C**, vista lateral de la cavidad paleal con la branquia levantada para mostrar el nefrostoma. ab.g, abertura genital; ao.a, aorta anterior; ao.g., aorta gástrica; ao.p, aorta posterior; au, aurícula; br, branquia; cr, cresta aórtica; nf, nefrostoma; rñ, riñón; su, surco seminal; va, válvulas auriculoventriculares; vs, válvula semilunar; ve, ventrículo. Escala: 10 mm.

Sistema Reproductor Hermafrodita.- Gónada en el extremo posterior de la masa visceral, ~2 veces más ancha que larga. Conducto preampular (Figs. 28 & 29D: cd.p) delgado, ligeramente sinuoso. Ampolla (Figs. 28 & 29B-C: am) más gruesa que el conducto preampular, fuertemente sinuosa, ubicada en la región basal de la glándula nidamental. Conducto posampular delgado. Glándula nidamental (Figs. 28 & 29B-C: gn) ovalada; volumen variable dependiendo del desarrollo del animal, pero sin superar el volumen de la gónada. Receptáculo seminal en la región basal de la glándula nidamental, anterior a la ampolla, más largo que ancho. Conducto hermafrodita grande (Figs. 28 & 29A: cd.g) fuertemente adherido a la pared dorsal del hemocele, aplanado, más de 3 veces más ancho que la ampolla, de recorrido recto en toda su extensión. Bursa copuladora de pared delgada, esférica, fuertemente adherida a la pared dorsal del hemocele. Glándula atrial no diferenciada en la superficie del conducto hermafrodita grueso.

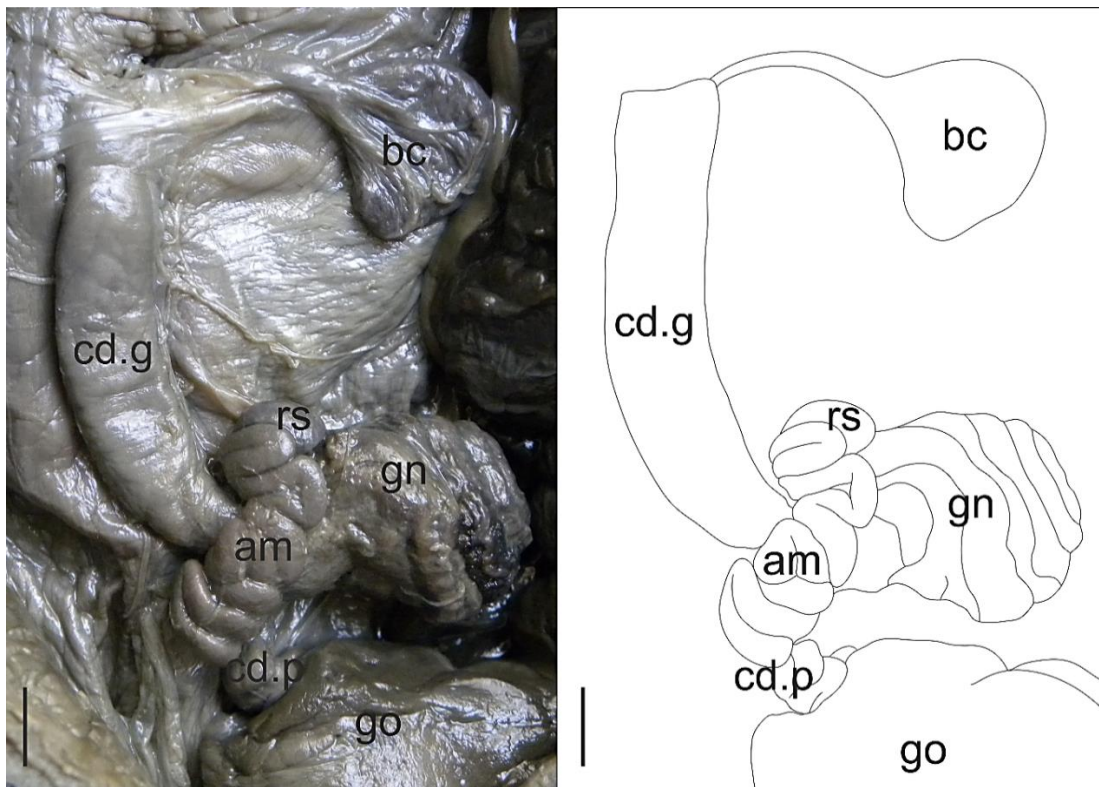


Figura 28. Sistema reproductor hermafrodita de *Aplysia (Aplysia) nigra*. am, ampolla; bc, bursa copuladora; cd.g, conducto hermafrodita grande; cd.p, conducto preampular; gn, glándula nidamental; go, gónada; rs, receptáculo seminal. Escala: 5 mm.

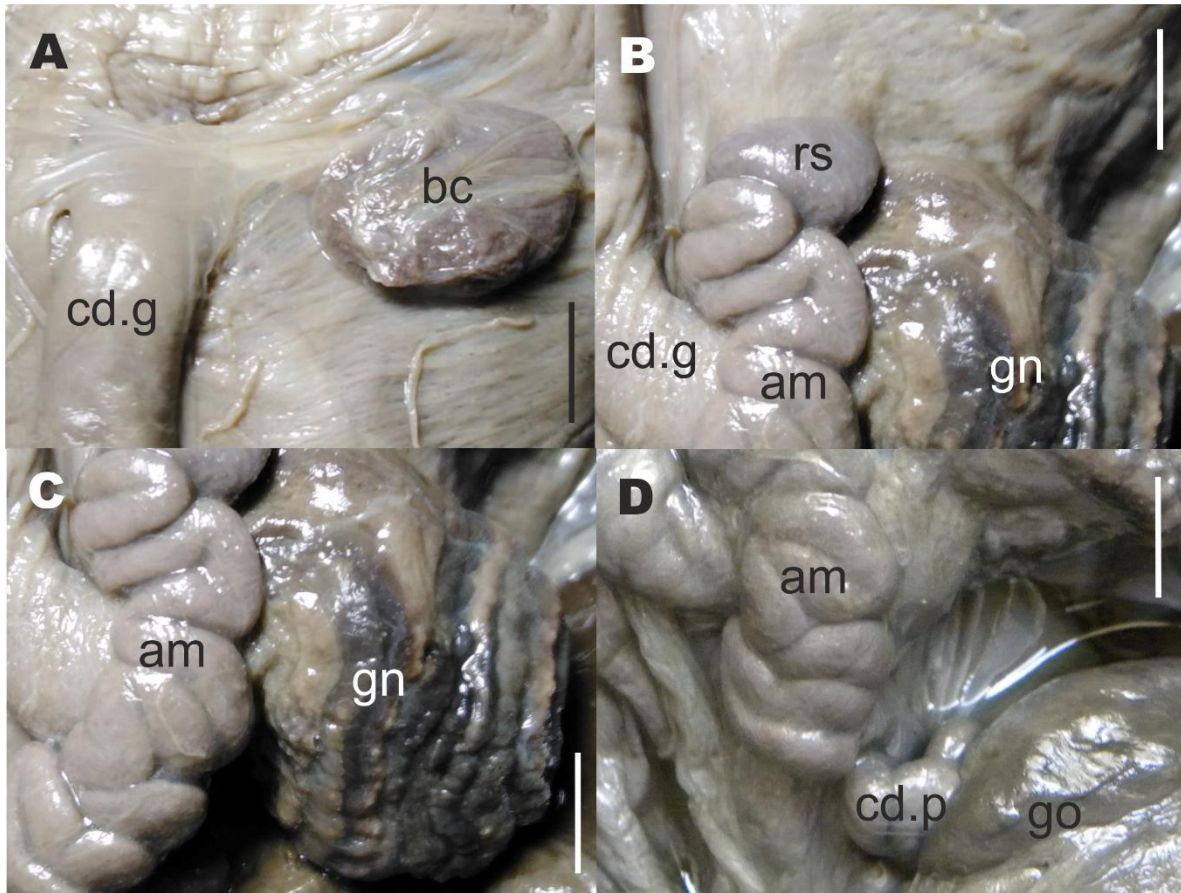


Figura 29. Detalles del sistema reproductor hermafrodita de *Aplysia (Aplysia) nigra* en vista ventral. **A**, conducto hermafrodita grande y bursa copuladora. **B**, ampolla y receptáculo seminal. **C**, glándula nidamental. **D**, ampolla y conducto preampular. am, ampolla; bc, bursa copuladora; cd.g, conducto hermafrodita grande; cd.p, conducto preampular; gn, glándula nidamental; go, gónada; rs, receptáculo seminal. Escala: 2 mm.

Sistema Nervioso.- Anillo nervioso circumesofageal posfaríngeo. Un par de ganglios cerebrales (Fig. 30: ga.c) fusionados, formando un único ganglio cuyo ancho es igual al ancho de uno de los ganglios pedales. Nervios del ganglio cerebral (Fig. 31): nC1, nervio grueso y dirigido anteriormente, dividiéndose en varias ramas que inervan la pared dorsal de la boca; nC2, nervio más grueso que nC1, se bifurca en 2 ramas: nC2a, que inerva los tentáculos cefálicos, y nC2b, más grueso y ramificado que nC2a, que inerva la región peribucal; nC3, nervio delgado y dirigido anteriormente, insertándose en la pared ventral de la boca; nC4, nervio grueso y con varias ramificaciones que inervan el rinóforo, una de estas ramas se anastomosa con una rama de nP3; nC5, nervio delgado y sin bifurcaciones, inerva

el ojo; nC6, nervio muy delgado que se conecta con el estatocisto. Conectivos cerebro-bucales (Fig. 30: c.cb) relativamente gruesos, de longitud mayor al del anillo nervioso. Par de ganglios bucales (Fig. 30: ga.b) ovalados, cerca de la mitad del tamaño del ganglio cerebral, conectados por una comisura cuya longitud es igual a $2/3$ de la longitud de uno de los ganglios bucales. Nervios del ganglio bucal (Fig. 32): nB1, nervio corto y grueso, cerca de su base se divide en 2 ramas que se insertan en la cara ventral del saco radular; nB2, nervio grueso y ramificado que anteriormente inerva la cavidad oral y región anterior del esófago, una de sus ramas se dirige posteriormente inervando buche y molleja; nB3, nervio muy delgado que inerva las glándulas salivales; nB4, nervio delgado, inerva varios músculos internos de la masa bucal y una de sus ramas se inserta en el músculo retractor m2; nB5, nervio largo y delgado, basalmente fusionado con nB4, se inserta lateralmente en la masa bucal inervando los músculos superficiales y el esfínter oral; nB6, nervio largo y delgado que se inserta dorsalmente en la masa bucal inervando la región de la cavidad oral. Conectivos cerebro-pedales (Fig. 30: c.cp) más largos y gruesos que los conectivos cerebro-pleurales. Par de ganglios pedales (Fig. 30: ga.p) ovalados, siendo los ganglios más grandes del anillo nervioso; comisura pedal (Fig. 30: c.pd) gruesa y larga, comisura parapedal (Fig. 30: c.pp) más delgada y larga que la comisura pedal. Nervios del ganglio pedal (Fig. 34): nP1, nervio formado por varias ramas que se dirigen anteriormente inervando la región anterior del pie; nP2, par de nervios dorsales muy delgados que se anastomosan y dan lugar hasta a 3 ramas que inervan la pared anterior del hemocele, en el lado derecho una rama de este nervio inerva los músculo protractores y retractores de la vaina del pene; nP3, nervio muy delgado, nace en la cara posterodorsal del ganglio y se anastomosa con una rama del nervio cerebral nC4; nP4, nervio delgado, inerva la pared del hemocele anterior al origen de los parapodios; nP5, nervio delgado, nace cerca del conectivo pleuropedal y se divide en 3 ramas: nP5a, que se dirige hacia el área del ganglio visceral y da lugar a una rama lateral que se conecta con una rama de nV1 para formar el

nervio opalino anterior, nO1, y posteriormente da lugar a otra rama que se conecta con una rama de nV6 para formar el nervio opalino posterior, nO2 (Fig. 33); nP5b, que inerva la región corporal anterior; y nP5c, que se anastomosa con el nervio pleural nL1 inervando la pared corporal anterior; nP6, nervio delgado, se divide en 2 ramas: la interna llega hasta la altura de nP5b, la externa continúa posteriormente, pero ambas ramas inervan la región anterior del parapodio; nP7, nervio largo y delgado, se dirige posteriormente inervando la región posterior de los parapodios; nP8, nervio grueso, nace posterior a nP6, se divide en 2 a 3 ramas que inervan la región media del pie; nP9, nervio grueso y pigmentado, surge dorsal a nP8, inerva la región posterior del pie y una de sus ramas inerva el extremo posterior del parapodio; nP10, nervio muy delgado e impar que nace de la comisura parapedal, se dirige posteriormente inervando la superficie ventral de la masa visceral.

Conectivos cerebro-pleurales (Fig. 28: c.cl) asimétricos, conectivo derecho más largo que el izquierdo, casi el doble de su longitud. Conectivos pleuro-pedales (Fig. 30: c.lp) cortos. Ganglios pleurales (Fig. 30: ga.l), ligeramente diferentes, el izquierdo un poco más grande que el derecho. Nervios del ganglio pleural (Fig. 34): nL1, nervio delgado, nace en la cara posterior del ganglio pleural, se anastomosa con una rama de nP5 inervando la pared corporal dorsal alrededor del anillo nervioso; nL2, nervio delgado y exclusivo del lado izquierdo, nace ventral a nL1 y se dirige posteriormente inervando el borde anterior del pericardio, parece equivalente a la rama opalina del nervio pedal derecho nP5a. Conectivos pleuroviscerales (Fig. 30: c.lv) cerca de 2 veces la longitud del anillo nervioso. Ganglio visceral (Fig. 30: ga.v) formado por 2 hemiganglios, con un nódulo en el extremo anterior de cada uno que representa el ganglio parietal reducido. Nervios del ganglio visceral (Fig. 33): nV1, nervio delgado, inerva la región alrededor de la abertura genital y emite una rama que se anastomosa con una rama de nP5a para formar el nervio opalino nO1; nV2, nervio grueso, inerva el osfradio y la región branquial; nV3, nervio muy delgado, inerva la bursa copuladora y continúa hasta llegar a la aorta gástrica; nV4, inerva la pared del pericardio;

nV5, nervio delgado, basalmente unido con nV4 conduce a un ganglio genital del cual se ramifican los nervios que inervan el sistema reproductor hermafrodita; nV6, nervio largo y delgado, inerva la región alrededor del sifón anal y emite una rama que se anastomosa con una rama de nP5a para formar el nervio opalino nO2.

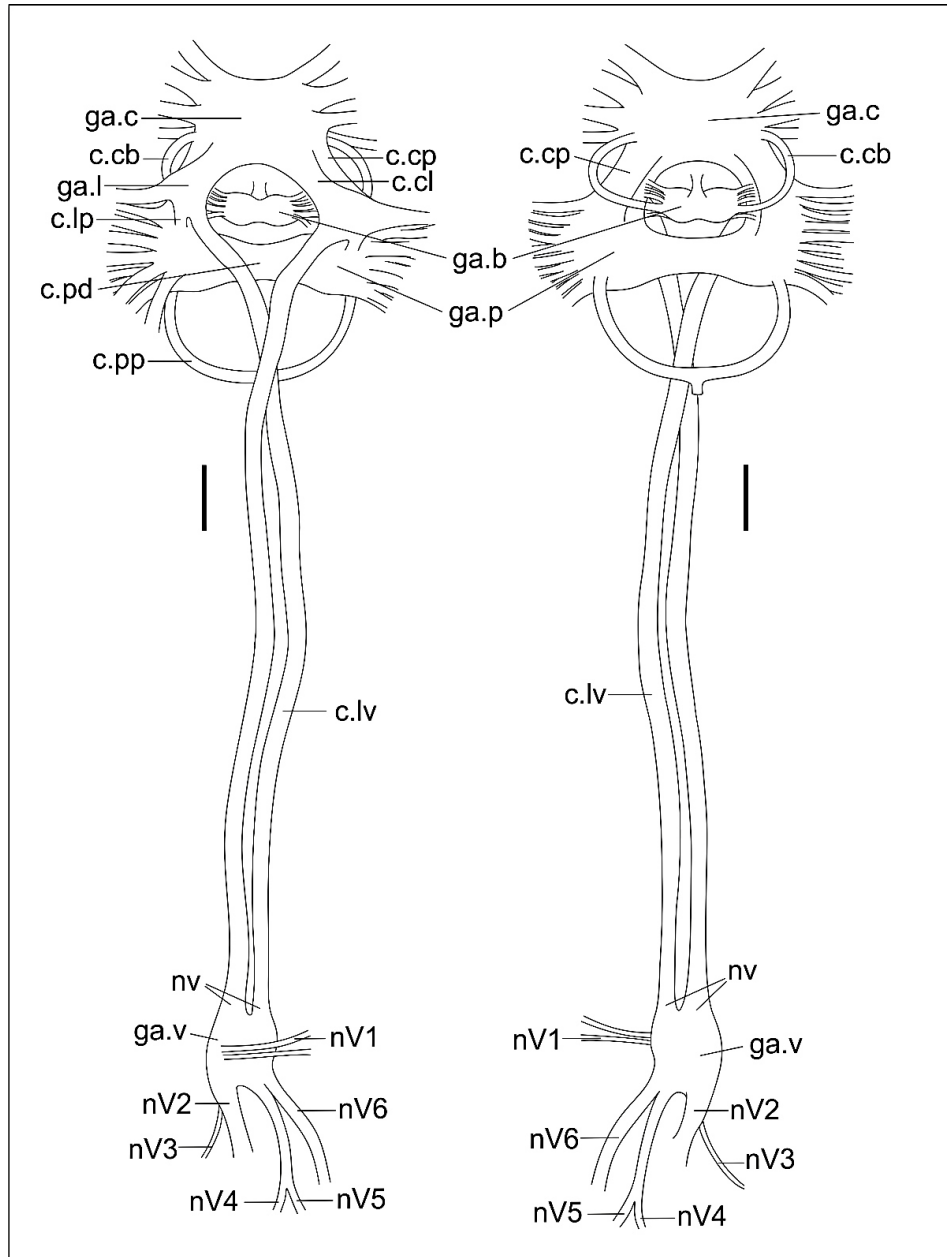


Figura 30. Vista dorsal y ventral del sistema nervioso de *Aplysia (Aplysia) nigra*. c.cb, conectivo cerebrobucal; c.cl, conectivo cerebropleural; c.cp, conectivo cerebropedal; c.lp, conectivo pleuropedal; c.lv, conectivo pleurovisceral; c.pd, comisura pedal; c.pp, comisura parapedal; ga.b, ganglios bucales; ga.c, ganglios cerebrales; ga.l, ganglios pleurales; ga.p, ganglios pedales; ga.v, ganglio visceral; nV1-6, nervios del ganglio visceral. Escala: 5 mm.

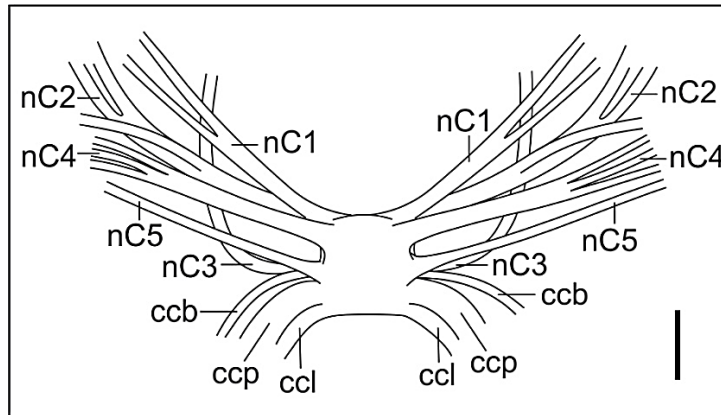


Figura 31. Vista dorsal del ganglio cerebral de *Aplysia (Aplysia) nigra*. Escala: 2 mm.

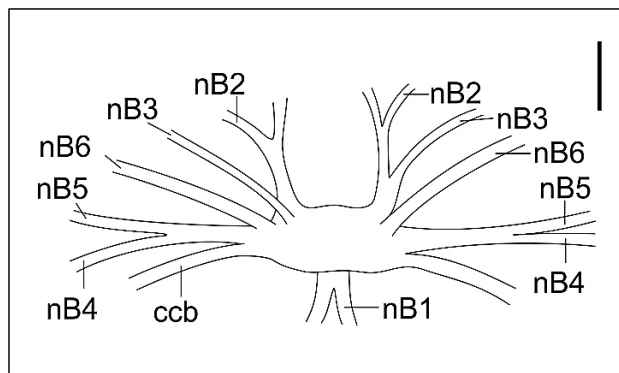


Figura 32. Vista dorsal del ganglio bucal de *Aplysia (Aplysia) nigra*. Escala: 2 mm.

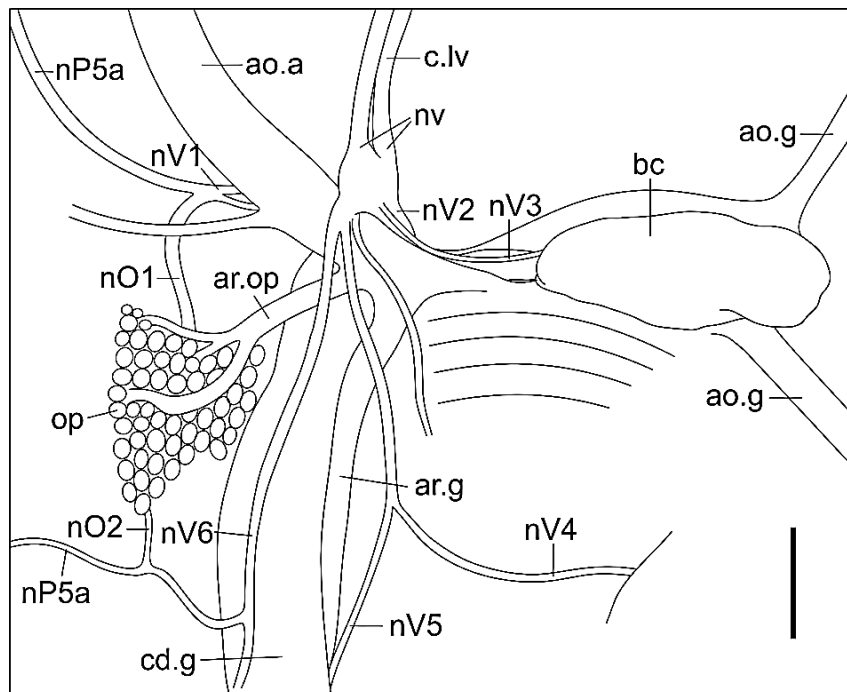


Figura 33. Vista ventral del ganglio visceral de *Aplysia (Aplysia) nigra*. Escala: 5 mm.

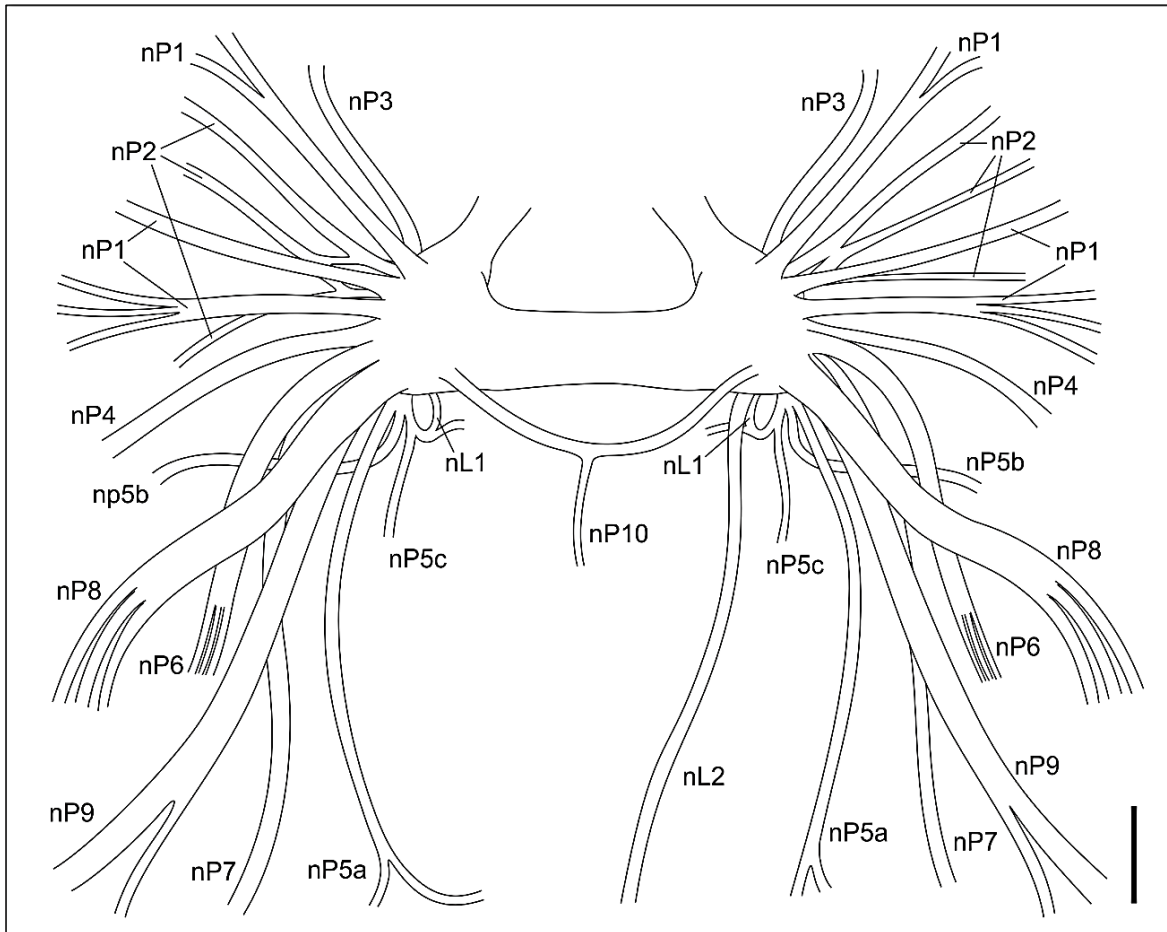


Figura 34. Vista dorsal del ganglio pedal de *Aplysia (Aplysia) nigra*. Escala: 2 mm.

Ecología

D'Orbigny (1837) mencionó que esta especie es abundante en bahías de arena y fondos fangosos de la costa oriental de la Isla San Lorenzo, Callao. Paredes et al. (1988) la reportaron para playas y fondos arenosos en el área de Pisco. En julio de 2017 se colectaron varios individuos en época de desove en San Francisco, Ancón (Lima) en la playa arenosa con algas alrededor, comprobando que la secreción de la glándula de tinta es de color blanco (F. Cardoso, com. pers.). Entre fines de diciembre de 2017 y principios de enero de 2018 se observaron varios individuos desovando en Pucusana (Lima) por debajo del nivel de la marea baja, adheridos fuertemente a rocas grandes y cubiertas de algas. En marzo de 2018 se observaron en Ancón algunos individuos en un ambiente

parecido, adheridos fuertemente por el pie a bloques rocosos grandes que se encuentran en el saliente occidental de playa Hermosa. Individuos varados en playas arenosas se encontraron en Los Órganos (Piura) y Chorrillos (Lima). En ningún caso se observaron agregaciones de más de 10 individuos y parece ser localmente menos abundante que *Aplysia inca*; sin embargo, buzos y pescadores de la zona comentaron que durante el verano es posible ver varamientos de grandes números de esta especie en Pucusana y Ancón; desafortunadamente, durante el periodo de colecta de esta tesis no se pudo corroborar este fenómeno en *Aplysia nigra*.

Distribución

Endémica de Perú; desde Máncora (Piura) hasta Laguna Grande (Ica).

Nuevas localidades reportadas: Laguna Grande (Ica), Pucusana (Lima), Chorrillos (Lima), Chimbote (Ancash) y Los Órganos (Piura) (Fig. 35).

Ha sido reportada previamente para Pisco (Paredes et al. 1988), Ancón y Barranca (Paredes et al. 1999a), Isla Lobos de Tierra (Ramírez et al. 2015) y Puerto Malabrigo (Flores 2014). Alamo & Valdivieso (1997) la reportaron para Paita, probablemente por una confusión con *Aplysia rangiana*, que fue registrada para la misma localidad bajo el nombre de *Aplysia juliana*. Nakamura (2007: Fig. 21) incluyó la fotografía de un ejemplar de *A. nigra* bajo el nombre de *A. juliana*, el cual fue colectado en Máncora en 2005 (K. Nakamura, com. pers.), lo que convierte a esta localidad en el registro más septentrional de *A. nigra*.



Figura 35. Mapa de distribución de *Aplysia (Aplysia) nigra*

Aplysia (Aplysia) sp. 1

(Fig. 36-59)

Material Examinado

2 especímenes, 66 y 69 mm; Máncora (Piura), intermareal arenoso; cols. F. Cardoso y C. Paredes, 06/09/2006; **LaBSIM** 15.06-0014.

Diagnosis

Animales de tamaño mediano. Cuerpo suave, ovalado y aplanado. Tentáculos cefálicos cortos, gruesos y enrollados. Rinóforos gruesos y distantes entre si. Pie muy ancho, pero poco grueso, con una cola casi tan ancha como el resto del pie, sin formar una ventosa. Parapodios estrechos, rígidos, posteriormente fusionados formando una cámara parapodial. Manto aplanado y poco diferenciado. Abertura del manto pequeña y redonda. Sifón anal ancho, corto y tubular. Superficie corporal en ejemplares preservados de color marrón oliva, sin ningún tipo de ornamentación, excepto por bandas claras alternándose con bandas oscuras en el margen interno de los parapodios. Concha grande, ligeramente arqueada; seno anal amplio y ligeramente cóncavo. Rádula hasta 58 x 2.27.1.27.2 dientes; diente raquídeo ancho, cúspide central no denticulada; dientes laterales alargados, cúspide principal no denticulada, con 1 cúspide lateral reducida. Mandíbulas gruesas con ligeras crestas longitudinales, y borde ligeramente festoneado. Saco del pene armado con varias hileras de protuberancias espinosas elevadas y ramificadas. Pene grueso, espatulado, armado con protuberancias espinosas en su región basal, con la punta bilobulada.

Descripción

Morfología Externa.- Animal más grande llegó a medir 69 mm de longitud; cuerpo suave, ovalado y aplanado; más ancho en la región visceral, estrechándose gradualmente hacia la región cefálica (Figs. 36A-37). Región cefálica representando menos de un quinto de la

LT. Tentáculos cefálicos (Figs. 36A y 37A-B: tc) cortos, gruesos, enrollados, con su base más estrecha. Lóbulos orales (Fig. 37C: l.or) integrados en la superficie ventral del velo oral. Rinóforos (Figs. 36A y 37A-B: ri) cónicos, gruesos, y distantes entre sí, con una hendidura distal poco notoria. Pie muy ancho, poco grueso, con una cola bastante ancha (Fig. 36B). Propodio (Figs. 36B y 37C: pr) contraído, formando un par de lóbulos ligeramente marcados en su margen anterior. Mesopodio (Figs. 36B y 37C: ms) bastante ancho, ocupando más de 1/3 de la longitud del pie. Metapodio (Figs. 36B y 37C: me) muy ancho, pero no bien diferenciado del mesopodio, sin formar una ventosa. Parapodios (Figs. 36A y 37A-B: pa) estrechos, rígidos, separados anteriormente, fusionados posteriormente formando una cámara parapodial, con lóbulos parapodiales poco desarrollados en el borde anterior de los parapodios (Fig. 37B: l.pa). Manto relativamente grande, plano, ovalado, poco diferenciado, ocupando más de 1/3 de la longitud corporal (Figs. 36A y 37A: ma). Margen derecho del manto sin cubrir por completo la branquia. Cavidad paleal relativamente pequeña, rodeada por la cámara parapodial. Abertura del manto (Figs. 37A y 39: ab.m) pequeña, en promedio el 8% de la longitud del manto, circular, plana, ubicada en el centro del manto. Sifón anal (Figs. 36A, 37A y 38: sa) ancho, corto y tubular, sin sobresalir de la cámara parapodial, ocupando 1/4 de la longitud del manto, se comunica con el exterior mediante un sifón exhalante formado por el borde posterior de los parapodios. Glándula opalina simple y multipora, con numerosas aberturas muy pequeñas ocupando un área relativamente grande en el suelo de la cavidad paleal (Fig. 40). Los especímenes examinados presentaron las siguientes medidas en promedio (n = 2, ver Tabla 10): Longitud Corporal, 68 mm; Ancho Corporal, 42 mm; Altura Corporal, 39 mm; Longitud del Pie, 68 mm; Ancho del Propodio, 19 mm, Ancho del Mesopodio, 33 mm; Ancho del Metapodio, 36 mm; Longitud del Manto, 32 mm; y Ancho del Manto, 20 mm.

Coloración externa.- Solo se tienen datos del animal preservado (Fig. 36A-B). Superficie corporal de color marrón oliva, con áreas más oscuras en la región cefálica, manto, branquia y pie; la superficie interna de los parapodios tiene áreas más claras alternando con áreas oscuras en su margen. Se desconoce el color de las secreciones de la glándula de tinta y glándula opalina.

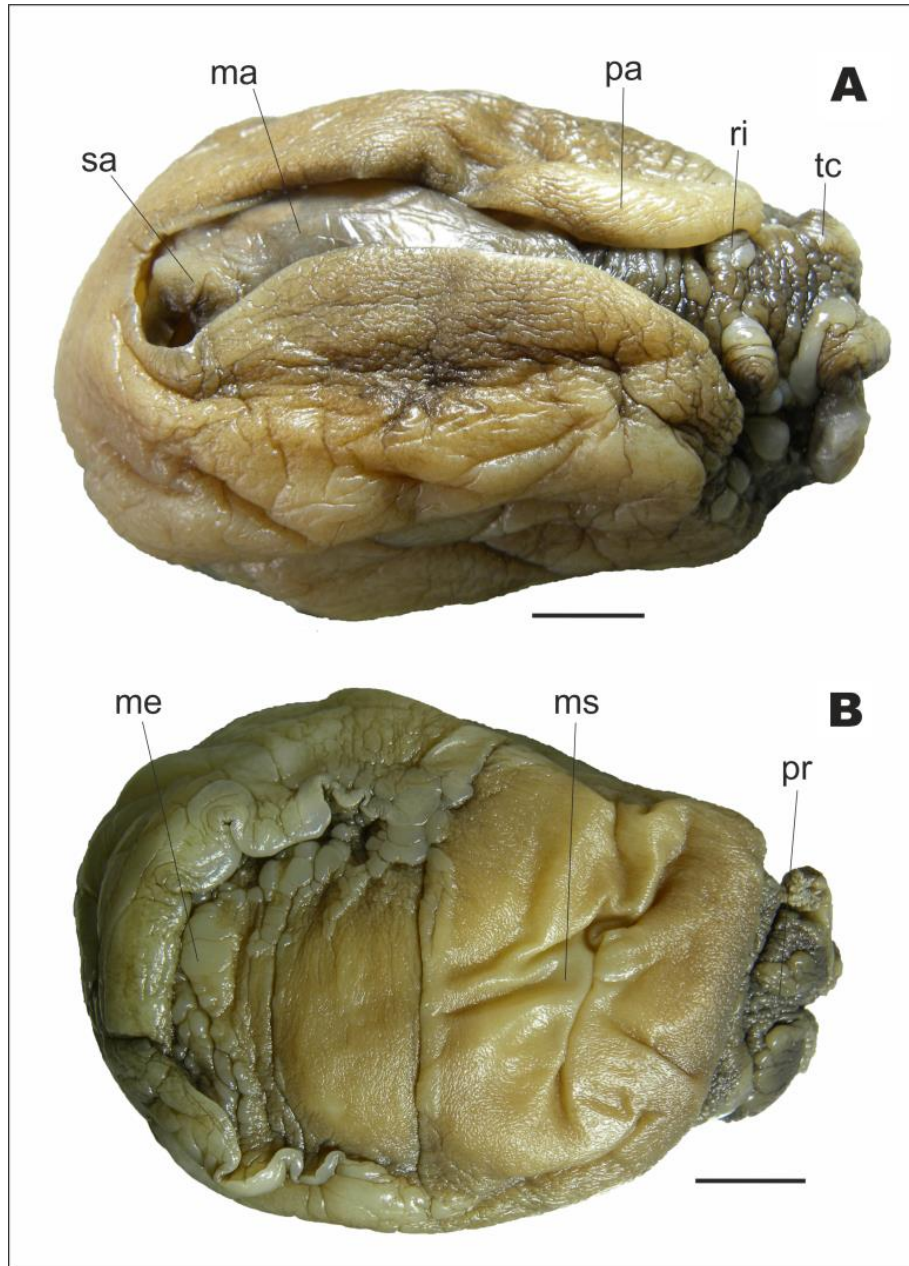


Figura 36. Vista dorsal y ventral de un ejemplar preservado de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1. **A**, vista dorsal. **B**, vista ventral. ma, manto; me, metapodio; ms, mesopodio; pa, parapodios; pr, propodio; ri, rinóforos; sa, sifón anal; tc, tentáculos cefálicos. Escala: 10 mm.

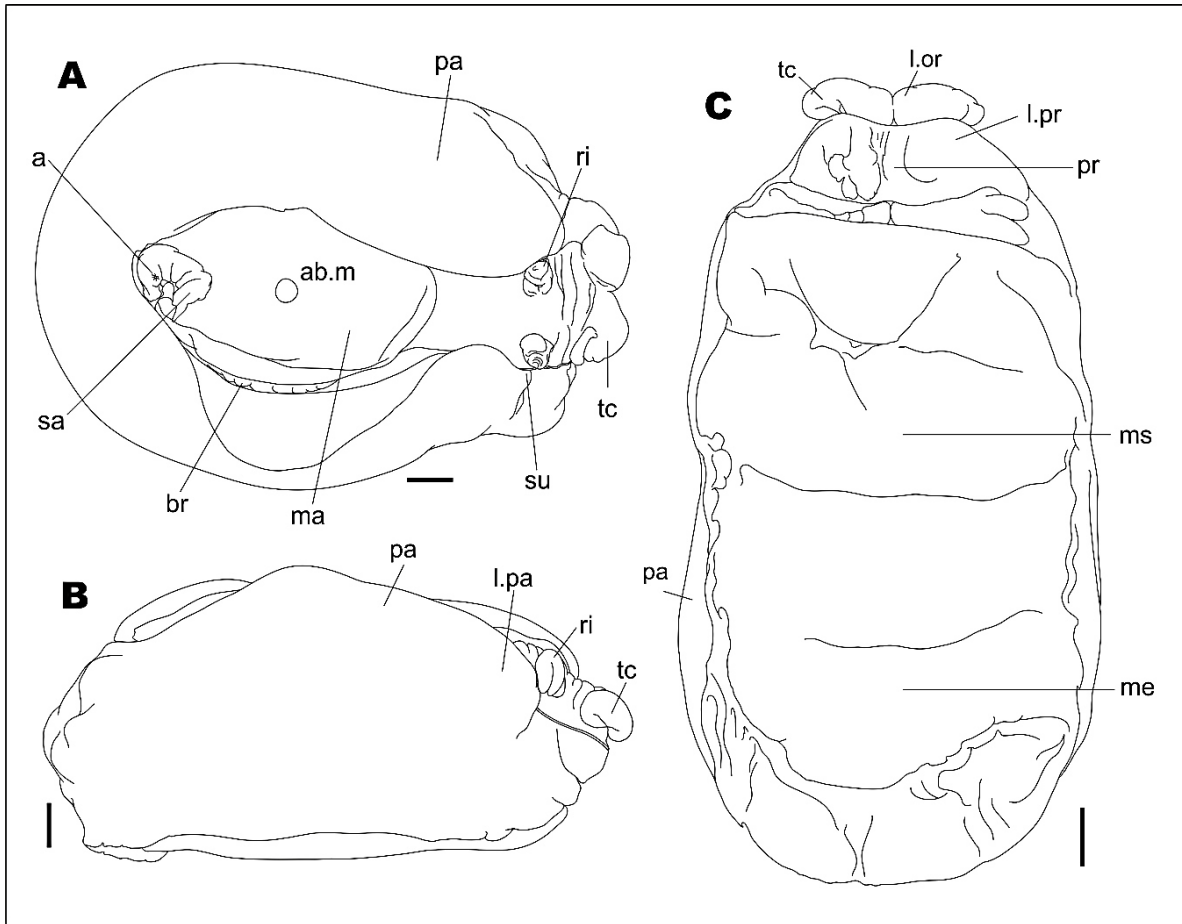


Figura 37. Morfología externa de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1. **A**, vista dorsal, con los parapodios separados para mostrar el manto. **B**, vista lateral. **C**, vista ventral. ab.m, abertura del manto; a, ano; ab.g, abertura genital; ab.o, abertura de la glándula opalina; br, branquia; l.or, lóbulo oral; l.pa, lóbulo parapodial ma, manto; me, metapodio; ms, mesopodio; oj, ojos; pa, parapodios; pr, propodio; ri, rinóforos; sa, sifón anal; su, surco seminal; tc, tentáculos cefálicos. Escala: 5 mm.

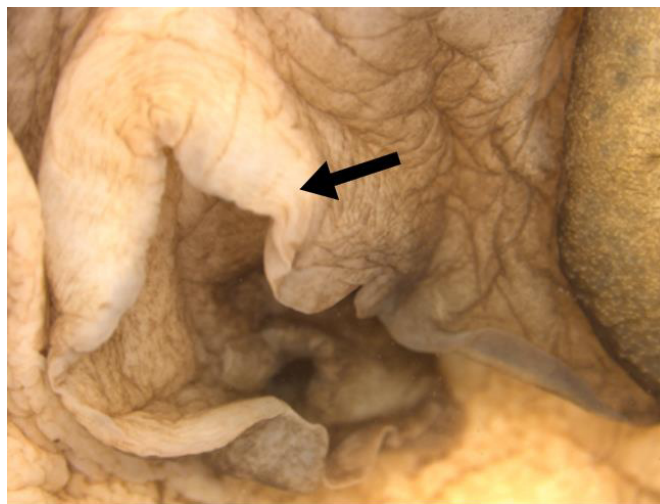


Figura 38. Sifón anal de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1

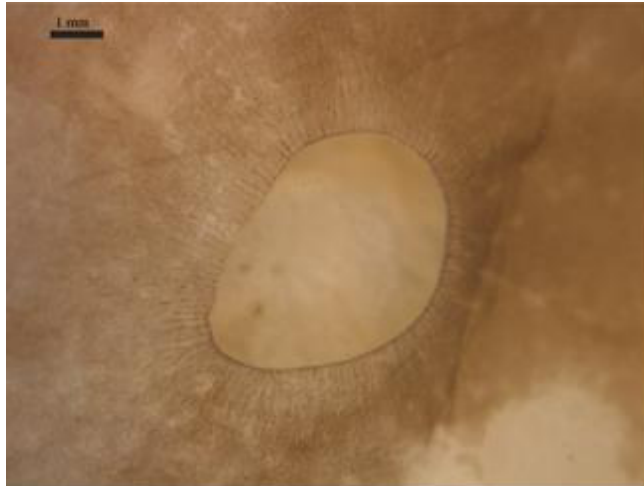


Figura 39. Abertura del manto de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1. Escala: 1 mm.

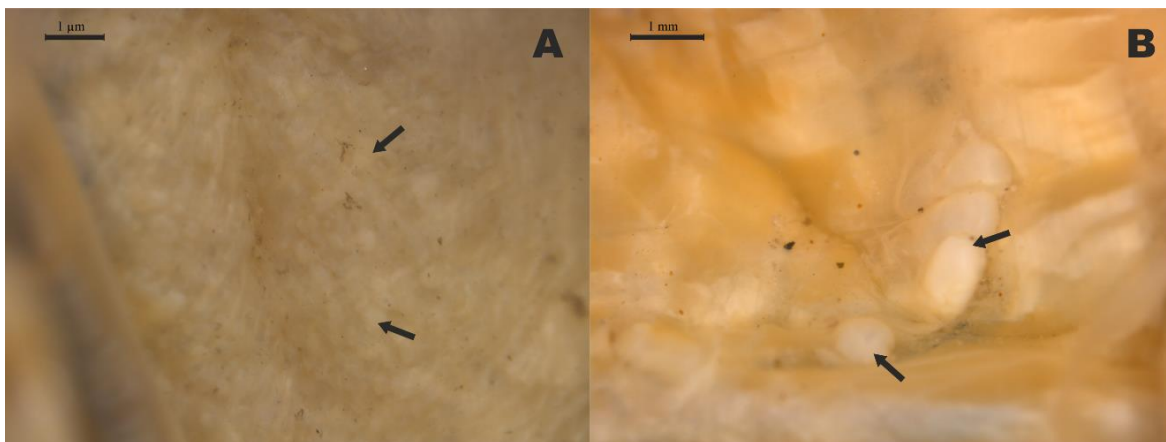


Figura 40. Glándula opalina de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1. **A**, abertura de la glándula opalina. **B**, glándula opalina. Escala: 1 mm.

Concha.- Grande, su longitud mayor a 1/3 de la longitud corporal, ligeramente arqueada, ovalada, relativamente estrecha, más ancha cerca del seno anal; margen izquierdo ligeramente convexo; margen derecho casi recto, estrechándose gradualmente hacia el ápice; ángulo anal obtuso; seno anal ancho y ligeramente cóncavo (Fig. 41). Protoconcha no observada debido a la ausencia de lámina cálcarea. Escultura formada por líneas concéntricas muy finas. En la Tabla 3 se detallan medidas y proporciones de la concha.

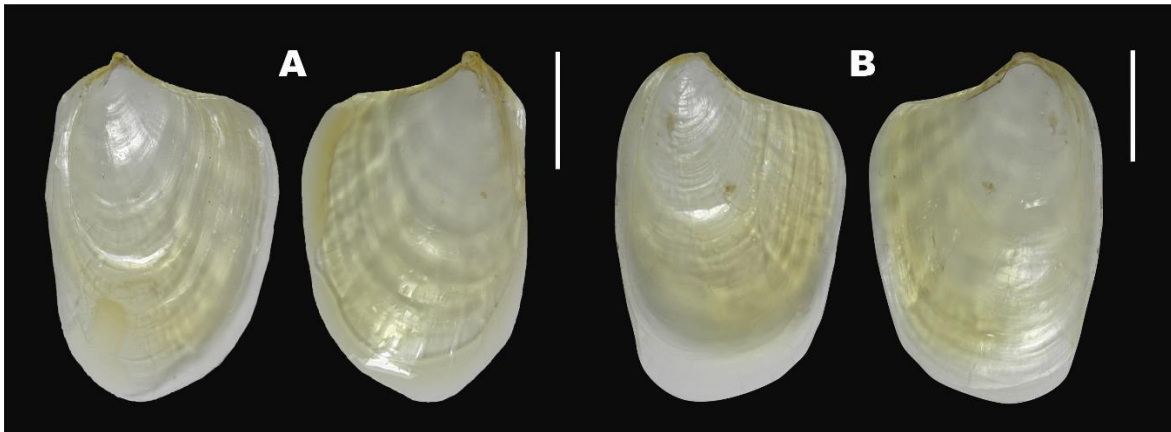


Figura 41. Vista ventral y dorsal de la concha de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1. **A**, LaBSIM 15.06-0014.1. **B**, LaBSIM 15.06-0014.2. Escala: 10 mm.

Tabla 3. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), longitud de la concha (LC), ancho de la concha (AC), porcentaje de la longitud de la concha respecto a la longitud del cuerpo (%LT) y proporción longitud/ancho de la concha (r) en *Aplysia (Aplysia)* sp. 1.

Código	Localidad	LT	LC	AC	%LT	r
LaBSIM 15.06-0014.1	Máncora	66	28.32	19.84	42.9	1.43
LaBSIM 15.06-0014.2	Máncora	69	30.52	20.58	44.2	1.48
				\bar{x}	43.6	1.46
				s	0.92	0.04

Rádula.- Diente raquídeo ancho (Fig. 42), especialmente en la base; cúspide central robusta y triangular, no denticulada; 2 cúspides secundarias pequeñas a cada lado de la cúspide central, no denticuladas. Dientes laterales alargados; cúspide principal robusta y triangular, no denticulada, excepto por 1 dentículo basal pequeño en su margen interior; con 1 cúspide lateral reducida. Dientes marginales pequeños, con la cúspide principal reducida. Formula: 58 x 2.27.1.27.2 (LaBSIM 15.06-0014.2, Figs. 42-43).

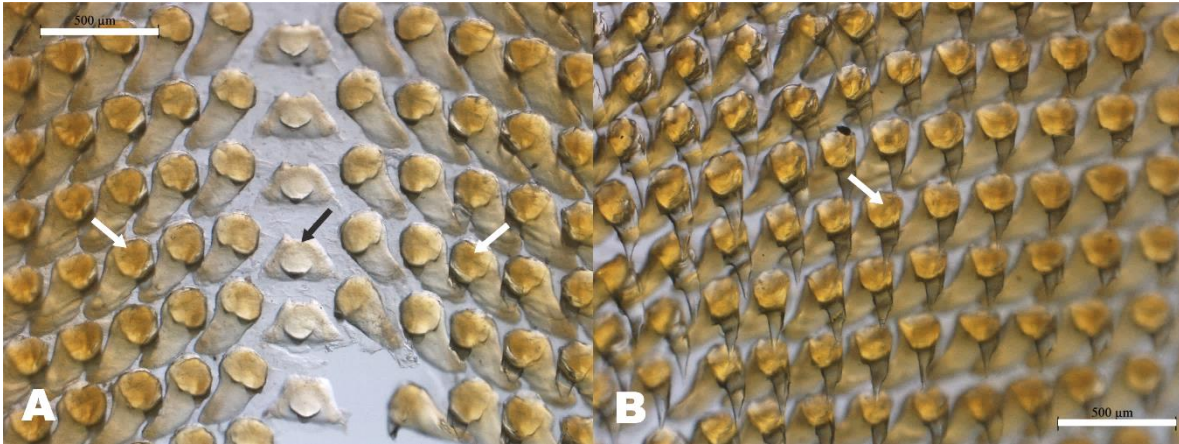


Figura 42. Rádula de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1 (LaBSIM 15.06-0014.2). Flecha negra, diente raquídeo; flecha blanca, dientes laterales. Escala: 500 μ m.

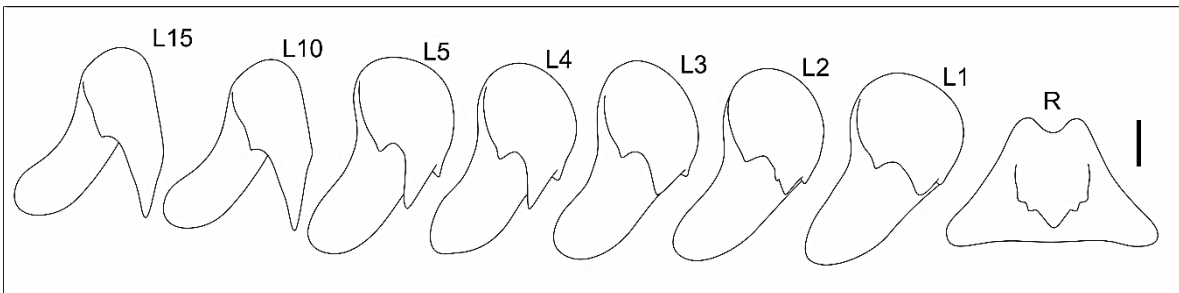


Figura 43. Detalles de la rádula de *Aplysia (Aplysia)* sp 1 (LabSIM 15.06-0014.2). R, diente raquídeo; L1-L15, dientes laterales. Escala: 50 μ m.

Mandíbulas.- Gruesas, con ligeras crestas longitudinales, más de 2 veces más anchas que largas, bordes anterior y posterior ligeramente festoneados (Fig. 44A). Elementos mandibulares alargados, fuertemente curvos hacia el extremo distal; punta ligeramente más estrecha, con un surco alargado cerca de su extremo (Fig. 44B-D).

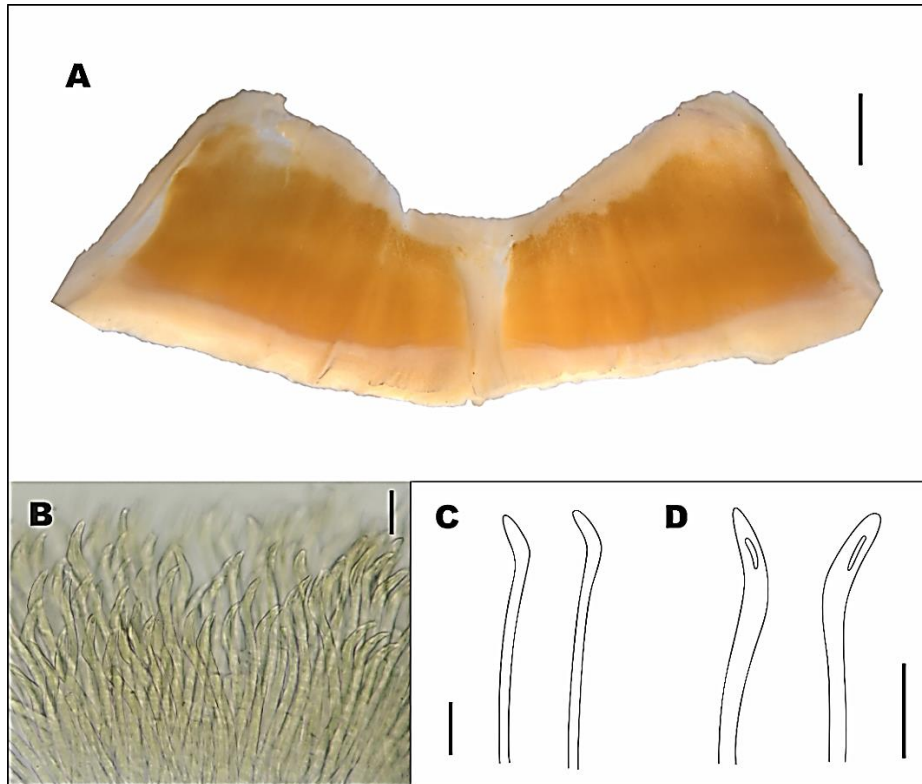


Figura 44. Mandíbulas y elementos mandibulares de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1. **A**, mandíbulas. **B-D**, elementos mandibulares, en D se muestra la punta de los elementos mandibulares. A, escala: 1 mm; B-D, escala: 50 μ m.

Vaina del Pene y Pene.- Vaina del pene con canal y saco del pene bien diferenciados.

Canal del pene (Fig. 45: cp) grueso, con pliegues elevados en su superficie interna. Saco del pene (Fig. 45: sp) grande, delgado, armado con protuberancias espinosas distribuidas en varias hileras longitudinales concentradas en la superficie opuesta al surco seminal. Protuberancias espinosas del saco elevadas y ramificadas, con una espina en el extremo de cada rama (Fig. 46A-B: ps). Pene grueso, espatulado, ~5 veces más largo que ancho, armado con 3-4 hileras longitudinales de pequeñas protuberancias espinosas distribuidas en la región basal del pene opuesta al surco seminal, ocupando 1/4 de la longitud del pene (Fig. 46C-D: pp). Punta del pene bilobulada, el surco seminal termina en el lóbulo más corto y ancho, el otro lóbulo es cónico (Figs. 45B y 46C: pe). Un par de músculos retractores gruesos (Fig. 45: mr). Músculos protractores formados por varias fibras musculares delgadas.

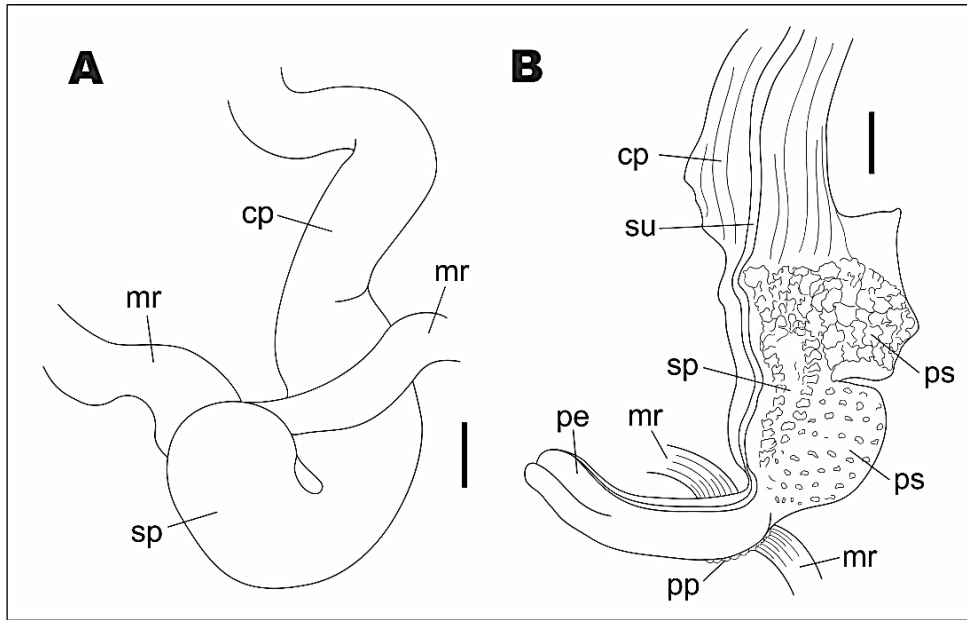


Figura 45. Vaina del pene y pene de *Aplysia* (*Aplysia*) sp. 1. **A**, vaina del pene retraída. **B**, vaina del pene abierta mostrando el pene. cp, canal del pene; mr, músculos retractores del pene; pe, pene; pp, protuberancias espinosas del pene; ps, protuberancias espinosas del saco del pene; sp, saco del pene; su, surco seminal. Escala: 2 mm.

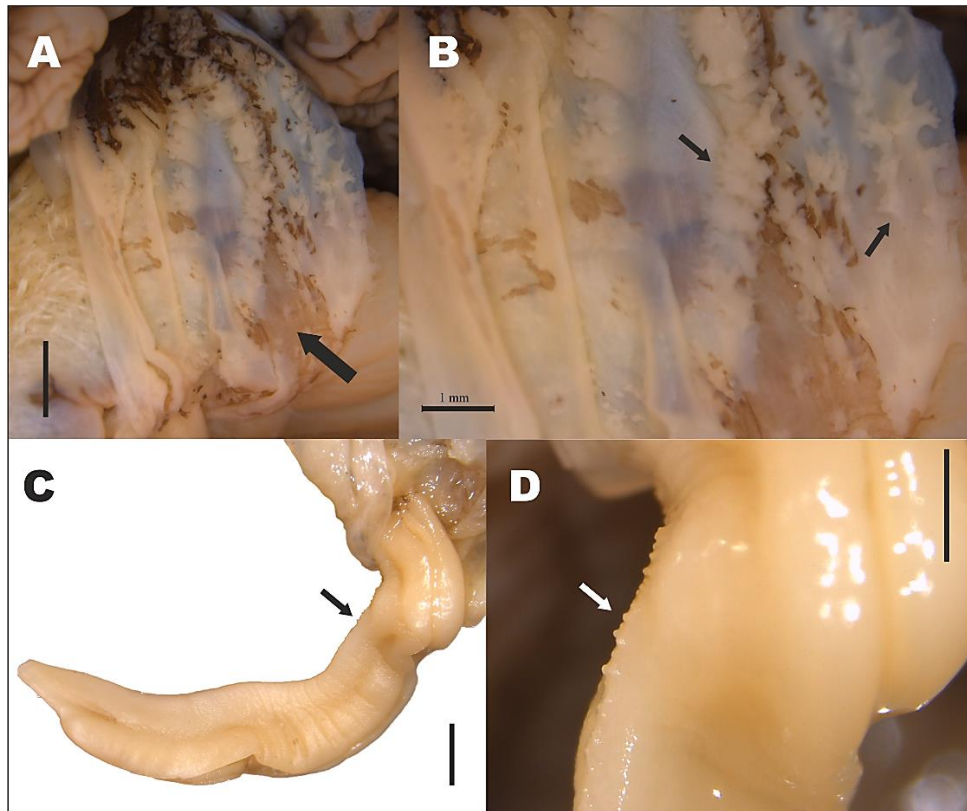


Figura 46. Detalles de la vaina del pene y pene de *Aplysia* (*Aplysia*) sp. 1. **A**, saco del pene. **B**, protuberancias espinosas del saco del pene. **C**, pene. **D**, protuberancias espinosas del pene. Escala: 2 mm.

Sistema Digestivo.- Masa bucal piriforme. Un par de glándulas salivales (Figs. 47A-B y 49: gs) gruesas, aplanadas y más anchas en su zona media. Pliegues dorsales (Fig. 48A-C: pl.d) ocupando la mayor parte de la cavidad oral; elementos palatales densos, curvos hacia el extremo distal, punta alargada y puntiaguda (Fig. 48D-F). Esófago (Fig. 47A-B: es) grueso, con pliegues longitudinales anchos y elevados. Buche (Fig. 47A-B) de pared delgada, ocupando el doble del volumen de la masa bucal, con pliegues transversales y longitudinales anchos y poco elevados; dividido en 2 cámaras por un cinturón transversal de fibras circulares, la cámara anterior (Fig. 47A-B: ca.a) más voluminosa que la cámara posterior (Fig. 47A-B: ca.p). Molleja (Fig. 47A-B: mo) de pared gruesa, ocupando la mitad del volumen del buche; con 12 placas quitinosas grandes y piramidales de base rómbica, distribuidas en tres hileras transversales en la zona posterior de la molleja; con ~60 placas quitinosas medianas a pequeñas, aciculares, de base ovalada o casi circular, distribuidas en varias hileras transversales en la zona anterior de la molleja (Figs. 50 y 52A-D). Cámara de filtración (Fig. 47A-B: cf) de pared delgada, ocupando poco más de la mitad del volumen de la molleja; con numerosos ganchos gástricos pequeños y aciculares, de base circular a ovalada, distribuidos en varias hileras transversales formando una banda diagonal ancha bastante densa (Figs. 51 y 52E-F). Estómago (Fig. 47A-B: et) de pared delgada, más pequeño que la cámara de filtración; con un par de pliegues gástricos poco elevados e irregulares (Figs. 47B y 53: pl.g). Ciego digestivo (Fig. 47B: ci) de pared delgada y ancho igual a la mitad del ancho del estómago; durante la mayor parte de su recorrido oculto dentro de la glándula digestiva, incluyendo su extremo distal en forma de punta enrollada en espiral que esta escondida en un pliegue de la glándula digestiva (Figs. 47D & 54). Intestino (Fig. 47A-B: in) de pared delgada y más ancho que el ciego digestivo, recorriendo una vuelta y media sinuosa y con varios pliegues alrededor de la masa visceral (Fig. 47C), continuando posterior a la gónada como un recto corto que atraviesa la superficie dorsal del hemocele desembocando en el ano.

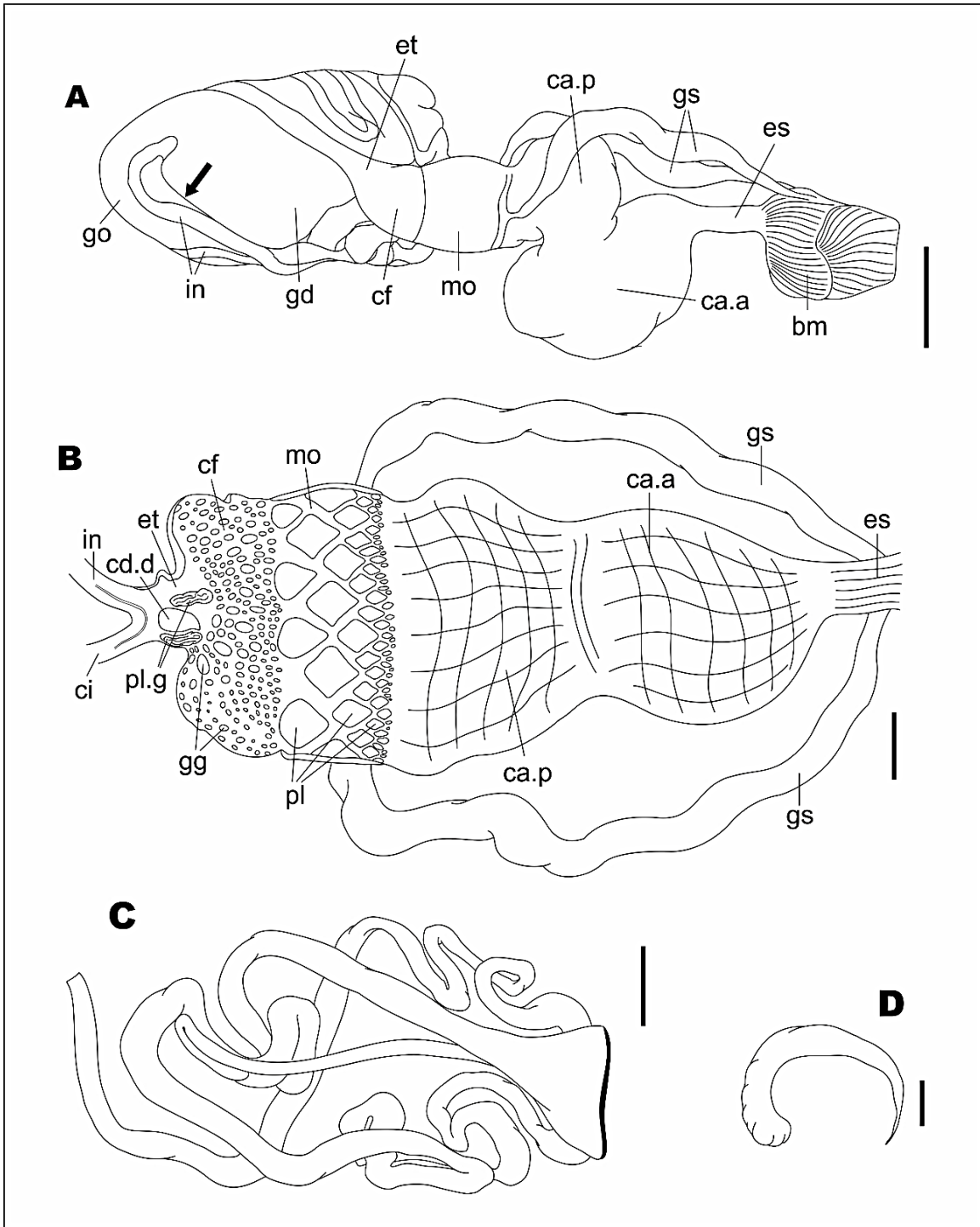


Figura 47. Sistema digestivo de *Aplysia* (*Aplysia*) sp. 1. **A**, vista lateral derecha del sistema digestivo, la flecha señala la ubicación de la punta del ciego. **B**, sistema digestivo abierto. **C**, vista lateral del intestino y ciego digestivo. **D**, ciego digestivo. Abreviaturas: ca.a, cámara anterior del buche; ca.p, cámara posterior del buche; cd.d, conductos hacia la glándula digestiva; ci, ciego digestivo; cf, cámara de filtración; es, esófago; et, estómago; gd, glándula digestiva; gg, ganchos gástricos; go, gónada; gs, glándulas salivales; in, intestino; mo, molleja; pl, placas de la molleja; pl.g, pliegues gástricos; ti, tiflosol. A, escala: 10 mm; B-C, escala: 5 mm; D, escala: 2 mm.

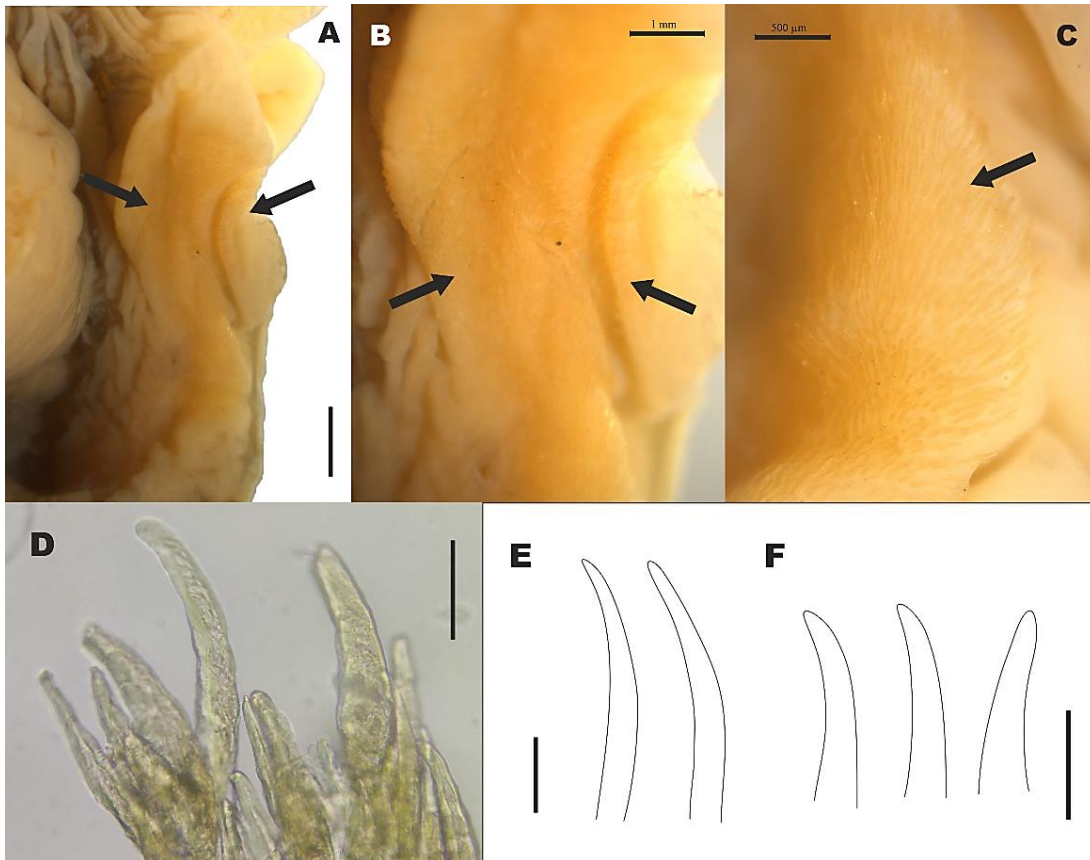


Figura 48. Pliegues dorsales de *Aplysia (Aplysia) sp. 1*. **A-C**, pliegues dorsales, señalados con una flecha. **D-F**, elementos palatales, en F se muestra la punta de los elementos palatales. A, escala: 2 mm; B, escala: 1 mm; C, escala: 500 μm; D-F, escala: 100 μm.

