

**ZOOGEOGRAFIA COMPARATIVA DE LOS OPISTOBRANQUIOS
(MOLLUSCA:GASTROPODA) CON ENFASIS EN LA CUENCA
PACIFICA (HAWAII Y CALIFORNIA): COMPOSICION FAUNAL,
AFINIDADES PROVINCIALES Y DENSIDAD SUBMAREAL**

**COMPARATIVE OPISTHOBRANCH (MOLLUSCA:GASTROPODA)
ZOOGEOGRAPHY, WITH EMPHASIS ON THE PACIFIC BASIN
(HAWAII AND CALIFORNIA): FAUNAL COMPOSITION,
PROVINCIAL AFFINITIES, AND SUBTIDAL DENSITY**

por/by

Hans Bertsch*
Instituto de Investigaciones Oceanológicas
Universidad Autónoma de Baja California
Apartado Postal 453
Ensenada, Baja California. México

y

Scott Johnson
Mid Pacific Research Lab
P.O. Box 1768
APO San Francisco, California 96555
U.S.A.

RESUMEN

Los varios ordenes y subordenes de los opistobranquios muestran muy diferentes modelos de distribución. Los herbívoros miembros de Anaspidea y Saccoglossa tienen la tendencia a ocurrir con números más altos de especies en los mares tropicales que en las aguas templadas o más frías. Nudibranchia y Cephalaspidea poseen los más amplios rangos de variación morfológica y hábitos de alimentación entre los opistobranquios, y además, tienen el más grande número de especies en todas las regiones faunales que estudiamos.

Entre los dóridos, los criptobranquios comedores de esponjas, predominan en aguas más calientes; por otra parte, los fanerobranquios comedores de briozoarios y tunicados, son más numerosos en las aguas templadas y más frías.

Los opistobranquios de Hawaii muestran afinidades faunales con el Indo-Pacífico, lo que apoya la teoría de que la dispersión de larvas por las corrientes de agua da origen a la fauna. La mayoría de los datos descartan la probabilidad de que la fauna única hawaiana de los moluscos (y especialmente de los opistobranquios) se estableció por el movimiento de las placas geológicas y la integración de las islas.

* U.S. Mailing Address: 416 W. San Ysidro Blvd. K-229, San Ysidro, CA 92073

La densidad submareal de opistobranquios es mucho más grande en las aguas ricas de fitoplancton de California que en las aguas claras subtropicales y pobres en nutrientes de Hawaii. La mayoría de los nudibranquios comen sésiles filtradores, los cuales requieren un ambiente con gran cantidad de nutrientes disueltos y organismos pequeños.

ABSTRACT

The various opisthobranch orders and suborders show very different patterns of distribution. The herbivorous Anaspidea and Sacoglossa tend to have a greater number of species in the tropics than in temperate or cooler waters. Nudibranchia and Cephalaspidea have the widest ranges of morphological variation and feeding habits and have the greatest number of species in all faunal regions studied.

Among the dorids, the sponge-feeding cryptobranchs predominate in warmer waters, whereas bryozoan and tunicate-feeding phanerobranchs tend to be most numerous in the colder and temperate waters.

Hawaiian opisthobranchs show Indo-Pacific faunal affinities that support larval dispersion in water currents as the source of origin of the fauna. Most of the data negate the probability that Hawaii's unique molluscan (especially opisthobranch) fauna was established through plate movement and island integration.

The subtidal density of opisthobranchs is much greater in the phytoplankton-rich waters of California than in the nutrient-poor clear subtropical waters of Hawaii. Most nudibranchs feed on the sessile filter-feeders that require a surrounding water medium filled with dissolved nutrients and small organisms.

INTRODUCCION

Varios estudios recientes han analizado las afinidades faunales de los moluscos entre la provincia Indo-Pacífica y la provincia Pacífica del este (Emerson, 1978 y 1982; Bertsch, 1973 y 1979). En este trabajo, presentamos algunas observaciones adicionales sobre la zoogeografía ecológica de los moluscos opistobranquios (nuestros artículos previos que trataron de la provincia faunal de Hawaii incluyen Bertsch & Johnson, 1980 y 1982a). Especialmente analizaremos la fauna de las islas Hawaii, oponiendo lo que hemos encontrado en estas islas del Pacífico central contra los datos obtenidos de otras provincias faunales y regímenes termales. Las cinco áreas estudiadas (escogidas a causa de nuestra familiaridad con las regiones, la gran disponibilidad de datos comparativos, y además, las afinidades faunales) son: Hawaii; provincia Californiana; provincia Panámica; Sagami Bay, Japón e Inglaterra (una provincia fría-templada Atlántica). Valentine (1973:337-372) discute varios factores que delinearán estas provincias. Enfocaremos la mayor atención en la fauna de opistobranquios de Hawaii y California, porque pocos factores ecológicos importantes y evidentes pueden dar razones a las grandes diferen-

cias que existen entre estos lugares. Haremos comparaciones y oposiciones para los siguientes temas:

- 1) Composición faunal o diferentes distribuciones de taxa
- 2) Afinidades y orígenes de faunas de las provincias
- 3) Densidad submareal de los opistobranquios.

Los datos usados para formar las tablas de distribuciones taxonómicas fueron tomados de varias referencias faunales que son las mejor conocidas para cada área (incluyendo Kay, 1979; Bertsch & Johnson, 1981; Behrens, 1980; Keen, 1971; Baba, 1949 y 1955; Thompson & Brown, 1976).

1) DISTRIBUCIONES GEOGRAFICAS DE LOS GRUPOS MAYORES DE OPISTOBRANQUIOS

Los varios ordenes y subordenes de opistobranquios muestran muy distintos modelos geográficos de ocurrencia y abundancia de las especies. Analizando la composición faunal de opistobranquios de varias regiones templadas y tropicales en el hemisferio norte (Hawaii; la provincia Californiana; la provincia Panámica; Sagami Bay, Japón e Inglaterra) se demuestran claramente algunas de estas diferencias.

Las especies hervíboras de Anaspidea y Sacoglossa tienen la tendencia a tener un mayor número de especies en las aguas tropicales que en aguas templadas o más frías (Tabla 1). Además de pertenecer a aguas calientes, la mayoría de las especies de Anaspidea que existen en Hawaii y la provincia Panámica son circuntropicales en distribución (Bertsch, 1973; Kay, 1979).

Las especies de Notaspidea constituyen un porcentaje relativamente pequeño de la fauna, sin tomar en cuenta a la región geográfica.

Los Nudibranchia y Cephalaspidea tienen la tendencia a mostrar el mayor número de especies en todas las regiones faunales (Tabla 1). Dentro de las cinco áreas examinadas, las especies de estos dos taxa conformaron el 81-90 % de todas las especies presentes. Debe enfatizarse que estos dos órdenes muestran una gran radiación adaptativa hacia una diversidad de nichos. Tienen el rango más amplio de variación morfológica y hábitos de alimentación entre los ordenes mayores de los opistobranquios.

Si examinamos los 4 subordenes de nudibranchios, vemos otros medios de distribuciones geográficas (Tabla 2). Los dóridos conforman el 27-40 % de las especies de opistobranquios en las 5 áreas de consideración baja; tienen tendencia a ser comunes de la misma manera, en los sitios de agua más fría, templada y tropical.

Los eólidos alcanzan en segundo lugar a los dóridos en número de especies. La mayoría comen hidrozoarios y actinarios, aunque hay escasas excepciones, ta-

ZOOGEOGRAFIA COMPARATIVA

Table 1. Percent of total opisthobranch species that each order represents in the fauna of the five geographic areas. (Porcentaje de todas las especies de opistobranquios que presenta cada orden entre las faunas de las cinco áreas geográficas).

	HAWAII	CALIF	PANAM	JAPAN	ENGLAND
Cephalaspidea	19 o/o	10 o/o	31 o/o	3 o/o	19 o/o
Anaspidea	5 o/o	2 o/o	6 o/o	6 o/o	2 o/o
Sacoglossa	10 o /o	5 o/o	9 o/o	9 o/o	7 o/o
Notaspidea	4 o/o	3 o/o	4 o/o	2 o/o	2 o/o
Nudibranchia	62 o/o	80 o/o	50 o/o	79 o/o	69 o/o

Table 2. Percent of total opisthobranch species that each major group of nudibranchs represents in the fauna of the 5 geographic areas. (Porcentaje de todas las especies de opistobranquios que presenta cada grupo mayor de los nudibranquios entre las faunas de las 5 áreas geográficas).

