

El género *Schilderia* Tomlin, 1930 (*Gastropoda*, *Cypraeidae*)

por

Angel A. LUQUE

INTRODUCCION

Tras la aceptación generalizada de la teoría de la tectónica de placas, la relación existente entre los movimientos de la corteza terrestre y la biogeografía de determinados grupos de animales marinos, ya sugerida por EKMANN (1953), ha sido objeto en los últimos años de estudios más detallados, como los realizados por VALENTINE (1971), HALLAM (1973) y STERRER (1973), entre otros, y, en lo que se refiere a los gasterópodos, los de ROBERTSON (1973) y FOIN (1976). El análisis biogeográfico de diversos taxones actuales, unido al de sus antecesores fósiles y la reconstrucción de la antigua geografía de la Tierra, permite, en muchos casos, averiguar de qué forma alcanzaron dichos taxones su distribución actual. Este tipo de análisis va a ser aplicado aquí al género *Schilderia* Tomlin, 1930 (*Gastropoda*, *Cypraeidae*).

El principal problema de esta clase de estudios es la relativa escasez de datos sobre la distribución geográfica de las especies fósiles, en comparación con los referentes a las especies actuales, así como los distintos criterios sistemáticos utilizados en la clasificación de estas últimas. Por ello, y en primer lugar, se tratará de aclarar la sistemática del género *Schilderia*, sometida a varios cambios en los últimos años.

ESTUDIO COMPARADO DE LAS ESPECIES ACTUALES

El género *Schilderia* pertenece, según SCHILDER y SCHILDER (1971), a la tribu *Zonariini*, comprendida en la subfamilia *Erroneinae* (= *Cypraeovulinae*). En todos los trabajos publicados hasta 1968 por F. A. Schilder en los que aparece mencionado este género, se le considera formado por cuatro especies actuales: *S. achatidea*

(Sowerby, 1837), de la región mediterránea occidental y costa occidental de Africa (subespecie *inopinata* Schilder, 1930) y de la península Ibérica; *S. langfordi* (Kuroda, 1938), de Japón, Mar de la China Meridional y Queensland (Australia) (subespecie *moretonensis* Schilder, 1965); *S. hirasei* (Roberts, 1913), de Japón, Mar de la China Meridional y Queensland (Australia) (subespecie *queenslandica* Schilder, 1966), y *S. teramachii* (Kuroda, 1938), de Japón y Mar de la China Meridional (SCHILDER, 1965a, b, 1968b). Posteriormente, SCHILDER (1969), incluyó en este género una quinta especie, *S. midwayensis* (Azuma y Kurohara, 1967). En una obra póstuma, terminada por su esposa y colaboradora, María, (SCHILDER y SCHILDER, 1971), las cuatro especies del Pacífico son incluidas en el nuevo género *Nesiocypraea* AZUMA y KUROHARA, 1967. Como se verá más adelante, estas dos últimas ordenaciones no están justificadas, ya que el género *Nesiocypraea* fue creado por AZUMA y KUROHARA (1967), para la nueva especie *N. midwayensis*, citada erróneamente por primera vez para la isla de Midway (su distribución conocida actualmente es el S. de Taiwan), basándose en la particular estructura de la rádula de esta especie, muy diferente de la rádula de las especies de *Schilderia*.

HABE (1970a), describió una nueva especie del género (*S. sakuraii*), del Mar de la China Meridional. La descripción se basa en la morfología de la concha de un solo ejemplar, sin ningún dato sobre la rádula. HABE (1970a), la considera estrechamente relacionada con *S. hirasei*; por ello, y aunque hasta ahora han sido encontrados muy pocos ejemplares, por lo que se desconocen aún muchos datos de interés, será incluida en el presente estudio.

Una segunda especie del género *Nesiocypraea* (*N. liseatae*), ha sido descrita por KILBURN (1975), procedente del S. de Mozambique. Los cuatro ejemplares conocidos

son "ex pisce", y su tamaño y morfología, muy semejantes a los de *N. midwayensis* (WHATMORE, 1977).

Morfología

Ante todo, es preciso señalar que la rareza de las especies actuales del género *Schilderia* es un obstáculo para el estudio exhaustivo de las mismas. La más común es *S. achatidea*, aunque todavía se desconocen muchos datos sobre ella. Las otras cuatro especies son mucho más raras, conociéndose, en el mejor de los casos, algunas decenas de ejemplares; la más frecuente es *S. hirasei*, siguiéndola por orden descendente de rareza *S. langfordi*, *S. teramachii* (sólo uno o dos ejemplares vivos en los últimos diez años, según KOSUGE, 1975) y *S. sakuraii*. Lo mismo ocurre con *Nesiocypraea midwayensis*, de la que se conocen sólo unos pocos ejemplares. La mayor parte de ellos figuran en museos o colecciones privadas de Japón, Australia y Estados Unidos, por lo que no ha sido posible su estudio morfológico directo. En su defecto, se han utilizado las descripciones e ilustraciones de KIRA (1962), SCHILDER (1965b, 1966), AZUMA y KUROHARA (1967), BURGESS (1970), HABE (1970a), WILSON y GILLET (1972), OKUTANI (1974), TAYLOR y WALLS (1975) y JANOWSKY (1979). En lo que se refiere a *S. achatidea*, se han estudiado alrededor de 60 ejemplares, de la colección del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, de la colección de la Cátedra de Invertebrados no Artrópodos de la Universidad Complutense, y de algunas colecciones privadas, junto a los datos de CROSSE (1896), VAYSSIÈRE (1921) y GHISOTTI (1967a).

La semejanza de *S. achatidea* con sus congéneres del Pacífico Occidental ha sido señalada por BURGESS (1970), TAYLOR y WALLS (1975) y CLOVER (1975); estos tres últimos autores hacen constar su parecido con *S. langfordi*. También SCHILDER (1965b), hace notar el parecido de *S. langfordi moretonensis* con *S. achatidea*.

Las semejanzas morfológicas principales quedan expresadas en la descripción que hace WENZ (1962), de los caracteres propios del género: "Concha medianamente grande, piriforme, ventrada, dorso liso con cuatro bandas (no siempre visibles) y con gruesas motas pardas, lados redondeados, sin gotas laterales, extremo anterior algo afilado; boca no estrecha, sobre todo en la parte anterior; labio externo bastante ancho y en declive por delante; dientes cortos y finos; diente terminal formado por un pliegue corto y oblicuo, muy claro; fósula ancha, bastante profunda, con finos denticillos; columela sin surco, generalmente lisa".

El género *Schilderia* es morfológicamente parecido al género *Zonaria*, incluido también en la tribu *Zonariini*, aunque la concha de este último es más sólida y deprimida, los dientes son más patentes, la fósula es bastante estrecha y poco visible, y con denticulos casi imperceptibles o inexistentes. A título comparativo, se incluirán también datos de la única especie mediterránea pertene-

ciente a este género, *Zonaria pyrum* (Gmelin, 1790), propios y tomados de GHISOTTI (1967b) y GEISEL (1977).

En lo referente al tamaño, sólo CROSSE (1896), VAYSSIÈRE (1921), KIRA (1962), GHISOTTI (1967a, b), HABE (1970a), OKUTANI (1974) y JANOWSKY (1979), mencionan los valores relativos a anchura y altura, además de los de longitud, lo que permite hallar las razones entre anchura y longitud, y altura y longitud, muy empleadas actualmente como caracteres sistemáticos (SCHILDER, 1965b, 1966; GHISOTTI, 1967a, b). Por ello, se utilizarán los valores citados por estos autores, por otra parte muy semejantes a los obtenidos por el resto de los autores citados, incluyendo los propios para los ejemplares de *S. achatidea* y *Zonaria pyrum* estudiados. En la tabla 1 se incluyen, además de los valores (en mm) para la longitud (L), anchura (A) y altura (H), y las razones anchura/longitud (A/L) y altura/longitud (H/L), los datos relativos al número de dientes labiales (NDL) y columelares (NDC), y los de coloración.