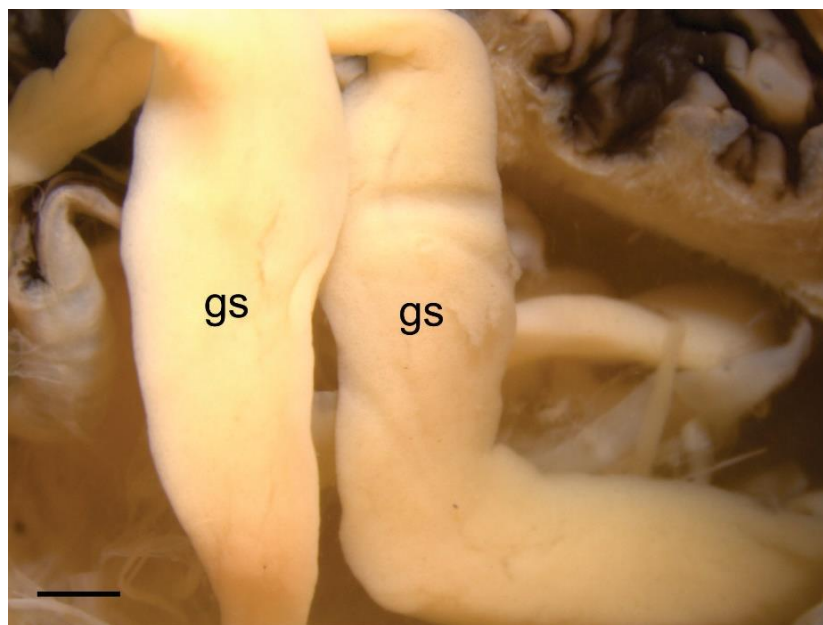


Figura 49. Glándulas salivales de *Aplysia (Aplysia) sp. 1*. gs, glándulas salivales. Escala: 2 mm.

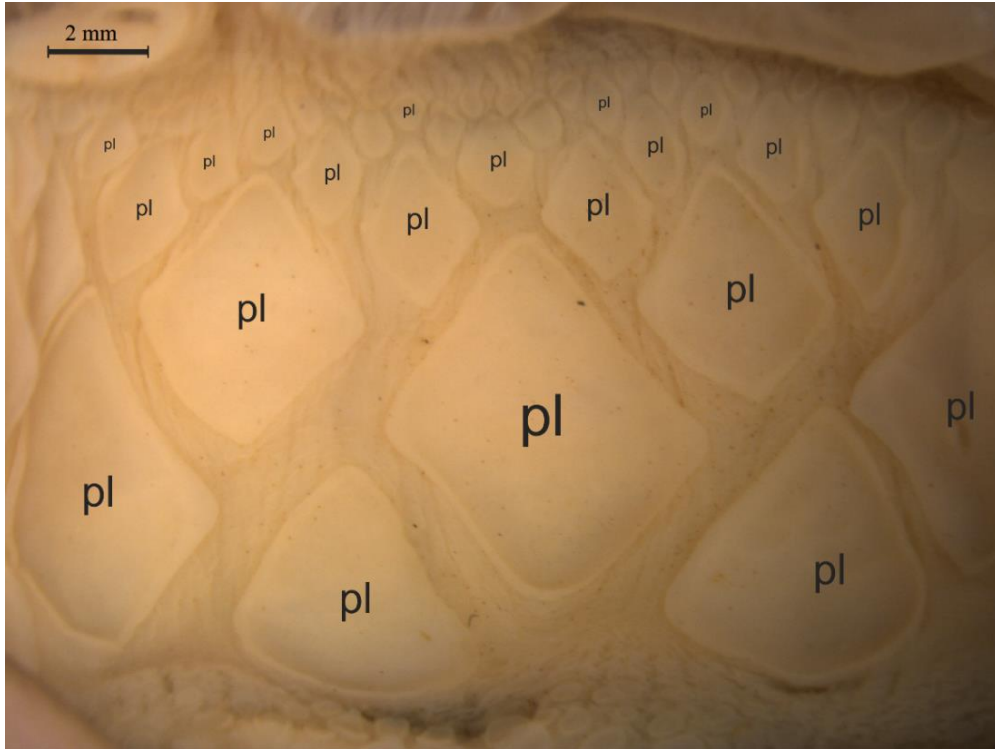


Figura 50. Molleja de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1.
pl, placas de la molleja. Escala: 2 mm

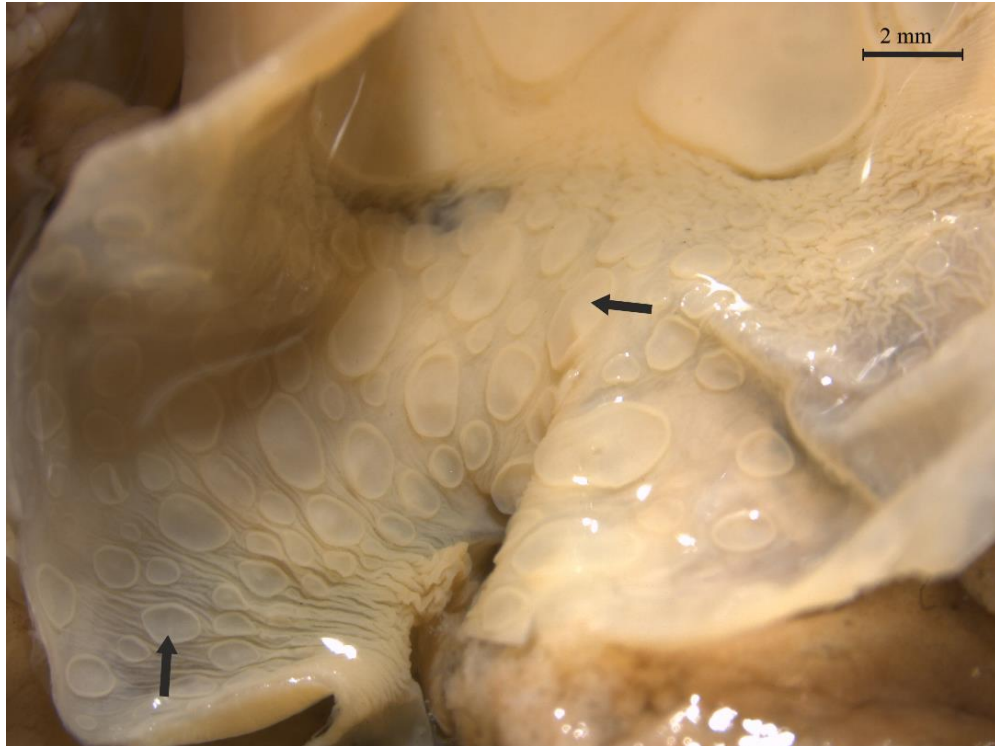


Figura 51. Cámara de filtración de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1, con los ganchos gástricos señalados con una flecha. Escala: 2 mm.

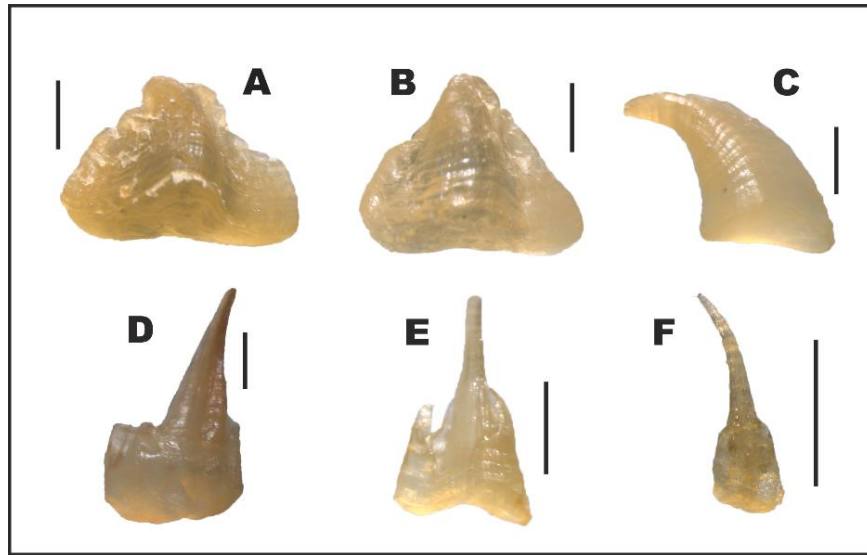


Figura 52. Placas de la molleja y ganchos gástricos de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1. **A-D**, placas de la molleja. **E-F**, ganchos gástricos. A-C, escala: 2 mm; D-F, escala: 1 mm.

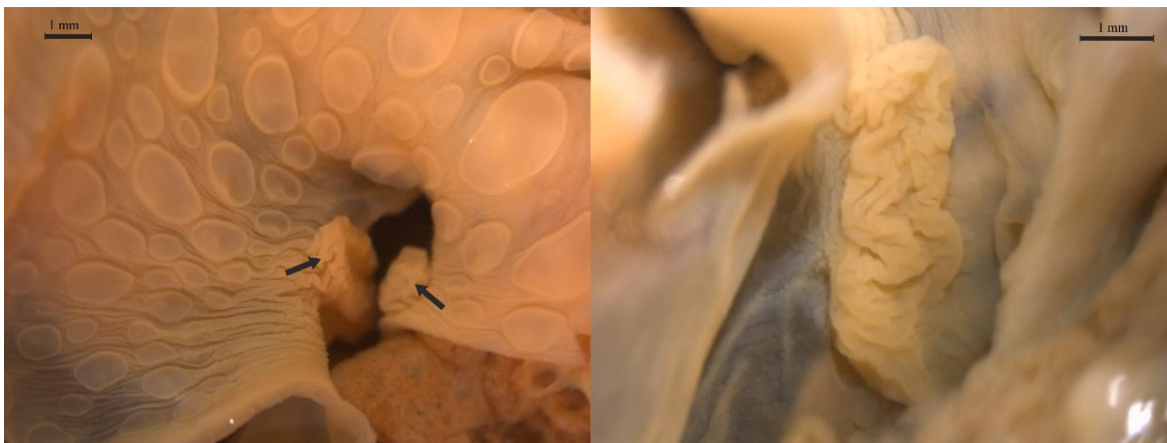


Figura 53. Pliegues gástricos de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1. Escala: 1 mm.

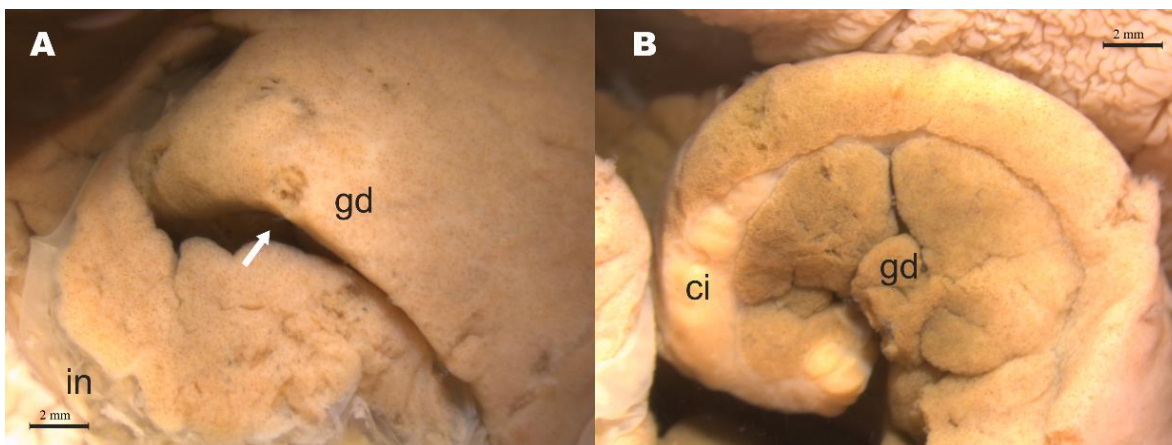


Figura 54. Ciego digestivo de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1. **A**, ubicación del ciego digestivo en la masa visceral. **B**, ciego digestivo. ci, ciego digestivo; gd, glándula digestiva. Escala: 2 mm.

Sistema Reproductor Hermafrodita.- Gónada en el extremo posterior de la masa visceral, más ancha que larga. Conducto preampular (Fig. 55: cd.p) delgado. Ampolla (Figs. 55 y 56B-D: am) ligeramente más gruesa que el conducto preampular, ubicada en la región basal de la glándula nidamental. Conducto posampular delgado. Glándula nidamental (Figs. 55 y 56B-D: gn) ovalada; su volumen inferior al volumen de la gónada. Receptáculo seminal en la región basal de la glándula nidamental, anterior a la ampolla, en forma de U. Conducto hermafrodita grueso (Figs. 55 y 56: cd.g) ligeramente adherido a la pared dorsal del hemocele, aplanado, varias veces más ancho que la ampolla, de recorrido recto en toda su extensión. Bursa copuladora de pared delgada, esférica, fuertemente adherida a la pared dorsal del hemocele. Glándula atrial no diferenciada en la superficie del conducto hermafrodita grueso.

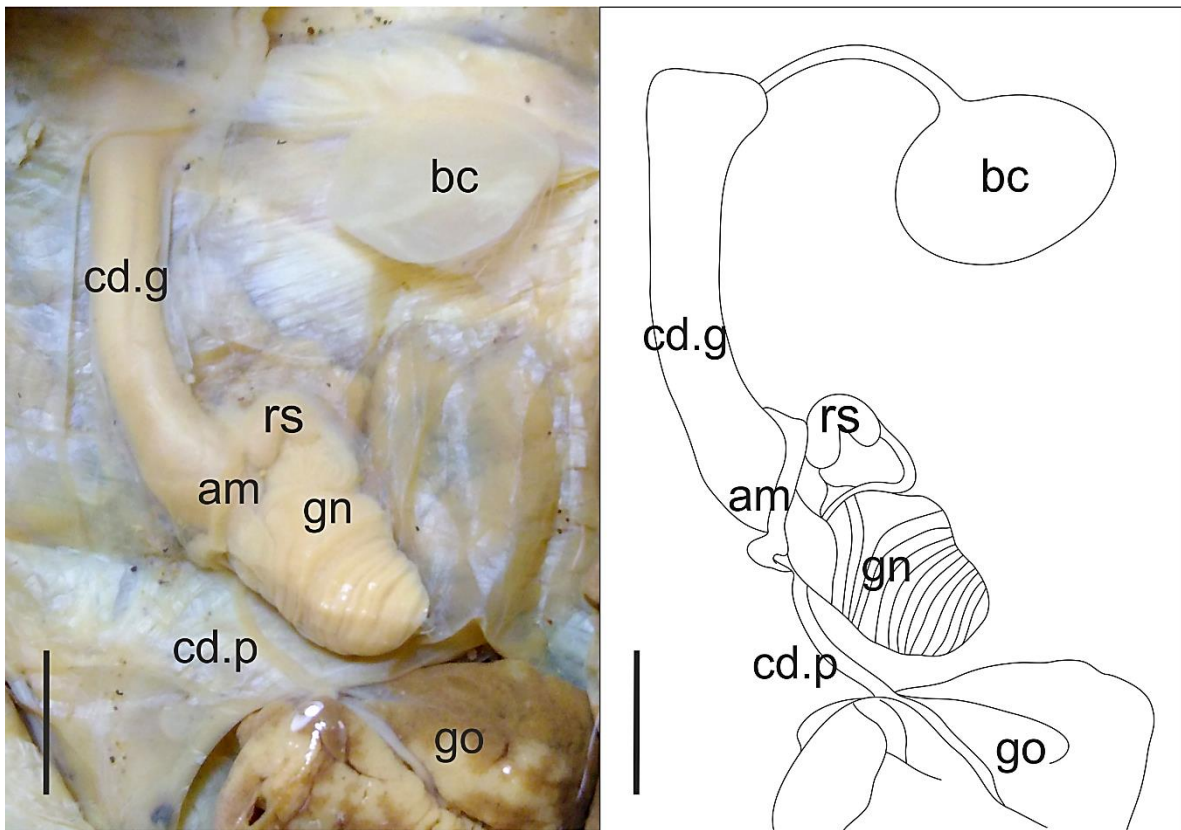


Figura 55. Sistema reproductor hermafrodita de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1. am, ampolla; bc, bursa copuladora; cd.g, conducto hermafrodita grande; cd.p, conducto preampular; gn, glándula nidamental; go, gónada; rs, receptáculo seminal. Escala: 5 mm.

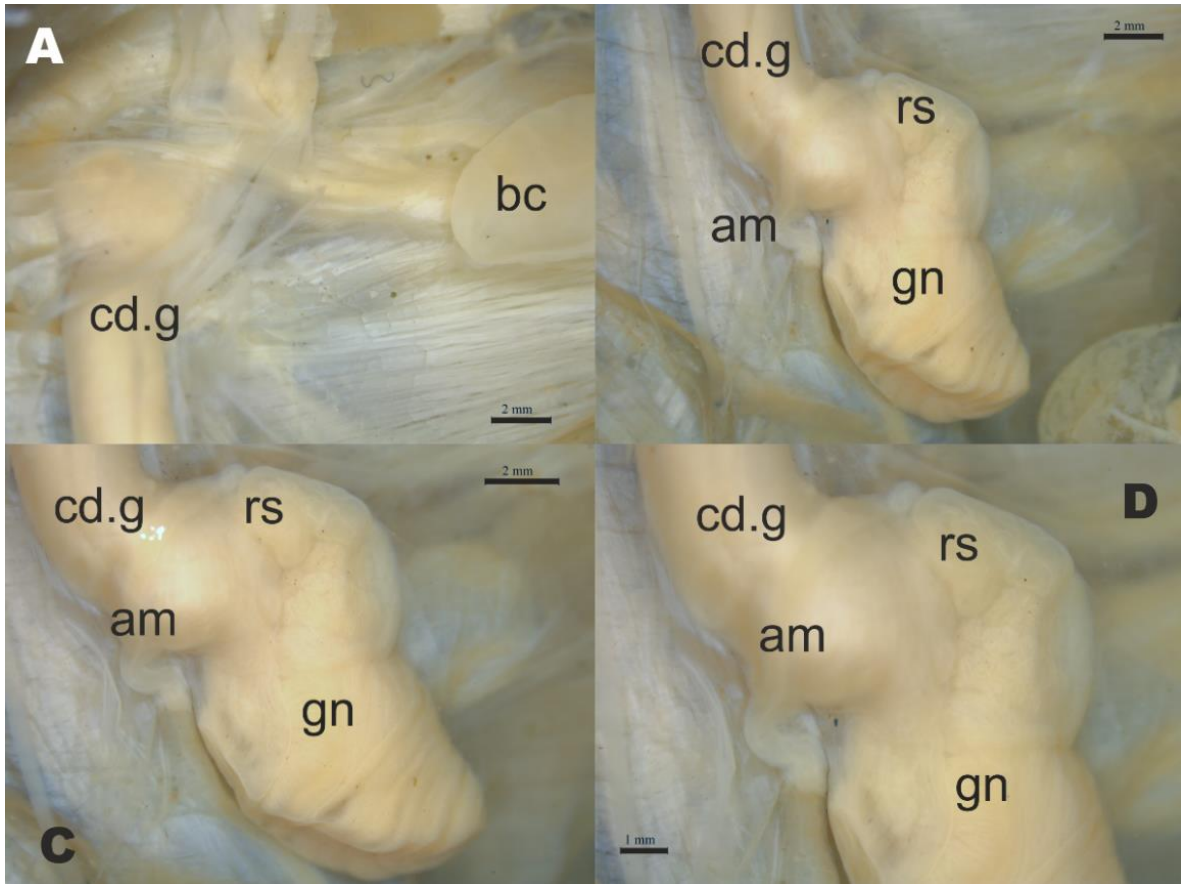


Figura 56. Detalles del sistema reproductor hermafrodita de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1 en vista ventral. **A**, conducto hermafrodita grande y bursa copuladora. **B-D**, ampolla y glándula nidamental. am, ampolla; bc, bursa copuladora; cd.g, conducto hermafrodita grande; cd.p, conducto preampular; gn, glándula nidamental; go, gónada; rs, receptáculo seminal. A-C, escala: 2 mm; D, escala: 1 mm.

Sistema Nervioso.- Anillo nervioso circumesofageal posfaríngeo. Un par de ganglios cerebrales (Fig. 57: ga.c) fusionados, formando un único ganglio cuyo ancho es mayor al ancho de uno de los ganglios pedales. Conectivos cerebro-bucales (Fig. 57: c.cb) relativamente gruesos, de longitud cercana al anillo nervioso. Un par de ganglios bucales (Fig. 57: ga.b) ovalados, menos de la mitad del tamaño del ganglio cerebral, conectados por una comisura muy corta. Conectivos cerebro-pedales (Fig. 57: c.cp) más largos y gruesos que los conectivos cerebro-pleurales. Un par de ganglios pedales (Fig. 57: ga.p) ovalados, siendo los ganglios más grandes del anillo nervioso; comisura pedal (Fig. 57: c.pd) gruesa y larga, comisura parapedal (Fig. 57: c.pp) más delgada y larga que la

comisura pedal. Conectivos cerebro-pleurales (Fig. 57: c.cl) asimétricos, conectivo derecho más largo que el izquierdo, poco menos del doble de su longitud. Conectivos pleuro-pedales (Fig. 57: c.lp) cortos. Ganglios pleurales (Fig. 57: ga.l), ligeramente diferentes, el izquierdo un poco más grande que el derecho. Conectivos pleuroviscerales (Fig. 57: c.lv) más de 2 veces la longitud del anillo nervioso. Ganglio visceral (Fig. 57: ga.v) formado por 2 hemiganglios, con un nódulo en el extremo anterior de cada uno que representa el ganglio parietal reducido. Nervios del ganglio visceral (Fig. 58): nV1, nervio delgado, inerva la región alrededor de la abertura genital y presenta una rama que se anastomosa con nP5a para formar el nervio opalino nO1; nV2, nervio grueso, inerva el osfradio y la región branquial; nV3, nervio muy delgado, inerva la bursa copuladora; nV4, inerva la pared del pericardio; nV5, nervio delgado, basalmente unido con nV4, conduce a un ganglio genital del cual se ramifican los nervios que inervan el sistema reproductor hermafrodita; nV6, nervio largo y delgado, inerva la región alrededor del sifón anal y emite una rama que se anastomosa con nP5a para formar el nervio opalino nO2.

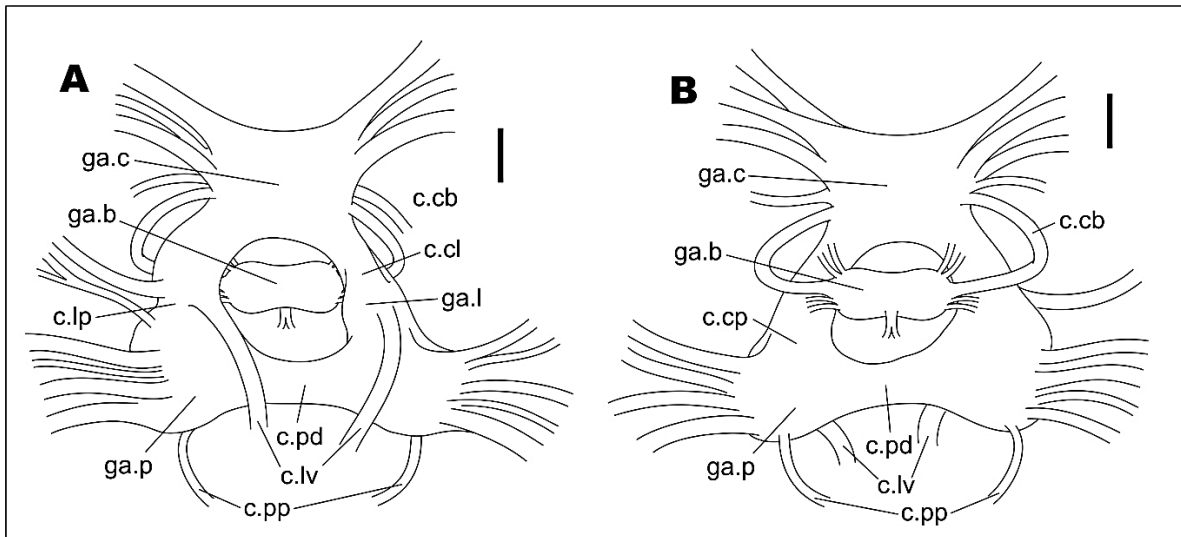


Figura 57. Vista dorsal y ventral del anillo nervioso de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1. c.cb, conectivo cerebrobucal; c.cl, conectivo cerebropleural; c.cp, conectivo cerebropedal; c.lp, conectivo pleuropedal; c.lv, conectivo pleurovisceral; c.pd, comisura pedal; c.pp, comisura parapedal; ga.b, ganglios bucales; ga.c, ganglios cerebrales; ga.l, ganglios pleurales; ga.p, ganglios pedales. Escala: 1 mm.

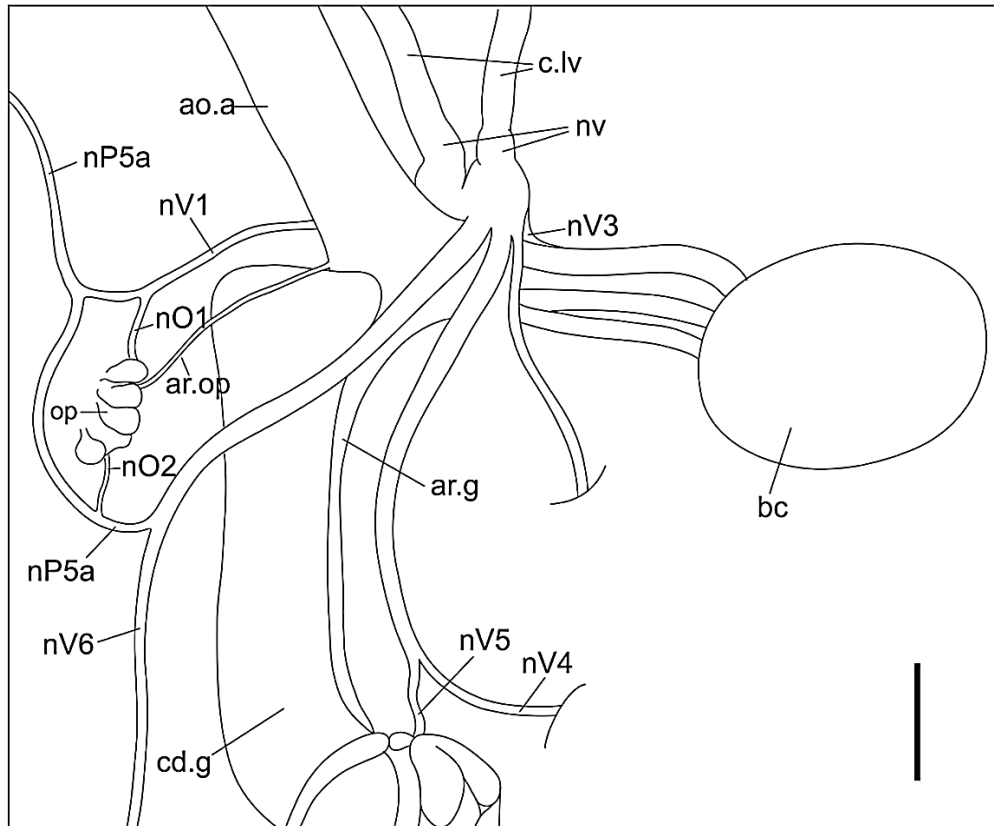


Figura 58. Vista ventral del ganglio visceral de *Aplysia (Aplysia)* sp. 1. Escala: 2 mm.

Comentarios

Aunque *Aplysia* sp. 1 tiene mucho en común con *A. nigra*, incluyendo el desarrollo de parapodios cortos cubriendo la mayor parte del manto; puede diferenciarse por el cuerpo menos robusto, la coloración marrón oliva, y la concha ovalada con el seno anal cóncavo. Tanto la forma como la coloración del cuerpo de *Aplysia* sp.1 son especialmente llamativos porque el material revisado de *A. nigra* es profundamente negro, y aunque los ejemplares preservados pueden adquirir tonos grises o descolorarse por completo, nunca toman un color cercano al observado en *Aplysia* sp.1; por otro lado, la dureza y rigidez del cuerpo de *A. nigra* se acentúa en los ejemplares preservados, mientras que el cuerpo de *Aplysia* sp. 1 es suave y blando. Otra diferencia observada fue que el metapodio en *Aplysia* sp. 1 no es tan grueso ni voluminoso como el de *A. nigra*. La identidad de esta especie necesita ser corroborada mediante la colecta y revisión de nuevos ejemplares.

Ecología y Distribución

Endémica de Perú; solo conocida para Máncora (Piura) (Fig. 59).



Figura 59. Mapa de distribución de *Aplysia* (*Aplysia*) sp. 1

Subgénero *Pruvotaplysia* Engel & Hummelinck 1936

Pruvotaplysia Engel & Hummelinck, 1936; especie tipo *Aplysia parvula* Mörch, 1863 (por designación original)

Diagnosis (basada en Engel & Hummelinck 1936 y Eales 1960)

Animal generalmente pequeño. Cuerpo estrecho, elevado y alargado, más ancho en la región visceral, estrechándose gradual o abruptamente hacia la región cefálica. Pie estrecho, metapodio formando una cola alargada. Parapodios estrechos, posteriormente fusionados. Manto ovalado, elevado. Abertura del manto con un foramen grande. Glándula de tinta violeta. Glándula opalina generalmente simple y multipora. Concha fuertemente arqueada, seno anal ligeramente cóncavo. Rádula con el menor número de dientes del género; diente raquídeo ancho con cúspide central bien denticulada, cúspides secundarias bien desarrolladas; dientes laterales con cúspide principal bien denticulada, cúspides secundarias bien desarrolladas; dientes marginales con cúspide reducida. Saco del pene liso. Pene liso.

Historia Taxonómica

Engel & Hummelinck (1936: 27) establecieron el subgénero *Pruvotaplysia* para especies de *Aplysia* con abertura del manto muy grande, concha fuertemente arqueada, y parapodios estrechos y posteriormente fusionados. Eales (1960) solo reconoció dos especies en este subgénero: *Aplysia parvula* Mörch, 1863 y *Aplysia punctata* (Cuvier, 1803), la primera circumglobal y la segunda restringida al Mediterráneo; considerando que es el grupo más primitivo de *Aplysia*. Golestani et al. (2019) identificaron 4 complejos de especies en *Aplysia parvula* s.l., de las cuales *Aplysia hooveri* es la única especie reportada para Perú. Además de *A. hooveri*, en el Pacífico Oriental se ha descrito *Aplysia juanina* (= *Aplysiopsis juanina* Bergh, 1898) para el Archipiélago Juan Fernández de Chile, la cual recientemente ha sido confirmada usando datos moleculares (Golestani et al. 2019).

Aplysia (Pruvotaplysia) hooveri Golestani et al., 2019

Diagnosis (basada en Golestani et al. 2019)

Animales hasta 19 mm. Cuerpo alargado y delgado. Tentáculos cefálicos (Fig. 60: tc) relativamente cortos y enrollados. Rinóforos (Fig. 60: ri) cortos. Pie delgado y estrecho, con una cola alargada. Parapodios (Fig. 60: pa) estrechos, movibles, fusionados posteriormente. Manto (Fig. 60: ma) muy grande, redondo, elevado y bien diferenciado. Abertura del manto (Fig. 60: ma) un foramen grande y ovalado. Sifón anal (Fig. 60: sa) ancho, corto y ligeramente elevado. Superficie corporal altamente variable, rojizo a marrón o negro, con o sin marcas o punto; el borde de los parapodios diferente al color corporal, azulado o blanco; la punta de los rinóforos y tentáculos cefálicos del mismo color del borde de los parapodios; foramen del manto con o sin borde interno oscuro, a veces interrumpido por parches blancos. Concha grande, fuertemente arqueada, estrecha; seno anal cóncavo. Rádula hasta 25 x 3.8.1.8.3 dientes; diente raquídeo con cúspide central robusta y denticulada; dientes laterales con cúspide principal denticulada a cada lado. Mandíbula con denticulos alargados, con 2-3 cúspides en la punta. Pene corto y robusto.

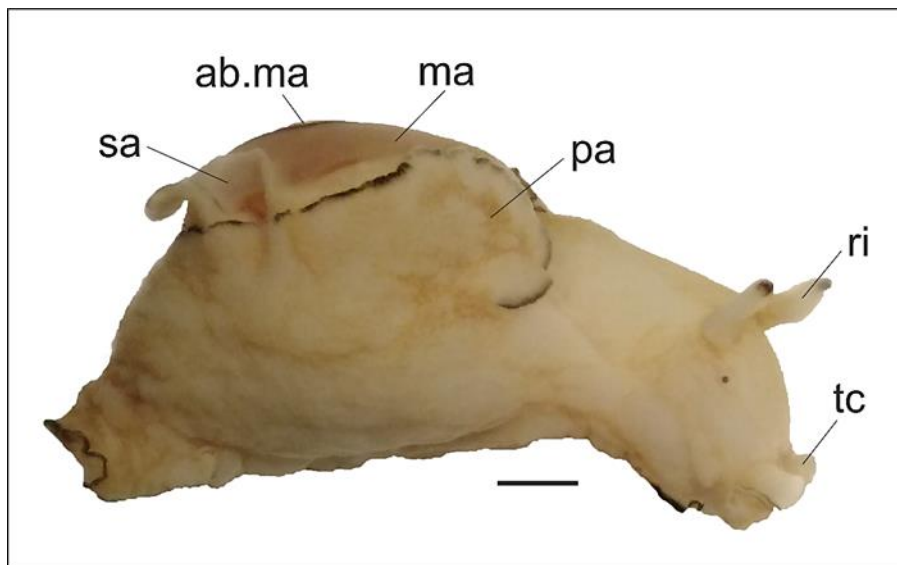


Figura 60. *Aplysia (Pruvotaplysia) hooveri*, Guerro, Mexico. ab.m, abertura del manto; ma, manto; pa, parapodios; ri, rinóforos; sa, sifón anal; tc, tentáculos cefálicos. Escala: 2 mm.

Comentarios

Aunque en el marco de este trabajo no se pudo revisar ningún ejemplar peruano de *A. hooveri*, se proporciona una diagnosis de esta especie ya que ha sido registrada en Punta Sal (Tumbes) (Golestani et al. 2019). Como características complementarias a la descripción original (Golestani et al. 2019), se pueden mencionar la glándula opalina compuesta y unipora, vaina del pene poco diferenciada en canal y saco del pene, ciego digestivo no visible, e intestino de recorrido corto. Datos que levanté al examinar ejemplares de México durante mi visita a la Colección Nacional de Moluscos (CNMO) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Estas observaciones necesitan ser corroboradas en material peruano.

Ecología

Intermareal hasta 20 m de profundidad (Valdés 2019). Se puede encontrar en fondos rocosos, asociada a algas de los géneros *Enteromorpha*, *Chaetomorpha* y *Padina* (Camacho-García et al. 2005).

Distribución

Pacífico Oriental Tropical, desde California hasta Perú. Localidades en Perú: Punta Sal (Tumbes) (Golestani et al. 2019).

Subgénero *Varría* Eales, 1960

Varría Eales, 1960; especie tipo *Aplysia dactylomela* Rang, 1828 (por designación original)

Diagnosis (basada en Eales 1960)

Animal mediano a grande. Cuerpo más o menos ancho, elevado y alargado, más ancho en la región visceral, estrechándose gradual o abruptamente hacia la región cefálica. Pie más o menos ancho, metapodio usualmente formando una cola alargada. Parapodios amplios, separados anterior y posteriormente. Manto ovalado, elevado. Abertura del manto reducida a una papila elevada o poro pequeño. Glándula de tinta violeta. Glándula opalina generalmente compuesta y unipora. Concha arqueada, seno anal medianamente cóncavo. Rádula con diente raquídeo ancho con cúspide central denticulada, cúspides secundarias desarrolladas; dientes laterales con cúspide principal denticulada, cúspides secundarias desarrolladas; dientes marginales con cúspide principal reducida. Saco del pene liso. Pene liso.

Historia Taxonómica

Eales (1960) estableció el subgénero *Varría*, considerando que representa la estructura generalizada en *Aplysia*. Anteriormente, Rang (1828) y Pilsbry (1895b) habían reconocido esta agrupación como una sección diferenciada. Medina et al. (2005) recuperaron este subgénero como monofiletico con la inclusión de *Aplysia californica*, previamente ubicada en su propio subgénero *Neaplysia* Cooper, 1863. Para el Pacífico Oriental se reportan las siguientes especies según Bebbington (1977): *Aplysia dactylomela* Rang, 1828; *Aplysia inca* d'Orbigny, 1837; *Aplysia robertsi* (Pilsbry, 1895b) y *Aplysia rehderi* Eales, 1960; a las que se puede agregar *Aplysia californica* Cooper, 1863 y *Aplysia chierchiana* Mazzarelli & Zuccardi, 1889. Estas especies se comparan en la Tabla 8.

***Aplysia (Varria) inca* d'Orbigny, 1837**

(Fig. 61-92)

Aplysia inca d'Orbigny, 1837: 207-209, pl. 19, figs. 1-3; Alamo & Valdivieso 1997: 84; Nakamura 2006: 79; Uribe et al. 2013a: 47.

Tethys inca Pilsbry, 1895b: 87, pl. 19, figs. 29-31; Dall, 1909: 200.

Aplysia (Varria) inca, Eales, 1960: 321; Alamo & Valdivieso 1987: 90; Paredes et al. (1999a): 31; Ramirez et al. 2003: 264; Nakamura 2006: 79.

Material Tipo.- 1 sintipo (diseccionado) en el MNHN (Valdés & Heros, 1998).

Localidad tipo.- Entre Callao e Isla San Lorenzo y Puerto de Lima, Perú (d'Orbigny, 1837).

Material Examinado

1 espécimen, 70 mm; Playa Las Conchitas, Ancón (Lima), varado en playa arenosa; col. C. Paredes, 09/10/1977; **LaBSIM** 15.06-0002.1.- 2 especímenes, 149-151 mm; Pucusana (Lima); 11/12/1977; **LaBSIM** 15.06-0004.- 1 espécimen, 77 mm; Laguna Grande, Pisco (Ica); col. C. Paredes, 06/05/1984; **LaBSIM** 15.06-0005.- 3 especímenes, 113-149 mm; Bahía de Samanco (Ancash); col. V. H. Vera, 1992; **LaBSIM** 15.06-0006.- 2 especímenes, 63-106 mm; Bahía de Ancón (Lima); col. C. Paredes, 05/02/1993; **LaBSIM** 15.06-0007.- 3 especímenes, 58-80 mm; Bahía de Ancón (Lima), intermareal; col. J. Quesada, 10/04/1995; **LaBSIM** 15.06-0008.- 3 especímenes, 70-80 mm; Bahía de Samanco (Ancash); 06/03/1996; **LaBSIM** 15.06-0009.- 1 espécimen, 96 mm; Bahía de Ancón (Lima), playa arenosa; col. C. Paredes, 27/09/1997; **LaBSIM** 15.06-0010.- 1 espécimen, 79 mm; Playa San Francisco, Ancón (Lima), intermareal, orilla rocosa; col. C. Paredes, 26/09/1999; **LaBSIM** 15.06-0011.- 1 espécimen, 91 mm; Playa San Francisco, Ancón (Lima), orilla de la playa arenosa; F. Cardoso, 08/12/2000; **LaBSIM** 15.06-0012.- 1 espécimen, 60 mm; Matacaballo, Sechura (Piura), intermareal; 17/01/2004; **LaBSIM** 15.06-0013.- 1 espécimen,

179 mm; Playa Las Ninfas, Pucusana (Lima), 12°28'49.91" S, 76°48'3.87" W, intermareal rocoso; col. C. Cisneros, 2017; **LaBSIM** 15.06-0017.- 1 espécimen, 101 mm; Playa San Francisco, Ancón (Lima), playa arenosa; col. F. Cardoso, 02/06/2017; **LaBSIM** 15.06-0020.1.- 2 especímenes, 66-102 mm; Playa San Francisco, Ancón (Lima), 11°46'18.17" S, 77°11'18.41" W, intermareal rocoso con algas; col. F. Cardoso, 17/06/2017; **LaBSIM** 15.06-0022.- 4 especímenes, 136-146 mm; Playa Agua Dulce, Chorrillos (Lima), 12°09'54.40" S, 77°01'41.01" W, varado en playa arenosa; col. A. Mendivil, 16/09/2017; **LaBSIM** 15.06-0025.- 6 especímenes, 115-186 mm; Playa Agua Dulce, Chorrillos (Lima), 12°09'48.36" S, 77°01'38.66" W, varado en playa arenosa; col. A. Mendivil, 05/11/2017; **LaBSIM** 15.06-0026.- 3 especímenes; Playa San Francisco, Ancón (Lima), 11°46'19.32" S, 77°11'17.90" W, intermareal rocoso con algas; cols. P. Guardales y J. Leandro, 19/11/2017; **LaBSIM** 15.06-0027.1-3.- 5 especímenes, 136-199 mm; Playa Agua Dulce, Chorrillos (Lima), 12°09'56.26" S, 77°01'43.33" W, varado en playa arenosa; col. A. Mendivil, 09/12/2017; **LaBSIM** 15.06-0028.- 3 especímenes, 147-205 mm; Muelle de Pucusana (Lima), 12°28'47.42" S, 76°47'50.67" W, intermareal rocoso con algas; cols. A. Mendivil y A. Bravo, 16/12/2017; **LaBSIM** 15.06-0029.1-3. 2 especímenes, 222-233 mm; Muelle de Pucusana (Lima), 12°28'47.42" S, 76°47'50.67" W, intermareal rocoso con algas; col. A. Mendivil, 06/01/2018; **LaBSIM** 15.06-0030.1-2.- 1 espécimen, 84 mm; Playa Agua Dulce, Chorrillos (Lima), 12°09'56.78" S, 77°01'44.51" W, varado en playa arenosa; col. A. Mendivil, 10/01/2018; **LaBSIM** 15.06-0031.- 16 especímenes, 87-186 mm; Playa Las Sombrillas, Barranco (Lima), 12°09'22.32" S, 77°01'35.75" W, varado en playa arenosa; col. A. Mendivil, 15/01/2018; **LaBSIM** 15.06-0032.- 1 espécimen, 110 mm; Muelle de Huanchaco, Trujillo, (La Libertad), 08°04'41.23" S, 79°07'13.30" W, varado en playa arenosa; col. J. Esplana, 21/03/2018; **LaBSIM** 15.06-0034. 1 espécimen, 185 mm; Muelle de Ancón (Lima), 11°46'25.12" S, 77°10'37.05" W, intermareal rocoso con algas; 07/09/2018; **LaBSIM** 15.06-0038.- 1 espécimen, 83 mm; Playa San Francisco, Ancón (Lima), varado en playa arenosa;

08/12/2000; **LaBSIM** 15.06-0042.- 1 espécimen, 108 mm; Laguna Grande, Pisco (Ica), entre arena y algas; 24/11/1998; **LaBSIM** 15.06-0043.1.- 2 especímenes, 161-177 mm; Poza La Arenilla, La Punta (Callao), 12°04'05.71" LS, 77°09'25.16" LW, fango - arenoso; col. F. Cardoso, 06/12/2000; **LaBSIM** 15.06-0044.- 1 espécimen, 64 mm Paracas (Ica), sublitoral; col. P. Carbajal, 04/2017; **IMARPE**.- 1 espécimen, 40 mm; Pucusana-Ancón (Lima); 1983; **IMARPE**.

Diagnosis

Animales hasta 230 mm de longitud. Cuerpo suave, alargado y delgado. Tentáculos cefálicos largos, gruesos y enrollados. Rinóforos cónicos y cercanos entre si. Pie grueso y ancho, con una cola corta y gruesa. Parapodios amplios, movibles, separados anterior y posteriormente. Manto elevado y bien diferenciado. Abertura del manto reducida a una papila pequeña y elevada. Sifón anal ancho, alargado y tubular. Glándula opalina compuesta y multipora, con una abertura principal grande rodeada por varias aberturas secundarias alrededor. Superficie corporal rojo violeta o verde oscuro, puede estar ornamentada con pequeñas manchas amarillas. Concha grande, arqueada; seno anal estrecho y medianamente cóncavo. Rádula hasta 74 x 2.40.1.42.2 dientes; diente raquídeo ancho, cúspide central con 0-2 dentículos pequeños a cada lado; dientes laterales alargados, cúspide principal con 3 dentículos a cada lado y 1 cúspide lateral bien desarrollada. Mandíbulas delgadas, lisas, y con borde uniforme. Saco del pene delgado, no armado. Pene delgado, no armado, con la punta alargada y triangular.

Redescripción

Morfología Externa.- Animal más grande llegó a medir 230 mm de longitud; cuerpo suave, alargado y delgado; más ancho en la región visceral, estrechándose gradualmente hacia la región cefálica (Figs. 62-63). Región cefálica representando cerca de un cuarto de la LT. Tentáculos cefálicos (Figs. 62 y 63A: tc) alargados, gruesos, enrollados, con su base

más estrecha. Lóbulos orales (Fig. 63C: l.or) integrados en la superficie ventral del velo oral. Rinóforos (Figs. 62 y 63A-B: ri) cónicos, gruesos, y cercanos entre si, con una hendidura distal ocupando cerca de la mitad de su longitud. Pie más o menos ancho, grueso, con una cola corta pero gruesa (Fig. 62). Propodio (Figs. 62 y 63C: pr) ancho y grueso, con un par de lóbulos poco diferenciados en su extremo anterior. Mesopodio (Figs. 62 y 63C: ms) más estrecho y largo que las demás regiones del pie, ocupando la mitad de su longitud. Metapodio (Figs. 62 y 63C: me) ancho y circular, pero no bien diferenciado del mesopodio, sin formar una ventosa. Parapodios (Figs. 62 y 63A-B: pa) amplios, movibles, separados anterior y posteriormente, con lóbulos parapodiales más o menos desarrollados en el borde anterior de los parapodios (Fig. 62B: l.pa). Manto relativamente grande, elevado, bien diferenciado, ocupando más de un tercio de la longitud corporal (Figs. 62 y 63A: ma). Margen derecho del manto casi cubriendo por completo la branquia. Cavidad paleal relativamente grande y expuesta. Abertura del manto (Figs. 62, 63A y 65: ab.m) reducida a una papila pequeña, elevada, ubicada en el centro del manto. Sifón anal (Figs. 62, 63A y 64: sa) ancho, alargado y tubular, sobresaliendo de los parapodios, ocupando 1/3 de la longitud del manto, comunicándose directamente con el exterior. Glándula opalina compuesta y multipora, con una abertura principal grande rodeada por varias aberturas secundarias más pequeñas, ocupando un área relativamente pequeña en el suelo de la cavidad paleal (Figs. 63A y 65: ab.o). Los especímenes examinados presentaron las siguientes medidas en promedio (n = 62, ver Tabla 11): Longitud Corporal, 129 mm; Ancho Corporal, 42 mm; Altura Corporal, 65 mm; Longitud del Pie, 127 mm; Ancho del Propodio, 30 mm, Ancho del Mesopodio, 28 mm; Ancho del Metapodio, 25 mm; Longitud del Manto, 57 mm; y Ancho del Manto, 34 mm.

Coloración externa.- Superficie corporal rojo violeta (Fig. 61A-C) o verde oscuro (Fig. 61D); no está ornamentada con puntos negros, pero puede tener grupos irregulares de

manchas amarillas pequeñas en la superficie externa de los parapodios, manto, margen interno de los parapodios, y región cefálica entre los parapodios y rinóforos. Se encontraron algunos ejemplares poco desarrollados, al parecer juveniles, de color verde plumizo (Fig. 61E). Individuos preservados de coloración variable, usualmente pierden cualquier rastro de ornamentación. Secreción de la glándula de tinta violeta y abundante. Secreción de la glándula opalina mucosa, transparente y espesa.



Figura 61. *Aplysia (Varria) inca*. **A**, Barranco, Lima (LaBSIM 15.06-0032). **B**, Pucusana, Lima (LaBSIM 15.06-0017). **C**, Pucusana, Lima (LaBSIM 15.06-0029). **D**, Huanchaco, La Libertad (LaBSIM 15.06-0034). **E**, Chorrillos, Lima (LaBSIM 15.06-0028.5).

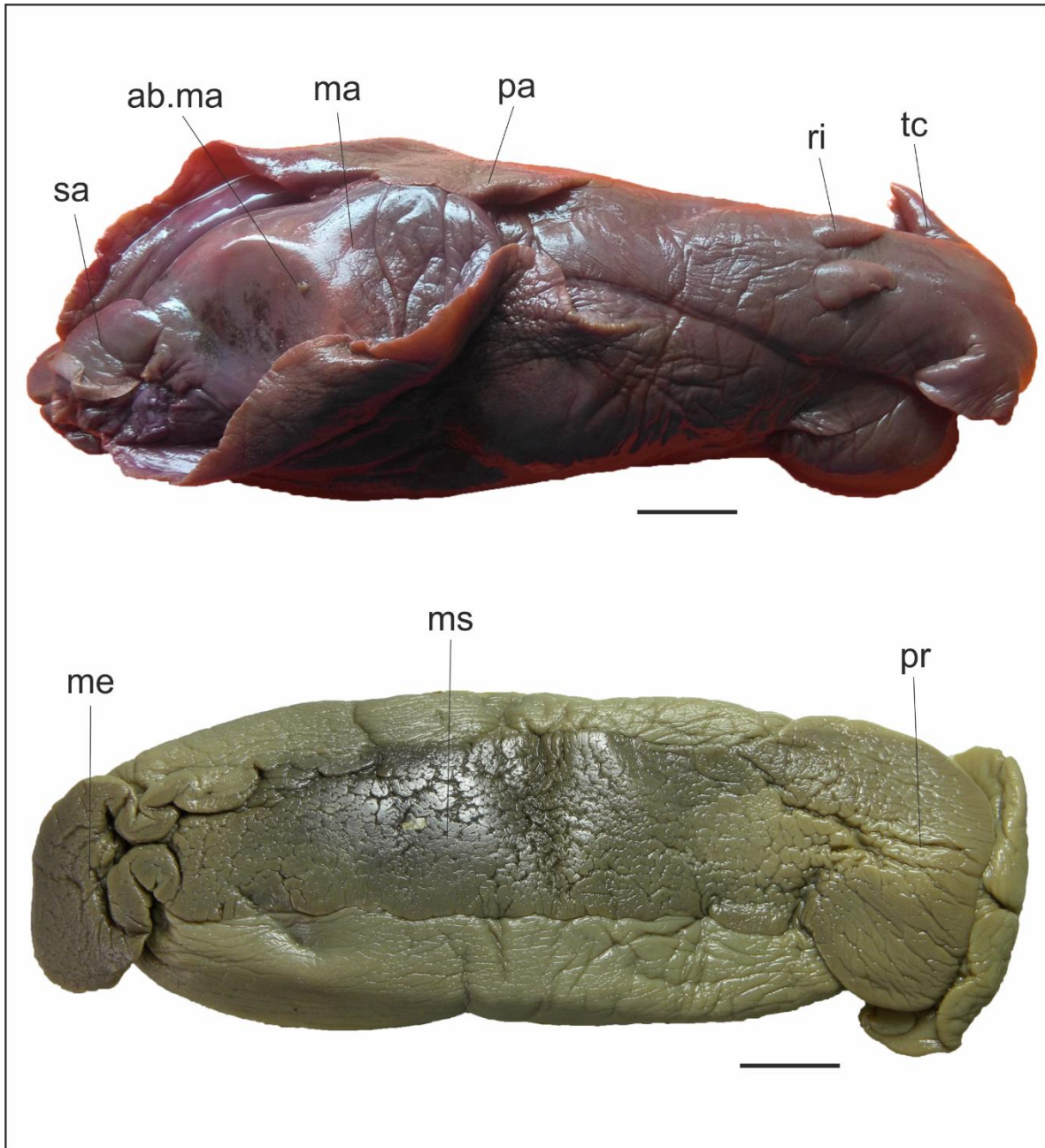


Figura 62. Vista dorsal y ventral de un ejemplar preservado de *Aplysia (Varria) inca*. ab.m, abertura del manto; ma, manto; me, metapodio; ms, mesopodio; pa, parapodios; pr, propodio; ri, rinóforos; sa, sifón anal; tc, tentáculos cefálicos. Escala: 20 mm.

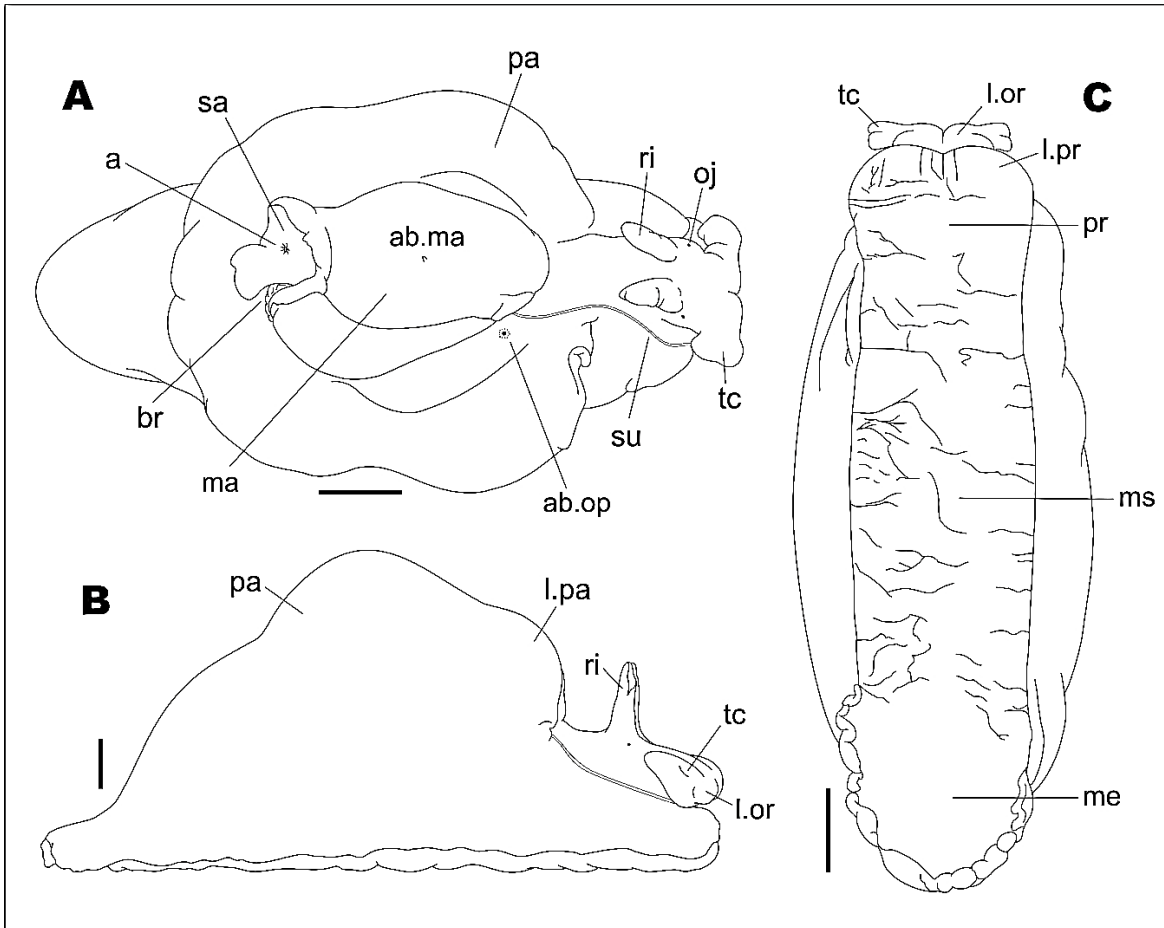


Figura 63. Morfología externa de *Aplysia (Varria) inca*. **A**, vista dorsal. **B**, vista lateral. **C**, vista ventral. ab.m, abertura del manto; a, ano; ab.g, abertura genital; ab.o, abertura de la glándula opalina; br, branquia; l.or, lóbulo oral; l.pa, lóbulo parapodial ma, manto; me, metapodio; ms, mesopodio; oj, ojos; pa, parapodios; pr, propodio; ri, rinóforos; sa, sifón anal; su, surco seminal; tc, tentáculos cefálicos. Escala: 20 mm.

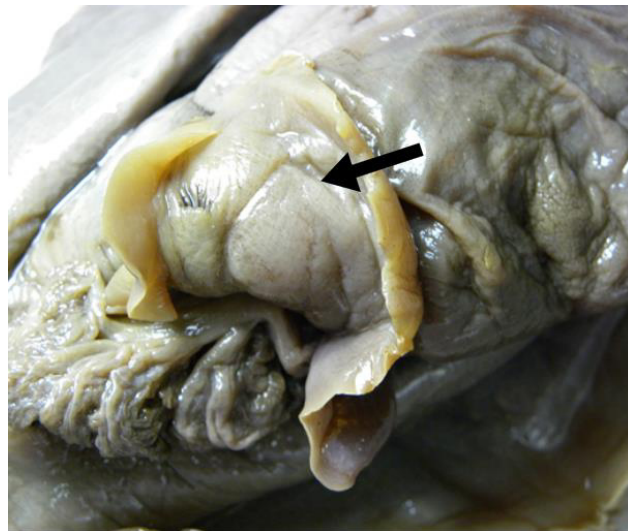


Figura 64. Sifón anal de *Aplysia (Varria) inca*.

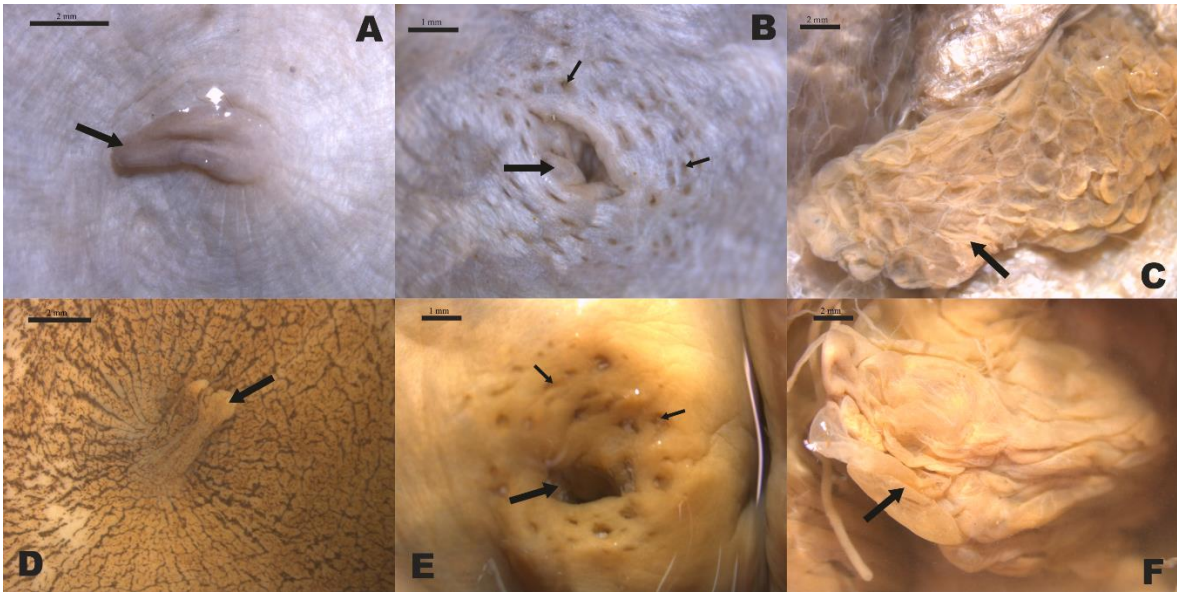


Figura 65. Abertura del manto y glándula opalina de *Aplysia (Varria) inca*; en B y E, la abertura principal de la glándula opalina esta señalada por una flecha grande, mientras que las aberturas secundarias estan señaladas por flechas pequeñas. **A-C**, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0031): A, abertura del manto; B, abertura de la glándula opalina; C, glándula opalina. **D-F**, Huanchaco (LaBSIM 15.06-0034): D, abertura del manto; E, abertura de la glándula opalina; F, glándula opalina. A, C, D y F, escala: 2 mm; B y E, escala: 1 mm.

Concha.- Grande, su longitud mayor a 1/3 de la longitud corporal, arqueada, redonda a ovalada, relativamente ancha, más ancha cerca del seno anal; margen izquierdo ligeramente convexo, margen derecho convexo, estrechándose gradualmente hacia el ápice, ángulo anal usualmente obtuso; seno anal relativamente estrecho y medianamente cóncavo (Fig. 66). Protoconcha visible en el ápice de la lámina calcificada (Fig. 67). Escultura formada por líneas concéntricas muy finas. En las Tablas 4 y 5 se detallan medidas y proporciones de la concha.

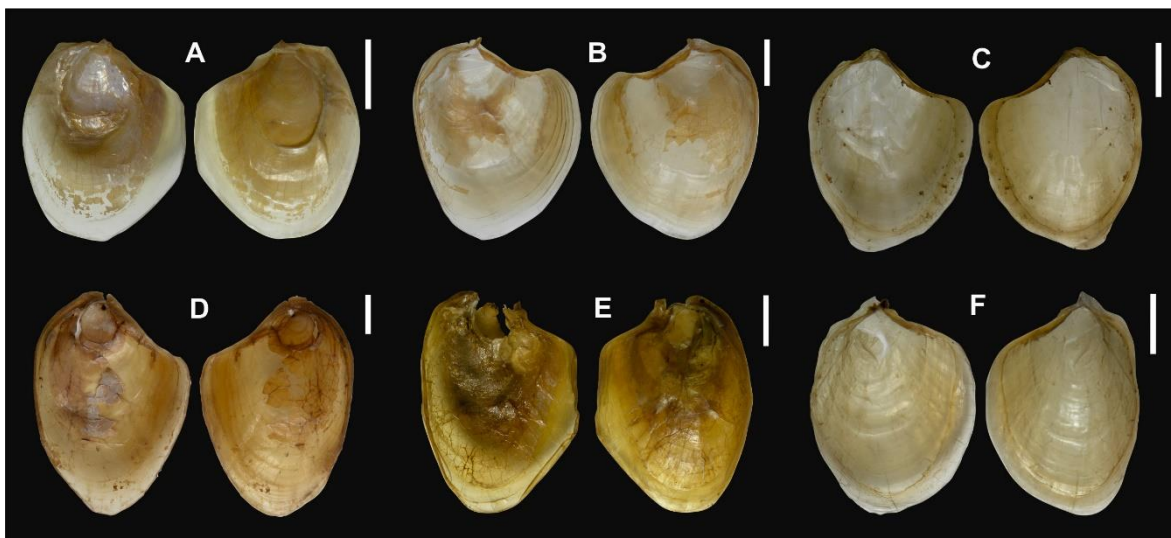


Figura 66. Vista ventral y dorsal de la concha de *Aplysia (Varria) inca*. **A**, Ancón (LaBSIM 15.06-0022.1). **B**, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0025.4). **C**, Pucusana (LaBSIM 15.06-0029.2). **D**, Barranco (LaBSIM 15.06-0032.6). **E**, Huanchaco (LaBSIM 15.06-0034). **F**, Laguna Grande (LaBSIM 15.06-0005). Escala: 10 mm.

Tabla 4. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), longitud de la concha (LC), ancho de la concha (AC), proporción de la longitud de la concha respecto a la longitud del cuerpo (%LT) y proporción longitud/ancho de la concha (r) en varios ejemplares de *Aplysia (Varria) inca*.

Código	Localidad	LT	LC	AC	% LT	r
LaBSIM 15.06-0009.1	Samanco (Ancash)	70	39.62	28.09	56.6	1.41
LaBSIM 15.06-0005	Laguna Grande (Ica)	77	36.47	26.19	47.4	1.39
LaBSIM 15.06-0031	Chorrillos (Lima)	84	36.52	27.50	43.5	1.33
LaBSIM 15.06-0012	Ancón (Lima)	91	37.48	30.97	41.2	1.21
LaBSIM 15.06-0010	Ancón (Lima)	96	43.50	32.05	45.3	1.36
LaBSIM 15.06-0022.1	Ancón (Lima)	110	31.60	26.32	28.7	1.20
LaBSIM 15.06-0034	Huanchaco (La Libertad)	110	41.60	30.47	37.8	1.36
LaBSIM 15.06-0006.3	Samanco (Ancash)	113	47.21	39.07	41.8	1.21
LaBSIM 15.06-0032.6	Barranco (Lima)	144	56.06	39.14	25.7	1.43

LaBSIM 15.06-0025.4	Chorrillos (Lima)	146	43.57	36.10	29.8	1.21
LaBSIM 15.06-0017	Pucusana (Lima)	183	47.22	35.80	25.8	1.32
LaBSIM 15.06-0032.4	Barranco (Lima)	186	47.41	31.73	25.5	1.49
LaBSIM 15.06-0030.2	Pucusana (Lima)	233	60.62	45.46	26.0	1.33
				\bar{x}	36.55	1.33
				s	10.28	0.09

Tabla 5. Medidas de la Tabla 4 agrupadas de acuerdo a su rango de tamaño mostrando el promedio y la desviación estándar de %LT y r en *Aplysia (Varria) inca*; n indica el número de ejemplares en cada grupo.

Grupo	Rango	n	%LT	r
I	Menos de 120 mm	8	$\bar{x} = 42.78$; $s = 7.46$	$\bar{x} = 1.31$; $s = 0.08$
II	Más de 120 mm	5	$\bar{x} = 26.56$; $s = 1.69$	$\bar{x} = 1.36$; $s = \pm 0.1$

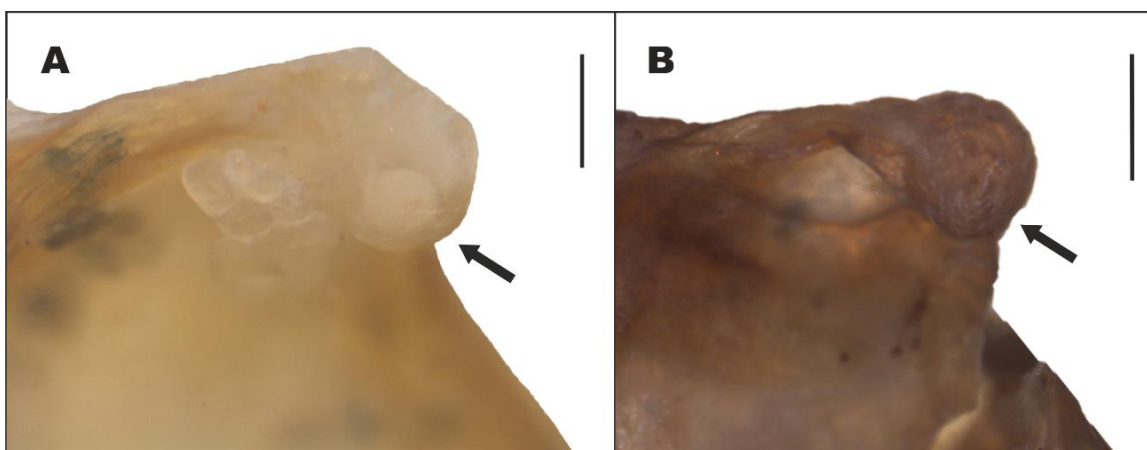


Figura 67. Protoconcha de *Aplysia (Varria) inca*. **A**, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0025.3). **B**, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0031). Escala: 500 μ m.

Rádula.- Diente raquídeo ancho, especialmente en la base; cúspide central pequeña y triangular, con 0-2 denticulos pequeños a cada lado; 1 cúspide secundaria pequeña a cada lado de la cúspide central, no denticulada. Dientes laterales alargados; cúspide principal robusta y triangular, con 3-4 denticulos generalmente pequeños a cada lado, excepto por

el dentículo basal del margen interior que es ancho y bien desarrollado; 1 cúspide lateral usualmente bien desarrollada, acompañada por 1-2 cúspides más pequeñas en su margen exterior. Dientes marginales pequeños, con la cúspide principal reducida. Fórmula radular (ver Tabla 14): 50 x 1.25.1.25.1 (LaBSIM 15.06-0005, Fig. 69F); 57 x 2.28.1.28.1 (LaBSIM 15.06-0006.3); 55 x 1.21.1.21.1 (LaBSIM 15.06-0009.1); 49 x 2.23.1.23.2 (LaBSIM 15.06-0009.3, Fig. 68G-H y 69D); 70 x 2.26.1.29.2 (LaBSIM 15.06-0017); 48 x 1.19.1.17.1 (LaBSIM 15.06-0022.2, Fig. 69C); 55 x 2.29.1.29.2 (LaBSIM 15.06-0025.2, Fig. 68A-B); 55 x 2.23.1.23.2 (LaBSIM 15.06-0027.3, Fig. 68E-F); 54 x 2.25.1.25.2 (LaBSIM 15.06-0028.4, Fig. 69A); 63 x 2.43.1.43.2 (LaBSIM 15.06-0030.2, Fig. 68C-D y 69B); 75 X 2.38.1.40.2 (LaBSIM 15.06-0031); 73 x 2.34.1.36.2 (LaBSIM 15.06-0032.2); 67 x 2.40.1.40.2 (LaBSIM 15.06-0032.5); 74 x 2.40.1.42.2 (LaBSIM 15.06-0034, Fig. 68I-J y 69E).