	HAWAII	CALIF	PANAM	JAPAN	ENGLAND
Dorids	40 o/o	39 o/o	27 o/o	39 o/o	31 o/o
Dendronotids	2 o/o	11 o/o	6 o/o	11 o/o	10 o/o
Arminids	1 o/o	4 o/o	3 o/o	12 o/o	4 o/o
Eolids	18 o/o	27 o/o	14 o/o	17 o/o	24 o/o

Table 3. Percent of total opisthobranch species that each major group of dorid nudibranchs represents in the fauna of the 5 geographic areas. (Porcentaje de todas las especies de opistobranquios que presenta cada grupo mayor de los nudibranquios dóridos entre las faunas de las 5 áreas geográficas).

	HAWAII	CALIF	PANAM	JAPAN	ENGLAND
DORIDS					
Cryptobranchia	29 o/o	19 o/o	18 o/o	22 o/o	8 o/o
Porostomata	6 o/o	4 o/o	3 o/o	5 o/o	0 o/o
Phanerobranchia	6 o/o	16 o/o	7 o/o	12 o/o	23 o/o

Table 4. Number of species of each opisthobranch order occurring in Hawaii and California. (Número de especies de cada orden de los opistobranquios que ocurren en Hawaii y California).

	HAWAII	CALIFORNIA
Cephalaspidea	30	17
Anaspidea	9	3
Sacoglossa	15	8
Nostapidea	6	5
Nudibranchia	96	132
TOTALS	156	165

les como algunas que son caníbales en otros eólidos y otros miembros del género *Favorinus* Gray, 1850, comen los huevos de opistobranquios. Los eólidos parecen mostrar una tendencia hacia una mayor especiación en aguas más frías y templadas del hemisferio norte.

Los dendronótidos comen hidrozorios y alcionarios, y son primariamente especies de aguas templadas y más frías (especialmente especies de los géneros *Dendronotus* Alder & Hancock, 1845, *Tritonia* Cuvier, 1798, y *Doto* Oken, 1815). Especies de otros géneros de dendronótidos, las cuales son primariamente tropicales (e.g., de los géneros *Bornella* Gray, 1850, *Lomanotus* Verany, 1844, *Marionia* Vayssiere, 1877 y *Marianina* Pruvot-Fol, 1930), son mucho más escasas. Los dendronótidos están casi ausentes de las aguas calientes de Hawaii y la provincia Panámica.

Los arminoideos generalmente constituyen un bajo porcentaje de la fauna total. El gran número de especies en Japón pertenece a los géneros *Armina* Rafinesque, 1814, y *Dermatobranchus* Hasselt, 1824; ésta es un área especialmente rica para los arminoideos.

Las distribuciones de los 3 distintos tipos de dóridos varían en diferentes maneras (Tabla 3). Los comedores de esponjas, criptobranquios, predominan en aguas más calientes (provincias Hawaiiiana y Panámica). Los predadores de briozoarios y tunicados (fanerobranquios) son más numerosos en las aguas frías-templadas de Inglaterra. El área de California tiene casi el mismo número de criptobranquios y fanerobranquios; el área de Japón tiene un gran número de criptobranquios y una proporción relativamente alta de fanerobranquios. Ambas áreas --California y Japón-- están entre regiones templadas más frías y tropicales más calientes; además, las dos áreas muestran las influencias de intercambio faunal saliendo de sus provincias vecinas al norte y al sur (fría y caliente).

Una comparación entre Hawaii y California enfatiza estas diferencias entre zonas templadas y tropicales (Tabla 4). Hawaii tiene más especies de Cephalaspi-dea, Anaspidea y Sacoglossa que California, sucediendo lo contrario para los nudibranquios.

Aunque ambas regiones (Tabla 5) tiene aproximadamente el mismo número de especies de dóridos, Hawaii tiene más especies de los criptobranquios comedores de esponjas, y California tiene más especies de los fanerobranquios. California tiene aproximadamente dos veces más especies de dendronótidos, arminoideos y eólidos juntos.

2) AFINIDADES Y ORIGENES DE LA FAUNA PROVINCIAL

Varias comparaciones a nivel de provincia de los moluscos han sido publicadas durante los últimos 15 años, las cuales han mostrado los contrastes entre el Pacífico del oeste, central y del este. Pero, algunos estudios recientes han propues-

to dos mecanismos bien distintos para la formación de la biota única de Hawaii. Rotondo et al. (1981) razonaron que el movimiento de las placas y la integración de las islas ("vicariance biogeography") es un mecanismo posible para la formación de la biota endémica de Hawaii. Zinsmeister & Emerson (1979) citaron el papel de dispersión pasiva para la distribución de invertebrados hemipelágicos. Dos libros (Kay, 1979; Bertsch & Johnson, 1981) sobre los moluscos de Hawaii, citando muchos y significantes registros de distribución para las islas de Hawaii, enfatizaron que la fauna marina de Hawaii es "fauna Indo-Pacífica empobrecida" en origen, formada por la dispersión planctónica, y muestra una cierta cantidad de endémicos. En una revista importante, Carlquist (1981) presentó mucha evidencia que soportó la tesis de que el origen de las plantas con flor era por dispersión fortuita de grandes distancias.

La nueva información y opiniones opuestas en estas publicaciones sugieren que será útil hacer un análisis comparativo de las distribuciones de opistobranquios californianos y hawaianos.

Las 165 especies de opistobranquios que existen a lo largo de la costa pacífica templada de Norteamérica, tienen muchos diferentes límites al norte y al sur de sus rangos de distribución (Fig. 1). Podemos tener una mejor comprensión de este desorden trazando los extremos de estos rangos de distribución dentro de las provincias faunales marinas reconocidas de esta región. Un acomodo de datos de donde ocurren estos límites demuestra varios modelos más amplios.

Las distribuciones del 86 o/o de las especies de opistobranquios muestran 4 tipos de rangos de variación (Tabla 6 y Fig. 2):

- 1) Endémicos de California —especies que ocurren solamente en las provincias Monterejana y Californiana, desde el norte de California hasta la mitad de Baja California.
- 2) Costa Pacífica —especies que ocurren desde la región de Vancouver Island y Puget Sound hasta la mitad de Baja California. Algunas de estas especies del norte también existen en Japón y circumborealmente.
- 3) Costa Pacífica y el Golfo de California —especies que ocurren en regímenes fríos, templados, subtropicales y tropicales.
- 4) California y el Golfo de California —el componente más al sur de la fauna.

Las afinidades provinciales de California existen primariamente a lo largo de un eje norte-sur. Especies compartidas ocurren en las provincias del Atlántico; circumborealmente; Aleutiana, Japonesa, Oregoniana, Suriana y Panámica (Valen-

Table 5. Numbers of species of suprafamilial taxa of nudibranchs occurring in Hawaii and California. (Número de especies de nudibranchios identificados a niveles mayores de Superfamilia, que ocurren en Hawaii y California).

	HAWAII	CALIFORNIA
NUDIBRANCHIA	96	132
Dorids	63	64
Cryptobranchia	45	31
Porostomata	9	7
Phanerobranchia	9	26
Dendronotids	3	18
Arminids	2	6
Eolids	28	44

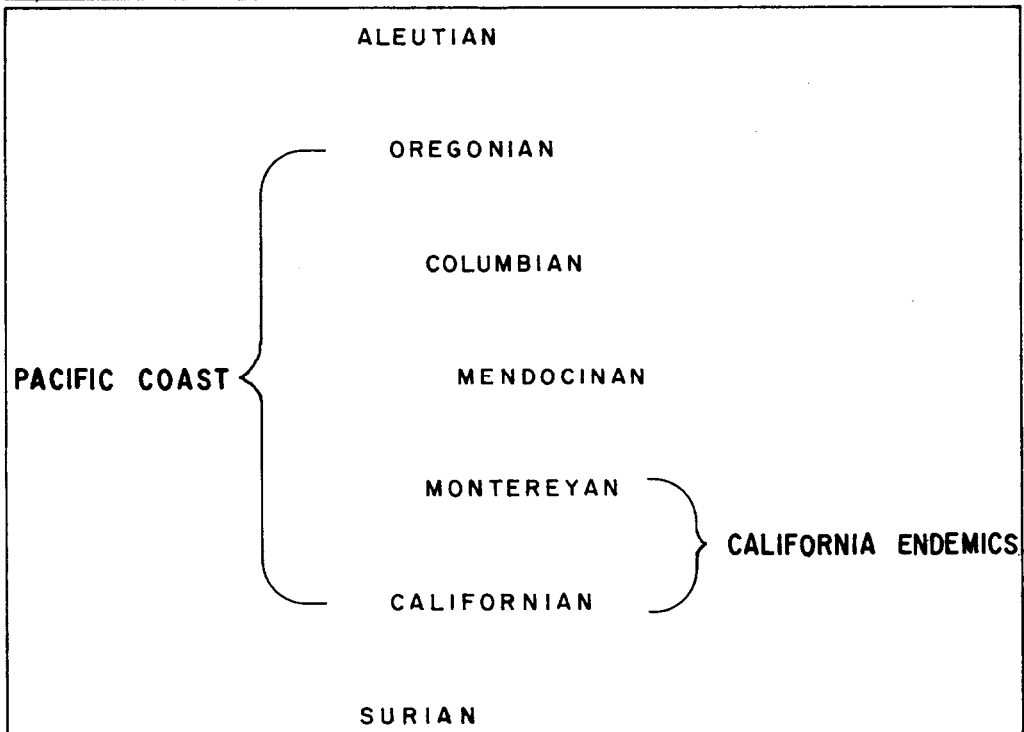


Fig. 1 Northeast Pacific faunal provinces (Provincias faunales del noroeste pacífico)

Table 6.- Species ranges of selected Californian nudibranchs. This table gives the number of species of each nudibranch taxa whose distribution can be described as: Californian endemic; Pacific coast (their ranges extend to the north of Southern California); Pacific coast and Gulf (their ranges extend to the north and south of Southern California); and California and Gulf (their ranges extend to the south of Southern California). These species account for over 85 o/o of the nudibranchs. The letters "J" and "C" indicate that some species of the taxa also occur in Japan or circumboreally.