Como se observa en la tabla, aunque el tamaño de la especie mediterráneo-atlántica es notablemente inferior al de las especies del Pacífico Occidental, las relaciones anchura/longitud y altura/longitud son bastante semejantes en todas las especies de *Schilderia*. El número de dientes labiales y columelares es también parecido, con excepción de *S. hirasei queenslandica*, en la que son algo más numerosos. *Nesiocypraea midwayensis* se diferencia, por su pequeño tamaño y escaso número de dientes columelares, del resto de las especies, pese a sus parecidas proporciones; por su modelo de coloración (parecido al de *S. hirasei*), puede considerarse como lejanamente emparentada con las mismas. Con respecto a los caracteres morfológicos analizados, *Zonaria pyrum* puede considerarse como una especie próxima a las del género *Schilderia*. Como dato significativo hay que hacer constar que el modelo de coloración de las siete especies es único en toda la familia *Cypraeidae*.

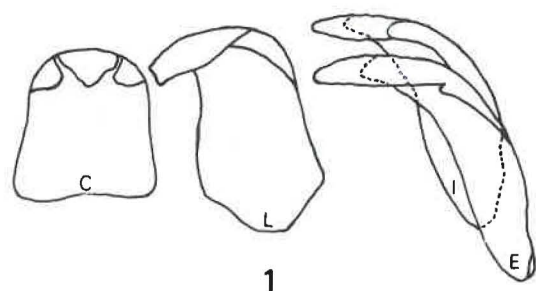
Sobre la morfología del animal apenas se conocen datos. Según SCHILDER (1965b), el animal de *S. langfordi moretonensis* es de color anaranjado intenso. Según VAYSSIÈRE (1921), el color del animal de *S. achatidea* (en alcohol) es amarillento-anaranjado en el pie y anaranjado en los bordes del manto, cuyas papilas son grises con verrugas blancas, descripción que coincide con la facilitada por MALDONADO (1978, com. pers.), sobre el animal vivo, y, en líneas generales, con las de GHISOTTI (1967a) y BURGESS (1970). En *Zonaria pyrum* el pie y los tentáculos cefálicos son de color anaranjado, y el manto rojo oscuro-castaño con papilas amarillentas (GEISEL, 1977).

Anatomía

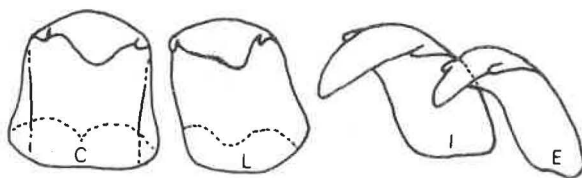
La única estructura anatómica estudiada en todas las especies, con excepción de *S. sakuraii*, es la rádula, de tipo teniogloso. La morfología de la misma es muy unifor-

ESPECIE	L	A	H	A/L	H/L	NDL	NDC	COLORACION		
								Base	Dorso	Lados
<u>S. achatidea</u> (Sowerby, 1837)	33'5-42	22'5-26	18-21	0'67-0'61	0'53-0'50	27-28	21-23	Blanca	Crema, con numerosas manchitas pardo-rojizas, a veces unidas en una mayor	Anaranjado pálido
<u>S. hirasei</u> (Roberts, 1913)	40-48	-31'5	-26*	-0'65	-0'54	23-26*	27*-32	Blanca	Rosa pálido, con una gran mancha pardo-rojiza casi central	Frecuentemente con una banda de manchitas pardo-rojizas
<u>S. hirasei queenslandica</u> Schilder, 1966	56'9	34'7	29'6*	0'61	0'52	33	37	Blanca amarillenta	Blanquecino, moteado de color pardo-amarillento, con una mancha grande castaña	Manchitas pardas muy pálidas
<u>S. langfordi</u> (Kuroda, 1938)	50-53'2	31*-33'5	26-	0'62-0'63	0'52-	27-29	24-25	Anaranjada o blanca	Crema, moteado de castaño rojizo oscuro	Sin manchas, de color anaranjado-rojizo (o blanquecino)
<u>S. langfordi moretonensis</u> Schilder, 1965	53'8-64'7	33-37'5	26'9*-31'9*	0'58-0'62	0'50-0'49	27-28	25-26	Anaranjada	Blanco, con manchas irregulares de color herrumbre	Anaranjado-rojizo
<u>S. teramachii</u> (Kuroda, 1938)	54'2-78	35'8-47	28'5-39'5	0'66-0'60	0'52-0'50	-28*	-22*	Blanca	Amarillento pálido, con motas de color castaño brillante	Con bandas castañas claras, con motas más oscuras
<u>S. sakuraii</u> Habe, 1970	44-44'9	27-28'7	22'5-24'2	0'61-0'63	0'51-0'53	26-25	25-24	Blanca	Crema-rosado, con manchas castaño-rojizas y líneas transversales cortas, formando un dibujo parecido a una red	Blanco-castaño claro
<u>Nesioecypraea midwayensis</u> Azuma y Kurohara, 1967	18-21'5	12-13'5	-11'4*	0'66-0'62	-0'53	—	10-11	Amarillenta-crema	Crema, con una mancha castaña grande rodeada por manchitas irregulares castaño-cremas	Crema, con manchas castañas en ambos extremos
<u>Zonaria pyrum</u> (Gmelin, 1790)	33-40	19-25	16-20'5	0'57-0'62	0'48-0'51	20-23	18-18	Anaranjada	Pardo-amarillento, tendiendo a rojizo, con manchas irregulares más claras y más oscuras	Anaranjados