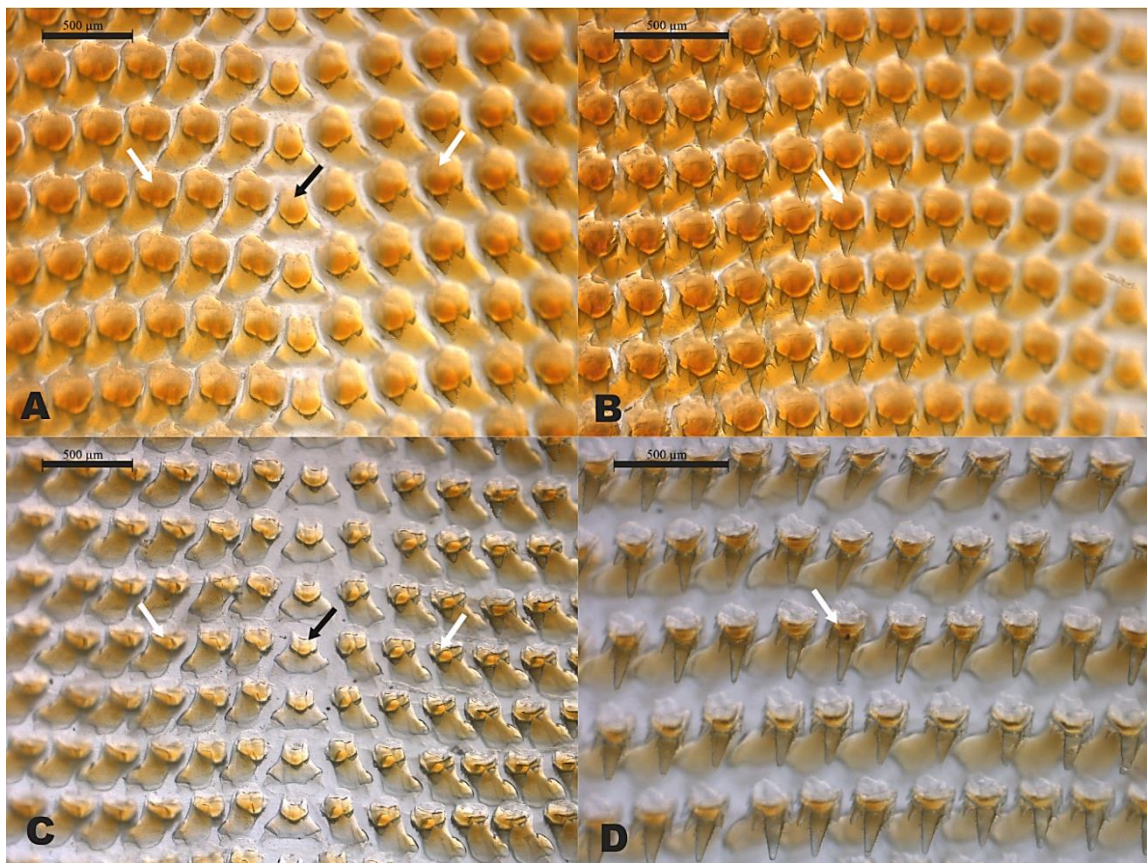


Figura 68a. Rádula de *Aplysia (Varria) inca*. **A-B**, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0025.2). **C-D**, Pucusana (LaBSIM 15.06-0030.2). Flecha negra, diente raquídeo; flecha blanca, dientes laterales. Escala: 500 µm.

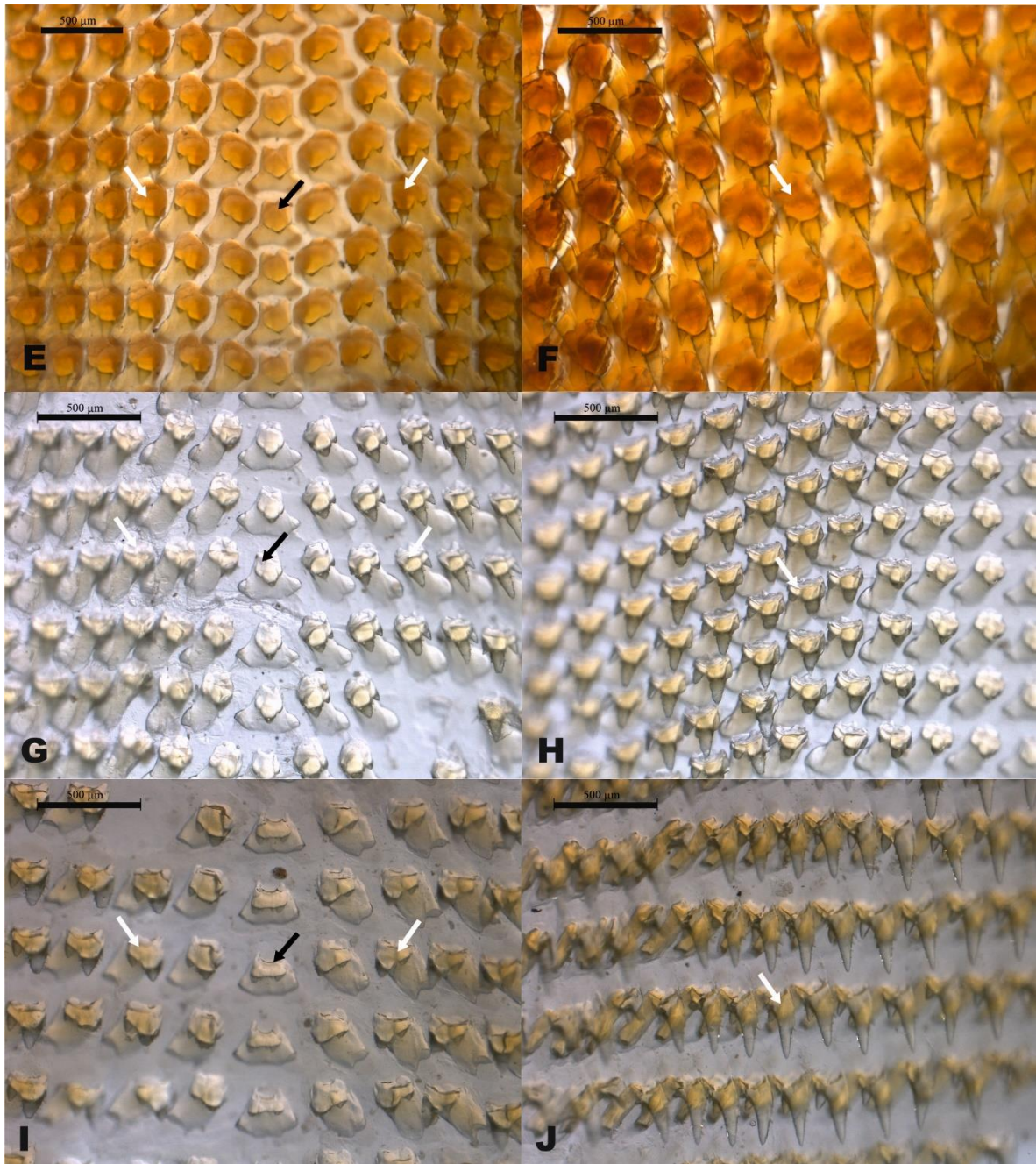


Figura 68b. Rádula de *Aplysia (Varría) inca*. **E-F**, Ancón (LaBSIM 15.06-0027.3). **G-H**, Samanco (LaBSIM 15.06-0009.3). **I-J**, Huanchaco (LaBSIM 15.06-0034). Flecha negra, diente raquídeo; flecha blanca, dientes laterales. Escala: 500 µm.

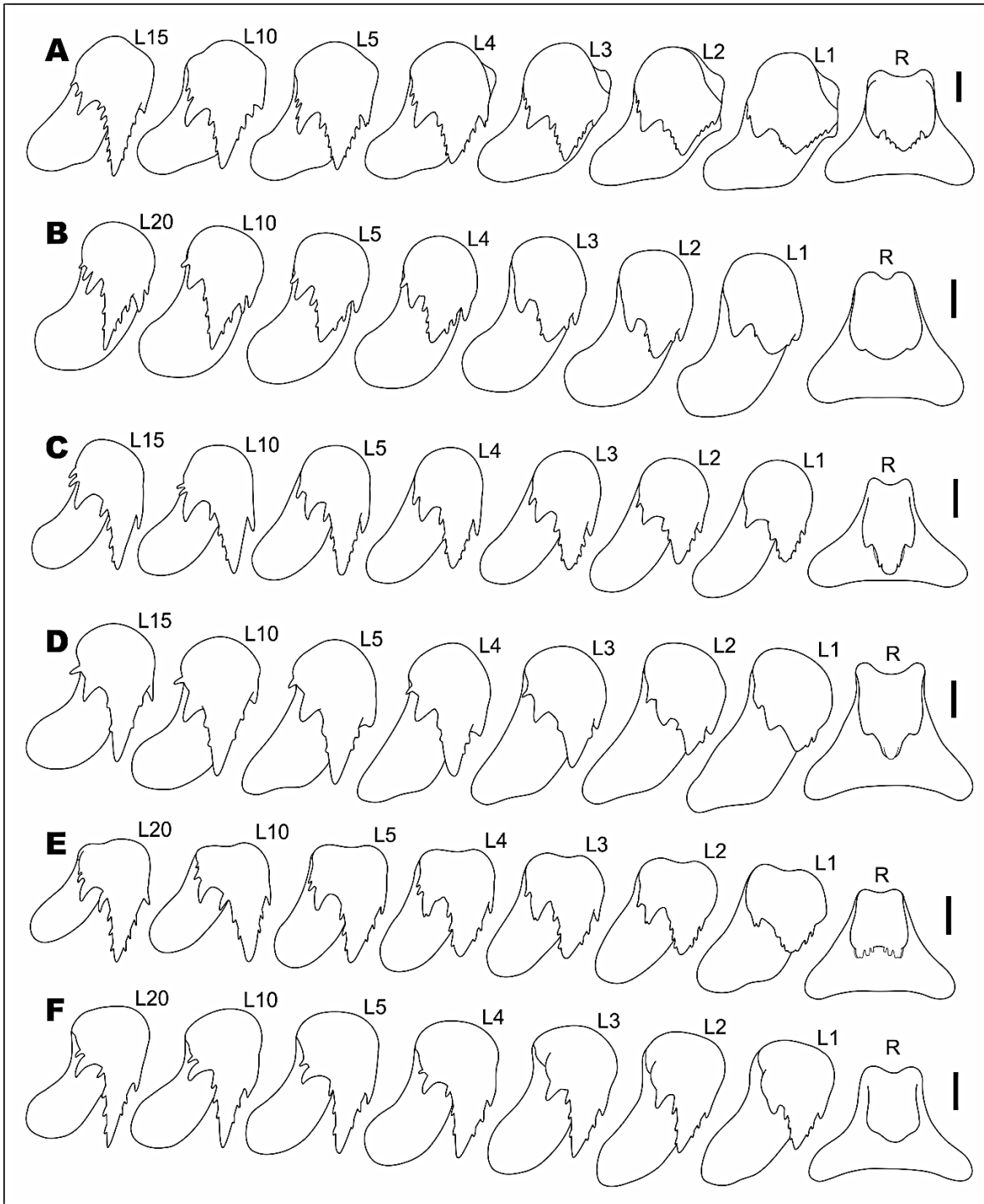


Figura 69. Detalles de la rádula de *Aplysia (Varria) inca*. **A**, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0028.4). **B**, Pucusana (LaBSIM 15.06-0030.2). **C**, Ancón (LaBSIM 15.06-0022.2). **D**, Samanco (LaBSIM 15.06-0009.3). **E**, Huanchaco (LaBSIM 15.06-0034). **F**, Laguna Grande (LaBSIM 15.06-0005). R, diente raquídeo; L1 - L20, dientes laterales. Escala: 50 μ m.

Mandíbulas.- Delgadas, lisas, sin crestas longitudinales, 2 veces más anchas que largas; bordes anterior y posterior uniformes (Fig. 70). Elementos mandibulares alargados,

ligeramente curvos hacia el extremo distal, pueden presentar nudos a lo largo de su longitud; punta más estrecha, con un surco longitudinal en su extremo (Fig. 71).

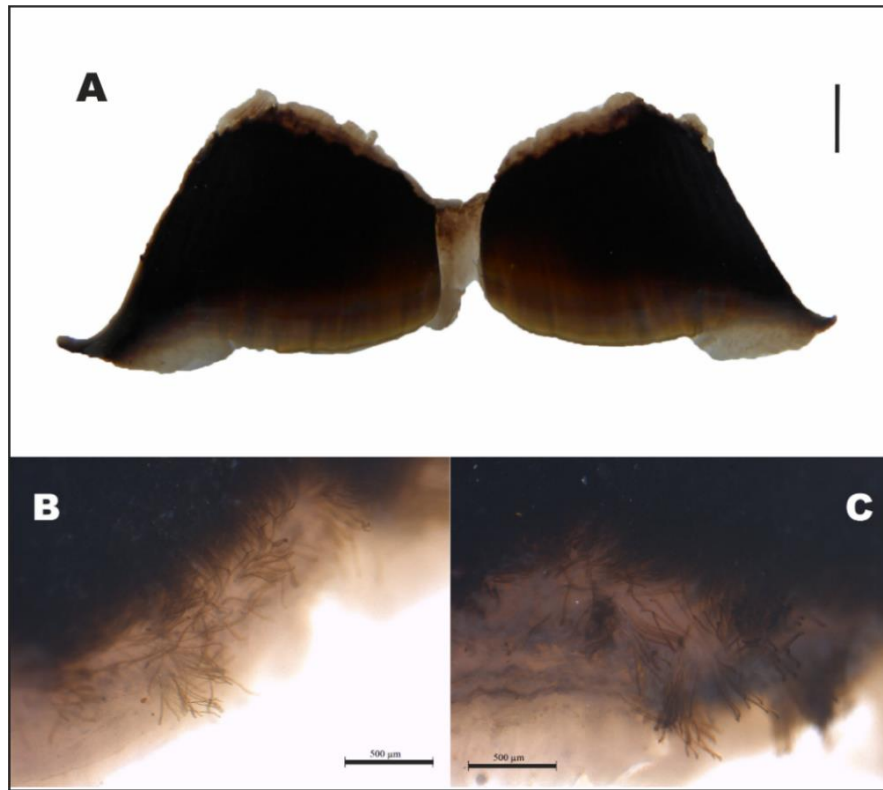


Figura 70. Mandíbulas de *Aplysia (Varria) inca*. **A.** mandíbulas. **B-C,** superficie de las mandíbulas. **A,** escala: 2 mm; **B-C,** escala: 500 μm .

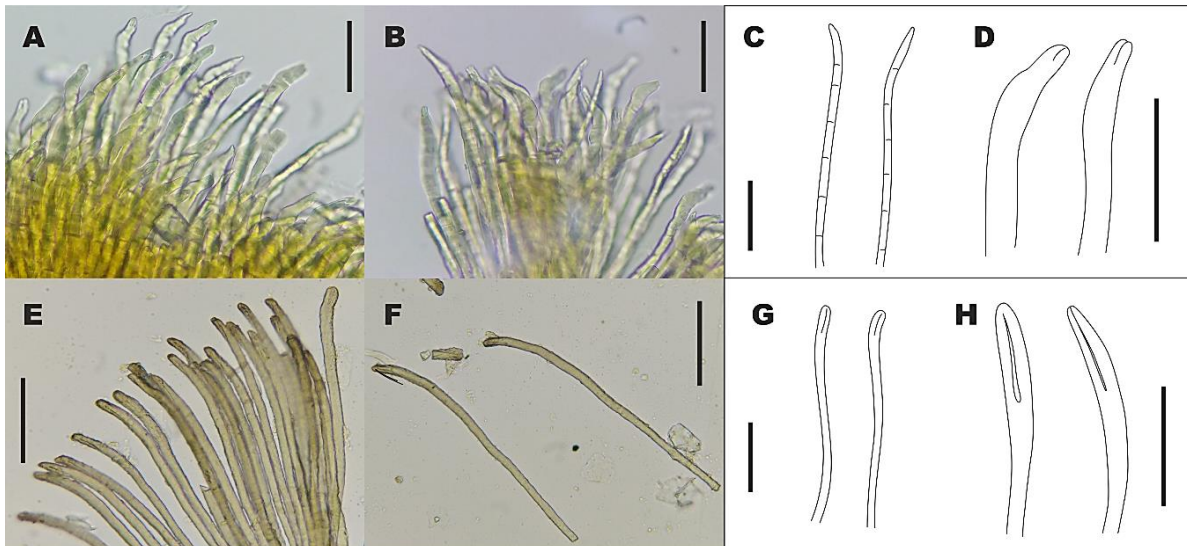


Figura 71. Elementos mandibulares de *Aplysia (Varria) inca*; en D y H se muestra la punta de los elementos mandibulares. **A-D,** Ancón (LaBSIM 15.06-0027.1). **E-H,** Barranco (LaBSIM 15.06-0032.1). Escala: 100 μm .

Vaina del Pene y Pene.- Vaina del pene con canal y saco del pene diferenciados. Canal del pene (Figs. 72 y 73A-C: cp) delgado, con pliegues elevados en su superficie interna. Saco del pene (Figs. 72 y 73A-B, D, F: sp) relativamente pequeño, delgado, no armado. Pene delgado, aplanado, entre 8-18 veces más largo que ancho, no armado. Punta del pene triangular, con el extremo redondeado; el surco seminal termina sobre el lado más largo de la punta, el lado opuesto es más delgado y forma una delgada membrana ondulada (Figs. 72 y 73E, G: pe). Un par de músculos retractores (Figs. 72 y 73A: mr) delgados, más de 10 veces más largos que anchos. Músculos protractores (Figs. 72 y 73A: mp) formados por varias fibras musculares delgadas.

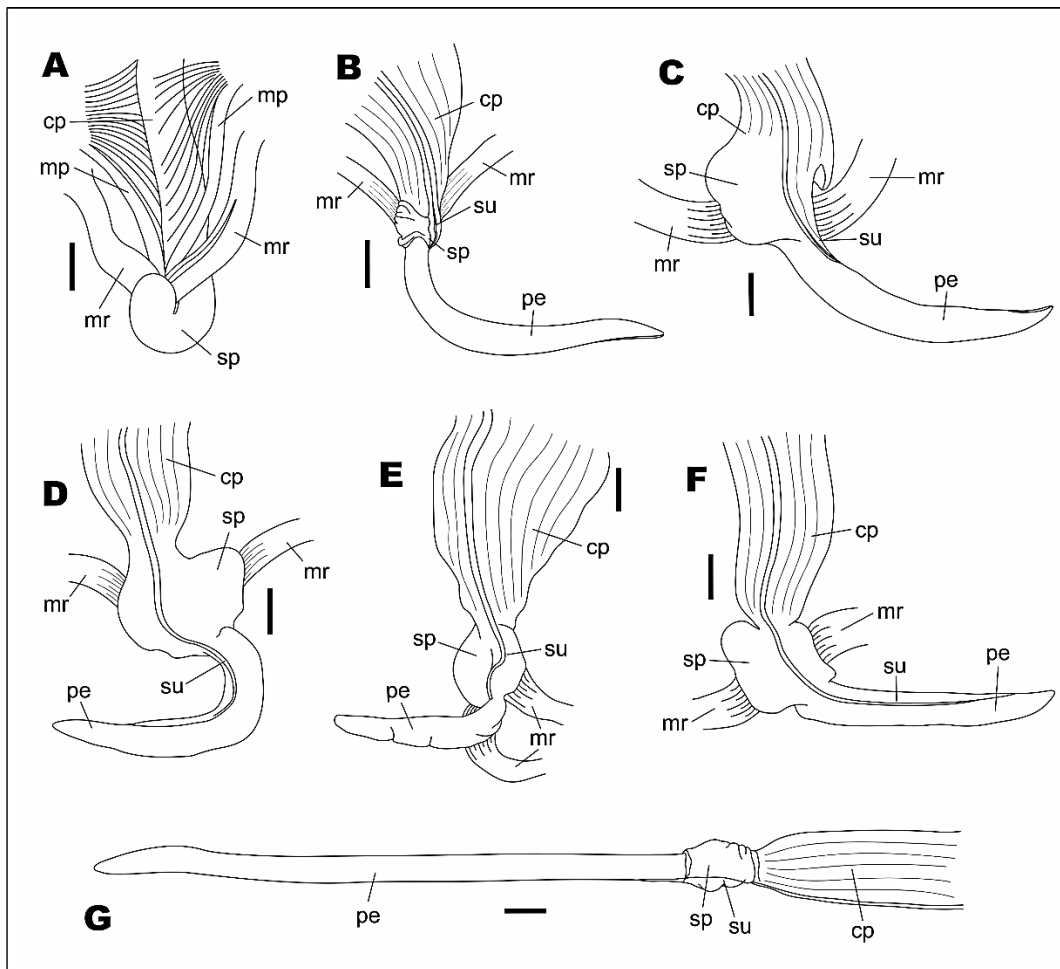


Figura 72. Vaina del pene y pene de *Aplysia (Varria) inca*. **A**, esquema de la vaina del pene. **B**, Ancón (LaBSIM 15.06-0022.1). **C**, Huanchaco (LaBSIM 15.06-0034). **D**, Samanco (LaBSIM 15.06-0009.1). **E**, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0028). **F**, Pucusana. **G**, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0031). A y E-G, escala: 4 mm; B-D, escala: 2 mm.

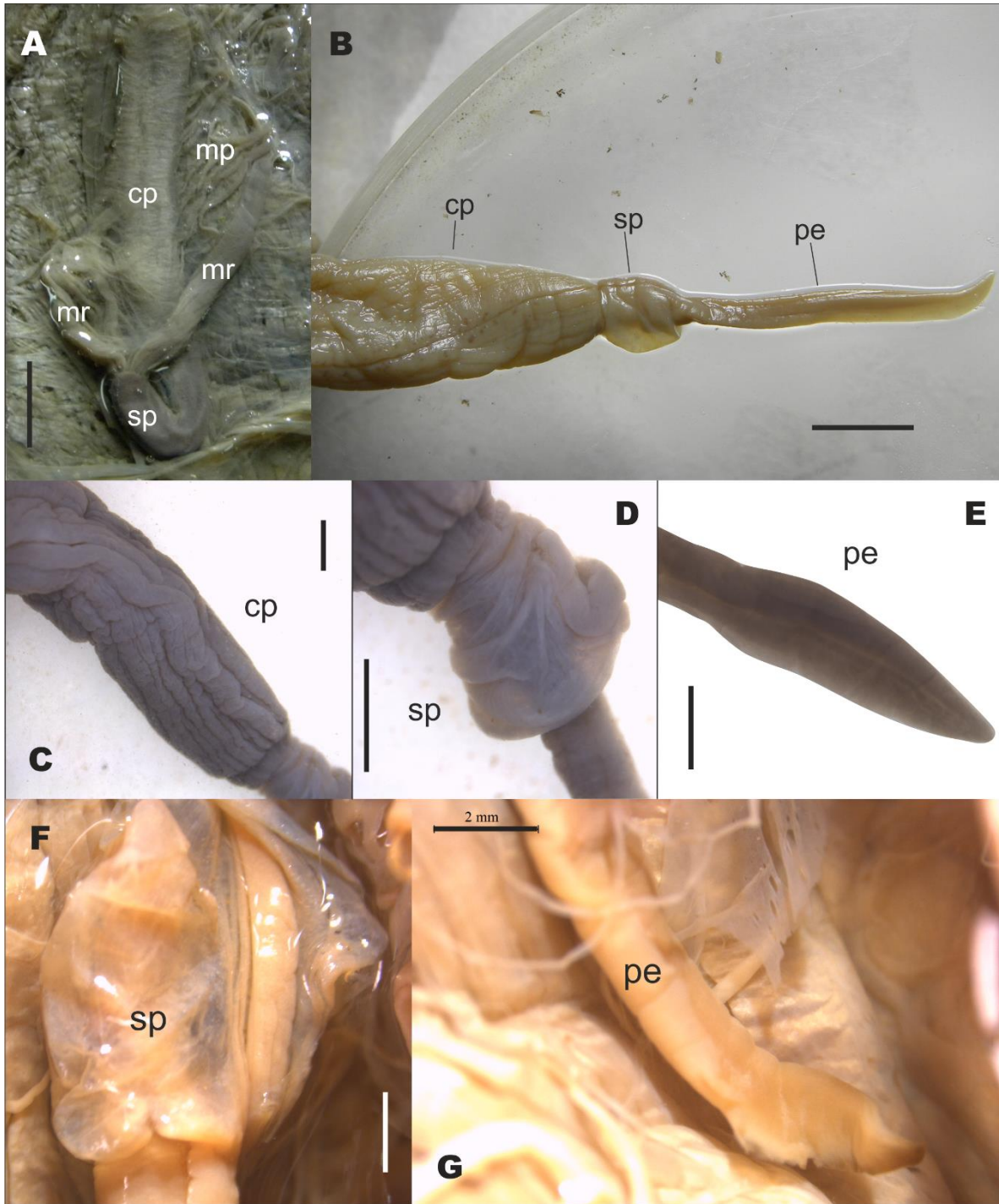


Figura 73. Detalles de la vaina del pene y pene de *Aplysia (Varría) inca*. **A**, Barranco (LaBSIM 15.06-0032). **B**, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0025). **C-E**, Chorrillos (LaBSIM 15.06-0031): **D**, canal del pene; **E**, saco del pene; **F**, punta del pene. **F-G**, Huanchaco (LaBSIM 15.06-0034): **F**, saco del pene; **G**, pene. cp, canal del pene; mp, músculos protractores del pene; mr, músculos retractores del pene; pe, pene; sp, saco del pene; su, surco seminal. A-B, escala: 5 mm; C-G, escala: 2 mm.

Hemocele.- La masa bucal (Fig. 74: mb) ocupa el ~10% del volumen del hemocele. Vaina del pene a la derecha de la masa bucal, ocupando el ~10% del hemocele. Anillo nervioso circumesofageal (Fig. 74: an) ocupando el ~5% del hemocele. Buche (Fig. 74: bu) y molleja (Fig. 74: mo) entre la masa bucal y la masa visceral, ocupando el ~25% del hemocele. Masa visceral ocupando más de la mitad posterior del cuerpo. Glándula digestiva (Fig. 74: gd) e intestino (Fig. 74: in) representando la mayor parte de la masa visceral, ocupando en conjunto el ~25% del hemocele. Sistema reproductor hermafrodita adherido a la superficie dorsal de la cavidad corporal, representando el ~12.5% del hemocele. Gónada (Fig. 74: gn) en el extremo posterior de la masa visceral, ocupando el ~12.5% del hemocele.

Sistema Digestivo.- Tubo oral formado por labios externos con pliegues longitudinales elevados y labios internos con pliegues transversales menos desarrollados. Masa bucal piriforme. Músculos retractores del tubo oral (Fig. 76A-B: mt) nacen en la superficie dorsal del esfínter oral y se dirigen posteriormente, insertándose en la pared dorsal del hemocele. Esfínter bucal (Fig. 76A-C: eb) posterior al tubo oral, equivalente a 1/3 de la longitud de la masa bucal, formado por dos capas musculares (Fig. 76: mj): la interna compuesta por fibras circulares, la externa formada por fibras longitudinales. Par de músculos retractores del esfínter bucal (Fig. 76A-C: mx) ~10 veces más largos que anchos, nacen en la superficie dorsal posterior del esfínter bucal y se dirigen lateralmente insertándose en la pared dorsal del hemocele. Odontóforo esférico, conectado al tubo oral por dos pares musculares: m10d, un par de músculos protractores dorsales de la masa bucal (Fig. 76A-B), ~15 veces más largos que anchos; y m10v: un par de músculos ventrales protractores de la masa bucal (Fig. 76C), ~10 veces más largos que anchos. Músculos del odontóforo (Fig. 77): m2, un par de músculos retractores de la masa bucal, ~40 veces más anchos que largos; m4, un par de músculos dorsales tensores de la rádula, formados por varios paquetes musculares, ocupan la mayor parte del volumen del odontóforo; m5, un par de músculos dorsales

tensores auxiliares, ~4 veces más largos que anchos; m6, músculo horizontal, ubicado entre los cartílagos del odontóforo, igualmente ancho a lo largo de toda su longitud; m7, un par de músculos delgados, ~20 veces más largos que anchos; m9, músculo horizontal impar, se origina en el borde posterior de m4, conectando ambos pares musculares. Cartílagos del odontóforo (Fig. 77D: ct) no delimitados por una membrana, formando cojines radulares estrechos y elevados compuestos por tejido conectivo y muscular. Un par de glándulas salivales (Figs. 75A-B y 79: gs) delgadas, cilíndricas, y de diámetro uniforme a lo largo de toda su longitud. Pliegues dorsales (Figs. 76D y 78: pl.d) ocupando buena parte de la cavidad oral; elementos palatales poco densos, alargados, curvos hacia el extremo distal, punta más estrecha (Fig. 76C-E). Esófago (Fig. 75A-B: es) grueso, con pliegues longitudinales anchos y elevados. Buche (Fig. 75A-B) de pared delgada, ocupando casi el doble del volumen de la masa bucal, con pliegues transversales y longitudinales anchos y poco elevados, dividido en 2 cámaras por un cinturón transversal de fibras circulares, ambas cámaras casi del mismo volumen. Molleja (Fig. 75A-B: mo) de pared gruesa, ocupando menos de la mitad del volumen del buche; con 10-11 placas quitinosas grandes y piramidales de base rómbica distribuidas en tres hileras transversales en la zona posterior de la molleja; con ~20 placas quitinosas medianas a pequeñas, aciculares, de base ovalada o circular, distribuidas en una única hilera transversal en el borde anterior de la molleja (Figs. 75B, 80 y 81A-E: pl). Cámara de filtración (Fig. 75A-B: cf) de pared delgada, ocupando un tercio del volumen de la molleja; con numerosos ganchos gástricos pequeños y aciculares, de base circular, distribuidos en varias hileras transversales formando una banda diagonal estrecha (Figs. 75B, 80 y 81F: gg). Estómago (Fig. 75A-B: et) de pared delgada, más pequeño que la cámara de filtración; con un par de pliegues gástricos (Fig. 75B: pl.g) poco elevados e irregulares, que nacen cerca del borde anterior del estómago y terminan por delante de las aberturas de la glándula digestiva. Ciego digestivo (Fig. 75A-B: ci) de pared delgada y de ancho igual a un tercio del ancho del estómago; durante la mayor

parte de su recorrido oculto dentro de la glándula digestiva, pero su extremo reaparece en la superficie de la masa visceral como una punta ancha y aplanada (Figs. 75D y 81). Tiflosol (Figs. 75B: ti) recorriendo en su totalidad la superficie interna del ciego digestivo y continuando en el intestino durante una distancia igual a un tercio de la longitud del estómago. Intestino (Fig. 75A-B: in) de pared delgada y más estrecho que el ciego digestivo; recorriendo una vuelta y media sencilla y con pocos pliegues alrededor de la masa visceral (Fig. 75C); continuando posterior a la gónada como un recto corto, que atraviesa la superficie dorsal del hemocele desembocando en el ano.

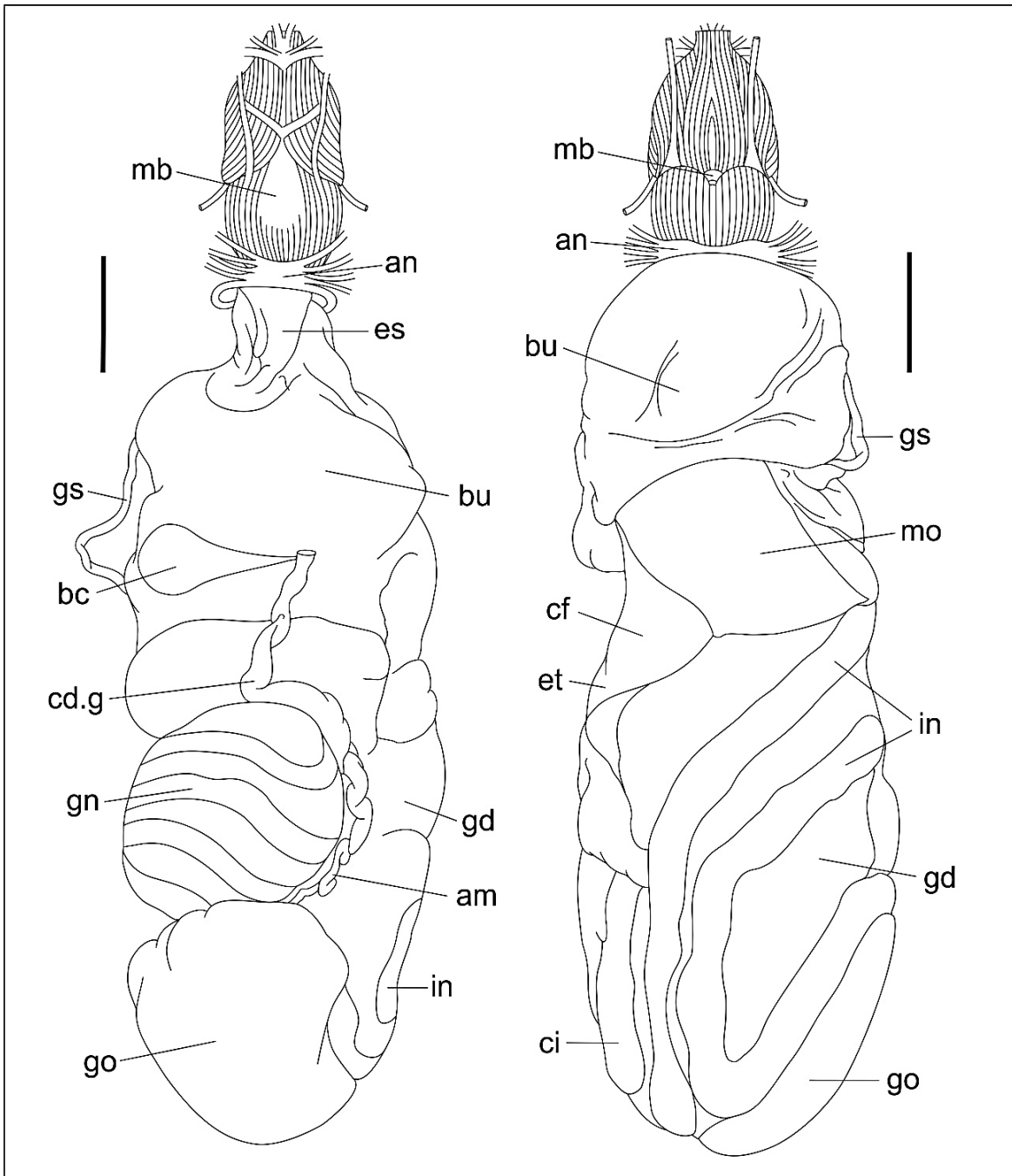


Figura 74. Vista dorsal y ventral de los órganos del hemocele de *Aplysia (Varria) inca*. mb, masa bucal; an, anillo nervioso; es, esófago; gs, glándulas salivales; bu, buche; bc, bursa copuladora; in, intestino; cd.g, conducto hermafrodita grande; rs, receptáculo seminal; gn, glándula nidamental; go, gónada; am, ampolla; gd, glándula digestiva; am, ampolla; ci, ciego digestivo; mo, molleja; cf, cámara de filtración. Escala: 10 mm.

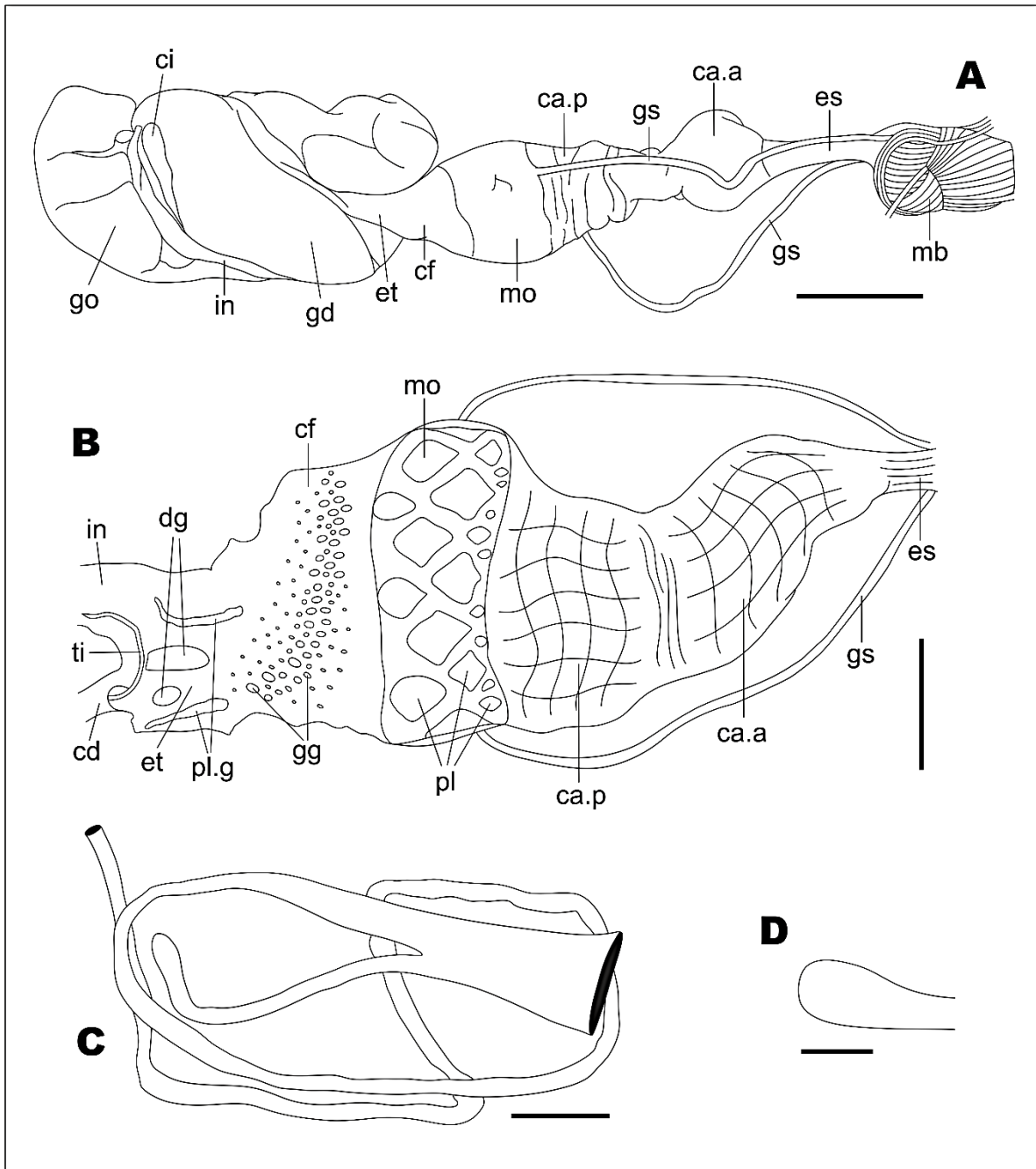


Figura 75. Sistema digestivo de *Aplysia (Varria) inca*. **A**, vista lateral del sistema digestivo. **B**, sistema digestivo abierto. **C**, vista lateral del intestino y ciego digestivo. **D**, ciego digestivo. ca.a, cámara anterior del buche; ca.p, cámara posterior del buche; cd.d, conductos hacia la glándula digestiva; ci, ciego digestivo; cf, cámara de filtración; es, esófago; et, estómago; gd, glándula digestiva; gg, ganchos gástricos; go, gónada; gs, glándulas salivales; in, intestino; mo, molleja; pl, placas de la molleja; pl.g, pliegues gástricos; ti, tiflosol. A-B, escala: 20 mm; C, escala: 10 mm; D, escala: 5 mm.

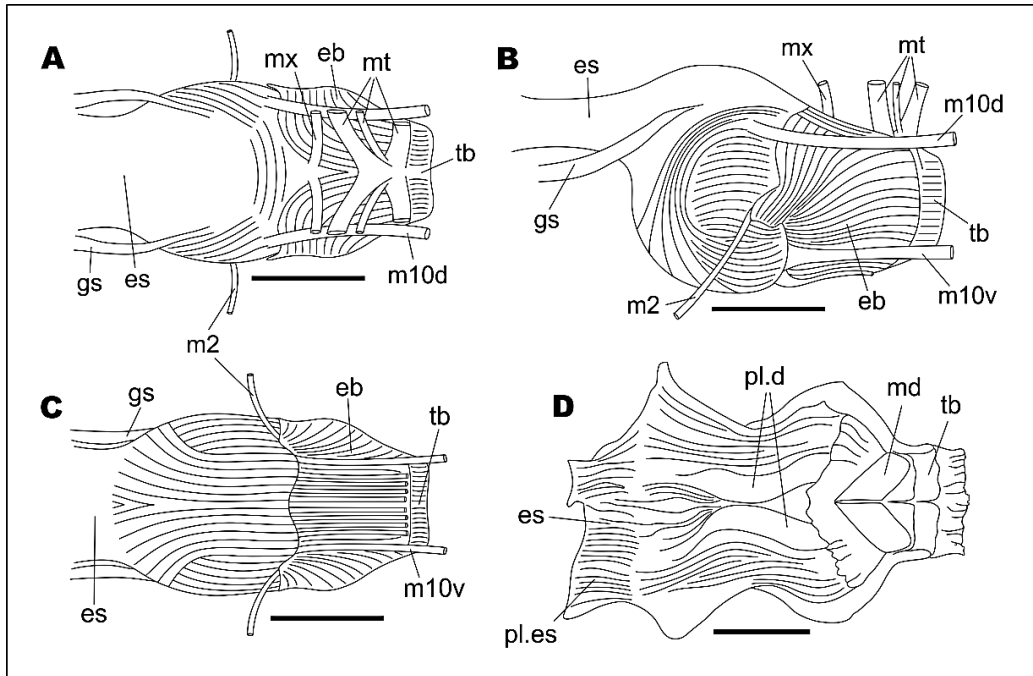


Figura 76. Masa bucal de *Aplysia (Varria) inca*. **A**, vista dorsal. **B**, vista lateral derecha. **C**, vista ventral. **D**, cavidad oral. eb, esfínter bucal; es, esófago; gs, glándulas salivales; mx-m10, músculos del odontóforo; md, mandíbulas; mt, músculos retractores del tubo oral; tb, tubo oral. Escala: 10 mm.

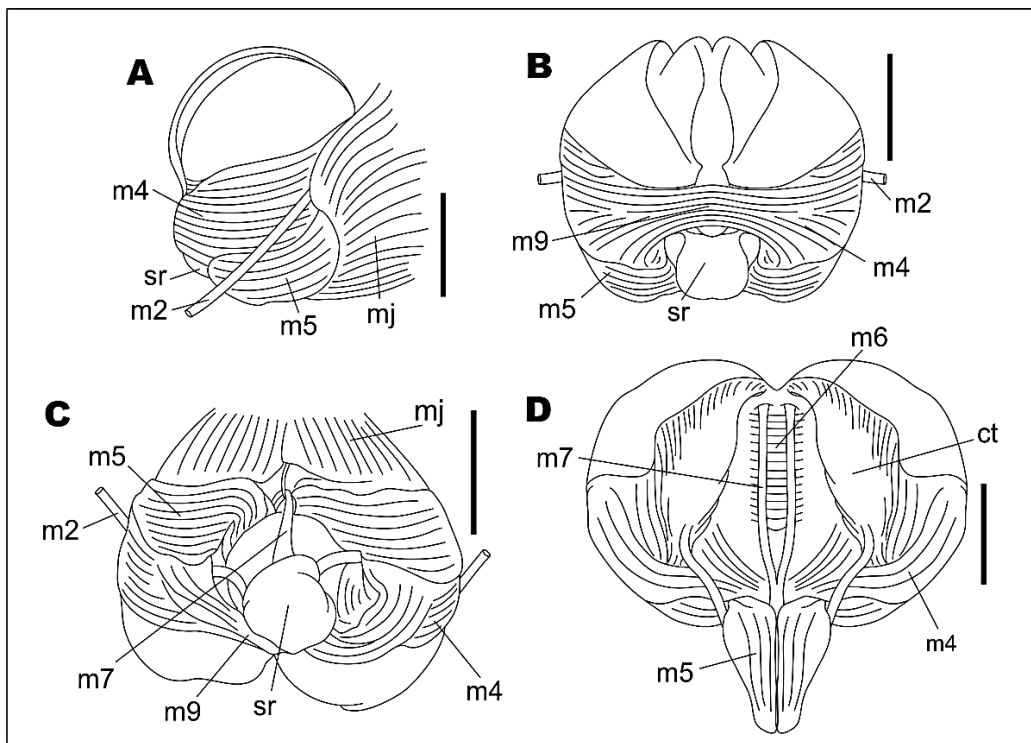


Figura 77. Odontóforo de *Aplysia (Varria) inca*. **A**, vista lateral. **B**, vista posterior. **C**, vista ventral. **D**, odontóforo abierto. ct, cartílagos del odontóforo; mx-m10, músculos del odontóforo; mj, músculos de la región peribucal; sr, saco radular. Escala: 5 mm.

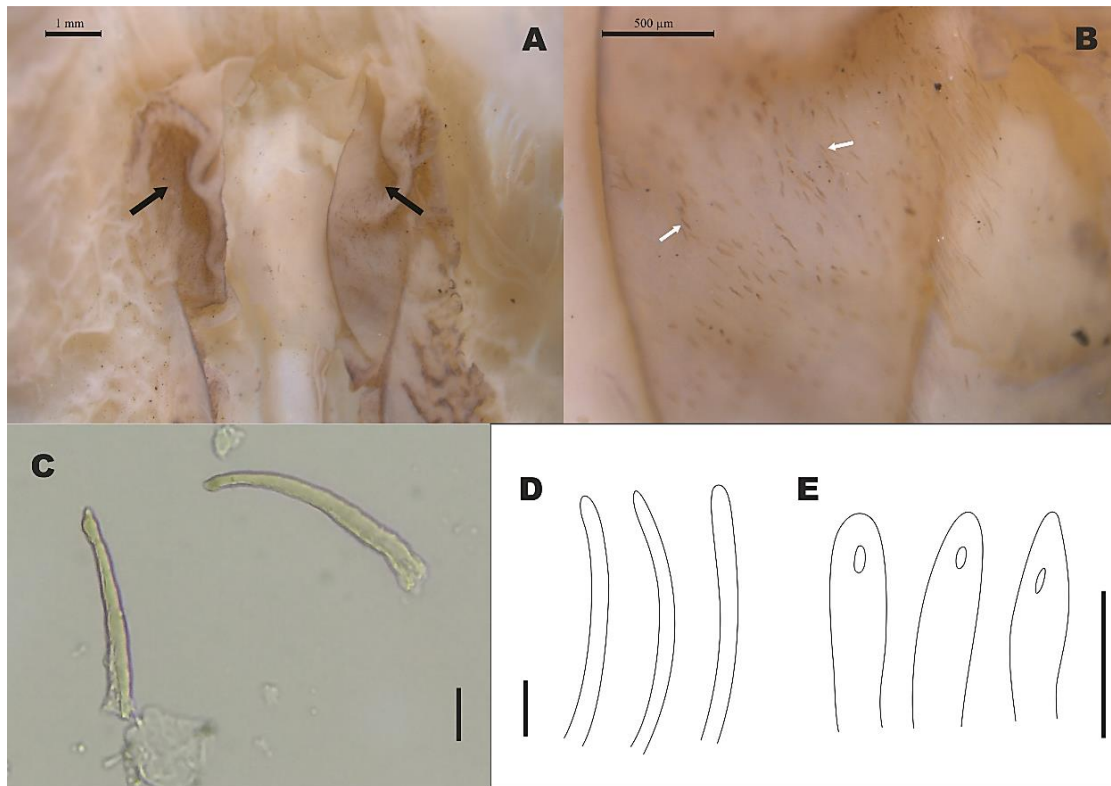


Figura 78. Pliegues dorsales *Aplysia (Varria) inca*. **A**, vista completa, señalados con una flecha. **B**, superficie de los pliegues dorsales, con los elementos palatales señalados con una flecha. **C-E**, elementos palatales, en E se muestra la punta de los elementos palatales. A, escala: 1 mm; B, escala: 500 µm; C- E, escala: 25 µm.

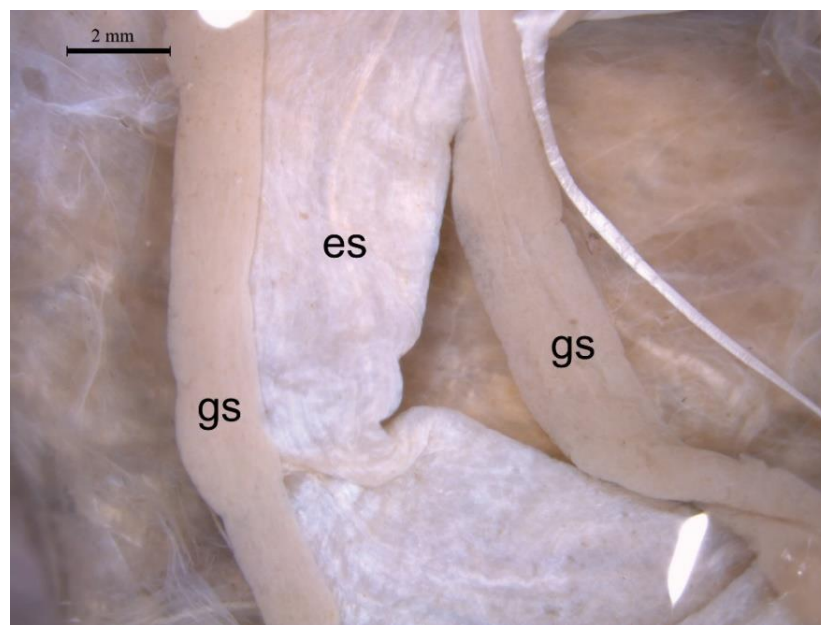


Figura 79. Glándulas salivales de *Aplysia (Varria) inca*. gs, glándulas salivales; es: esófago. Escala: 2mm.

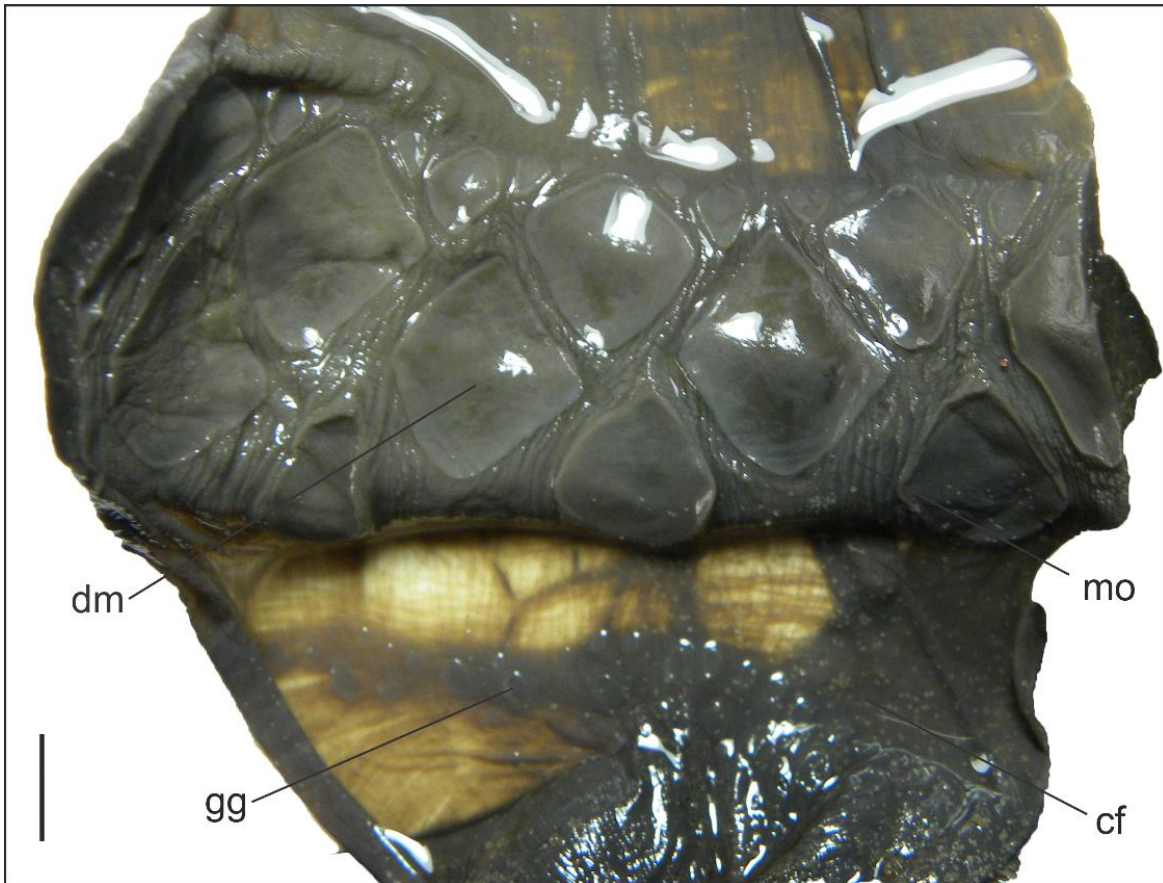


Figura 80. Mollusca y cámara de filtración de *Aplysia (Varria) inca*. mo, mollusca; cf, cámara de filtración; pl, placas de la mollusca; gg, ganchos gástricos. Escala: 5 mm.

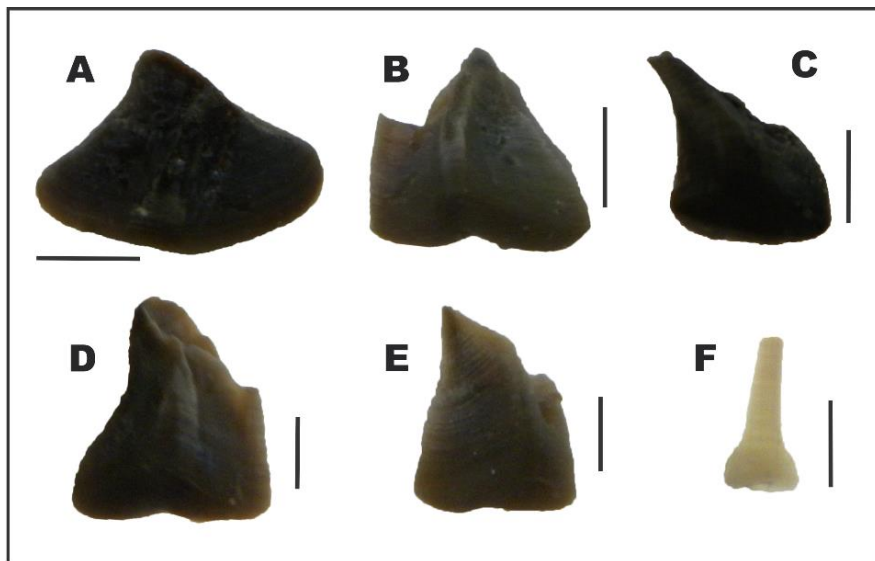


Figura 81. Placas de la mollusca y ganchos gástricos de *Aplysia (Varria) inca*. A-E, placas de la mollusca. F, gancho gástrico. A-C, escala: 4 mm; D-F, escala: 2 mm.

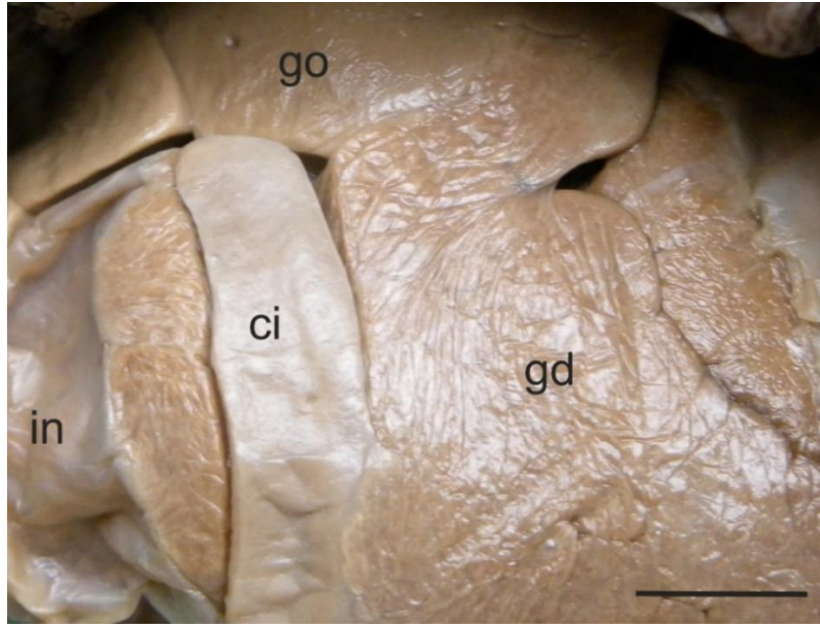


Figura 82. Ciego digestivo de *Aplysia (Varria) inca*.
 ci, ciego digestivo; gd, glándula digestiva; in, intestino; go, gónada. Escala: 5 mm.

Sistema Circulatorio y Renal.- Pericardio más ancho que largo, equivalente a 1/3 de la longitud del manto. Corazón ocupando la mayor parte de la cavidad del pericardio (Fig. 83). Aurícula (Fig. 84A: au) expansible de pared delgada con una red interna de fibras entrelazadas. Válvulas aurículo-ventriculares (Fig. 84B: va) ubicadas a la entrada del ventrículo, formadas por un par de pliegues concéntricos; ancho de cada pliegue igual a la mitad del ancho del ventrículo. Ventrículo (Fig. 84A: ve) de pared gruesa y con numerosos pliegues internos transversales y longitudinales. Válvula semilunar (Fig. 84B: vs) ubicada a la entrada de la cresta aórtica, formada por un pliegue semiconcéntrico dorsal; ancho del pliegue menos de un tercio del ancho de la cresta aortica. Cresta aortica (Fig. 84A: cr) de pared gruesa con algunos pliegues internos longitudinales; ocupando cerca de la mitad del volumen del ventrículo. Riñón de pared esponjosa, ocupando casi el mismo volumen que la cresta aórtica. Nefrostoma (Fig. 84C: nf) en el extremo posterior del riñón, visible en el suelo de la cavidad paleal por debajo de la base de la branquia. Conducto renopericardial no observado.

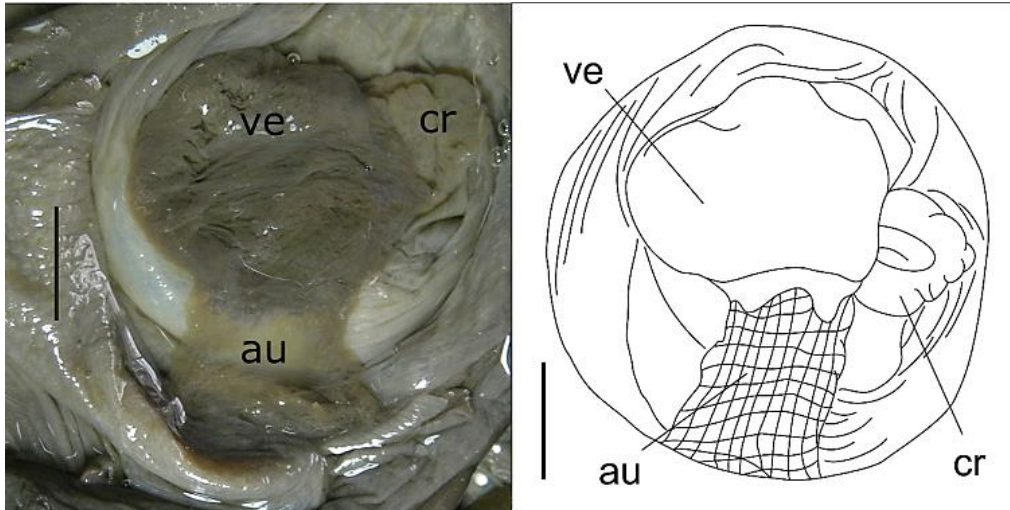


Figura 83. Corazón de *Aplysia (Varria) inca*. au, aurícula; cr, cresta aórtica; ve, ventrículo. Escala: 5 mm.

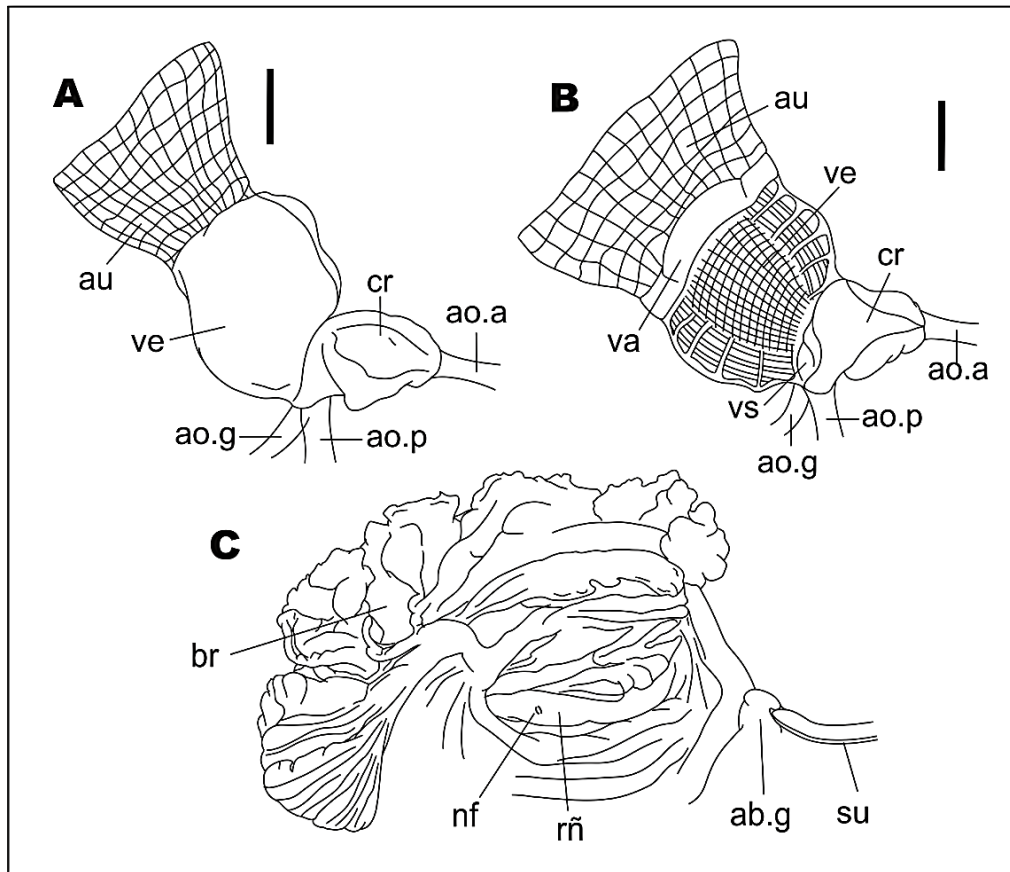


Figura 84. Sistema circulatorio y renal de *Aplysia (Varria) inca*. **A**, corazón con la aurícula separada de la pared del pericardio. **B**, corazón abierto longitudinalmente. **C**, vista lateral de la cavidad pleal con la branquia levantada para mostrar el nefrostoma. ab.g, abertura genital; ao.a, aorta anterior; ao.g., aorta gástrica; ao.p, aorta posterior; au, aurícula; br, branquia; cr, cresta aórtica; nf, nefrostoma; rñ, riñón; su, surco seminal; va, válvulas auriculoventriculares; vs, válvula semilunar; ve, ventrículo. Escala: 5 mm.

Sistema Reproductor Hermafrodita.- Gónada en el extremo posterior de la masa visceral, ~2 veces más ancha que larga. Conducto preampular (Fig. 85 & 86D: cd.p) delgado, ligeramente sinuoso. Ampolla (Fig. 85 & 86B: am) casi tan gruesa como el conducto preampular, fuertemente sinuosa, ubicada en la región basal de la glándula nidamental. Conducto posampular muy delgado. Glándula nidamental (Fig. 85 & 86C: gn) ovalada; volumen variable dependiendo del desarrollo del animal, pero sin superar el volumen de la gónada. Receptáculo seminal en la región basal de la glándula nidamental, más largo que ancho. Conducto hermafrodita grande (Fig. 85 & 86A: cd.g) ligeramente adherido a la pared dorsal del hemocele, cilíndrico, ~2 veces más ancho que la ampolla, de recorrido sinuoso y con varios recodos a lo largo de su extensión, aunque en menor número que la ampolla. Bursa copuladora de pared delgada, esférica, fuertemente adherida a la pared dorsal del hemocele. Glándula atrial no diferenciada en la superficie del conducto hermafrodita grande.

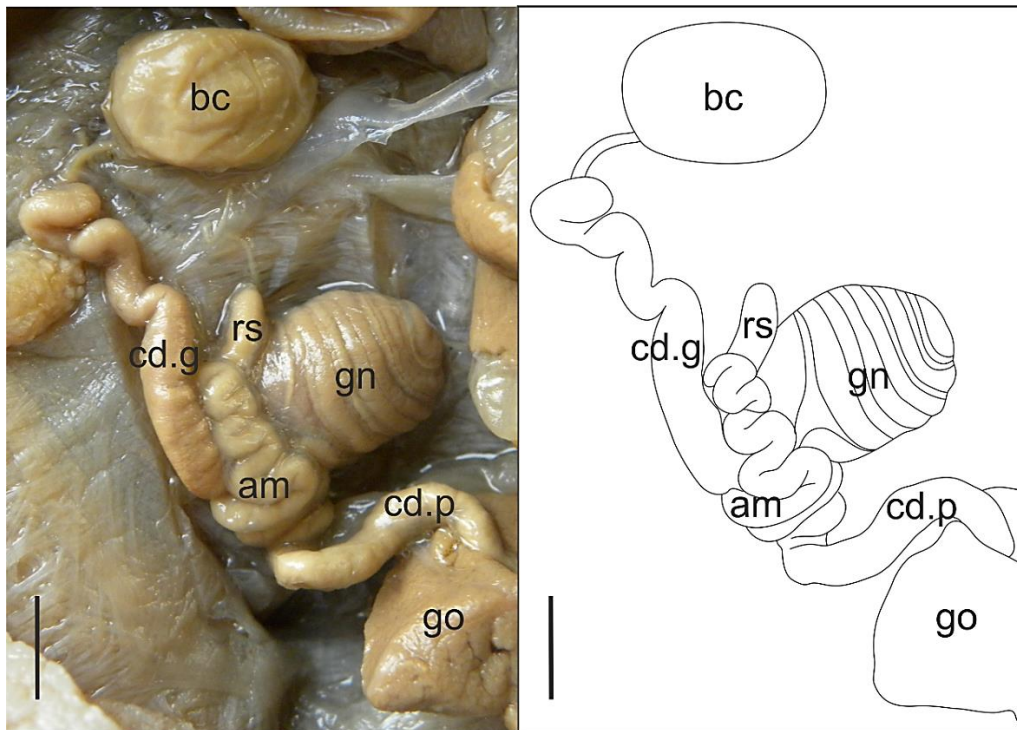


Figura 85. Sistema reproductor hermafrodita de *Aplysia (Varria) inca*. am, ampolla; bc, bursa copuladora; cd.g, conducto hermafrodita grande; cd.p, conducto preampular; gn, glándula nidamental; go, gónada; rs, receptáculo seminal. Escala: 5 mm.

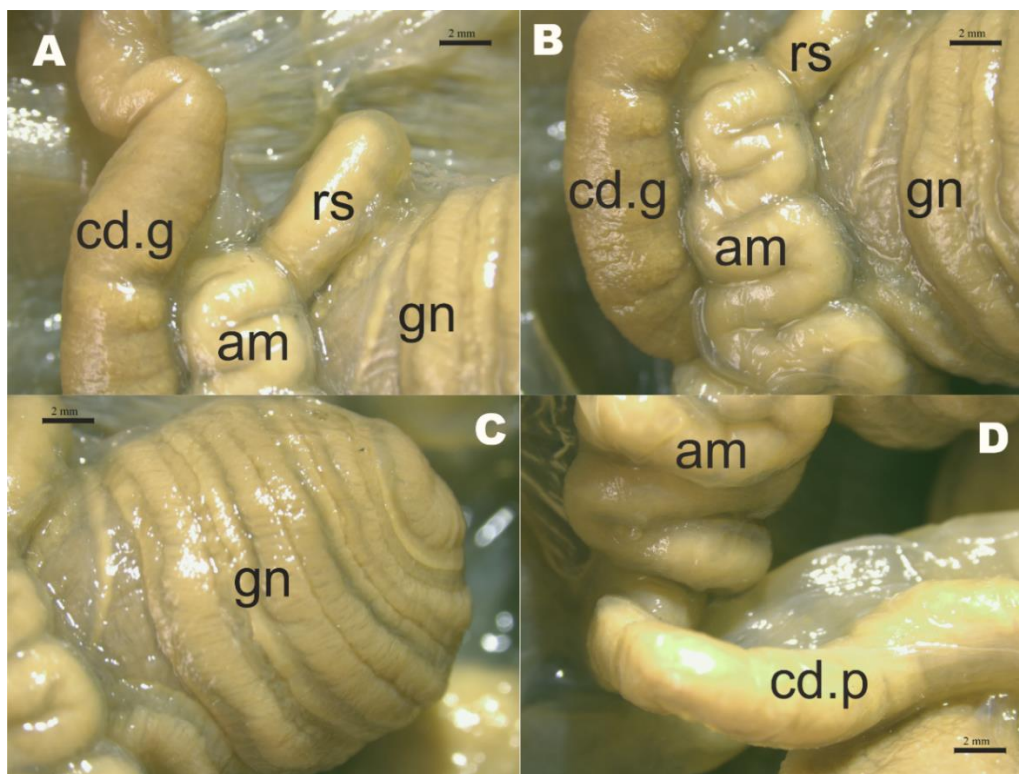


Figura 86. Detalles del sistema reproductor hermafrodita de *Aplysia (Varria) inca* en vista ventral **A**, conducto hermafrodita grande y receptáculo seminal. **B**, conducto hermafrodita grande y ampolla. **C**, glándula nidamental. **D**, conducto preampular. am, ampolla; bc, bursa copuladora; cd.g, conducto hermafrodita grande; cd.p, conducto preampular; gn, glándula nidamental; go, gónada; rs, receptáculo seminal. Escala: 2 mm.