Rangos de distribución de varias especies californianas de nudibranchios. Esta tabla muestra el número de especies de cada grupo de nudibranchios, cuyas distribuciones pueden ser descritas como: endémicos de California; de la costa pacífica (sus rangos se extienden al norte del sur de California); de la costa pacífica y el Golfo de California (sus rangos se extienden al norte y al sur del sur de California); de California y el Golfo (sus rangos se extienden al sur del Sur de California). Estas especies representan más del 85 o/o de los nudibranchios de California. Las letras "J" y "C" indican que algunas especies de los grupos taxonómicos también ocurren en Japón o circumborealmente.

	CALIF ENDEM.	PACIFIC COAST (N)	PACIFIC COAST AND GULF (N & S)	CALIF & GULF (S)
Cryptobranchia	13	6	3	6 J
Phanerobranchia	6	14	2	3 J C
Dendronotids	4	8	2	0 J C
Eolids	23	8	5	2 J C
Total number of species all nudibranchs	59	45	17	22
Japan: 16 species				
Circumboreal: 12 species				

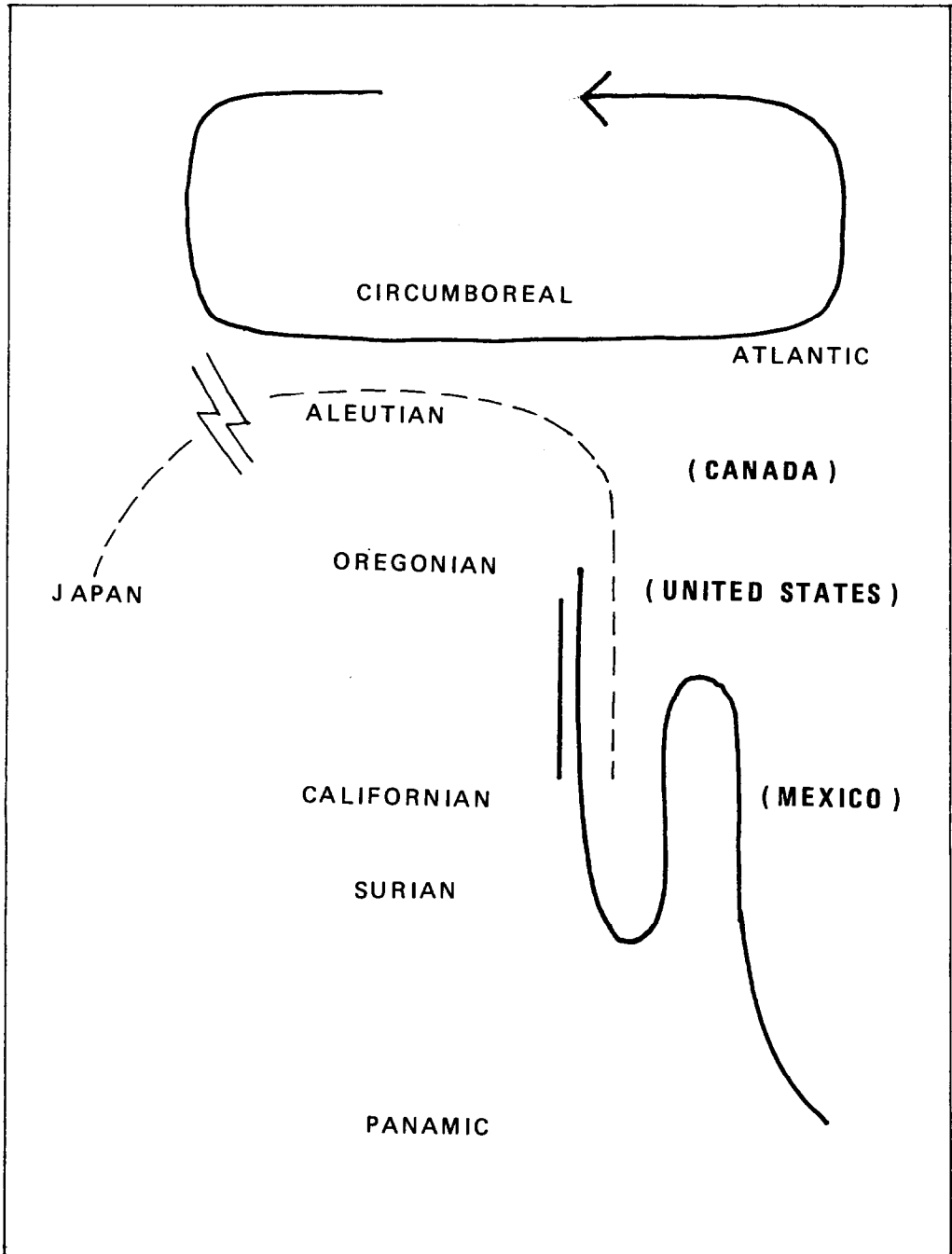


Fig. 2.- California's provincial affinities.
Las afinidades de la Provincia californiana.

tine, 1973 y Keen, 1971, explican los límites de estas provincias). La figura 2 (mapa simplificado del norte del Pacífico) muestra clara y gráficamente las afinidades predominantes en el eje norte-sur.

Hay dos razones más importantes para explicar por qué ocurren 15 especies en ambas costas del Pacífico norte (en el Pacífico nor-oriental y en Japón): distribución natural y transporte por los humanos. Algunas de las especies tienen rangos de distribución conectados alrededor del perímetro de la cuenca del Pacífico norte, y sus etapas larvales pueden distribuirse por las corrientes de agua fría a lo largo de las costas, o saltando de isla en isla. Estas incluyen especies tales como *Diaulula sandiegensis* (Cooper, 1863) y *Dirona picta* MacFarland, en Cockerell & Eliot, 1905. Las otras especies ocurren en bahías y fueron introducidas por actividades humanas --en los fondos de los barcos, encima de las conchas de ostras cultivadas, etc. (Carlton, 1975). La distribución de una especie, la muy escasa *Babakina festiva* (Roller, 1972), no puede ser explicada ahora. Se conoce solamente de unos pocos especímenes colectados de la costa abierta del sur de California y de Japón.

Hawaii tiene un porcentaje sumamente elevado de especies compartidas con Japón (Tabla 7). Este alto porcentaje tiene significado al discutir el origen de la fauna de Hawaii.

El número de endémicos en California y Hawaii, a nivel de especies, es notablemente semejante (Tabla 8). Enfatiza que mecanismos similares de aislamiento y de dispersiones larvales ocurren en ambas provincias.

Al contrario de las afinidades de la provincia Californiana a lo largo de un eje desde el norte al sur, las afinidades provinciales de Hawaii existen a lo largo de un eje este-oeste: las especies son endémicas, del Indo-Pacífico occidental, o circumtropicales en su distribución. Diagramáticamente las afinidades pueden ser representadas por varias formas alargadas, rudamente ovales (Fig. 3).

Los nudibranchios chromodóridos pertenecen a una subfamilia tropical (Chromodoridinae; vea el resumen por Bertsch, 1977), los cuales tienen su mayor especiación en la provincia Indo-Pacífica. Un análisis de la distribución de especies Hawaiiianas e Indo-Pacíficas, demuestra que Hawaii tiene una fauna Indo-Pacífica empobrecida junto con un muestreo fortuito de especies distribuidas por rangos tanto anchos como angostos.