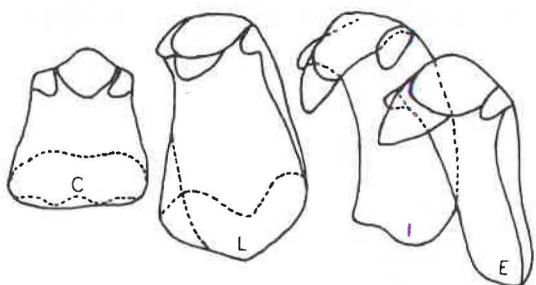
* Estimado



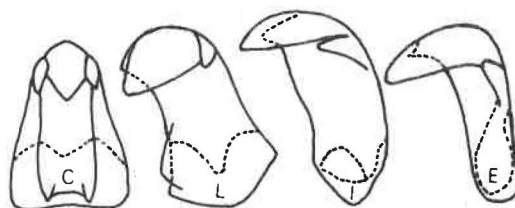
1



2



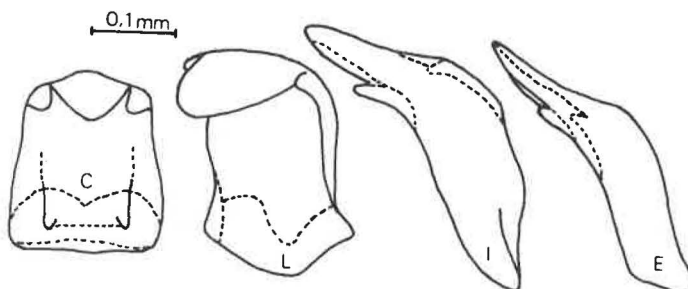
3



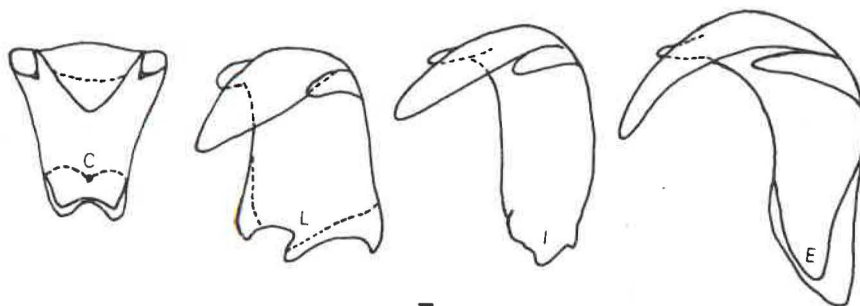
4



5



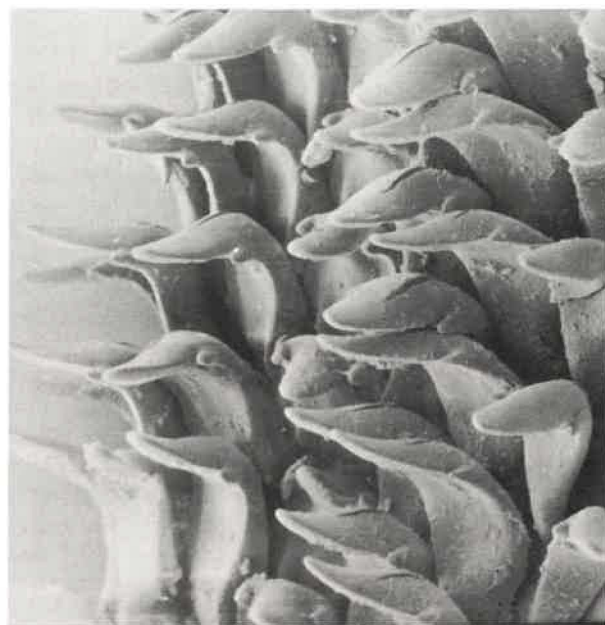
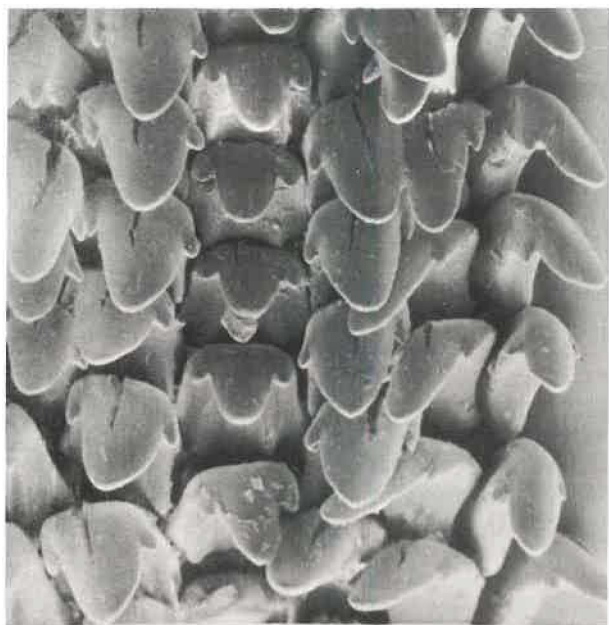
6



7

Rádulas de:

- 1: *S. hirasei* Según AZUMA, 1960). Dimensiones del diente central: 0,17 – 0,18 mm.
- 2: *S. teramachii* (según OKUTANI, 1974).
- 3: *S. langfordi* (según AZUMA, 1960). Dimensiones del diente central: 0,20 x 0,16 mm.
- 4: *S. langfordi moretonensis* (según SCHILDER, 1965b). Anchura del diente central: 0,329 mm.
- 5: *Zonaria pyrum* (según VAYSSIÈRE, 1929). Aproximadamente x 100.
- 6: *S. achatidea* (original). Dimensiones del diente central: 0,21 x 0,17.
- 7: *Nesiocypraea midwayensis* (según AZUMA y KUROHARA, 1967, algo modificado según AZUMA, 1978, corr. pers.). Dimensiones del diente central: 0,1 x 0,1 mm.



— Fragmento de rádula de *S. achatidea*, fotografiado mediante el microscopio electrónico de barrido (aproximadamente $\times 100$).

me dentro de la familia, y sólo existen pequeñas diferencias relativas a las proporciones de los dientes y a la forma de las cúspides de los mismos. A pesar de ello, y como ampliación de lo dicho sobre la sistemática del género, se tratará brevemente este tema, considerándolo como un carácter sistemático más a tener en cuenta.

El material utilizado en el estudio anatómico ha sido el siguiente: esquemas radulares de AZUMA (1960, 1978 corr. pers.) para las especies de *Schilderia* japonesas; de AZUMA y KUROHARA (1967), y modificaciones según AZUMA (1978, corr. pers.) para *Nesiocypraea midwayensis*; de SCHILDER (1965b), para *S. langfordi moretonensis*; de OKUTANI (1974), para *S. teramachii*; de VAYSSIERE (1921), para *S. achatidea*, y de VAYSSIERE (1929), para *Zonaria pyrum* que, como anteriormente, se incluye a título comparativo. La rádula de un ejemplar de *S. achatidea* procedente de Altea (Alicante), de dimensiones $33 \times 20 \times 16$ mm, ha sido también estudiada mediante el microscopio óptico y el microscopio electrónico de barrido. Los restos de partes blandas ya secos existentes en el interior de la concha fueron tratados con NaOH al 5 por 100 durante 24 horas, obteniéndose de esta forma tres fragmentos de rádula, con un total de unas 50 filas de dientes. Para su estudio con el microscopio óptico, dos de estos fragmentos se pasaron por alcohol de 70°, de 96° y absoluto, y se montaron en bálsamo de Canadá diluido, tras haber separado las piezas dentarias, que fueron dibujadas mediante un microscopio Reichert con cámara clara. Para su estudio con el microscopio electrónico de barrido, un fragmento se pasó por alcohol de 70°, 96° y absoluto; las fotografías se realizaron con el microscopio JEOL JSM-S1 del Departamento de Morfología Microscópica de la Universidad

Complutense, utilizando película Kodak Verichrome VP-120.

Como puede observarse en la lámina, existe un notable parecido entre la rádula de *S. achatidea* y la de sus congéneres del Pacífico, especialmente de *S. langfordi*; este parecido, con respecto a la subespecie *S. langfordi moretonensis*, es señalado por SCHILDER (1965b), basándose en VAYSSIERE (1921), y citando como caracteres coincidentes el denticulo basal del diente central (no representado por AZUMA, 1960) y las proporciones del diente central, que es más alto que ancho. El diente central de *N. midwayensis* se diferencia del de todas las demás especies de la familia *Cypraeidae* por su forma trapezoidal invertida.

En resumen, las semejanzas existentes entre los caracteres radulares y morfológicos de *S. achatidea*, *S. hirasei*, *S. langfordi* y *S. teramachii*, por un lado, y las diferencias existentes entre los de estas cuatro especies y *Nesiocypraea midwayensis*, por otro, permiten incluir a las primeras en un mismo género (*Schilderia*) y separar a la última en un género aparte (*Nesiocypraea*). Según la opinión de SCHILDER (1968a), *N. midwayensis* "representa una rama extrema de los *Erroneinae* evidentemente relacionada con el género *Schilderia*...; sólo el carácter de la rádula prueba su rango genérico".

Ecología

Los escasos datos ecológicos conocidos sobre las cinco especies de *Schilderia*, se reducen casi exclusivamente a su distribución batimétrica, y son también semejantes.

Los ejemplares vivos de *S. achatidea* son dragados en-

tre 35 y 50 brazas (65 – 100 m) en fondos de arena, sobre trozos de coral y rocas, según BURGESS (1970). HIDALGO (1911), dice que, según Gavalá, esta especie “vive en llanuras de arena, entre arrecifes de corales (sic) de 16 a 40 brazas”. PALLARY (1900), la cita de “fondos de 20 a 60 m de profundidad, frecuentemente adherida a troncos de árboles, dragados por las redes de pareja en la zona de laminarias”. SPADA y GARAVELLI (1969), junto a *Zonaria pyrum* sobre esponjas en una gruta submarina a unos 8 m. FRANCHINI (1968), señala el hallazgo de un ejemplar vivo a unos 50 m, sobre una pared rocosa con biocenosis coralígena, en la que predominaba el porífero *Axinella*, durante una inmersión con equipo autónomo. REVERTE (1978, com. pers.), capturó en la misma forma un ejemplar vivo sobre un trozo de ánfora, a unos 25 m. MALDONADO (1978, com. pers.), obtuvo ejemplares vivos, capturados por las redes de arrastre en fondo de arena, entre 25 y 50 m. RAMALHO (1979), por arrastre entre 25 y 70 brazas (45 – 128 m), en fondo de arena lodosa, próximo a rocas. SABELLI y SPADA (1979), citan como hábitat el piso circalitoral, sobre fondo detrítico-fangoso. Por último, SIERRA (1979, com. pers.), señala que esta especie se encuentra entre 50 y 100 m, en fondos de arena gruesa, o de piedras planas con rodales de arena gruesa, de noche; de día, se hallan ejemplares en el interior de conchas vacías de *Charonia* y *Pinna*, y en las esponjas llamadas “busaneras” por los pescadores, ya que en ellas se encuentran también “búsanos” (*Murex brandaris* L.).