Sistema Nervioso.- Anillo nervioso circumesofageal posfaríngeo. Un par de ganglios cerebrales fusionados (Fig. 87: ga.c), formando un único ganglio ligeramente más ancho que alguno de los ganglios pedales. Nervios del ganglio cerebral (Fig. 88): nC1, nervio grueso y ramificado que inerva la pared dorsal de la boca; nC2, nervio grueso, dividido en 2 ramas que inervan los tentáculos cefálicos y la región peribucal lateral; nC3, nervio delgado que inerva la pared ventral de la boca; nC4, nervio grueso y ramificado, inerva el rinóforo, una de sus ramas se anastomosa con nP3; nC5, nervio delgado, inerva el ojo; nC6, nervio muy delgado, inerva el estatocisto. Conectivos cerebro-bucales (Fig. 87: c.cb) relativamente gruesos, de longitud mayor al del anillo nervioso. Un par de ganglios bucales (Fig. 87: ga.b) ovalados, menos de la mitad del tamaño del ganglio cerebral, conectados por una comisura cuya longitud es menor a la longitud de uno de los ganglios bucales. Nervios del ganglio

bucal (Fig. 89): nB1, nervio corto y grueso que inerva la rdula; nB2, nervio grueso y ramificado que inerva la cavidad oral y la regin anterior del sistema digestivo hasta la molleja; nB3, nervio muy delgado que inerva las glndulas salivales; nB4, nervio delgado, inerva varios msculos internos de la masa bucal y una de sus ramas se inserta en el msculo retractor m2; nB5, nervio delgado, que inerva el esfnter oral; nB6, nervio delgado que inerva la cavidad oral. Conectivos cerebro-pedales (Fig. 87: c.cp) ms largos y gruesos que los conectivos cerebro-pleurales. Un par de ganglios pedales (Fig. 87: ga.p) ovalados, siendo los ganglios ms grandes del anillo nervioso; comisura pedal (Fig. 87: c.pd) gruesa y larga; comisura parapedal (Fig. 87: c.pp) ms larga y delgada que la comisura pedal. Nervios del ganglio pedal (Fig. 91): nP1, nervio delgado y ramificado que inerva la regin anterior del pie; nP2, par de nervios dorsales muy delgados y con varias ramas, en el lado derecho una rama de este nervio inerva los msculos de la vaina del pene; nP3, nervio muy delgado, se anastomosa con nC4; nP4, nervio delgado y ramificado que inerva la corporal anterior al origen de los parapodios; nP5, nervio delgado, dividido en 2 ramas: nP5a, que se anastomosa con una rama de nV1 para formar el nervio opalino anterior, y con una rama de nV6 para formar el nervio opalino posterior; y nP5b, que inerva la regin corporal anterior; nP6, nervio grueso que inerva la regin anterior de los parapodios; nP7, nervio delgado y bifurcado que inerva la regin media de los parapodios; nP8, nervio grueso y ramificado, inerva la regin media del pie; nP9, nervio grueso, inerva la regin posterior del pie y parapodios. Conectivos cerebropleurales (Fig. 87: c.cl) ligeramente asimtricos, conectivo derecho poco ms largo que el izquierdo. Conectivos pleuropedales (Fig. 87: c.lp) cortos. Par de ganglios pleurales (Fig. 87: ga.l) casi del mismo tamao. Nervios del ganglio pleural (Fig. 91): nL1, nervio delgado que se anastomosa con una rama de nP5 inervando la pared corporal dorsal alrededor del anillo nervioso; nL2, nervio delgado y exclusivo del lado izquierdo, que sigue un recorrido similar a nP5a. Conectivos pleuroviscerales (Fig. 87: c.lv) casi una vez y media la longitud del anillo nervioso. Ganglio visceral (Fig. 87: ga.v)

formado por 2 hemiganglios, con un abultamiento en el extremo anterior de cada uno. Nervios del ganglio visceral (Fig. 90): nV1, nervio delgado, inerva la región alrededor de la abertura genital y se anastomosa con nP5a para formar el nervio opalino nO1; nV2, nervio osfradial, grueso; nV3, nervio muy delgado, inerva la bursa copuladora; nV4, inerva pericardial; nV5, nervio genital; nV6, nervio sifonal que se anastomosa con nP5a para formar el nervio opalino nO2.

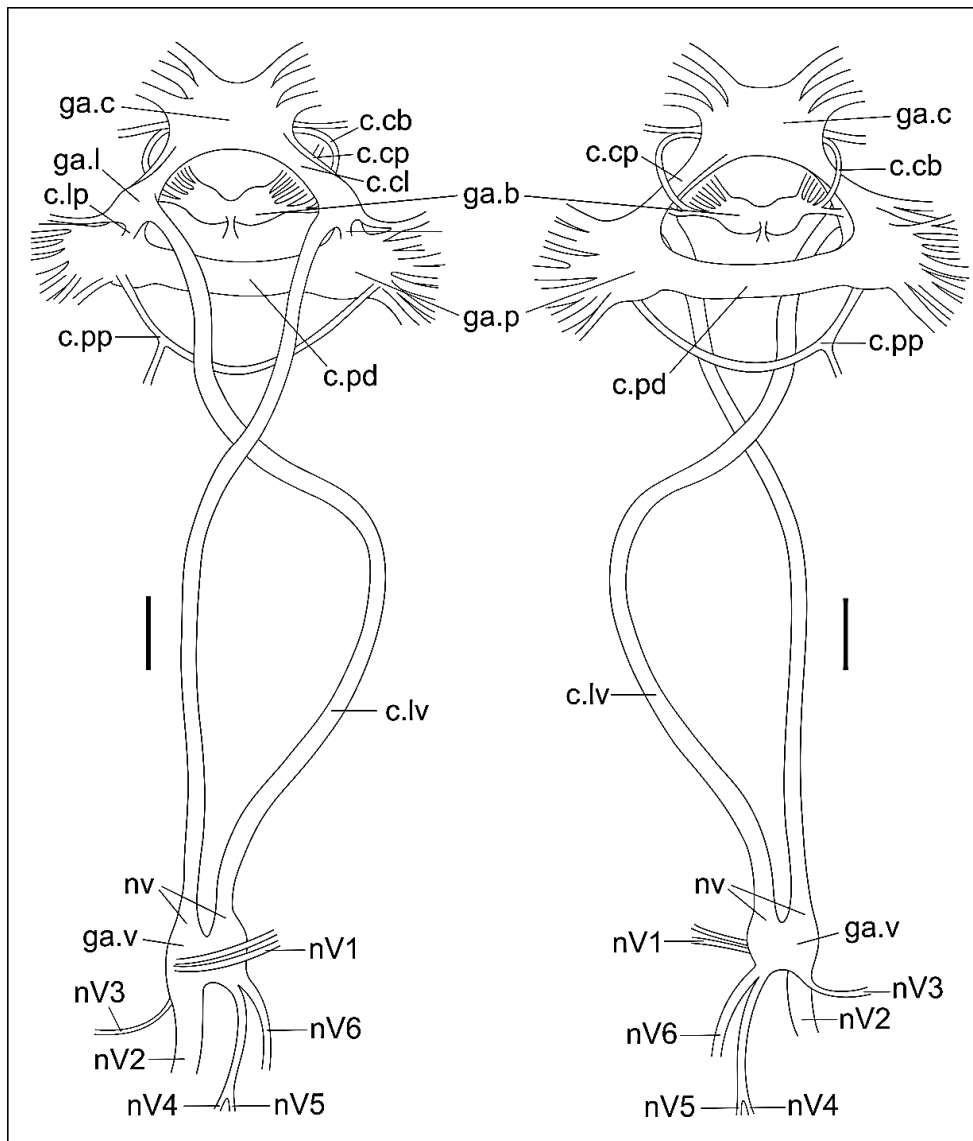


Figura 87. Vista dorsal y ventral del sistema nervioso de *Aplysia (Varria) inca*. c.cb, conectivo cerebrobucal; c.cl, conectivo cerebropleural; c.cp, conectivo cerebropedal; c.lp, conectivo pleuropedal; c.lv, conectivo pleurovisceral; c.pd, comisura pedal; c.pp, comisura parapedal; ga.b, ganglios bucales; ga.c, ganglios cerebrales; ga.l, ganglios pleurales; ga.p, ganglios pedales; ga.v, ganglio visceral; nV1-6, nervios del ganglio visceral. Escala: 2 mm.

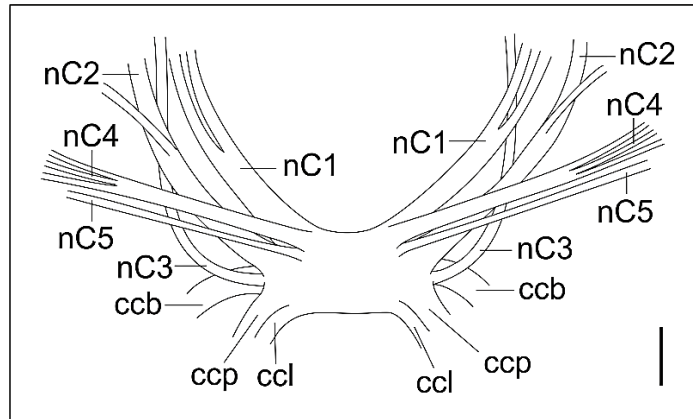


Figura 88. Vista dorsal del ganglio cerebral de *Aplysia (Varria) inca*. Escala: 2 mm.

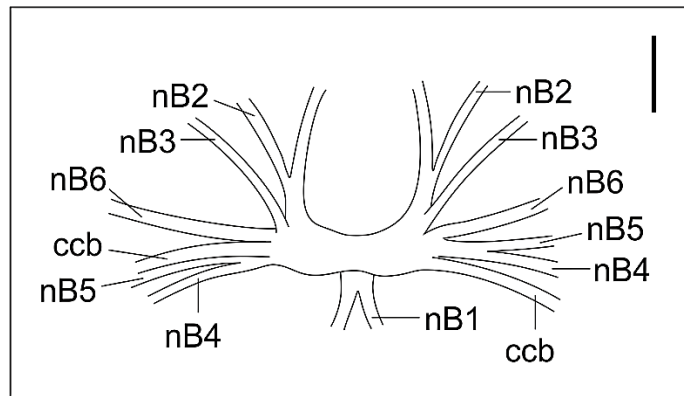


Figura 89. Vista dorsal del ganglio bucal de *Aplysia (Varria) inca*. Escala: 2 mm.

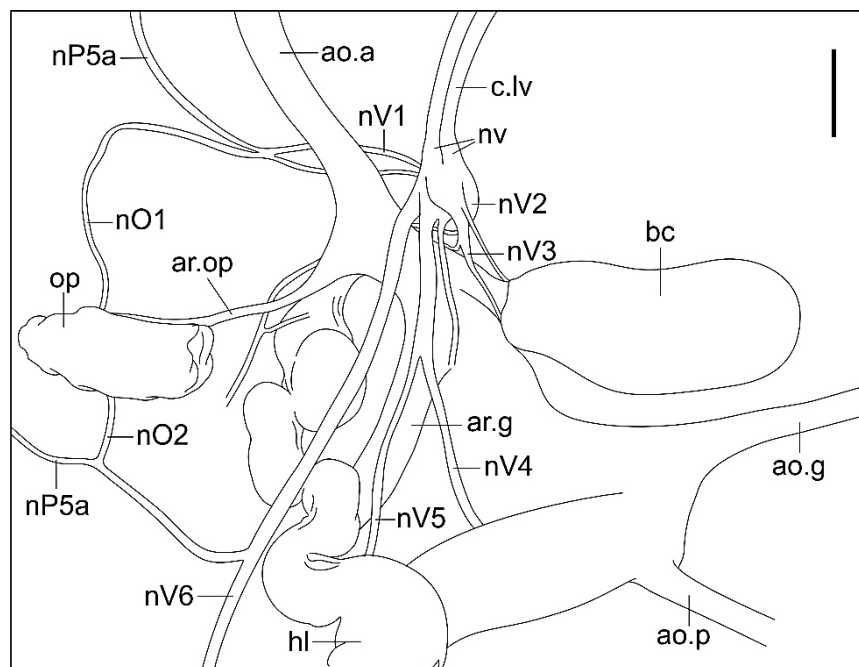


Figura 90. Vista ventral del ganglio visceral de *Aplysia (Varria) inca*. Escala: 5 mm.

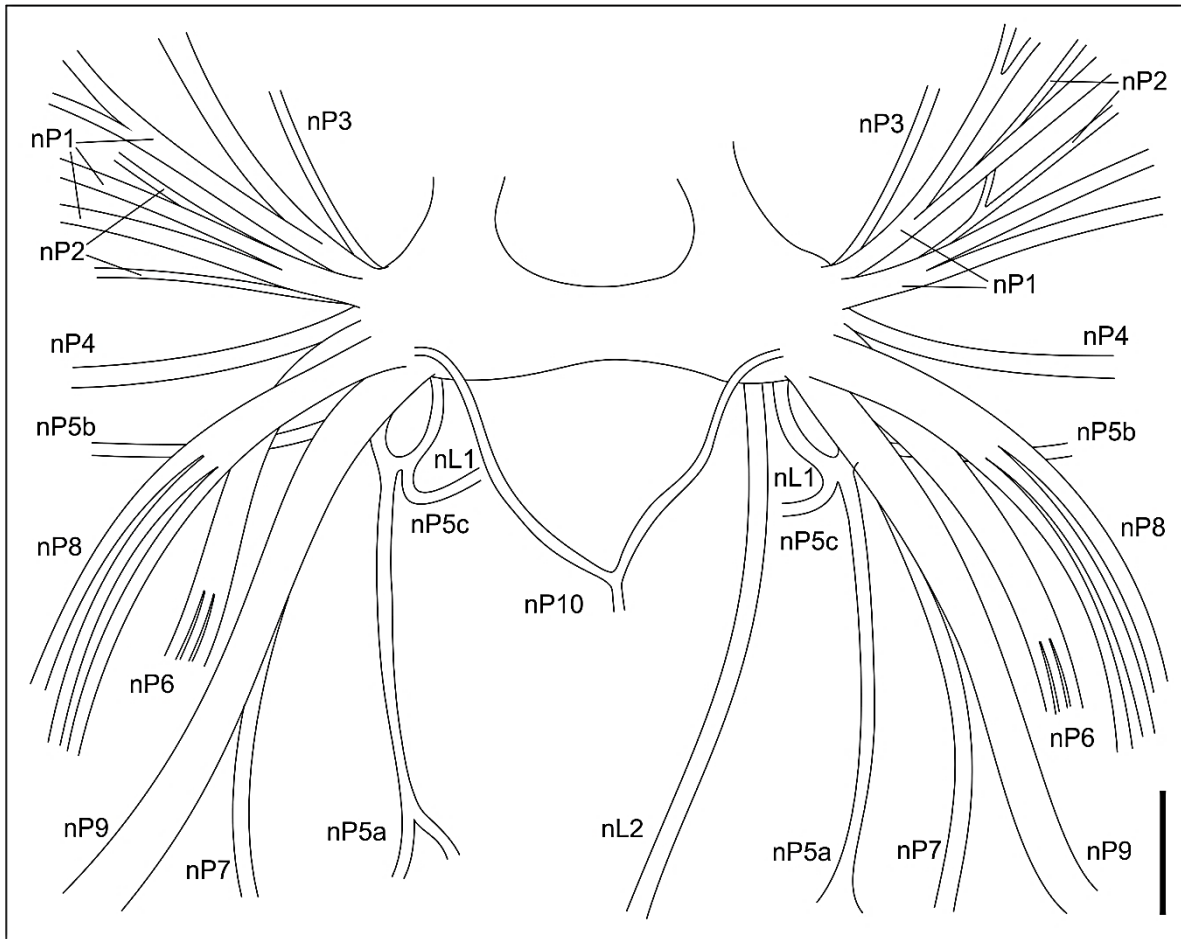


Figura 91. Vista ventral del ganglio pedal de *Aplysia (Varria) inca*. Escala: 2 mm.

Ecología

D'Orbigny (1837) mencionó que *A. inca* es abundante en fondos arenosos y fangosos, y alrededor de bancos de pectínidos en la parte sur de la bahía entre la costa de Callao y la Isla San Lorenzo. Paredes (1974) la encontró en Barranca (Lima) en los charcos del mediolitoral donde abundan las algas, especialmente *Ulva*, y en las grietas de las rocas. Paredes et al. (1988) la encontraron en playas y fondos arenosos de Pisco (Ica). Entre diciembre de 2017 y enero de 2018 se observaron varios individuos en Muelle Chico, Pucusana (Lima), desplazándose cerca de la superficie entre las rocas cubiertas de algas. En Agua Dulce, Chorrillos (Lima) se encontraron animales varados en la playa en varias oportunidades, hasta un estimado de 100 individuos en junio de 2016 y enero de 2017, la

mayoría de los cuales estaban poco desarrollados, con los tentáculos cefálicos y rinóforos cortos, superficie corporal verde plumiza, y manto pequeño y lastimado. En general esta especie parece ser más común en el verano, época en la que suele desovar, aunque también se han observado masas de huevos en primavera o inicios de otoño. Otra localidad donde esta especie es común es Ancón (Lima), en donde se observaron individuos varados en la playa arenosa con algas en julio del 2017 (F. Cardoso, com. pers.).

Distribución

Endémica de Perú; desde Bahía de Sechura (Piura) hasta Laguna Grande (Ica).

Nuevas localidades reportadas: Laguna Grande (Ica), Pucusana (Lima), Chorrillos (Lima), Barranco (Lima), Bahía Samanco (Ancash), y Huanchaco (La Libertad) (Fig. 92).

Aplysia inca ha sido reportada previamente para Pisco (Paredes et al.1988), Ancón y Barranca (Paredes et al. 1999a) e Isla Lobos de Tierra (= *A. chierchiana?*, Ramírez et al. 2015). Sin embargo, el último registro necesita ser corroborado por lo que no ha sido incluido en la distribución.



Figura 92. Mapa de distribución de *Aplysia (Varria) inca*

***Aplysia (Varria) chierchiana* Mazzarelli & Zuccardi, 1889**

(Fig. 93-118)

Aplysia chierchiana Mazzarelli & Zuccardi, 1889: 52; Mazzarelli & Zuccardi, 1890: 52; Alamo & Valdivieso, 1987: 90; Alamo & Valdivieso, 1997: 84; Nakamura, 2006: 79; Uribe et al. 2013a: 47.

Tethys chierchiana Pilsbry, 1895b: 87; Dall, 1909: 200.

Material Tipo.- Desconocido (Eales 1960).

Localidad tipo.- Costa de la Isla San Lorenzo (Mazzarelli & Zuccardi, 1889).

Material Examinado

1 espécimen, 56 mm; Bahía de Sechura (Piura), sublitoral, 10 m; 2008; **LaBSIM** 15.06-0015.- 2 especímenes, 94-139 mm; Isla San Lorenzo, Callao, fondo blando, 8.8 m; col. J. A. Santamaría, 16/04/2015; **LaBSIM** 15.06-0016.- 6 especímenes, 38-71 mm; Sechura (Piura), sublitoral; col. G. Guzman, 2017; **LaBSIM** 15.06-0018.- 3 especímenes, 68-83 mm; Isla San Lorenzo, Callao, fondo arenoso, 6-8 m; cols. L. Aguirre y R. Canales, 17/06/2017; **LaBSIM** 15.06-0021.- 2 especímenes, 51-62 mm; El Dorado, Bahía Samanco (Ancash), 8 m; col. R. Uribe, 16/09/2017; **LaBSIM** 15.06-0024.- 2 especímenes, 80-82 mm; Parachique, Sechura (Piura), pradera de *Caulerpa*, 10 m; col. G. Guzman, 17/07/2018; **LaBSIM** 15.06-0037.- 1 espécimen, 124 mm; Sechura (Piura), pradera de *Caulerpa*, 10 m; col. F. Vila Montoya, 28/09/2018; **LaBSIM** 15.06-0039.- 3 especímenes, 56 - 76 mm; Bayóvar, Sechura (Piura), varada en playa arenosa; col. J. Armas, 28/11/2019; **LaBSIM** 15.06-0041.- 1 espécimen, 162 mm; Sechura (Piura), varada en playa arenosa; col. R. Pastor, 12/2018; **IMARPE**.- 1 espécimen, 68 mm; Isla Lobos de Tierra (Piura); col. A. Indacochea, 08/10/2008; **IMARPE**.

Diagnosis

Animal hasta 162 mm de longitud. Cuerpo suave, alargado y delgado. Tentáculos cefálicos largos, delgados y enrollados. Rinóforos cónicos y cercanos entre si. Pie delgado y estrecho, con una cola corta y delgada. Parapodios amplios, movibles, separados anterior y posteriormente. Manto elevado y bien diferenciado. Abertura del manto reducida a una papila pequeña y elevada. Sifón anal ancho, alargado y tubular. Glándula opalina compuesta y multipora, con una abertura principal grande rodeada por varias aberturas secundarias alrededor, que pueden pasar inadvertidas debido a su pequeño tamaño. Superficie corporal rojo violeta, ornamentada con puntos negros y pequeñas manchas amarillas distribuidas irregularmente, también puede tener grandes manchas blancas; margen interno de los parapodios con bandas transversales blancas. Concha relativamente grande, arqueada, seno anal amplio y ligeramente cóncavo. Rádula hasta 53 x 2.33.1.33.2 dientes; diente raquídeo ancho, cúspide central con 2 dentículos pequeños a cada lado; dientes laterales alargados, cúspide principal con 3 dentículos a cada lado y 1 cúspide lateral bien desarrollada. Mandíbulas delgadas, lisas, y con borde uniforme. Saco del pene delgado, no armado. Pene delgado, no armado, con la punta alargada y triangular.

Redescripción

Morfología Externa.- Animal más grande llegó a medir 162 mm de longitud; cuerpo suave, alargado y delgado; más ancho en la región visceral, estrechándose gradualmente hacia la región cefálica (Figs. 95-96). Región cefálica representando cerca de 1/4 de la LT. Tentáculos cefálicos (Figs. 95 y 96A: tc) alargados, delgados, enrollados, con su base ligeramente más estrecha. Lóbulos orales (Fig. 95C: l.or) integrados en la superficie ventral del velo oral. Rinóforos (Figs. 95 y 96A-B: ri) cónicos, delgados, y cercanos entre si, con una hendidura distal ocupando cerca de la mitad de su longitud. Pie estrecho, delgado, con una cola corta (Figs. 95). Propodio (Figs. 95 y 96C: pr) estrecho y delgado, no desarrolla un

par de lóbulos anteriores. Mesopodio (Figs. 95 y 96C: ms) estrecho y alargado, ocupando más de la mitad de la longitud del pie. Metapodio (Figs. 95 y 96C: me) estrecho y circular, poco diferenciado del mesopodio, sin desarrollar una ventosa. Parapodios (Figs. 95 y 96A-B: pa) amplios, movibles, separados anterior y posteriormente, con lóbulos parapodiales (Fig. 96B: l.pa) bien desarrollados en el borde anterior de los parapodios. Manto relativamente grande, elevado, bien diferenciado, ocupando más de un tercio de la longitud corporal (Figs. 95 y 96A: ma). Margen derecho del manto casi cubriendo por completo la branquia. Cavity paleal relativamente grande y expuesta. Abertura del manto reducida a una papila pequeña, elevada, ubicada en el centro del manto (Figs. 95, 96A y 98: ab.m). Sifón anal (Figs. 95, 96A y 97: sa) ancho, alargado y tubular, sobresaliendo de los parapodios, ocupando menos de la 1/3 de la longitud del manto. Glándula opalina compuesta y multipora, con una abertura principal grande rodeada por varias aberturas secundarias mucho más pequeñas ocupando un área relativamente pequeña en el suelo de la cavidad paleal (Figs. 96A y 98: ab.o); en ocasiones las aberturas secundarias pueden pasar inadvertidas, por lo que la glándula opalina parece ser unipora (Fig. 98E). Los especímenes examinados presentaron las siguientes medidas en promedio (n = 19, ver Tabla 12): Longitud Corporal, 78 mm; Ancho Corporal, 26 mm; Altura Corporal, 44 mm; Longitud del Pie, 76 mm; Ancho del Propodio, 17 mm, Ancho del Mesopodio, 14 mm; Ancho del Metapodio, 13 mm; Longitud del Manto, 37 mm; y Ancho del Manto, 22 mm.

Coloración externa.- Superficie corporal rojo violeta; ornamentada con pequeños puntos negros (Fig. 94B) y numerosos grupos irregulares de pequeñas manchas amarillas en los costados de los parapodios y la región cefálica (Fig. 93A-B); ocasionalmente con grandes manchas blancas irregulares (Fig. 93C-D). Margen interno de los parapodios con bandas transversales delgadas blancas (Fig. 94A). Los individuos preservados mantienen los puntos

negros (Fig. 94B). Secreción de la glándula de tinta purpura y abundante. Secreción de la glándula opalina no observada.

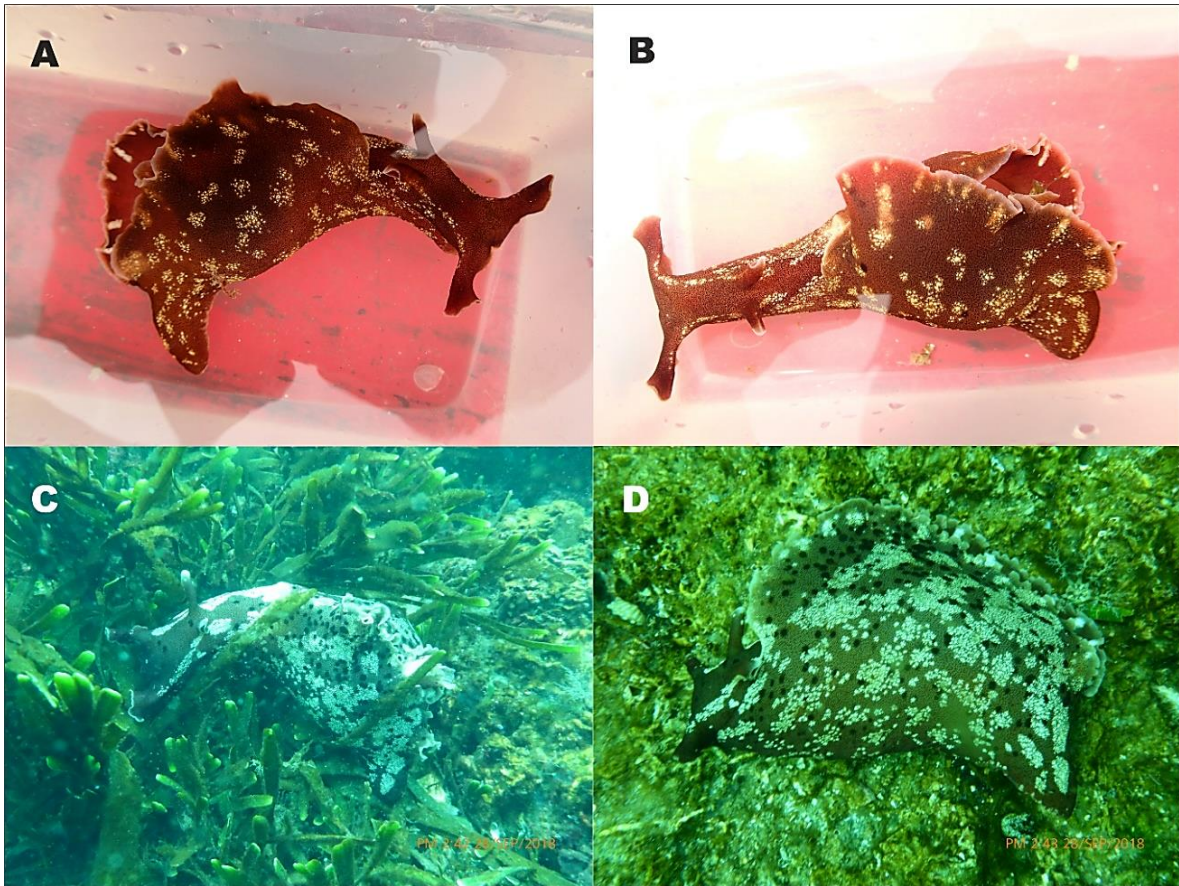


Figura 93. *Aplysia (Varría) chierchiana*. **A-B**, Isla San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0032). **C-D**, Bahía de Sechura (LaBSIM 15.06-0039).



Figura 94. Detalles de la coloración de *Aplysia (Varría) chierchiana*. **A**, margen de los parapodios con bandas más claras. **B**, pequeños puntos negros en el parapodio.

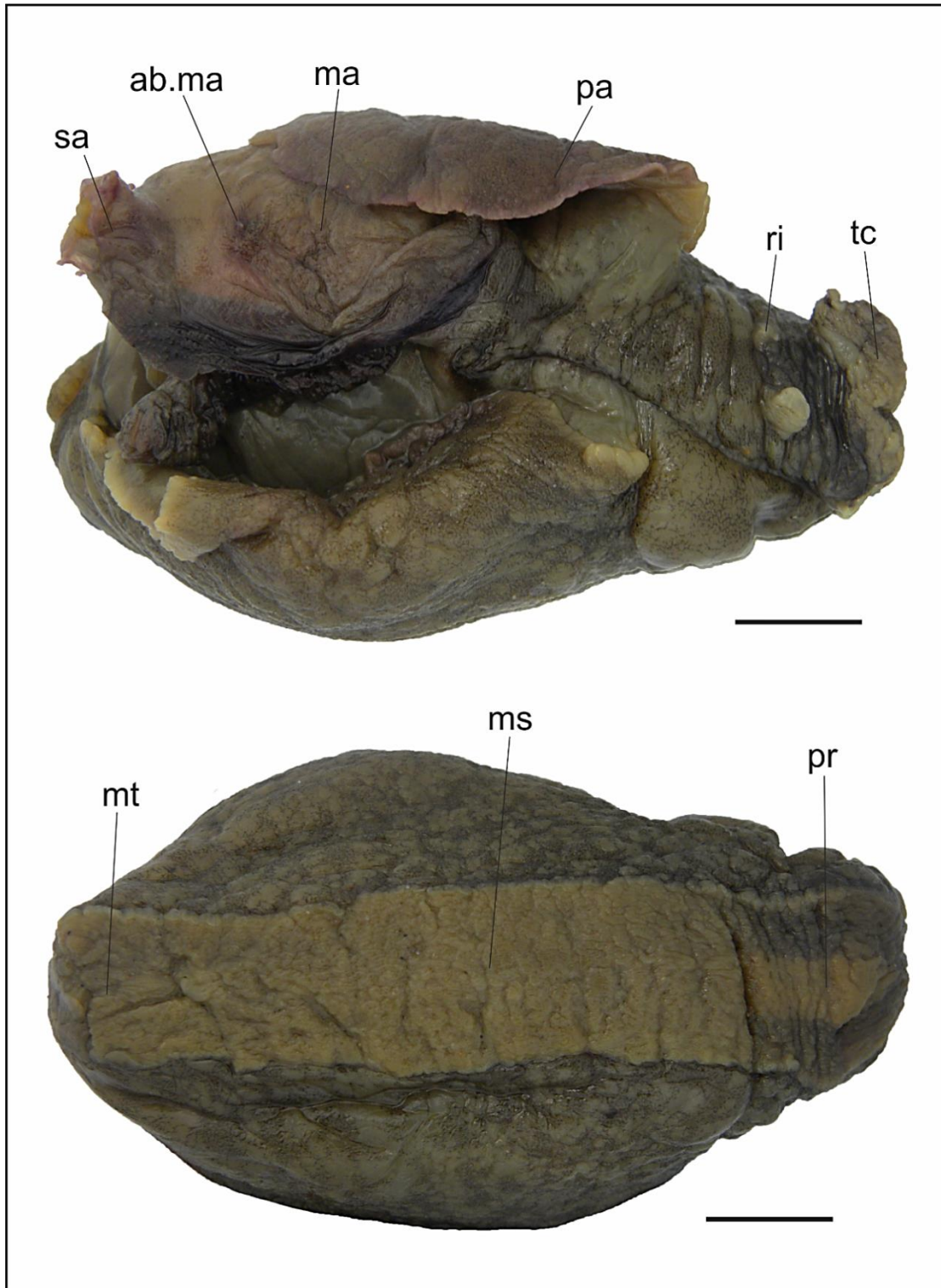


Figura 95. Vista dorsal y ventral de un ejemplar preservado de *Aplysia (Varria) chierchiana*. ab.m, abertura del manto; ma, manto; me, metapodio; ms, mesopodio; pa, parapodios; pr, propodio; ri, rinóforos; sa, sifón anal; tc, tentáculos cefálicos. Escala: 10 mm.

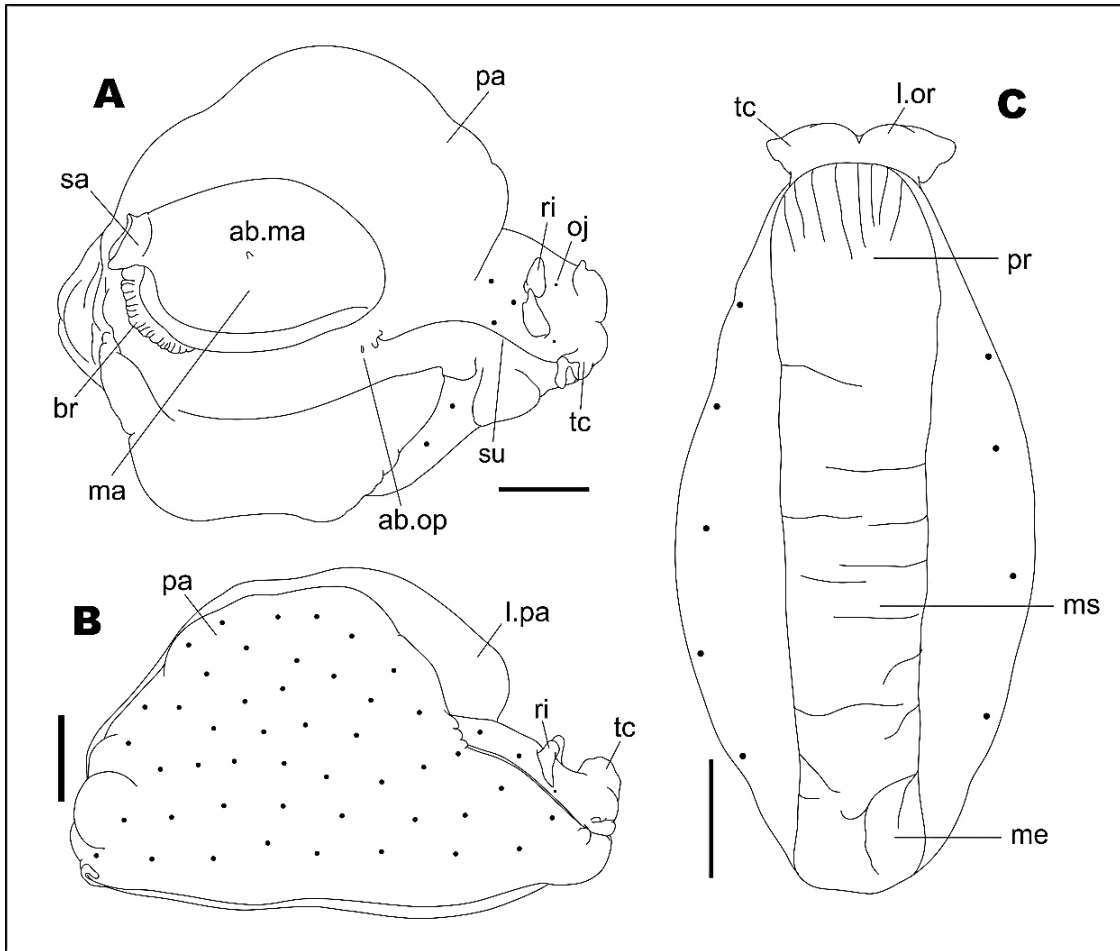


Figura 96. Morfología externa de *Aplysia (Varria) chierchiana*. **A**, vista dorsal. **B**, vista lateral. **C**, vista ventral. ab.m, abertura del manto; a, ano; ab.g, abertura genital; ab.o, abertura de la glándula opalina; br, branquia; l.or, lóbulo oral; l.pa, lóbulo parapodial; ma, manto; me, metapodio; ms, mesopodio; oj, ojos; pa, parapodios; pr, propodio; ri, rinóforos; sa, sifón anal; su, surco seminal; tc, tentáculos cefálicos. Escala: 20 mm.



Figura 97. Sifón anal de *Aplysia (Varria) chierchiana*.

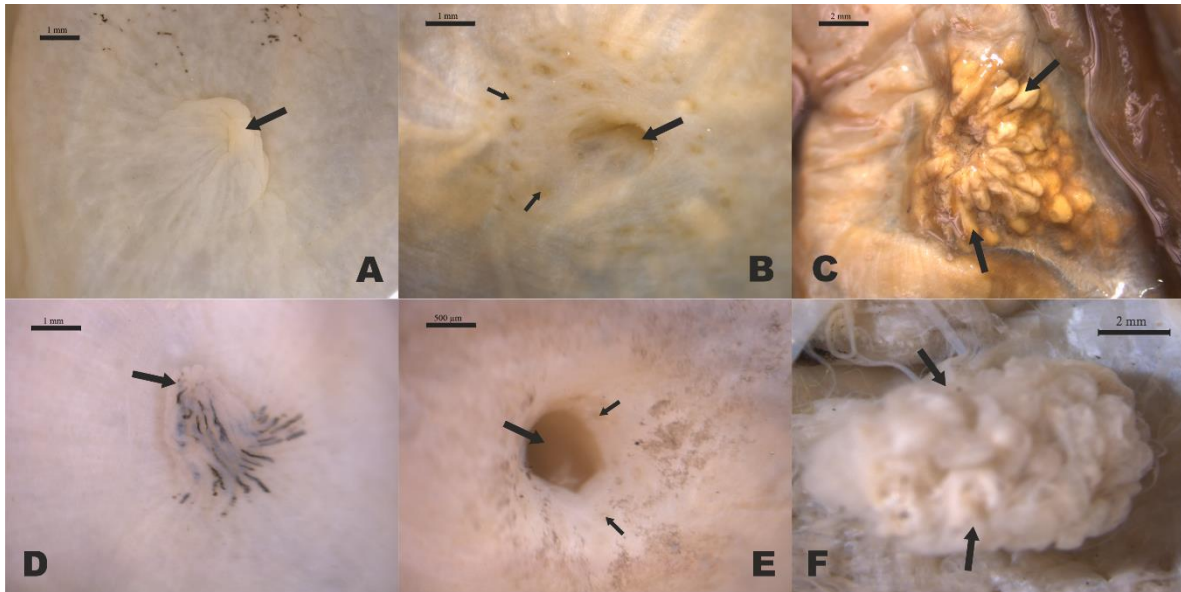


Fig. 98. Abertura del manto y glándula opalina de *Aplysia (Varria) chierchiana*; en B y E, la abertura principal de la glándula opalina está señalada por una flecha grande, mientras que las aberturas secundarias están señaladas por flechas pequeñas. **A-B**, Sechura (LaBSIM 15.06-0021.1): A, abertura del manto; B, abertura de la glándula opalina. **C**, glándula opalina, Sechura (LaBSIM 15.06-0037.2). **D-F**, San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0021.1): D, abertura del manto; E, abertura de la glándula opalina; F, glándula opalina. C y F, escala: 2 mm; A-B y D, escala: 1 mm; E, escala: 500 μ m.

Concha.- Mediana, su longitud cercana a 1/3 de la longitud corporal, arqueada, ovalada, relativamente estrecha, más ancha cerca del seno anal; margen izquierdo ligeramente convexo, margen derecho convexo, estrechándose gradualmente hacia el ápice, ángulo anal usualmente obtuso; seno anal relativamente amplio y ligeramente cóncavo (Fig. 99). Protoconcha visible en el ápice de la lámina calcificada (Fig. 100). Escultura formada por líneas concéntricas muy finas. En la Tabla 6 se detallan medidas y proporciones de la concha.

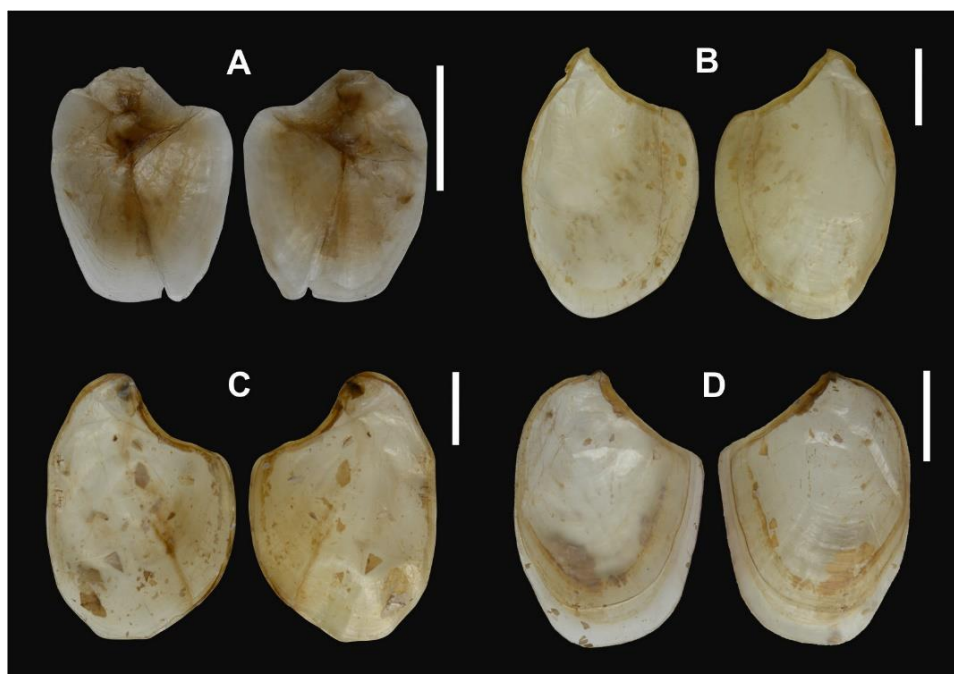


Figura 99. Vista ventral y dorsal de la concha de *Aplysia (Varria) chierchiana*. **A**, Isla San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0021.1). **B**, Sechura (LaBSIM 15.06-0037.2). **C**, Sechura (LaBSIM 15.06-0039). **D**, Bayóvar (LaBSIM 15.06-0041.1). Escala: 10 mm.

Tabla 6. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), longitud de la concha (LC), ancho de la concha (AC), proporción de la longitud de la concha respecto a la longitud del cuerpo (%LT) y proporción longitud/ancho de la concha (r) en *Aplysia (Varria) chierchiana*.

Código	Localidad	LT	LC	AC	%LT	r
LaBSIM 15.06-0024.1	Samanco (Ancash)	62	21.24	15.21	34.2	1.39
LaBSIM 15.06-0013	Sechura (Piura)	63	21.38	14.93	33.9	1.43
LaBSIM 15.06-0041.1	Bayóvar (Piura)	76	30.23	21.16	39.8	1.43
LaBSIM 15.06-0037.2	Sechura (Piura)	82	35.07	23.36	42.8	1.50
LaBSIM 15.06-0021.1	Isla San Lorenzo	83	18.75	14.76	22.6	1.27
LaBSIM 15.06-0039	Sechura (Piura)	125	38.21	26.59	30.8	1.44
				\bar{x}	34.02	1.41
				s	7.09	0.08

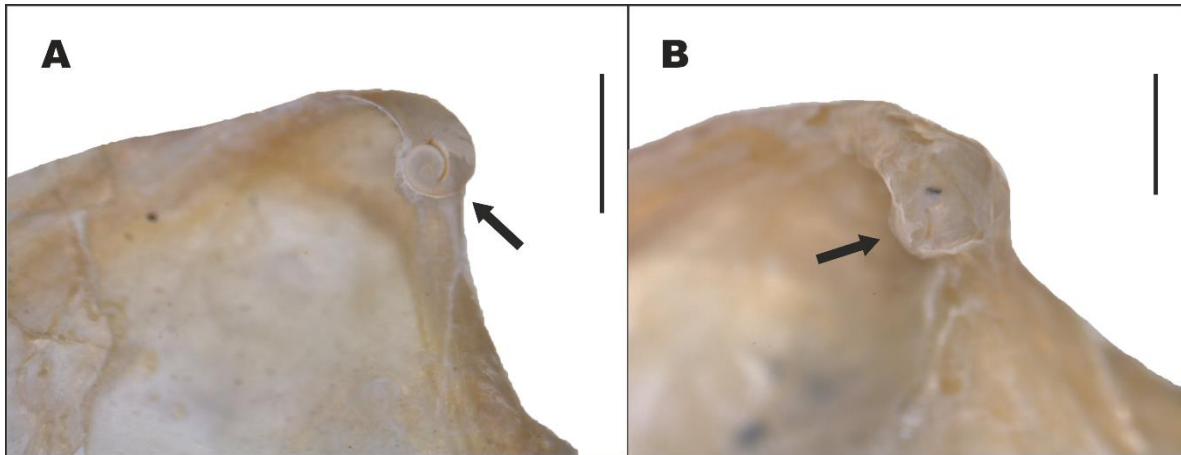


Figura 100. Protoconcha de *Aplysia (Varria) chierchiana*. **A**, Bahía Samanco (LaBSIM 15.06-0024.1). **B**, Sechura (LaBSIM 15.06-0039). Escala: 1 mm.

Rádula.- Diente raquídeo ancho, especialmente en la base; cúspide central pequeña y triangular, con 2 dentículos pequeños a cada lado; 1-2 cúspides secundarias pequeñas a cada lado de la cúspide central, no denticuladas. Dientes laterales alargados; cúspide principal robusta y triangular, con 3 dentículos generalmente pequeños a cada lado, excepto por el dentículo basal del margen interior que es ancho y bien desarrollado; 1 cúspide lateral usualmente bien desarrollada, acompañada por una cúspide más pequeña en su margen exterior. Dientes marginales pequeños, con la cúspide principal reducida. Fórmula radular (ver Tabla 15): 51 x 2.27.1.27.2 (LaBSIM 15.06-0018.1, Fig. 101C-D y Fig. 102B); 38 x 2.19.1.19.2 (LaBSIM 15.06-0021.1, Figs. 101A-B y Fig. 102A); 51 x 2.28.1.28.2 (LaBSIM 15.06-0037.2); 53 x 2.33.1.33.2 (LaBSIM 15.06-0041.1, Fig. 102C).



Figura 101. Rádula de *Aplysia (Varria) chierchiana*. **A-B**, Isla San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0021.1). **C-D**, Sechura (LaBSIM 15.06-0018.1). Flecha negra, diente raquídeo; flecha blanca, dientes laterales. Escala: 500 μm .

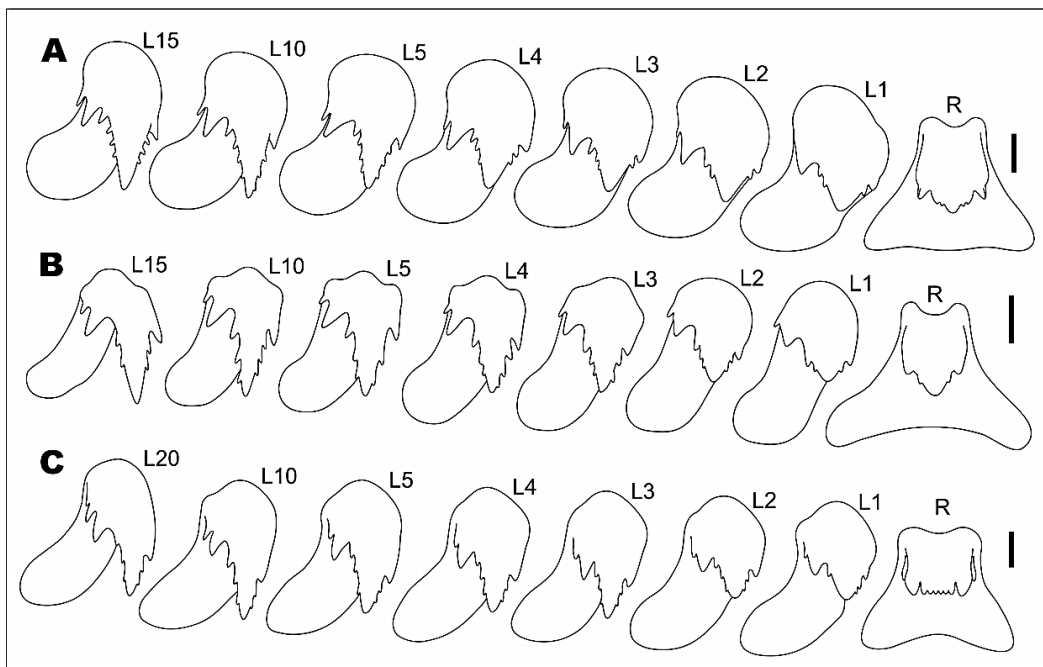


Figura 102. Detalles de la rádula de *Aplysia (Varria) chierchiana*. **A**, San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0021.1). **B**, Sechura (LaBSIM 15.06-0018.1). **C**, Bayóvar (LaBSIM 15.06-0041.1). R, diente raquídeo; L1-L20, dientes laterales. Escala: 50 μm .

Mandíbulas.- Delgadas, lisas, sin crestas longitudinales, poco más de 2 veces más anchas que largas; bordes anterior y posterior uniformes (Fig. 103). Elementos mandibulares alargados, ligeramente curvos hacia el extremo distal; punta ligeramente más estrecha, con un surco longitudinal en su extremo (Fig. 104).

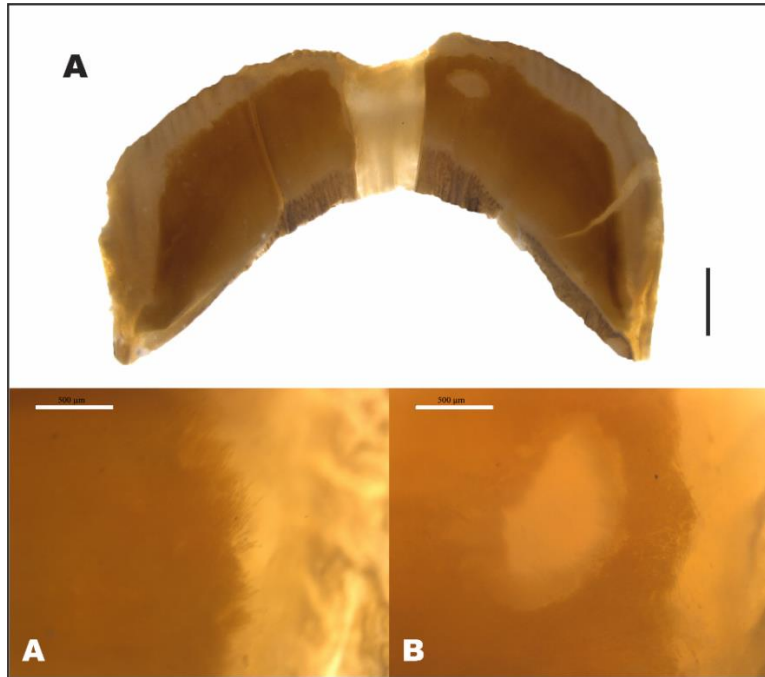


Figura 103. Mandíbulas de *Aplysia (Varria) chierchiana*. **A.** mandíbulas. **B-C,** superficie de las mandíbulas. **A,** escala: 2 mm; **B-C,** escala: 500 µm.

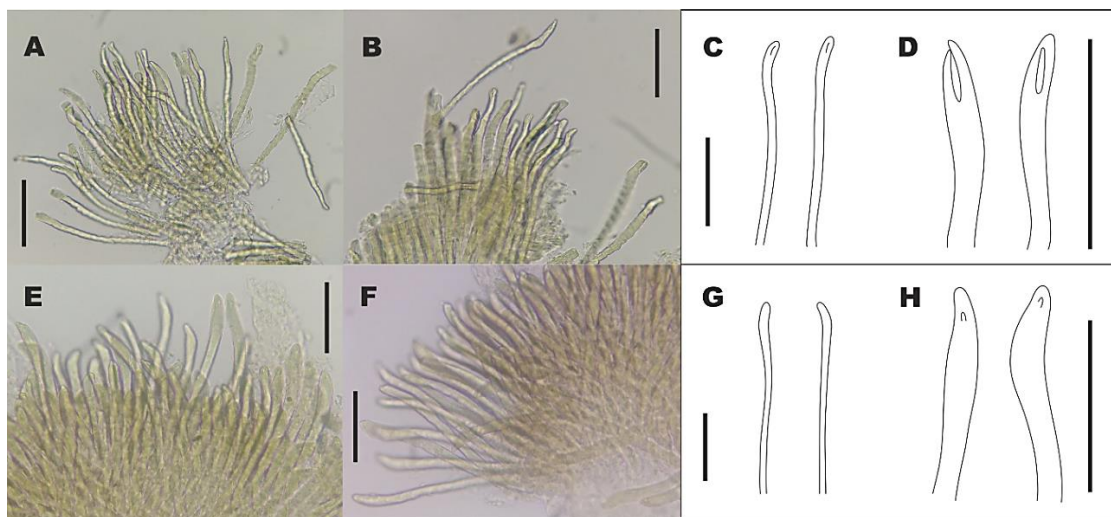


Figura 104. Elementos mandibulares de *Aplysia (Varria) chierchiana*; en **D** y **H** se muestra la punta de los elementos mandibulares. **A-D,** Bayóvar (LaBSIM 15.06-0041.1). **E-H,** Isla San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0021.1). Escala: 100 µm.

Vaina del Pene y Pene.- Vaina del pene con canal y saco del pene diferenciados. Canal del pene (Figs. 105 & 106A-D: cp) delgado, con pliegues elevados en su superficie interna. Saco del pene (Figs. 105 & 106A-C, E, G-H: sp) relativamente pequeño, delgado, no armado. Pene delgado, aplanado, entre 8-15 veces más largo que ancho, no armado. Punta del pene triangular, con el extremo redondeado; el surco seminal termina sobre el lado más largo de la punta, el lado opuesto es más delgado y forma una delgada membrana ligeramente ondulada (Figs. 105 y 106F-G, J: pe). Un par de músculos retractores delgados (Figs. 105 y 106: mr). Músculos protractores (Figs. 105 y 106A: mp) formados por varias fibras musculares.

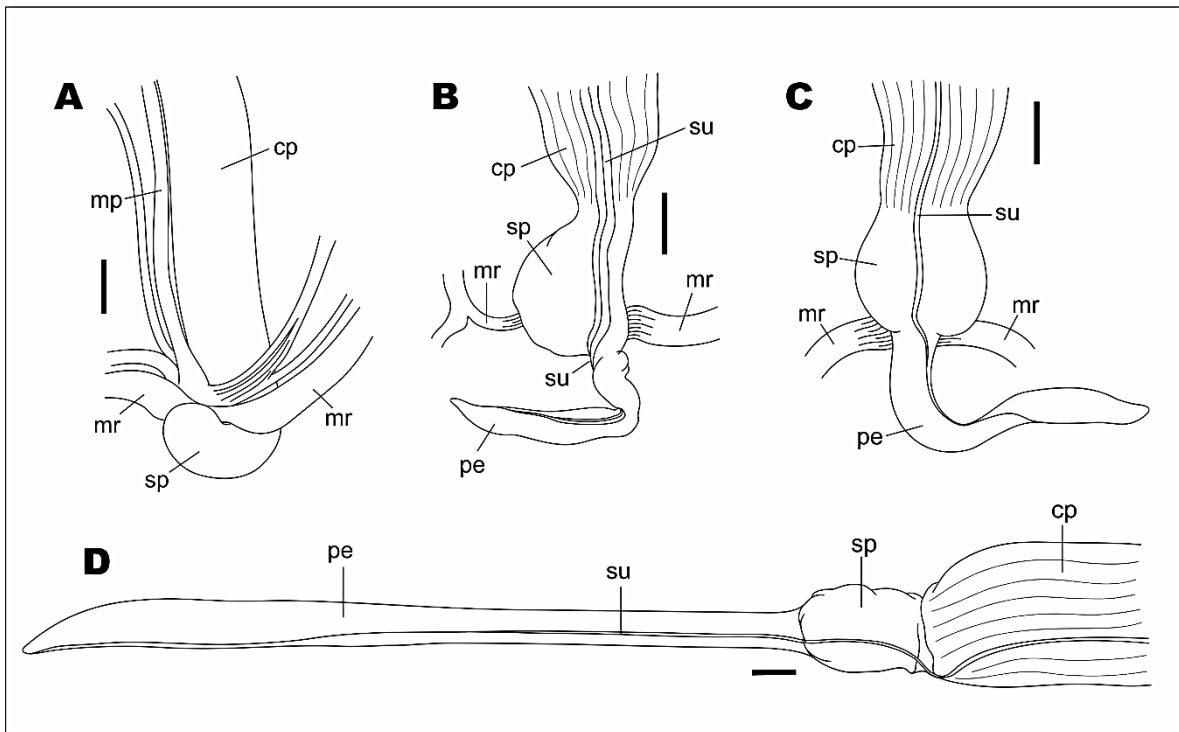


Figura 105. Vaina del pene y pene de *Aplysia (Varría) chierchiana*. **A**, vaina del pene retraído. **B**, Isla San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0021.1). **C**, Bayóvar (LaBSIM 15.06-0041.1). **D**, Sechura (LaBSIM 15.06-0039). cp, canal del pene; mp, músculos protractores del pene; mr, músculos retractores del pene; pe, pene; pp, protuberancias espinosas del pene; ps, protuberancias espinosas del saco del pene; sp, saco del pene; su, surco seminal. A-C, escala: 2 mm; D, escala: 4 mm.

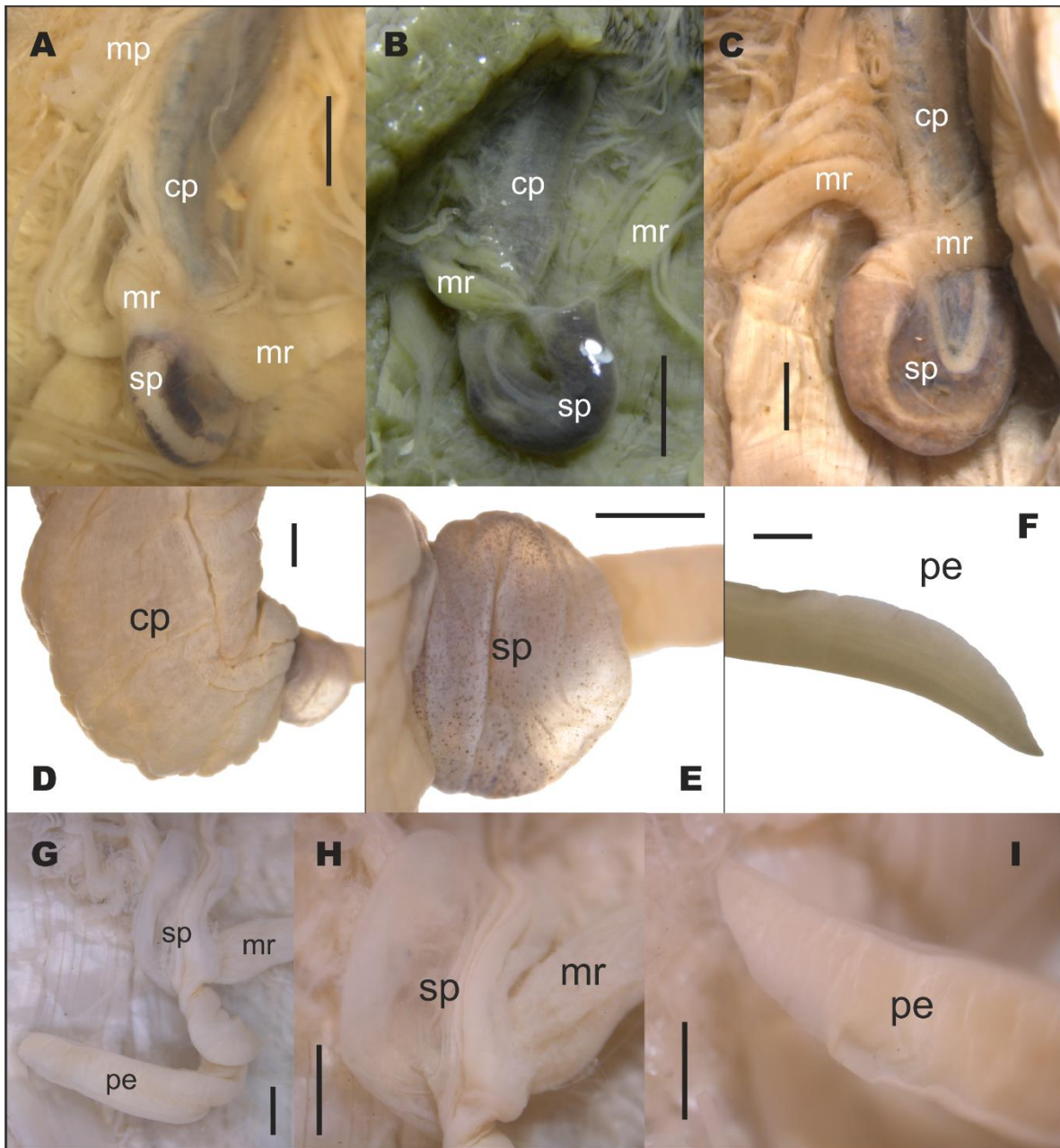


Figura 106. Detalles de la vaina del pene y pene de *Aplysia (Varria) chierchiana*. **A**, Bayóvar (LaBSIM 15.06-0041.1). **B**, Sechura (LaBSIM 15.06-0018.3). **C**, Samanco (LaBSIM 15.06-0024.1). **D-F**, Sechura (LaBSIM 15.06-0039): D, canal del pene; E, saco del pene; F, punta del pene. **G-I**, San Lorenzo (LaBSIM 15.06-0021.1): G, vaina del pene abierta; H, saco del pene, I, punta del pene. cp, canal del pene; mp, músculos protractores del pene; mr, músculos retractores del pene; pe, pene; pp, protuberancias espinosas del pene; ps, protuberancias espinosas del saco del pene; sp, saco del pene; su, surco seminal. A-B, escala: 5 mm; C-H, escala: 2 mm; J, escala: 1 mm.

Sistema Digestivo.- Masa bucal piriforme. Un par de glándulas salivales (Figs. 107A y 109: gs) delgadas, cilíndricas, y de diámetro uniforme a lo largo de toda su longitud. Pliegues dorsales (Fig. 108: pl.d) ocupando buena parte de la cavidad oral; elementos palatales más o menos densos, alargados, ligeramente curvos hacia el extremo distal, punta más estrecha (Fig. 108C-E). Esófago (Fig. 107A-B: es) grueso, con pliegues longitudinales anchos y elevados. Buche (Fig. 107A-B) de pared delgada, ocupando casi el doble del volumen de la masa bucal, con pliegues transversales y longitudinales anchos y poco elevados, dividido en 2 cámaras por un cinturón transversal de fibras circulares, la cámara anterior (Fig. 107A: ca.a) más voluminosa que la posterior (Fig. 107A: ca.p). Molleja (Figs. 107A-B y 110: mo) de pared gruesa, ocupando menos de la mitad del volumen del buche; con 11 placas quitinosas grandes y piramidales de base rómbica distribuidas en tres hileras transversales en la zona posterior de la molleja; con ~10 placas quitinosas pequeñas, aciculares, de base ovalada o circular, distribuidas en una única hilera transversal en el borde anterior de la molleja (Figs. 107B, 110 y 112A-E: pl). Cámara de filtración (Fig. 107A-B: cf) de pared delgada, ocupando un tercio del volumen de la molleja; con numerosos ganchos gástricos pequeños y aciculares, de base circular, distribuidos en varias hileras transversales formando una banda diagonal estrecha (Figs. 107B, 111 y 112F: gg). Estómago (Fig. 107A-B: et) de pared delgada, más pequeño que la cámara de filtración; con un par de pliegues gástricos (Fig. 107A-B: pl.g) poco elevados e irregulares. Ciego digestivo (Fig. 107A-B: ci) de pared delgada y de ancho menor a un tercio del ancho del estómago; durante la mayor parte de su recorrido oculto dentro de la glándula digestiva, pero su extremo reaparece en la superficie de la masa visceral como una punta estrecha y aplanada (Fig. 107D & 112). Intestino (Fig. 107A-B: in) de pared delgada y casi tan ancho como el ciego digestivo, recorriendo una vuelta y media sencilla y con pocos pliegues alrededor de la masa visceral (Fig. 107C), continuando posterior a la gónada como un recto corto, que atraviesa la superficie dorsal del hemocele desembocando en el ano.

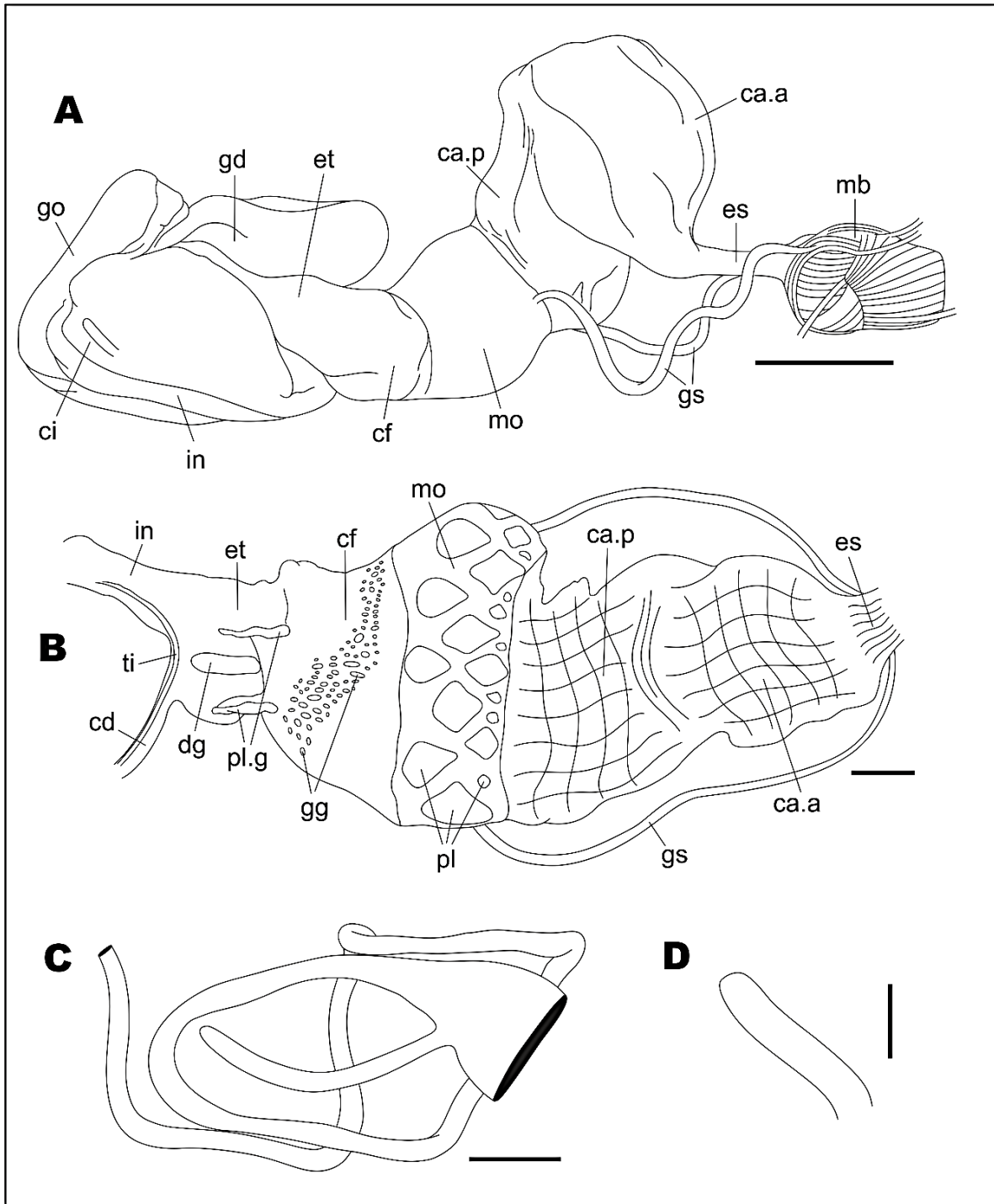


Figura 107. Sistema digestivo de *Aplysia (Varria) chierchiana*. **A**, vista lateral derecha del sistema digestivo. **B**, sistema digestivo abierto. **C**, vista lateral del intestino y ciego digestivo. **D**, ciego digestivo. ca.a, cámara anterior del buche; ca.p, cámara posterior del buche; cd.d, conductos hacia la glándula digestiva; ci, ciego digestivo; cf, cámara de filtración; es, esófago; et, estómago; gd, glándula digestiva; gg, ganchos gástricos; go, gónada; gs, glándulas salivales; in, intestino; mo, molleja; pl, placas de la molleja; pl.g, pliegues gástricos; ti, tiflosol. A, escala: 10 mm; B-C, escala: 5 mm; D, escala: 2 mm.