Los chromodóridos hawaianos muestran 3 modelos diferentes de distribución: 1) las especies son endémicas; 2) las especies ocurren por toda la provincia Indo-Pacífica; o 3) las especies ocurren a lo largo de lugares muy dispersos, es decir, en diferentes áreas de la región Indo-Pacífica. Diferentes especies han evolucionado en muchas localidades distintas a lo largo de esta gran provincia faunal tropical y demuestran de una manera predecible, ocurrencias de otra forma impredecibles.

ZOOGEOGRAFIA COMPARATIVA

Table 7.- Japanese affinities. Numbers of Hawaiian and Californian opisthobranch species that also occur in Japan. (Afinidades japonesas. Número de especies de opisthobranchios de Hawaïi y California que también ocurren en Japón).

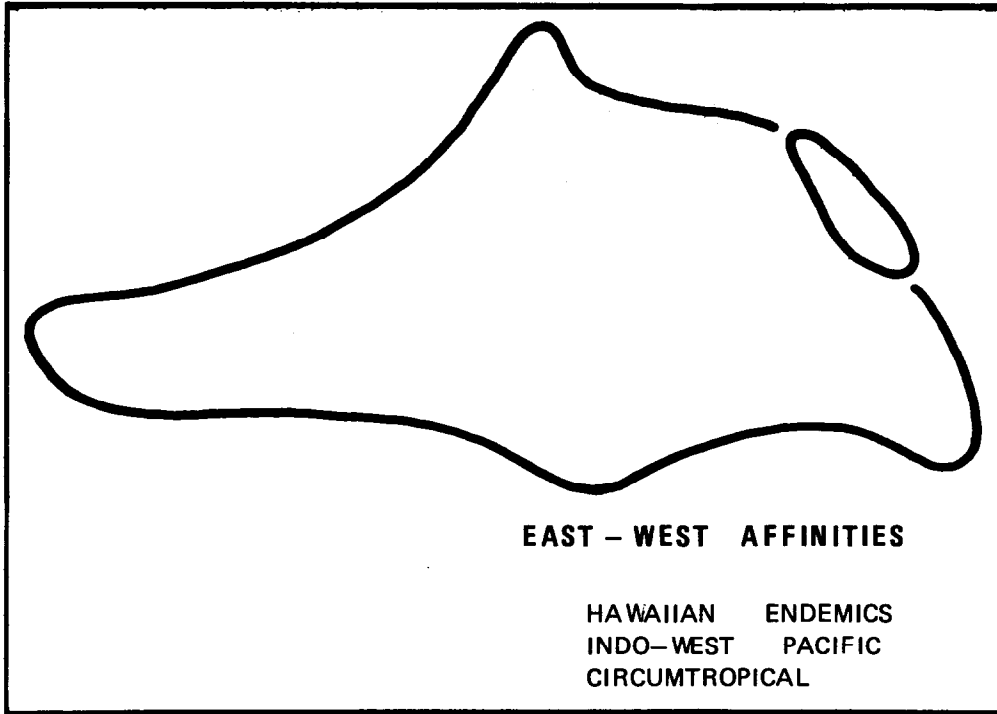
	TOTAL SPECIES	SPECIES OCCURRING ALSO IN JAPAN	o/o IN JAPAN
HAWAII	156	56	35.9
CALIFORNIA	165	14	8

Table 8.- Endemism. Amount of endemism in Hawaiian and Californian opisthobranchs. (Endémicos. Número de endémicos entre los opisthobranchios de Hawaïi y California).

	TOTAL SPECIES	NUMBER ENDEMIC	PERCENT ENDEMIC
HAWAII	156	50	32
CALIFORNIA	165	59	35.8

Table 9.- Comparative densities of opisthobranchs from three habitats in Hawaii and California. (Densidades comparativas de opisthobranchios de tres hábitats en Hawaïi y California).

	FLAT PAVEMENT		CLIFFS, LEDGES
	HAWAII	CALIF	HAWAII
Total time search (minutes)	430	441	466
Total species	12	27	14
Total specimens	35	285	131



**Fig. 3 Hawaii's provincial affinities
(Las afinidades de la provincia Hawaiiiana)**

De algunas de estas especies se conocen larvas planctotróficas, que indican que son capaces de pasar un tiempo flotando como plancton.

Si estos animales se distribuyen como larvas planctónicas en las corrientes oceánicas, varias predicciones pueden ser profetizadas. Zinsmeister & Emerson (1979) escribieron, "Mientras más cerca se encuentre una isla al origen de la fauna, lo más probable es que las faunas de las dos áreas sean iguales. Mientras más lejos esté la isla de los orígenes de su fauna, más empobrecida será la fauna."

Escogimos 10 lugares de muchas diferentes partes de la cuenca Indo-Pacífica los cuales tiene una fauna conocida de nudibranchios razonablemente grandes, y trazamos un índice de semejanza contra los sitios. Semejanza se define como el número de especies compartidas entre dos áreas, dividido por el número total de especies diferentes en las dos áreas. Este índice no es perfecto, pero es adecuado para razones comparativas. Las correlaciones entre la disminución de la semejanza y el aumento de la distancia tienen significado estadístico para las áreas. Estos datos apoyan el modelo predicho por la idea de dispersión larval.

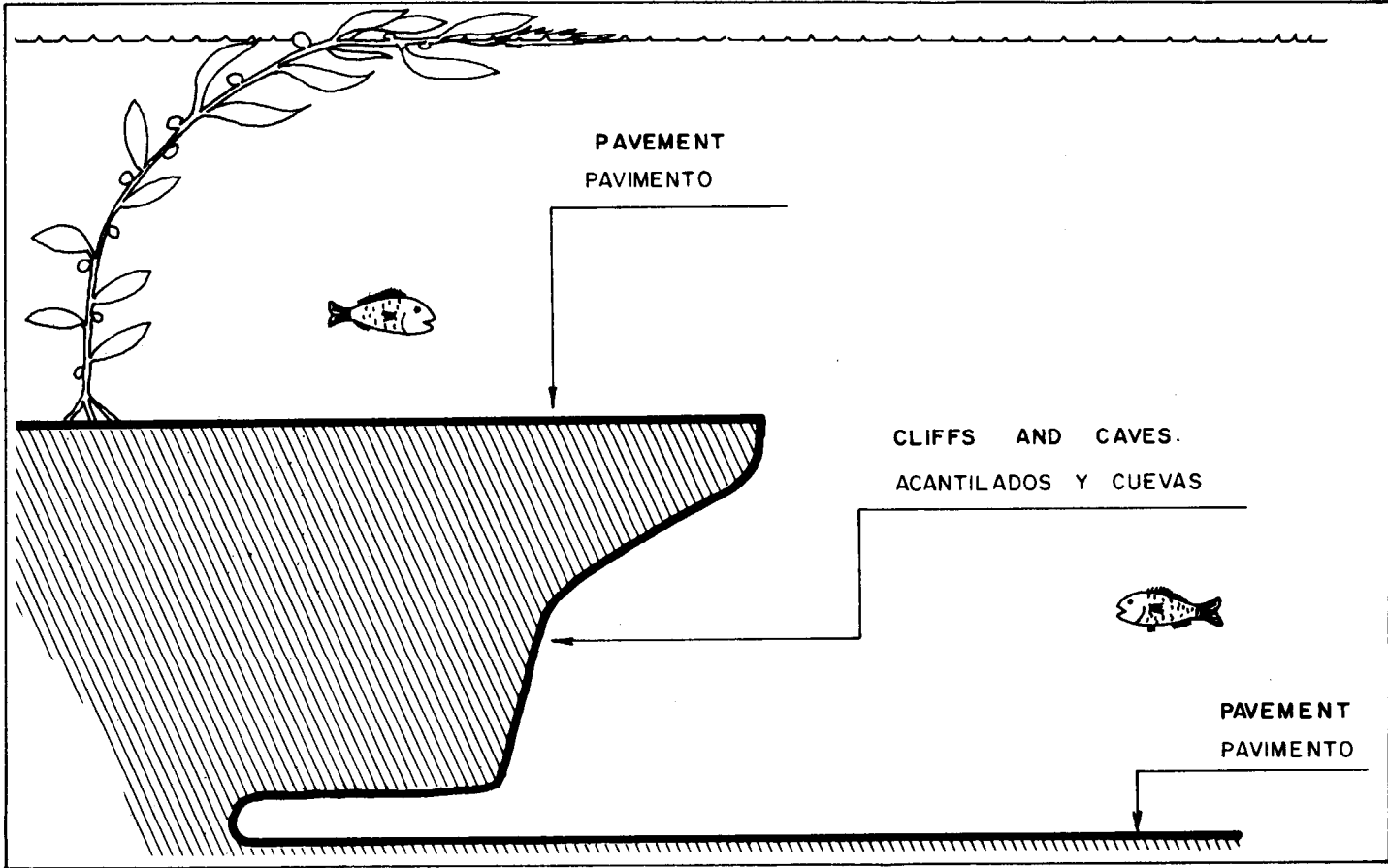


Fig. 4 Schematic diagram of Californian and Hawaiian subtidal habitats
(Dibujo esquemático de los habitáts submareas de California y Hawaii)

Hay dos explicaciones opuestas para el origen de la fauna hawaiana, aunque las dos están de acuerdo en que la colonización ocurrió algún tiempo después de la formación volcánica de hábitats apropiados de agua somera.

