



Consideraciones taxonómicas sobre la familia Cypraeidae Rafinesque, 1815 (Mollusca: Caenogastropoda), con una nueva propuesta de clasificación supragenérica

JOAQUÍN LÓPEZ SORIANO

Marina 119, 3^o 1^a, 08013 Barcelona. E-mail: qlopezs@yahoo.com

Resumen.—Consideraciones taxonómicas sobre la familia Cypraeidae Rafinesque, 1815 (Mollusca: Caenogastropoda), con una nueva propuesta de clasificación supragenérica. En el presente artículo se presentan los nuevos datos relativos a la taxonomía molecular de la familia Cypraeidae descritos en la bibliografía y basados en la secuenciación de dos genes mitocondriales. Se propone en base a ellos una nueva clasificación en 11 subfamilias, incluyendo como novedad Pustulariinae, Pseudozonariinae y Bistolidinae. Se revisa asimismo la filogenia del género *Cribrarula*, con la propuesta de un nuevo árbol filogenético en todo el Indopacífico y de una nueva clasificación de los taxones que incluye.

Palabras clave.—Cypraeidae, Taxonomía molecular, DNA mitocondrial, subfamilias, *Cribrarula*.

Resum.—Consideracions taxonòmiques sobre la família Cypraeidae Rafinesque, 1815 (Mollusca: Caenogastropoda), amb una nova proposta de classificació supragenèrica. En el present article es presenten les noves dades relatives a la taxonomia molecular de la família Cypraeidae descrites a la bibliografia i basades en la seqüenciació de dos gens mitocondrials. Es proposa en base a aquestes dades una nova classificació en 11 subfamílies, incloent com a novetat Pustulariinae, Pseudozonariinae i Bistolidinae. Es revisa també la filogènia del gènere *Cribrarula*, amb la proposta d'un nou arbre filogenètic a tot l'Indopacífic i d'una nova classificació dels tàxons que inclou.

Paraules clau.—Cypraeidae, Taxonomia molecular, DNA mitocondrial, subfamílies, *Cribrarula*.

Abstract.—Taxonomical consideration about the family Cypraeidae Rafinesque, 1815 (Mollusca: Caenogastropoda), with the proposal of a new suprageneric classification. In this paper, data on the molecular taxonomy of the family Cypraeidae, taken from the literature and based on two mitochondrial gene sequences, are reported. On this basis, a new classification into 11 subfamilies is proposed, including as a novelty Pustulariinae, Pseudozonariinae and Bistolidinae. The phylogeny of the genus *Cribrarula* is also revised, with the proposal of a new phylogenetic tree for the whole Indopacific and a new classification of included taxa.

Key words.—Cypraeidae, Molecular taxonomy, Mitochondrial DNA, Subfamilies, *Cribrarula*.

INTRODUCCIÓN

La familia Cypraeidae Gray, 1824 constituye una de las más estudiadas entre todos los moluscos, dada su gran difusión entre los coleccionistas y el notable registro fósil existente, además de estar extendida por todos los mares templados del planeta con un número elevado de especies. Tradicionalmente su clasificación se ha realizado mediante caracteres morfoanatómicos, esencialmente de la forma de la concha y la rádula, sumado a ciertos aspectos biogeográficos o de la

fauna fósil conocida. En general, se admite como superada la vieja clasificación en un solo género, *Cypraea* Linnaeus, 1758, propuesta por numerosos autores, notablemente mantenida incluso en tiempos recientes (Burgess, 1985). Clasificaciones más recientes, como la de Lorenz & Hubert, seguramente la más comúnmente aceptada en la actualidad, distribuyen las especies de esta familia en diversos géneros, a su vez agrupados en diferentes subfamilias (Lorenz & Hubert, 1993, 2000). Muy recientemente, un estudio molecular basado en la

secuenciación del gen ribosómico 16S y la subunidad I de la citocromo oxidasa mitocondrial ha permitido introducir nuevas consideraciones, algunas ciertamente revolucionarias, en esta clasificación (Meyer, 2003).

Además de divulgar de forma resumida esta última clasificación, en este artículo se propone una actualización de la clasificación supraespecífica y supragenérica en diferentes subfamilias, en base fundamentalmente a los criterios moleculares, pero manteniendo un compromiso con las anteriores clasificaciones, al incluir algunos aspectos de su biogeografía y caracteres morfológicos. Finalmente, se sugiere un hipotético modelo de especiación para *Cribrarula* Strand, 1929, uno de los géneros más complejos de la familia, con una revisión de todas sus especies y subespecies, sugiriendo para algunas de estas últimas su elevación al rango de especie.

CLASIFICACIÓN MORFOANATÓMICA DE LA FAMILIA CYPRAEIDAE

En la actualidad, la clasificación de la familia Cypraeidae más utilizada es la de Lorenz & Hubert (1993, 2000), a su vez una modificación de la de Schilder & Schilder (1971). Esta clasificación se basa fundamentalmente en caracteres morfológicos, notablemente de la concha (incluyendo forma, dentición, ornamentación), de la rádula, y del manto (color, forma de las papilas), suplementada con ciertas aportaciones del registro fósil. Esta clasificación divide la familia en 4 subfamilias (Erosariinae Schilder, 1922; Bernayinae Schilder, 1927; Cypraeinae Rafinesque, 1815; y Cypraeovulinae Schilder, 1927), para un total de 34 géneros. Se ha reproducido una sinopsis de esta clasificación a nivel de género en la Tabla 1.

En un reciente artículo, Meyer (2003) introdujo una nueva clasificación de la familia Cypraeidae basada en el análisis molecular por secuenciación de dos genes: la subunidad I de la citocromo oxidasa mitocondrial, y la subunidad grande del ADN ribosomal 16S, también un gen codificado por el genoma mitocondrial (para una descripción detallada de estas técnicas y su utilidad, véase López Soriano, 2004). En el trabajo de Meyer (2003) se analizaron

un total de 234 unidades taxonómicas (de las cuales 210 eran especies o subespecies reconocidas), incluyendo la mayoría de especies y géneros de cipreidos actuales, exceptuando algunas de difícil obtención en estado vivo y, por tanto, pendientes aún de clasificación. Notablemente, tres géneros reconocidos por Lorenz & Hubert (1993, 2000) no fueron incluidos en el estudio, con lo que su definitiva asignación taxonómica permanece pendiente, aun cuando se puede sugerir su asignación a diversas categorías supragenéricas con elevada verosimilitud.

Meyer (2003) obtuvo una clasificación molecular en 46 grupos de especies con alto grado de parentesco dentro de cada grupo; de éstos, se podrían inferir 7 agrupaciones mayores, que Meyer no eleva a categoría de subfamilia, a pesar de que mayormente concuerdan bien con anteriores grupos supragenéricos descritos por diferentes autores. Estos grupos supragenéricos fueron descritos con letras (A-G), tal como se observa en la Tabla 1, donde se compara con la clasificación de Lorenz & Hubert (1993). El cladograma completo obtenido por Meyer (2003) se ha reproducido en la Figura 1.

Destaca la descripción en el citado artículo de tres nuevos géneros (*Cryptocypraea* Meyer, 2003; *Palmulacypraea* Meyer, 2003; y *Contradusta* Meyer, 2003), así como la recuperación de nueve géneros más anteriormente descritos (*Nucleolaria* Oyama, 1959; *Perisserosa* Iredale, 1930; *Monetaria* Troschel, 1863; *Pseudozonaria* Schilder, 1927; *Ovatipso* Iredale, 1931; *Talostolida* Iredale, 1931; *Adusta* Jousseau, 1884; *Eclogavena* Iredale, 1930; y *Melicerona* Iredale, 1930). Asimismo, Meyer (2003) introduce una nueva tribu, correspondiente a una de las siete agrupaciones supragenéricas: Bistolidini Meyer, 2003. Algunos géneros cambian por completo su ubicación en la clasificación (*Annepona* Schilder, 1930; *Pustularia* Swainson, 1840), mientras que para algunos pocos su ubicación resulta algo problemática (*Ipsa* Jousseau, 1884; *Nesiocypraea* Azuma & Kurohara, 1967), mientras que otros no fueron analizados (*Schilderia* Tomlin, 1930; *Baryocypraea* Schilder, 1927; *Propustularia* Schilder, 1927).