HABE (1970a), no menciona la profundidad a la que se encontró el holotipo de *S. sakuraii*, aunque probablemente fue capturada por pesqueros de Taiwan en aguas profundas; JANOWSKY (1979), cita un ejemplar capturado por un pesquero de coral a unos 100 m.

S. hirasei es recogida por las redes de los pescadores entre 30 y 100 brazas (55 – 180 m) (BURGESS, 1970); 100 – 150 brazas (180 – 275 m) (KIRA, 1962) y 140 – 230 m (KOSUGE, 1975). *S. langfordi*, entre 40 y 100 brazas (73 – 180 m) (BURGESS, 1970); casi a la misma profundidad que *S. hirasei* (KIRA, 1962), o entre 140 y 180 m (KOSUGE, 1975). *S. teramachii*, a unas 70 brazas (128 m) (BURGESS, 1970), entre 100 y 200 brazas (180 – 360 m) (KIRA, 1962), a 135 m, en un banco rocoso submarino (OKUTANI, 1974) y entre 140 y 200 m (KOSUGE, 1975). Las subespecies australianas, *S. hirasei queenslandica* y *S. langfordi moretonensis*, son dragadas a 70 brazas (128 m) y de 60 a 100 brazas (100 – 180 m), respectivamente (SCHILDER, 1965b, 1966). El hecho de ser capturadas por redes de arrastre indica, a juicio de BURGESS (1970), que viven en fondo liso, probablemente de arena o de fango grueso.

Esta relativa semejanza batimétrica resulta más significativa si se considera que de las 186 especies que describe BURGESS (1970), apenas un 10 por 100 vive en profundidades de este tipo. Sólo 17 especies, incluyendo a cuatro del género *Schilderia*, viven, según este autor, a más de 40 brazas (73 m), y poco más de una docena viven a una profundidad dudosa, pero que se supone de este orden. Algunas de las especies descritas con poste-

rioridad a la obra de BURGESS (1970), como *S. sakuraii*, son también de aguas profundas. La mayoría de las especies, pues, viven en aguas someras y cálidas.

La temperatura media anual del agua a 200 m de profundidad en la costa E. de Tokyo, oscila entre 10 y 15° C, y es de unos 15° C a esta misma profundidad al N. de las islas Ryu-kyu (EKMAN, 1953). Según OKUTANI (1967), en la bahía de Sagami, al S. de Tokyo, la temperatura media anual se mantiene siempre por encima de los 10° C a unos 200 m. En la región donde se encuentran las tres especies de *Schilderia* japonesas (bahía de Tosa y alrededores) situada entre las dos zonas mencionadas, las temperaturas medias a 200 m deben ser algo superiores a las mínimas del E. de Tokyo, y más cercanas a los 15° C que existen en las islas Ryu-kyu. No se dispone de datos de temperatura del Mar de la China Meridional, ni de la zona del cabo Moreton (Queensland, Australia), donde también se encuentran especies de *Schilderia*, aunque, basándose en la latitud, pueden suponerse unos valores parecidos. En el Mediterráneo Occidental, la temperatura superficial oscila a lo largo del año entre 16 y 25° C, variando menos a cierta profundidad, en Mónaco, oscila entre 12,5 y 16° C a 70 m durante todo el año (EKMAN, 1953). La temperatura del agua en que viven las diferentes especies parece ser, pues, bastante similar, y es, de acuerdo con FOIN (1976), el único factor ambiental que influye en la distribución de las especies de la familia *Cypraeidae*.

De la semejanza de coloración, expuesta en el apartado dedicado a morfología, pueden deducirse algunas conclusiones de tipo ecológico. El color de la concha de las especies de esta familia (y de otros muchos gasterópodos) se debe al depósito de pigmentos procedentes de su alimento habitual u obtenidos como productos secundarios de procesos metabólicos, segregados por células de la superficie externa del manto. Los principales grupos de pigmentos presentes en las conchas de la familia *Cypraeidae* son: los carotenoides (que suelen formar los colores rojo, anaranjado y amarillo), las melaninas (negro y pardo) y las porfirinas (TAYLOR y WALLS, 1975; KENNEDY, 1979). Aunque una gran parte de las especies son más o menos omnívoras, algunas tienen una alimentación carnívora especializada. Las especies del género *Zoila*, del W. y S. de Australia, se alimentan de esponjas (WILSON y McCOMB, 1967), y viven también a bastante profundidad (10 – 180 m). Su coloración castaño-parda es bastante parecida a la de las esponjas sobre las que se hallan, por lo que puede deberse a depósito de pigmentos procedentes de las mismas. Los principales pigmentos responsables de la coloración de las esponjas son los carotenoides, especialmente de los colores amarillo, anaranjado y rojo; en el caso del Axinélido *Axinella cristagalli*, de color rojo, el carotenoide encontrado es el astaceno (KENNEDY, 1979). Se conocen cuatro datos que permiten deducir que *S. achatidea* se alimenta de esponjas y, probablemente, del grupo de los Axinélidos; tres de ellos son las citas anteriormente mencionadas de SPADA y GARAVELLI (1969), FRANCHINI (1968) y SIERRA (1979, com. pers.). El cuarto

lo constituye la observación de VAYSSIERE (1921), que encontró en el cuerpo de *S. achatidea* "entre pequeños granos de arena, numerosos restos de esponjas silíceas, con espículas largas y en forma de alfiler". Este tipo de espículas es característico de las demosponjas de la familia Axinélidos, cuyo esqueleto está formado por megascleras en estilos o anfioxas (GADEA, 1947), de forma muy parecida a las descritas por VAYSSIERE (1921), y que, además, son generalmente de color amarillo-anaranjado y viven en zonas oscuras (cuevas, fondos coralígenos o a bastante profundidad) en el Mediterráneo y Atlántico Nororiental. No se conoce nada acerca de los hábitos alimenticios de las especies de *Schilderia* del Pacífico, pero puede suponerse, con las debidas reservas, que éstos sean parecidos a los de *S. achatidea*, por cuanto la coloración de la concha también lo es y existen diversas especies de Axinélidos en la región Indo-Pacífica.

Biogeografía

Las especies actuales del género *Schilderia* tienen una distribución discontinua, ocupando varias áreas muy separadas geográficamente.

HABE (1970a), cita como localidad tipo para *S. sakuraii* el Mar de la China Meridional. JANOWSKY (1979), el SW. de Taiwan para el ejemplar que describe, y el SE. de Japón y el N. y S. de Taiwan para otros ejemplares.

La subespecie nominativa de *S. hirasei* ocupa, según BURGESS (1970), la zona comprendida entre el estrecho de Kii y la bahía de Tosa, al SE. de Japón; según KIRA (1962), la zona comprendida entre Wakayama y la prefectura de Kōchi, algo más amplia que la citada por BURGESS (1970). HABE (1970a), extiende su distribución al Mar de la China Meridional. KOSUGE (1975), la cita para la isla de Sumiso, cerca de la isla de Hachijo (límite N. de distribución), la isla de Izu, Minabe (península de Kii), costa del Pacífico de la isla de Shikoku y Mar de la China Oriental. El ejemplar tipo de *S. hirasei queenslandica* procede del cabo Moreton (Queensland).