Rotondo, Springer, Scott y Schlanger (1981) propusieron que hace muchos millones de años un grupo de islas se formaron del sureste de los puntos calientes de la cima hawaiana, y se desplazaron hacia el noroeste con el movimiento de la placa Pacífica. Hace de 10 a 30 millones de años, estas islas llegaron a la cadena de los puntos calientes, y se incorporaron dentro de la cadena de las islas hawaianas. Las especies fueron llevadas hacia el norte a una velocidad de 10 cm cada año encima de estas balsas; y además, durante sus viajes anteriores de 41-67 millones de años, estas especies estuvieron aisladas. Durante este período de aislamiento divergieron genéticamente, evolucionando nuevas especies, las cuales eventualmente se mezclaron como especies nuevas o únicas con la fauna de Hawaii. Rotondo et al. presentaron como evidencia biológica muy pocos datos sacados de peces de la orilla (seis géneros) y la biota terrestre.

Por el contrario, Zinsmeister & Emerson (1979) razonaron que las etapas larvales de organismos marinos se transportaron en largas distancias por las corrientes oceánicas. Con referencia específica a Hawaii, apoyaron la teoría "over the top": "La composición de la fauna de los moluscos parece apoyar fuertemente el origen de la fauna marina de Hawaii en el Pacífico occidental por medio del transporte de larvas pelágicas por la extensión al sur de la Corriente Kuroshio" (Zinsmeister & Emerson, 1979:38).

Nosotros sostenemos como la mejor explicación de la composición y distribución de la fauna hawaiana de opistobranquios, la deriva larval en la Corriente de Kuroshio de agua caliente hacia la región noroeste de la cadena de las Islas de Hawaii (Midway Island), y luego por abajo hacia los lugares más tropicales y las islas más recientemente formadas. Hay ciertos puntos de evidencia que sostienen este origen por larvas pelágicas de la fauna marina de Hawaii.

1) Dado el tiempo disponible, las islas llevadas sobre balsas (por el movimiento de la placa pacífica) actualmente no estaban más aisladas que las islas de la cadena hawaiana. Estas islas también estaban sujetas al intercambio genético de una población de fundadores. Esto contradice el pretendido aislamiento especial de las islas llevadas por el movimiento tectónico.

2) Si los animales fueron llevados por el transporte de placas hasta que llegaron a las otras islas de Hawaii, todavía requerirían transporte larval para desplazarse a lo largo de toda la cadena de islas hawaianas.

3) El alto porcentaje de especies compartidas con el Japón indica que el transporte larval ya ocurre.

ZOOGEOGRAFIA COMPARATIVA

4) Si el transporte por placas hubiera ocurrido, los orígenes de la fauna estarían desde el sur. Pero, verdaderamente esta no es la situación para los moluscos. Afinidades al sur existen como afinidades solamente porque estas regiones están donde las corrientes llevan larvas agua abajo o sotacorriente (a través de las corrientes ecuatoriales), o comparten especies comunes Indo-Pacíficas.

5) La fauna de Hawaii es fortuita y empobrecida del Indo-Pacífico, lo cual es justamente el tipo de distribuciones al azar que debe ocurrir si las corrientes oceánicas transportan a las larvas. Los caprichos de dispersión por corrientes explican la mezcla de taxa de varias formas del Indo-Pacífico que existen en Hawaii y también demuestran que todas estas especies no comparten distribuciones "pan-pacíficas."

6) Las conocidas rutas de migración entre muchos organismos marinos diferentes (e.g., la ballena gris *Eschrichtius robustus*; tortugas *Chelonia*; morenas europeas *Anguilla*) son similares, en que todas tienden a seguir corrientes oceánicas.

7) Posiblemente vale la pena llamar la atención a la regla de la parsimonia: Dispersión por las corrientes es una razón suficiente. El transporte larval puede y da lugar a las distribuciones mayores de especies y el aislamiento de poblaciones. Los numerosos artículos por Scheltema (e.g., 1971) y Thorson (e.g., 1961) enfatizan la biología y el significado del transporte larval. Carlquist (1981) provee datos y referencias adicionales que mantienen la idea de la dispersión fortuita a larga distancia.

3) DENSIDAD COMPARATIVA Y SUBMAREAL DE LOS OPISTOBRANQUIOS

Ya tenemos bastante tiempo bajo el mar observando opistobranquios en California (alrededor de San Diego) y Hawaii (Isla de Oahu). Hay algunas diferencias interesantes entre estas provincias zoogeográficas que tratan de la densidad y diversidad de opistobranquios.

Hemos hecho buceos comparables de búsquedas por tiempo (Nybakken, 1978, discute el uso de búsquedas por tiempo) en agua desde 40 a 80 pies de profundidad en 3 diferentes hábitats submareales: 1) el plano submareal a corta distancia de la costa de Pt. Loma, San Diego, California, característico de la topografía del fondo alrededor de los mantos del alga *Macrocystis* (North, 1976:34-36); 2) un hábitat semejante, de plano submareal (pavimento plano) a corta distancia de la costa en las Islas de Hawaii (Oahu) y 3) regiones de acantilados, tongas, sobresalientes y cuevas alrededor de la Isla de Oahu. Estos tres hábitats se muestran en la figura 4.

Las densidades de opistobranquios varían mucho (Tabla 9). Dentro de los mantos de algas de Pt. Loma, en el sur de California, se encuentran más especies y más especímenes que en ambos hábitats de Oahu. El hábitat de acantilados y tongas de Oahu produjo más especies y especímenes que la zona de pavimento plano de la isla.

Table 10.- Comparative densities of opisthobranchs from three habitats in Hawaii and California: average per dive. (Densidades comparativas de opistobranquios en tres hábitats en Hawaii y California: promedio/buceo).

	FLAT PAVEMENT		CLIFFS, LEDGES HAWAII
	HAWAII	CALIF	
Average dive time (Minutes)	33	26	58
Average species/dive	1.8	6.2	5
Average specimens/dive	2.7	16.8	16.4

Table 11.- Comparative density and diversity of opisthobranchs from three habitats in Hawaii and California: density per minute of search, relative density (lowest taken as 1), and species diversity (H'). Densidades y diversidades comparativas de opistobranquios en tres hábitats en Hawaii y California: densidad/minuto de búsqueda, densidad relativa (la mínima se fija en 1), y diversidad de especies (H').

	FLAT PAVEMENT		CLIFFS, LEDGES HAWAII
	HAWAII	CALIF	
Density nudibranchs per minute	0.081	0.646	0.28
Relative density	1	8	3.5
Species diversity (H')	2.2	2.4	1.6

ZOOGEOGRAFIA COMPARATIVA

Comparando densidades por cada buceo (Tabla 10), demuestra que el pavimento plano de California y los acantilados y tongas de Hawaii produjeron muchas más especies y especímenes que en la zona plana de Hawaii. Hay que tomar en cuenta que las densidades iguales encontradas en las últimas 2 columnas de la Tabla 10 resultaron de un tiempo de búsqueda dos veces mayor en los acantilados de Hawaii (entonces deben ser leídos con cuidado para evitar cualquier malentendido).

Más representativa es la densidad de los opistobranquios por cada minuto de búsqueda (Tabla 11). El pavimento plano de Hawaii tiene la menor densidad, el pavimento plano de California tiene la más alta densidad, y los acantilados y tongas de Hawaii tienen la densidad intermedia.

Llamamos estas diferencias en abundancia y distribución de los opistobranquios en Hawaii y California "El Fenómeno de Dentro Fuera." Los animales sésiles que son predados por los nudibranquios, son más comunes en Hawaii dentro de cuevas y abajo de las tongas, pero en California, pueden ser muy comunes encima de las superficies planas (o convexas) de piedras submareales y pavimento, tanto como en las superficies de los acantilados y abajo de las tongas. ¿Cómo podemos dar razones de estas diferencias en las densidades submareales?

En primer lugar, el sur de California tiene surgencia a lo largo de la costa. Ocurre producción elevada de fitoplancton, que se refleja en las abundantes poblaciones de animales, especialmente entre los filtroalimentadores, los cuales son la presa de los nudibranquios. Las regiones tropicales y subtropicales con sus termoclinas permanentes y aguas claras, tienen rangos muy bajos de producción de fitoplancton. Entonces, los nutrientes y organismos requeridos por los filtradores no son abundantes. La mayor abundancia de presas puede proveer densidades más altas de carnívoros del último grado.