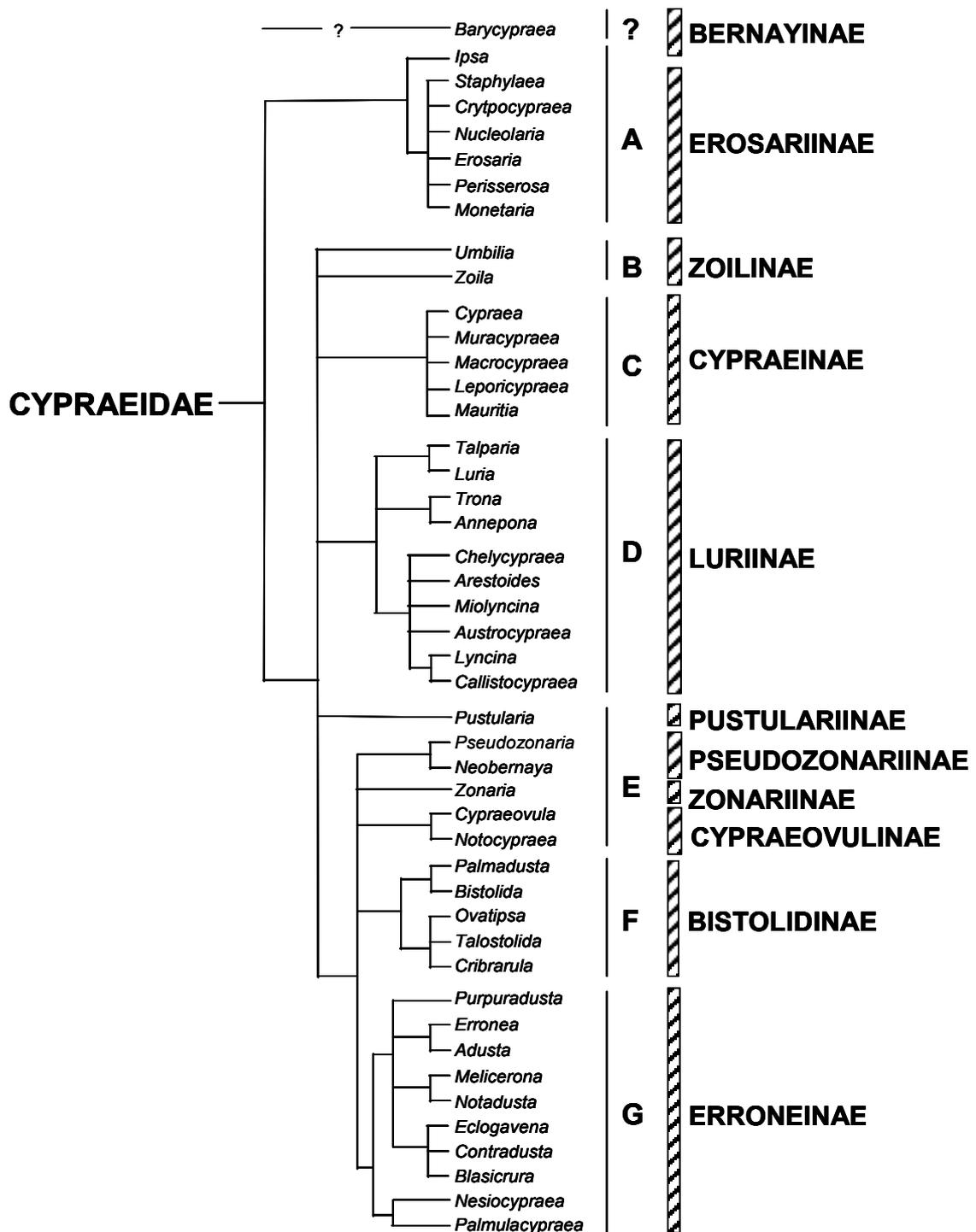


Figura 1. Cladograma simplificado obtenido con el análisis molecular de los genes rDNA 16S y citocromo oxidasa I mitocondriales, extraído de Meyer (2003) con ligeras modificaciones. A la derecha se detallan los subgrupos de Meyer (A-G) y las subfamilias sugeridas en el presente artículo.

Meyer (2003) llega a dos conclusiones de gran transcendencia para la taxonomía de los Cypraeidae. En primer lugar, el Índico/Pacífico occidental sería el centro de radiación de todas las especies de cipreidos, mientras que el resto de las regiones tropicales o templadas presentarían una fauna relictiva o derivada de aquella. Analizando las especies

emparentadas entre sí y con representación en todo el Indopacífico, Meyer obtiene una aproximación al origen de las distintas radiaciones evolutivas a partir de antepasados comunes. Según este autor, una radiación a partir de un antecesor común del mar de Tetis es improbable para todos los grupos, aunque sí podría justificar algunos casos,

notablemente aquéllos que tienen una distribución geográfica más o menos restringida, sin abarcar todo el Indopacífico. Para otros casos, sin embargo, parece más justificada una distribución a partir de un antepasado de distribución indopacífica más o menos localizada, que posteriormente colonizó toda o buena parte de la región, superando todas o algunas de las barreras biogeográficas (istmo de Panamá, Cabo de Hornos, etc.); esto explicaría, por ejemplo, la ausencia de Mauritiini Steadman & Cotton, 1946, actuales o fósiles, del Atlántico oriental,

pues no habría superado una de estas barreras, pero sí en el Atlántico occidental al haber superado la otra. De hecho, la barrera biogeográfica de mayor envergadura la constituye sin duda la del Pacífico oriental, habitado en el caso de los cipreidos (pero también en el caso de muchos otros organismos marinos, como por ejemplo corales) mayoritariamente por fauna relictiva anterior a la formación del istmo de Panamá, y por tanto emparentada en cierto grado con la del Caribe (Glynn & Ault, 2000).

Tabla 1. Comparación de las clasificaciones de la familia Cypraeidae de Lorenz & Hubert (1993), Meyer (2003), y la nueva clasificación aquí propuesta. Se citan únicamente los géneros de cada subfamilia.

Lorenz & Hubert (1993)

Subfamilia Erosariinae [Géneros *Ipsa*, *Staphylaea*, *Erosaria*, *Proadusta*, *Pustularia*, *Annepona*]
 Subfamilia Bernayinae [Géneros *Bernaya*, *Barycypraea*, *Zoila*, *Siphocypraea*]
 Subfamilia Cypraeinae [Géneros *Cypraea*, *Macrocypraea*, *Mauritia*, *Leporicypraea*, *Talparia*, *Luria*, *Trona*, *Chelycypraea*, *Lyncina*]
 Subfamilia Cypraeovulinae [Géneros *Schilderia*, *Zonaria*, *Neobernaya*, *Notocypraea*, *Cypraeovula*, *Palmadusta*, *Bistolida*, *Cribrarula*, *Nesiocypraea*, *Purpuradusta*, *Erronea*, *Notadusta*, *Blasicrura*, *Austrocypraea*, *Umbilia*]

Meyer (2003)

Grupo A: Subfamilia Erosariinae [Género *Ipsa*], Tribu Erosariini [(?) *Propustularia*, *Cryptocypraea*, *Nucleolaria*, *Staphylaea*, *Monetaria*, *Perisserosa*, *Erosaria*]
 Grupo B: [Géneros *Zoila*, *Umbilia*]
 Grupo C: Subfamilia Cypraeinae, Tribu Cypraeini [Géneros (?) *Barycypraea*, *Muracypraea*, *Cypraea*], Tribu Mauritiini [Géneros *Macrocypraea*, *Leporicypraea*, *Mauritia*]
 Grupo D: Subfamilia Luriinae, Tribu Luriini [Géneros *Talparia*, *Luria*], Tribu Austrocypraeini [Géneros *Trona*, *Annepona*, *Chelycypraea*, *Lyncina*]
 Grupo E: [Géneros *Pustularia*, *Pseudozonaria*, *Neobernaya*], Subfamilia Zonariinae [Géneros (?) *Schilderia*, *Zonaria*], Subfamilia Cypraeovulinae [Géneros *Notocypraea*, *Cypraeovula*]
 Grupo F: Tribu Bistolidini [Géneros *Palmadusta*, *Bistolida*, *Ovatipsa*, *Talostolida*, *Cribrarula*]
 Grupo G: Tribu Erroneini [Géneros *Nesiocypraea*, *Palmulacypraea*, *Purpuradusta*, *Adusta*, *Erronea*, *Notadusta*, *Contradusta*, *Melicerona*, *Blasicrura*, *Eclogavena*]

Nueva propuesta

Subfamilia Erosariinae [Géneros *Ipsa*, (?) *Propustularia*, *Cryptocypraea*, *Nucleolaria*, *Staphylaea*, *Monetaria*, *Perisserosa*, *Erosaria*]
 Subfamilia Zoilinae [Géneros *Zoila*, *Umbilia*]
 Subfamilia Bernayinae [Género *Barycypraea*]
 Subfamilia Cypraeinae [Géneros *Muracypraea*, *Cypraea*, *Macrocypraea*, *Leporicypraea*, *Mauritia*]
 Subfamilia Luriinae [Géneros *Talparia*, *Luria*, *Trona*, *Annepona*, *Chelycypraea*, *Austrocypraea*, *Miolyncina*, *Arestoides*, *Lyncina*]
 Subfamilia Pustulariinae [Género *Pustularia*]
 Subfamilia Pseudozonariinae [Géneros *Pseudozonaria*, *Neobernaya*]
 Subfamilia Zonariinae [Géneros *Schilderia*, *Zonaria*]
 Subfamilia Cypraeovulinae [Géneros *Notocypraea*, *Cypraeovula*]
 Subfamilia Bistolidinae [Géneros *Palmadusta*, *Bistolida*, *Ovatipsa*, *Talostolida*, *Cribrarula*]
 Subfamilia Erroneinae [Géneros (?) *Nesiocypraea*, (?) *Palmulacypraea*, *Purpuradusta*, *Adusta*, *Erronea*, *Notadusta*, *Contradusta*, *Melicerona*, *Blasicrura*, *Eclogavena*]