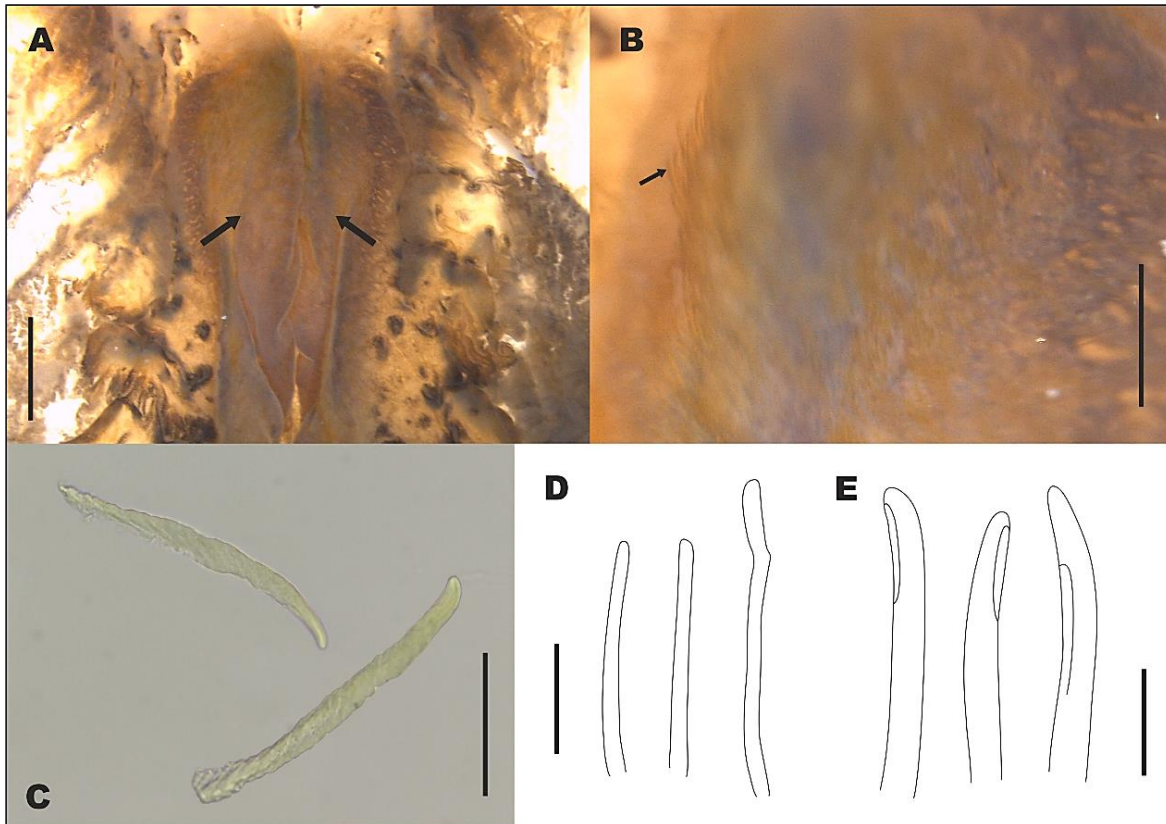


Figura 108. Pliegues dorsales de *Aplysia (Varria) chierchiana*. **A**, vista completa, señalados con una flecha. **B**, superficie de los pliegues dorsales, con los elementos palatales señalados. **C-E**, elementos palatales, en E se muestra la punta de los elementos palatales. A, escala: 2 mm; B, escala: 500 μ m; C-D, escala: 100 μ m; E, escala: 50 μ m.

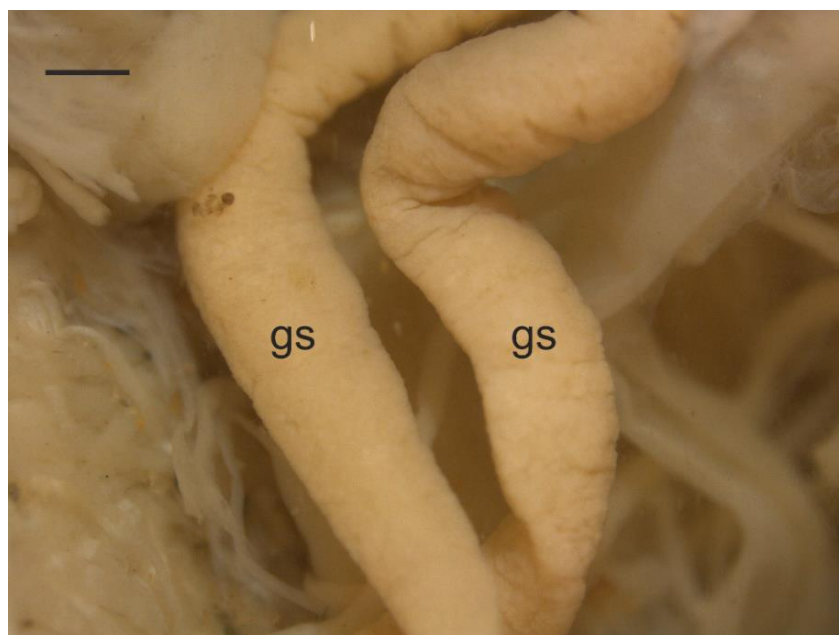


Figura 109. Glándulas salivales de *Aplysia (Varria) chierchiana*. gs, glándulas salivales. Escala: 2 mm.

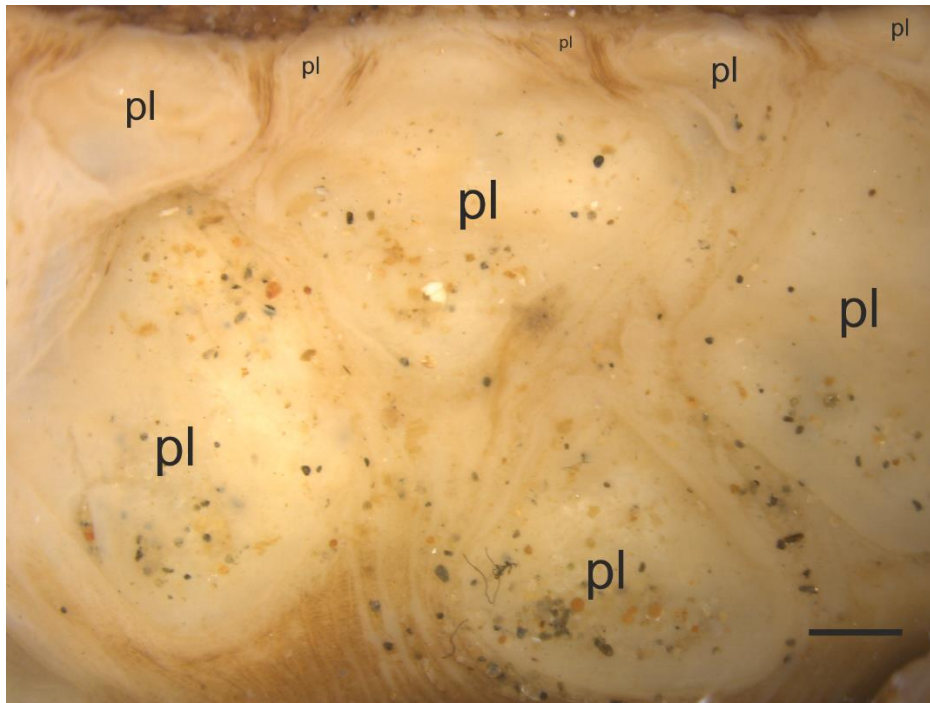


Figura 110. Molleja de *Aplysia (Varria) chierchiana*.
pl, placas de la molleja. Escala: 2 mm.

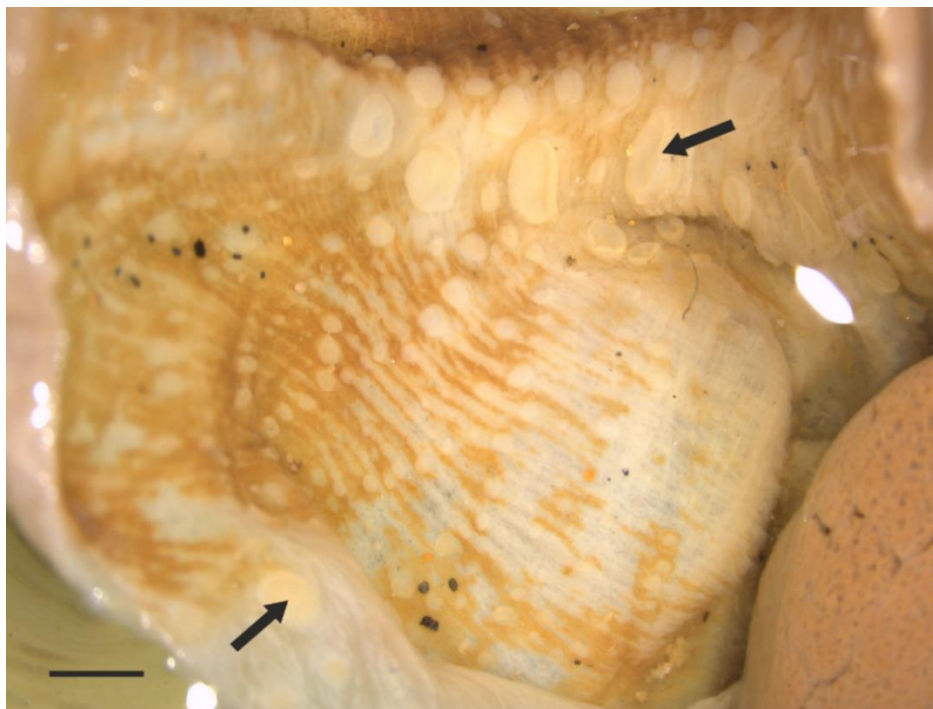


Figura 111. Cámara de filtración de *Aplysia (Varria) chierchiana*, con los ganchos gástricos señalados con una flecha. Escala: 2 mm.

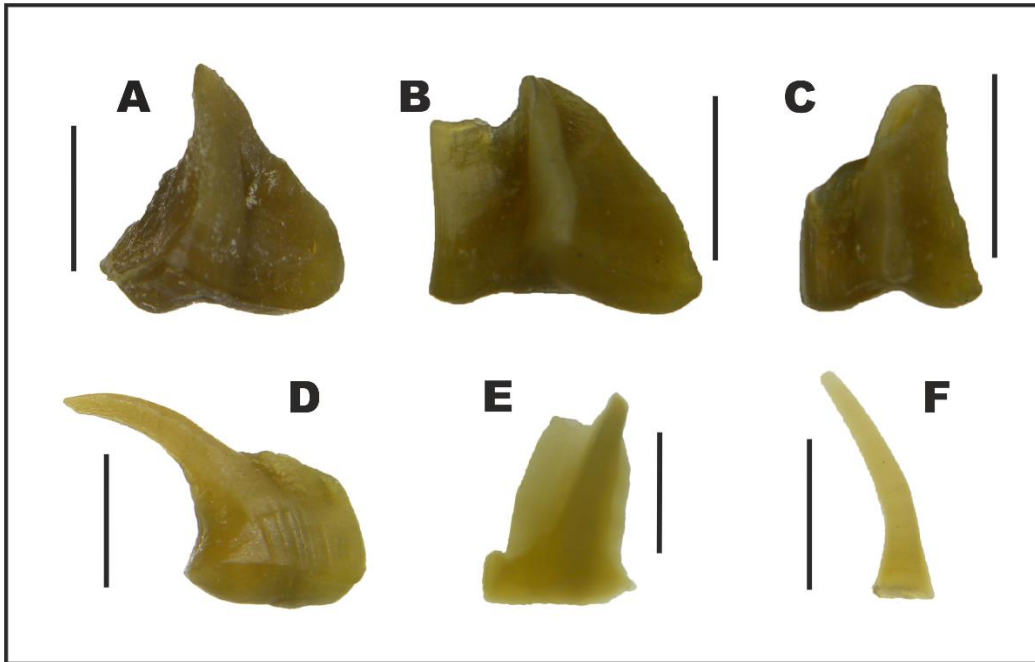


Figura 112. Placas de la molleja y ganchos gástricos de *Aplysia (Varria) chierchiana*. **A-E**, placas de la molleja. **F**, gancho gástrico. **A-C**, escala: 4 mm; **D-F**, escala: 2 mm.

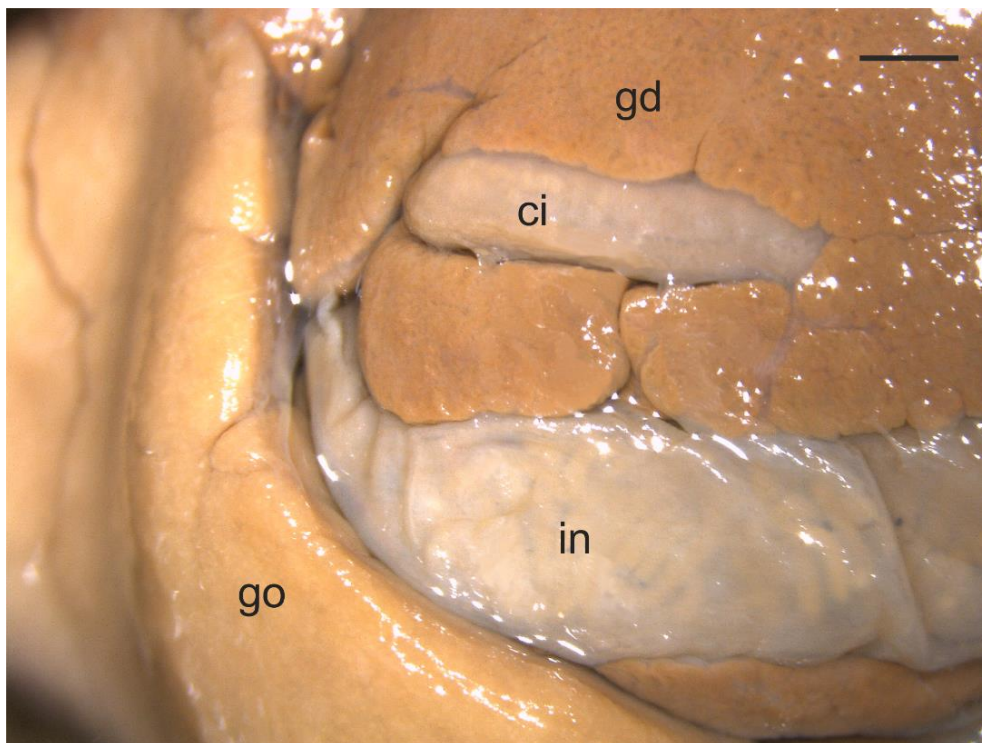


Figura 113. Ciego digestivo de *Aplysia (Varria) chierchiana*. **ci**, ciego digestivo; **gd**, glándula digestiva; **in**, intestino; **go**, gonada. Escala: 2 mm

Sistema Reproductor Hermafrodita.- Gónada en el extremo posterior de la masa visceral, más ancha que larga. Conducto hermafrodita preampular (Figs. 114 & 115D: cd.p) delgado, sinuoso. Ampolla (Figs. 114 & 115B-C: am) casi tan gruesa como el conducto preampular, fuertemente sinuosa, ubicada en la región basal de la glándula nidamental. Conducto posampular muy delgado. Glándula nidamental (Figs. 114 & 115B-D: gn) ovalada; volumen variable dependiendo del desarrollo del animal, pero sin superar el volumen de la gónada. Receptáculo seminal en la región basal de la glándula nidamental, más largo que ancho. Conducto hermafrodita grueso (Figs. 114 & 115A: cd.g) ligeramente adherido a la pared dorsal del hemocele, cilíndrico, casi 2 veces más ancho que la ampolla, de recorrido fuertemente sinuoso y con varios recodos a lo largo de su extensión, aunque en menor número que la ampolla. Bursa copuladora de pared delgada, esférica, fuertemente adherida a la pared dorsal del hemocele. Glándula atrial no diferenciada en la superficie del conducto hermafrodita grueso.

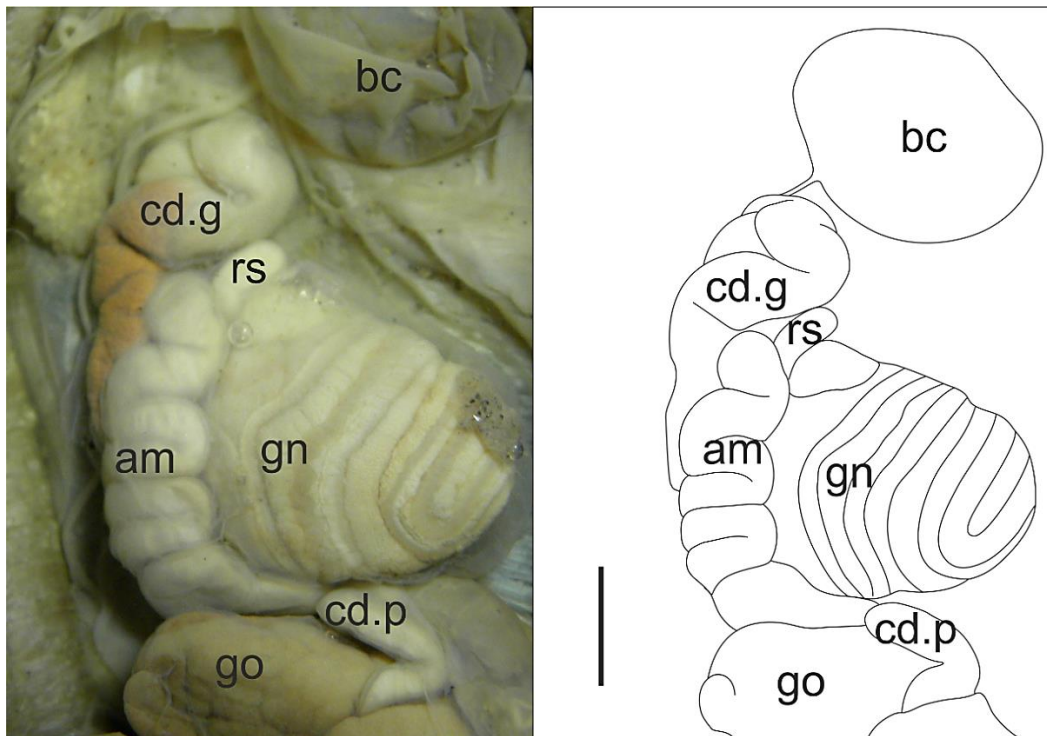


Figura 114. Sistema reproductor hermafrodita de *Aplysia (Varria) chierchiana*. am, ampolla; bc, bursa copuladora; cd.g, conducto hermafrodita grande; cd.p, conducto preampular; gn, glándula nidamental; go, gónada; rs, receptáculo seminal. Escala: 5 mm.

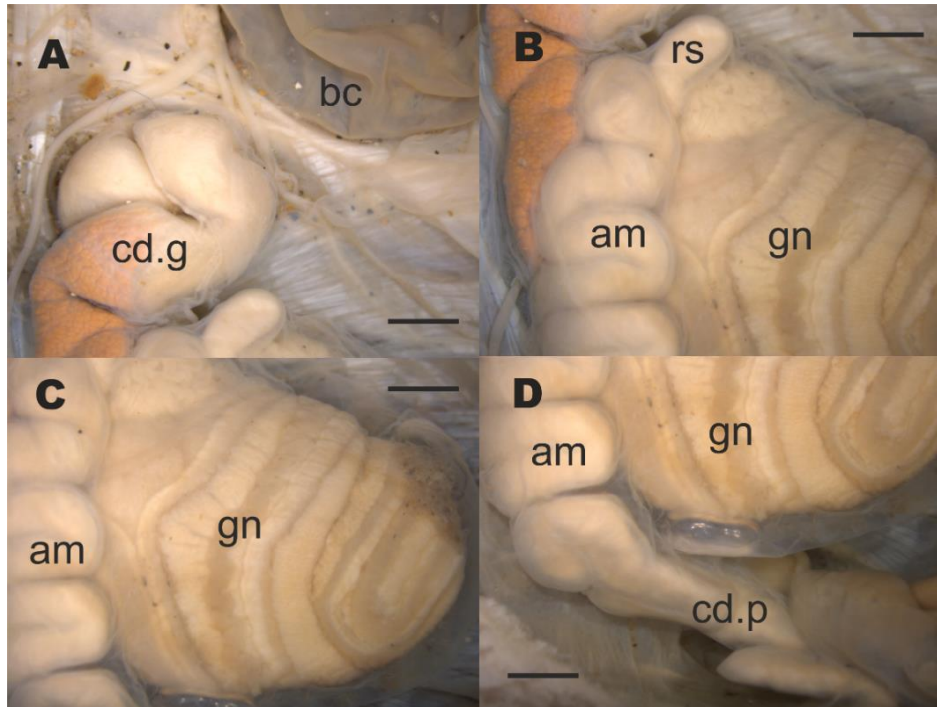


Figura 115. Detalles del sistema reproductor hermafrodita de *Aplysia (Varria) chierchiana* en vista ventral. **A**, conducto hermafrodita grande y bursa copuladora. **B**, ampolla y receptáculo seminal. **C**, glándula nidamental. **D**, conducto preampular. am, ampolla; bc, bursa copuladora; cd.g, conducto hermafrodita grande; cd.p, conducto preampular; gn, glándula nidamental; go, gónada; rs, receptáculo seminal. Escala: 2 mm.

Sistema Nervioso.- Anillo nervioso circumesofageal posfaríngeo. Un par de ganglios cerebrales (Fig. 116: ga.c) fusionados, formando un único ganglio casi tan ancho como uno de los ganglios pedales. Conectivos cerebro-bucales (Fig. 116: c.cb) relativamente delgados, de longitud cercana al del anillo nervioso. Un par de ganglios bucales (Fig. 116: ga.b) ovalados, menos de la mitad del tamaño del ganglio cerebral, conectados por una comisura muy corta. Conectivos cerebro-pedales (Fig. 116: c.cp) más largos y gruesos que los conectivos cerebro-pleurales. Un par de ganglios pedales (Fig. 116: ga.p) ovalados, siendo los ganglios más grandes del anillo nervioso; comisura pedal (Fig. 116: c.pd) gruesa y larga, comisura parapedal (Fig. 116: c.pp) más delgada y larga que la comisura pedal. Conectivos cerebro-pleurales (Fig. 116: c.cl) asimétricos, conectivo derecho más largo que el izquierdo, poco menos del doble de su longitud. Conectivos pleuro-pedales (Fig. 116: c.lp) cortos. Ganglios pleurales (Fig. 116: ga.l), ligeramente diferentes, el izquierdo un poco

más grande que el derecho. Conectivos pleuroviscerales (Fig. 116: c.lv) más de 2 veces la longitud del anillo nervioso. Ganglio visceral (Fig. 116: ga.v) formado por 2 hemiganglios, con un nódulo en el extremo anterior de cada uno que representa el ganglio parietal reducido. Nervios del ganglio visceral (Fig. 117): nV1, nervio delgado, inerva la región alrededor de la abertura genital y emite una rama que se anastomosa con una rama de nP5a para formar el nervio opalino nO1; nV2, nervio grueso, inerva el osfradio y la región branquial; nV3, nervio muy delgado, inerva la bursa copuladora; nV4, inerva la pared del pericardio; nV5, nervio delgado, basalmente unido con nV4, conduce a un ganglio genital del cual se ramifican los nervios que inervan el sistema reproductor hermafrodita; nV6, nervio largo y delgado, inerva la región alrededor del sifón anal y emite una rama que se anastomosa con una rama de nP5a para formar el nervio opalino nO2.

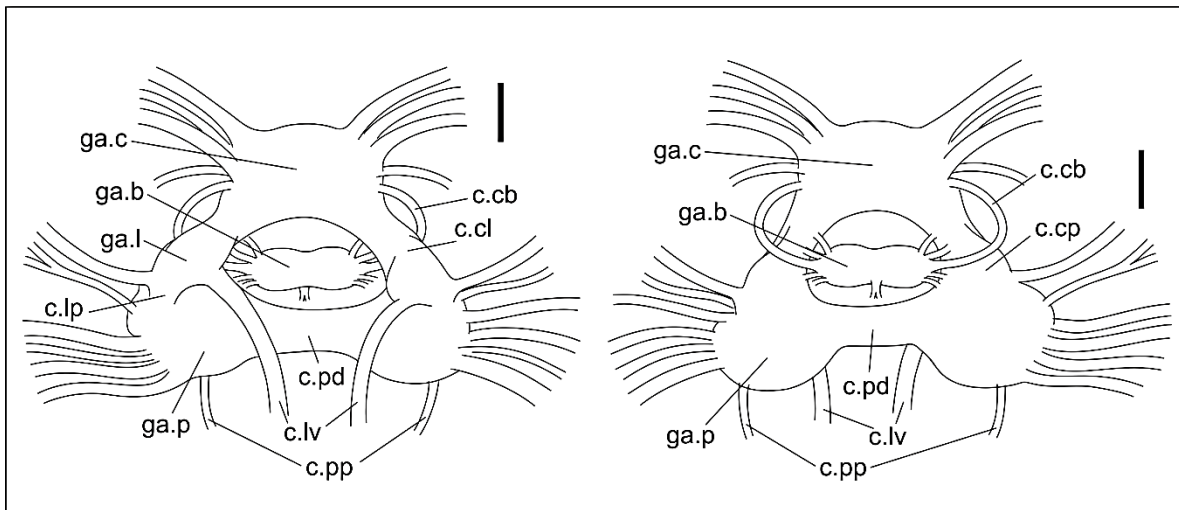


Figura 116. Vista dorsal y ventral del anillo nervioso de *Aplysia (Varria) chierchiana*. c.cb, conectivo cerebrobucal; c.cl, conectivo cerebropleural; c.cp, conectivo cerebropedal; c.lp, conectivo pleuropedal; c.lv, conectivo pleurovisceral; c.pd, comisura pedal; c.pp, comisura parapedal; ga.b, ganglios bucales; ga.c, ganglios cerebrales; ga.l, ganglios pleurales; ga.p, ganglios pedales. Escala: 2 mm.

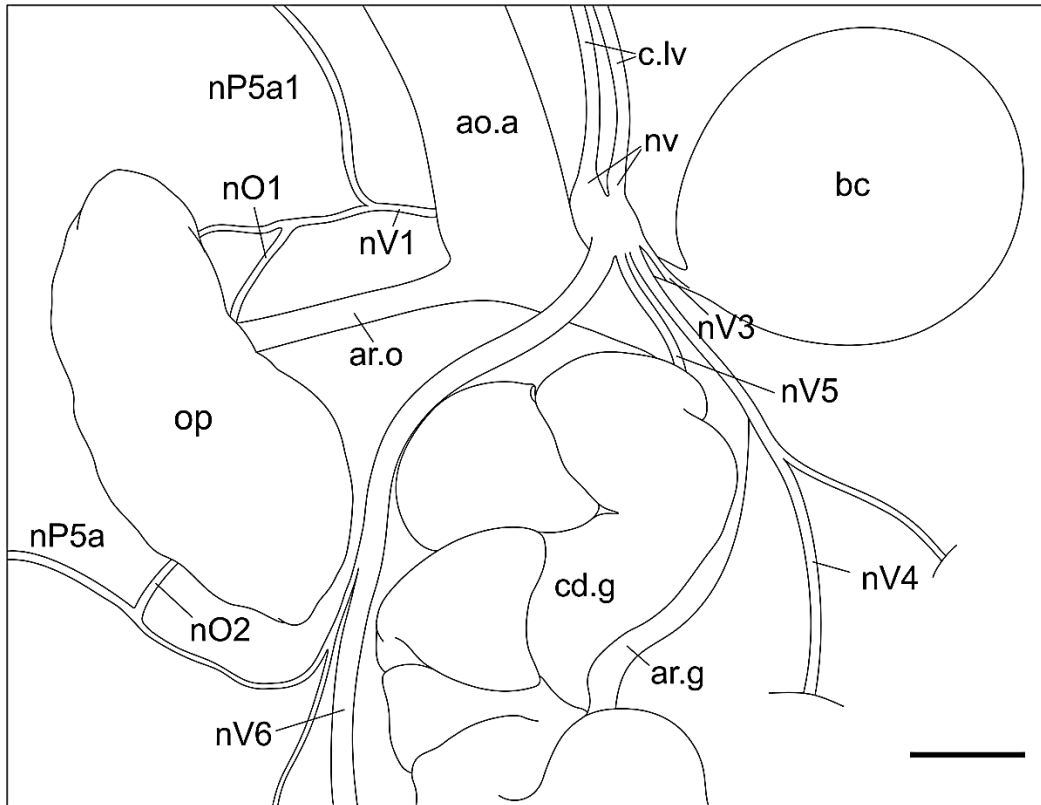


Figura 117. Vista ventral del ganglio visceral de *Aplysia (Varria) chierchiana*.
Escala: 2 mm.

Comentarios

Eales (1960) considera *A. chierchiana* como una especie dudosa. En este trabajo se considera una especie válida porque las características de los ejemplares examinados son similares con la descripción original de Mazzarelli & Zuccardi (1889), pero se requiere estudios moleculares para su confirmación.

Ecología

Mazzarelli & Zuccardi (1889, 1890) indicaron que *A. chierchiana* fue capturada con redes de arrastre en la costa de la Isla San Lorenzo. En este trabajo se han revisado ejemplares provenientes de esta isla, que fueron colectados entre 6-8 m de profundidad en fondo arenoso. *Aplysia chierchiana* parece ser común en la Bahía de Sechura, en donde ha sido colectada entre 6-10 m de profundidad sobre fondos arenosos cubiertos por *Caulerpa*

filiformis, y en noviembre de 2019 se observaron casi 20 individuos varados en la playa arenosa de Bayóvar, Sechura (J. Armas, com. pers).

Distribución

Endémica de Perú; desde Sechura (Piura) hasta Isla San Lorenzo, frente a Callao.

Nuevas localidades reportadas: Isla Lobos de Tierra, Bahía de Sechura (Piura) y Bahía Samanco (Ancash) (Fig. 118).

Esta especie solo había sido reportada para su localidad tipo (Pilsbry 1895b, Dall 1909, Alamo & Valdivieso 1997). Existen reportes de *Aplysia fasciata* Poiret, 1789 para Isla Lobos de Tierra (Ramírez et al. 2016) e Isla Lobos de Afuera (Ramírez et al. 2019) que probablemente corresponden a *A. chierchiana*. También un ejemplar colectado en Chérrepe (Lambayeque) y comentado por Rudman (2010) que ha sido identificado como *A. fasciata* (L. Mulluhara, com. pers.), aunque esto necesita ser verificado.



Figura 118. Mapa de distribución de *Aplysia (Varria) chierchiana*

Subgénero No Definido

Aplysia sp. 2

(Figs. 119-132)

Material Examinado

1 espécimen, 16 mm; Puerto Pizarro (Tumbes), intermareal, entre rocas; col. C. Paredes, 04/01/1969; **LaBSIM** 15.06-0001.

Diagnosis

Animal de 16 mm. Cuerpo alargado y delgado. Tentáculos cefálicos relativamente alargados y enrollados. Rinóforos cortos. Pie delgado y estrecho. Parapodios anchos, móviles, fusionados posteriormente formando una pared baja. Manto grande, ovalado, aplanado y más o menos diferenciado. Abertura del manto con un foramen grande y ovalado. Sifón anal ancho, corto y ligeramente elevado. Superficie corporal en el ejemplar preservado de color blanco rosáceo, sin ningún rastro de ornamentación. Concha relativamente pequeña, ligeramente arqueada, estrecha; seno anal amplio y ligeramente cóncavo. Rádula con 26 x 4.10.1.10.4 dientes; diente raquídeo con cúspide central robusta y denticulada; dientes laterales con cúspide principal denticulada a cada lado. Mandíbula con dentículos cortos, sin cúspides en la punta. Pene ancho y sin lobulosa en la punta.

Descripción

Morfología Externa.- Animal llega a medir 16 mm de longitud: suave, ovalado, delgado, más ancho en la región visceral, estrechándose gradualmente hacia la región cefálica (Figs. 119-120). Región cefálica pequeña, representando menos de 1/5 de la longitud total del cuerpo. Tentáculos cefálicos (Fig. 120A-B: tc) relativamente alargados, delgados, enrollados, con su base más estrecha. Lóbulos orales integrados en la superficie ventral del velo oral. Rinóforos (Fig. 120A-B: ri) contraídos, cortos, gruesos, más o menos distantes

entre sí, con una notoria hendidura distal que ocupa menos de la mitad de su longitud. Pie (Fig. 119) estrecho, delgado, con la cola muy contraída. Propodio (Fig. 120C: pr) más ancho que el mesopodio, formando un par de lóbulos ligeramente marcados en su margen anterior. Mesopodio (Fig. 120C: ms) estrecho, ocupando cerca de la mitad de la longitud del pie. Metapodio (Fig. 120C: mt) contraído, sin formar una ventosa. Parapodios (Fig. 120A-B: pa) anchos, móviles, separados anteriormente, parcialmente fusionados posteriormente formando una pared baja que no alcanza a cubrir el sifón anal, con lóbulos parapodiales poco desarrollados en el borde anterior de los parapodios (Fig. 120B: l.pa). Manto grande, aplanado, poco diferenciado, ocupando más de 1/3 de la longitud corporal (Figs. 119 y 120A: ma). Margen derecho del manto sin cubrir por completo la branquia. Cavity paleal de tamaño medio, más o menos expuesta. Abertura del manto grande, ovalada, no elevada, ligeramente desplazada hacia la derecha del manto (Figs. 119, 120A y 121A: ab.m). Sifón anal (Figs. 119 y 120A: sa) ancho, corto y tubular, sobresaliendo de los parapodios, ocupando cerca de 1/6 de la longitud del manto. Glándula opalina compuesta y unipora, con una abertura pequeña ubicada en el suelo de la cavidad paleal (Figs. 120A y 121A: ab.op). El espécimen examinado presenta las siguientes medidas: Longitud Corporal, 16 mm; Ancho Corporal, 6 mm; Altura Corporal, 10 mm; Longitud del Pie, 16 mm; Ancho del Propodio, 3 mm, Ancho del Mesopodio, 2 mm; Ancho del Metapodio, 3 mm; Longitud del Manto, 6.5 mm; y Ancho del Manto, 3.5 mm.

Coloración externa.- Solo se tienen datos del animal preservado. Superficie corporal de color blanco rosáceo (Fig. 119), sin ningún rastro de ornamentación. Se desconoce el color de las secreciones de la glándula de tinta y glándula opalina.

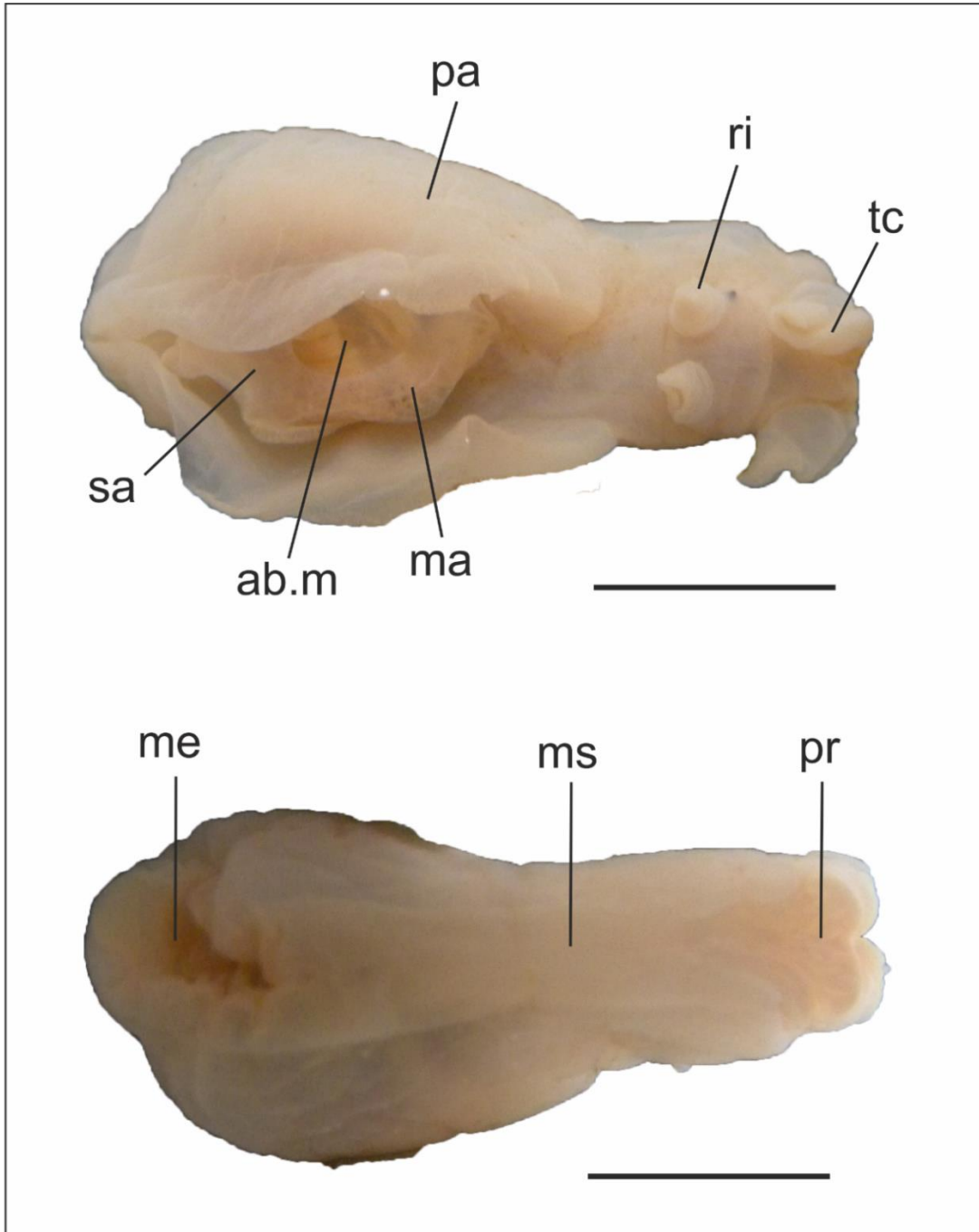


Figura 119. Vista dorsal y ventral de *Aplysia* sp. 2. ab.m, abertura del manto; ma, manto; me, metapodio; ms, mesopodio; pa, parapodios; pr, propodio; ri, rinóforos; sa, sifón anal; tc, tentáculos cefálicos. Escala: 5 mm.

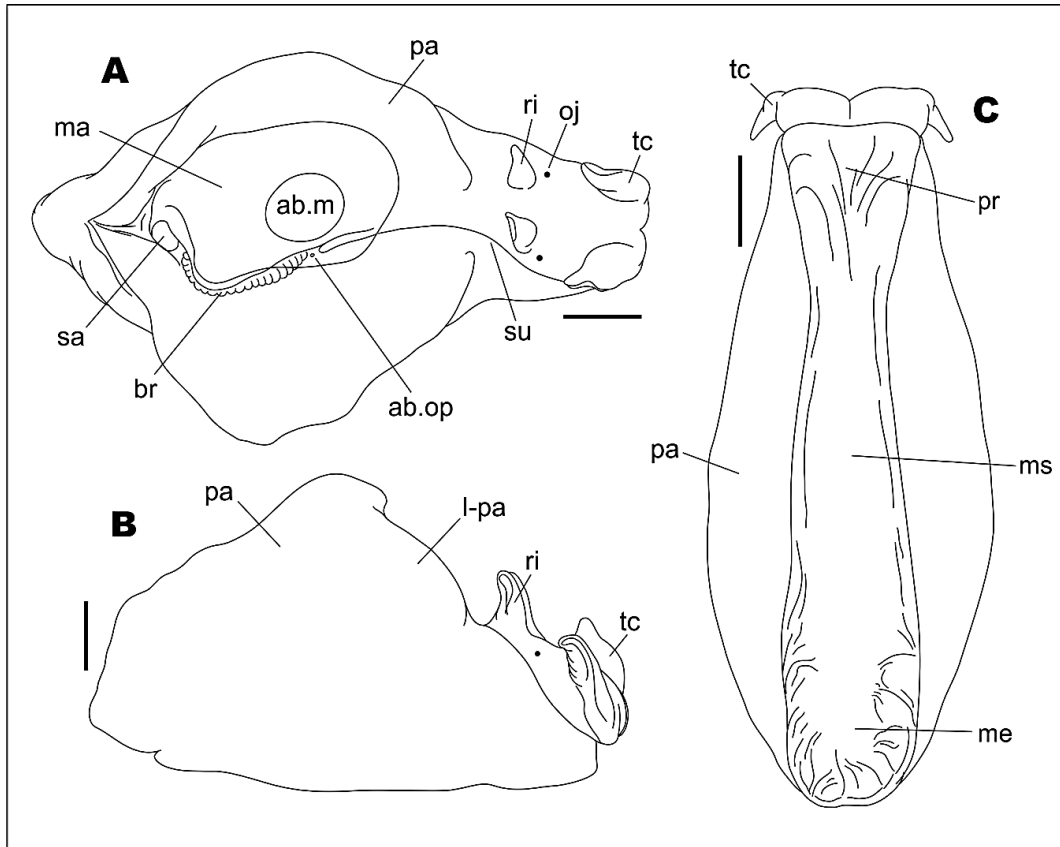


Figura 120. Morfología externa de *Aplysia* sp. 2. **A**, vista dorsal, con los parapodios separados para mostrar el manto. **B**, vista lateral. **C**, vista ventral. ab.m, abertura del manto; a, ano; ab.g, abertura genital; ab.o, abertura de la glándula opalina; br, branquia; l.or, lóbulo oral; l.pa, lóbulo parapodial ma, manto; me, metapodio; ms, mesopodio; oj, ojos; pa, parapodios; pr, propodio; ri, rinóforos; sa, sifón anal; su, surco seminal; tc, tentáculos cefálicos. Escala: 2 mm.

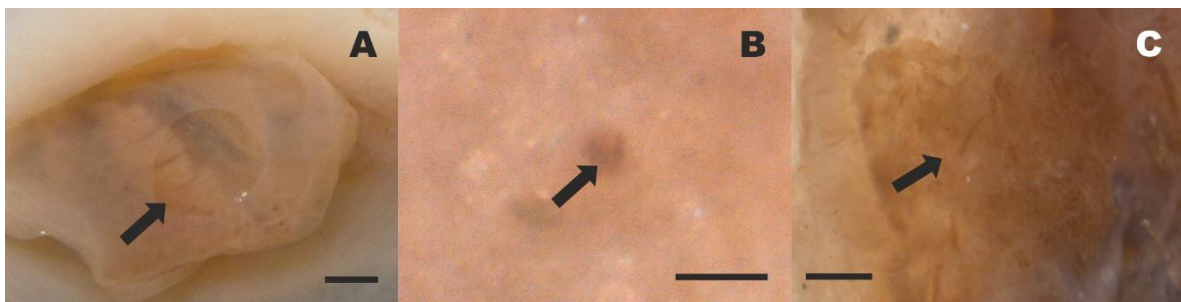


Figura 121. Detalles de la abertura del manto y de la glándula opalina de *Aplysia* sp. 2. **A**, abertura del manto. **B**, abertura de la glándula opalina. **C**, glándula opalina. A, escala: 1 mm; B, escala: 100 μ m; C, escala: 500 μ m.

Concha.- Pequeña, su longitud menor a 1/3 de la longitud corporal, fuertemente arqueada, ovalada, estrecha, ligeramente más ancha cerca del seno anal; margen izquierdo ligeramente convexo, margen derecho ligeramente convexo, estrechándose gradualmente

hacia el ápice, ángulo anal obtuso; seno anal ancho y ligeramente cóncavo, casi recto (Fig. 122). Protoconcha no observada debido a la ausencia de lámina cálcarea. Escultura formada por líneas concéntricas muy finas. Dimensiones: 4.7 x 2.6 mm.



Figura 122. Vista ventral y dorsal de la concha de *Aplysia* sp. 2. Escala: 1 mm.

Rádula.- Diente raquídeo achatado y bastante ancho, especialmente en la base; cúspide central robusta y triangular, con numerosos dentículos a cada lado; con 2 cúspides laterales robustas a cada lado de la cúspide central (Fig. 123). Dientes laterales relativamente estrechos; cúspide principal fuertemente denticulada; con 3 cúspides laterales bien desarrolladas. Dientes marginales pequeños con la cúspide principal poco desarrollada. Fórmula: 26 x 4.10.1.10.4 (Fig. 124).

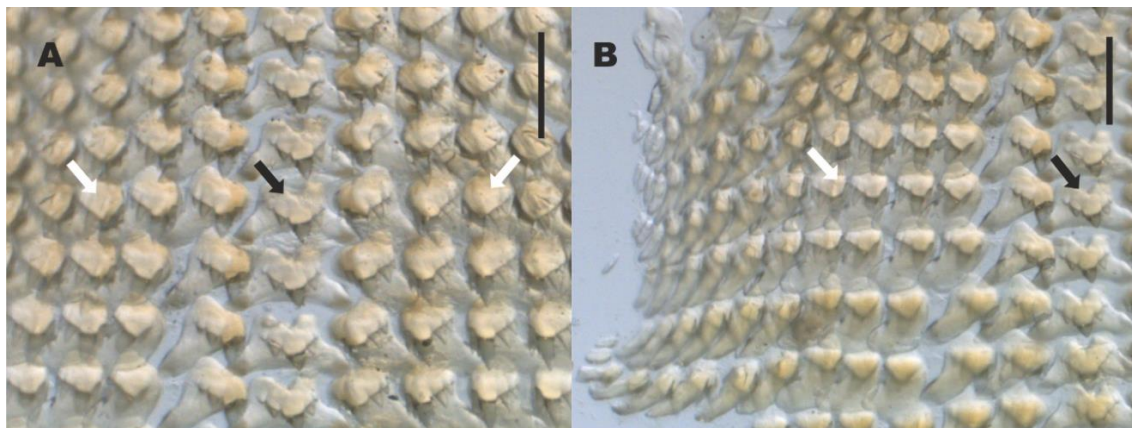


Figura 123. Rádula de *Aplysia* sp. 2. Flecha negra, diente raquídeo; flecha blanca, dientes laterales. Escala: 250 µm.



Figura 124. Detalles de la rádula de *Aplysia* sp. 2.
R, diente raquídeo; L1 - L14, dientes laterales. Escala: 50 μ m.

Mandíbulas.- Delgadas, lisas, sin crestas longitudinales, menos de 2 veces más anchas que largas; bordes anterior y posterior uniformes (Fig. 125A). Elementos mandibulares cortos, ligeramente curvos hacia el extremo distal; punta en forma de pico de ave, sin cúspides desarrolladas (Fig. 125B-C).

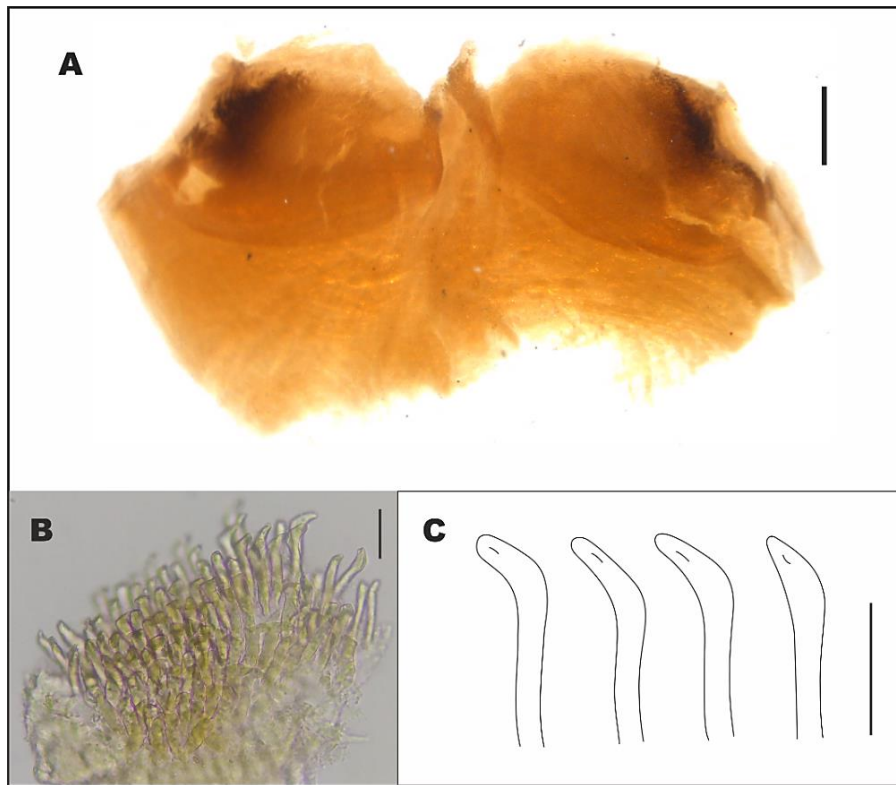


Figura 125. Mandíbulas y elementos mandibulares de *Aplysia* sp.2. **A**, mandíbulas. **B-C**, elementos mandibulares. A, escala: 500 μ m; B-C, escala: 50 μ m.

Vaina del Pene y Pene.- Vaina del pene con canal y saco del pene poco diferenciados. Canal del pene (Fig. 126: cp) largo y ancho Saco del pene (Fig. 126: sp) pequeño y reducido. Pene (Fig. 126B: pe) ancho, liso; punta del pene en forma de mazo, sin lóbulos

distinguibles. Músculos retractores (Fig. 126: mr) delgados, más de 10 veces más largos que anchos.

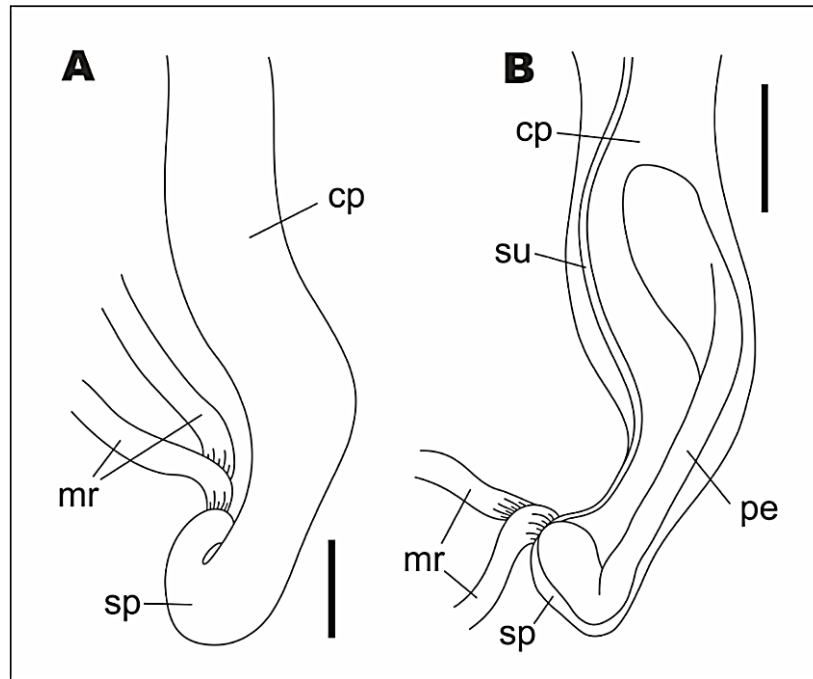


Figura 126. Vaina del pene de *Aplysia* sp. 2. **A**, vaina del pene. **B**, vista ampliada del interior de la vaina del pene mostrando el pene. cp, canal del pene; mp, músculos protractores del pene; mr, músculos retractores del pene; pe, pene; sp, saco del pene; su, surco seminal. Escala: 200 μ m.

Sistema Digestivo.- Un par de glándulas salivales (Fig. 127A y 129: gs) delgadas, aplanadas y de diámetro uniforme a lo largo de toda su longitud. Pliegues dorsales (Fig. 128A-B) ocupando buena parte de la cavidad oral; elementos palatales más o menos densos, alargados, más o menos curvos hacia el extremo distal, punta más estrecha (Fig. 128C-E). Esófago (Fig. 127A: es) delgado. Buche (Fig. 127A) de pared delgada, ocupando más del doble del volumen de la masa bucal; dividido en 2 cámaras por un cinturón transversal de fibras circulares, cámara anterior (Fig. 127A: ca.a) ligeramente más voluminosa que la cámara posterior (Fig. 127A: ca.p). Molleja (Fig. 127A: mo) de pared gruesa, ocupando menos de la mitad del volumen del buche; con 13 placas quitinosas de base rómbica distribuidas en tres filas transversales; de las cuales 5 placas grandes ocupan la fila central, y las 8 placas medianas forman una fila anterior y posterior a la fila central

(Figs. 127B y 130). Cámara de filtración (Fig. 127A: cf) de pared delgada, ocupando un poco más de la mitad del volumen de la molleja; con numerosos ganchos gástricos pequeños y aciculares, de base circular a ovalada, distribuidos en varias filas irregulares en toda la superficie de la cámara de filtración. Estómago (Fig. 127A: et) de pared delgada, más pequeño que la cámara de filtración. Ciego digestivo (Fig. 127A: ci) de pared delgada y de ancho menor a la mitad del ancho del estómago; durante la mayor parte de su recorrido oculto dentro de la glándula digestiva, pero su extremo reaparece en la superficie de la masa visceral como una punta ancha y aplanada (Fig. 127D). Intestino (Fig. 127A: in) de pared delgada y más ancho como el ciego digestivo, recorriendo una vuelta y media sencilla y con pocos pliegues alrededor de la masa visceral (Fig. 127C), continuando posterior a la gónada como un recto corto, que atraviesa la superficie dorsal del hemocele desembocando en el ano.

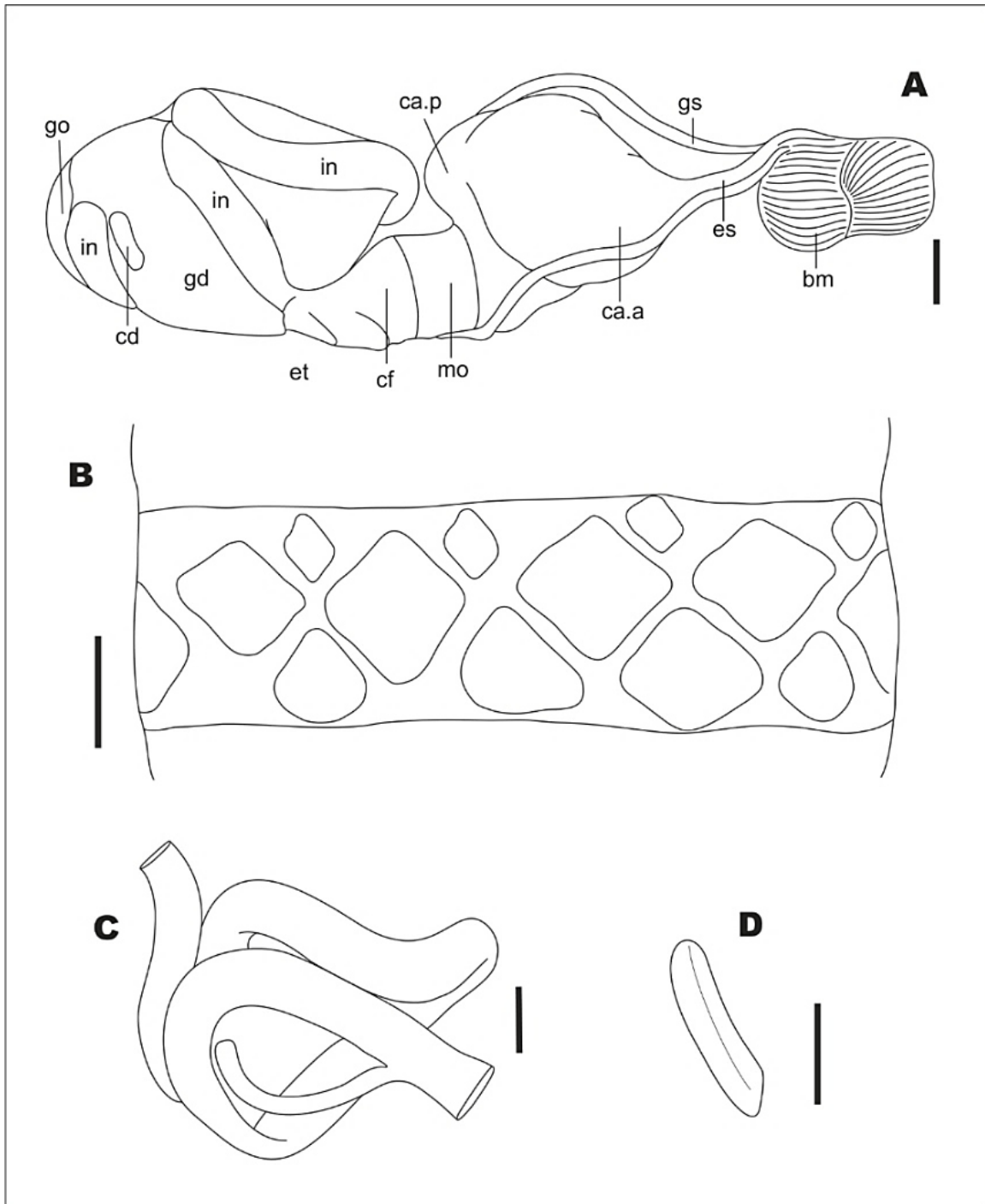


Figura 127. Sistema digestivo de *Aplysia* sp. 2. **A**, vista lateral derecha del sistema digestivo. **B**, molleja abierta. **C**, vista lateral del intestino y ciego. **D**, ciego digestivo. ca.a, cámara anterior del buche; ca.p, cámara posterior del buche; ci, ciego digestivo; cf, cámara de filtración; es, esófago; et, estómago; gd, glándula digestiva; go, gónada; gs, glándulas salivales; in, intestino; mo, molleja. A y C, escala: 1 mm; B y D, escala: 500 μ m.

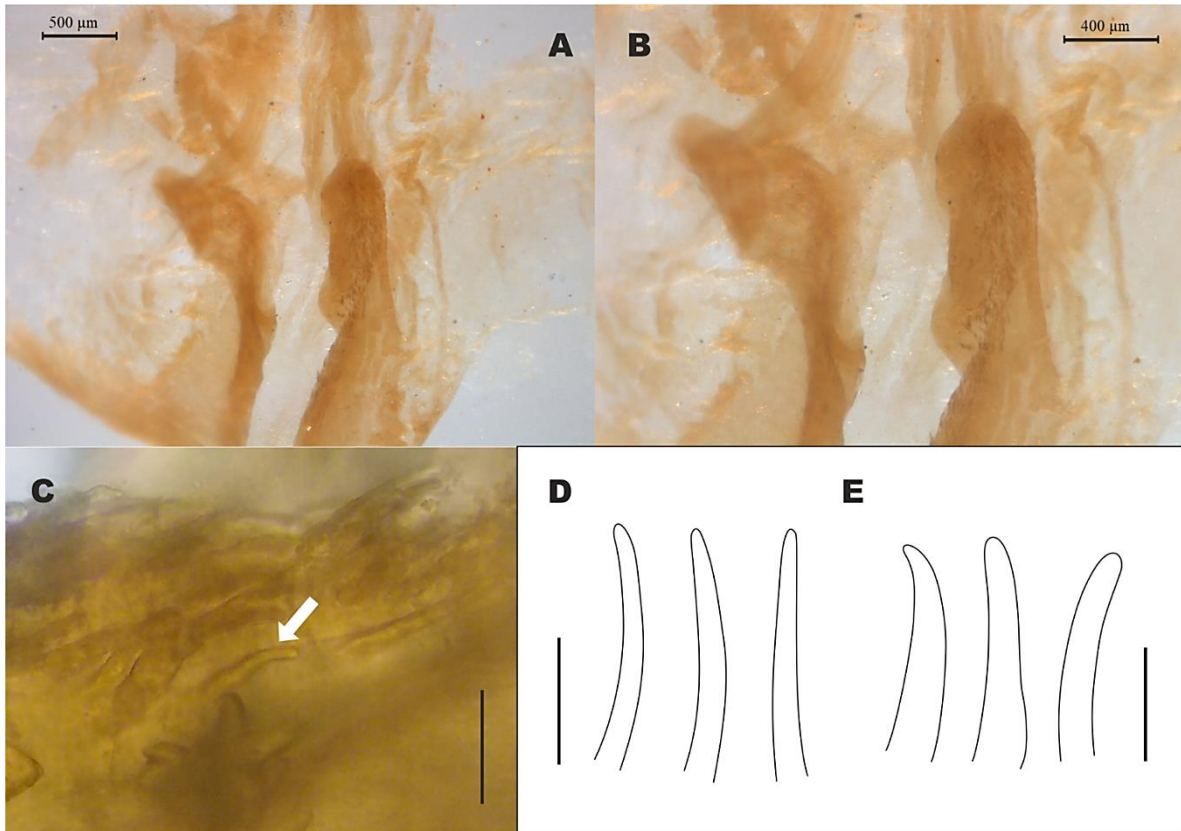


Figura 128. Pliegues dorsales de *Aplysia* sp. 2. **A-B**, pliegues dorsales. **C-E**, elementos palatales, en E se muestra la punta de los elementos palatales. A, escala: 500 μm ; B, escala: 400 μm ; C-D, escala: 50 μm ; E, escala: 25 μm .

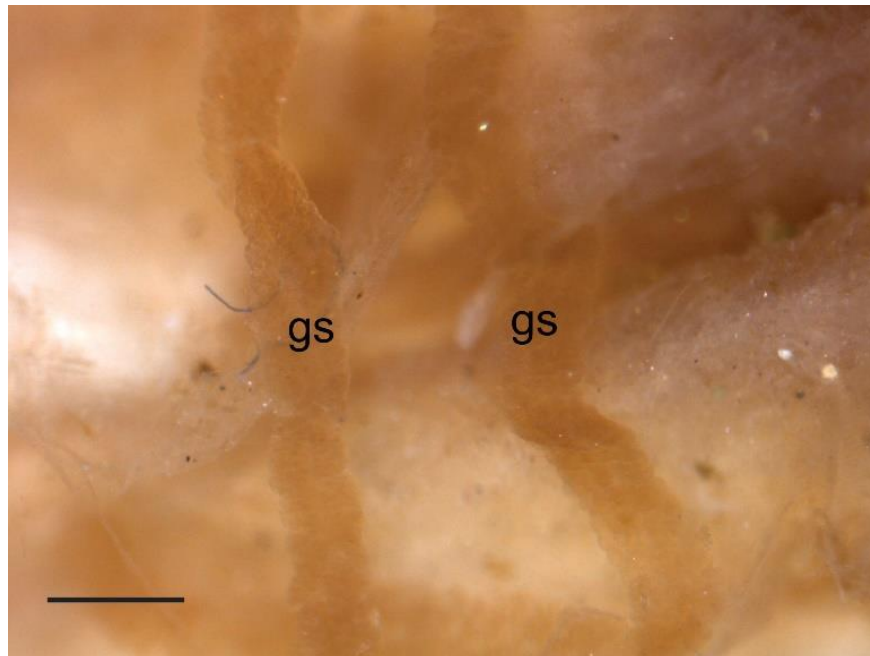


Figura 129. Glándulas salivales de *Aplysia* sp. 2. gs, glándulas salivales. Escala: 500 μm .

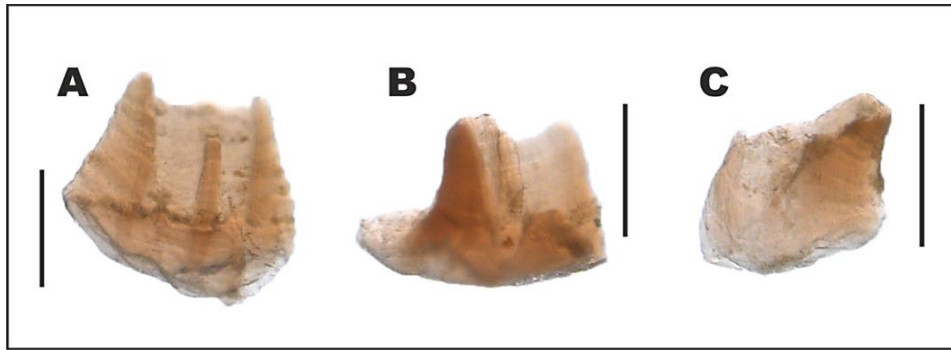


Figura 130. Placas de la molleja de *Aplysia* sp. 2. Escala: 500 μ m.

Sistema Reproductor Hermafrodita.- Probablemente inmaduro ya que la glándula nidamental y la bursa copuladora están poco desarrolladas (Fig. 131).

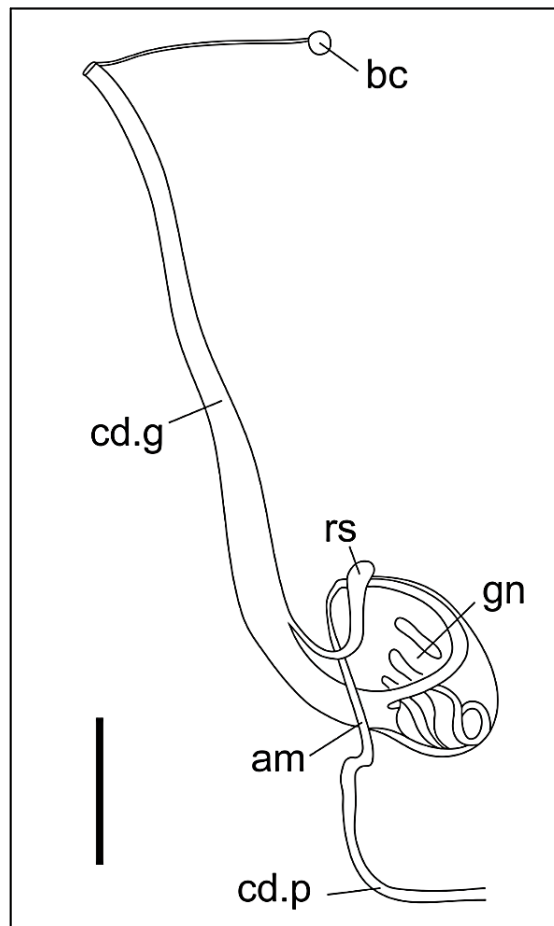


Figura 131. Sistema reproductor hermafrodita de *Aplysia* sp. 2. am, ampolla; bc, bursa copuladora; cd.g, conducto hermafrodita grande; cd.p, conducto preampular; gn, glándula nidamental; go, gónada; rs, receptáculo seminal. Escala: 500 μ m.

Sistema Nervioso.- Anillo nervioso circumesofageal postfaríngeo. Un par de ganglios cerebrales conectados por una comisura corta, más pequeños que los ganglios pedales. Un par de ganglios bucales ovalados, casi del mismo tamaño del ganglio cerebral, conectados por una comisura alargada. Un par de ganglios pedales ovalados, siendo los ganglios más grandes del anillo nervioso; comisura pedal gruesa, comisura parapedal más delgada y larga que la comisura pedal. Ganglios pleurales pequeños. Ganglio visceral (Fig. 132) formado por 2 hemiganglios claramente definidos, con un nódulo en el extremo anterior de cada uno. Nervios del ganglio visceral (Fig. 132): nV1, nervio delgado, inerva la región alrededor de la abertura genital y emite una rama que se anastomosa con una rama de nP5a para formar el nervio opalino nO1; nV2, nervio grueso, inerva el osfradio y la región branquial; nV3, nervio muy delgado, inerva la bursa copuladora; nV4, inerva la pared del pericardio; nV5, nervio delgado, basalmente unido con nV4, conduce a un ganglio genital del cual se ramifican los nervios que inervan el sistema reproductor hermafrodita; nV6, nervio largo y delgado, inerva la región alrededor del sifón anal; se anastomosa con nP5a para formar el nervio opalino nO2.

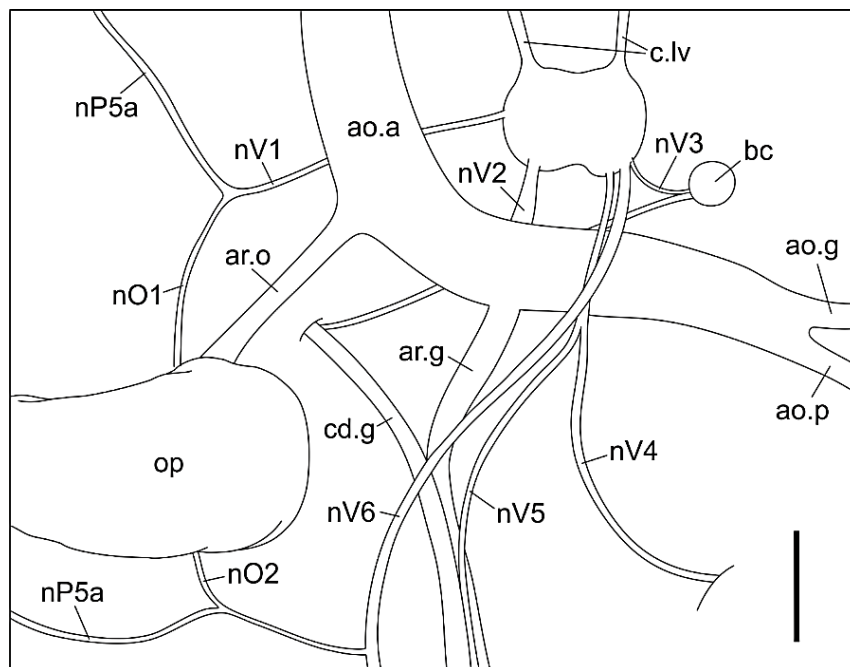


Figura 132. Vista ventral del ganglio visceral de *Aplysia* sp. 2. Escala: 500 μ m.