La subespecie nominativa de *S. langfordi* ocupa según BURGESS (1970), KIRA (1962) y KOSUGE (1975), aproximadamente la misma zona que *S. hirasei* en el Japón; también se encuentra, según HABE (1970a), en el Mar de la China Meridional y según KOSUGE (1975), en el Mar de la China Oriental. *S. langfordi moretonensis* (SCHILDER, 1966), procede también de los alrededores del cabo Moreton (Queensland).

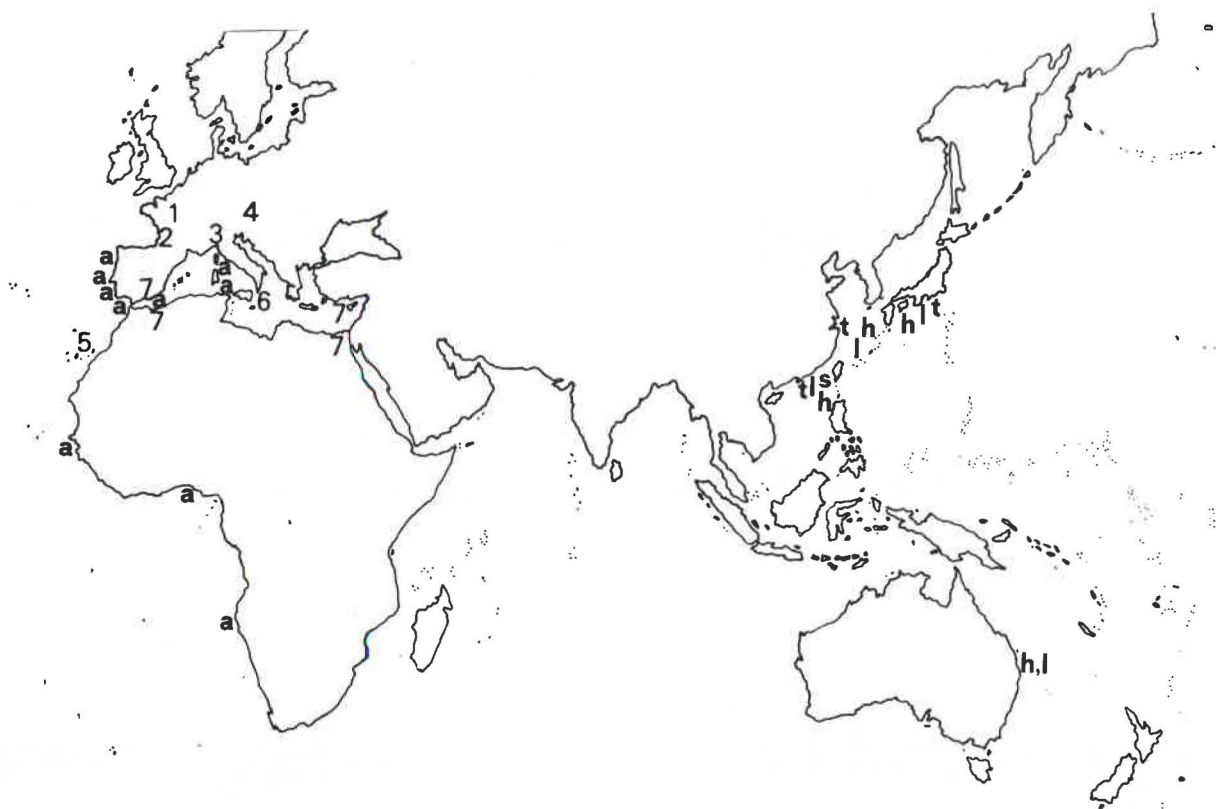
Según BURGESS (1970), *S. teramachii* ocupa el estrecho de Kii y sus alrededores; KIRA (1962), extiende el área de distribución desde la prefectura de Wakayama a Kyushu; HABE (1970a), amplía igualmente su distribución al Mar de la China Meridional. OKUTANI (1974), la cita desde el SW. de la península de Kii hasta la prefectura de Kōchi, y las islas Goto, al W. de Kyushu, además de una nueva localidad en un barco sumergido, cerca de la isla de Hachijo. Por último, KOSUGE (1975), cita algunos ejemplares muertos, probablemente semifósiles, de

Shang-Haing (China continental).

Schilderia achatidea se distribuye por el Mediterráneo occidental y la costa occidental de África, hasta cabo Frio, excepto en el golfo de Guinea (BURGESS, 1970). La distribución de esta especie no es, sin embargo, conocida con toda exactitud. En el Mediterráneo, las únicas zonas seguras (GHISOTTI, 1967a), son la costa N. de Marruecos, Argelia (PALLARY, 1900), y el S. y SE. de España. Son muy dudosas una gran parte de las localidades citadas por HIDALGO (1906-7, 1917), en la costa catalana (Rosas, Mataró), en la que no es citada por ALTIMIRA (1975, 1976), o en Baleares (Isla del Aire, Menorca), así como las citas para el sur de Francia (Tolón, Niza, etc.), Italia (Nápoles), Túnez (no citada por GHISOTTI, 1972), y Rodas. No se posee ninguna referencia reciente que indique que esta especie se halle más al N. de Altea (Alicante) en la costa mediterránea española (VALLEDOR, 1978, com. pers.), habiéndose encontrado también recientemente en Santa Pola (Alicante) (REVERTE, 1978, com. pers.). GHISOTTI (1974), cita algunos ejemplares para Fuengirola (Málaga); MALDONADO (1978, com. pers.), entre Fuengirola y Marbella (Málaga), y SIERRA (1979, com. pers.), en la costa de Almería. Las citas más recientes para el resto del Mediterráneo son las de FRANCHINI (1968), de un ejemplar vivo en la isla de Capraia (Archipiélago Toscano, al N. de Córcega), de SPADA y GARAVELLI (1969), de un ejemplar vivo en cabo San Vito (Sicilia), otro en la isla de Lampedusa (estrecho de Sicilia) y un tercero en cabo Castello (Catanzaro, Calabria); y de GARAVELLI y MELONE (1971), de tres ejemplares en la isla de Lampedusa.

En el Atlántico, se encuentra en la bahía de Cádiz (pesqueras El Duro, El Limpio y La Caballa, según HIDALGO, 1911) y en la costa Noroccidental de África (costa de Rabat, según PASTEUR-HUMBERT, 1962). RAMALHO (1979), la cita para Faro, Sagres, Sines, Foz do Arelho, Peniche, Ovar y Caminha (Portugal) y Vigo (España), que constituye el límite N. de distribución. SCHILDER (1969, 1971), no la cita entre Portugal y Senegal, mencionándola sólo para Angola. CLOVER (1976), la cita para Senegal, Nigeria y Angola (subespecie *inopinata* Schilder, 1930). Las últimas publicaciones sobre la fauna de moluscos del Sahara y Mauritania no citan esta especie, entre los paralelos 16 y 20° N., de 20 a 80 m de profundidad, entre los 18 y 21° N. de 20 a 1100 m, y entre los 20 y 23° N. de 20 a 200 m (ALTIMIRA, 1974; TALAVERA, 1975; ALTIMIRA, 1978).

Siguiendo a SCHILDER (1969), pueden distinguirse dos tipos de discontinuidad con respecto a la distribución de las especies de la familia *Cypraeidae*: latitudinal y longitudinal. En el primer tipo se incluyen unas pocas especies que, como *S. achatidea*, *S. langfordi* y *S. hirasei*, viven en dos áreas opuestas (norte y sur), separadas por una zona ecuatorial más o menos amplia en la que no aparece la especie en cuestión. SCHILDER (1969), denomina a esta discontinuidad "bipolar" (en sentido amplio) y la supone debida a una distribución paralela de las temperaturas del agua, o bien (sobre todo en el caso de las



Distribución geográfica de las especies actuales (letras) y fósiles (números) del género *Schilderia*.

Abreviaturas: a) *S. achatidea*; h) *S. hirasei*; l) *S. langfordi*; s) *S. sakuraii*; t) *S. teramachii*. Para los números, ver tabla 2.

especies que viven a bastante profundidad, como las del género *Schilderia*, a falta de exploración de las aguas profundas de la zona ecuatorial intermedia.