La segunda aportación importante de Meyer (2003) se referiría a la estrategia de desarrollo larvario y su correlación con el grado de productividad oceánica. Como es sabido, entre los cipreidos hay dos tipos de desarrollo larvario (véanse Lorenz, 2001; y Lorenz & Hubert, 1993): (a) desarrollo planctónico, donde las larvas véliger son planctónicas durante un cierto tiempo,

facilitando la dispersión de la especie con las corrientes oceánicas; se trata de la estrategia predominante en la familia; y (b) desarrollo directo o intracapsular, donde de cada cápsula de huevos se desarrolla una única larva bentónica, que se alimenta de las cápsulas restantes, siendo una estrategia restringida a grupos de aguas relativamente frías y de distribución

geográfica muy limitada (géneros *Zoila* Jousseaume, 1884, *Umbilia* Jousseaume, 1884, *Notocypraea* Schilder, 1927, *Cypraeovula* Gray, 1824, *Muracypraea* Woodring, 1957, *Barycypraea* Schilder, 1927 y posiblemente *Neobernaya* Schilder, 1927). Según los datos moleculares, se confirma que esta segunda estrategia habría aparecido independientemente en numerosas ocasiones a lo largo de la evolución de la familia, preferentemente en altas latitudes, correspondiendo a aguas continentales relativamente eutróficas, bien aguas frías, bien con aporte de corrientes del fondo marino por *upwelling* en aquellas latitudes más bajas. Por este motivo, estas especies con desarrollo directo se presentan sólo en ambientes no tropicales (Sudáfrica, sur de Australia), o bien en relictos de fauna (Omán, Caribe suroccidental) donde se conservan faunas endémicas características, como por ejemplo de la familia Volutidae (Poppe & Goto, 1992; Petuch, 1981), y presentando en consecuencia una distribución geográfica muy limitada. Notablemente, entre la subfamilia Erroneinae se sugiere la aparición de una estrategia intermedia, que sería la de larvas planctónicas de baja capacidad de dispersión y supervivencia en estado planctónico (excepción hecha quizás de *Talostolida* Iredale, 1931, de amplia distribución indopacífica). Este fenómeno quedaría reflejado en el grado de angulación de la protoconcha, intermedio entre el de las especies de desarrollo directo (angulación grande) y el de las de desarrollo planctónico (angulación pequeña).

Aunque el estudio de Meyer (2003) analizaba esencialmente los taxones a nivel supraespecífico, sus análisis moleculares permiten hacer inferencias a nivel infragenérico; esto es, taxones que son considerados como subespecies de una misma especie presentan en realidad un distanciamiento molecular que sugiere su más que probable separación en especies distintas, una vez se tienen en cuenta también los criterios morfológicos y/o de distribución geográfica. Por otra parte, especies de amplia distribución geográfica pueden subdividirse en entidades poblacionales también susceptibles de separación en especies, o cuanto menos subespecies, en ocasiones sin aparente diferenciación morfológica evidente (al menos conculiológicamente, puesto que los caracteres anatómicos

están mucho menos estudiados). De hecho, Meyer (2003) estima que los criterios de clasificación clásicos están infravalorando aproximadamente en 1/3 la diversidad dentro de la familia. A continuación se comentan los casos más significativos.

Dentro del género *Leporicypraea* Iredale, 1930, se sugiere la más que probable separación en especies de los taxones *mappa* Linnaeus, 1758 y *geographica* Schilder & Schilder, 1939 (sugerido por Lorenz, 2002), que mantendrían como subespecies a *mappa* y *rosea* Gray, 1824 la primera, y *geographica*, *rewa* Steadman & Cotton, 1943 y *viridis* Kenyon, 1902 la segunda. En *Mauritia* Troschel, 1863 se confirman como taxones bien separados a *maculifera* Schiler, 1932, *scindata* Lorenz, 2002 y *martybealsi* Lorenz, 2002 (Lorenz, 2002), que podrían elevarse al rango de especies, dado que las dos últimas ocupan una distribución geográfica muy marginal en el Pacífico (en Polinesia e Islas Marquesas, respectivamente). Se registra asimismo un distanciamiento entre poblaciones de *Cypraea tigris* Linnaeus, 1758 del Pacífico y del Índico, que podría sugerir la separación en dos subespecies o especies, al igual que para *Mauritia depressa* (Gray, 1824) y *Erosaria erosa* (Linnaeus, 1758), asimismo con dos entes taxonómicos bien diferenciados entre Pacífico e Índico. Dentro de *Erosaria helvola* (Linnaeus, 1758), la subespecie *hawaiiensis* Melvill, 1888 presenta un distanciamiento molecular notable respecto al resto de subespecies, coincidiendo con la población más segregada geográficamente (Hawaii). Algo similar ocurre en el caso de *Monetaria caputserpentis* (Linnaeus, 1758) con la supuesta subespecie *caputophidii* (Schilder, 1927), confinada al mismo archipiélago, que podrían ser perfectamente elevadas al rango de especies. Esto estaría en concordancia con la altísima tasa de especies de cipreidos endémicas de este archipiélago (*Lyncina sulcidentata* (Gray, 1824), *Luria tessellata* (Swainson, 1822), *Staphylaea semiplota* (Mighels, 1845), *Pustularia mauiensis* (Burgess, 1967), etc.), donde además están ausentes la mayoría de especies de amplia distribución indopacífica (Burgess, 1985).

Una separación notable entre poblaciones pacíficas e índicas también se

observa para especies del género *Palmadusta* Iredale, 1930, como *P. contaminata* (Sowerby I, 1832) y *P. ziczac* (Linnaeus, 1758), e incluso en hasta tres núcleos poblacionales para *P. asellus* (Linnaeus, 1758), por lo que una revisión del género parece más que justificada. A la vez, *Talostolida teres* (Gmelin, 1791) y *T. pellucens* (Melvill, 1888) se presentan como entidades diferenciables molecularmente, y por tanto no pueden ser meras subespecies de una única especie, ya que se presentan de forma simpátrica, a pesar de ser difíciles de identificar sólo por la morfología de la concha.

Dentro del género *Cribrarula* Strand, 1929 existen discrepancias con la clasificación actual en especies. Los resultados moleculares de Meyer (2003) sugieren que *C. cribraria* (Linnaeus, 1758) presenta diferentes entidades bien separadas, una del Índico oriental/Mar de Andamán (no nombrada previamente, aunque tal vez incluyendo al taxón *ganteri* Lorenz, 1997, no analizado), otra de África oriental, *C. comma* (Perry, 1811), muy próxima a *C. esontropia* (Duclos, 1833), y otra del Pacífico occidental (*C. cribraria* s.s., más quizás *C. cribraria zadela* Iredale, 1939), aparte de las formas *gaspardi* Biraghi & Nicolay, 1993 y *exmouthensis* Melvill, 1888, que tal vez deberían ser consideradas como especies y no subespecies; permanecen sin analizar la subespecie *melwardi* Iredale, 1930, también muy localizada y sólo simpátrica con *C. cribraria zadela*; y también *ganteri* Lorenz, 1997, tal vez simpátrica si no idéntica a la forma del Índico oriental. Meyer (2003) confirma, en el punto opuesto, las similitudes moleculares entre *C. esontropia* (Duclos, 1833) y *C. cribellum* (Gaskoin, 1849), que sumadas al solapamiento casi total de su rango de distribución sugieren que se trata de una única especie. Más adelante se sugiere un modelo hipotético más completo del proceso de radiación en *Cribrarula* Strand, 1929, y una nueva clasificación para este género.

Finalmente, dentro de la tribu Erroneini Schilder, 1927, algunos taxones son conflictivos, con *Erronea caurica* (Linnaeus, 1758) presentando varias subunidades diferenciables (*caurica* Linnaeus, 1758, *quinquefasciata* Röding, 1798, *dracaena* Born, 1778 y *derosa* Gmelin, 1791), así como el complejo *Adusta onyx* (Linnaeus,

1758) / *A. succincta* (Linnaeus, 1758), en el que verosíblemente se pueden elevar a categoría de especies a *A. melanesiae* (Schilder, 1937) y *A. persica* (Schilder & Schilder, 1938). No obstante, algunas especies se presentan en el análisis molecular como parafiléticas, con lo cual una revisión más a fondo, basada en caracteres morfoanatómicos y también nuevos marcadores moleculares, podría ser necesaria.

PROPUESTA DE NUEVA CLASIFICACIÓN

Tomando como base los resultados descritos por Meyer (2003), y analizando cuidadosamente aspectos de la morfología, ecología y biogeografía de aquellos grupos más conflictivos dentro de la clasificación molecular, se sugiere una nueva clasificación de la familia Cypraeidae en subfamilias, siguiendo una aproximación conservadora que evite la proliferación innecesaria, o no suficientemente justificada, de taxones monotípicos (de un sólo género). Sin duda, nuevos resultados de análisis moleculares de diferentes genes podrían variar sensiblemente esta clasificación, aunque difícilmente podrá mantenerse por mucho tiempo cualquier clasificación, de ésta u otra familia, sin recurrir a las técnicas moleculares. Obviamente, no se pretende establecer aquí una clasificación definitiva, aunque sí más aproximada a la biología e historia natural del grupo que las hasta ahora disponibles.