Comentarios

El ejemplar examinado posee una combinación de características de los subgéneros *Pruvotaplysia* y *Varría*. Características que lo acercan al subgénero *Pruvotaplysia* son la abertura del manto amplia y la rádula fuertemente denticulada, mientras que características en común con el subgénero *Varría* son la forma general del cuerpo y la concha. Aunque la fusión posterior de los parapodios es un buen carácter para diferenciar los subgéneros, en este caso la fusión de los parapodios es parcial y solo forma una pared baja, por lo que se sitúa a medio camino entre *Pruvotaplysia* y *Varría*, aunque más parecido al segundo que al primero. La glándula opalina compuesta y unipora se ha observado en este trabajo tanto en especies de *Varría* (*A. inca* y *A. chierchiana*), como en *Aplysia* (*Pruvotaplysia*) *hooveri*; por lo que no ayuda en la identificación de este ejemplar. Aunque el conjunto de observaciones indica un mayor parecido de este material con el subgénero *Varría*, por el momento se ha decidido mantenerla sin una asignación subgenérica a la espera de conseguir más ejemplares. Por otro lado, la combinación de características *Pruvotaplysia* y *Varría*, permite diferenciar claramente este material de lo observado en *A. inca*, *A. chierchiana* y *A. hooveri*, especies con las que guarda algunas semejanzas; por lo que se ha decidido identificar este material como *Aplysia* sp. 2.

Ecología y Distribución

Intermareal, entre rocas; solo conocida para Puerto Pizarro (Tumbes) (Fig. 133).



Figura 133. Mapa de distribución de *Aplysia sp. 2*

5.2. Clave dicotómica para las especies del género *Aplysia* en el Perú

1. Parapodios fusionados posteriormente.....2
Parapodios separados posteriormente.....4 (Subgénero *Varria*)
2. Abertura del manto grande. Pene liso.....***Aplysia hooveri*** (Subgénero *Privotaplysia*)
Abertura del manto pequeña. Pene armado.....3 (Subgénero *Aplysia*)
3. Superficie corporal completamente negra (Fig. 4). Cuerpo endurecido. Concha con seno anal recto (Fig. 9)..... ***Aplysia nigra***
Superficie corporal marrón oliva (Fig. 36). Cuerpo suave. Concha con seno anal cóncavo (Fig. 41)..... ***Aplysia sp. 1***
4. Superficie corporal rojo violeta o verde oscuro, usualmente sin ornamentaciones, aunque puede tener algunos grupos de manchas amarillas (Fig. 61).....***Aplysia inca***
Superficie corporal rojo violeta, ornamentada con pequeños puntos negros y con grupos irregulares de manchas amarillas pequeñas (Fig. 93)..... ***Aplysia chierchiana***

Nota: Se ha excluido de la clave taxonómica a la especie *Aplysia sp. 2* por ser probablemente un juvenil.

5.3. Distribución geográfica de las especies del género *Aplysia* en el Perú

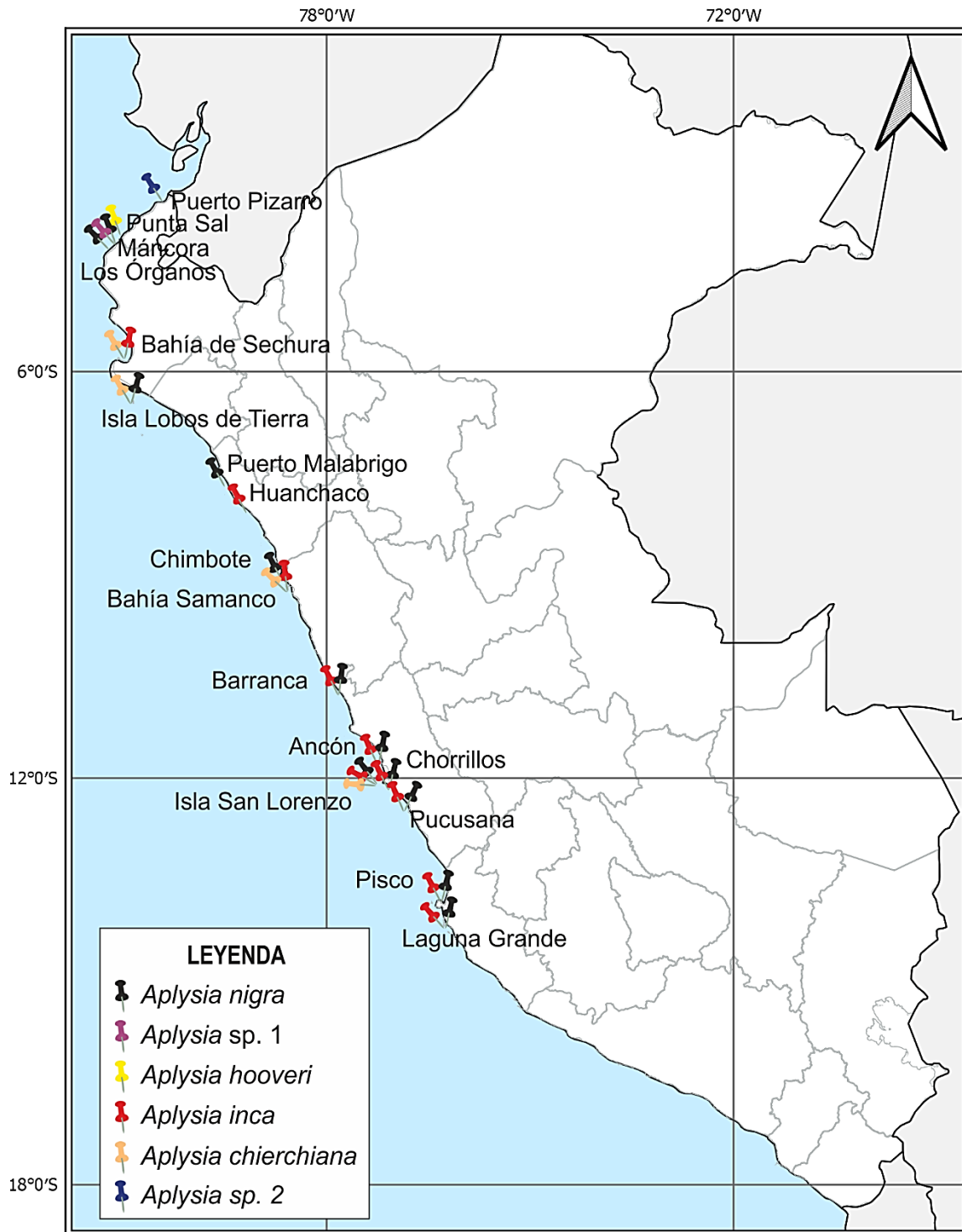


Figura 134. Mapa de distribución de las especies del género *Aplysia* en el Perú.

6. DISCUSIÓN

6.1. Taxonomía del género *Aplysia* en el Perú

***Aplysia nigra* y su relación con otras especies del subgénero *Aplysia* reportadas para el Pacífico Oriental**

D'Orbigny (1837) describió *Aplysia nigra* como un animal grande, profundamente negro, con los parapodios cortos y posteriormente fusionados cubriendo parcialmente el manto que posee una abertura pequeña y un sifón anal corto y aplanado. El material revisado en este trabajo concuerda casi en su totalidad con la descripción original de la especie, con excepción del borde interno de los parapodios que fueron descritos como ligeramente rosados, mientras que aquí se ha observado que su color no difiere del resto del cuerpo. Aunque d'Orbigny (1837) indicó que el animal vivo es corto y elevado, con el cuello reducido; esto probablemente se relaciona a que los animales se contrajeron al sacarlos del agua, ya que en los ejemplares revisados en este trabajo se observó que el cuerpo es aplanado, ancho y ovalado, con el cuello alargado en los animales relajados (Fig. 4A). En este trabajo se ha decidido

Engel & Eales (1957) revisaron un ejemplar australiano etiquetado como *A. nigra* que en palabras de Eales “parece ser un ejemplar melánico de *Aplysia juliana*”, lo que llevó a ambos autores a cuestionar la validez de *A. nigra*, llegando a considerarla un probable sinónimo de *A. juliana* por las semejanzas en los parapodios fusionados posteriormente, la abertura del manto pequeña y la secreción blanca de la glándula de tinta. Sin embargo, estas semejanzas tienen poco valor específico ya que son comunes a todas las especies del subgénero *Aplysia* (Eales 1960, Cunha & Simone 2018); y aún más importante, Engel & Eales (1957) no tuvieron acceso al material tipo de *A. nigra*, por lo que no pudieron observar sus diferencias con *A. juliana*. Por consiguiente, en su trabajo definitivo, Eales (1960) prefirió describir *A. nigra* como una especie válida, pero con varios sinónimos:

Aplysia hyalina Sowerby, 1869, *Aplysia brunnea* Hutton, 1875, y *Aplysia hamiltoni* Kirk, 1882; la primera descrita para la costa oriental de Australia y las dos últimas para Nueva Zelanda; ampliando la distribución de *A. nigra* para el Pacífico Occidental y Brasil, este último registro en base a ejemplares identificados por Marcus (1956) como *A. juliana*.

Aplysia hyalina fue descrita a partir de una concha seca con la forma típica del subgénero *Aplysia* (Sowerby 1869: Fig. 13) y Allan (1932, 1941) mencionó que el animal vivo es grande y negro. Posteriormente, Engel & Eales (1957) consideraron esta especie como un sinónimo de *A. juliana*, indicando que es el nombre común de *A. nigra* en Australia. En el caso de Nueva Zelanda, tanto *A. brunnea* como *A. hamiltoni* fueron descritas a partir de la concha, y posteriormente Suter (1913: 545) las sinonimizó, describiendo el animal como marrón oscuro ornamentado con marcas oscuras irregulares. Engel & Eales (1957) revisaron un ejemplar de *A. brunnea*, considerándolo un *A. juliana* típico y, aunque no pudieron revisar material de *A. hamiltoni*, juzgaron muy probable que sean la misma especie; concluyendo que ambas son sinónimos de *A. juliana*. Sin embargo, unos años después, Eales (1960) prefirió considerar *A. hyalina*, *A. brunnea* y *A. hamiltoni* como sinónimos de *A. nigra* en vez de *A. juliana*, probablemente debido a la coloración negra, aunque no lo comentó en la descripción. Como parte de la descripción de *A. nigra*, Eales (1960) también mencionó haber revisado ejemplares de Nueva Zelanda enviados por el malacólogo R. K. Dell, los cuales tenían los parapodios poco fusionados posteriormente, y la abertura del manto en forma de papila, características que no se observan en *A. nigra*; lo que en conjunto, indica que Eales (1960) no consiguió diferenciar *A. nigra* de *A. juliana*, ya que en su diagnosis no reconoció la fusión posterior de los parapodios formando una cámara parapodial, como característica distintiva de *A. nigra*, confundiéndola con individuos negros de *A. juliana*.

Aunque Bebbington (1977) siguió a Eales (1960) y describió ejemplares de Australia bajo el nombre de *A. nigra*, la imagen que acompaña la descripción (Fig. 14c) muestra un animal con los parapodios bastante separados dorsalmente, más parecido a *A. juliana* que a *A. nigra*. Willan (1979) revisó los Anaspideos de Nueva Zelanda y concluyó que *A. nigra* no se distribuye en el país, considerándola restringida a Sudamérica, ya que todos los registros de esta especie en Nueva Zelanda corresponden a *A. juliana*. Más recientemente Rudman (2003) y Nimbs et al. (2017b) concluyeron que *A. brunnea* y *A. hamiltoni* son probablemente sinónimos de *A. juliana*, por lo que los reportes de *A. nigra* para Oceanía deben considerarse erróneos.

En el caso de Brasil, Eales (1960) se basó en el color del cuerpo y de la glándula de tinta para renombrar como *A. nigra* unos ejemplares que Marcus (1956) había identificado como *A. juliana*. Posteriormente, Marcus & Marcus (1967a) reexaminaron el material de 1956 y decidieron mantener el nombre que le habían dado en primera instancia. Aunque Marcus (1956) no incluyó ningún dibujo del ejemplar completo, la descripción no menciona un grado de desarrollo de los parapodios parecido al observado en *A. nigra*, por lo que la identificación de *A. juliana* parece ser la más adecuada. No existe ningún registro posterior de *A. nigra* para Brasil, y Cunha & Simone (2018) restringieron la distribución de *A. nigra* para Australia, Nueva Zelanda y Perú, de los cuales los dos primeros ya se vieron que corresponden a *A. juliana*; por lo que se concluye que *A. nigra* es una especie exclusiva de la costa occidental de Sudamérica.

Para el Pacífico Oriental se tiene registro de varias especies del subgénero *Aplysia*, principalmente para el área de California y Baja California en donde se han descrito hasta 3 especies: *Aplysia cedrosensis* Bartsch & Rehder, 1939, *Aplysia vaccaria* Winkler, 1955, y *Aplysia reticulopoda* Beeman, 1960; además de reportes de *A. juliana* para Centroamérica (Camacho-García et al. 2005) y California (Marcus & Marcus 1967a). Es necesario

comparar *A. nigra* con estas especies, para facilitar la identificación de las especies del subgénero *Aplysia* en la costa occidental de América.

De las especies de California, *Aplysia vaccaria* es la que posee más similitudes con *A. nigra*. Ambas se asemejan en el cuerpo grande y rígido, intensamente negro, parapodios estrechos y fuertemente fusionados posteriormente, metapodio sin formar una ventosa, abertura del manto relativamente pequeña, pene grueso con 2 lóbulos bien diferenciados en la punta, rádula con numerosos dientes y dentículos poco desarrollados, mandíbulas con crestas longitudinales bien desarrolladas y borde festoneado; y concha con seno anal ancho y superficial (Winkler 1957, Eales 1960, Valdés 2019). Solo existen dos diferencias morfológicas a destacar: el tamaño, ya que *A. vaccaria* puede llegar hasta los 100 cm, si bien usualmente solo alcanza la mitad (Valdés 2019), mientras que *A. nigra* solo mide hasta 30 cm; y la forma del sifón anal, que en *A. vaccaria* es largo y tubular, mientras que en *A. nigra* es corto y aplanado.

Beeman (1960) describió *Aplysia reticulopoda* para el área de California, diferenciándola de *A. vaccaria* en la casi total ausencia de pigmentación excepto por un patrón reticulado de surcos en el pie que le da el nombre a la especie, y en una serie de diferencias anatómicas como el menor desarrollo de los parapodios o el menor número de dientes de la rádula que no son suficientes para separar ambas especies con claridad, lo que llevó a Bebbington (1977) a remarcar su gran parecido. Aunque Beeman (1963) la reafirmó como una especie válida, es importante mencionar que el autor de la especie solo pudo reconocer 4 ejemplares (Beeman 1968) y que desde entonces no se ha publicado otra descripción de *A. reticulopoda*, ni se ha incluido en los trabajos más recientes de opistobranquios para el área (Bertsch 2010, Valdés 2019) lo que levanta serias dudas sobre su identidad. Probablemente un sinónimo de *A. vaccaria*, *A. reticulopoda* también muestra un gran parecido con *A. nigra*, incluso en el rango de tamaño.

La tercera especie descrita para el área de California, aunque la primera cronológicamente es *Aplysia cedrosensis*, cuya principal característica son los parapodios bastante cortos y ampliamente separados. Bartsch & Rehder (1839) la compararon con *A. nigra*, para entonces la única especie del subgénero *Aplysia* descrita para la costa oriental del Pacífico, comentando como única diferencia importante que *A. cedrosensis* posee parapodios más pequeños, aunque es necesario indicar que el animal fue descrito a partir de un único ejemplar preservado en alcohol. Engel & Eales (1957) revisaron el holotipo de la especie remarcando que el animal es muy ancho posteriormente y que los parapodios son muy cortos y amplios dejando al descubierto el manto y la branquia, mientras que la coloración es principalmente negra, aunque en algunas zonas desteñido a marrón. Winkler (1955) y Eales (1960) compararon *A. cedrosensis* con *A. vaccaria*, indicando que la primera tiene una coloración marrón moteado, manto más corto, y protuberancias del pene y dentículos de la rádula menos desarrollados. Tanto Behrens & Hermosillo (2005) como Hermosillo et al. (2006), y más recientemente Bertsch (2010) mencionaron que *A. cedrosensis* se distribuye desde Baja California y el Golfo de California hasta México. Sin embargo, parece ser que actualmente el nombre de *A. cedrosensis* se aplica a unos animales pequeños similares a *Aplysia californica* (A. Valdés, com. pers.), lo que sugiere que los reportes recientes de esta especie podrían ser erróneos. *Aplysia cedrosensis*, en el sentido de su descripción original, muestra un gran parecido con *A. nigra* en la forma del cuerpo, el desarrollo del pie, la forma de la concha y el sifón anal; y aunque Bartsch & Rehder (1839) remarcaron la diferencia en el desarrollo de los parapodios; características como la presencia de crestas longitudinales en las mandíbulas y la punta del pene bilobulada, que se encuentran en *A. nigra*, *A. vaccaria* y *A. reticulopoda*, hasta el momento no han sido corroboradas en *A. cedrosensis*, lo que en conjunto con los posibles reportes erróneos para México de Behrens & Hermosillo (2005) y Bertsch (2010), indican la necesidad de una revisión taxonómica de esta especie.

En conclusión, aunque se han descrito varias especies del subgénero *Aplysia* para el Pacífico Oriental, las semejanzas anatómicas que se observan entre ellas sugieren que están fuertemente relacionadas y algunas probablemente terminarán siendo sinonimizadas. Ante la ausencia de mayor información molecular y anatómica, es preferible considerar *A. nigra* como una especie válida y endémica del Perú, muy semejante, aunque aislada de las especies de California, ya que hasta la fecha no existe ningún reporte de una especie parecida a *A. nigra*, *A. vaccaria*, *A. reticulopoda* o *A. cedrosensis* para Centroamérica y las costas de Ecuador y Colombia.

¿*Aplysia juliana* en el Perú?

Eales (1960) reportó *Aplysia juliana* Quoy & Gaymard 1832 para el Perú, considerándola como el nombre válido de *Aplysia rangiana* d'Orbigny 1837, descrita en la misma publicación que *A. nigra*, pero a partir de ejemplares de Paita. *Aplysia rangiana* guarda muchas similitudes con *A. nigra*, diferenciándose principalmente en la cola más corta y en el tamaño de la abertura del manto, que es mucho más grande que en *A. nigra* pese a que el animal es bastante más pequeño (d'Orbigny 1837: 210). Aunque son diferencias interesantes, el propio d'Orbigny no estaba seguro de que esta especie no fuera un juvenil de *A. nigra*, y así lo comentó Pilsbry (1895b) remarcando que la especie fue descrita e ilustrada a partir de ejemplares preservados en alcohol. Además de las características remarcadas por d'Orbigny (1837), las ilustraciones que acompañan la descripción de *A. rangiana* muestran que, aunque la branquia es voluminosa, esta parcialmente oculta en la cámara parapodial, lo cual se acerca a lo observado tanto en *A. nigra* como en *Aplysia* 1, en donde la branquia está completamente oculta en una cámara parapodial más cerrada. Por el contrario, *A. juliana* tiene los parapodios carnosos, grandes y natatorios (Eales 1960, Camacho-García et al. 2005), lo cual no corresponde a lo descrito para *A. rangiana* en donde son bastante cortos. Dado que en este trabajo no se tuvo acceso a ejemplares de

Paita, es preferible considerar *A. rangiana* como una especie dudosa hasta que se puedan corroborar sus similitudes con *A. nigra*, especie con la que parece estar muy relacionada.

En base a la conclusión de Eales (1960) sobre *A. rangiana*, autores posteriores como Keen (1971), Alamo & Valdivieso (1987, 1997), Paredes et al. (1999b), Ramírez et al. (2003) y Nakamura (2006, 2007) mencionaron que *A. juliana* se distribuye en el Pacífico Oriental desde México hasta Perú. Uribe et al. (2013a, b) extendieron el rango de distribución de *A. juliana* hacia el sur de Paita reportando nuevas localidades como Bahía Samanco, Ancón y Bahía Paracas; sin embargo, como se vera más adelante, estos ejemplares corresponden a *Aplysia inca* o *Aplysia chierchiana*, lo que en conjunto con lo mencionado para *A. rangiana*, indica que *A. juliana* no se distribuye en el Perú. Aunque Engel & Eales (1957) renombraron como *A. juliana* un ejemplar del Museo Británico colectado en Perú y etiquetado como *Syphonota bipes* Pease, 1860; describiéndolo como un animal pequeño, descolorido, con una ventosa y una concha delicada; desafortunadamente no incluyeron ningún dibujo de este ejemplar por lo que no se puede corroborar su identidad. En esta misma publicación, Engel & Eales (1957) reportaron *A. juliana* para Chile y las Islas Galápagos; sin embargo, actualmente *A. juliana* es considerada una especie invasora en Chile (PNUD 2014, Araya 2015), y su presencia ha sido cuestionada en las Islas Galápagos (Finet et al. 2011). Soto (1985) y Tomicic (1985) reportaron la presencia del género *Aplysia* en la costa norte de Chile como consecuencia del Fenómeno El Niño, y Castilla et al. (2005) identificaron esta especie como *A. juliana*, probablemente en base a la opinión de Sandra Millen quien elaboro la lista de Opisthobranchios del Perú incluida en Paredes et al. (1999b) y Ramírez et al. (2003). Dado que no está confirmada la presencia de *A. juliana* en el Perú, los reportes de Chile probablemente corresponden a una especie endémica del Perú, como *A. nigra* o *A. inca*, que durante el Fenómeno El Niño extiende su rango de distribución hacia el sur. A pesar de que no existen registros de algunas de estas dos especies al sur de Bahía

Paracas, por consultas con buzos del área parece que pueden llegar hasta Matarani, Arequipa cuando hay ingreso de aguas cálidas a la zona.

***Aplysia inca* y su relación con otras especies del subgénero *Varria* en el Perú**

Para la costa peruana, se han descrito 3 especies del subgénero *Varria*: *Aplysia lessonii* Rang 1828, *Aplysia inca* d'Orbigny 1837 y *Aplysia chierchiana* Mazzarelli & Zuccardi, 1889; sin embargo, en la actualidad solo *A. inca* es considerada como especie válida (MolluscaBase 2020). D'Orbigny (1837) describió *A. inca* como un animal alargado y flácido, fuertemente coloreado de violeta y ornamentado con manchas blancas, con parapodios bien desarrollados y reunidos posteriormente, abertura del manto redonda y pequeña, sifón anal largo, y concha ovalada con seno anal superficial. Eales (1957) revisó el sintipo depositado en el Museo Nacional de Historia Natural de París, además de un segundo espécimen de localidad Perú, agregando que el pene es ancho y corto, puntiagudo en la punta que es aplanada, y la glándula opalina es parcialmente compuesta con un grupo de pequeñas aberturas dispuestas en círculo. Ninguno de los ejemplares tenía rádula (Eales 1957, 1960). El material aquí examinado concuerda con la descripción de *A. inca*, excepto en el pene, que es más bien largo y aplanado, con la punta más estrecha (Figs. 72 & 73); así como en las manchas que ornamentan el cuerpo que son de color amarillo en vez de blancas.

La descripción de *A. lessonii* es muy semejante a la de *A. inca*, difiriendo principalmente en el color del cuerpo, que en *A. lessonii* es gris mezclado con un tinte ligeramente rosa y ornamentado con líneas rojas muy finas. Además de la coloración, d'Orbigny (1837) consideró que *A. inca* podía distinguirse de *A. lessonii* por el cuerpo más alargado, el mayor tamaño de los parapodios y manto, y el mayor desarrollo de los tentáculos cefálicos; sin embargo, estas diferencias tienen poco valor taxonómico. Como Rang (1828) describió *A. lessonii* a partir de material preservado de Paita, los restos de pigmentación mencionados

en la descripción original sugieren que el animal vivo probablemente era violeta, y por ende muy parecido a *A. inca*. Desafortunadamente, en este trabajo no se tuvo acceso a ejemplares de Paita lo que por el momento impide corroborar que *A. inca* y *A. lessonii* son sinónimos.

Mazzarelli & Zuccardi (1890) identificaron un ejemplar preservado proveniente de Hawái como *A. lessonii*, extendiendo el rango de distribución de esta especie hasta el Pacífico Norte, sin embargo, su descripción menciona que la abertura del manto es bastante grande y la glándula opalina es simple y multipora, características típicas del subgénero *Aplysia* no mencionadas en la descripción original de Rang (1828). Aunque Kay (1964) identificó hasta 5 especies de *Aplysia* para las Islas Hawái, no encontró rastro de *A. lessonii*. Dado que no se ha corroborado el reporte de Mazzarelli & Zuccardi (1890), es mejor no incluir las Islas Hawái en la distribución de *A. lessonii*. Aunque Eales (1957, 1960) no pudo revisar el material tipo de *A. lessonii* en el Museo de Historia Natural de París, concluyó que por semejanzas en la forma del cuerpo, pie, parapodios, manto y concha; debía considerarse sinónimo junior de *Aplysia keraudreni* Rang (1828), descrita para el Pacífico Sudoccidental. Willan (1979), Willan & Morton (1984), y Morley & Hayward (2015) han descrito *A. keraudreni* como un animal grande de color marrón oscuro, ornamentado con un patrón de líneas negras, indicando que es una especie común en Nueva Zelanda. La marcada diferencia en coloración así como la amplia distancia geográfica entre Perú y Nueva Zelanda, son razones suficientes para creer que *A. lessonii* y *A. keraudreni* son especies diferentes. En consecuencia, los reportes de *A. keraudreni* para el Perú (Eales 1960, Bebbington 1977, Paredes et al. 1999b, Ramírez 2003, Nakamura 2006, Uribe et al. 2013a) deben considerarse erróneos.

Mazzarelli & Zuccardi (1889) describieron *Aplysia chierchiana* como un animal oscuro, ornamentado con manchas redondas negras y pequeños puntos blancos, con parapodios

amplios, abertura del manto característica, y glándula opalina compuesta y unipora; considerándola muy diferente de *A. inca*, pese a que no mencionan haber revisado la descripción original de d'Orbigny (1837), sino que se basaron en una fuente secundaria (Gray 1859) que compilo en blanco y negro figuras de varias especies de moluscos. Aunque Pilsbry (1895b) y MacFarland (1924) consideraron *A. chierchiana* como una especie válida, Eales (1960) la rechazó, sin especificar si por la ausencia de material tipo o por una descripción inadecuada, y evito compararla con *A. inca*, pese a que ambas tienen como localidad tipo a la Isla San Lorenzo. Aunque Mazzarelli & Zuccardi (1890) consideraron la abertura del manto, en forma de una papila bien desarrollada y con un penacho en su extremo, como principal carácter diagnóstico de *A. chierchiana*, en este trabajo se ha encontrado que su característica más distintiva es la presencia de manchas redondas negras, ornamentación que no ha sido descrita en *A. inca* (d'Orbigny 1837) y tampoco se ha observado en el material revisado. Si bien las aberturas secundarias de la glándula opalina suelen ser más grandes y visibles en *A. inca* (Fig. 65) que en *A. chierchiana* (Fig. 98B), en donde en ocasiones pueden parecer ausentes (Fig. 98E), lo que explicaría la descripción de este carácter en Mazzarelli & Zuccardi (1890); debido a su variación no pueden considerarse un carácter de utilidad. Más útil como característica diferencial es la forma general del cuerpo y el pie, ya que en *A. inca* (Fig. 62) el cuerpo suele ser grueso y voluminoso, con el pie ancho y metapodio grueso, mientras que el cuerpo de *A. chierchiana* (Fig. 95) es más delgado, y su pie y metapodio están menos desarrollados. En el resto de características como la forma del sifón anal (Figs. 64 & 97), la abertura del manto (Figs. 65 & 98), la concha (Figs. 66 & 99), la rádula (Figs. 68, 69, 101 & 102), la mandíbula (Figs. 70, 71, 103 & 104), y la vaina del pene (Figs. 72, 73, 105 & 106), no es posible diferenciar con claridad *A. chierchiana* de *A. inca*, ya que su variación se superpone. Geográficamente tampoco es posible establecer un límite entre ambas especies, ya que se han encontrado ejemplares de ambas en la Isla San Lorenzo, Bahía Samanco y Sechura; si bien casi todas

las muestras de Sechura son de *A. chierchiana* mientras que *A. inca* parece ser la única especie distribuida en el litoral de Lima, con excepción de la Isla San Lorenzo.

Uribe et al. (2013a, b) reportaron *A. juliana* para Isla Santa, Bahía Samanco, Máncora, Ancón y Bahía Paracas; sin embargo, la descripción de los animales (Uribe et al. 2013b) concuerda con las características del subgénero *Varría*, por lo que estos animales podrían ser *A. inca*, *A. chierchiana* o ambas especies. Aunque Uribe et al. (2013b) no mencionaron la presencia de puntos redondos negros, sino tan solo puntos amarillos al describir la ornamentación del animal vivo; durante el desarrollo de este trabajo se tomo contacto con Roberto Uribe, quien amablemente dono al autor de esta tesis un par de ejemplares de Bahía Samanco (LaBSIM 15.06-0024), que han sido identificados como *A. chierchiana* por la presencia de puntos negros. Probablemente los ejemplares de Ica y Lima corresponden a *A. inca*, sin embargo, la identidad de los ejemplares de Máncora necesita ser corroborada. Hasta que se pueda aclarar la relación entre *A. inca* y *A. chierchiana* mediante un estudio molecular, en el que también sería necesario incluir ejemplares de Paita, es preferible mantenerlas como especies separadas.

Otras especies del subgénero *Varría* en el Pacífico Oriental

Además de las especies peruanas, para el Pacífico Oriental se han descrito hasta 3 especies del subgénero *Varría*: *Aplysia panamensis* (Pilsbry, 1895b), *Aplysia robertsi* (Pilsbry, 1895b) y *Aplysia rehderi* Eales 1960; a las que debe agregarse *Aplysia californica* Cooper, 1863. Pilsbry (1895b) describió *A. panamensis* para la costa del Pacífico de Panamá, sin encontrarle parecido con otra especie, con excepción de *Aplysia dactylomela* Rang, 1828 que se distribuye en el Caribe. Eales (1960) consideró que ambas especies son sinónimos y reportes posteriores para el Pacífico Oriental la citan como *A. dactylomela* en Costa Rica (Camacho-García et al. 2005) y Perú (Paredes et al. 1999b, Ramírez et al. 2003, Uribe et al. 2013a), aunque para la costa peruana no se han reportado localidades

de colecta o fotografías por lo que debe considerarse un registro dudoso. Basándose en estudios moleculares, Alexander & Valdés (2013) concluyeron que los ejemplares del Pacífico de *A. dactylomela* constituyen una especie diferente, *Aplysia argus* (Ruppell & Leuckart, 1828); sin embargo, Cunha & Rosenberg (2019) remarcaron que en este trabajo no se incluyó ningún ejemplar del Pacífico Oriental Tropical, por lo que de comprobarse que es una especie diferente su nombre válido sería *A. panamensis*.

En base a ejemplares preservados de la Costa Occidental de México, Pilsbry (1895b) describió *Aplysia robertsi* como un animal color oliva ornamentado con un reticulado negro-marrón muy fino, con el pie negro y voluminoso, parapodios amplios y bien separados, abertura del manto en forma de un pequeño tubo cónico, y glándula opalina unipora, con la concha delgada y seno anal largo y casi recto. Eales (1960) revisó un segundo ejemplar de Centroamérica, indicando que la vaina del pene solo posee un músculo retractor y que el ejemplar estaba ornamentado con bandas negras en la superficie interna de los parapodios. Bebbington (1977) revisó el ejemplar de Eales y comentó su similitud con *Aplysia brasiliensis* Rang, 1828, una especie del Caribe. Recientemente, Cunha & Simone (2018) revisaron el tipo de *A. robertsi*, agregando que la suela del pie está cubierta por pequeños puntos negros, sin embargo, no existe ningún registro reciente de esta especie, y no ha sido incluida en los listados de *Aplysia* para el Pacífico Oriental (Camacho-García et al. 2005, Behrens & Hermosillo 2005, Hermosillo et al. 2006, Valdés 2019). Aunque *A. robertsi* es considerada una especie válida (MolluscaBase 2020), su descripción es insuficiente para diferenciarla de las especies peruanas, sin embargo, la abertura opalina unipora en conjunto con la vaina del pene con un único músculo retractor, parecen ser características suficientes para separar esta especie del material peruano.

Aplysia rehderi fue descrita a partir de un único ejemplar de Monterrey, California (Eales 1960) caracterizado por los parapodios gruesos formando una pared baja posteriormente,

y el pene muy largo y espiralado estrechándose hacia la punta. Beeman (1963) puso en duda la localidad del holotipo y no la consideró como una especie de California; sin embargo, Bebbington (1977), que revisó la rádula, prefirió seguir a Eales (1960). Al igual que en el caso de *A. robertsi*, *Aplysia rehderi* tampoco ha sido incluida en los recientes listados de *Aplysia* para el Pacífico Oriental (Camacho-García et al. 2005, Behrens & Hermosillo 2005, Hermosillo et al. 2006, Valdés 2019) lo que genera dudas sobre su validez. Dentro de lo poco que se sabe de esta especie, las características del pene parecen suficientes para al menos considerarla diferente al material peruano.

A diferencia de las especies previas, *Aplysia californica* es una especie común y bien conocida en California y el Golfo de California (Beeman 1963, 1968; Valdés 2019); es un animal grande, hasta 750 mm de longitud, usualmente purpura y ornamentado por pequeñas manchas blancas y un reticulado de líneas oscuras, pero puede ser verde grisáceo a marrón oscuro y carecer de ornamentación, los parapodios son gruesos con áreas oscuras y claras en su borde interno y están posteriormente fusionados formando una pared baja, la glándula opalina es compuesta y unipora, la concha es poco calcárea con el ápice aplanado, y el pene es ancho y cilíndrico en la base pero aplanado hacia la punta (Eales 1960, MacFarland 1966, Marcus & Marcus 1967a, Bebbington 1977, Valdés 2019, Anexo). Aunque existen registros de *A. californica* para El Salvador (Zamora-Silva & Naranjo-García 2008, Barraza 2014), Costa Rica (Camacho-García et al. 2005), Panamá (Hermosillo & Camacho-García 2006), Ecuador (Cruz et al. 2007) y las Islas Galápagos (Finet et al. 2011); Valdés (2019) consideró que los reportes para Centroamérica necesitan ser verificados, a los que debe agregarse el de Ecuador, ya que Cruz et al. (2007) comentaron que el subgénero *Neaplysia* libera tinta blanca, siendo que *A. californica* libera tinta violeta; además, recientemente Chávez-Viteri et al. (2017) identificaron ejemplares de *Aplysia* de la Bahía de Santa Elena, Ecuador bajo el nombre de *Aplysia cf. californica*,

mencionando que existe dudas sobre la identidad de estos ejemplares. La fotografía de estos ejemplares (Chávez-Viteri et al. 2017: Fig. 1A) muestra un animal oscuro ornamentado con extensos grupos de puntos redondos amarillos, pero sin los puntos negros característicos de *A. chierchiana*, por lo que se ignora la posible identidad de estos ejemplares. Es probable que los reportes del subgénero *Varría* para el Pacífico Oriental Tropical correspondan a una especie que todavía no ha sido claramente definida y que este muy relacionada con *A. inca* y *A. chierchiana*

6.2. Caracteres anatómicos de importancia taxonómica

Pie.- Klussmann-Kolb (2004: caracter 13) menciona que en la mayoría de Aplysiidos, incluyendo *Aplysia*, el margen anterior del pie es redondo y unilobulado; sin embargo, en *A. inca* y *A. chierchiana*, y en menor medida en *A. nigra* y *Aplysia* sp. 1, se observó que el borde anterior del propodio puede ser bilobulado (Fig. 63C). Eales (1960) reportó un desarrollo parecido en *A. juliana*, llamándolo "*lateral wings*". Aunque Klussmann-Kolb (2004: caracter 16) indicó que en *Aplysia* la suela del pie es relativamente estrecha en comparación al ancho de los parapodios, esto solo es correcto de los subgéneros *Varría* y *Pruvotaplysia*, ya que en el subgénero *Aplysia* la suela es ancha y bien desarrollada, como se pudo comprobar en *A. nigra* (Fig. 5) y *Aplysia* sp. 1 (Fig. 36); Cunha & Simone (2018: Fig. 1C) también reportaron esta característica en *A. depilans*. Engel & Eales (1957) establecieron como caracter diagnóstico del subgénero *Aplysia* la presencia de una ventosa en el metapodio; sin embargo, esta ventosa no está desarrollada en *A. nigra*, en donde los bordes laterales del mesopodio se continúan en el metapodio (Fig. 6C), y menos aun en *Aplysia* sp. 1 en donde el pie mantiene un ancho casi uniforme a lo largo de toda su longitud (Fig. 37C). En otras especies del subgénero *Aplysia* como *A. vaccaria* (Eales 1960), *A. reticulopoda* (Beeman 1960) y *A. depilans* (Engel & Eales 1957, Cunha & Simone 2018)

tampoco se ha reconocido la presencia de una ventosa en el metapodio, lo que pone en duda su validez como carácter diagnóstico del subgénero *Aplysia*.

Parapodio.- Klussmann-Kob (2004: carácter 9) consideró que los parapodios grandes, movibles y completamente libres representan el estado plesiomórfico en los Anaspideos, siendo el tipo de parapodios que se encuentra en *Aplysia*; sin embargo, en *A. nigra* y *Aplysia* sp. 1 (Figs. 6B & 37B) los parapodios están fusionados posteriormente durante más de la mitad de su altura y concuerdan con lo reportado en otras especies del subgénero *Aplysia* (Engel & Eales 1957, Eales 1960, Cunha & Simone 2008). Esta característica parece situar al subgénero *Aplysia*, en especial a las especies que forman una cámara parapodial (e.g. *A. nigra*), a medio camino entre las especies con los parapodios amplios y bien separados, como las del subgénero *Varria*; y otros géneros de Anaspideos como *Dolabella*, *Petalifera* y *Phyllaplysia* en donde los parapodios son reducidos, rígidos, y están fusionados anterior y posteriormente (Klussmann-Kolb 2004: carácter 9). D'Orbigny (1837) ya había reconocido esta aparente posición intermedia de *A. nigra*, considerando que esta especie "hace la transición entre las *Aplysia* sin parapodios libres del pie [e.g. *Dolabella* sensu Rang (1828)] a aquellas que poseen esta característica [e.g. *A. dactylomela*]".

Cunha & Simone (2018) identificaron la presencia de un lóbulo parapodial en el extremo anterior de los parapodios, el cual ha podido ser reconocido en todas las especies revisadas en este trabajo, aunque estaba mejor definido en *A. inca* y *A. chierchiana* (Figs. 63B & 37B). Cunha & Simone (2018) consideraron que el lóbulo parapodial en *A. depilans* podía funcionar como un sifón inhalante dirigiendo el agua hacia la branquia, como fue descrito por Rudman (1999) para *Dolabella auricularia*, que tiene parapodios aún más reducidos y fusionados; sin embargo, en las especies de *Aplysia* que tienen la capacidad de nado, el lóbulo parapodial podría cumplir una función adicional relacionada con la natación. Von der Porten et al. (1982) encontraron que las ondas natatorias en *Aplysia brasiliana* se

generaban por un impulso del tercio anterior del parapodio, región que puede considerarse equivalente al lóbulo parapodial; lo que sugiere que, aunque inicialmente el lóbulo parapodial funcionaba como sifón inhalante, en algunas especies de *Aplysia* secundariamente desarrollo la capacidad de producir ondas natatorias. Dentro de los Anaspideos, se han reconocido tres tipos de mecanismos natatorios, cada uno en un género diferente: *Akera*, *Notarchus* y *Aplysia* (Johnson & Willows 1999); sin embargo, la homología de estos mecanismos todavía no se ha comprobado (Medina & Walsh 2000). Aunque Medina et al. (2001) consideraron que la capacidad de nado es una condición ancestral en los Anaspideos, siendo secundariamente perdida en los géneros que no pueden nadar; parece igualmente pausable considerar que cada uno de estos mecanismos evoluciono de manera independiente a partir de un ancestro sin capacidad de nado (e.g. un Cephalaspidea). No se ha comprobado que *A. inca* o *A. chierchiana* tengan la capacidad de nadar, pero la presencia de parapodios bien desarrollados, requisito postulado por Johnson & Willows (1999), sugiere que podría ser el caso.

Cámara parapodial y Manto.- Aunque se han propuesto varios términos para referirse al espacio delimitado por los parapodios (Marcus 1972), siendo cavidad paleal el nombre más utilizado (Eales 1944, Marcus 1972, Cunha & Simone 2018); en este trabajo se ha preferido reconocer dos términos diferentes para mejorar la descripción de este espacio: cavidad parapodial, que engloba todo el espacio delimitado por los parapodios e incluye la región del manto; y cavidad paleal, ubicada bajo el margen derecho del manto, y que incluye la branquia, nefrostoma, aberturas de las glándulas de tinta y opalina, y abertura genital. En *A. nigra* y *Aplysia* sp.1 la cavidad parapodial esta cerrada posteriormente, formando una característica cámara parapodial que encierra a la cavidad paleal, mientras que en *A. inca* y *A. chierchiana* las cavidades paleal y parapodial son amplias y expuestas. La cámara parapodial probablemente esta presente en la mayoría de especies del subgénero *Aplysia*,

y en otros géneros de Anaspideos con los parapodios fusionados posteriormente (Rudman 2000: *Notarchus*); pero parece estar ausente en el subgénero *Pruvotaplysia* que tiene parapodios más desarrollados. Eales (1921) diferencio dos regiones en el manto: "*visceral hump*" y manto propiamente dicho, equivalente a la región dorsal que encierra la concha; sin embargo, por razones de claridad en este trabajo se ha utilizado el termino manto para abarcar ambas regiones, y es equivalente al "*visceral hump*" de Golestani et al. (2019).

Abertura del manto.- La forma y tamaño de la abertura del manto son considerados un buen carácter específico por varios autores y se han utilizado para diferenciar los subgéneros de *Aplysia* (Pilsbry 1895b, Winkler 1957, Eales 1960, Marcus 1972); sin embargo, se ha considerado que su tamaño puede variar de acuerdo a la contracción y edad del animal (Winkler 1957, Eales 1960) por lo que su valor diagnóstico es cuestionable. Aunque Golestani et al. (2019) han demostrado su utilidad como caracter taxonomico en *Pruvotaplysia*; la abertura del manto parece ser menos variable en los subgéneros *Aplysia* y *Varría*, y en este trabajo se observó que las especies revisadas no difieren en este caracter de lo reportado en otras especies del mismo subgénero (Engel & Eales 1957, Eales 1960, Bebbington 1977). En otros géneros de Anaspideos la abertura del manto ha sido descrita como una gran abertura triangular (*Dolabella*: MacFarland 1918, Engel 1942), un pequeño poro (*Syphonota*: Bergh 1905 Pl. VI Fig 2) o una gran abertura casi tan ancha como el borde de la concha (*Petalifera*: Marcus 1972). En el resto de Anaspideos la abertura del manto parece estar ausente (*Dolabrifera*: Pilsbry 1895b; *Phyllaplysia*: Williams & Gosliner 1973; *Notarchus*, *Stylocheilus* y *Bursatella*: Eales 1944).

Sifón anal.- Aunque Pilsbry (1895b) consideró que la forma del sifón anal era un caracter de gran valor taxonómico, autores posteriores como Eales (1944, 1960) y Bebbington (1974, 1977) le dieron mucha menos importancia. Winkler (1957) remarco la utilidad del sifón anal para distinguir *A. californica* y *A. vaccaria* en California, pero alerta de la variación

que se puede encontrar en los ejemplares preservados. En el caso del material peruano, el sifón anal corto y aplanado de *A. nigra* (Fig. 7) se observó tanto en los ejemplares vivos como preservados, y constituye un buen carácter para diferenciarla de *A. inca* y *A. chierchiana* (Figs. 64 & 97). En la mayoría de especies del subgénero *Aplysia* se ha descrito un sifón anal parecido al de *A. nigra*, con una forma probablemente relacionada al desarrollo de una cámara parapodial que impide que el sifón anal sobresalga, excepto en *A. juliana* y *A. vaccaria* que tienen un sifón anal tubular (Eales 1960), pese a que la última también parece tener una cámara parapodial. Con excepción de *Dolabella* (Engel 1942: sifón anal corto) y *Syphonota* (Eales 1960: sifón anal largo y tubular), en el resto de géneros de Anaspideos no se ha reconocido un sifón anal, y su probable función, dirigir la corriente de agua hacia el exterior de la cavidad paleal, ha sido tomada por un sifón excurrente formado por el margen posterior de los parapodios. Este sifón excurrente también está presente en *Dolabella* (Rudman 1999), y en mucha menor medida en *A. nigra* (Fig. 4).

Glándula de tinta.- D'Orbigny (1837) describió la secreción de la glándula de tinta en *A. nigra* como una sustancia lechosa blanca o ligeramente violeta; posteriormente Eales (1960) agregó que la secreción también podía ser negra, en base a lo registrado en ejemplares de Brasil por Marcus (1956); pero dado que *A. nigra* está restringida al Perú, los reportes de glándula de tinta negra en esta especie (Johnson & Willows 1999) deben considerarse erróneos. En este trabajo se confirma que *A. nigra* produce tinta de color blanco, generalmente en escasa cantidad, aunque en algunas ocasiones no libera ninguna secreción de la glándula de tinta pese a ser "molestada", como fue observado en los ejemplares de Pucusana; sin embargo, también se encontró que el ejemplar de Lós Órganos, Piura (LaBSIM 15.06-0036) liberó una ligera tinta violeta al ser manipulado (Fig. 4F), mientras que en la región del manto de algunos ejemplares preservados se observó que la glándula de tinta estaba teñida de un tono similar. Eales (1960) consideró que la

glándula de tinta blanca era un carácter diagnóstico del subgénero *Aplysia*, sin embargo Prince & Johnson (2006, 2015) reportaron que *A. juliana*, especie que suele liberar tinta blanca, puede producir tinta violeta cuando se cambia su dieta de algas verdes a algas rojas, y concluyeron que el color de la tinta en *Aplysia* está determinado por el tipo de dieta y no por una diferencia estructural entre las especies que liberan tinta blanca de las que liberan tinta violeta; lo que indica que el color de la glándula de tinta no tiene carácter determinante en *Aplysia*. Esto también sugiere que la liberación de tinta violeta en el ejemplar de Piura y la glándula teñida del mismo color en algunos ejemplares preservados de *A. nigra*, podrían explicarse por un cambio en el tipo de alga que usualmente consume el animal. Aunque no se ha comprobado si el color de la glándula de tinta influye en su capacidad defensiva, Prince & Johnson (2013) remarcaron que la tinta, además del pigmento que le da el color, posee proteínas y otros compuestos derivados que pueden actuar para ahuyentar a posibles depredadores.

Glándula Opalina.- Johnson & Willows (1999) revisaron la morfología de la glándula opalina, reconociendo tres tipos de estructuras: simple y multipora, formada por numerosas vesículas que se abren mediante aberturas individuales en el suelo de la cavidad paleal; compuesta y unipora, formada por un "racimo" de vesículas que se abren por una única abertura grande; y transicional, en la que algunas vesículas poseen una abertura común, y otras tienen su propia abertura individual. Mientras que el tipo simple está presente en la mayoría de Anaspideos (Eales 1944, Marcus 1972, Johnson & Willows 1999), incluyendo los subgéneros *Aplysia* y *Pruvotaplysia* (Engel & Eales 1957, Eales 1960), el tipo compuesto solo se ha registrado en el subgénero *Varría* (Eales 1960); sin embargo, en este trabajo se observó que los ejemplares de *Aplysia hooveri* tenían una glándula opalina compuesta y unipora, que difiere de los reportes previos para el área que la describen como simple con algunas vesículas coalescentes (MacFarland 1924, Lance 1971). Aunque Johnson &

Willows (1999) incluyeron 9 especies en la glándula opalina transicional, no parece que todas tengan el mismo tipo de glándula, ya que Eales (1960) describió que en algunas especies las vesículas coalescen anteriormente formando una abertura principal más grande que las posteriores (e.g. *A. oculifera*), mientras que en otras la abertura principal se ubica en el centro y las pequeñas alrededor (e.g. *A. inca*). Alexander & Valdés (2013: Figs. 4B, D) describieron la presencia de aberturas secundarias periféricas en la glándula opalina de *A. dactylomela* y *A. pulmonica* de Hawai, usando este carácter para sinonimizar ambas especies bajo el nombre de *A. argus*. Cunha & Rosenberg (2019: Figs. 4B-C) también describieron aberturas secundarias periféricas en el holotipo de *Aplysia perviridis* (Pilsbry, 1895b) usándolo como carácter para elevarla a especie válida. La glándula opalina de *A. inca* y *A. chierchiana* es bastante característica y algo diferente a las descritas por Alexander & Valdés (2013) y Cunha & Simone (2018), ya que las aberturas secundarias son numerosas y bien notorias (Figs. 65 & 98B), excepto en algunos ejemplares de *A. chierchiana* (Fig. 98E), ofreciendo un buen carácter sistemático ya que ninguna otra especie del Pacífico Oriental posee esta característica (Eales 1960).

Concha.- Aunque considerada por sí sola la concha no es un carácter diagnóstico en *Aplysia* (Pilsbry 1895b, Eales 1960), en conjunto con otros caracteres puede resultar útil para separar especies en Anaspideos, como ha sido demostrado por Valdés et al. (2017) y Golestani et al. (2019). Winkler (1957) consideró que la variación en la concha de *A. californica* se debía a cambios ontogenéticos, ya que los animales jóvenes, de 5-8 cm de longitud, tienen la concha alargada y escudiforme, mientras que los animales más grandes, de 13-15 cm, tienen la concha afilada en un extremo ("*hatchet-shaped*" sensu Cooper 1863). Tomando como base las Tablas 1 y 4, se decidió comparar la variación en la concha de *A. nigra* y *A. inca* con el fin de corroborar las conclusiones de Winkler (1957). En la Tabla 2 se muestra el promedio de la proporción largo/ancho (r) y de la proporción de la concha

respecto a la longitud total (%LT) en 2 grupos de tamaño de *A. nigra*: menos de 200 mm y más de 200 mm; mientras que en la Tabla 5 se muestra lo mismo para *A. inca*, pero con diferentes rangos: menos de 120 mm y más de 120 mm. Los resultados de la Tabla 2 sugieren que en *A. nigra* conforme el animal aumenta de tamaño disminuye el valor de r y %LT por lo que la concha se ensancha y su proporción respecto al cuerpo se reduce. En el caso de *A. inca* (Tabla 5), se observó que conforme el animal crece la concha se vuelve proporcionalmente más pequeña y el seno anal se vuelve más profundo, sin embargo, no se encontró una diferencia en el valor de r , por lo que la concha se mantiene igualmente ancha. Winkler (1957) remarcó que la mayor parte de las conchas estudiadas en *A. californica* corresponden a individuos juveniles que, aunque suelen ser más abundantes que los adultos, no poseen el tipo de concha característico de la especie. Teniendo en cuenta esto, y los resultados de las Tablas 2 y 5, tanto *A. inca* como *A. nigra* han sido descritas en base a la concha de los individuos de mayor tamaño.

Rádula.- La rádula ha sido usada por Eales (1944), Beeman (1968) y Marcus (1972) para establecer la clasificación interna de los Aplysiidos, y Eales (1960) la utilizó como carácter para separar los subgéneros de *Aplysia*; sin embargo, su valor taxonómico a nivel específico ha sido cuestionado por Pilsbry (1895b), Marcus (1972), Strenth & Blankenship (1978) y Saad et al. (2014) debido a su gran variabilidad intraespecífica, aunque Valdés et al (2017) y Golestani et al. (2019) comprobaron su utilidad en *Dolabrifera* y *Pruvotaplysia*, respectivamente. Bertsch (1976) consideró que “aunque la rádula es importante taxonómicamente [en los Opisthobranchios], debe ser tratada como una entidad biológica sujeta a variación”. La variación en la rádula puede deberse a diferencias de tamaño entre los ejemplares (Marcus 1972), por el desgaste debido a la alimentación (Martínez & Ortea 2002), o por diferencias entre las localidades (Strenth & Blankenship 1978). Tomando como modelo los análisis de Bertsch (1976), que revisó la variación intraespecífica y ontogenética

en la rádula de nudibranchios, se analizó la relación entre el tamaño de los individuos y el número de dientes de la rádula en *A. nigra* y *A. inca*, corroborando que conforme aumenta el tamaño del animal, también lo hace el número de filas (Fig. 135: *A. nigra* y Fig. 137: *A. inca*) y el número de dientes por fila de la rádula (Fig. 136: *A. nigra* y Fig. 138: *A. inca*).

Clarke (2004) postuló que en los Aplysiidos existe una relación entre la morfología radular y el tipo de alimento que consume el animal; para ello identificó tres tipos de rádulas en base a la forma de los dientes, el número de cúspides y la forma de los denticulos: simple (e.g. *Dolabella*), bilobulada (e.g. *Aplysia*) y denticulada (e.g. *Bursatella*); relacionándolo con la dieta reportada para cada especie. Clarke (2004) concluyó que las especies con una dieta generalizada (macroalgas) tienen una rádula simple, mientras que las especies con una dieta especializada (microalgas y algas filamentosas) tienen una rádula compleja, con cúspides y denticulos, que les permite manipular con eficiencia el alimento; adicionalmente esto sugiere que las especies pequeñas y los individuos juveniles, en general más especializados que las especies grandes y los individuos adultos (Pennings 1990), poseen una rádula más compleja. Según Clarke (2004) la rádula "bilobulada" de *A. dactylomela* se ubica en un intermedio entre el tipo generalista y especialista, ya que el bajo número de cúspides le facilita la manipulación de macroalgas, mientras que la presencia de denticulos le permite el acceso a algas filamentosas. Aunque Clarke (2004) solo incluyó especies del subgénero *Varria* en su estudio, las diferencias en la morfología radular reportadas para cada subgénero de *Aplysia* (Eales 1960) sugieren que cada uno de estos podría tener un tipo de dieta más o menos diferenciada: *Pruvotaplysia*, con un tamaño pequeño y una rádula con varias cúspides, sería el subgénero con la dieta más especializada; *Aplysia*, con un tamaño grande y una rádula con pocas cúspides y pocos denticulos, sería el subgénero con la dieta más generalizada; y *Varria* ocuparía un intermedio entre ambos. Aunque Rogers et al. (2003) y García Mendez (2015) indicaron que *Aplysia parvula* s.l. es una especie generalista, la mayoría de algas (Nimbs et al. 2017a) que consume son frondosas

por lo que necesitaría una rádula con varias cúspides y dentículos para poder manipularlas; por el contrario, entre las especies del subgénero *Aplysia* se ha reportado que *A. vaccaria* se alimenta de algas pardas (McHaskell 2019) y *A. juliana* prefiere alimentarse de algas laminares verdes como *Ulva* y *Enteromorpha* (Carefoot 1987). Clarke (2004) consideró que la existencia de diferentes morfologías radulares en especies que comparten el mismo hábitat, permitiría que ambas puedan coexistir, lo que junto con una diferente selección de hábitat como la descrita por Achituv & Susswein (1985) para *A. fasciata* y *A. depilans*, permitiría explicar las observaciones de *A. inca* y *A. nigra* en el mismo hábitat en Pucusana y Ancón.

Mandíbulas.- Salvo el trabajo de Bebbington & Thompson (1968), no existen reportes sobre el uso de la forma de las mandíbulas como caracter taxonómico en *Aplysia*, sin embargo, Winkler (1957) consideró que las mandíbulas podían ser lo suficientemente diferentes como para tener alguna importancia taxonomica, diferenciando las mandíbulas suaves y de borde liso de *A. californica*, de las mandíbulas fuertemente estriadas y de borde desgastado de *A. vaccaria*. En este trabajo se encontró una diferencia semejante entre las mandíbulas de *A. inca* y *A. chierchiana* (Figs. 70 y 103), y *A. nigra* (Fig. 13), siendo esta última muy parecida a lo figurado para *A. vaccaria* por Winkler (1957: Fig. 12). Mandíbulas estriadas con crestas longitudinales también han sido descritas en *A. reticulopoda* (Beeman 1960) lo que sugiere que podría tratarse de una característica diagnóstica del subgénero *Aplysia*, sin embargo no hay datos disponibles sobre las mandíbulas de *A. cedrosensis* y *A. dura* (Engel & Eales 1957, Eales 1960), y en *A. depilans* y *A. juliana* no se han descrito crestas parecidas (Eales 1960, Marcus & Marcus 1967a, Cunha & Simone 2018; aunque Zuccardi 1890: Pl.1 Fig. 1 dibujo crestas longitudinales en las mandíbulas de *A. depilans*). Winkler (1957) comentó que *A. vaccaria* parece usar las mandíbulas para arrancar las algas que consume, mientras que *A. californica* las usa más como un órgano de sujeción, ya que

su dieta esta formada por algas más suaves; esto sugiere que la presencia de crestas longitudinales en las mandíbulas de *A. nigra* y *A. vaccaria* podría ser una adaptación para alimentarse de algas más duras.

Marcus (1972: Figs. 44-51) registro una gran variación en la forma de los elementos mandibulares, concluyendo que "las diferencias entre especies son mayores que aquellas entre géneros"; sin embargo, Klusmann-Kolb (2004) consideró que la variación de este carácter es tan reducida que no lo incluyo en su análisis filogenético de los Anaspideos. Eales (1960) describio los elementos mandibulares en *Aplysia* como largos o cortos, delgados, rectos o ligeramente curvos, y con el extremo libre redondeado (e.g. *A. depilans*), truncado (*A. vaccaria*), ensanchado (*A. dactylomela*), aserrado (*A. fasciata*) o curvo y puntiagudo (*A. punctata*). Golestani et al. (2019) incluyeron el número de cúspides del extremo libre de los elementos mandibulares como carácter taxonómico en *Pruvotaplysia*, y Martínez & Ortea (2002) usaron este carácter para sinonimizar *A. winneba* y *A. brasiliana*. No se detectaron cúspides en los elementos mandibulares de las especies revisadas en este trabajo, pero se observó que en *A. nigra* (Fig. 13), y en menor medida en *Aplysia* sp. 1 (Fig. 44), el extremo libre de los elementos mandibulares esta engrosado formando un reborde; mientras que en *A. inca* y *A. chierchiana*, el extremo libre es ahusado (Figs. 71 y 104).

Vaina del Pene y Pene.- Aunque se han usado varios términos para describir el sistema reproductor masculino en los Aplysiidos, en este trabajo se ha optado por llamarle pene al órgano copulador y vaina del pene a la estructura en la cual se "guarda" el pene, la cual a su vez puede dividirse en una región proximal de pared muscular, el canal del pene, y una región distal de pared más delgada, el saco del pene. Valdés et al. (2017: "*penial canal*" y "*penial sheath*") y Cunha & Simone (2018: "*muscle sheath*" y "*sheath sac*") también han reconocido dos regiones en la vaina del pene de *Dolabrifera* y *Aplysia*, respectivamente.

Además de *Dolabrifera*, la presencia de dos regiones diferentes en la vaina del pene de los Anaspideos se ha descrito o figurado en *Dolabella* (Engel 1942; Eales 1946: Fig. 7), *Syphonota* (Bergh 1905: Pl. 6, Fig. 16), *Petalifera petalifera* (Cunha & Simone 2018, en base a la descripción de Martínez 1996), *Phyllaplysia* (Marcus 1955: Pl. 4, Fig. 35, McCauley 1960: Fig. 6, Clark 1977: Fig. 4D), *Notarchus* (Bergh 1902: Pl. 28 Figs. 28 y 39; Engel 1936; Marcus & Marcus 1962: Fig. 5), *Stylocheilus* (Engel & Hummelinck 1936: Fig. 37, Bebbington 1974: Fig. 7G, Jensen 1998: 3B) y *Bursatella* (Eales & Engel 1935: Figs. 6-8; Bebbington 1969: Fig. 11a); aunque en un diferente grado de desarrollo, incluso a nivel interespecífico, lo que sugiere que puede constituir un buen carácter taxonómico, como fue demostrado por Valdés et al. (2017) en *Dolabrifera*, observando que en *Dolabrifera ascifera* y *Dolabrifera virens* el “penial sheath” (= saco del pene) está indiferenciado. Aunque en *Aplysia* la vaina del pene parece estar bien diferenciada en canal y saco del pene (Eales 1960, Cunha & Simone 2008), en *A. hooveri* (obs. pers.) se observó que el saco del pene no era fácilmente reconocible, lo cual concuerda con observaciones previas (Gosliner 1991: Fig. 3; como *A. parvula* s.l.). Eales (1921: Pl. 6, Fig. 19) describió una vaina del pene sencilla y sin regiones diferenciadas en *A. punctata*; y Bebbington & Thompson (1968: Fig. 18a-b) figuraron la vaina del pene de la misma especie, en donde se observa que el saco del pene es poco reconocible. Bergh (1898: Pl. 28, Fig. 25) figuró la vaina del pene de *Aplysiopsis juanina* (= *A. parvula* s.l., aunque ver Golestani et al. 2019) en donde no se reconoce con claridad el saco del pene; y Golestani et al. (2019) no mencionan haber distinguido dos zonas diferenciadas en la vaina del pene de *Pruvotaplysia*. En conjunto, estas observaciones sugieren que en el subgénero *Pruvotaplysia* el saco del pene estaría poco diferenciado, lo que tendría valor diagnóstico para distinguirlo de los otros subgéneros de *Aplysia*. En el caso de *Akera*, grupo hermano de los Aplysiidos, Guiart (1901) y Morton & Holme (1955) han remarcado las similitudes entre su aparato reproductor y el del resto de Anaspideos, excepto por una proyección de la vaina del pene que ha sido llamada próstata

por Valdés & Barwick (2005), pese a que Mazzarelli (1891a) y Marcus & Marcus (1967b: 37-38) cuestionaron el uso de este nombre. Recientemente, Golestani et al. (2019) parecen haber usado el término próstata para referirse a la vaina del pene, sin embargo, se recomienda evitar su uso en ese contexto, ya que Quattrini (1967), Thompson & Bebbington (1969) y Bebbington (1977) lo han usado para describir zonas glandulares en el conducto hermafrodita grueso; mientras que Guiart (1901) consideró que no existe una próstata en *A. punctata* y Beeman (1970) remarcó que en *Phyllaplysia*, también de la familia Aplysiidae, no existe una próstata asociada al pene.

La presencia de protuberancias espinosas en el pene y saco del pene es una característica común en la mayoría de géneros de Anaspideos, excepto en *Syphonota* (Eales 1944) y posiblemente *Dolabella* (Eales 1944, Yonow 2012, aunque ver Engel 1942 y Eales 1946). Klussmann-Kolb (2004: caracter 30) consideró que el pene de *Aplysia* no posee espinas; sin embargo, esto solo es cierto para los subgéneros *Varría* y *Pruvotaplysia*, ya que precisamente una de las características diagnóstico del subgénero *Aplysia* es el pene y saco del pene armados (Eales 1960, Cunha & Simone 2018). Marcus & Marcus (1967a) no encontraron espinas en las protuberancias del pene de *A. juliana* (= *A. vaccaria*?), considerando que era una señal de que los individuos (100 mm de longitud) eran inmaduros; y Cunha & Simone (2018) concluyeron que la variación en la armadura del pene de *A. juliana* (ver Engel & Eales 1957) se debía a cambios ontogenéticos, indicando que la presencia de espinas en el saco del pene al margen del desarrollo sexual, quedaba como un asunto a confirmar. En el material revisado, se observaron espinas muy finas y pequeñas en las protuberancias del pene y saco del pene del ejemplar más pequeño de *A. nigra* (Los Órganos, 33 mm, Fig. 15E-F), que solo se diferencia de los ejemplares más grandes (Pucusana, 246 mm, Fig. 15H-J) por el menor tamaño de las protuberancias. Aunque no se comprobó el desarrollo gonadal del animal más pequeño, el tamaño de los individuos es un

fuerte indicativo de que, al menos en *A. nigra*, no existe una variación tan marcada en el desarrollo de la armadura del pene en relación a la ontogenia.

En el resto de Aplysiidos con protuberancias espinosas, se ha usado el término collar del pene para describir un pliegue, generalmente armado, ubicado alrededor de la base del pene. Esta estructura ha sido reportada en *Bursatella* (Eales & Engel 1935, Marcus 1955: Fig. 28, Bebbington 1969: Fig. 11b, Marcus 1972), *Dolabrifera* (Eales 1944: Fig. 10, Marcus & Marcus 1962, Marcus 1972), *Petalifera* (Klussmann-Kolb 2004), *Notarchus* (Eales 1944, Marcus 1972, Klussmann-Kolb 2004) y *Phyllaplysia* (Eales 1944, Marcus 1955, Klussmann-Kolb 2004); pero esta ausente en *Stylocheilus* (Eales 1944). No está claro si el collar del pene de estos Aplysiidos y las protuberancias espinosas del saco del pene del subgénero *Aplysia* son estructuras homólogas, ya que ni Valdés et al. (2017) ni Cunha & Simone (2018) han comentado sobre ello.

Beeman (1970) sugirió que en *Phyllaplysia* las espinas del pene podrían servirle como medio de anclaje a la pared del tracto femenino durante la copulación. Asimismo, Thompson & Bebbington (1969) observaron que en *A. depilans* las protuberancias espinosas se sujetan con tanta fuerza que pueden lastimar la pared del conducto hermafrodita grueso del individuo que funciona como receptor de esperma. Valdés (2004) consideró que la presencia de “penial hooks” en nudibranchios doridos evitaría la separación prematura de la pareja si uno de ellos es molestado durante el acto (e.g por una corriente de agua); de manera similar, en el caso de los Anaspideos, la presencia de protuberancias espinosas permitiría formar cadenas copulatorias más estables. Un hecho a favor de esta hipótesis es la observación de que en los Aplysiidos la copulación toma mucho más tiempo que en otros opisthobranchios, probablemente debido a una mayor lentitud en la transferencia de esperma (Carefoot 1987), como ha sido comprobado en *Aplysia parvula* s.l. (Yusa 1994). Adicionalmente, la presencia de protuberancias espinosas en las especies

del subgénero *Aplysia*, sugiere alguna diferencia en la estabilidad de las cadenas copulatorias que forman en comparación con los subgéneros *Varria* y *Pruvotaplysia*.

Mientras que la armadura del pene se ha usado como carácter para diferenciar los géneros de Aplysiidos (Eales 1944), el uso de la forma del pene es un carácter mucho menos explorado en taxonomía. Winkler (1957) remarco que el pene podía tener algún valor en la sistemática del grupo, ya que su color y forma general podían ser distintivos a nivel específico; sin embargo, cuestiono el uso de ejemplares inmaduros. Eales (1960) utilizo un buen número de términos para describir el pene en *Aplysia*, reconociendo algunas formas generales también usadas por otros autores: ancho y corto (e.g. *A. parvula* s.l., Eales 1960: Fig. 11c), largo y delgado (e.g. *A. brasiliiana*, Marcus & Marcus 1955: Pl. 1, Fig. 12), o grueso y espatulado (e.g. *A. depilans*, Cunha & Simone 2018). Bebbington & Thompson (1968) diferenciaron el pene grueso y negro de *A. depilans*, del pene filiforme y blanco de *A. fasciata* y del pene ancho y espatulado de *A. punctata*; pero como cada una de estas especies pertenece a un subgénero diferente, probablemente esta variación tiene más valor subgenérico que específico. Martínez & Ortea (2002) usaron ligeras diferencias en el pene como carácter para separar *A. fasciata* y *A. brasiliiana*; sin embargo, existe evidencia reproductiva (Susswein et al. 1993) y molecular (Medina et al. 2005) de que ambas son la misma especie, por lo que su utilidad taxonómica no ha sido confirmada. Aunque ni Alexander & Valdés (2013) ni Saad et al. (2014) revisaron la forma del pene para corroborar la taxonomía de *A. dactylomela* y *A. brasiliiana*, respectivamente; Golestani et al. (2019) usaron la forma del pene, y la presencia y número de papilas en su extremo para caracterizar las especies en *Pruvotaplysia*. En el material revisado se observó que la punta del pene de *A. nigra* y *Aplysia* sp. 1 posee un par de lobulos, de los cuales el opuesto al surco seminal es más largo y triangular. Un pene bilobulado también ha sido reportado en *A. vaccaria* (Winkler 1957), y *A. reticulopoda* (Beeman 1960), pero no en otras especies del

subgénero *Aplysia* (Engel & Eales 1957, Eales 1960, Cunha & Simone 2018). El pene de *A. inca* y *A. chierchiana* es mucho menos característico y su variación se superpone, por lo que no ha resultado de utilidad para separar ambas especies.

A diferencia del resto de Anaspideos, en donde se ha descrito la presencia de un único músculo retractor del pene (Marcus 1972; Bebbington 1974, 1977); la mayoría de especies de *Aplysia* poseen un par de músculos retractores (Marcus & Marcus 1955, 1957; Eales 1960; Bebbington 1974, 1977), siendo *A. punctata* una de las pocas excepciones (Bebbington & Thompson 1968, Golestani et al. 2019). Aunque no se han encontrado descripciones sobre el músculo retractor del pene en *Akera* (Marcus & Marcus 1967, Valdés & Barwick 2005), la presencia de un único músculo retractor en cefalaspideos como *Bulla* (Malaquias & Reid 2008) y *Haminoea* (Alvarez et al. 1993), sugieren que el estado plesiomorfo en los Anaspideos es la existencia de un solo músculo retractor, y que el estado de carácter observado en *Aplysia* constituye una autapomorfía; sin embargo esta característica también podría estar presente en *Syphonota* (Bergh 1905: Pl. 6, Fig. 16) y *Notarchus* (Engel 1936: Fig. 4, Marcus & Marcus 1962: Fig. 5; pero ver Engel, 1936: Fig 3 y Marcus 1972: Fig. 61) lo que necesita ser corroborado. Se desconoce el significado funcional de poseer un par de músculos retractores en vez de solo uno.