El segundo tipo de discontinuidad, la longitudinal o "bicentral" (SCHILDER, 1969), se da entre taxones emparentados, situados al E. y al W. de una determinada zona en la que no aparecen especies que sirvan de nexos de unión. Puede considerarse como tal a la existente en el género *Schilderia*, entre la especie mediterráneo-atlántica y las especies del Pacífico, aunque SCHILDER (1969), no la incluye entre sus ejemplos, quizá por considerar "posiblemente separables genéricamente a las especies del Pacífico". Tampoco FOIN (1976), incluye este problema en su apartado sobre aspectos de la biogeografía de los cipreidos que quedan por explicar, aunque hace constar que alguna de las supuestas distribuciones disyuntas pueden deberse a la invalidez del criterio sistemático utilizado, como el de "incluir al género *Nesio-cypraea*" (que considera formado por las especies *N. midwayensis*, *N. hirasei*, *N. langfordi* y *N. teramachii*) "en

la tribu *Zonariini*".

Dado que la existencia de una barrera de aguas frías impide, en la actualidad, la dispersión de especies de la familia *Cypraeidae* entre el Indo-Pacífico y el Atlántico-S. (FOIN, 1976), este tipo de distribución discontinua no puede explicarse más que como el resultado de la extinción en el pasado de unas "especies de unión" que ocuparían la zona intermedia, y que ha conducido a que las dos ramas separadas se desarrollen independientemente (SCHILDER, 1969). Es el caso de la tribu *Bernayini*, ampliamente distribuida a lo largo del Mar de Tethys durante el Paleógeno, y que dio lugar a cuatro reliquias actuales: *Bernaya teulerei*, de Arabia; *B. fultoni*, de Sudáfrica; *B. catei*, del W. de Australia, y *Siphocypraea mus*, de Sudamérica (SCHILDER, 1969). Una vez comprobado el estrecho parentesco existente entre las especies actuales del género *Schilderia*, con relación a sus caracteres morfológicos, radulares y ecológicos, sólo resta conocer la distribución estratigráfica y geográfica de las especies fósiles de este género.

ESTUDIO DE LAS ESPECIES FOSILES

Además de las cinco especies actuales, el género *Schilderia* comprende 10 especies fósiles (según SCHILDER y SCHILDER, 1971), entre las que se halla la especie tipo del género: *S. utriculata* (Lamarck, 1810), del Plioceno superior (Plasenciense) de Astigiano, provincia de Alessandria (Italia). La distribución geográfica y estratigráfica de las diez especies puede resumirse en la tabla 2, según datos tomados de SCHILDER y SCHILDER (1971), GLIBERT (1963), CAPROTTI (1970), PAVIA y DEMAGISTRIS (1970) y WENZ (1962), de cuyo estudio puede elaborarse una hipótesis acerca de la historia del género.

TABLA 2

Distribución estratigráfica y geográfica de las especies fósiles de *Schilderia*.

Abreviaturas: BURD = Burdigaliense; HELV = Helveciense; TORT = Tortoniense; TABI = Tabiniense; PLAS = Plasenciense; PLEIST = Pleistoceno.

Zonas geográficas: 1) Cuenca del Loira (Francia); 2) Landas, Burdeos (Francia); 3) SE. de Francia, Liguria, Piemonte (N. de Italia); 4) Cuenca de Viena (Austria); 5) Canarias; 6) Calabria, Sicilia (S. de Italia); 7) España, Argelia, Rodas, Chipre, Egipto. (Ver texto y mapas).

ESPECIE	MIOCENO			PLIOCENO		PLEIST
	BURD	HELV	TORT	TABI	PLAS	
<i>S. columbaria</i>	1,2	1?	1?			
<i>S. subglobosa</i>	2	3	4			
<i>S. transsylvanica</i> ..			4			
<i>S. labrocostata</i>			4?			
<i>S. utriculata</i>			3,5		3,7	6
<i>S. semidentulata</i> ..		3	4			
<i>S. saccoi</i>		3				
<i>S. flavicula</i>			3		3,6	
<i>S. taurovalis</i>		3,4	3,4			
<i>S. dujardini</i>		1				

Las especies más antiguas vivían en el "Mar del Norte" del Mioceno Inferior, de carácter subtropical, que "probablemente se comunicaba durante el Oligoceno con el Tethys, a través de las actuales llanuras polaca y rusa, y la zona hoy ocupada por el Mar Caspio y la meseta del Irán" (CAPROTTI, 1972). En la tabla, se observa una creciente tendencia a colonizar aguas más meridionales y orientales, posiblemente debido al progresivo descenso de las temperaturas en el N., ocurrido durante el Mioceno (EKMAN, 1953). Este hecho es más patente en el Tortoniense, donde se da la mayor abundancia de especies, en el que solo una (*S. columbaria*) pertenece a la región nórdica francesa. La crisis del Messiniense lleva a la extinción a la mayor parte de las especies de la fauna miocénica mediterránea y, entre ellas, a las especies de *Schilderia*. El aislamiento del Paratethys y su posterior transformación en un lago interior salobre (HSU, 1978), conduce a la desaparición a las especies de *Schilderia* centroeuropeas. La única especie presente en el N. de Francia desaparece también, quizá a consecuencia del descenso de la temperatura.

Cuando al principio del Plioceno se restablecen las condiciones favorables en el Mediterráneo, sólo dos especies (*S. utriculata* y *S. flavicula*) recolonizan el Mediterráneo, procedentes del Atlántico. La primera, muy

parecida a *S. achatidea*, que aparece en el Tortoniense en Gran Canaria, parece confirmar esta hipótesis; no es segura su presencia en el Plioceno Inferior y desaparece en el Pleistoceno. *S. flavicula*, de la que no se conocen fósiles atlánticos, es probable que encontrara su refugio como otras especies de animales marinos de la fauna miocénica del Mediterráneo, en la costa SW. de la península Ibérica y NW. de África. Esta especie se considera el antecesor de *S. achatidea*, que en el Pleistoceno ya aparece en el S. de Italia (Montepellegrino, Sicilia) (PAVIA y DEMAGISTRIS, 1970).

La distribución actual de *S. achatidea* en el Mediterráneo, confinada preferentemente en la parte meridional, puede deberse a las fluctuaciones climáticas ocurridas durante el Cuaternario. El descenso de la temperatura pudo empujar a esta especie a una distribución más meridional (costa W. de África), en aguas más cálidas, acompañada probablemente de sucesivas extinciones de la especie en la cuenca mediterránea durante las glaciaciones, y reintroducciones de la misma a partir de la "reserva" de la costa occidental de África en los períodos interglaciales. En este caso, pues, podría decirse que *S. achatidea* está actualmente recolonizando su antigua zona de distribución en el Mediterráneo.

Todo lo expuesto hasta ahora concuerda en líneas generales con la hipótesis de RUGGIERI (1967), sobre la evolución de la fauna mediterránea a partir del Mioceno, independientemente del modelo que se considere sobre el origen de las evaporitas del Mediterráneo (FREDJ, 1974; GRECCHI, 1978). Es más difícil elaborar una hipótesis que explique como el género *Schilderia* alcanzó el Pacífico Occidental.

De acuerdo con FOIN (1976), "es posible identificar el sentido de migración si se supone que la región con mayor riqueza de especies es la donante". En lo que respecta al género *Schilderia* (y, en general, a la tribu *Zonariini*), parece evidente que su centro de dispersión es el W. del Tethys, basándose en el registro fósil conocido. El sentido de dispersión debió ser, pues, hacia el E., lo que concuerda con las conclusiones de ADAMS (1967) respecto a los foraminíferos, de la existencia de movimientos faunísticos en dirección del Mediterráneo al Indo-Pacífico, aunque el autor hace constar que no espera que sus conclusiones sean aplicables a otros grupos de invertebrados marinos con larvas planctónicas. La actual impresión de una expansión hacia el W. de la fauna indopacífica sería, según DOV POR (1978), un fenómeno relativamente moderno.