En la clasificación aquí propuesta se sugiere la subdivisión de la familia en 11 subfamilias, tal como se indica en las Tablas 1 y 3. De ellas, 6 serían exactamente las mismas que las sugeridas por Meyer (2003) como grupos A, B, C, D, F y G, y sólo el grupo E sería subdividido en 4 subfamilias, más la adición provisional de Bernayinae. Existe no obstante una buena posibilidad de subdivisión de Zoilinae (grupo B de Meyer) en dos subfamilias, de acuerdo con el relativamente importante alejamiento filogenético entre *Zoila* Jousseaume, 1884 e *Umbilia* Jousseaume, 1884, aunque su biogeografía y el carácter de desarrollo larvario intracapsular (directo) permiten su agrupamiento por el momento. Permanece igualmente la duda sobre los géneros no analizados molecularmente por Meyer, notablemente *Barycypraea* Schilder, 1927,

e igualmente de *Ipsa* Jousseaume, 1884. A continuación se exponen algunas características o comentarios sobre cada subfamilia que justifican esta nueva clasificación, expuesta en las Tablas 1 y 3, y con su distribución geográfica expuesta en la Tabla 2. La descripción de las nuevas subfamilias sugeridas en esta clasificación se puede consultar en el Apéndice 1. Puede verse un representante de cada una de las subfamilias en la Figura 2.

Erosariinae Schilder, 1924—. La subfamilia Erosariinae coincide perfectamente con el grupo A de Meyer (2003). El único género discordante por sus caracteres moleculares es *Ipsa* Jousseaume, 1884, que se sugiere mantener aquí por presentar una distribución indopacífica, y por la ausencia de un registro fósil que justifique una separación en una subfamilia propia. Por lo demás, los análisis moleculares permiten

Tabla 2. Distribución geográfica para las 11 subfamilias sugeridas en el presente artículo.

Erosariinae	Indopacífico, Atlántico, Mediterráneo
Zoilinae	Australia occidental, meridional y oriental
Bernayinae	Sudáfrica, Omán
Cypraeinae	Indopacífico, Atlántico occidental
Luriinae	Indopacífico, Atlántico, Mediterráneo
Pustulariinae	Indopacífico
Pseudozonariinae	América occidental
Zonariinae	Atlántico oriental, Mediterráneo
Cypraeovulinae	Sudáfrica, Australia meridional
Bistolidinae	Indopacífico
Erroneinae	Indopacífico

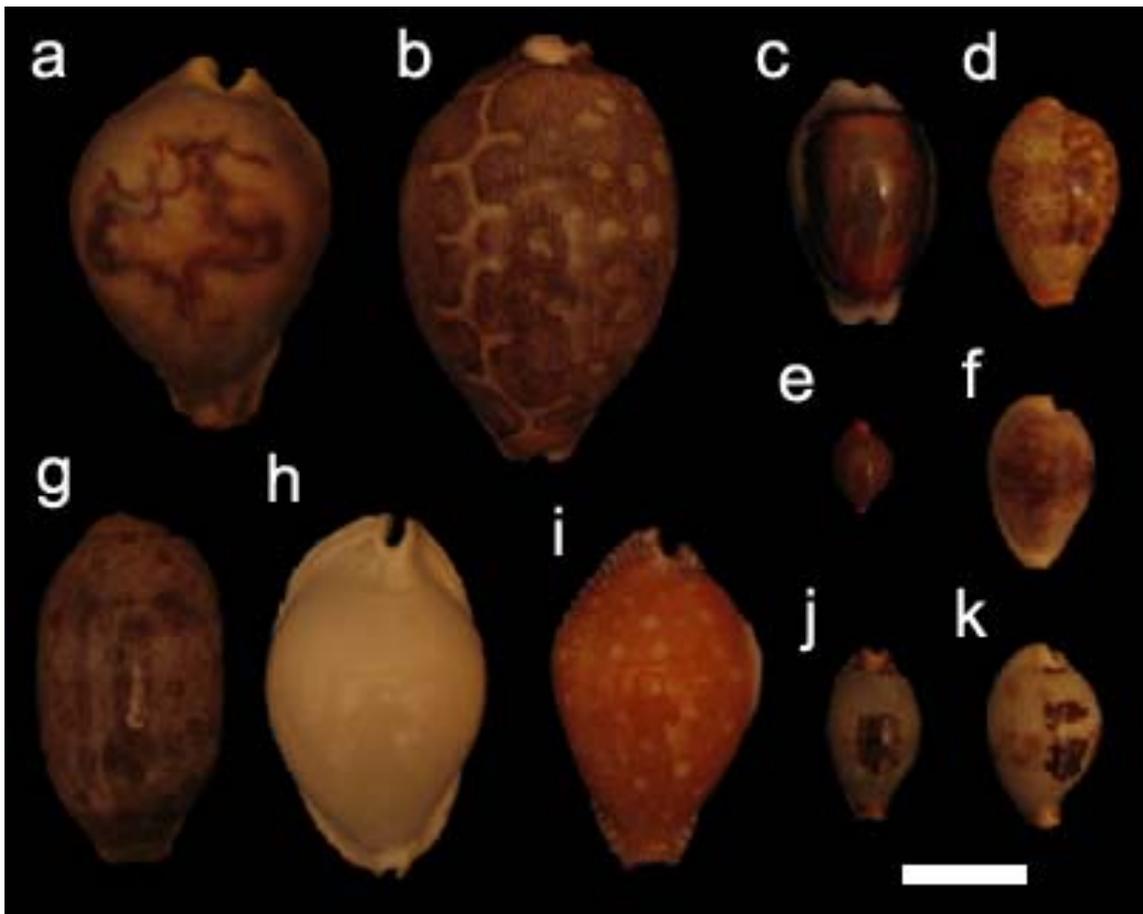


Figura 2. Ejemplos de las distintas subfamilias de Cypraeidae: (a) *Barycypraea fultoni* (Bernayinae); (b) *Leporicypraea mappa* (Cypraeinae); (c) *Neobernaya spadicea* (Pseudozonariinae); (d) *Schilderia achatidea* (Zonariinae); (e) *Pustularia globulus* (Pustulariinae); (f) *Cypraeovula capensis* (Cypraeovulinae); (g) *Arestoides argus* (Luriinae); (h) *Zoila marginata* (Zoilinae); (i) *Perisserosa guttata* (Erosariinae); (j) *Bistolida diauges* (Bistolidinae); (k) *Adusta pulchella* (Erroneinae). Escala: 2 cm.

Tabla 3. Listado taxonómico y sistemático de la familia Cypraeidae siguiendo la nueva clasificación propuesta. Se señalan con un asterisco (*) las especies no analizadas molecularmente, o para las que existe una duda razonable en su clasificación, o cuyo estatus como especie o subespecie es objeto de debate. Las especies incluidas son las mencionadas por Lorenz & Hubert (1993), con algunas adiciones (Lorenz, 2002, 2004).

- Familia CYPRAEIDAE Rafinesque, 1815
 Subfamilia EROSARIINAE Schilder, 1924
 Genus *Ipsa* Jousseaume, 1884
 1. *Ipsa childreni* (Gray, 1825)
 Genus *Propustularia* Schilder, 1927
 2. *Propustularia surinamensis* (Perry, 1811)
 Genus *Cryptocypraea* Meyer, 2003
 3. *Cryptocypraea dillwyni* (Schilder, 1922)
 Genus *Nucleolaria* Oyama, 1959
 4. *Nucleolaria nucleus* (Linnaeus, 1758)
 5. *Nucleolaria granulata* (Pease, 1862)
 6. *Nucleolaria cassiaui* (Burgess, 1965)*
 Genus *Staphylaea* Jousseaume, 1884
 7. *Staphylaea staphylaea* (Linnaeus, 1758)
 8. *Staphylaea limacina* (Lamarck, 1810)
 9. *Staphylaea semiplota* (Mighels, 1845)
 Genus *Monetaria* Troschel, 1863
 10. *Monetaria annulus* (Linnaeus, 1758)
 11. *Monetaria obvelata* (Lamarck, 1810)
 12. *Monetaria moneta* (Linnaeus, 1758)
 13. *Monetaria sublitorea* (Lorenz, 1998)*
 14. *Monetaria caputserpentis* (Linnaeus, 1758)
 15. *Monetaria caputdraconis* (Melvill, 1888)
 16. *Monetaria caputophidii* (Schilder, 1927)*
 Genus *Perisserosa* Iredale, 1930
 17. *Perisserosa guttata* (Gmelin, 1791)
 Genus *Erosaria* Schilder, 1924
 18. *Erosaria beckii* (Gaskoin, 1836)
 19. *Erosaria thomasi* (Crosse, 1865)
 20. *Erosaria bernardi* (Richard, 1974)
 21. *Erosaria kingae* (Rehder & Wilson, 1975)*
 22. *Erosaria macandrewi* (Sowerby III, 1870)
 23. *Erosaria cernica* (Sowerby III, 1870)
 24. *Erosaria acicularis* (Gmelin, 1791)
 25. *Erosaria spurca* (Linnaeus, 1758)
 26. *Erosaria poraria* (Linnaeus, 1758)
 27. *Erosaria albuginosa* (Gray, 1825)
 28. *Erosaria helvola* (Linnaeus, 1758)
 29. *Erosaria hawaiiensis* (Melvill, 1888)*
 30. *Erosaria turdus* (Lamarck, 1810)
 31. *Erosaria lamarckii* (Gray, 1825)
 32. *Erosaria miliaris* (Gmelin, 1791)
 33. *Erosaria eburnea* (Barnes, 1824)
 34. *Erosaria nebrites* (Melvill, 1888)
 35. *Erosaria erosa* (Linnaeus, 1758)
 36. *Erosaria ocellata* (Linnaeus, 1758)
 37. *Erosaria labrolineata* (Gaskoin, 1849)
 38. *Erosaria boivinii* (Kiener, 1843)
 39. *Erosaria citrina* (Gray, 1825)
 40. *Erosaria engleri* (Summers & Burgess, 1965)
 41. *Erosaria irrorata* (Gray, 1828)*
 42. *Erosaria gangranosa* (Dillwyn, 1817)
 43. *Erosaria marginalis* (Dillwyn, 1827)
 44. *Erosaria ostergaardi* (Dall, 1921)
 Subfamilia ZOILINAE Iredale, 1935
 Genus *Zoila* Jousseaume, 1884
 45. *Zoila marginata* (Gaskoin, 1849)
 46. *Zoila ketyana* (Raybaudi, 1978)
 47. *Zoila orientalis* Raybaudi, 1985
 48. *Zoila rosselli* Cotton, 1948
 49. *Zoila venusta* (Sowerby I, 1846)
 50. *Zoila decipiens* (Smith, 1880)