MacFarland (1909) y Cunha & Simone (2018) diferenciaron en el par de músculos retractores del pene de *Aplysia*, un músculo dorsal y uno ventral, dependiendo en que parte de la cavidad corporal se insertan. MacFarland (1918) y Valdés et al. (2017) indicaron que el único músculo retractor en *Dolabella* y *Dolabrifera*, respectivamente, se inserta en la pared corporal ventrolateral, lo que sugiere que es equivalente al músculo retractor ventral de *Aplysia*. Cunha & Simone (2018) describieron la presencia de un músculo protractor formado por varias fibras que nacen en la superficie anterior de la vaina del pene y lo conectan con la pared corporal; músculos semejantes se han identificado en todas las

especies revisadas en este trabajo, y han sido descritos en *Dolabella* (MacFarland 1918, Engel 1942), *Notarchus indicus* (Engel 1936) y *Dolabrifera* (Valdés et al. 2017).

6.3. Otros caracteres anatómicos de posible valor taxonómico

Tentáculo Cefálico y Lóbulo Oral.- En todos los Anaspideos, excepto *Akera*, existe un par de tentáculos enrollados en el extremo anterior de la cabeza, los tentáculos cefálicos, que están modificados en *Aplysia* formando un velo oral (Klussmann-Kolb 2004: carácter 5). En la superficie ventral de los tentáculos cefálicos de los Anaspideos suelen desarrollarse expansiones laterales conocidas como lóbulos orales, que se han considerado ausentes en *Aplysia* (Marcus 1972, Klussmann-Kolb 2004: carácter 8); sin embargo, Cunha & Simone (2008) indicaron que en *Aplysia* los tentáculos cefálicos y los lóbulos orales están fusionados formando un velo oral, pudiendo ser diferenciados por un pliegue entre ambos. La presencia de este pliegue pudo ser reconocido en todas las especies revisadas en este trabajo (Figs. 6C, 37C, 63C, 96C), sin que se observe alguna diferencia variación interespecífica en su desarrollo.

Rinóforo.- Aunque la forma de los rinóforos se considera de poco valor taxonómico, debido a la variación que sufren los ejemplares por el proceso de preservación, en este trabajo se observó que la separación entre los rinóforos, la distancia interrinoformal, es mayor en las especies del subgénero *Aplysia* (Fig. 6A) que en las especies del subgénero *Varría* (Figs. 63A & 96A) lo que sugiere que puede tener algún valor taxonómico. En otras especies del subgénero *Aplysia* como *A. depilans* (Cunha & Simone: fig. 1A), *A. cedrosensis* (Bartsch & Rehder 1939: pl. 5), *A. dura* (Eales 1960: fig. 42) y *A. vaccaria* (Beeman 1968: fig. 7) la distancia interrinoformal parece proporcionalmente mayor que en otras especies del subgénero *Varría* como *A. brasiliana* (Saad et al. 2014: fig. 1d, h), *A. dactylomela* (Alexander & Valdés 2013: fig. 2) y *A. californica* (Beeman 1968: fig. 5). Probablemente el motivo de esta diferencia radica en que el cuerpo de las especies del subgénero *Aplysia* es más bien

ancho y deprimido, mientras que en *Varría* el cuerpo es comunmente elevado y comprimido. En el subgénero *Pruvotaplysia*, la distancia interrinoforesal se ve mayor que en *Varría*, pero sin llegar al grado del subgénero *Aplysia* (Golestani et al. 2019).

Músculos del Odontóforo.- Howells (1942), Jahan-Parwar & Fredman (1983) y Scott et al. (1991) han establecido una terminología para los músculos del odontóforo que posteriormente ha sido usada en varios estudios sobre la fisiología de la masa bucal de *Aplysia* (Jahan-Parwar & Fredman 1983, Chiel et al. 1986, Evans et al. 1996, Drushel et al. 1997, Drushel et al. 1998, Drushel et al. 2002, Neustadter et al. 2002, Cropper et al. 2003, Novakovic et al. 2006); sin embargo en este trabajo se optó por usar la terminología de Simone (2011) para facilitar la comparación de los músculos del odontóforo de *Aplysia* con los de otros gasterópodos (e.g. *Siphonaria*: Simone & Seabra 2017). Howells (1942) reconoció 2 músculos extrínsecos y 6 músculos intrínsecos en la masa bucal de *A. punctata*; siendo los músculos extrínsecos los que conectan la región del odontóforo con la pared corporal. Jahan-Parwar & Fredman (1983) identificaron 6 músculos extrínsecos en *Aplysia*, divididos en músculos protractores y retractores de la masa bucal; que posteriormente fueron numerados como E1-E6 (Chiel et al. 1986). En este trabajo se le llama m10d al músculo E1, ya que, aunque Simone (2011) sugiere que m10 solo funciona como protractor ventral de la masa bucal, en *Siphonaria* (Simone & Seabra 2017) se le llama m10d a un par de protractores auxiliares de la masa bucal que nacen dorsolateralmente; este par muscular es muy característico en *Aplysia* (Figs. 19 & 76). Al músculo E2 se le ha llamado m10v, y aunque Jahan-Parwar & Fredman (1983) lo describen como un músculo retractor, su posición sugiere que podría funcionar como protractor; a diferencia de m10d, m10v está mucho menos definido. En el caso del músculo E3, no está claro cuál podría ser su nombre en la terminología de Simone (2011) por lo que se les ha llamado músculos retractores del esfínter bucal, mx, a la espera de conseguir un nombre más adecuado. El músculo E4 está

formado por 3 fibras musculares gruesas que funcionan en conjunto como retractores del tubo oral, por lo que aquí se han llamado mt; este músculo ha sido reportado en varias especies de nudibranchios (Lima & Simone 2015, Lima 2016, Lima et al. 2016) pero esta ausente en el cefalaspideo *Haminoea* (Lima 2016). El músculo E5 es el músculo extrínseco protractor ventrolateral (Jahan-Parwer & Fredman 1983) y debido a que no ha podido diferenciarse de mt, no ha sido incluido en la descripción de la masa bucal de *A. nigra* y *A. inca*. El músculo E6 es equivalente a m2, el par de músculos retractores de la masa bucal; y aunque inicialmente Simone (2011) consideró que este músculo esta ausente en Heterobranchia, posteriormente ha sido observado en cefalaspideos (Lima 2016: *Haminoea elegans*) y nudibranchios (Lima & Simone 2015: *Doris*); y aquí se reporta su presencia en *Aplysia* (Figs. 19 & 76).

Scott et al. (1991) extendieron la terminología de Howells (1942) para describir varios músculos intrínsecos, representados con la letra I, y mejorar la descripción de la masa bucal. Aunque Howells (1942) consideró que los músculos del esfínter bucal, estan organizados formando una capa muscular externa (I1) y otra interna (I3), funcionalmente trabajan como uno solo (Scott et al. 1991), por lo que aquí se ha usado el término mj (Simone 2011) para referirse al conjunto de los dos. El músculo I2 ha sido descrito como un musculo superficial delgado que nace en el borde posterior del esfínter bucal y se dirige posteriormente cubriendo al resto de músculos del odontóforo (Scott et al. 1991); pero como no ha podido ser sinonimizado con la terminología de Simone (2011) no ha sido incluido en la descripción de la masa bucal. Los músculos I4-I7 de Scott et al. (1991) se consideran respectivamente equivalentes a los músculos m4-m7, y aunque inicialmente Simone (2011) consideró que el músculo m7 era exclusivo de los Caenogastropoda, posteriormente ha sido reportado en varias especies de Heterobranchia (Alvim et al. 2014, Lima 2016, Simone & Seabra 2017), y aquí se registra para *Aplysia*, en donde es un músculo muy característico (Figs. 20D & 77D). Además de los músculos mencionados previamente, Scott et al. (1991)

y Evans et al. (1996) han descrito otros músculos en la superficie ventral del saco radular, I8-I10, que no se encuentran en Simone (2011), por lo que no han sido considerados en este trabajo. El conjunto de músculos relacionados con el saco radular ha sido llamado complejo I7-I10 (Cropper et al. 2003), sin embargo, aquí no se ha usado ese término ya que el único músculo descrito de ese complejo ha sido m7.

En este trabajo se observó que los músculos m2 y m7 en *A. inca* (Figs. 76 & 77D) son más largos y delgados que en *A. nigra* (Figs. 19 & 20D), pero no es claro si esta diferencia tiene valor taxonómico o esta relacionada con el mayor tamaño y robustez de *A. nigra*. Existe poca información sobre la variación de los músculos del odontóforo en los Anaspideos ya que la mayoría de estudios se han concentrado en *A. californica*; sin embargo, los resultados obtenidos en otros grupos de opistobranquios (*Pleurobranchaea*: Alvim et al. 2014, *Berthellina*: Alvim & Pimenta 2015, *Actinocyclus*: Lima & Simone 2018) sugieren la necesidad de corroborar si los músculos del odontóforo también podrían ofrecer algún carácter taxonómico en los Anaspideos. Algunos músculos del odontóforo como m2 y m7 parecen tener una disposición característica en *Aplysia*, y posiblemente en otros Aplysiidos, ya que en el cefalaspideo *Haminoea elegans* (Lima 2016), se observó que m2 está ausente y m7 es un músculo impar; mientras que en *Aplysia*, m2 está presente y m7 es un músculo par. Por el contrario, algunos músculos reportados en otras especies como *Siphonaria pectinata* (Simone & Seabra 2017: ma, m1 y m11) y el nudibranchio *Actynocyclus verrucosus* (Lima & Simone 2018: m3) parecen estar ausentes en *Aplysia*.

Katsuno & Sasaki (2008) le llamaron “radular bolsters” a los cartílagos del odontóforo de *Aplysia*, indicando que no están delimitados por una membrana y que están formados por tejido conectivo y muscular, en vez de verdadero tejido cartilaginoso. Aunque la forma de los cartílagos del odontóforo ha mostrado tener valor específico en algunos opistobranquios (*Pleurobranchaea*: Alvim et al. 2014, *Berthellina*: Alvim & Pimenta 2015), la reducción de

los cartílagos en los Anaspideos (Lima & Simone 2015) sugiere que su valor taxonómico en *Aplysia* probablemente es limitado, lo que concuerda con las escasas diferencias que se han observado en los cartílagos del odontóforo, aquí llamados cojines radulares, de *A. inca* y *A. nigra* (Figs. 20D & 77D).

Pliegue dorsal y elemento palatal.- Aunque en *Akera* los elementos palatales se distribuyen por todo el epitelio de la faringe (Klussmann-Kolb 2004), en los Aplysiidos están restringidos a pliegues dorsales pequeños y de poco valor taxonómico, con excepción de *Dolabrifera*, en donde están bien desarrollados y han sido llamados armadura posradular (Valdés et al. 2017). Marcus (1972) revisó la forma de los elementos palatales en varios géneros de Aplysiidos mostrando alguna variación significativa (1972: Figs. 52-60); sin embargo, este carácter ha sido poco explorado en *Aplysia* y suele estar ausente en las descripciones taxonómicas (MacFarland 1909; Winkler 1957; Eales 1960; Kay 1964; Bebbington 1974, 1977; Golestani et al. 2019). Una de las pocas excepciones es Martínez & Ortea (2002) que describieron los elementos palatales de *A. fasciata* como largos, en forma de gancho y lateralmente comprimidos. En el material revisado en este trabajo se comprobó que los elementos palatales ofrecen poca variación interespecífica; sin embargo, se observó que *A. nigra* (Figs. 21B) tiene una mayor densidad de elementos palatales en comparación con *A. inca* y *A. chierchiana* (Figs. 78C & 108B), lo que podría deberse al mayor tamaño que alcanza la primera especie, como fue descrito por Marcus (1972) en *Dolabrifera*, observando que en los animales más grandes la densidad de elementos es mayor. Eales (1921) indicó que en *A. punctata* los elementos palatales solo difieren ligeramente de los elementos mandibulares, lo que también ha sido observado en las especies revisadas en este trabajo.

Glándula salival.- Engel & Eales (1957) y Eales (1960) indicaron que un carácter diagnóstico del subgénero *Aplysia* es el desarrollo de glándulas salivales anchas y

aplanadas, que en este trabajo han sido observadas en *A. nigra* (Fig. 22) y *Aplysia* sp. 1 (Fig. 49); sin embargo, Cunha & Simone (2019) indicaron que *A. depilans* tiene glándulas salivales largas y muy estrechas lo cual concuerda con reportes previos (Mazzarelli 1893: Pl. 4 Fig. 2), y pone en duda su utilidad como carácter diagnóstico del subgénero *Aplysia*. No obstante, la forma de las glándulas salivales puede usarse para diferenciar especies de subgéneros diferentes que cohabitan en la misma región, como *A. californica* y *A. vaccaria* en California, y *A. nigra* y *A. inca* y *A. chierchiana* en Perú. Lobo-da-Cunha (2002) consideró que la secreción mucosa de la glándula salival es un factor importante en la lubricación y aglutinación de la comida; lo que sugiere que el mayor desarrollo de la glándula salival en el subgénero *Aplysia*, podría estar relacionado con la necesidad de manipular algas más duras que las generalmente consumidas por las especies de los subgéneros *Varría* y *Pruvotaplysia*.

Buche.- Cunha & Simone (2018) distinguieron el buche con dos cámaras de volumen similar de *A. depilans* y *A. juliana* (ver Marcus & Marcus 1955: Pl. 4, Fig. 30) del buche de *A. dactylomela* (= *A. argus*) (ver Klussmann-Kolb 2004: Fig. 7a), aunque en la última especie no aclararon cual, de las cámaras, si la anterior o posterior, consideraban que era de mayor tamaño. La comparación de los sistemas digestivos figurados en varias especies de *Aplysia* (Eales 1921: *A. punctata*, cámara posterior más grande que la anterior; MacFarland 1909: *A. cervina*, cámara anterior más grande que la posterior; Winkler 1957: *A. californica*, ambas cámaras del mismo tamaño; Bebbington & Thompson 1968: *A. depilans*, *A. fasciata* y *A. punctata*, cámara posterior más grande que la anterior) no permite concluir si existe alguna diferencia subgénerica en el desarrollo del buche, aunque en este trabajo se ha observado que en *A. nigra* (Figs. 18A) y *Aplysia* sp. 1 (Figs. 47) la cámara anterior del buche es más voluminosa que la cámara posterior, mientras que en *A. inca* y *A. chierchiana* (Figs. 75A & 107A), ambas cámaras prácticamente tienen el mismo volumen.

Se desconoce si existe algún significado funcional detrás de esta diferencia. En otros géneros de Aplysiidos como *Dolabella* (MacFarland 1918, Eales 1944), *Petalifera* (Martínez 1996) o *Phyllaplysia* (McCauley 1960, Williams & Gosliner 1973, Clark 1977) el buche es menos voluminoso que en *Aplysia* y no parece estar dividido en dos cámaras. Un buche con dos cámaras tampoco ha sido registrado en *Akera* (Valdés & Barwick 2005) en donde parece ser más sencillo que en los Aplysiidos. Aunque Cunha & Simone (2018) describieron la coloración del buche y esófago, sugiriendo que cada región tiene un color característico; en este trabajo se ha evitado diferenciar las estructuras del sistema digestivo por el color, ya que se ha comprobado que puede variar en los ejemplares preservados, observándose que en *A. inca* el buche puede ser marrón oscuro, verde oscuro, verde claro, rojizo o casi amarillento. Una variación parecida se ha observado en *A. nigra*.

Placa de la molleja y gancho gástrico.- Aunque se ha considerado que las placas de la molleja no ofrecen caracteres específicos (Marcus & Marcus 1957) y no han sido incluidas en la mayoría de trabajos sistemáticos en Aplysiidos (Eales 1960; Marcus 1972; Bebbington 1974, 1977; Martínez & Ortea 2002; Saad et al. 2014; Golestani et al. 2019); Winkler (1957) sugirió que el número de placas de la molleja podía tener valor interespecífico, observando que *A. vaccaria* tiene más filas de placas pequeñas que *A. californica*. Bebbington & Thompson (1968: Figs. 5f, 11f y 15f) diferenciaron la molleja de *A. depilans* con 40 placas, de la molleja de *A. fasciata* y *A. punctata* con 30 placas cada una. En el material revisado en este trabajo se observó que las placas de la molleja se distribuyen en dos grupos: 11-12 placas grandes formando tres filas posteriores, y un número variable de placas pequeñas generalmente formando varias filas anteriores (Figs. 23, 50 & 80). Se encontró que la principal diferencia interespecífica relacionada con las placas de la molleja es el número y distribución de las placas pequeñas, observándose que *A. nigra* (Figs. 18B) y *Aplysia* sp. 1 (Figs. 47B) poseen varias filas de placas pequeñas hasta un total de 50 y 60 placas,

respectivamente, mientras que *A. inca* (Figs. 75B) y *A. chierchiana* (Figs. 107B) tienen una sola fila de placas pequeñas con un total de 20 y 10 placas, respectivamente; dado que cada par de especies pertenece a un subgénero diferente, esto sugiere que el mayor número de placas pequeñas podría ser una característica del subgénero *Aplysia*, lo cual concuerda con lo observado por Winkler (1957) en *A. vaccaria*. Por otro lado, Eales (1921) reporto entre 12-20 placas en la molleja de *A. punctata*, aunque sin detallar su distribución, mientras que Howells (1942) en la misma especie registro entre 4-5 filas para un total de 50-60 placas; se desconoce si esta diferencia se debe a cambios ontogenéticos o es parte de la variación intraespecífica de *A. punctata*, pero en las especies revisadas en este trabajo no se ha observado una diferencia de esa magnitud.

Cunha & Simone (2018: Fig. 3D) mencionaron que las placas grandes de la molleja de *A. depilans* se distribuyen formando 2 grupos laterales, separados por una placa posterior más estrecha y elevada; sin embargo, las figuras de Mazzairelli (1893: Pl. 4, Fig. 2) y Bebbington & Thompson (1968: Fig. 5f) no concuerdan con esta descripción. En este trabajo se observó que las placas que forman la fila más posterior de la molleja pueden ser 3-4 en *A. nigra*, 4 en *Aplysia* sp. 1, 3-4 en *A. inca*, y 3-4 en *A. chierchiana*, lo que impide distinguir con claridad una placa intermedia posterior; por otro lado, las placas grandes están espaciadas regularmente y no forman grupos laterales definidos; debido a ello, se ha preferido considerar que las placas de la molleja se distribuyen formando hileras transversales más que grupos laterales como los descritos por Cunha & Simone (2018).

La forma de las placas de la molleja, y ocasionalmente de los ganchos gástricos, ha sido descrita o figurada por Mazzairelli (1893: Pl. 3, Fig. 57), MacFarland (1909: Figs 18-22), Eales (1921: Fig. 11), Howells (1942: Fig. 7) y Cunha & Simone (2018: Figs. 4A, C), sin embargo, no existen reportes sobre su uso como carácter taxonómico y Winkler (1957) consideró que los dientes por sí mismos tienen poco valor como carácter sistemático ya que

factores como la edad y el desgaste producido por la alimentación afectan su forma. Aunque Valdés et al. (2017) describieron la forma y estriaciones de las placas de la molleja para cada especie de *Dolabrifera*, en este trabajo se ha observado poca variación en su forma, por lo que si bien se han incluido fotografías de las placas (Figs. 24, 52, 81 y 112), se ha considerado innecesario describir a detalle su forma y ornamentación para cada especie de *Aplysia*.

Los ganchos gástricos son más pequeños y delicados que las placas de la molleja, por lo que rara vez son revisados a detalle y no existen reportes sobre su uso en taxonomía (Eales 1944, 960; Marcus 1972; Bebbington 1974, 1977; Martinez & Ortea 2002; Saad et al. 2014; Golestani et al. 2019). MacFarland (1909) observó que *A. dactylomela* tiene 6-8 ganchos gástricos formando un cinturón delgado en la cámara de filtración, mientras que en *A. cervina* los ganchos son más numerosos y forman un cinturón más ancho. Eales (1921) y Howells (1942) reportaron 12 y 24 ganchos, respectivamente, en *A. punctata*, aunque no describieron su distribución. Recientemente, Cunha & Simone (2018) indicaron que los ganchos gástricos de *A. depilans* difieren de lo reportado en otras especies, por cubrir por completo la cámara de filtración. En el material revisado en este trabajo se observó que existe un grupo de ganchos gástricos más grandes que el resto, formando un cinturón transversal en la cámara de filtración, y que los ganchos más pequeños se distribuyen de manera más o menos irregular, anterior y posteriormente a este cinturón; lo que sirvió para establecer como principal diferencia interespecífica que los ganchos gástricos pequeños en *A. nigra* (Fig. 18B) y *Aplysia* sp. 1 (Fig. 47B) son numerosos y cubren prácticamente toda la superficie de la cámara de filtración, mientras que en *A. inca* y *A. chierchiana* (Figs. 75B & 107B) su número es más reducido por lo que la banda diagonal de ganchos grandes suele ser claramente visible. En todas las especies revisadas se comprobó que la base de

los ganchos gástricos tiene forma circular a ovalada, claramente diferente a la forma hexagonal reportada por Cunha & Simone (2018) para *A. depilans*.

Pliegue intestinal y Vuelta intestinal.- Aunque esto no parece haber sido reportado previamente en la literatura de los Aplysiidos, en este trabajo se observó que el intestino en *A. nigra* (Fig. 18C) y *Aplysia* sp. 1 (Fig. 47C) posee mayor número de pliegues a lo largo de su recorrido que en *A. inca* y *A. chierchiana*, (Figs. 75C & 106C) lo que sugiere que el recorrido del intestino puede tener algún valor taxonómico. MacFarland (1909) describió que el intestino de *A. dactylomela* posee varios pliegues a lo largo de su recorrido, pero no lo comparó con el de *A. cervina*. Bebbington & Thompson (1968) tampoco compararon el intestino de *A. fasciata*, *A. depilans* y *A. punctata*; sin embargo, los dibujos incluidos por los autores sugieren que las dos primeras especies, en especial la segunda, tienen más pliegues en el intestino que *A. punctata*. Recientemente, Cunha & Simone (2018: Fig. 3B) figuraron el intestino con numerosos pliegues de *A. depilans*, muy parecido al observado en *A. nigra* y *Aplysia* sp. 1. Por otro lado, en *A. hooveri* (obs. pers.) se encontró que el intestino es más corto y sencillo que en el resto de material revisado, con un recorrido de solo una vuelta mientras que en las demás especies da una vuelta y media alrededor de la glándula digestiva, y con menos pliegues incluso que en *A. inca* y *A. chierchiana*. En otra especie del subgénero *Pruvotaplysia*, *A. punctata*, el intestino también parece tener un recorrido sencillo de una sola vuelta (Eales 1921: Fig. 8; Howells 1942); lo que sugiere que las diferencias observadas en el intestino podrían representar una variación subgenérica.

Ciego digestivo.- Eales (1960) utilizó la forma de la punta del ciego como un carácter para diferenciar los subgéneros de *Aplysia*, distinguiendo la punta del ciego inflada y espiralada del subgénero *Aplysia*, de la punta aplanada y recta de *Varria*. En el material revisado en este trabajo se comprobó que en *A. nigra* (Fig. 18D) y *Aplysia* sp. 1 (Fig. 47D) la punta del ciego es espiralada, mientras que en *A. inca* y *A. chierchiana* (Figs. 75D &

107D) la punta es aplanada, corroborando las diferencias subgenéricas. Adicionalmente, se observó que la punta del ciego en *Aplysia* sp. 1 está escondida en un pliegue de la glándula digestiva (Fig. 54), mientras que en *A. nigra* suele ser claramente visible en la superficie de la misma (Fig. 25); sin embargo, se necesita revisar más ejemplares de *Aplysia* sp. 1 para comprobar si esta diferencia tiene valor taxonómico. En el caso de *A. hooveri* no se pudo reconocer la punta del ciego en la superficie de la glándula digestiva, lo que necesita ser corroborado en otros ejemplares, ya que otros autores que han revisado esta especie en el Pacífico Oriental, bajo el nombre de *A. parvula*, no han descrito el ciego digestivo (MacFarland 1924, Marcus & Marcus 1967, Lancel 1971, Gosliner 1991, Camacho-García et al. 2005, Golestani et al. 2019, Valdés 2019). Eales (1960) comentó que en *A. parvula s.l.* el ciego es corto y apenas visible en la superficie, lo que sugiere que podría haber pasado desapercibido durante la revisión de *A. hooveri* en este trabajo. En *A. punctata* el ciego parece estar más desarrollado (Eales 1921, Eales 1960, Bebbington & Thompson 1968).

Conducto hermafrodita grueso.- A diferencia de la mayoría de opistobranquios (*Bulla*: Malaquias & Reid 2008; *Philine*: Price et al. 2011, *Pleurobranchus*: Goodheart et al. 2015), en los Aplysiidos el sistema reproductor hermafrodita no es una fuente importante de caracteres taxonómicos por lo que no suele ser incluido en los estudios sistemáticos del grupo (Pilsbry 1895b, Eales 1944, Eales 1960, Marcus 1972, Bebbington 1977, Klussmann-Kolb 2004, Valdés et al. 2017, Golestani et al. 2019); sin embargo, en el material revisado en este trabajo se observó que el conducto hermafrodita grueso de *A. nigra* (Figs. 28 & 29) y *Aplysia* sp.1 (Figs. 55 & 56) es robusto, aplanado y casi recto, mientras que el de *A. inca* (Figs. 85 & 86) y *A. chierchiana* (Figs. 114 & 115) es delgado, cilíndrico y de recorrido sinuoso; convirtiéndose en un buen carácter para diferenciar ambos grupos. Un conducto hermafrodita grueso parecido al de *A. nigra* y *Aplysia* sp. 1 ha sido descrito o figurado para

A. depilans (Mazzarelli 1891b: Pl. 1, Fig. 2; Bebbington & Thompson 1968: Fig. 6), *A. juliana* (Marcus & Marcus 1967: Pl. 3, Fig. 14) y *A. punctata* (Eales 1921: Pl. 6, Fig. 18; Bebbington & Thompson 1968: Fig. 17), mientras que uno parecido al de *A. inca* y *A. chierchiana* ha sido figurado en *A. fasciata* (Mazzarelli 1891b: Pl. 1, Fig. 1; Bebbington & Thompson 1968: Fig. 12), *A. californica* (MacFarland 1966: Pl. 9, Fig. 1), y *A. brasiliana* (Marcus & Marcus 1957: Fig. 11); lo que sugiere que la forma del conducto hermafrodita grueso podría tener valor interespecífico.

Ganglio visceral.- Cunha & Simone (2018) indicaron que el nombre más adecuado para el ganglio nervioso que inerva la región visceral de *Aplysia*, es “ganglia abdominal”; empleando el término *ganglia* (plural del latín *ganglion*) para remarcar el hecho de que ha surgido como resultado de la fusión de varios ganglios; sin embargo, en este trabajo se ha preferido utilizar el nombre de ganglio visceral, que ha sido el más usado en la literatura. Kriegstein (1977) consideró que el ganglio visceral de *Aplysia* está formado por la fusión de 3 ganglios del molusco arquetípico (Dayrat & Tillier 2000) organizados en dos hemiganglios: el hemiganglio derecho representa el ganglio suprainestinal, mientras que el hemiganglio izquierdo es equivalente a los ganglios subintestinal y visceral. Otros autores han considerado que el ganglio visceral de *Aplysia* equivale a la fusión de 4 (Kandel 1979) o 5 ganglios (Guiart 1901, Cunha & Simone 2018) por la adición de uno o dos ganglios parietales, respectivamente, del molusco arquetípico. Cunha & Simone (2018) indicaron que en *A. depilans* los ganglios parietales se pueden reconocer como un “*bulge*”, aquí llamado nódulo, de tejido concentrado en el extremo anterior de cada hemiganglio. Estos nódulos son equivalentes a las “*bag cells*” descritas por varios autores en *Aplysia* (Frazier et al. 1967, Kupfermann & Kandel 1970, Rittenhouse & Price 1986, Conn & Kaczmarek 1989), en donde parecen representar los ganglios parietales reducidos (Kriegstein 1977). Li et al. (1999) observaron que en *Phyllaplysia taylori* las “*bag cells*” están menos definidas

que en *A. vaccaria*, ya que la mayoría de neuronas se han desplazado al ganglio visceral. Dado que *Phyllaplysia taylori* tiene un sistema nervioso más avanzado que *Aplysia* (Marcus 1972, Klussmann-Kolb 2004) y que en *Akera* los ganglios parietales son independientes (Guiart 1901: Fig. 68, Marcus 1970: Fig. 32); esto sugiere una tendencia en los ganglios parietales de los Aplysiidos a progresivamente acercarse y fusionarse con el ganglio visceral; lo que es coherente con lo observado en el resto de ganglios del sistema nervioso de esta familia en donde las comisuras y conectivos tienden a reducirse y desaparecer (Marcus 1972, Kandel 1979).

Nervio opalino.- La variación más estudiada en la distribución de los nervios periféricos de *Aplysia* es la inervación de la glándula opalina y la anastomosis entre el nervio pedal nP5 y los nervios viscerales nV1 (vulvar) y nV6 (sifonal) (Kandel 1979). En *A. cervina*, *A. dactylomela* y *A. californica* (MacFarland 1909, Kandel 1979) la glándula opalina está inervada por un par de nervios, uno anterior que resulta de la anastomosis entre nP5 y nV1, y otro posterior que resulta de la anastomosis entre nP5 y nV6; mientras que en *A. depilans*, *A. punctata* y *A. fasciata* (Mazzarelli 1893) solo se ha registrado el nervio anterior. En todas las especies revisadas en este trabajo (Figs. 33, 58, 90 & 117) se ha comprobado que la glándula opalina está inervada por un par de nervios, aquí llamados nO1 y nO2. Esta característica también ha sido reportada en *Dolabella* (MacFarland 1918). En el caso de las especies de *Aplysia* para las cuales solo se ha reportado el nervio opalino anterior (Mazzarelli 1893), probablemente se deba a que el nervio opalino posterior es muy delgado y delicado, y puede haber pasado desapercibido.

6.4. Distribución geográfica del género *Aplysia* en el Perú

En la Fig. 134 se observa la distribución de las 5 especies de *Aplysia* revisadas en este trabajo, todas endémicas del Perú, excepto *A. hooveri* que ha sido registrada desde California hasta Tumbes (Golestani et al. 2019). Aunque Bahía Paracas y Laguna Grande

en Ica, parecen ser el límite sur de la distribución del género *Aplysia* en la costa peruana (Uribe et al. 2013a; este trabajo), es probable que durante el Fenómeno El Niño, alguna o tal vez las dos especies reportadas para Ica, *A. inca* y *A. nigra*, se desplacen hacia el sur siguiendo la masa de aguas cálidas que viene desde el norte, pudiendo incluso llegar hasta el norte de Chile, en donde el género *Aplysia* fue registrado por primera vez asociado a El Niño 1982-83 (Castilla et al. 2005) habiéndose distinguido una (Soto 1985) o más de una (Tomacic 1985) especie en esas observaciones. Actualmente estos registros se consideran *A. juliana* (Castilla et al. 2005, Araya 2015), sin embargo, esto necesita ser corroborado, ya que posiblemente la identificación es errónea (J. C. Castilla, com. pers.).

Existen reportes de *Aplysia* para Isla Guañape Norte (La Libertad, Alfaro et al. 2016), Isla Foca (Piura, Hooker et al. 2012), Los Órganos – Cabo Blanco (Hooker 2012) y Tumbes (Alemán et al. 2014) que no han podido ser corroborados mediante la revisión de material colectado por lo que se desconoce su posible identidad específica.

Aplysia inca y *A. nigra* son las especies típicas de la costa central del Perú y se encuentran en las mismas localidades desde Bahía Paracas hasta Chimbote y probablemente Huanchaco (R. Uribe, com. pers.); lo cual podría explicarse por diferencias en las algas consumidas (la copiosa tinta violeta liberada por *A. inca* sugiere que su consumo de algas rojas es mayor que en *A. nigra*) y en la selección de hábitat (*A. inca* parece tener una mayor capacidad de desplazamiento) que disminuirían la competencia, permitiendo que ambas puedan coexistir. El factor ecológico es otro de los motivos por los cuales se considera que *A. chierchiana* podría ser un sinónimo de *A. inca*, pese a la marcada diferencia en color, ya que resulta poco probable que dos especies tan parecidas puedan coexistir en la misma localidad, como se observó en la Isla San Lorenzo, Samanco y Sechura. La mayoría de estudios recientes enfocados en especies de opistobranquios de amplia distribución (Goodheart et al. 2015, Golestani et al. 2019, Bazzicalupo et al. 2020, Ghanimi et al. 2020),

han encontrado que estos taxones eran complejos de especies crípticas con distribución alopátrica (Nimbs & Wilson 2021); sin embargo Valdés et al. (2017) reconocieron 3 especies simpátricas de *Dolabrifera* en el Atlántico que solo podían distinguirse con claridad usando datos moleculares; lo que sugiere tener cautela al establecer conclusiones taxonómicas en la familia Aplysiidae usando solo datos morfológicos.

Para la Provincia Panámica se han reportado varias especies de *Aplysia*, como *A. dactylomela*, *A. hooveri* (previamente considerada *A. parvula*), *A. juliana* y *A. californica* (Camacho-García et al. 2005, Behrens 2010), de las cuales solo *A. hooveri* se ha confirmado en el Perú, mientras que los reportes de *A. californica* para esta Provincia necesitan ser corroborados (Valdés 2019). Aunque existen reportes de *A. dactylomela* y *A. juliana* en el Perú (Paredes et al. 1999b, Ramírez et al. 2003, Uribe et al. 2013a), ninguna de ellos está sustentado en material colectado por lo que no deberían ser consideradas como especies peruanas. Las únicas especies confirmadas en este trabajo para el Mar Tropical del Perú son *A. hooveri*, *A. nigra* y *Aplysia* sp. 1, esta última de manera provisional ya que se necesita revisar más ejemplares. Aunque no se ha reportado la presencia de una especie del subgénero *Varría* en Tumbes y norte de Piura, existen reportes de una especie de este subgénero para Ecuador (Chávez-Viteri et al. 2017: *Aplysia* cf. *californica*) que también podría estar distribuida en el Perú; además, en este trabajo no se ha incluido un ejemplar colectado en El Rubio (Tumbes) que no ha podido ser confirmado como parte de alguna de las especies descritas aquí pero que indudablemente pertenece a este subgénero; por otro lado, es muy probable que la especie de *Varría* común en la Bahía de Sechura, *A. chierchiana*, se distribuya un poco más al norte. Finalmente, existe otra especie de *Aplysia* diferente a las mencionadas, *Aplysia* sp. 2, que se distribuye en Puerto Pizarro (Tumbes) y constituye el registro más septentrional de *Aplysia* en el Perú, la cual posee

algunas características del subgénero *Varría*, por lo que la revisión de material adicional permitirá aclarar a que subgénero pertenece.

Incluyendo *A. chierchiana* y *Aplysia* sp. 1, actualmente existen 12 especies de *Aplysia* (Anexos 9.1 y 9.2) reconocidas como válidas en el Pacífico Oriental (MolluscaBase 2020), las cuales pueden agruparse según su región biogeográfica en tres grupos principales: las especies típicas de la Provincia Peruana: *A. nigra*, *A. inca* y posiblemente *A. chierchiana*; las especies típicas de la Provincia de California: *A. californica* y *A. vaccaria* (= *A. reticulopoda*?, = *A. cedrosensis*?); y las especies reportadas para la Provincia Panámica, como *A. hooveri*, *A. juliana*, *A. dactylomela*, y posiblemente *Aplysia* sp. 1., además de una especie del subgénero *Varría* (= *A. robertsi*?) cuya identidad necesita ser confirmada. Mientras que California (Valdés 2019) y la costa central de Perú (este trabajo) parecen tener un grupo establecido de especies; se necesita un trabajo más detallado para corroborar las especies de *Aplysia* que se distribuyen en la Provincia Panámica.

7. CONCLUSIONES

- Se reconocen 5 especies de *Aplysia* en el Perú: *Aplysia (Aplysia) nigra*, *Aplysia (Aplysia) sp. 1*, *Aplysia (Pruvotaplysia) hooveri*, *Aplysia (Varria) inca* y *Aplysia (Varria) chierchiana*, además de una potencial especie, *Aplysia sp. 2*.
- Aunque *Aplysia (Varria) chierchiana* ha sido considerada una especie dudosa, aquí se ha identificado material que corresponde con la descripción original, por lo que debe considerarse una especie válida.
- La diagnosis del subgénero *Aplysia* necesita ser reevaluada, ya que características como el desarrollo de una ventosa en el pie, glándula de tinta blanca, y glándulas salivales anchas y aplanadas, no se encuentran en todas las especies o pueden tener variación intraespecífica.
- El género *Aplysia* en el Perú se distribuye desde Tumbes hasta Ica, siendo la mayoría de especies endémicas de la costa peruana, con excepción de *Aplysia (Pruvotaplysia) hooveri*.
- *Aplysia (Aplysia) nigra* y *Aplysia (Varria) inca* son las especies típicas de la costa central del Perú, y coexisten en varias localidades a lo largo de su distribución.

8. RECOMENDACIONES

- *Aplysia (Aplysia) nigra* posee muchas similitudes con las especies de California y Golfo de California del mismo subgénero; por lo que se necesita un análisis comparativo morfológico y molecular para comprobar su relación con estas especies.
- Las características observadas en *Aplysia (Aplysia) sp. 1* sugieren que representa una especie diferente a *Aplysia (Aplysia) nigra*, por lo que su identidad necesita ser corroborada con la colecta y revisión de nuevos ejemplares.
- *Aplysia (Varria) inca* y *Aplysia (Varria) chierchiana* son especies muy similares morfológicamente, por lo que su identidad necesita ser comprobada usando datos moleculares.
- La identidad y características anatómicas de *Aplysia sp. 2* necesitan ser corroboradas con la revisión de material adicional debido a que el individuo examinado probablemente es un juvenil.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACHITUV Y. & A.J. SUSSWEIN. 1985. Habitat selection by two Mediterranean species of *Aplysia*: *A. fasciata* Poiret and *A. depilans* Gmelin (Mollusca: Opisthobranchia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 85:113-12.
- ALAMO V. & V. VALDIVIESO. 1997. Lista Sistemática de Moluscos Marinos del Perú. *Boletín Instituto del Mar del Perú* 2da edn. 183 pp.
- ALEXANDER J. & A. VALDÉS. 2013. The Ring Doesn't Mean a Thing: Molecular Data Suggest a New Taxonomy for Two Pacific Species of Sea Hares (Mollusca: Opisthobranchia, Aplysiidae). *Pacific Science* 67(2):283-294. doi:10.2984/67.2.10.
- ALFARO S., V. REBAZA, L. DE LUCIO, J. SALCEDO & C. VÁSQUEZ. 2016. Evaluación de bancos naturales de invertebrados marinos comerciales, Región La Libertad-Perú, 2012. *Informe Instituto del Mar del Perú* 43(1):68-93.
- ALLAN J. 1932. Sea Hares. *The Australian Museum Magazine* 4(12):419-425.
- ALLAN J. 1941. Australian sea hares and tailed sea-slugs. *The Victorian Naturalist*, Vol. 57:178-182.
- ALEMÁN S., P. MONTERO, M. VERA, C. LUQUE & E. ORDINOLA. 2016. Bancos naturales de invertebrados bentónicos comerciales y zonas de pesca artesanal. Tumbes, Perú. Otoño 2014. *Informe Instituto del Mar del Perú* 43(3):275-297.
- ALVAREZ L.A., F.J. GARCÍA & G. VILLANI. 1993. A new Mediterranean species of *Haminoea* Leach, 1820 (Gastropoda: Opisthobranchia: Cephalaspidea). *Journal of Molluscan Studies* 59(3):339-345.
- ALVIM J. & A.D. PIMENTA. 2015. Taxonomic review of *Berthella* and *Berthellina* (Gastropoda: Pleurobrancoidea) from Brazil, with description of two new species. *Zoologia* 32(6):497-531. doi:10.1590/S1984-46702015000600010.

- ALVIM J., L.R.L. SIMONE & A.D. PIMENTA. 2014. Taxonomic review of the genus *Pleurobranchaea* (Gastropoda: Pleurobrancoidea) from Brazil, with description of a new species. *Journal of Molluscan Studies* 80:604-623. doi:10.1093/mollus/eyu063.
- AMAUDRUT M.A. 1898. La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les mollusques gastéropodes. *Annales des sciences naturelles, Zoologie* 8(7):1-291, 10 pls.
- ANGELONI L. & J. BRADBURY. 1999. Body size influences mating strategies in a simultaneously hermaphroditic sea slug, *Aplysia vaccaria*. *Ethology Ecology & Evolution* 11(2):187-195. doi:10.1080/08927014.1999.9522836.
- APPELTANS W., S.T. AHYONG, G. ANDERSON, et al. 2012. The Magnitude of Global Marine Species Diversity. *Curr. Biol.* 22:2189-2202. doi:10.1016/j.cub.2012.09.036.
- ARAYA J.F. 2015. Current status of the non-indigenous molluscs in Chile, with the first record of *Otala punctata* (Müller, 1774) (Gastropoda: Helicidae) in the country and new records for *Cornu aspersum* (Müller, 1774) and *Deroceras laeve* (Müller, 1774). *Journal of Natural History* 49(29-30):1731-1761.
- AUDESIRK T.E. 1979. A Field Study of Growth and Reproduction in *Aplysia californica*. *Biological Bulletin* 157(3):407-421.
- BARTSCH P. & H.A. REHDER. 1939. Mollusks Collected on the Presidential Cruise of 1938. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 98(10):1-18, 5 pls.
- BARRAZA J.E. 2014. *Invertebrados marinos de El Salvador*. Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales (MARN), El Salvador. 96 pp.
- BAZZICALUPO E., F. CROSETTA, T.M. GOSLINER, V. BERTEAUX-LECELLIER, Y.E. CAMACHO-GARCÍA, B.K.S. CHANDRAN & A. VALDÉS. 2020. Molecular and morphological systematics of *Bursatella leachii* de Blainville, 1817 and *Stylocheilus striatus* Quoy & Gaimard, 1832 reveal cryptic diversity in pantropically distributed

- taxa (Mollusca: Gastropoda: Heterobranchia). *Invertebrate Systematics* 34(5):535-568.
- BEBBINGTON A. 1969. *Bursatella leachi guineensis* subsp. nov. (Gastropoda, Opisthobranchia) from Ghana. *Proceedings of the Malacological Society of London* 38(4):323-341.
- BEBBINGTON A. 1974. Aplysiid species from East Africa with notes on the Indian Ocean Aplysiomorpha (Gastropoda: Opisthobranchia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 54(1):63-99. doi:10.1111/j.1096-3642.1974.tb00793.x.
- BEBBINGTON A. 1975. On a collection of *Aplysia* species from Naples with a note on the distribution of *Aplysia parvula* (Gastropoda, Opisthobranchia) in the Mediterranean. *Pubblicazioni Stazione Zoologica di Napoli* 39:121-128.
- BEBBINGTON A. 1977. Aplysiid species from Eastern Australia with notes on the Pacific Ocean Aplysiomorpha (Gastropoda, Opisthobranchia). *Transactions of the Zoological Society of London* 34(1):87-147.
- BEBBINGTON A. 1995. Irish *Aplysia* (Gastropoda: Opisthobranchia) collected by the late Dr. Henning Lemche with a note on the distribution of the species around the British Isles. *The Irish Naturalists' Journal* 25(1):20-26.
- BEBBINGTON A. & T.E. THOMPSON. 1968. Note sur les Opisthobranchs du Bassin d'Arcachon. *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux* 105(5):1-35.
- BEEMAN R.D. 1960. A new tectibranch, *Aplysia reticulopoda*, from the southern California coast. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*. 59(3):144-152.
- BEEMAN R.D. 1963. Notes of the California Species of California (Gastropoda: Opisthobranchia). *The Veliger* 5(4):145-147.
- BEEMAN R.D. 1968. The Order Anaspidea. *The Veliger* Vol. 3 Suppl. Part. 2:87-102.
- BEEMAN R.D. 1970. The Anatomy and Functional Morphology of the Reproductive System in the Opisthobranch Mollusk *Phyllaplysia taylori* Dall, 1900. *The Veliger* 13(1):1-31.

- BEHRENS D.W. & A. HERMOSILLO. 2005. Eastern Pacific Nudibranchs. A guide to the Opisthobranchs from Alaska to Central America. Sea Challengers, California. 137 pp.
- BENKENDORFF K. 2010. Molluscan biological and chemical diversity: secondary metabolites and medicinal resources produced by marine molluscs. *Biological Reviews* 85:757-775. doi:10.1111/j.1469-185X.2010.00124.x.
- BERGH L.S.R. 1898. Die Opisthobranchier der Sammlung Plate. *Zoologische Jahrbücher Suppl.* 4:481-582, pls. 28-33.
- BERGH L.S.R. 1902. Malacologische Untersuchungen Band 7, Theil 5, Abtheilung 4, Abschnitt 4, Ascoglossa. Aplysiidae. In: C. Semper (Ed.) *Reisen im Archipel der Philippinen*. Wiesbaden: Kreidel's Verlag, pp. 313-382.
- BERGH L.S.R. 1905. Die Opisthobranchiata der Siboga Expedition, in: *Siboga-Expeditie*. Leiden: E.J. Brill, Vol. 50, 248 pp. 20 pl.
- BERTSCH H. 1976. Intraspecific and ontogenetic radular variation in opisthobranch systematics (Mollusca: Gastropoda). *Systematic Zoology* 25(2):117-122.
- BERTSCH H. 2010. Biogeography of Northeast Pacific Opisthobranchs: Comparative Faunal Province Studies Between Point Conception, California, USA, and Punta Aguja, Piura, Perú. In: L.J. Rangel, J. Gamboa, S.L. Arriaga & W.M. Contreras (Eds.), *Perspectivas en Malacología Mexicana*. Tabasco, México: Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. División Académica de Ciencias, 13, pp. 219-259.
- BOHADSCH J.B. 1761. De *Lernaea*, in: *De quibusdam animalibus marinis*. Dresde: Apud. Georg. Conrad. Walther, Cap. 1, 53 pp. 4 pls.
- BIELER R. 1992. Gastropod Phylogeny and Systematics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 23:311-338. doi:10.1146/annurev.ecolsys.23.1.311.
- BLAINVILLE H.D. de. 1823. Monographie du Genre *Aplysie* (*Aplysia*, Lin.). *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire naturelle et des Arts* 96:277-288.

- BLATIN M. & F. VLÉS. 1906. Systeme Artériel de l'Aplysie (*Aplysia punctate* Cuv.). Archives du Zoologie Expérimentale et Générale 35:90-102.
- BLOCHMANN F. 1884. Die im Golfe von Neapel vorkommenden *Aplysien*. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel 5:28-49.
- BLUNT J.W., B.R. COPP, R.A. KEYZERS, M.H.G. MUNRO & M.R. PRINSEP. 2015. Marine natural products. Natural Product Reports 31:160-258. doi:10.1039/c4np00144c.
- BOUCHET P., P. LOZOUET, P. MAESTRATI & V. HEROS. 2002. Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site. Biological Journal of the Linnean Society 75:421-436. doi:1046/j.1095-8312.2002.00052.x.
- BOUCHET P., J. ROCROI, B. HAUSDORF, A. KAIM, Y. KANO, A. NÜTZEL, P. PARKHAEV, M. SCHRÖDL & E.E. STRONG. 2017. Revised Classification, Nomenclator and Typification of Gastropod and Monoplacophoran Families. Malacologia 61(1-2):1-526. doi:10.4002/040.061.0201.
- BOUVIER E.L. 1891. Recherches anatomiques sur les Gastéropodes provenants des campagnes du yacht L'Hirondelle. Bulletin de la Société Zoologique de France 16:53-56.
- BRACE R.C. 1977. Shell attachment and associated musculature in the Notaspidea and Anaspidea (Gastropoda: Opisthobranchia). Transactions of the Zoological Society of London 34(1):27-43. doi:10.1111/j.1096-3642.1977.tb00371.x.
- BRANDIFF B. & R. BEEMAN. 1973. Observations on the Gametolytic Gland in the Anaspidean Opisthobranchs, *Phyllaplysia taylori* and *Aplysia californica*. Journal of Morphology 141(4):395-410. doi:10.1002/jmor.1051410403.
- BRUSCA R.C., W. MOORE & S.M. SHUSTER. 2016. Invertebrates. 3rd edn. Sinauer Associates Inc. 1104 pp.

- CAMACHO-GARCÍA Y., T.M. GOSLINER & A. VALDÉS. 2005. Guía de Campo de las Babosas Marinas del Pacífico Este Tropical. California: Californy Academy of Sciences. 129 pp.
- CAREFOOT T.H. 1967. Studies on a Sublittoral Population of *Aplysia punctata*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 47(2):335-350.
- CAREFOOT T.H. 1987. *Aplysia*: its biology and ecology. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review 25:167-284.
- CASTILLA J.C., M. URIBE, N. BAHAMONDE, N. BAHAMONDE, M. CLARKE, R. DESQUEYROUX-FAÚNDEZ, I. KONG, H. MOYANO, N. ROZBACZYLO, B. SANTELICES, C. VALDOVINOS & P. ZAVALA. 2005. Down under the southeastern Pacific: marine non-indigenous species in Chile. Biological Invasions 7:213-232.
- CHÁVEZ-VITERI Y.E., F.D. BROWN & O.D. PÉREZ. 2017. Deviating from the Norm: Peculiarities of *Aplysia cf. californica* Early Cleavage Compared to Traditional Spiralian Models. Journal of Experimental Zoology (Part B: Molecular and Developmental Evolution) 328B:72-87. doi:10.1002/jez.b.22718.
- CHIEL H.J., K.R. WEISS & I. KUPFERMANN. 1986. An Identified Histaminergic Neuron Modulates Feeding Motor Circuitry in *Aplysia*. The Journal of Neuroscience 6(8):2427-2450.
- CLARK K.B. 1977. *Phyllaplysia smaragda* (Opisthobranchia: Notarchidae), a new anaspidean from Florida. Bulletin of Marine Science 27(4):651-657.
- CLARKE C.L. 2004. The ecological role of sea hares (Opisthobranchia: Anaspidea) within tropical intertidal habitats. Thesis submitted for the degree of Masters of Science by Research in the School of Marine Biology & Aquaculture. James Cook University. 142 pp.
- COGGESHALL R.E. 1969. A Fine Structural Analysis of the Statocyst in *Aplysia californica*. Journal of Morphology 127(1):113-131. doi:10.1002/jmor.1051270107.

- COGGESHALL R.E. 1972. The structure of the accessory genital mass in *Aplysia californica*. *Tissue & Cell* 4(1):105-127. doi:10.1016/s0040-8166(72)80011-9.
- CONN P.J. & L.K. KACZMAREK. 1989. The Bag Cells Neurons of *Aplysia*. *Molecular Neurobiology* 3:237-273.
- COOPER J.G. 1863. On new or rare Mollusca inhabiting the coast of California. No II. *Proceedings of the California Academy of Sciences, Ser. 1, Vol. 3:56-60.*
- CROPPER E.C., C.G. EVANS, I. HURWITZ, J. JING, A. PROEKT, A. ROMERO & S.C. ROSEN. 2004. Feeding Neural Networks in the Mollusc *Aplysia*. *Neurosignals* 13:70-86. doi:10.1159/000076159.
- CRUZ M., D. HILL & P CORTEZ. 2007. Biología y Distribución de la Familia Aplysiidae (babosas de mar), en la zona intermareal del Ecuador, desde el 2003 al 2005. *Acta Oceanográfica del Pacífico* 14(1):155-161.
- CUENOT M.L. 1890. Le sang et la glande lymphatique des Aplysies. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences* 110:724-725.
- CUNHA C.M. & G. ROSENBERG. 2019. Type specimens of Aplysiida (Gastropoda, Heterobranchia) in the Academy of Natural Sciences of Philadelphia with taxonomic remarks. *Zoosystematics and Evolution* 95(2):361-372. doi:10.3897/zse.95.33707.
- CUNHA C.M. & L.R.L. SIMONE. 2018. Morphological re-description of *Aplysia depilans* (Gastropoda: Anaspidea): new insights into the anatomy of the anaspideans. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 99(3):595-610.
- CUNNINGHAM J.T. 1883. Note on the structure and relations of the kidney in *Aplysia*. *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel* 4:420-428.
- CUVIER G. 1803. Mémoire sur le genre *Laplysia*, vulgairement nommé Lièvre Marin; sur son anatomie, et sur quelques-unes de ses espèces. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle* 2:287-314, 4 pls. Publicado en 1817, en: *Mémoires pour servir l'Histoire et a l'Anatomie des Mollusques*. Paris: Chez Deterville, Mem. 9, 28 pp. 4 pls.

- DALL W.H. 1909. Report on a collection of shells from Peru, with a summary of the littoral marine Mollusca of the Peruvian zoological province. Proceedings of the United States National Museum 37(1704):147-294.
- DAYRAT B. & S. TILLIER. 2000. Taxon sampling, character sampling and systematics: how gradist presuppositions created additional ganglia in gastropod euthyneuran taxa. Zoological Journal of the Linnean Society 129:403-418.
- DELLE CHIAJE S. 1828. Descrizione ed Anatomia delle *Aplysie*. Atti del Reale Istituto d'Incoraggiamento alle Scienze Naturali di Napoli 4:25-76, 4 pls.
- DINAPOLI, A. & A. KLUSSMANN-KOLB. 2010. The long way to diversity – Phylogeny and evolution of the Heterobranchia (Mollusca: Gastropoda). Molecular Phylogenetics and Evolution 55(1):60-76. doi:10.1016/j.ympev.2009.09.019.
- DRUSHEL R.F., D.M. NEUSTADTER, L.L. SHALLENBERGER, P.E. CRAGO & H.J. CHIEL. 1997. The Kinematics of Swallowing in the Buccal Mass of *Aplysia californica*. The Journal of Experimental Biology 200:735-752.
- DRUSHEL R.F., D.M. NEUSTADTER, I. HURWITZ, P.E. CRAGO & H.J. CHIEL. 1998. Kinematics Models of the Buccal Mass of *Aplysia californica*. The Journal of Experimental Biology 201:1563-1583.
- DRUSHEL R.F., G.P. SUTTON, D.M. NEUSTADTER, E.V. MANGAN, B.W. ADAMS, P.E. CRAGO & H.J. CHIEL. 2002. Radula-centric and odontophore-centric kinematics models of swallowing in *Aplysia californica*. The Journal of Experimental Biology 205:2029-2051.
- DUDEK F.E., H.S. INJEYAN, B. SOUTAR, G. WEIR & S.S. TOBE. 1980. The ovotestis of *Aplysia californica*: anatomy and egg release. Canadian Journal of Zoology 58(12):2220-2229.
- EALLES N.B. 1921. *Aplysia*, in: Liverpool Marine Biodiversity Committee Memoirs. University Press, Vol. 24, 84 pp. 7 pls.

- EALLES N.B. 1944. Aplysiids from the Indian Ocean with a review of the family Aplysiidae. *Journal of Molluscan Studies* 26(1):1-22. doi:10.1093/oxfordjournal.mollus.a064453
- EALLES N.B. 1946. The Anatomy of *Dolabella gigas*. *Journal of Molluscan Studies* 27(3):109-118.
- EALLES N.B. 1957. Revision of the species of *Aplysia* of the Museum National d'Histoire Naturelle (Malacologie), Paris. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle* 2(29):246-255.
- EALLES N.B. 1960. Revision of the world species of *Aplysia* (Gastropoda, Opisthobranchia). *Bulletin of the British Museum Zoology* 5(10):267-404.
- EALLES N.B. 1979. The Aplysiidae from the Red Sea. *Argamon Israel Journal of Malacology* 7(1):1-19.
- EALLES N.B. & H. ENGEL. 1935. The genus *Bursatella* de Blainville. *Journal of Molluscan Studies* 21(5):279-303
- ENGEL H. 1936. Some additions to our knowledge of the genus *Notarchus*. *Journal of Molluscan Studies* 22(3):113-119.
- ENGEL H. 1942. The genus *Dolabella*. *Zoologische Mededelingen, Leiden* 24:197-239.
- ENGEL H. & P.W. HUMMELINCK. 1936. Über westindische Aplysiidae und Verwandten anderer Gebiete. *Capita Zoologica* 8(1):1-76.
- ENGEL H. & N.B. EALLES. 1957. The species of *Aplysia* belonging to the subgenus *Tullia* Pruvot-Fol, 1933: On a generic character in statu nascendi. *Beaufortia* 6(69):83-114.
- EVANS C.G., S. ROSEN, I. KUPFERMANN, K.R. WEISS & E.C. CROPPER. 1996. Characterization of a Radula Opener Neuromuscular System in *Aplysia*. *Journal of Neurophysiology* 76(2):1267-1281. doi:10.1152/jn.1996.76.2.1267.
- FINET Y., A. CHIRIBOGA, D. RUIZ, S. BANKS & N. TIRADO. 2011. CDF Checklist of Galapagos marine mollusks. In: F. Bungartz, H. Herrera, P. Jaramillo, N. Tirado, G. Jiménez-Uzcategui, D. Ruiz, A. Guézou, F. Ziemmeck (Eds.), *Charles Darwin*

- Foundation Galapagos species checklist. Puerto Ayora: Charles Darwin Foundation, pp. 1-164.
- FLORES GARCÍA D.D. 2014. Diversidad de Macrozoobentos en Puerto Malabrigo, La Libertad, abril a setiembre 2014. Tesis para optar el Título de Biólogo Pesquero. Escuela Académico Profesional de Pesquería. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Trujillo. 67 pp.
- FRAZIER W.T., E.R. KANDEL, I. KUPFERMANN, R. WAZIRI & R.E. COGGESHALL. 1967. Morphological and functional properties of identified neurons in the abdominal ganglion of *Aplysia californica*. *Journal of Neurophysiology* 30(6):1288-1351. doi:10.1152/jn.1967.30.6.1288.
- FRETTER V. & B.H. KO. 1979. The Specialization of the Aplysiid Gut. *Malacologia* 18:7-11.
- GARCÍA MENDEZ K.D. 2015. Asociaciones entre moluscos Heterobranquios (Mollusca: Gastropoda) y macroalgas en el Pacífico de Costa Rica. Tesis para optar el grado de Licenciatura en Biología con énfasis en Zoología. Escuela de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de Costa Rica. 98 pp.
- GHANIMI H., J.H.R. GODDARD, A. CHICHVARKHIN, T.M. GOSLINER, D. JUNG & A. VALDÉS. 2020. An integrative approach to the systematics of the *Berthella californica* species complex (Heterobranchia: Pleurobranchidae). *Journal of Molluscan Studies* 86:186-200. doi:10.1093/mollus/eyaa001
- GIANGRANDE A. 2003. Biodiversity, conservation, and the 'Taxonomic impediment'. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13:451-459.
- GMELIN J.F. 1791. *Caroli a Linné, Systema Naturae*. 13th edn. Lipsiae: Beer, Tom. 1, Pars. 6:3103.
- GÖBBELER K. & A. KLUSSMANN-KOLB. 2011. Molecular Phylogeny of the Euthyneura (Mollusca, Gastropoda) with special focus on Opisthobranchia as a framework for reconstruction of evolution of diet. *Thalassas* 27(2):121-154.

- GOLESTANI H., F. CROCETTA, V. PADULA, Y. CAMACHO-GARCÍA, J. LANGENECK, D. POURSANIDIS, M. POLA, M.B. YOKEŞ, J.L. CERVERA, D. JUNG, T.M. GOSLINER, J.F. ARAYA, Y. HOOKER, M. SCHRÖDL & Á. VALDÉS. 2019. The little *Aplysia* coming of age: from one species to a complex of species complexes in *Aplysia parvula* (Mollusca: Gastropoda: Heterobranchia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 187(2):279-330. doi:10.1093/zoolinnean/zlz028/5509942.
- GONZALES C. & T. GOSLINER. 2014. Six New Species of *Philine* (Opisthobranchia: Philinidae) from the Tropical Indo-Pacific. In: G.C. Williams & T.M. Gosliner (Eds), *The Coral Triangle: The 2011 Hearst Philippine Biodiversity Expedition*. California Academy of Sciences, pp. 351-383.
- GOODHEART J., Y. CAMACHO-GARCÍA, V. PADULA, M. SCHRÖDL, J.L. CERVERA, T.M. GOSLINER & Á. VALDÉS. 2015. Systematics and biogeography of *Pleurobranchus* Cuvier, 1804, sea slugs (Heterobranchia: Nudipleura: Pleurobranchidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 174(2):322-362. doi:10.1111/zoj.12237.
- GOSLINER T.M. 1991. The Opisthobranch Gastropod Fauna of the Galápagos Islands. In: J.J. Matthew (Ed.), *Galápagos Marine Invertebrates: Taxonomy, Biogeography, and Evolution in Darwin's Islands*. New York: Springer Science, pp. 281-305.
- GRANDE C., J. TEMPLADO, J.L. CERVERA & R. ZARDOYA. 2004. Phylogenetic relationships among Opisthobranchia (Mollusca: Gastropoda) based on mitochondrial *cox1*, *trnV*, and *rrnL* genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33(2):378-388.
- GRAY M.E. 1859. *Figures of molluscous animals, selected from various authors*. Vol. IV. London: Longman, Brown, Green and Longmans, pls. 79-199.
- GUIART J. 1900. Les centres nerveux viscéraux de l'*Aplysie*. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences* 52:724-725.

- GUIART J. 1901. Contribution à l'étude des Gastéropodes opisthobranches et en particulier des Céphalaspides. Mémoires de la Société Zoologique de France 14:1-219.
- HALPERN B.S., S. WALBRIDGE, K.A. SELKOE, C.V. KAPPEL, F. MICHELI, C. D'AGROSA, J.F. BRUNO, K.S. CASEY, C. EBERT, H.E. FOX, R. FUJITA, D. HEINEMANN, H.S. LENIHAN, E.M.P. MADIN, M.T. PERRY, E.R. SELIG, M. SPALDING, R. STENECK & R. WATSON. 2008. A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* 319(5865):948-952.
- HERMOSILLO A., D.W. BEHRENS & E. RÍOS-JARA. 2006. Opistobranquios de México. Guía de babosas marinas del Pacífico, Golfo de California y las islas oceánicas. Dirección de Artes Escénicas y Literatura, Universidad de Guadalajara. Publicación de CONABIO. 144 pp.
- HERMOSILLO A. & Y.E. CAMACHO-GARCÍA. 2006. A note on the Opisthobranchs of Parque Nacional de Coiba, Panamá (Tropical Eastern Pacific). *The Festivus* 38(9):95-98
- HENING W.A., E.T. WALTERS, T.J. CAREW & E.R. KANDEL. 1979. Motorneural Control of Locomotion in *Aplysia*. *Brain Research* 179(2):231-253.
- HOOKER Y. 2012. Evaluación de la biodiversidad submarina del norte de Piura (Cabo Blanco – Los Órganos). Informe Científico. Primera etapa. UPCH/NCI/GORE-Piura. 27 pp.
- HOOKER Y., Y. BARRAGAN, D. GAMERO, . 2012. Inventario preliminar de la fauna subacuática de isla Foca, Piura. Informe Científico. NCI-Perú/UPCH. 44 pp.
- HOWELLS H.H. 1942. The Structure and Function of the Alimentary Canal of *Aplysia punctata*. *Journal of Cell Science* 2(331):357-397.
- HUTTON F.W. 1875. Description of two new Species of *Aplysia*. *Transactions and proceedings of the New Zealand Institute* 7:279, pl. XXI.

- ICZN. 1954. Opinion 200. Validation, under the Plenary Powers, of the accustomed usage of the generic "*Tethys*" Linnaeus 1767, and "*Aplysia*" Linnaeus, 1767 (Class Gastropoda). pp. 241-265.
- JAHAN-PARWAR B. & S.M. FREDMAN. 1976. Cerebral Ganglion of *Aplysia*: Cellular organization and origin of nerves. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 54(3):347-357. doi:10.1016/S0300-9629(76)80124-7.
- JAHAN-PARWAR B. & S.M. FREDMAN. 1983. Control of Extrinsic Feeding Muscles in *Aplysia*. *Journal of Neurophysiology* 49(6):1481-1503.
- JENSEN K.R. 1998. Anatomy of some Opisthobranchs Molluscs from Phuket, Thailand, with a list of Opisthobranchia recorded from Thai waters. *Phuket Marine Biological Center Special Publication* 18(2):243-262.
- JOHNSON P.M., C.E. KICKLIGHTER, M. SCHMIDT, M. KAMIO, H. YANG, D. ELKIN, W.C. MICHEL, P.C. TAI & C.D. DERBY. 2006. Packaging of chemicals in the defensive secretory glands of the sea hare *Aplysia californica*. *The Journal of Experimental Biology* 209:78-88. doi:10.1242/jeb.01972.
- JOHNSON P.M. & A.O.D. WILLOWS. 1999. Defense in sea hares (Gastropoda, Opisthobranchia, Anaspidea): Multiple layers of protection from egg to adult. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 32(2-3):147-180.
- JÖRGER K.M., I. STÖGER, Y. KANO, H. FUKUDA, T. KNEBELSBERGER & M. SCHRÖDL. 2010. On the origin of *Acochlidia* and other enigmatic euthyneuran gastropods, with implications for the systematics of Heterobranchia. *BMC Evolutionary Biology* 10(1):323.
- KANDEL E.R. 1979. *Behavioral biology of Aplysia*. San Francisco: W.H. Freeman & Company.
- KANDEL E.R. 2009. The Biology of Memory: A Forty-Year Perspective. *Journal of Neuroscience* 29(41):12748-12756. doi:10.1523/JNEUROSCI.3958-09.2009.

- KATSUNO S. & T. SASAKI. 2008. Comparative Histology Of Radula-Supporting Structures In Gastropoda. *Malacologia* 50(1-2):13-56. doi:/10.4002/0076-2997-50.1.13
- KAY E.A. 1964. The Aplysiidae of the Hawaiian Islands. *Proceedings of the Malacological Society of London* 36(3):173-190. doi:10.1093/oxfordjournals.mollus.a064946.
- KIRK T.W. 1882. Description of New Shells. *Transactions and proceedings of the New Zealand Institute* 14:282-283.
- KOCOT K.M., K.M. HALANYCH & P.J. KRUG. 2013. Phylogenomics supports Panpulmonata: Opisthobranch paraphyly and key evolutionary steps in a major radiation of gastropod molluscs. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69(3):764-771.
- KOLLMANN. 1876. Der Kreislauf des Blutes bei den Lamelibranchiern, den Aplysien und den Cephalopoden. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 26:87-102.
- KLUSSMANN-KOLB A. 2001. Comparative investigation of the genital systems in the Opisthobranchia (Mollusca, Gastropoda) with special emphasis on the nidamental glandular system. *Zoomorphology* 120(4):215-235. doi:10.1007/s004350100041.
- KLUSSMANN-KOLB A. 2004. Phylogeny of the Aplysiidae (Gastropoda, Opisthobranchia) with new aspects of the evolution of seahares. *Zoologica Scripta* 33(5):439-462. doi:10.1111/j.0300-3256.2004.00158.x.
- KLUSSMANN-KOLB A. & A. DINAPOLI. 2006. Systematic position of the pelagic Thecosomata and Gymnosomata within Opisthobranchia (Mollusca, Gastropoda) – revival of the Pteropoda. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 44(2):118-129. doi:10.1111/j.1439-0469.2006.00351.x.
- KRIEGSTEIN A.R. 1977. Development of the Nervous System of *Aplysia californica*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 74(1):375-378.

- KRUG P.J., J.E. VENDETTI & A. VALDÉS. 2016. Molecular and morphological systematics of *Elysia* Risso, 1818 (Heterobranchia: Sacoglossa) from the Caribbean region. *Zootaxa* 4148(1):1-137. doi:10.11646/zootaxa.4148.1.1.
- KUPFERMANN I. & E.B. KANDEL. 1970. Electrophysiological Properties and Functional Interconnections of Two Symmetrical Neurosecretory Clusters (Bag Cells) in Abdominal Ganglion of *Aplysia*. *Journal of Neurophysiology* 33(6):865-876.
- LACAZE-DUTHIERS H. 1898. Les ganglions dits Palléaux et le stomato-gastrique de quelques Gastéropodes. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* 26:331-428.
- LAMARCK J.B. 1809. Philosophie zoologique. Paris: Dentu, Vol. 1, 428 pp.
- LAMARCK J.B. 1836. Histoire naturelle des animaux sans vertébrés. Paris: J.B. Bailliere, Tom. 7, pp. 683-697.
- LANCE J.R. 1971. Observations on the Sea Hare *Aplysia parvula* (Gastropoda: Opisthobranchia) from the Gulf of California. *The Veliger* 14(1):60-63.
- LEE C., B. KAANG & Y. LEE. 2014. Spawning Behavior and Egg Development of *Aplysia kurodai* inhabiting the Coastal Waters of Jeju Island, Korea. *Development & Reproduction* 18(1):25-31. doi:10.12717/DR.2014.18.1.025.
- LEE C., B. KAANG & Y. LEE. 2015. Structure and Function of the Reproductive System of *Aplysia kurodai*. *Development & Reproduction* 19(4):197-207.
- LI L., R.W. GARDEN, P.D. FLOYD, T.P. MOROZ, J.M. GLEESON, J.V. SWEEDLER, L. PASA-TOLIC & R.D. SMITH. 1999. Egg-laying hormone peptides in the Aplysiidae family. *The Journal of Experimental Biology* 202:2961-2973.
- LIMA P.O.V. 2016. Análise filogenética de Cryptobranchia (Mollusca: Nudibranchia) com base em anatomia comparada. Tesis para optar el Título de Doctor en Zoología en el Área de Malacología. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo. 326 pp.