En segundo lugar, las regiones de pavimento plano de Hawaii son arrecifes de corales someros que poseen una epifauna pobre; endosimbiontes fotosintetizadores de los cnidarios se manifiestan comunmente en estas regiones expuestas. Los sésiles filtradores, tales como esponjas, tunicados y briozoarios, viven en lugares más sombreados --encima de acantilados, debajo de tongas o en cuevas. Fuera de la sombra, en lugares expuestos al sol, los corales sobrecompiten a la presa de los nudibranquios. Los filtradores sésiles son sumamente sensibles a la radiación ultravioleta (Jokiel, 1980), pero los corales tienen pigmentos los cuales los protegen contra los efectos dañinos de la radiación ultravioleta. En las aguas marinas de California, el alimento de los nudibranquios crece abundantemente --a veces en lugares expuestos-- porque: 1) no hay corales; 2) la penetración de la luz del sol se reduce a causa del ángulo reducido del sol y de la gran cantidad de nutrientes disueltos, fitoplancton y otros organismos en el agua y 3) la presencia de una abundancia de alimento capaz de filtrarse.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos toda la ayuda prestada por tres expediciones de investigación otorgadas por Earthwatch durante los veranos de 1978, 1979 y 1980. La asistencia monetaria y los complacientes trabajadores voluntarios han ayudado mucho a nuestros estudios e investigaciones en el campo sobre los nudibranchios de Hawaii. Especialmente damos gracias a todos los miembros de nuestro equipo: Stan Adkins, Dodie Anderson, Caroline Boeckman, Rachel Bramson, Mel Brody, Serena Chen, Mary Connelly, Cathie Diekmann, Rosemary Dorostkar, Norris T. Ela Jr., Dan Gieschen, Scott Greenberg, James Haggart, Mildred Haggart, Catherine Hansen, Debe Hansen, Larry Jones, Don Jurgs, Jean Jurgs, Howard Kaufman, Jane Kent, Tom Knapik, Lisa Lamoreaux, Peggy Lynch, Leonce Many, Brian McElaney, Rebecca McElroy, Margaret McKinley, Mike Mecley, John Minichiello, Kathy Nedomatsky, Deb Newman, Steve Norton, Adam Pack, Tom Parleto, Andrew Peretz, Dean Ritts, Roland Rizzi, Eric Rutherford, Mark Stetter, Tom Stuecken, Dana Swinsky, Larry Targett, Francis Tear, Peggy Tietze, Matt Tikka, Neal Voelz y Greg Wilson.

Agradecemos mucho a los buzos que nos acompañaron, quienes con gusto nos auxiliaron y toleraron nuestras idiosincrasias de buceo científico, especialmente Lisa Boucher, Judith Bertsch, Stan Jazwinski, Tom Smith, John Myers y David Myers.

Damos gracias a Ramón Moreno Castillo por elaborar las figuras. Especialmente damos gracias al Dr. William K. Emerson y al Oc. Luis Aguilar Rosas por su apoyo y sugerencias.

El presente estudio se llevó a cabo en el Proyecto Ecosistemas Bentónicos de Baja California, patrocinado por la Secretaría de Educación Pública y la Universidad Autónoma de Baja California.

COMPARATIVE OPISTHBRANCH (MOLLUSCA:GASTROPODA) ZOOGEOGRAPHY, WITH EMPHASIS ON THE PACIFIC BASIN (HAWAII AND CALIFORNIA): FAUNAL COMPOSITION PROVINCIAL AFFINITIES, AND SUBTIDAL DENSITY

INTRODUCTION

Several recent studies have analyzed molluscan faunal affinities between the Indo-Pacific Province and the eastern Pacific (Emerson, 1978 and 1982; Bertsch, 1973 and 1979). In this paper we present some further observations on the ecological zoogeography of opisthobranch mollusks (Previous papers on the Hawaiian faunal province include Bertsch and Johnson, 1980 and 1982a). We will analyze especially the fauna of the Hawaiian Islands, contrasting what we have found in these central Pacific islands with data from other faunal provin-

ces and temperature regimes. The five areas examined (chosen because of our familiarity with the regions, the great availability of comparable data, and because of faunal affinities) are: Hawaii; California province; Panamic province; Sagami Bay, Japan; and England (an Atlantic cool temperate province). Valentine (1973: 337-372) discusses various delimiting factors for these provinces. We will focus major attention on the Hawaiian and Californian opisthobranch fauna, because a number of significant and apparent ecological factors readily account for the great differences between these locations. Comparisons and contrasts will be made for these specific topics:

- 1) Faunal composition, or different taxonomic distributions.
- 2) Provincial faunal affinities and origins.
- 3) Subtidal density of opisthobranchs.

Data used to compile the tables of taxonomic distributions were obtained from standard faunal references for each region (including Kay, 1979; Bertsch & Johnson, 1981; Behrens, 1980; Keen, 1971; Baba, 1949 and 1955; Thompson & Brown, 1976).

1) GEOGRAPHIC DISTRIBUTIONS OF MAJOR OPISTHOBRANCH TAXA

The various opisthobranch orders and suborders show very different geographic patterns of occurrence and species abundance. Analysis of the opisthobranch faunal composition of several northern hemisphere temperate and tropical regions (Hawaii; Californian province; Panamic province; Sagami Bay, Japan; and England) shows clearly some of these differences.

The herbivorous Anaspidea and Sacoglossa tend to have a greater number of species in the tropics than in temperate or cooler waters (Table 1). In addition to being warm water forms, the majority of the Anaspidean species from Hawaii and the Panamic region are circumtropical (Bertsch, 1973; Kay, 1979).

The Notaspidea constitute a relatively small proportion of the fauna regardless of the geographic area.

Nudibranchia and Cephalaspidea tend to have the greatest number of species in all faunal regions (Table 1). In the five areas examined, species of these 2 taxa accounted for 81-90 o/o of all the species present. It should be emphasized that these two orders show a great adaptive radiation into a diversity of niches. They have the widest ranges of morphological variation and feeding habits of the major opisthobranch orders.

If we examine the 4 suborders of nudibranchs, we see other patterns of geographic distributions (Table 2). The dorids account for 27-40 o/o of the opisthobranch species in the 5 areas under consideration; they tend to be equally common throughout the colder water, temperate and tropical sites.

The eolids are second to the dorids in numbers of species. Most feed on hydrozoans and actinarians, with rare exceptions, such as some species that are "cannibalistic" on other eolids and members of one genus (*Favorinus* Gray, 1850) feed on opisthobranch eggs. They seem to show a trend towards greater speciation in colder water and temperate regions of the northern hemisphere.

The dendronotids feed on hydrozoans and alcyonarians and are primarily temperate and colder water species (especially species of the genera *Dendronotus* Alder & Hancock, 1845, *Tritonia* Cuvier, 1798, and *Doto* Oken, 1815). Species of other genera of dendronotids which are primarily tropical (e.g., *Bornella* Gray, 1850, *Lomanotus* Verany, 1844, *Marionia* Vayssiere, 1877, and *Marianina* Pruvot-Fol, 1930), are much rarer. The dendronotids are nearly absent from the warm waters of Hawaii and the Panamic province.

The arminids are usually a very small component of the total fauna. The large number of species in Japan belong to the genera *Armina* Rafinesque, 1814, and *Dermatobranchus* Hasselt, 1824; this is a uniquely rich area for the arminids.

Distributions of the three major types of dorids vary in opposite fashions (Table 3). The sponge-feeding cryptobranchs predominate in warmer waters (Hawaii and Panamic provinces). The bryzoan- and tunicate-feeding phanerobranchs are most numerous in the cold-temperate waters of England. The California area has almost an equal number of cryptobranchs and phanerobranchs. Both of these areas—California and Japan—are between colder temperate and warmer tropical regions, and both show influences of faunal exchange from their northern and southern bordering provinces (cold and warm).

A comparison between Hawaii and California emphasizes these temperate-tropical differences (Table 4). Hawaii has more species of cephalaspideans, anaspideans and sacoglossans than California, but the statistics are reversed for the nudibranchs.

Although both regions (Table 5) have an approximately equal number of dorid species, Hawaii has more species of the sponge-feeding cryptobranchs, and California has more species of the phanerobranchs. California has about twice as many species of dendronotids, arminids, and eolids combined.