51. *Zoila eludens* (Raybaudi, 1991)
 52. *Zoila friendii* (Gray, 1831)
 53. *Zoila jeaniana* (Cate, 1968)
 54. *Zoila thersites* (Gaskoin, 1849)
 55. *Zoila perlae* Lopez & Chiang, 1975*
 56. *Zoila mariellae* Raybaudi, 1983
 Genus *Umbilia* Jousseaume, 1884
 57. *Umbilia armeniaca* (Verco, 1912)
 58. *Umbilia hesitata* (Iredale, 1916)
 59. *Umbilia capricornica* Lorenz, 1989
 60. *Umbilia petilirostris* Darragh, 2004*
 Subfamilia BERNAYINAE Schilder & Schilder, 1971
 Genus *Barycypraea* Schilder, 1927
 61. *Barycypraea fultoni* (Sowerby III, 1903)
 62. *Barycypraea teulerei* (Cazenavette, 1846)
 Subfamilia CYPRAEINAE Rafinesque, 1815
 Genus *Muracypraea* Woodring, 1957
 63. *Muracypraea mus* (Linnaeus, 1758)
 Genus *Cypraea* Linnaeus, 1758
 64. *Cypraea tigris* Linnaeus, 1758
 65. *Cypraea pantherina* Solander, 1786
 Genus *Macrocypraea* Schilder, 1930
 66. *Macrocypraea zebra* (Linnaeus, 1758)
 67. *Macrocypraea cervus* (Linnaeus, 1771)
 68. *Macrocypraea cervinetta* (Kiener, 1843)
 Genus *Leporicypraea* Iredale, 1930
 69. *Leporicypraea mappa* (Linnaeus, 1758)
 70. *Leporicypraea geographica* (Schilder & Schilder, 1933)
 71. *Leporicypraea viridis* (Kenyon, 1902)
 72. *Leporicypraea valentia* (Perry, 1811)
 Genus *Mauritia* Troschel, 1863
 73. *Mauritia arabica* (Linnaeus, 1758)
 74. *Mauritia maculifera* (Schilder, 1932)
 75. *Mauritia scindata* Lorenz, 2002*
 76. *Mauritia martybealsi* Lorenz, 2002*
 77. *Mauritia grayana* Schilder, 1930
 78. *Mauritia depressa* (Gray, 1824)
 79. *Mauritia mauritiana* (Linnaeus, 1758)
 80. *Mauritia eglantina* (Duclos, 1833)
 81. *Mauritia scurra* (Gmelin, 1791)
 82. *Mauritia histrio* (Gmelin, 1791)
 Subfamilia LURIINAE Schilder, 1932
 Genus *Talparia* Troschel, 1863
 83. *Talparia talpa* (Linnaeus, 1758)
 84. *Talparia exusta* (Sowerby I, 1832)
 Genus *Luria* Jousseaume, 1884
 85. *Luria cinerea* (Gmelin, 1791)
 86. *Luria lurida* (Linnaeus, 1758)
 87. *Luria pulchra* (Gray, 1824)
 88. *Luria tessellata* (Swainson, 1822)
 89. *Luria isabella* (Linnaeus, 1758)
 90. *Luria controversa* (Gray, 1824)
 91. *Luria isabellamexicana* (Stearns, 1893)
 92. *Luria gilvella* Lorenz, 2002
 Genus *Trona* Schilder, 1939
 93. *Trona stercoraria* (Linnaeus, 1758)
 Genus *Annepona* Iredale, 1930
 94. *Annepona mariae* (Schilder, 1927)
 Genus *Chelycypraea* Schilder, 1927
 95. *Chelycypraea testudinaria* (Linnaeus, 1758)
 Genus *Miolyncina* Schilder, 1932
 96. *Miolyncina porteri* (Cate, 1966)
 97. *Miolyncina joycae* (Clover, 1970)
 Genus *Arestoides* Iredale, 1930
 98. *Arestoides argus* (Linnaeus, 1758)
 Genus *Austrocypraea* Cossmann, 1903
 99. *Austrocypraea reevei* (Sowerby I, 1832)

- Genus *Lyncina* Troschel, 1863
- Subgenus *Callistocypraea* Schilder, 1927
100. *Lyncina* (*Callistocypraea*) *nivosa* (Broderip, 1827)
 101. *Lyncina* (*Callistocypraea*) *leucodon* (Broderip, 1828)
 102. *Lyncina* (*Callistocypraea*) *broderipii* (Sowerby I, 1832)
 103. *Lyncina* (*Callistocypraea*) *aurantium* (Gmelin, 1791)
- Subgenus *Lyncina* Troschel, 1863
104. *Lyncina* (*Lyncina*) *lynx* (Linnaeus, 1758)
 105. *Lyncina* (*Lyncina*) *vitellus* (Linnaeus, 1758)
 106. *Lyncina* (*Lyncina*) *ventriculus* (Lamarck, 1810)
 107. *Lyncina* (*Lyncina*) *sulcidentata* (Gray, 1824)
 108. *Lyncina* (*Lyncina*) *kuroharai* (Kuroda & Habe, 1961)
 109. *Lyncina* (*Lyncina*) *schilderorum* (Iredale, 1939)
 110. *Lyncina* (*Lyncina*) *camelopardalis* (Perry, 1811)
 111. *Lyncina* (*Lyncina*) *leviathan* (Schilder & Schilder, 1937)
 112. *Lyncina* (*Lyncina*) *bouteti* Burgess & Arnette, 1981
 113. *Lyncina* (*Lyncina*) *carneola* (Linnaeus, 1758)
- Subfamilia PUSTULARIINAE GILL, 1871
- Genus *Pustularia* Swainson, 1840
114. *Pustularia* *globulus* (Linnaeus, 1758)
 115. *Pustularia* *bistrinotata* Schilder & Schilder, 1937
 116. *Pustularia* *chiaponii* Lorenz, 1999
 117. *Pustularia* *mauiensis* (Burgess, 1967)
 118. *Pustularia* *margarita* (Dillwyn, 1817)
 119. *Pustularia* *cicercula* (Linnaeus, 1758)
- Subfamilia PSEUDOZONARIINAE nov. subfam.
- Genus *Pseudozonaria* Schilder, 1927
120. *Pseudozonaria* *annettae* (Dall, 1909)
 121. *Pseudozonaria* *aequinoctialis* (Schilder, 1933)*
 122. *Pseudozonaria* *nigropunctata* (Gray, 1828)
 123. *Pseudozonaria* *arabacula* (Lamarck, 1810)
 124. *Pseudozonaria* *robertsi* (Hidalgo, 1906)
- Genus *Neobernaya* Schilder, 1927
125. *Neobernaya* *spadicea* (Swainson, 1823)
- Subfamilia ZONARIINAE Schilder, 1932
- Genus *Schilderia* Tomlin, 1930
126. *Schilderia* *achatidea* (Sowerby I, 1837)
- Genus *Zonaria* Jousseaume, 1884
127. *Zonaria* *zonaria* (Gmelin, 1791)
 128. *Zonaria* *pyrum* (Gmelin, 1791)
 129. *Zonaria* *angelicae* (Clover, 1974)
 130. *Zonaria* *petitiana* (Crosse, 1872)
 131. *Zonaria* *sanguinolenta* (Gmelin, 1791)
 132. *Zonaria* *picta* (Gray, 1824)
- Subfamilia CYPRAEOVULINAE SCHILDER, 1927
- Genus *Notocypraea* Schilder, 1927
133. *Notocypraea* *piperita* (Gray, 1825)
 134. *Notocypraea* *pulicaria* (Reeve, 1846)
 135. *Notocypraea* *comptonii* (Gray, 1847)
 136. *Notocypraea* *declivis* (Sowerby III, 1870)
 137. *Notocypraea* *occidentalis* (Iredale, 1935)*
 138. *Notocypraea* *angustata* (Gmelin, 1791)
 139. *Notocypraea* *hartsmithi* (Schilder, 1967)
- Genus *Cypraeovula* Gray, 1824
140. *Cypraeovula* *connelli* (Liltved, 1983)
 141. *Cypraeovula* *castanea* (Higgins, 1868)
 142. *Cypraeovula* *iutsui* Shikama, 1974
 143. *Cypraeovula* *coronata* (Schilder, 1930)
 144. *Cypraeovula* *capensis* (Gray, 1828)
 145. *Cypraeovula* *fuscobrunnea* (Shaw, 1909)
 146. *Cypraeovula* *fuscodentata* (Gray, 1825)
 147. *Cypraeovula* *edentula* (Gray, 1825)
 148. *Cypraeovula* *algoensis* (Gray, 1825)
 149. *Cypraeovula* *alfredensis* (Schilder & Schilder, 1929)
 150. *Cypraeovula* *mikeharti* Lorenz, 1985
 151. *Cypraeovula* *immelmani* Liltved, 2001
 152. *Cypraeovula* *cruickshanki* Kilburn, 1972