- LIMA P.O.V. & L.R. SIMONE. 2015. Anatomical review of *Doris verrucosa* and redescription of *Doris januarii* (Gastropoda, Nudibranchia) based on comparative morphology. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 95(6):1203-1220.
- LIMA P.O.V. & L.R.L. SIMONE. 2018. Complementary anatomy of *Actinocyclus verrucosus* (Nudibranchia, Doridoidea, Actinocyclusidae) from Indo-Pacific. *Zoosystematics and Evolution* 94(2):237-246. doi:10.3897/zse.94.14518.
- LIMA P.O.V., Y. TIBRIÇÁ & L.R.L. SIMONE. 2016. A new large and common species of *Doris* (Gastropoda, Nudibranchia) from the Western Indian Ocean. *Journal of Conchology* 42(4):205-212.
- LINNAEUS C. 1758. *Systema naturæ*. 10th edn. Holmiae: Salvius, Tom. 1, 653 pp.
- LINNAEUS C. 1767. *Systema naturæ*. 12th edn. Vindobonae: Trattner, Tom., Pars. 2, 1082 pp.
- LOBO-DA-CUNHA A. 2001. Ultrastructural and histochemical study of the salivary glands of *Aplysia depilans* (Mollusca, Opisthobranchia). *Acta Zoologica (Stockholm)* 82:201-212.
- MACFARLAND F.M. 1909. The Opisthobranchiate Mollusca of the Branner-Agassiz expedition to Brazil, in: Leland Stanford Junior University Publications. California: Stanford University, University Ser. 2, 104 pp. 19 pls.
- MACFARLAND F.M. 1918. The Dolabellinae. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College* 35(5):301-348.
- MACFARLAND F.M. 1924. Expeditions of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921: Opisthobranchiate Mollusca. *Proceedings of the California Academy of Sciences, Fourth Ser.*, 13(25):389-420.
- MACFARLAND F.M. 1966. Studies of Opisthobranchiate Mollusks of the Pacific Coast of North America, in: *Memoirs of the California Academy of Sciences*. San Francisco: The Academy, Vol. 6, 546 pp. 72 pls.

- MALAQUIAS M.A.E. & D.G. 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 ER. 1955. Opisthobranchia from Brazil. Boletim da Universidade da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, Zoologia 20:89-200.
- MARCUS ER. 1956. Notes on Opisthobranchia. Boletim do Instituto Oceanográfico 7(1-2):31-78. doi:10.1590/S0373-55241956000100002.
- MARCUS EV. 1970. Opisthobranchs from Northern Brazil. Bulletin of Marine Science 20(4):922-951.
- MARCUS EV. 1972. On the Anaspidea (Gastropoda: Opisthobranchia) of the warm waters of the western Atlantic. Bulletin of Marine Science 22:841-874.
- MARCUS EV. & ER. MARCUS. 1955. Sea Hares and Side-Gilled slugs from Brazil. Boletim do Instituto Oceanográfico 6(1-2):3-49. doi:10.1590/S0373-55241955000100001.
- MARCUS EV. & ER. MARCUS. 1957. Notes on *Aplysia*. B Boletim do Instituto Oceanográfico 8(1-2):3-21. doi:10.1590/S0373-55241957000100001.
- MARCUS EV. & ER. MARCUS. 1962. Opisthobranchs from Florida and the Virgin Islands. Bulletin of Marine Science 12(3):450-488.
- MARCUS EV. & ER. MARCUS. 1967a. American Opisthobranch Mollusks, in: Studies in Tropical Oceanography. Miami: Institute of Marine Science, University of Miami, Vol. 6, 256 pp.
- MARCUS EV. & ER. MARCUS. 1967b. Opisthobranchs from the southwestern Caribbean Sea. Bulletin of Marine Science 17(3):597-628.
- MARTÍNEZ E. 1996. On *Petalifera petalifera* (Rang, 1828) (Gastropoda: Opisthobranchia): New anatomical and geographical data. Journal of Molluscan Studies 62:243-250.

- MARTÍNEZ E. & J. ORTEA. 2002. On the synonymy between *Aplysia winneba* Eales, 1957 and *Aplysia fasciata* Poiret, 1789 (Mollusca: Opisthobranchia: Anaspidea). *Iberus* 20(2):11-21.
- MAYERI E., J. KOESTER, I. KUPFERMANN, G. LIEBESWAR & E.R. KANDEL. 1974. Neural Control of Circulation in *Aplysia*. I. Motoneurons. *Journal of Neurophysiology* 37(3):458-475.
- MAZZARELLI G.F. 1889. Intorno all'Anatomia dell'apparato riproduttore delle Aplysiae del Golfo di Napoli. *Zoologischer Anzeiger* 12(297-324):330-336.
- MAZZARELLI G.F. 1891a. Intorno all'apparato riproduttore di alcuni Tectibranchi (*Pleurobranchaea*, *Oscanius*, *Acera*). *Zoologischer Anzeiger* 14(353-380):237-243.
- MAZZARELLI G.F. 1891b. Note anatomiche sulle Aplysiidae. *Bollettino della Società dei naturalisti in Napoli* 5:188-191.
- MAZZARELLI G.F. 1893. Monografia delle Aplysiidae del Golfo di Napoli, in: *Atti della Reale accademia delle scienze fisiche e matematiche*. Napoli: Tip. della R. Accademia delle scienze fisiche et matematiche, Ser. 2, Vol. 5, 222 pp.
- MAZZARELLI G.F. 1899. Intorno a tubo digerente ed al 'centro stomato-gastrico' delle Aplysiae. *Zoologischer Anzeiger* 22(577-604):201-206.
- MAZZARELLI G.F. & R. ZUCCARDI. 1889. Su di alcune Aplysidae dell'Oceano Pacifico, appartenenti alla collezione Chierchia. *Bollettino della Società di naturalisti in Napoli* 3:47-54.
- MAZZARELLI G.F. & R. ZUCCARDI. 1890. Sulle Aplysiidae raccolte dal tenente di Vascello Gaetano Chierchia nel Viaggio della Vettor-Pisani (1882-1885). *Memorie della Società Italiana delle Scienze* 8(2):1-21.
- MCCAULEY J.E. 1960. The morphology of *Phyllaplysia zostericola*, new species. *Proceedings of the California Academy of Sciences, Fourth Ser.*, 29(16):549-576.

- MCHASKELL D.A. 2019. Feeding rates of a large, fast-growing, herbivorous sea hare, *Aplysia vaccaria*, on Brown Algae (Phaeophyceae) and exploration of seaweed chemical defense and nutritional content as potential drivers. Thesis Presented in Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree Master of Science in Biological Sciences. Faculty of California State Polytechnic University, Pomona. 61 pp.
- MEDINA M., T.M. COLLINS & P.J. WALSH. 2001. mtDNA Ribosomal Gene Phylogeny of Sea Hares in the Genus *Aplysia* (Gastropoda, Opisthobranchia, Anaspidea): Implications for Comparative Neurobiology. *Systematic Biology* 50(5):7676-688.
- MEDINA M., T.M. COLLINS & P.J. WALSH. 2005. Phylogeny of sea hares in the *Aplysia* clade based on mitochondrial DNA sequence data. *Bulletin of Marine Science* 76(3):691-698.
- MEDINA M. & P.J. WALSH. 2000. Molecular Systematics of the Order Anaspidea Based on Mitochondrial DNA Sequence (12S, 16S, and COI). *Molecular Phylogenetic and Evolution* 15(1):41-58. doi:10.1006/mpev.1999.0736.
- MIKKELSEN P.M. 1996. The evolutionary relationships of the Cephalaspidea S. L. (Gastropoda, Opisthobranchia) a Phylogenetic Analysis. *Malacologia* 37(2):375-442.
- MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. 2005. Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends. Washington, DC: Island Press. 137 pp.
- MILNE EDWARDS M. 1845. Observations et experiences sur la circulation chez les Mollusques. *Annales des Sciences Naturelles Zoologique* 3(3):289-307.
- MILNE EDWARDS M. 1847. De l'appareil circulatoire de *l'Aplysie*. *Annales des Sciences Naturelles Zoologique* 3(8):59-64.
- MILOSLAVICH P., J.J. CRUZ-MOTTA, A. HERNÁNDEZ, C. HERRERA, E. KLEIN, F. BARROS, G. BIGATTI, M. CARDENAS, A. CARRANZA, A. FLORES, P. GIL, J. GOBIN, J. GUTIERREZ, MARCOS KRULL, J.F. LAZARUS, E. LONDOÑO, T. LOTUFO, E. MACAYA, E. MORA, S. NAVARRETE, G. PALOMO, M. PARRAGUE,

- F. PELLIZZARI, R. ROCHA, L. ROMERO, R. RETAMALES, R. SEPULVEDA, M.C. SILVA & S. SORIA. 2016. Benthic assemblages in South American intertidal rocky shores: biodiversity, services, and threats. In: R. Riosmena-Rodríguez (Ed.), *Marine Bentos: Biology, Ecosystem Function and Environmental Impact*. Nova Science Publisher, pp. 83-138.
- MOLLUSCABASE eds. 2020. MolluscaBase. *Aplysia* Linnaeus, 1767. Disponible en: <http://www.molluscabase.org/aphia.php?p=taxdetails&id=137654> [Acceso 20/03/20]
- MORLEY M.S. & B.W. HAYWARD. 2015. Intertidal records of 'sea slugs' (nudibranchs and allied opisthobranch gastropods) from northern North Island, New Zealand. *Records of the Auckland Museum* 50:51-93.
- MOROZ L.L. 2011. *Aplysia*. *Current Biology* 21(2):R60-R61. doi:10.1016/j.cub.2010.11.028.
- MORTON J.E. & N.A. HOLME. 1955. The occurrence at Plymouth of the opisthobranch *Akera bullata* with notes on its habits and relationships. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 34(1):101-122.
- MOUSTAFA A.Y., H. GOLESTANI & A. VALDÉS. 2018. A review of the genus *Berthellina* (Mollusca: Heterobranchia: Pleurobranchidae) in the Red Sea based on molecular and anatomical data. *Marine Biodiversity* 48:1121-1134.
- NAKAMURA K. 2006. New Records of Opisthobranch Mollusks from the Guayaquil Marine Ecoregion: Northern Peru. *The Festivus* 38(7):75-83.
- NAKAMURA K. 2007. Especies bentónicas de Opisthobranchia (Mollusca: Gastropoda) presentes en el litoral del norte peruano. *Revista Peruana de Biología* 13(3):255-257.
- NEUSTADTER D.M., R.F. DRUSHEL, P.E. CRAGO, B.W. ADAMS & H.J. CHIEL. 2002. A kinematic model of swallowing in *Aplysia californica* based on radula/odontophore kinematics and in vivo magnetic resonance images. *The Journal of Experimental Biology* 205:3177-3206.

- NIMBS M.J., R.C. WILLAN & S.D.A. SMITH. 2017a. A Historical Summary of the Distribution and Diet of Australian Sea Hares (Gastropoda: Heterobranchia: Aplysiidae). *Zoological Studies* 56(35):1-14. doi:10.6620/ZS.2017.56-35.
- NIMBS M.J., R.C. WILLAN & S.D.A. SMITH. 2017b. Is Port Stephens, eastern Australia, a global hotspot for biodiversity of Aplysiidae (Gastropoda: Heterobranchia)? *Molluscan Research* 37(1):45-65. doi:10.1080/13235818.2016.1207280.
- NIMBS M.J. & N.G. WILSON. 2021. Saved by the Shell: Molecular Analysis Detects the Cryptic Sea Hare, *Aplysia concava* G. B. Sowerby I, 1833 (Mollusca: Heterobranchia: Aplysiidae), from Oceania, with a Redescription. *Taxonomy* 1:48-59.
- NOVAKOVIC V.A., G.P. SUTTON, D.M. NEUSTADTER, R.D. BEER & H.J. CHIEL. 2006. Mechanical reconfiguration mediates swallowing and rejection in *Aplysia californica*. *Journal of Comparative Physiology A* 192:857-870. doi:10.1007/s00359-006-0124-7.
- D'ORBIGNY A. 1837. Mollusques, in: Voyage dans l'Amérique Meridionale. Paris: P. Bertrand, Vol. 5, 758 pp.
- ORTEA J. & E. MARTÍNEZ. 1990. Moluscos Opistobranquios de Cabo Verde: Anaspidea (Aplysiomorpha). *Publicações ocasionais da Sociedade Portuguesa de Malacologia* 15:17-42.
- ORTEA J. & E. MARTÍNEZ. 1991. El Orden Anaspidea (Mollusca: Opisthobranchia) en las Islas Canarias. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias* 3(4):87-107.
- OTSUKA C., Y. ROUGER & E. TOBACH. 1980. A Possible Relationship between Size and Reproductive Behavior in a Population of *Aplysia punctata* Cuvier, 1803. *The Veliger* 23(2):159-162.
- PAINTER S.D., V.K. KALMAN, G.T. NAGLE, R.A. ZUCKERMAN & J.E. BLANKENSHIP. 1985. The Anatomy and Functional Morphology of the Large Hermaphroditic Duct of

- Three Species of *Aplysia*, with special reference to the Atrial Gland. *Journal of Morphology* 186(2):167-194.
- PAREDES C. 1974. Contribución al conocimiento de los invertebrados del litoral rocoso del Departamento de Lima con estudio especial de la biocenosis de mitílidos. Tesis para optar el grado de Doctor en Biología. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. 141 pp.
- PAREDES C., J. TARAZONA, E. CANAHUIRE, L. ROMERO & O. CORNEJO. 1988. Invertebrados Macro-Bentónicos del Área de Pisco, Perú. In: H. Salzwedel & A. Landa (Eds.), Recursos y dinámica del ecosistema del afloramiento peruano. Boletín Instituto del Mar del Perú Vol. Ext., pp. 121-132.
- PAREDES C., F. CARDOSO & J. TARAZONA. 1999a. Invertebrados del intermareal rocoso del departamento de Lima, Perú: Una lista comentada de especies. *Revista Peruana de Biología* 6(2):143-151. doi:10.15381/rpb.v6i2.8309.
- PAREDES C., P. HUAMÁN, F. CARDOSO, R. VIVAR & V. VERA. 1999b. Estado actual del conocimiento de los Moluscos Acuáticos en el Perú. *Revista Peruana de Biología* 6(1):5-47. doi: 10.15381/rpb.v6i1.8298.
- PENNINGS S.C. 1990. Size-related shifts in herbivory: specialization in the sea hare *Aplysia californica* Cooper. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 142:43-61.
- PENNINGS S.C. 1991. Reproductive behavior of *Aplysia californica* Cooper: diel patterns, sexual roles and mating aggregations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 149:249-266. doi:10.1016/0022-0981(91)90048-2.
- PEREIRA R.B., P.B. ANDRADE & P. VALENTAO. 2016. Chemical Diversity and Biological Properties of Secondary Metabolites from Sea Hares of *Aplysia* Genus. *Marine Drugs* 14(39):1-33. doi:10.3390/md14020039.
- PILSBRY H.A. 1895a. On the status of the names *Aplysia* and *Tethys*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*.47:347-350.

- PILSBRY H.A. 1895b. Philinidae, Gastropteridae, Aglajidae, Aplysiidae, Oxynoeidae, Runcinidae, Umbraculidae, Pleurobranchidae, in: Manual of Conchology. Philadelphia: Academy of Natural Sciences, Vol. 16, 262 pp. 74 pls.
- PILSBRY H.A. 1951. *Aplysia badistes*, a peculiar Floridan sea-hare. *Notulae Naturae* 240:1-6.
- PLAUT I., A. BORUT & M.E. SPIRA. 1998. Seasonal cycle and Population Dynamics of the Sea Hare *Aplysia oculifera* in the Northern Gulf of Eilat (Aqaba), Red Sea. *Journal of Molluscan Studies* 64:239-247. doi:10.1093/mollus/64.2.239.
- PNUD. 2014. Moluscos Invasores de Chile: Documento del Taller Moluscos Exóticos Invasores en Chile: Efectos en la Biodiversidad. Santiago de Chile, Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo. 63 pp.
- PRICE C.H., W. FOWLE & A.R. RITTENHOUSE. 1984. Anatomy and Innervation of the Anterior Aorta of *Aplysia* and the Ultrastructure of Specialized Neuromuscular Junctions on Vascular Smooth Muscle. *The Journal of Comparative Neurology* 222(3):366-382. doi:10.1002/cne.902220305.
- PRICE R.M., T.M. GOSLINER & A. VALDÉS. 2011. Systematics and phylogeny of *Philine* (Gastropoda: Opisthobranchia), with emphasis on the *Philine aperta* species complex. *The Veliger* 51(2):1-58.
- PRINCE J.S. & P.M. JOHNSON. 2006. Ultrastructural comparison of *Aplysia* and *Dolabrifera* ink glands suggests cellular sites of anti-predator protein production and algal pigment processing. *Journal of Molluscan Studies* 72(4):349-357.
- PRINCE J.S. & P.M. JOHNSON. 2013. Role of the digestive gland in ink production in four species of sea hares: An ultrastructural comparison. *Journal of Marine Biology* Article ID 209496, 5 pp. doi:http://dx.doi.org/10.1155/2013/209496.

- PRINCE J.S. & P.M. JOHNSON. 2015. Ultrastructural Comparison of Processing of Protein and Pigment in the Ink Gland of Four Species of Sea Hares. *Journal of Marine Biology* Article ID 847961, 13 pp. doi:<http://dx.doi.org/10.1155/2015/847961>.
- PRUVOT-FOL A. 1933. Les opisthobranches de Quoy et Gaimard (Note préliminaire). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris* (2)5:400-401.
- PRUVOT-FOL A. 1934. Les opisthobranches de Quoy et Gaimard. *Archives du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris* 6(11):13-92.
- PURCHON R.D. 1977. *The Biology of the Mollusca*. 2nd edn. Oxford: Pergamon Press Limited. 560 pp.
- QUATTRINI D. 1967. Structure and Ultrastructure of the Molluscan Prostate 4. Observations on *Aplysia depilans* Gmelin (Gastropoda Opisthobranchia). *Monitore Zoologico Italiano - Italian Journal of Zoology* 1(3-4):235-259.
- QUOY J.R.C. & J.P. GAIMARD. 1832. Voyage de découvertes de l'"Astrolabe" exécuté par ordre du Roi, pendant les années 1826-1829, sous le commandement de M. J. Dumont d'Urville. *Zoologie 2*. Paris: Tastu. 321 pp. Atlas (Mollusques): 93 pls [1833].
- RAMÍREZ P., J. DE LA CRUZ, J. CASTRO & E. BARRIGA. 2015. Biodiversidad Marina en la Isla Lobos de Tierra, Perú. *Informe Instituto del Mar del Perú* 42(1):7-34.
- RAMÍREZ P., J. DE LA CRUZ & J. CASTRO. 2016. Evaluación Poblacional de *Argopecten purpuratus*, *Transennella pannosa* y Prospección de *Octopus mimus*. Isla Lobos de Tierra, 2015. *Informe Instituto del Mar del Perú* 43(3):298-316.
- RAMÍREZ P., J. DE LA CRUZ & J. CASTRO. 2019. Biodiversidad de las Islas Lobos de Afuera, Región Lambayeque. Mayo 2015. *Informe Instituto del Mar del Perú* 46(3):323-340.
- RAMÍREZ R., C. PAREDES & J. ARENAS. 2003. Moluscos del Perú. *Revista de Biología Tropical* 51(Suppl. 3):225-284.
- RANG S. 1828. *Histoire naturelle des Aplysiens*. Paris: Firmin Didot. 83 pp. 24 pls.

- REDI F. 1684. Observazioni intorno agli animali viventi che si trovano animali viventi. Firenze: Piero Matine. 232 pp.
- RIVERO N., R. MARTÍNEZ & S.M. PAUS. 2003. Especies de *Aplysia* (Mollusca, Opisthobranchia, Aplysiidae) de las costas de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 23(1)23-32.
- ROBERT M.E. 1889. Sur l'appareil reproducteur des *Aplysies*. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences* 109:916-919.
- ROGERS C.N., R. DE NYS & P.D. STEINBERG. 2003. Ecology of the sea hare *Aplysia parvula* (Opisthobranchia) in New South Wales, Australia. *Molluscan Research* 23:185-198. doi:10.1071/MR03004.
- ROSENBERG G. 2014. A New Critical Estimate of Named Species-Level Diversity of the Recent Mollusca. *American Malacological Bulletin* 32(2):308-322.
- RUDMAN W.B. 1999 abril 1. *Dolabella auricularia* (Lightfoot, 1786). [En] Sea Slug Forum. Australian Museum, Sydney. Disponible en <http://www.seaslugforum.net/factsheet/dolaauri>. [Acceso 26/09/19].
- RUDMAN W.B. 2000 Jun 28. Comment on *Notarchus indicus* swimming by Jochen Scholtyssek. [Mensaje en] Sea Slug Forum. Australian Museum, Sydney. Disponible en <http://www.seaslugforum.net/find/2633>. [Acceso 26/09/19].
- RUDMAN W.B. 2003 Jun 30. Comment on *Aplysia juliana* from New Zealand by Paul Furneaux. [Mensaje en] Sea Slug Forum. Australian Museum, Sydney. Disponible en <http://www.seaslugforum.net/find/10355>. [Acceso 26/09/19].
- RUDMAN W.B. 2006. *Aplysia vaccaria* Winkler, 1955. [En] Sea Slug Forum. Australian Museum, Sydney. Disponible en <http://www.seaslugforum.net/showall/aplyvacc>. [Acceso 26/09/19].

- RUDMAN W.B. 2010 Jun 3. Comment on *Aplysia californica?* from Peru by Leonidas Mulluhara. [Mensaje en] Sea Slug Forum. Australian Museum, Sydney. Disponible en <http://www.seaslugforum.net/find/23627>. [Acceso 26/09/19].
- SAAD L.O., C.M. CUNHA, K.D. COLPO & Á. VALDÉS. 2014. It's not what it looks like: molecular data fails to substantiate morphological differences in two sea hares (Mollusca, Heterobranchia, Aplysiidae) from southern Brazil. *Helgoland Marine Research* 68(4):523-530. doi:10.1007/s10152-014-0408-1.
- SAINT-LOUP R. 1888. Observations anatomiques sur les *Apysies*. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences* 107:1010-1012.
- SAINT-LOUP R. 1889. Sur l'appareil reproducteur de l'*Aplysie*. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences* 108:364-365.
- SARVER D.J. 1978. The Ecology and Energetics of *Aplysia juliana* (Quoy and Gaimard, 1832). Tesis, Ph. D. en Zoología. Universidad de Hawaii. 140 pp.
- SCHRÖDL M. 2014. Time to say "Bye-bye Pulmonata"? *Spixiana* 37(2):161-164.
- SCHRÖDL M., K.M. JÖRGER, A. KLUSSMANN-KOLB & N.G. WILSON. 2011. Bye bye 'Opisthobranchia!' A review on the contribution of Mesopsammic sea slugs to euthyneuran systematics. *Thalassas* 27(2):101-112.
- SCOTT M.L., C.K. GOVIND & M.D. KIRK. 1991. Neuromuscular Organization of the Buccal System in *Aplysia californica*. *The Journal of Comparative Neurology* 312(2):207-222. doi:10.1002/cne.903120204.
- SIMONE L.R.L. 2011. Phylogeny of the Caenogastropoda (Mollusca), based on comparative morphology. *Arquivos de Zoologia* 42(4):161-323. doi:10.11606/issn.2176-7793.v42i4p161-323.
- SIMONE L.R.L. & M.I. SEABRA. 2017. Shell and body structure of the plesiomorphic pulmonate marine limpet *Siphonaria pectinata* (Linnaeus, 1758) from Portugal (Gastropoda: Heterobranchia: Siphonariidae). *Folia Malacologica* 25(3):147-164.

- SKELTON M.E. & J. KOESTER. 1992. The morphology, innervation and neural control of the anterior arterial system of *Aplysia californica*. *Journal of Comparative Physiology A* 171(2):142-155.
- SOTO R. 1985. Efectos del fenómeno El Niño 1982-83 en ecosistemas de la I Región. *Investigación Pesquera (Chile)* 32:199-206.
- SOWERBY G.B. 1869. Monograph of the genus *Aplysia*. In: L.A. Reeve (Ed.), *Conchologia Iconica*. London: L. Reeve & Co, Vol. 17, 10 pls.
- SPENGLER J.W. 1881. Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 35:333-383.
- STRENGTH N.E. & J.E. BLANKENSHIP. 1978. On the valid name of the common Texas and Florida species of *Aplysia* (Gastropoda, Opisthobranchia). *Bulletin of Marine Science* 28(2):249-254.
- SUSSWEIN A.J., Y. ACHITUV & S. MARKOVICH. 1987. *Aplysia* from shallow waters along the coasts of Israel. *Cahiers de Biologie Marine* 28:97-110.
- SUSSWEIN A.J., S. MARKOVICH & Y. ACHITUV. 1993. Asymmetry of male and female mating in mixed-species groups of *Aplysia fasciata* Poiret and *Aplysia brasiliana* Rang (Mollusca: Gastropoda). *Israel Journal of Zoology* 39(3):213-229.
- SUTER H. 1913. *Manual of the New Zealand Mollusca*. Wellington: Mackay. 1120 pp. 72 pls [1915].
- SWITZER-DUNLAP M., K. MEYERS-SCHULTE & E.A. GARDNER. 1984. The effect of size, age, and recent egg laying on copulatory choice of the hermaphroditic mollusc *Aplysia juliana*. *International Journal of Invertebrate Reproduction and Development* 7(4):217-225. doi:10.1080/01688170.1984.10510094.
- TAKAGI K.K., N.N. ONO & W.G. WRIGHT. 2010. Interspecific variation in palatability suggests cospecialization of antipredator defenses in sea hares. *Marine Ecology Progress Series* 416:137-144. doi:10.3354/meps08738.

- TARAZONA J., D. GUTIÉRREZ, C. PAREDES & A. INDACOCHEA. 2003. Overview and challenges of Marine Biodiversity Research in Peru. *Gayana* 67(2):206-231.
- THOMPSON T.E. & A. BEBBINGTON. 1969. Structure and Function of the Reproductive Organs of three species of *Aplysia* (Gastropoda: Opisthobranchia). *Malacologia* 7(2-3):347-380.
- TOMICIC, R. 1985. Efectos del fenómeno El Niño 1982-83 en las comunidades litorales de la Península de Mejillones. *Investigación Pesquera (Chile)* 32:209-213.
- URIBE R.A, K. NAKAMURA, A. INDACOCHEA, A.S. PACHECO, Y. HOOKER & M. SCHRÖDL. 2013a. A review on the diversity and distribution of opisthobranch gastropods from Peru, with addition of three new records. *Spixiana* 36(1):43-60.
- URIBE R.A., J. RUBIO, P. CARBAJAL & P. BERRÚ. 2013b. Invertebrados Marinos Bentónicos del Litoral de la Región Ancash, Perú. *Boletín Instituto del Mar del Perú* 28(1-2):136-293.
- VALDÉS A. 2004. Morphology of the penial hooks and vaginal cuticular lining of some dorid nudibranchs (Mollusca, Opisthobranchia). *American Malacological Bulletin* 18(1/2):49-53.
- VALDÉS A. 2019. Northeast Pacific benthic shelled sea slugs. *Zoosymposia* 13:242-304.
- VALDÉS A. & K. BARWICK. 2005. First record of *Akera* Muller, 1776, from the eastern Pacific, with the description of a new species. *The Nautilus* 119(1):43-49.
- VALDÉS A., E. BRESLAU, V. PADULA, M. SCHRÖDL, Y. CAMACHO, M.A.E. MALAQUIAS, J. ALEXANDER, M. BOTTOMLEY, X.G. VITAL, Y. HOOKER & T.M. GOSLINER. 2017. Molecular and morphological systematics of *Dolabrifera* Gray, 1847 (Mollusca: Gastropoda: Heterobranchia: Aplysiomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society* 184(1):31-65.
- VALDÉS A., J. HAMANN, D.W. BEHRENS & A. DUPONT. 2006. *Caribbean Sea Slugs*. Washington: Sea Challengers Natural History Books. 289 pp.

- VALDÉS A. & V. HÉROS. 1998. The types of Recent and certain fossil opisthobranch molluscs in the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. *Zoosystema* 20(4):695-742.
- VAYSSIÈRE A. 1885. Recherches Zoologiques et Anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du Golfe de Marseille. In: A.F. Marion (Ed.), *Annales du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille*. Marseille: J. Caver, Mémoire 3, 181 pp. 4 pls.
- VAYSSIÈRE A. 1888. *Atlas d'Anatomie Comparée des Invertébrés*. Paris: Doin. 60 pls.
- VERRILL A.E. 1901. Additions to the Fauna of the Bermudas from the Yale Expedition of 1901, with notes on other on other species. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*. 11(1):15-62, 9 pls.
- VON DER PORTEN K., D.W. PARSONS, B.S. ROTHMAN & H. PINSKER. 1982. Swimming in *Aplysia brasiliana*: Analysis of behavior and neuronal pathways. *Behavioral and Neural Biology* 36:1-23. doi:10.1016/s0163-1047(82)90201-1.
- VONNEMANN V., M. SCHRÖDL, A. KLUSSMANN-KOLB & H. WÄGELE. 2005. Reconstruction of the Phylogeny of the Opisthobranchia (Mollusca: Gastropoda) by means of 18S y 28S rRNA gene sequences. *Journal of Molluscan Studies* 71:113-125.
- WÄGELE H. & A. KLUSSMANN-KOLB. 2005. Opisthobranchia (Mollusca, Gastropoda) – more than just slimy slugs. Shell reduction and its implications on defence and foraging. *Frontiers in Zoology* 2(3). doi:10.1186/1742-9994-2-3.
- WÄGELE H., A. KLUSSMANN-KOLB, E. VERBEE & M. SCHRÖDL. 2014. Flashback and foreshadowing—a review of the taxon Opisthobranchia. *Organisms Diversity & Evolution* 14:133-149. doi:10.1007/s13127-013-0151-5.
- WILLAN R.C. 1979. The Ecology of Two New Zealand Opisthobranch Molluscs. Thesis, Ph.D. in Zoology. University of Auckland. 278 pp.

- WILLAN R. & J. MORTON. 1984. Cape Rodney to Okakari Point Marine Reserve. Marine Molluscs, Part 2. Opisthobranchia. Leigh Marine Laboratory, University of Auckland. 106 pp.
- WILLIAMS G.C. & T.M. GOSLINER. 1973. A new species of anaspidean opisthobranch from the Gulf of California. *The Veliger* 16(2):216-232.
- WINKLER L.R. 1955. A new species of *Aplysia* on the southern California coast. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*. 54(1):5-7.
- WINKLER L.R. 1957. The Biology of California Sea Hares of the Genus *Aplysia*. Thesis, Ph.D. in Zoology. Faculty of the Graduate School, University of Southern California.
- YONOW N. 2008. Sea Slugs of the Red Sea. Pensoft Publishers n°74. 304 pp.
- YONOW N. 2012. Opisthobranchs from the western Indian Ocean, with descriptions of two new species and ten new records (Mollusca, Gastropoda). *ZooKeys* 197:1-129.
- YUSA Y. 1994. Factors regulating sperm transfer in an hermaphroditic sea hare, *Aplysia parvula* Morch, 1863 (Gastropoda: Opisthobranchia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 181(2):213-221.
- YUSA Y. 2008. Size-dependent sex allocation and sexual selection in *Aplysia kurodai*, a hermaphrodite with nonreciprocal mating. *Invertebrate Biology* 127(3):291-298. doi: 10.1111/j.1744-7410.2008.00129.x.
- ZAMORA-SILVA A. & E. NARANJO-GARCÍA. 2008. Los Opisthobranchios de la Colección Nacional de Moluscos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:333-342.
- ZAPATA F., N.G. WILSON, M. HOWISON, S.C.S. ANDRADE, K.M. JORGER, M. SCHRODL, F.E. GOETZ, G. GIRIBET & C.W. DUNN. 2014. Phylogenomic analyses of deep gastropod relationships reject Orthogastropoda. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281(1794):20141739. doi:10.1098/rspb.2014.1739.
- ZUCCARDI R. 1890. Ricerche anatomiche sull'apparato digerente delle *Aplysiae* del Golfo di Napoli. *Bollettino della Società di naturalisti in Napoli* 4:5-14.

10. ANEXO

10.1. El subgénero *Aplysia* en el Pacífico Oriental

Tabla 7. Comparación de las especies del subgénero *Aplysia* del Pacífico Oriental

	<i>Aplysia juliana</i> Quoy & Gaimard, 1832	<i>Aplysia cedrosensis</i> Bartsch & Rehder, 1939	<i>Aplysia vaccaria</i> Winkler, 1955
Tamaño (longitud)	Hasta 300 mm	165 mm en el holotipo preservado	Hasta 1000 mm, pero típicamente alcanza la mitad
Cuerpo	Aplanado y ancho	Aplanado, muy ancho, especialmente en la región visceral, robusto	Robusto, rígido
Tentáculos cefálicos	Bien separados, enrollados, planos	Bien separados, poco enrollados	Anchos, planos
Rinóforos	Gruesos, pequeños, distantes entre si	Cónicos, gruesos, distantes entre si	Delgados
Pie	Ancho; cola formando una ventosa	Grueso, muy ancho; cola corta y ancha, no parece formar una ventosa	Ancho, duro; cola corta, sin formar una ventosa
Parapodios	Grandes, gruesos, movibles, no suelen cubrir el manto	Pequeños, cortos y gruesos; no cubren el manto.	Estrechos, gruesos
Manto	Grande	Corto y aplanado	Firme
Abertura del manto	Ovalada, plana	Pequeña, redonda, plana	Pequeña
Sifón anal	Corto, ancho, tubular	Corto, ancho, plano	Largo, ancho, tubular
Coloración del cuerpo	Muy variable: verde amarillo, verde oscuro, marrón o negro. Puede estar ornamentado con líneas o puntos oscuros o blancos	No hay datos del animal vivo. Holotipo en alcohol negro con áreas grises en el dorso.	Marrón oscuro o negro uniforme, a veces con finas marcas blancas o grises

Concha	Grande, ancha o estrecha, poco arqueada, seno anal superficial	Grande, ancha, plana, delgada, seno anal corto y superficial	Grande, ancha, seno anal corto y muy superficial
Formula rádular	70 x 40.1.40; con 3 dientes marginales	118 x 80.1.80; con 3 dientes marginales	Al menos 100 x 80.1.80
Diente raquídeo	Delicado, con cúspide corta y con pequeños dentículos irregulares	Elevado, con cabeza estrecha y base ancha, cúspide con un par de dentículos	Delicado, con cabeza estrecha, cúspide simple
Dientes laterales	Cúspide principal simple y corta, sin dentículos excepto en los juveniles	Simples, con un dentículo a cada lado	Simples, con cúspide alargada y dentículos tenues
Mandíbulas	Grandes, curvas	Grandes, curvas	Anchas y rectangulares, con crestas longitudinales, borde festoneado
Protuberancias del Saco del Pene	Simples, ramificadas, distribuidas en hileras o irregularmente	Simples, a veces ramificadas	Ramificadas con 4-5 espinas en cada rama
Pene	Corto, muy ancho y cónico, punta en forma de cuchara	Grande y grueso, ancho en la base, punta aguda	Grande, punta bilobulada
Punta del ciego	Espiralada	?	Espiralada
Distribución	Mares tropicales y subtropicales alrededor del mundo	California	California y Golfo de California
Referencias	Engel & Eales (1957), Eales (1960)	Bartsch & Rehder (1939), Eales (1960)	Winkler (1955, 1957), Eales (1960), Valdés (2019)
Comentarios	Eales (1960) indico que es la especie más variable del género con amplia variación en color y forma, pero sin grandes cambios anatómicos lo que sugiere que podría ser un complejo de especies.	Actualmente el nombre de <i>Aplysia cedrosensis</i> se aplica a una especie parecida a <i>Aplysia californica</i> (A. Valdés, com. pers).	Comun en California. Guarda similitudes con <i>A. nigra</i> en la rádula, pene, coloración, concha y mandíbula. Solo difiere en el mayor desarrollo del sifón anal que no es un carácter de gran valor.

	<i>Aplysia reticulopoda</i> Beeman, 1960	<i>Aplysia nigra</i> d'Orbigny, 1837	<i>Aplysia</i> sp. 1
Tamaño (longitud)	193 mm en el holotipo preservado	Animales vivos hasta 280 mm	69 mm en ejemplares preservados
Cuerpo	Robusto, rígido, más ancho posteriormente	Robusto, rígido, ovalado, aplanado	Suave, ovalado, aplanado
Tentáculos cefálicos	Muy cortos, poco desarrollados	Cortos, gruesos y enrollados	Cortos, gruesos y enrollados
Rinóforos	Agudos	Gruesos y distantes entre si	Gruesos y distantes entre si
Pie	Ancho, con cola simple y obtusa, sin formar una ventosa	Grueso, muy ancho; cola bastante ancha pero sin formar una ventosa	Delgado, muy ancho; cola bastante ancha pero sin formar una ventosa
Parapodios	Estrechos, gruesos, rígidos, cubriendo el manto	Estrechos, rígidos, cubriendo el manto	Estrechos, rígidos, cubriendo el manto
Manto	Dañado	Aplanado y poco diferenciado	Aplanado y poco diferenciado
Abertura del manto	?	Pequeña y ovalada	Pequeño y redonda
Sifón anal	Corto, no proyectado	Muy corto, ancho y aplanado	Corto, ancho y tubular
Coloración	Blanco amarillento en toda la superficie, a excepción de surcos negros en el pie	Uniformemente negro, a veces con grupos de manchas blancas	No hay datos del animal vivo. Ejemplares preservados de color marrón oliva
Concha	?	Grande, ligeramente arqueada, seno anal ancho y recto	Grande, ligeramente arqueada, seno anal ancho y ligeramente cóncavo
Formula rádular	n x 50.1.50	120 x 63.1.63, con 2 dientes marginales	58 x 29.1.29, con 2 dientes marginales

Diente raquídeo	?	Ancho, con cúspide central no denticulada	Ancho, con cúspide central no denticulada
Dientes laterales	Cúspide principal, con una cúspide secundaria basal a cada lado	Alargados, cúspide principal no denticulada, con 1 cúspide lateral reducida	Alargados, cúspide principal no denticulada, con 1 cúspide lateral secundaria
Mandíbulas	Grandes, con crestas longitudinales, borde festoneado	Grandes, con crestas longitudinales, borde festoneado	Grandes, con crestas longitudinales, borde festoneado
Protuberancias del Saco del Pene	En forma de papilas fungiformes	Ligeramente elevadas, no ramificadas	Elevadas y ramificadas
Pene	Grande, espatulado, punta bilobulada	Grande y grueso, espatulado, punta bilobulada	Grande y grueso, espatulado, punta bilobulada
Punta del ciego	?	Espiralada	Espiralada
Distribución	California	Perú	Perú
Referencias	Beeman (1960, 1968)	D'Orbigny (1837), este trabajo	Este trabajo
Comentarios	<i>A. reticulopoda</i> guarda muchas similitudes con <i>A. vaccaria</i> y aun más con <i>A. nigra</i> por la forma del sifón anal, la punta del pene bilobulada y la forma de las mandíbulas. Sin embargo, no existen reportes recientes de esta especie.	Aunque es endémica de Perú, se necesita corroborar su relación con las especies de California con las que guarda muchas similitudes	Su validez necesita ser corroborada mediante la colecta y revisión de más ejemplares.

10.2. El subgénero *Varría* en el Pacífico Oriental

Tabla 8. Comparación de las especies del subgénero *Varría* en el Pacífico Oriental

	<i>Aplysia dactylomela</i> Rang, 1828	<i>Aplysia robertsi</i> (Pilsbry, 1895)	<i>Aplysia rehderi</i> Eales, 1960
Tamaño (longitud)	Generalmente hasta 300 mm	110 mm en el holotipo preservado	116 mm en el holotipo preservado
Cuerpo	Suave	Delgado, suave y flácido	Aplanado, redondeado
Tentáculos cefálicos	Grandes, enrollados	Muy pequeños, ligeramente enrollados	Cortos
Rinóforos	Gruesos, cercanos entre si	Gruesos, cercanos entre si	Delgados, cercanos entre si, agudos
Pie	Ancho, grueso; cola corta y obtusa	Ancho, cola larga y delgada	Estrecho, grueso, con cola puntiaguda
Parapodios	Grandes, movibles, sinuosos	Redondos, delgados, sinuosos, amplios	Pequeños, estrechos, no muy elevados
Manto	Grande	Pequeño	Largo y estrecho
Abertura del manto	Pequeña, reducida a una papila cónica	Reducida a una papila diminuta	Reducida a una papila
Glándula opalina	Compuesta, unipora	Compuesta, unipora	Compuesta, unipora
Sifón anal	Grande, con el margen sinuoso	Ancho y elevado	Corto, ancho, con el margen sinuoso
Coloración	Variable, marrón oscuro a verde oliva con anillos oscuros característicos	No hay datos del animal vivo. Holotipo en alcohol oliva claro y sucio, con un reticulado oscuro en ambos lados de los parapodios	No hay datos del animal vivo. Holotipo en alcohol sin color excepto por áreas negras en los parapodios
Concha	Grande, ancha, redonda, seno anal cóncavo	Ovalada, poco arqueada, seno anal ancho y superficial	Ovalada, muy estrecha hacia el ápice, seno anal ancho y cóncavo
Formula rádular	73 x 67.1.67; con 4 dientes marginales	47 x 28.1.28; con 3 dientes marginales	70 x 56.1.56; con 3 dientes marginales

Diente raquídeo	Ancho y corto, cúspide central denticulada, con una cúspide secundaria a cada lado	Elevado, con cúspide central denticulada y cúspides secundarias presentes	Corto y ancho, cúspide central ancha y denticulada, cúspides secundarias denticuladas
Dientes laterales	Cúspide principal denticulada, con cúspides secundarias que se reducen conforme aumenta la fila.	Cúspide principal denticulada	Cúspide principal bien denticulada, con varias cúspides secundarias
Mandíbulas	Rectangulares, con elementos cortos, curvos, extremo ancho o truncado	?	Grandes y rectangulares, con elementos largos redondeados en el extremo
Saco del Pene	Con dos músculos retractores	Con un único músculo retractor	Pequeño
Pene	Ancho, espatulado, largo	Pequeño, plano y agudo	Grande y alargado, grueso en la base, estrecho en la punta
Punta del ciego	Plano	Pequeño y plano	?
Distribución	Costa Rica en el Pacífico Oriental	Costa occidental de México y Centroamérica	California
Referencias	Eales (1960), Camacho-García et al. (2005)	Pilsbry (1895), Eales (1960)	Eales (1960)
Comentarios	Alexander & Valdés (2013) diferenciaron el grupo del Indo-Pacífico (= <i>Aplysia argus</i>) del grupo del Atlántico, pero no revisaron muestras del Pacífico Oriental por lo que necesita aclararse el nombre e estos ejemplares.	No existen reportes recientes de esta especie, que fue descrita a partir de un único ejemplar preservado de México. Eales (1960) agregó otro ejemplar, también preservado, de Centroamérica. Cunha & Rosenberg (2019) fotografiaron el holotipo.	No existen reportes recientes de esta especie, que fue descrita a partir de un único ejemplar preservado.

	<i>Aplysia californica</i> Cooper, 1863	<i>Aplysia inca</i> d'Orbigny, 1837	<i>Aplysia chierchiana</i> Mazzarelli & Zuccardi, 1889
Tamaño (longitud)	Hasta 750 mm, pero típicamente alcanza la mitad	Hasta 230 mm	Hasta 162 mm
Cuerpo	Aplanado, suave y flácido	Alargado y delgado	Alargado y elevado
Tentáculos cefálicos	Cortos, enrollados	Largos, gruesos y enrollados	Largos, delgados y enrollados
Rinóforos	Gruesos, cercanos entre si	Cónicos, cercanos entre si	Cónicos, cercanos entre si
Pie	Más o menos ancho, cola larga y delgada	Grueso y ancho, con cola corta y gruesa	Estrecho, delgado, con cola corta
Parapodios	Cortos, pero pueden elevarse, movibles	Amplios, movibles	Amplios, movibles
Manto	Pequeño	Elevado, bien diferenciado	Elevado, bien diferenciado
Abertura del manto	Papila pequeña	Papila pequeña y elevada	Papila pequeña y elevada
Glándula opalina	Compuesta y unipora	Compuesta, multipora, con una abertura grande rodeada por aberturas pequeñas	Compuesta, multipora, con una abertura grande rodeada por aberturas pequeñas que pueden pasar inadvertidas
Sifón anal	Ancho, alargado y tubular	Ancho, alargado y tubular	Ancho, alargado y tubular
Coloración	Muy variable: verde plumizo a marrón oscuro, puede tener manchas oscuras, puntos blancos y un reticulado marrón.	Rojo violeta o verde oscuro, ornamentada con pequeñas manchas amarillas	Rojo violeta, ornamentada con pequeños puntos negros, manchas amarillas y áreas blancas
Concha	Arqueada, ancha y corta, seno anal ancho y cóncavo	Grande, arqueada, seno anal ancho y medianamente cóncavo	Grande, arqueada, seno anal ancho y ligeramente cóncavo

Formula rádular	71 x 54.1.54, con varios dientes marginales	72 x 43.1.43; con 2 dientes marginales	53 x 35.1.35, con 2 dientes marginales
Diente raquídeo	Cúspide central denticulada con 1 cúspide secundaria a cada lado	Ancho, cúspide central con hasta 2 dentículos pequeños a cada lado	Ancho, cúspide central con 2 dentículos pequeños a cada lado
Dientes laterales	Cúspide principal alargada y denticulada	Alargados, cúspide principal con 3 dentículos a cada lado, y 1 cúspide lateral desarrollada	Alargados, cúspide principal con 3 dentículos a cada lado, y 1 cúspide lateral desarrollada
Mandíbulas	Con elementos delgados y curvos	Delgadas, con el borde liso, elementos simples	Delgadas, con el borde liso, elementos simples
Saco del Pene	Con 2 músculos retractores	Delgado, con 2 músculos retractores	Delgado, con 2 músculos retractores
Pene	Ancho, extremo agudo	Delgado y alargado, con la punta larga y triangular	Delgado y alargado, con la punta alargada y triangular
Punta del ciego	Recurvado	Plano	Plano
Distribución	Oregon, EE. UU hasta Sonora, México	Perú	Perú
Referencias	Eales (1960), Bebbington (1977), Valdés (2019)	D'Orbigny (1837), este trabajo	Mazzarelli & Zuccardi (1889), este trabajo
Comentarios	Común en California Valdés (2019) cuestiono los reportes para Japón y Centroamérica por lo que no se han incluido en su distribución.	Especie típica de la costa peruana	Su identidad necesita ser corroborada mediante estudios moleculares, ya que morfológicamente tiene muchas similitudes con <i>A. inca</i> .

10.3. Medidas corporales de *Aplysia* en el Perú

Tabla 9. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), ancho corporal (AT), altura corporal (AIT), longitud del pie (LP), ancho del propodio (APr), ancho del mesopodio (AMs), ancho del metapodio (AMe), longitud del manto (LMa) y ancho del manto (AMa) en *Aplysia (Aplysia) nigra*.

Código	Localidad	LT	AT	AIT	LP	APr	AMs	AMe	LMa	AMa
LaBSIM 15.06-0002.2	Ancón (Lima)	181	76	71	181	62	75	68	51	32
LaBSIM 15.06-0019	Ancón (Lima)	75	52	40	65	48	54	40	35	24
LaBSIM 15.06-0020.2	Ancón (Lima)	85	56	47	85	46	44	48	47	32
LaBSIM 15.06-0023.1	Ancón (Lima)	114	69	61	114	43	53	48	46	30
LaBSIM 15.06-0023.3	Ancón (Lima)	76	41	35	71	34	30	43	30	21
LaBSIM 15.06-0027.4	Ancón (Lima)	155	63	54	155	46	48	52	62	37
LaBSIM 15.06-0029.4	Pucusana (Lima)	236	105	98	206	77	84	70	96	59
LaBSIM 15.06-0029.5	Pucusana (Lima)	239	103	94	222	66	86	89	79	45
LaBSIM 15.06-0030.3	Pucusana (Lima)	246	128	121	241	81	103	104	92	54
LaBSIM 15.06-0030.4	Pucusana (Lima)	211	108	92	211	59	69	62	67	33
LaBSIM 15.06-0035	Ancón (Lima)	198	105	82	195	73	80	99	65	35
LaBSIM 15.06-0036	Los Órganos (Piura)	33	18	11	30	14	16	15	11	8
IMARPE	Chimbote (Ancash)	113	49	53	113	48	54	38	41	28
IMARPE	Chimbote (Ancash)	105	44	39	105	32	42	55	55	37
IMARPE	Isla San Lorenzo	183	96	56	183	109	74	89	71	55
	\bar{x}	150	74	64	145	56	61	61	57	35
	s	69	32	29	66	23	23	25	23	14

Tabla 10. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), ancho corporal (AT), altura corporal (AIT), longitud del pie (LP), ancho del propodio (APr), ancho del mesopodio (AMs), ancho del metapodio (AMe), longitud del manto (LMa) y ancho del manto (AMa) en *Aplysia (Aplysia)* sp. 1.

Código	Localidad	LT	AT	AIT	LP	APr	AMs	AMe	LMa	AMa
LaBSIM 15.06-0014.1	Máncora (Piura)	66	40	39	66	16	34	37	30	17
LaBSIM 15.06-0014.2	Máncora (Piura)	69	43	39	69	22	32	35	34	23
	\bar{x}	68	42	39	68	19	33	36	32	20
	s	2	2	0	2	4	1	1	2	4

Tabla 11. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), ancho corporal (AT), altura corporal (AIT), longitud del pie (LP), ancho del propodio (APr), ancho del mesopodio (AMs), ancho del metapodio (AMe), longitud del manto (LMa) y ancho del manto (AMa) en *Aplysia (Varria)* *inca*.

Código	Localidad	LT	AT	AIT	LP	APr	AMs	AMe	LMa	AMa
LaBSIM 15.06-0002.1	Ancón (Lima)	70	21	43	69	20	18	12	36	12
LaBSIM 15.06-0004.1	Pucusana (Lima)	151	48	79	151	34	29	18	61	44
LaBSIM 15.06-0004.2	Pucusana (Lima)	149	46	73	149	30	27	23	64	35
LaBSIM 15.06-0005	Laguna Grande	77	40	53	74	32	25	20	52	30
LaBSIM 15.06-0006.1	Samanco (Ancash)	149	84	95	149	25	28	25	81	58
LaBSIM 15.06-0006.2	Samanco (Ancash)	118	67	73	118	22	22	17	51	34
LaBSIM 15.06-0006.3	Samanco (Ancash)	113	54	79	113	28	25	25	68	48
LaBSIM 15.06-0007.1	Ancón (Lima)	106	45	71	106	25	23	23	67	46
LaBSIM 15.06-0007.2	Ancón (Lima)	63	26	60	63	22	16	15	34	22
LaBSIM 15.06-0008.1	Ancón (Lima)	80	63	56	80	22	19	23	53	43

LaBSIM 15.06-0008.2	Ancón (Lima)	64	37	48	64	14	11	9	34	21
LaBSIM 15.06-0008.3	Ancón (Lima)	58	25	40	56	12	10	9	32	22
LaBSIM 15.06-0009.1	Samanco (Ancash)	70	40	73	56	19	16	16	57	30
LaBSIM 15.06-0009.2	Samanco (Ancash)	80	45	57	78	15	11	12	56	36
LaBSIM 15.06-0009.3	Samanco (Ancash)	77	43	53	68	19	15	11	69	48
LaBSIM 15.06-0010	Ancón (Lima)	96	35	75	96	20	22	21	51	38
LaBSIM 15.06-0011	Ancón (Lima)	79	35	62	79	21	29	21	38	26
LaBSIM 15.06-0012	Ancón (Lima)	91	68	90	91	15	20	19	56	28
LaBSIM 15.06-0013	Sechura (Piura)	63	30	33	60	11	8	11	25	18
LaBSIM 15.06-0017	Pucusana (Lima)	183	43	80	179	42	41	31	69	40
LaBSIM 15.06-0020.1	Ancón (Lima)	101	48	80	100	26	22	22	67	35
LaBSIM 15.06-0022.1	Ancón (Lima)	110	31	49	106	15	19	18	38	26
LaBSIM 15.06-0025.1	Chorrillos (Lima)	146	41	53	140	30	24	23	59	44
LaBSIM 15.06-0025.2	Chorrillos (Lima)	136	36	68	136	42	32	28	65	36
LaBSIM 15.06-0025.3	Chorrillos (Lima)	136	34	53	136	40	30	24	62	36
LaBSIM 15.06-0025.4	Chorrillos (Lima)	146	38	62	146	40	26	24	57	29
LaBSIM 15.06-0026.1	Chorrillos (Lima)	186	49	63	186	37	30	32	74	40
LaBSIM 15.06-0026.3	Chorrillos (Lima)	135	48	55	135	36	45	30	62	37
LaBSIM 15.06-0026.4	Chorrillos (Lima)	126	48	64	126	36	39	22	65	36
LaBSIM 15.06-0026.5	Chorrillos (Lima)	115	40	62	112	30	31	26	62	36
LaBSIM 15.06-0026.6	Chorrillos (Lima)	128	22	62	128	35	39	29	61	35
LaBSIM 15.06-0028.1	Chorrillos (Lima)	184	48	75	184	45	38	34	72	47

LaBSIM 15.06-0028.2	Chorrillos (Lima)	199	46	71	199	40	40	48	72	52
LaBSIM 15.06-0028.3	Chorrillos (Lima)	173	37	66	173	45	41	34	61	35
LaBSIM 15.06-0028.4	Chorrillos (Lima)	136	37	72	136	29	22	33	60	36
LaBSIM 15.06-0028.5	Chorrillos (Lima)	137	34	50	137	27	31	16	41	22
LaBSIM 15.06-0029.1	Pucusana (Lima)	205	56	62	205	47	37	25	80	40
LaBSIM 15.06-0029.2	Pucusana (Lima)	185	44	100	180	42	32	25	81	44
LaBSIM 15.06-0029.3	Pucusana (Lima)	147	33	68	139	37	25	20	63	35
LaBSIM 15.06-0030.1	Pucusana (Lima)	222	49	107	211	64	40	34	79	45
LaBSIM 15.06-0030.2	Pucusana (Lima)	233	63	111	227	52	34	27	95	49
LaBSIM 15.06-0031	Chorrillos (Lima)	84	43	75	76	29	24	20	73	39
LaBSIM 15.06-0032.1	Barranco (Lima)	183	44	82	183	38	33	37	76	41
LaBSIM 15.06-0032.2	Barranco (Lima)	141	42	104	140	33	30	26	83	46
LaBSIM 15.06-0032.3	Barranco (Lima)	106	33	58	106	25	22	28	55	32
LaBSIM 15.06-0032.4	Barranco (Lima)	186	57	78	186	42	50	41	56	36
LaBSIM 15.06-0032.5	Barranco (Lima)	130	34	67	130	32	40	34	49	27
LaBSIM 15.06-0032.6	Barranco (Lima)	144	61	65	144	42	38	33	63	42
LaBSIM 15.06-0032.7	Barranco (Lima)	135	45	66	135	41	43	44	57	28
LaBSIM 15.06-0032.8	Barranco (Lima)	141	33	50	141	38	36	30	45	23
LaBSIM 15.06-0032.9	Barranco (Lima)	151	37	63	138	30	35	28	41	39
LaBSIM 15.06- 0032.10	Barranco (Lima)	131	34	52	131	28	33	25	47	22
LaBSIM 15.06- 0032.11	Barranco (Lima)	153	38	50	153	28	30	25	47	23

LaBSIM 15.06- 0032.12	Barranco (Lima)	126	48	42	126	34	34	25	43	22
LaBSIM 15.06- 0032.13	Barranco (Lima)	132	40	43	132	32	32	29	43	25
LaBSIM 15.06- 0032.14	Barranco (Lima)	123	36	46	123	27	30	25	43	15
LaBSIM 15.06- 0032.15	Barranco (Lima)	87	22	38	78	12	16	16	40	15
LaBSIM 15.06- 0032.16	Barranco (Lima)	98	39	40	98	22	25	23	38	21
LaBSIM 15.06-0034	Huanchac o (La Libertad)	110	42	49	110	26	33	28	47	39
LaBSIM 15.06-0038	Ancón (Lima)	185	46	108	185	28	40	38	81	42
LaBSIM 15.06-0040	Norte del Perú	167	58	63	165	40	32	30	57	28
IMARPE	Pucusana- Ancón (Lima)	40	12	19	40	8	11	8	15	12
	\bar{x}	129	42	65	127	30	28	25	57	34
	s	43	12	19	44	11	10	8	16	10

Tabla 12. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), ancho corporal (AT), altura corporal (AIT), longitud del pie (LP), ancho del propodio (APr), ancho del mesopodio (AMs), ancho del metapodio (AMe), longitud del manto (LMa) y ancho del manto (AMa) en *Aplysia (Varria) chierchiana*.

Código	Localidad	LT	AT	AIT	LP	APr	AMs	AMe	LMa	AMa
LaBSIM 15.06-0015	Sechura (Piura)	56	21	28	56	14	11	6	22	12
LaBSIM 15.06-0016.1	Isla San Lorenzo	139	32	72	130	35	30	30	70	36
LaBSIM 15.06-0016.2	Isla San Lorenzo	95	35	58	88	20	22	17	55	32
LaBSIM 15.06-0018.1	Sechura (Piura)	62	23	46	60	15	13	11	40	21

LaBSIM 15.06-0018.2	Sechura (Piura)	68	20	39	66	16	10	10	37	22
LaBSIM 15.06-0018.3	Sechura (Piura)	71	24	40	71	11	9	11	36	17
LaBSIM 15.06-0018.4	Sechura (Piura)	47	17	28	42	15	13	9	29	15
LaBSIM 15.06-0018.5	Sechura (Piura)	38	18	24	37	12	9	9	22	14
LaBSIM 15.06-0018.6	Sechura (Piura)	60	12	24	58	13	9	8	27	12
LaBSIM 15.06-0021.1	Isla San Lorenzo	83	23	43	83	15	11	14	26	14
LaBSIM 15.06-0021.2	Isla San Lorenzo	74	22	41	74	10	12	8	31	20
LaBSIM 15.06-0021.3	Isla San Lorenzo	68	29	32	68	14	13	12	25	17
LaBSIM 15.06-0024.1	Samanco (Ancash)	62	25	35	62	15	13	9	23	17
LaBSIM 15.06-0024.2	Samanco (Ancash)	51	24	34	50	11	10	8	34	23
LaBSIM 15.06-0037.1	Sechura (Piura)	80	27	51	80	22	20	16	44	25
LaBSIM 15.06-0037.2	Sechura (Piura)	82	15	46	73	14	14	11	42	27
LaBSIM 15.06-0039	Sechura (Piura)	124	40	61	124	22	15	16	51	26
IMARPE	Sechura (Piura)	162	70	95	162	27	30	24	70	46
IMARPE	Isla Lobos de Tierra	68	20	45	68	15	10	10	27	26
	\bar{x}	78	26	44	76	17	14	13	37	22
	s	32	13	18	31	6	6	6	15	9

10.4. Medidas radulares de *Aplysia* en el Perú

Tabla 13. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), número de filas de la rádula (f) y máximo número de dientes por media fila de la rádula (d) en *Aplysia (Aplysia) nigra*.

Código	Localidad	LT	f	d	
LaBSIM 15.06-0023.2	Ancón (Lima)	91	42	22	
IMARPE	Chimbote (Ancash)	103	73	41	
LaBSIM 15.06-0027.4	Ancón (Lima)	155	96	45	
LaBSIM 15.06-0035	Ancón (Lima)	196	111	61	
LaBSIM 15.06-0030.4	Pucusana (Lima)	211	84	58	
LaBSIM 15.06-0029.5	Pucusana (Lima)	231	104	57	
LaBSIM 15.06-0029.4	Pucusana (Lima)	236	120	63	
LaBSIM 15.06-0030.3	Pucusana (Lima)	241	91	55	
		\bar{x}	183	90	50
		s	60	25	14

Tabla 14. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), número de filas de la rádula (f) y máximo número de dientes por media fila de la rádula (d) en *Aplysia (Varria) inca*.

Código	Localidad	LT	f	d
LaBSIM 15.06-0022.2	Ancón (Lima)	66	48	19
LaBSIM 15.06-0009.1	Samanco (Ancash)	70	55	22
LaBSIM 15.06-0009.3	Samanco (Ancash)	77	49	25
LaBSIM 15.06-0005	Laguna Grande (Ica)	77	50	26
LaBSIM 15.06-0031	Chorrillos (Lima)	84	75	41

LaBSIM 15.06-0027.3	Ancón (Lima)	85	55	25	
LaBSIM 15.06-0034	Huanchaco (La Libertad)	110	74	43	
LaBSIM 15.06-0006.3	Samanco (Ancash)	113	57	30	
LaBSIM 15.06-0032.5	Barranco (Lima)	130	67	42	
LaBSIM 15.06-0028.4	Chorrillos (Lima)	136	54	27	
LaBSIM 15.06-0025.2	Chorrillos (Lima)	136	55	31	
LaBSIM 15.06-0032.2	Barranco (Lima)	141	73	37	
LaBSIM 15.06-0017	Pucusana (Lima)	179	70	30	
LaBSIM 15.06-0030.2	Pucusana (Lima)	233	63	45	
		\bar{x}	117	60	32
		s	47	10	8

Tabla 15. Medidas de la longitud del cuerpo (LT), número de filas de la rádula (f) y máximo número de dientes por media fila de la rádula (d) en *Aplysia (Varria) chierchiana*.

Código	Localidad	LT	f	d	
LaBSIM 15.06-0018.1	Sechura (Piura)	62	51	29	
LaBSIM 15.06-0041.1	Sechura (Piura)	76	53	35	
LaBSIM 15.06-0037.2	Sechura (Piura)	82	51	30	
LaBSIM 15.06-0021.1	Isla San Lorenzo	83	38	21	
		\bar{x}	76	48	29
		s	10	7	6

10.5. Variación numérica intraespecífica en la rádula de *Aplysia (Aplysia) nigra*

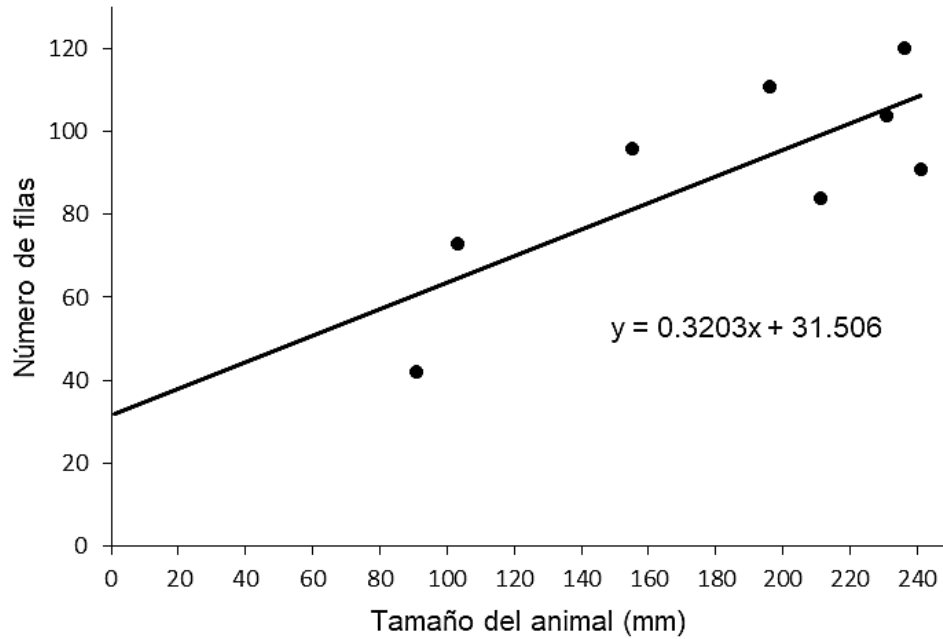


Figura 135. Relación entre el tamaño del animal y el número de filas de la rádula en *Aplysia (Aplysia) nigra*. Basada en los datos de la Tabla 13.

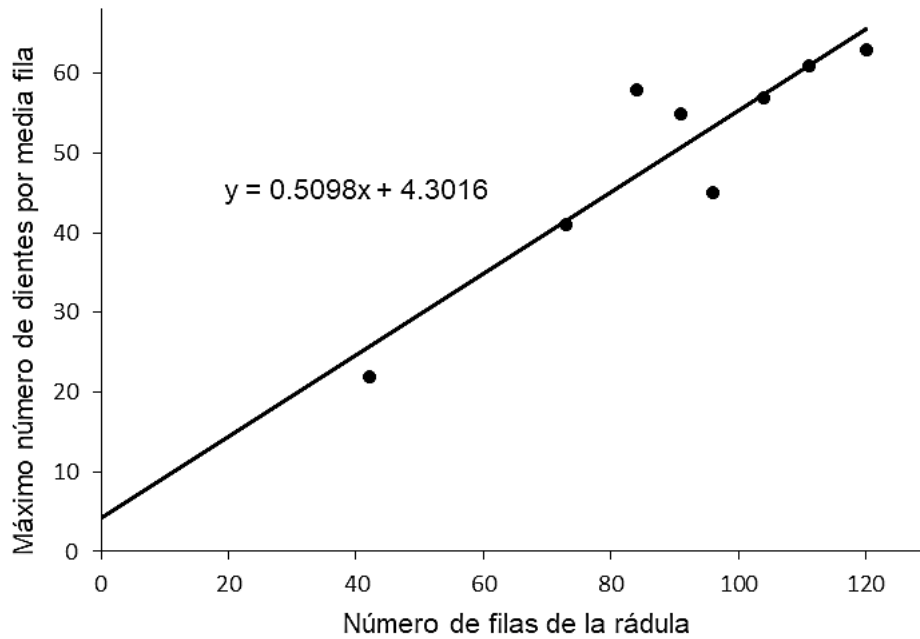


Figura 136. Relación entre el número de filas de la rádula y el máximo número de dientes por media fila en *Aplysia (Aplysia) nigra*. Basada en los datos de la Tabla 13.

10.6. Variación numérica intraespecífica en la rádula de *Aplysia (Varria) inca*

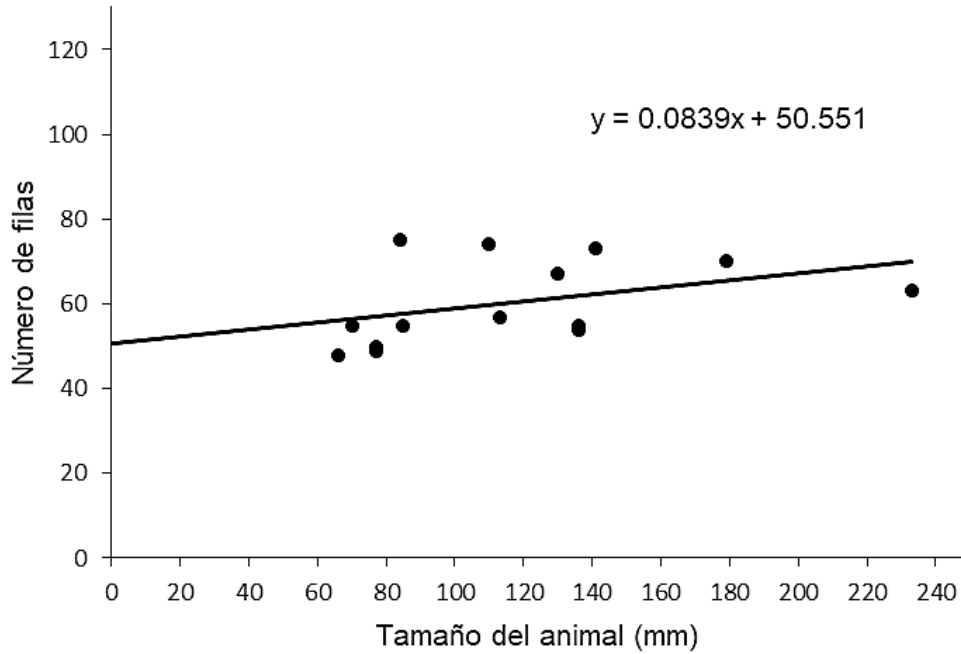


Figura 137. Relación entre el tamaño del animal y el número de filas de la rádula en *Aplysia (Varria) inca*. Basada en los datos de la Tabla 14.

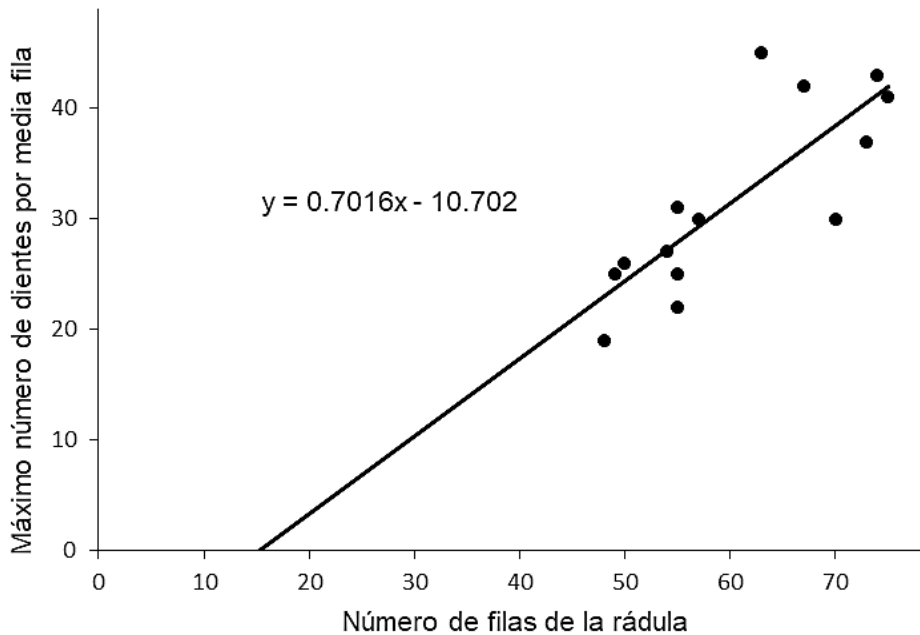


Figura 138. Relación entre el número de filas de la rádula y el máximo número de dientes por media fila en *Aplysia (Varria) inca*. Basada en los datos de la Tabla 14.