2) PROVINCIAL FAUNAL AFFINITIES AND ORIGINS

A number of provincial level comparisons of marine mollusks published in the last 15 years have contrasted the west, central and eastern Pacific. However, several recent studies have proposed two different mechanisms for the formation of Hawaii's unique biota. Rotondo et al. (1981) argued plate movement and island integration (variance biogeography) as a possible mechanism in the formation of Hawaii's endemic biotas. Zinsmeister & Emerson (1979) cited the role of passive dispersal in the distribution of hemipelagic invertebrates. Two books (Kay,

1979; Bertsch & Johnson, 1981) on Hawaiian mollusks, citing many new significant distributional records for the Hawaiian Islands, emphasized that the marine fauna of Hawaii is "depauperate Indo-Pacific" in origin, formed by planktonic dispersal, with a fair amount of endemism. In an important review, Carlquist (1981) presented a great deal of evidence that the origin of Hawaii's flowering plants was by long-distance chance dispersal.

The new information and conflicting opinions in these publications suggest that comparative analysis of Californian and Hawaiian opisthobranch distributions may be useful.

The 165 species of opisthobranchs from the temperate Pacific coast of North America have numerous north and south distributional range limits (Fig. 1). Some meaning can be organized out of this confusion by plotting the end points of these ranges within the recognized marine faunal provinces from this region. A tally of where these limits occur show several major patterns.

The distributions of 86 o/o of the opisthobranch species show four types of ranges (Table 6 and Fig. 2):

1) California Endemic —species occurring only in the Montereyan and Californian provinces, from northern California to the middle of Baja California.

2) Pacific coast —species occurring from the Vancouver Island-Puget Sound area to the middle of Baja California. Some of these northerly forms also occur in Japan and circumboreally.

3) Pacific Coast and Gulf of California—species occurring in cold, temperate, subtropical and tropical regimes.

4) California and Gulf of California —the more southerly component of the fauna.

California's provincial affinities are primarily on a north-south axis. Shared species occur in the Atlantic, circumboreally, Aleutian, Japanese, Oregonian, Surian, and Panamic provinces. Figure 2 simply and graphically shows the predominant north-south affinities.

There are two main reasons why 15 species occur in both the eastern Pacific and Japan: natural distribution and human transport. Some of the species have "continuous" ranges around the perimeter of the north Pacific basin, and their larvae can disperse in the colder water currents along the coastline or by island-hopping. These include species such as *Diaulula sandiegensis* (Cooper, 1863) and *Dirona picta* MacFarland in Cockerell & Eliot, 1905. The other species occur in bays and were introduced by human actions —on ship bottoms, oysters, etc. (Carlton, 1975). One species, the extremely rare *Babakina festiva* (Roller,

1972) currently defies explanation. It is known from just a few specimens collected on the outer coast of southern California and from Japan.

Hawaii has an extremely high percentage of shared species with Japan (Table 7). This high figure is significant in discussing the origin of the Hawaiian fauna.

The amount of endemism, at the species level, is remarkably similar between California and Hawaii (Table 8). It tends to point out that similar isolating mechanisms and larval dispersion methods occur in both provinces.

In contrast with California's north-south affinities, Hawaii's provincial affinities are east-west: species are either endemic, Indo-West Pacific, or circum-tropical. Diagrammatically it can be represented by several elongate, roughly oval shapes (Fig. 3).

The chromodorid nudibranchs are a tropical subfamily (Chromodoridinae; see the review of Bertsch, 1977) whose main speciation has been in the Indo-Pacific province. An Analysis of the distribution of Hawaiian and other Indo-Pacific species highlights that Hawaii has a depauperate Indo-Pacific fauna with a chance sampling of widely and narrowly distributed species.

The Hawaiian chromodorids have 3 distributional patterns: 1) species are endemic; 2) species occur throughout the entire Indo-Pacific province; or 3) species occur in widely scattered pockets, that is, in different portions of the Indo-Pacific region. Different species have evolved in many different locations throughout this vast tropical faunal province and show predictable occurrences.

Some of these species are known to have a planktotrophic larve, indicating they are capable of spending a period of time in the plankton.

If these animals distribute themselves as planktonic larvae in ocean currents, certain predictions can be made. Zinsmeister & Emerson (1979) wrote, "The closer the island is to the source area, the more likely the faunas of the 2 areas will be the same. The farther the island is from the source area, the more depauperate the fauna is."

Using 10 locations throughout the Indo-Pacific basin that have a reasonably large reported nudibranch fauna, we plotted a similarity index against the sites. Similarity is defined as the number of species shared by two areas divided by the total number of different species in the two areas. This index is not perfect, but it is adequate for comparative purposes. The correlation between decreasing similarity and increasing distance between the areas is statistically significant. These data support the pattern predicted by larval dispersion.

There are 2 conflicting explanations of the origin of the Hawaiian fauna, although both agree that sometime after the volcanic formation of suitable shallow water habitats, colonization occurred.

Rotondo, Springer, Scott & Schlanger proposed (1981) that a group of islands formed southeast of the Hawaiian ridge hot spots and they were rafted northwestward with the movement of the Pacific plate. Ten to thirty million years ago these islands reached the hot spot chain and were incorporated into the Hawaiian island chain. Species were carried northward 10 cm per year on these rafts, and these species were isolated during their 41-67 million year trip. During this time of isolation they diverged genetically, forming new species, which eventually mixed as new or unique species with the Hawaiian fauna, Rotondo et al. gave as biological evidence very limited data from shore fishes (6 genera) and terrestrial biota.

By contrast, Zinsmeister & Emerson (1979) argue that the larval form of marine organisms are transported long distances by ocean currents. In reference to Hawaii they support an "over the top" theory: "The composition of its molluscan fauna seems to support strongly an origin of the Hawaiian marine fauna from the western Pacific by means of pelagic larval transport by the Kuroshio Southern Extension Current" (Zinsmeister & Emerson, 1979:38).

It is our contention that the composition and distribution of the Hawaiian opisthobranch fauna is best explained by larval drift in the warm water Kuroshio current, to the northwestern portion of the Hawaiian Island chain (Midway Island and then down to the more tropical portions and newer islands. There are a number of lines of evidence that support this pelagic larval source of the Hawaiian marine fauna:

1) Given the time span involved, the rafting islands actually were not isolated more than the Hawaiian chain; they too were subject to genetic interchange from a founder population. This contradicts the claimed special isolation of the rafting islands.

2) If the animals were rafted, they would still require larval transport to spread throughout the Hawaiian chain.

3) The high percentage of shared species with Japan seems to indicate that larval transport does occur.

4) If rafting occurred, the faunal sources would be to the south. However, this is distinctly not the case of the mollusks. Southern relationships exist only as affinities because those regions are down-stream or down-current (or across the various equatorial currents), or share common Indo-Pacific species.

5) Hawaii's fauna is patchy and depauperate Indo-Pacific, which is exactly the kind of "chancy" distributions one would expect to occur if the ocean currents transport larvae. The vagaries of current dispersal explain the mixed taxa of Indo-Pacific forms in Hawaii and that these species do not all share pan-Indo-Pacific distributions.

6) The many instances of known migrations in marine organisms are similar, in that the routes tend to follow currents.

7) Perhaps it is in order to invoke the rule of parsimony: current dispersal is sufficient. Larval transport can and does account for major species distributions and isolation of populations. The numerous papers by Scheltema (e.g., 1971) and Thorson (e.g., 1961) emphasize the biology and significance of larval transport. Carlquist (1981) provides additional data and references that support long-distance chance dispersal.

3) COMPARATIVE SUBTIDAL DENSITY OF OPISTHOBRANCHS

We have spent a fair amount of time underwater observing opisthobranchs both in California (San Diego area) and Hawaii (Oahu). There are some interesting differences between these zoogeographic provinces in the density and diversity of opisthobranchs.

We performed comparable timed-search scuba dives (Nybakken, 1978, discusses the use of timed-searches) 40 to 80 feet deep in three different subtidal habitats: 1) the flat pavement offshore Pt. Loma, San Diego, California, characteristic of the bottom topography around *Macrocystis* kelp beds (North, 1976:34-36); 2) a similar flat pavement offshore habitat in the Hawaiian Islands (Oahu); and 3) regions of cliffs, ledges, overhangs, and caves around the Island of Oahu. These three habitats are diagrammed in Figure 4.

The densities of opisthobranchs are very different (Table 9). In the Pt. Loma Kelp beds of southern California, more species and more specimens were found than in either of the Oahu habitats. The Hawaiian cliff and ledge habitat yielded more species and specimens than the flat pavement region of the island.

Comparing densities per dive (Table 10) shows the California flat pavement and Hawaii cliff and ledges yielding far more species and specimens than the Hawaii flat region. Please note, though, that the equal density in the last 2 columns of Table 10 is the result of twice as much average search time on the Hawaii cliffs (and therefore are misleading statistics if not viewed carefully).