Según la mayor parte de los autores (RUGGIERI, 1967; CAPROTTI, 1972), sin embargo, la comunicación del Tethys con el "Mar del Norte" desaparece, al igual que la comunicación con el Indico antes del Mioceno Medio; otros autores, como EKMAN (1953), sugieren la existencia de una comunicación a nivel del Mar Rojo, quizá intermitente, incluso en el Plioceno. Esta es una de las hipótesis propuestas por GRECCHI (1978), para explicar la presencia en el Plioceno mediterráneo de ciertas especies de afinidad indopacífica, cuya procedencia de la "reserva" atlántica es muy dudosa, junto a la de

persistencia en algunas zonas aisladas del Mediterráneo, de condiciones marinas casi normales durante la crisis del Messiniense.

En el primer caso, ninguno de los fósiles conocidos del género *Schilderia* parece ser lo suficientemente antiguo como para confirmar una migración hacia el E., que debió haberse producido en el Mioceno Inferior o incluso antes. Una migración durante el Plioceno es improbable, porque seguramente se habrían encontrado especies actuales de unión en el Indico, e implicaría que las especies del Pacífico fueran descendientes directos de las dos únicas especies supervivientes en el Plioceno (*S. utriculata* o *S. flavicula*), con lo que su parecido con *S. achatidea* sería mayor que el existente.

No se conocen fósiles de *Schilderia* más al E. de la región centroeuropea. El hallazgo de especies fósiles de este género en el espacio intermedio entre esta zona y el E. de Asia confirmaría la hipótesis de que ocupó una distribución en algún momento continua, o bien utilizó las últimas posibilidades de dispersión hacia el E. que le ofrecía un Mar de Tethys en progresiva regresión para alcanzar su zona de distribución actual en el Pacífico. Quizá haya que buscar, por otra parte, el origen de esta distribución discontinua en el género que SCHILDER (1939), considera como antecesor de *Schilderia* y de *Zonaria*: *Zonarina*. Este género, morfológicamente bastante parecido a *Schilderia*, aparece al comienzo del Mioceno (Aquitaniense), alcanza su apogeo en el Helveciense y desaparece al final del Tortonense; su distribución geográfica es muy similar a la de *Schilderia*. En *Zonarina* sería más probable una vía directa de migración desde el "Mar del Norte" hasta el Indico, a través del brazo de unión existente hasta finales del Oligoceno o principios del Mioceno, originando después especies muy parecidas en el E. y en el W. Esta hipótesis sería confirmada de ser exacta la cita de WENZ (1962), que menciona el Indostán como una de las localidades para *Zonarina*, además de Europa; SCHILDER y SCHILDER (1971), no hacen constar este dato.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a D. Rafael Alvarado Ballester, director de la Memoria de Licenciatura de la que procede este trabajo, la revisión del mismo; a D. Joaquín Templado Castañón, D. Julio Alvarez Sánchez y D. Salvador V. Peris, sus valiosos consejos y críticas; a D. Alfredo Carrato Ibáñez, las facilidades concedidas para la utilización del microscopio electrónico de barrido, y a D. Ramón Anadón la realización de las fotografías de la rádula de *S. achatidea*. Por último, agradezco su colaboración a todas aquellas personas que me han proporcionado datos y bibliografía y, muy especialmente, a los señores A. Maldonado Quiles (†), J. Reverté García-Alcaraz, A. Valledor de Lozoya, A. Sierra García, M. Tabakotani (EE. UU.) y M. Azuma (Japón), sin cuya ayuda no hubiera sido posible la realización de este trabajo.

RESUMEN

Se ha realizado un estudio comparado de las cinco especies actuales comprendidas en el género *Schilderia*, desde el punto de vista anatómico (radular), conchológico y ecológico, que indica el estrecho parentesco existente entre la especie mediterráneo-atlántica (*S. achatidea*) y sus congéneres del Pacífico Occidental (*S. hirasei*, *S. sakuraii*, *S. teramachii*, y, especialmente, *S. langfordi*). Ello, unido a la actual distribución discontinua longitudinal del género, hace suponer la existencia de una continuidad geográfica en el pasado, con la presencia de unos "taxones de unión" a lo largo del Mar de Tethys. El estudio del limitado registro fósil conocido no confirma ni desmiente esta hipótesis, tanto para *Schilderia*, como para *Zonarina*, considerado como su antecesor. Aunque la escasez de datos paleontológicos hace aventurado anticipar el centro de origen de estos dos géneros y su posible sentido de dispersión, los datos conocidos parecen sugerir su origen en el W. del Tethys, y una dispersión de W. a E.

SUMMARY

A comparative study of the five living species of the genus *Schilderia* has been carried out, taking into account conchological, anatomical (radular) and ecological features, and shows the close relationships existent between the Mediterranean-Atlantic species (*S. achatidea*) and the W. Pacific ones (*S. hirasei*, *S. teramachii*, *S. sakuraii*, and, specially, *S. langfordi*). This fact, together with the actual longitudinal discontinuous geographical distribution, suggests the existence of a past geographic continuity, with the presence of connecting taxa through the Tethys sea. The study of the limited fossil record does not confirm or deny this hypothesis for *Schilderia*, or *Zonarina*, considered as its immediate ancestor. Although the scarce palaeontological data demands caution in order to establish the center of origin of these genera and their possible dispersal directions, the known data seem to suggest a W. Tethyan origin and an eastward dispersal.

Departamento de Zoología
Facultad de Ciencias
Universidad Autónoma
MADRID-34

BIBLIOGRAFIA

- ADAMS, C. G.
1967. Tertiary foraminifera in the Tethyan, American and Indo-Pacific provinces, in *Aspects of Tethyan biogeography* (Ed. C. G. Adams & D. V. Ager). *Syst. Ass. Publ.* núm. 7, pp. 195-217.
- ALTIMIRA, C.
1974. Algunos moluscos de sedimentos sublitóreales y batiales del NW. de Africa. *Res. Exp. B/O Cornide*, 3: 173-180.
1975. "Moluscos testáceos recolectados en el litoral de la parte norte de la provincia de Gerona (Mediterráneo Occidental español). *Inv. Pesq.*, 39 (1): 63-78.
1976. Moluscos testáceos recolectados en el litoral sur de Tarragona (Delta del Ebro) (Mediterráneo Occidental español). *Inv. Pesq.*, 40 (2): 581-595.
1978. Moluscos marinos de las costas del NW. de Africa (Exp. "Atlor VII"). *Res. Exp. B/O Cornide*, 7: 173-193.