153. *Cypraeovula colligata* Lorenz, 2002
 Subfamilia BISTOLIDINAE Meyer, 2003, nuevo rango
 Genus *Palmadusta* Iredale, 1930
 154. *Palmadusta contaminata* (Sowerby I, 1832)
 155. *Palmadusta saulae* (Gaskoin, 1843)
 156. *Palmadusta asellus* (Linnaeus, 1758)
 157. *Palmadusta lentiginosa* (Gray, 1825)
 158. *Palmadusta humphreysii* (Gray, 1825)
 159. *Palmadusta johnsonorum* Lorenz, 2002*
 160. *Palmadusta lutea* (Gmelin, 1791)
 161. *Palmadusta ziczac* (Linnaeus, 1758)
 162. *Palmadusta diluculum* (Reeve, 1845)
 163. *Palmadusta clandestina* (Linnaeus, 1767)
 164. *Palmadusta artuffeli* (Joussemae, 1876)
 165. *Palmadusta androyensis* Blöcher & Lorenz, 1999
 Genus *Bistolida* Cossmann, 1920
 166. *Bistolida erythraeensis* (Sowerby I, 1833)
 167. *Bistolida stolidia* (Linnaeus, 1758)
 168. *Bistolida diauges* (Melvill, 1888)
 169. *Bistolida brevidentata* (Sowerby III, 1870)
 170. *Bistolida ursellus* (Gmelin, 1791)
 171. *Bistolida goodallii* (Sowerby I, 1832)
 172. *Bistolida hirundo* (Linnaeus, 1758)
 173. *Bistolida kieneri* (Hidalgo, 1906)
 174. *Bistolida owenii* (Sowerby I, 1837)
 Genus *Ovatipsa* Iredale, 1931
 175. *Ovatipsa chinensis* (Gmelin, 1791)
 176. *Ovatipsa coloba* (Melvill, 1888)
 Genus *Talostolida* Iredale, 1931
 177. *Talostolida teres* (Gmelin, 1791)
 178. *Talostolida pellucens* (Melvill, 1888)
 179. *Talostolida latior* (Melvill, 1888)
 180. *Talostolida subteres* (Weinkauff, 1881)
 181. *Talostolida rashleighana* (Melvill, 1888)
 Genus *Cribrarula* Strand, 1929
 182. *Cribrarula gaskoini* (Reeve, 1846)
 183. *Cribrarula catholicorum* Schilder & Schilder, 1938
 184. *Cribrarula cumingii* (Sowerby I, 1832)
 185. *Cribrarula astaryi* Schilder, 1971*
 186. *Cribrarula compta* (Pease, 1860)
 187. *Cribrarula taitae* Burgess, 1993
 188. *Cribrarula garciai* Lorenz & Raines, 2001
 189. *Cribrarula cribraria* (Linnaeus, 1758)
 190. *Cribrarula gaspardi* Biraghi & Nicolay, 1993
 191. *Cribrarula exmouthensis* (Melvill, 1888)
 192. *Cribrarula melwardi* (Iredale, 1930)
 193. *Cribrarula gravida* Moretzsohn, 2002
 194. *Cribrarula fallax* (Smith, 1881)
 195. *Cribrarula comma* (Perry, 1811)
 196. *Cribrarula esontropia* (Duclos, 1833)
 197. *Cribrarula pellisserpentis* Lorenz, 1999
 Subfamilia ERRONEINAE Schilder, 1927
 Genus *Nesiocypraea* Azuma & Kurohara, 1967
 198. *Nesiocypraea langfordi* (Kuroda, 1938)
 199. *Nesiocypraea hirasei* (Roberts, 1913)
 200. *Nesiocypraea sakurii* (Habe, 1970)
 201. *Nesiocypraea lisetae* Kilburn, 1975
 202. *Nesiocypraea midwayensis* Azuma & Kurohara; 1967
 203. *Nesiocypraea teramachii* (Kuroda, 1938)
 204. *Nesiocypraea alexhuberti* Lorenz & Huber, 2002
 205. *Nesiocypraea aenigma* Lorenz, 2002*
 206. *Nesiocypraea deforgesii* Lorenz, 2002*
 207. *Nesiocypraea hungerfordi* (Gray, 1825)*
 Genus *Palmulacypraea* Meyer, 2003
 208. *Palmulacypraea katsuae* (Kuroda, 1960)
 209. *Palmulacypraea musumea* (Kuroda & Habe, 1961)
 210. *Palmulacypraea boucheti* (Lorenz, 2002)

211. *Palmulacypraea rabaulensis* (Schilder, 1964)
 Genus *Purpuradusta* Schilder, 1939
 212. *Purpuradusta gracilis* (Gaskoin, 1849)
 213. *Purpuradusta fimbriata* (Gmelin, 1791)
 214. *Purpuradusta hammondae* (Iredale, 1939)
 215. *Purpuradusta microdon* (Gray, 1828)
 216. *Purpuradusta serrulifera* (Schilder & Schilder, 1938)
 217. *Purpuradusta minoridens* (Melvill, 1901)
 218. *Purpuradusta oryzaeformis* Lorenz & Sterba, 1999
 219. *Purpuradusta barbieri* (Raybaudi, 1986)
 Genus *Adusta* Jousseau, 1884
 220. *Adusta onyx* (Linnaeus, 1758)
 221. *Adusta succincta* (Linnaeus, 1758)
 222. *Adusta persica* (Schilder & Schilder, 1938)*
 223. *Adusta melanesiae* (Schilder, 1937)*
 224. *Adusta nymphae* (Jay, 1850)
 225. *Adusta subviridis* (Reeve, 1835)
 226. *Adusta pulchella* (Swainson, 1823)
 227. *Adusta aliguayensis* (Van Heesvelde & Deprez, 2002)*
 228. *Adusta pyriformis* (Gray, 1824)
 229. *Adusta angioyorum* (Biraghi, 1978)
 Genus *Erronea* Troschel, 1863
 230. *Erronea erronea* (Linnaeus, 1758)
 231. *Erronea cylindrica* (Born, 1778)
 232. *Erronea ovum* (Gmelin, 1791)
 233. *Erronea caurica* (Linnaeus, 1758)
 234. *Erronea pallida* (Gray, 1824)
 235. *Erronea vredenburgi* Schilder, 1927
 236. *Erronea xanthodon* (Sowerby I, 1832)
 237. *Erronea fernandoi* Cate, 1969
 238. *Erronea barclayi* (Reeve, 1857)
 Genus *Notadusta* Schilder, 1935
 239. *Notadusta punctata* (Linnaeus, 1771)
 240. *Notadusta martini* (Schepman, 1907)
 Genus *Contradusta* Meyer, 2003
 241. *Contradusta walkeri* (Sowerby I, 1832)
 242. *Contradusta bregeriana* (Crosse, 1868)
 Genus *Melicerona* Iredale, 1930
 243. *Melicerona listeri* (Gray, 1824)
 244. *Melicerona felina* (Kiener, 1843)
 Genus *Blasicrura* Iredale, 1930
 245. *Blasicrura pallidula* (Gaskoin, 1849)
 246. *Blasicrura interrupta* (Gray, 1824)
 247. *Blasicrura summersi* (Schilder, 1958)
 Genus *Eclogavena* (Iredale, 1930)
 248. *Eclogavena dayritiana* (Cate, 1963)
 249. *Eclogavena quadrimaculata* (Gray, 1824)
 250. *Eclogavena coxeni* (Cox, 1873)
 251. *Eclogavena luchuana* (Kuroda, 1860)

recuperar una clasificación de *Erosaria* Schilder, 1924 en al menos 4 subgéneros, no presentada aquí. Estos grupos serían: a) *spurca/acicularis/cernica* junto con el grupo "*Paulonaria*" (*beckii*, *thomasi*, *kingae* y especies afines); b) complejo *albuginosa/poraria/helvola*; c) *turdus*; d) grupo "*erosa*" con el resto de especies. Permanece la incógnita sobre el género no analizado *Propustularia* Schilder, 1927 (*Proadusta* Sacco, 1894 para Lorenz & Hubert, 1993), aunque el punteado marginal que en ocasiones se aprecia en su concha confirmaría su parentesco con *Erosaria* Schilder, 1924, del que podría ser

perfectamente un antepasado remoto, como sugieren sus abundantes fósiles del Eoceno de Europa y América. Se escinden de esta subfamilia claramente *Pustularia* Swainson, 1840 y *Annepona* Iredale, 1930.

Zoilinae Iredale, 1935—. La subfamilia Zoilinae incluiría *Zoila* Jousseau, 1884 y *Umbilia* Jousseau, 1884, aunque los análisis de Meyer (2003) justificarían igualmente una separación en dos subfamilias diferentes, optándose aquí por la solución más conservadora. La separación de estos dos géneros se produjo en tiempos geológicos

relativamente remotos (Paleoceno u Oligoceno), y de ahí su relativamente baja afinidad molecular. Queda por esclarecer si la estrategia de desarrollo larvario directo apareció de forma independiente o se heredó de un antepasado común; en este segundo caso se confirmaría la inclusión en una misma subfamilia. Dentro de *Zoila* Jousseume, 1884, sólo los taxones *marginata*, *rosselli* y *venusta* se presentan claramente diferenciados del resto, existiendo la posibilidad de revisión específica para éstos últimos, notablemente en el caso del complejo *friendii/vercoi/jeaniana*.