Far more representative is the density of opisthobranchs per minute of search (Table 11). The Hawaii flat pavement has the lowest density, the Califor-

nia flat pavement the highest, and Hawaii cliffs and ledges are intermediate.

We term these differences in the abundance and distribution of Hawaiian and Californian opisthobranchs the "Inside-out Phenomenon." Those sessile animals preyed upon by nudibranchs are most common in Hawaii inside caves and under ledges, but in California they can be very common in the outside flat (or convex) surfaces of subtidal rocks and pavement as well as on cliff faces and under ledges. What accounts for these differences in subtidal density?

First, Southern California experiences coastal upwelling. High phytoplankton production occurs, which is reflected in the abundant animal populations, especially in the sessile filter-feeding animals which are the food of nudibranchs. Tropical and subtropical regions, with their permanent thermoclines and clean water, have very low phytoplankton productivity rates. Therefore the nutrients and organisms required by filter-feeders are not abundant. More abundant prey can support higher densities of top carnivores.

Second, the Hawaii flat pavement regions are shallow coral reefs with a depauperate epifauna; photosynthetic endosymbionts of coelenterates are well represented in these exposed areas. The sessile filter-feeders such as sponges, tunicates and bryozoans, live in more shaded areas—on cliffs, under ledges, or in caves. Coral outcompetes the major food items of nudibranchs out in the sunlit areas. The sessile filter-feeders are extremely sensitive to ultraviolet radiation (Jokiel, 1980), but corals have pigments that protect them from the harmful effects of ultraviolet radiation. In California, nudibranch food grows abundantly—at times even out in the open—because: 1) there are no corals, 2) sunlight penetration is reduced through the lower angle of the sun and the large amount of dissolved nutrients, phytoplankton and other organisms in the water, and 3) the presence of abundant filtrable food in the water column.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful for all the help provided by three Earthwatch research expeditions during the summers of 1978, 1979 and 1980. The financial assistance and willing volunteer workers have greatly aided our Hawaiian nudibranch field research. We especially thank all the team members: Stan Adkins, Dodie Anderson, Caroline Boeckman, Rachel Bramson, Mel Brody, Serena Chen, Mary Connelly, Cathie Diekmann, Rosemary Dorostkar, Norris T. Ela, Jr., Dan Gieschen, Scott Greenberg, James Haggart, Mildred Haggart, Catherine Hansen, Debe Hansen, Larry Jones, Don Jurgs, Jean Jurgs, Howard Kaufman, Jane Kent, Tom Knapik, Lisa Lamoreaux, Peggy Lynch, Leonce Many, Brian McElaney, Rebecca McElroy, Margaret McKinley, Mike Mecley, John Minichiello, Kathy Nedomatsky, Deb Newman, Steve Norton, Adam Pack, Tom Parleto, Andrew Peretz, Dean Ritts, Roland Rizzi, Eric Rutherford, Mark Stetter, Tom Stuecken, Dana Swinsky, Larry Targett, Francis Tear, Peggy Tietze, Matt Tikka, Neal Voelz, and Gregg Wilson.

We grateful to all our scuba-diving partners, who willingly helped us and put up with our idiosyncrasies in scientific diving, especially Lisa Boucher, Judith Bertsch, Stan Jazwinski, Tom Smith, John Myers, and David Myers.

We thank Ramon Moerno Castillo for drawing the text figures. We especially thank Dr. William K. Emerson and Oc. Luis Aguilar Rosas for their support and suggestions.

The present study was completed under the auspices of the Benthic Ecosystem Project of Baja California, supported by the Secretary of Public Education and the Autonomous University of Baja California.

BIBLIOGRAFIA

- BABA, Kikutaro., 1949. Opisthobranchia of Sagami Bay, Collected by His Majesty the Emperor of Japan. Iwanami Shoten, Tokyo. 4 – 2 – 194 – 7 pp; 60 plts.; 161 text figs. (September 1949).
1955. Opisthobranchia of Sagami Bay, Supplement. Iwanami Shoten, Tokyo. 3 – 59 pp.; 20 plts.; 56 text figs.
- BEHRENS, David., 1980. Pacific coast nudibranchs: a guide to the opisthobranchs of the northeastern Pacific. Sea Challengers, Los Osos, Calif. 112 pp.; 162 color figs. (November 1980).
- BERTSCH, Hans, 1973. Zoogeography of opisthobranchs from tropical west America. Abstracts and Proceedings of the Fifth Annual Meeting of the Western Society of Malacologists, The Echo 5: 47-54. (5 March 1973).
1977. The Chromodoridinae nudibranchs from the Pacific coast of America. Part I. Investigative methods and supra-specific taxonomy. The Veliger 20 (2): 107-118; 3 text figs. (1 October 1977).
- BERTSCH, Hans, 1979. Tropical faunal affinities of opisthobranchs from the Panamic province (Eastern Pacific). The Nautilus 93 (2-3): 57-61 (23 April 1979).
- BERTSCH, Hans, and Scott Johnson, 1980. Preliminary analysis of the geographic and bathymetric distribution of Hawaiian chromodorids (Gastropoda: Opisthobranchia). Festivus 12 (6): 73-77; 2 text figs. (12 June 1980).
1981. Hawaiian nudibranchs. Oriental Publishing Co., Honolulu. 112 pp.; 6 black and white figs.; 131 color plates. (April 1981).

ZOOGEOGRAFIA COMPARATIVA

- 1982a. Three new species of dorid nudibranchs (Gastropoda:Opisthobranchia) from the Hawaiian Islands. *The Veliger* 24(3):208-218; 2 pls.; 5 text figs. (I January 1982).
- 1982b. Comparative zoogeography of Hawaiian and Pacific basin nudibranchs. *Western Society of Malacologists, Annual Report* 14:19 (13 July 1982).
- CARLQUIST, S., 1981. Chance dispersal. *American Scientist* 69(5):509-516; 5 text figs. (Sept.-October 1981).
- CARLTON, J.T., 1975. Introduced intertidal invertebrates. In: Smith, R.I. and J.T. Carlton (eds.), *Light's Manual: Intertidal invertebrates of the Central California coast*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. 17-25 pp.
- EMERSON, W.K., 1978. Mollusks with Indo-Pacific faunal affinities in the eastern Pacific Ocean. *The Nautilus* 92(2):91-96 (27 April 1978).
1982. Zoogeographic implications of the occurrence of Indo-Pacific gastropods on the west-American continental borderland. *Western Society of Malacologists, Annual Report* 14:13-14 (13 July 1982).
- JOKIEL, P., 1980. Solar ultraviolet radiation and coral reef epifauna. *Science* 207(4435):1069-1071; 1 text fig. (7 March 1980).
- KAY, E.A., 1979. Hawaiian Marine shells. Reef and Shore Fauna of Hawaii. Section 4: Mollusca. Bernice P. Bishop Museum Special Publication 64(4):xviii + 653 pp.; 195 text figs.
- KEEN, A.M., 1971. Sea shells of tropical west America. Marine mollusks from Baja California to Peru. 2nd edition Stanford University Press, Stanford, Calif. xiv - 1064 pp.; approx. 4000 half tone and line illustrations; 22 color plates. (1 September 1971).
- NORTH, W.J., 1976. Underwater California. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. 276 pp; 8 pls.; numerous text figs.
- NYBAKKEN, J.W., 1978. Abundance, diversity and temporal variability in a California intertidal nudibranch assemblage. *Marine Biology* 45(2): 129-146; 15 text figs. (February 1978).
- ROTONDO, G.M., V.G. Springer, G.A.J. Scott and S.O. Schlanger, 1981. Plate movement and island integration — a possible mechanism in the formation of endemic biotas, with special reference to the Hawaiian Islands. *Systematic Zoology* 30(1):12-21; 2 text figs. (May 1981).

- SCHELTEMA, R.S., 1971. Larval dispersion as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods. *Biol. Bull. (Woods Hole)* 140(2):284-322. (April 1971).
- THOMPSON, T.E., and G.H. Brown, 1976. British opisthobranch molluscs. Synopses of the British Fauna (New Series) No. 8. Academic Press, London. 203 pp.; i plt.; 105 text figs. (September 1976).
- THORSON, G., 1961. Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by ocean currents. In: Sears, M. (ed.), *Oceanography*, A.A.A.S., Washington. 455-474 pp.; 3 text figs.
- VALENTINE, J.W., 1973. *Evolutionary paleoecology of the marine biosphere*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. xv — 511 pp.
- ZINSMEISTER, W.J. y W.K. Emerson, 1979. The role of passive dispersal in the distribution of hemipelagic invertebrates, with examples from the tropical Pacific Ocean. *The Veliger* 22(1):32-40; 3 text figs. (1 July 1979).