- AZUMA, M.
1960. Studies on the radulae of Japanese *Cypraeacea*. *Hyo-go Biology*, 4 (1): 50-55.
- AZUMA, M. y KUROHARA, K.
1967. A new cowry collected from off Midway Island. *Venus*, 26 (1): 1-5.
- BURGESS, C. M.
1970. *The living cowries*. New York, 389 pp.
- CAPROTTI, E.
1970. *Mesogastropoda* dello stratotipo Piacenziano. *Natura*, 61 (2): 121-187.
1972. Le connessioni paleogeografiche della malacofauna neogeniche mediterranea. *Conchiglie*, 9-10: 127-133.
- CLOVER, P.
1976. Le Cipree delle coste occidentali dell'Africa. *La Conchiglia*, 85-86: 12-15.
- CROSSE, H.
1896. Note sur la distribution géographique du *Cypraea achatidea* Gray (*C. physis* auct., non Brocchi), dans la Méditerranée. *Journ. Conchyl.*, 44: 218-221.
- DOV POR, F.
1978. *Lessepsian migration*. Ecological Studies, 23. Springer Verlag, Berlin.
- EKMAN, S.
1953. *Zoogeography of the sea*. Sidgwick & Jackson Ltd., London, 417 pp.
- FOIN, T. C.
1976. Plate tectonics and the biogeography of the *Cypraeidae* (Mollusca, Gastropoda). *Journ. Biogeography*, 3: 19-34.
- FRANCHINI, D. A.
1968. Ritrovamento di un esemplare di *Schilderia achatidea* nel mare di Capraia (Arch. Toscano). *Conchiglie*, 11-12: 167-169.
- FREDJ, G.
1974. Stockage et exploitation des données en écologie marine. C. Considérations biogéographiques sur le peuplement benthique de la Méditerranée. *Mem. Inst. Oc. Monaco*, 7: 1-88.
- GADEA, E.
1947. Clasificación de las esponjas. Clave para determinar todos los grupos taxonómicos hasta familia inclusive. *Publ. Inst. Biol. Apl.*, serie taxonómica 2, Barcelona, 56 p.
- GARAVELLI, C. L. y MELONE, N.
1971. Ritrovamenti malacologici in Mediterraneo. *Conchiglie*, 1-2: 11-19.
- GEISEL, K. A.
1977. Mediterranean cowries on Israel's coasts. II. *Cypraea pyrum* Gmelin, 1791. *Levantina*, 7: 67-69.
- GHISOTTI, F.
1967a. *Schilderia achatidea* (Sowerby, 1837). *Schede Malacologiche del Mediterraneo*, Soc. Mal. Ital.
1967b. *Zonaria (Zonaria) pyrum* Gmelin, 1790. *Idem*.
1972. Le conchiglie del Golfo di Gabes (parte prima). *Conchiglie*, 63-89.
1974. Rinvenimenti malacologici nel Mediterraneo. *Conchiglie*, 5-6: 127-131.
- GLIBERT, M.
1963. Les Mesogastropoda fossiles du Cénozoïque étranger. *Mem. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, 2ème ser., 73: 58-61.
- GRECCHI, G.
1978. Problems connected with the recorded occurrence of some mollusks of Indopacific affinity in the Pliocene of the Mediterranean area. *Riv. Ital. Paleont.*, 84 (3): 797-812.
- HABE, T.
1970a. New species of the genus *Schilderia* from the South China Sea. *Bull. Biogeogr. Soc. Japan*, 24 (10): 67-69.
1970b. Range extension: new find of *Cypraea (Schilderia) teramachii*. *Haw. Shell News*, 17 (5): 6.
- HALLAM, A.
1973. Distributional patterns in contemporary terrestrial and marine animals, in *Organisms and continents through time* (Ed. N. F. Hughes). *Spec. Pap. Paleont.* 12: 93-105.
- HIDALGO, J. G.
1906-7. Monografía de las especies vivientes del género *Cypraea*. Madrid, 588 pp.
1911. Moluscos marinos de la costa y bahía de Cádiz. *Rev. R. Acad. C. Ex., Fis. y Nat.*, 9: 1-84.
1916. Fauna malacológica de España, Portugal y las Baleares. *Mus. Nac. de C. Nat.*, ser. zool., 30, 752 p.
- HSU, K. J.
1978. Cuando el Mar Negro se desecaba. *Inv. y Ciencia*, 22: 15-27.
- JANOWSKY, R. H.
1979. *Cypraea sakuraii* Habe, 1970. *New York Shell Club Notes*, 253: 8-9.
- KENNEDY, G. Y.
1979. Pigments of marine invertebrates. *Adv. Mar. Biol.*, 16: 309-381.
- KILBURN, R. N.
1975. *Durban Museum Novitates*, 10 (16): 217-220.
- KIRA, T.
1962. *Shells of the Western Pacific in color (I)*. Hoikusha Publ. Co., Ltd., Osaka, 224 p.
- KOSUGE, S.
1975. Note su alcuni molluschi del mare della Cina Orientale. *La Conchiglia*, 81-82: 10-14.
- OKUTANI, T.
1967. Characteristics and origin of archibenthal molluscan fauna of the Pacific coast of Honshu, Japan. *Venus*, 25 (3-4): 136-146.
1974. A new locality of *Schilderia (Kurodadusta) teramachii* (Kuroda, 1938) (Gastropoda, Cypraidae). *Venus*, 33 (3): 147-149.
- PASTEUR-HUMBERT, C.
1962. Les mollusques marins testares du Maroc. I. Les Gastéropodes. *Trav. Inst. Scient. Chérifien*, ser. Zoologie, núm. 23, 245 pp.

- PAVIA, G. y DEMAGISTRIS, L.
1970. *Cypraeacea* del Pliocene medio-superiore di Vallean-dona (Asti). *Conchiglie*, 9-10: 128-144.
- RAMALHO, A. D. S.
1979. Novos registos e extensão da zona de distribuição da *Cypraea achatidea* Sow., 1837. *Amphitrite*, 1 (1): 13-15.
- ROBERTSON, R.
1973. On the fossil history and intrageneric relationships of *Philippia* (Gastropoda, Architectonicidae). *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 125 (2): 37-46.
- RUGGIERI, G.
1967. The Miocene and later evolution of the Mediterranean sea. In *Aspects of Tethyan biogeography*. *Syst. Ass. Publ.*, no. 9, 283-290.
- SABELLI, B. y SPADA, G.
1979. Guida illustrata all'identificazione delle conchiglie del Mediterraneo (*Pediculariidae*, *Cypraeidae*, *Ovulidae*). *Suppl. Boll. Malac.*, 3-4.
- SCHILDER, F. A.
1939. Die genere der *Cypraeacea*. *Arch. Mollusk.*, 71: 165-201.
1965a. The geographical distribution of cowries (Mollusca, Gastropoda). *The Veliger*, 7 (3): 171-183.
1965b. Zur kenntnis der *Cypraeidae*. 9. Eine zweite Überraschung aus Queensland. *Arch. Mollusk.*, 94 (1-2): 55-60.
1966. Zur kenntnis der *Cypraeidae*. 11. Noch eine Beziehung der Faunen von Australien und Japan. *Arch. Mollusk.*, 95 (3-4): 157-160.
1968a. A new cowry from Midway Island. *Haw. Shell News*, 16 (4): 5.
1968b. The generic classification of cowries. *The Veliger*, 10 (3): 264-273.
1969. Zoogeographical studies on living cowries. *The Veliger*, 11 (4): 367-377.
- SCHILDER, F. A. y SCHILDER, M.
1971. A catalogue of living and fossil cowries. Taxonomy and bibliography of *Triviacea* and *Cypraeacea* (Gastropoda, Prosobranchia). *Mém. Inst. Roy. Sc. Nat. Belgique*, 2ème. ser., f. 85.
- SPADA, G. y GARAVELLI, C. L.
1969. Ritrovamenti malacologici nel Mediterraneo. *Conchiglie*, 5: 67-70.
- STERRER, W.
1973. Plate tectonics as a mechanism for dispersal and speciation in interstitial sand fauna. *Netherl. J. Sea Res.*, 7: 200-222.
- TALAVERA, F. G.
1975. Moluscos de sedimentos de la plataforma continental de Mauritania. *Bol. I. E. O.*, 192: 1-18.
- TAYLOR, J. y WALLS, J. G.
1975. *Cowries*. T. F. H. Publ. Inc. Ltd., N. J., 288 p.
- VALENTINE, J. W.
1971. Plate tectonics and shallow marine diversity and endemism, an actualistic model. *Syst. Zool.*, 20: 253-264.
- VAYSSIÈRE, A.
1921. Recherches zoologiques et anatomiques sur les mollusques de la famille des Cypraeides (I). *Ann. Mus. H. N. Marseille, Zool.* 18.
1929. *Cypraea pyrum* Gmelin, 1790. *Faune et Flore de la Méditerranée*. Comm. Intern. pour l'explor. scient. de la Mer Méditerranée, Paris.
- WENZ, W.
1962. *Handbuch der Paläozoologie. Gastropoda. Teil 1. Allgemeiner Teil und Prosobranchia*. G. B. Verlag, Berlín.
- WHATMORE, L.
1977. Rare and interesting South African *Cypraea*. *Of Sea and Shore*, 8 (4): 203.
- WILSON, B. y GILLET, K.
1972. *Australian shells*. A. H. & A. W. Reed, Sydney, 168 p.
- WILSON, B. R. y McCOMB, J. A.
1967. The genus *Cypraea* (subgenus *Zoila* Jousseaume). Indo-Pacific Mollusca, 1 (8): 457-484.