Cypraeinae Rafinesque, 1815—.

Dentro de la subfamilia Cypraeinae no parecen existir mayores dificultades taxonómicas, al ser un grupo de especies de tamaño grande, distribución indopacífica en aguas someras y desarrollo larvario planctónico, con la excepción del género no analizado *Barycypraea* Schilder, 1927. Todos los géneros se corresponden bien con los descritos en las diferentes clasificaciones del grupo, al margen de la posible revisión de casos de especies y subespecies comentados anteriormente o no analizados. El caso más notable sería seguramente el de *Leporicypraea* Iredale, 1930, para el que Meyer (2003) sugiere al igual que Lorenz, 2002 la separación de los taxones *mappa* y *geographica* como especies diferentes, lo cual es compatible con su simpatricidad en muchas localidades. Sin embargo, los análisis moleculares sugieren que el problema es mucho más complejo, pues la forma "*viridis*", atribuida al taxón *mappa* por sus similitudes conquiliológicas, está molecularmente más cercana a *geographica* que a *mappa*. Por tanto, parecería más correcto establecer la presencia de tres taxones con la categoría de especies: *L. mappa* (Linnaeus, 1758), *L. geographica* (Schilder & Schilder, 1939) y *L. viridis* (Kenyon, 1902), aunque sin duda se requieren estudios moleculares más detallados sobre poblaciones bien diferenciadas para llegar a una conclusión definitiva.

Bernayinae Schilder & Schilder, 1971—. Se sugiere aquí provisionalmente separar *Barycypraea* Schilder, 1927 en la subfamilia Bernayinae, dada la antigüedad del grupo, al menos del género *Bernaya* Jousseume, 1884, que parece directamente relacionado con el primero, y

cuyo registro fósil se remonta al Cretácico; lo mismo sucede con otros géneros afines, tratándose por lo tanto del grupo más primitivo de cipreidos. *Barycypraea* Schilder, 1927 estuvo en el pasado presente en Indonesia e India, *Bernaya* Jousseume, 1884 en Europa y Asia, *Mandolina* Jousseume, 1884 en Europa, *Archicypraea* Schilder, 1926 en Europa y América, *Cypraeorbis* Conrad, 1865 también en América, *Afrocypraea* Schilder, 1932 en Sudáfrica, y *Vicetia* Fabiani 1905, *Paleocypraea* Schilder, 1932 y *Gisortia* Jousseume, 1884 en Europa. Todo ello sugiere que se trata de un grupo primitivo de amplia distribución en el pasado y reducido en la actualidad a aguas eutróficas frías o los ya comentados relictos de fauna. No obstante, su análisis molecular deberá confirmar o rebatir esta hipótesis, aunque la presencia de dos únicas especies vivientes reduce las posibles interpretaciones, dando más peso a criterios morfológicos y paleontológicos. Igualmente, la clasificación de todos los géneros fósiles descritos en una misma subfamilia queda pendiente de revisión por nuevos y más detallados análisis paleontológicos.

Luriinae Schilder, 1932—. La subfamilia Luriinae presenta un conjunto de especies y géneros bien agrupados, aunque con notables problemas de clasificación en su seno. La separación propuesta por Meyer (2003) entre Luriini Schilder, 1932 (*Talparia* Troschel, 1863 y *Luria* Jousseume, 1884) y Austrocypraeini Iredale, 1935 (*Trona* Schilder, 1939, *Annepona* Iredale, 1930, *Chelycypraea* Schilder, 1927 y *Lyncina* Troschel, 1863) parece perfectamente justificada molecularmente. Sin embargo, dentro del segundo grupo, la subdivisión del género *Lyncina* Troschel, 1863 en 5 subgéneros (*Austrocypraea* Cossmann, 1903, *Miolyncina* Schilder, 1932, *Arestoides* Iredale, 1930, *Callistocypraea* Schilder, 1927 y *Lyncina* Troschel, 1863) parece más controvertida. Notablemente, *Austrocypraea* se presenta con una única especie actual, *reevei* Sowerby I, 1832, en el sur de Australia; esta especie tiene desarrollo larval de tipo planctónico, pero su amplio registro fósil también se localiza específicamente en dichas latitudes, lo que sugiere un distanciamiento notable del resto del grupo. Algunos autores sugieren que podría ser un antepasado de Cypraeovulinae (ver Lorenz & Hubert,

1993), aunque el análisis molecular parece desmentir esta hipótesis. Las similitudes conchiliológicas (dentición, fósula, coloración) y de su rádula con *Lyncina* Troschel, 1863 sugieren un elevado parentesco, aunque según Lorenz & Hubert (1993) podrían estar enmascarando fenómenos de convergencia. En cualquier caso, su inclusión como subgénero de *Lyncina* Troschel, 1863 se antoja excesivamente arriesgado, como también la de los otros tres subgéneros. Aquí se mantiene la separación provisional como géneros de *Austrocypraea*, *Miolyncina* y *Arestoides*, ya que el grado de parentesco molecular con *Lyncina* justificaría la unión o separación de los tres en un mismo grado de similitud o distanciamiento que *Austrocypraea*; sólo *Callistocypraea* se mantendría como mero subgénero por su mucha mayor similitud.

Pustulariinae Gill, 1871—. El grupo E de Meyer es sin duda el más controvertido. Incluye géneros de dudosa afiliación conjunta, por lo que aquí se opta por su separación en tres subfamilias diferentes. Por un lado, tendríamos *Pustularia* Swainson, 1840, anteriormente considerado parte de Erosariinae a pesar de su singularidad morfológica. En ausencia de similitudes con los otros géneros o de un registro fósil compartido, aquí se opta por su separación definitiva. Su amplia distribución indopacífica actual y fósil (también se presentaba en el pasado en el Caribe) no permite catalogarla como un relicto dentro de otra subfamilia en la que tuviese cabida.

Pseudozonariinae nov. subfam.—. La división de *Zonaria* Jousseume, 1884 (*sensu* Lorenz & Hubert, 2003) en dos géneros distintos (*Zonaria* Jousseume, 1884 en África y *Pseudozonaria* Schilder, 1927 en América) se justifica no sólo molecularmente, sino también anatómicamente (papilas del manto) y en menor grado morfológicamente (forma de la concha y dientes), así como por su distribución geográfica actual y fósil. No muy sorprendentemente, *Neobernaya* Schilder, 1927 presenta una similitud molecular con las especies americanas de *Pseudozonaria* Schilder, 1927 mayor que la similitud existente entre éstas y *Zonaria* Jousseume, 1884; su distribución, muy localizada geográficamente en aguas frías (California y norte de México), y el desarrollo directo de sus larvas (según

Lorenz & Hubert, 1993) sugiere que es una especie que se separó de *Pseudozonaria* Schilder, 1927 posteriormente a la hipotética separación de las poblaciones de *Zonaria* Jousseume, 1884 y *Pseudozonaria* Schilder, 1927, con lo cual se incluye en la subfamilia Pseudozonariinae.

Zonariinae Schilder, 1932—. Una agrupación del complejo *Zonaria/Pseudozonaria/Neobernaya* en una única subfamilia no parece más justificada que su unión con Cypraeovulinae, al menos a nivel molecular. Por este motivo (y dada la aceptación general del grupo Cypraeovulinae) se propone una división en tres subfamilias bien diferenciadas, incluyendo provisionalmente a *Schilderia* Tomlin, 1930 en Zonariinae por su distribución atlántico/mediterránea, tanto de su único representante actual como de su amplio registro fósil, plenamente coincidente con *Zonaria* Jousseume, 1884. Permanece la duda de la asignación de especies fósiles del Atlántico occidental y Caribe a *Pseudozonaria* Schilder, 1927 o *Zonaria* Jousseume, 1884, donde ninguna de las dos se presenta en la actualidad, y que de hecho podrían constituir los antepasados comunes a las dos subfamilias. El Caribe constituye un área muy especial respecto a su fauna actual de cipreidos, al presentarse una proporción especies/género próxima a 1, muy lejos de la observada en otras áreas, donde hay al menos un género “dominante” representado por varias especies. Según Burgess (1985) esto se podría justificar por la extinción en el Mioceno del género dominante en esta región, *Siphocypraea* Heilprin, 1887, con numerosas especies fósiles conocidas. La baja capacidad de dispersión de las larvas de todas las especies de ambas familias podría haber contribuido a su separación definitiva antes incluso de la aparición del istmo de Panamá, aunque este punto resulta meramente especulativo. Los análisis de Meyer, sin embargo, así lo sugieren, pues el cálculo de sustituciones de nucleótidos en las secuencias de ambos géneros obtiene una datación para la aparición del istmo de Panamá muy superior a la fecha real comúnmente aceptada por los paleontólogos.

Cypraeovulinae Schilder, 1927—. *Notocypraea* Schilder, 1927 y *Cypraeovula* Gray, 1824 se pueden mantener sin

muchos problemas en un mismo subgrupo, la subfamilia Cypraeovulinae, pues están confinadas geográficamente a aguas no tropicales y presentan ambas desarrollo directo, además de un ancestro común, *Notoluponia* Schilder, 1935, geológicamente relativamente reciente (Oligoceno/Plioceno). No obstante, existe la posibilidad de que la estrategia de desarrollo larvario directo apareciese en ambos géneros de forma independiente, dado su distanciamiento geográfico, y que las similitudes se deban a fenómenos de convergencia (debidos a factores selectivos poco comprendidos), lo que las situaría en dos subfamilias diferentes. Sin embargo, como ya se ha comentado anteriormente, a falta de resultados concluyentes se opta aquí por la aproximación más conservadora, y en concordancia con lo descrito por otros autores para estos dos géneros (Schilder, 1971; Lorenz & Hubert, 1993). Los hallazgos de ejemplares de *Notocypraea* Schilder, 1927 en Sudáfrica parecen obedecer a introducciones accidentales recientes (Burgess, 1985), que no comprometen la historia evolutiva del grupo.

Bistolidinae Meyer, 2003, nuevo rango—. En la presente clasificación se eleva al rango de subfamilia a la tribu Bistolidini. Constituye un grupo morfológica y molecularmente bien definido, y donde no hay mayor dificultad para la recuperación de los antiguamente descritos géneros *Ovatipsa* Iredale, 1931 y *Talostolida* Iredale, 1931, muy bien separados molecularmente del resto de especies del grupo. Ambos comparten con *Cribrarula* Strand, 1929 las características de manto y papilas, además de notables similitudes morfológicas de la concha, mientras que similar es el caso de *Bistolida* Cossmann, 1920 con *Palmadusta* Iredale, 1930. Dada la diferencia molecular y morfológica con Erroneini, aquí se sugiere su separación definitiva.

Erroneinae Schilder, 1927—. La subfamilia Erroneinae coincide plenamente con el grupo G de Meyer (2003) (Erroneini), aunque no por ello está ausente de dificultades. *Nesiocypraea* Azuma & Kurohara, 1967 y *Palmulacypraea* Meyer, 2003 parecen claramente diferenciadas del resto, siendo géneros restringidos geográficamente y de aguas profundas y por tanto difícil estudio, por lo que una

ulterior separación en una subfamilia propia podría estar perfectamente justificada, aunque aquí se mantiene el criterio conservador de Meyer en espera de resultados más precisos. Notablemente, el estatus de *hungerfordi* Gray, 1825 permanece una incógnita, pues su clásica asignación a *Erronea* Troschel, 1863 podría cambiar para integrarse en *Nesiocypraea* Azuma & Kurohara, 1967 (como aquí se sugiere), tanto por su hábitat de aguas profundas y distribución geográfica, como por peculiaridades de su concha, aspecto ya sugerido por Lorenz & Hubert (1993), y confirmado por nuevos hallazgos de ejemplares de mayor tamaño, conquiliológicamente muy parecidos a las especies de este segundo género. Por otra parte, la recuperación de los géneros *Adusta* Jousseume, 1884, *Melicerona* Iredale, 1930 y *Eclogavena* Iredale, 1930, así como el nuevo género *Contradusta* Meyer, 2003, se justifican claramente por los resultados de Meyer.

MODELO EVOLUTIVO HIPOTÉTICO PARA EL GÉNERO *CRIBRARULA*

El género *Cribrarula* Strand, 1929 es uno de los más problemáticos dentro de la familia Cypraeidae (Figura 3), dada la enorme cantidad de taxones de aparente similitud morfológica, formando un mosaico de especies y subespecies a lo largo del Indopacífico. Muchos de estos taxones han sido descubiertos o descritos recientemente (*taitae*, *cribraria gaspardi*, *cribraria abaliena*, *cribraria ganteri*, *pellisserpentis*, *garciai*, *esontropia francescoi*, *cribraria australiensis*, *gravidia*) o renombrados tras recientes estudios de diversas poblaciones (las cuatro subespecies de *exmouthensis*) (véanse Lorenz, 2002, 2004). Así, existe notable confusión sobre la asignación de ciertos taxones como subespecies de otros, y sobre todo la justificación de la simpatricidad de muchos de ellos en diferentes localizaciones en todo el Indopacífico, fundamentalmente África oriental y norte de Australia. Los resultados moleculares de Meyer (2003) sobre este género, aun analizando sólo algunos de sus taxones, aportan cierta luz al problema, y sugieren una historia evolutiva peculiar y compleja, con diferentes procesos de radiación bien diferenciados, ya sugerido por Lorenz (2002) por lo menos en Australia.

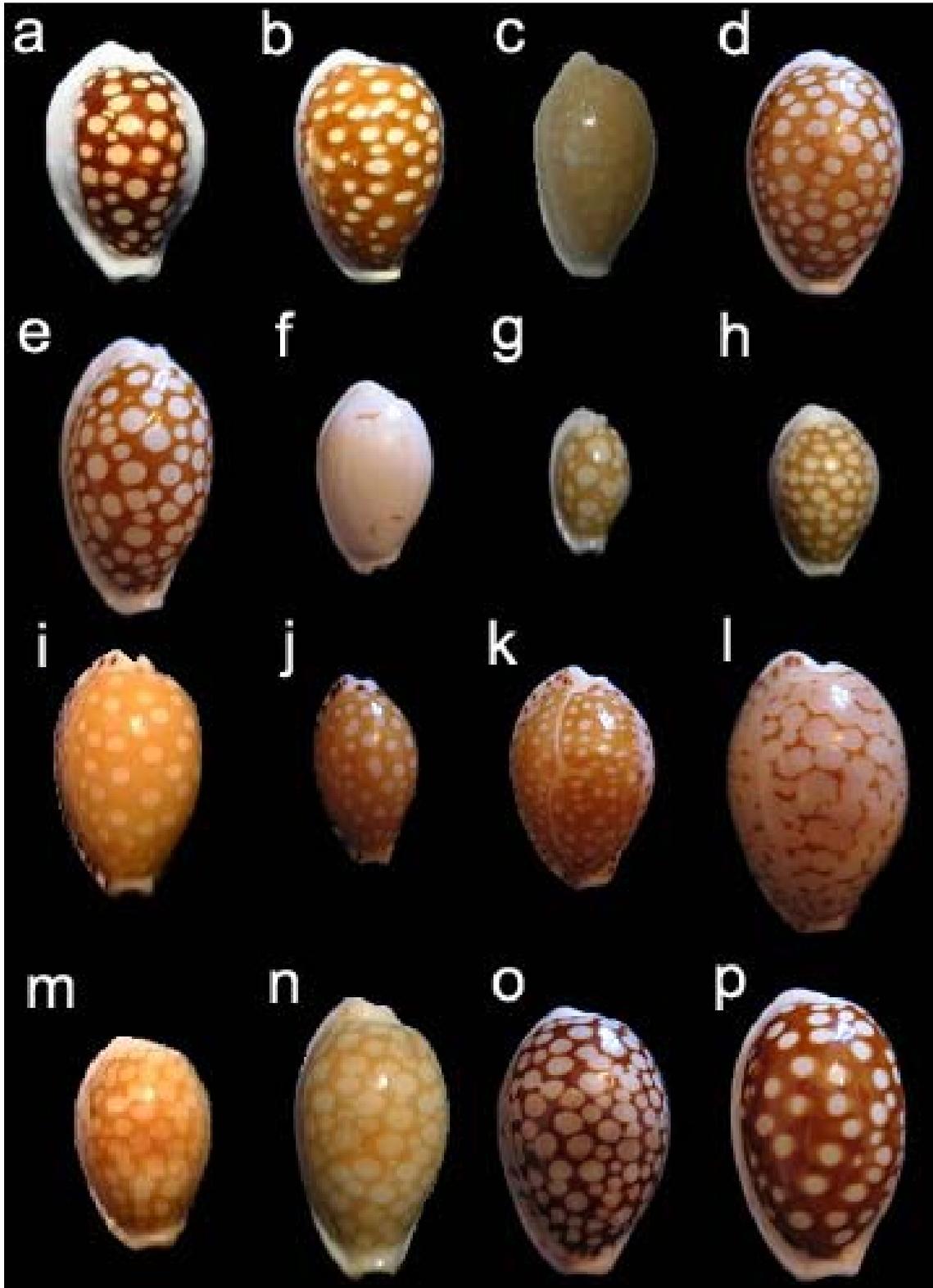


Figura 3. Principales especies del género *Cribrarula*: (a) *C. exmouthensis magnifica* (28,2 mm, Broome, Australia noroccidental); (b) *C. exmouthensis rotnestensis* (33,9 mm, Fremantle, Australia occidental); (c) *C. fallax* (31,0 mm, Albany, Australia suroccidental); (d) *C. cribraria australiensis* (25,2 mm, Broome, Australia noroccidental); (e) *C. cribraria cribraria* (25,8 mm, Filipinas); (f) *C. melwardi* (17,3 mm, Queensland); (g) *C. gaspardi* (13,3 mm, Kwajalein); (h) *C. cribraria abaliena* (14,0 mm, Somalia); (i) *C. astaryi* (15,3 mm, Marquesas); (j) *C. cumingii* (14,1 mm, Tahiti); (k) *C. gaskoini* (17,6 mm, Hawaii); (l) *C. pellisserpentis* (24,8 mm, Madagascar); (m) *C. esontropia cribellum* (17,8 mm, Mauricio); (n) *C. esontropia esontropia* (24,7 mm, Mauricio); (o) *C. comma francescoi* (22,2 mm, Madagascar); (p) *C. comma comma* (23,5 mm, Mozambique). Fotografías: J. López (d, e, f, j, k, l, o, p); J. Saltó (a, b, c, g, h, i, m, n).

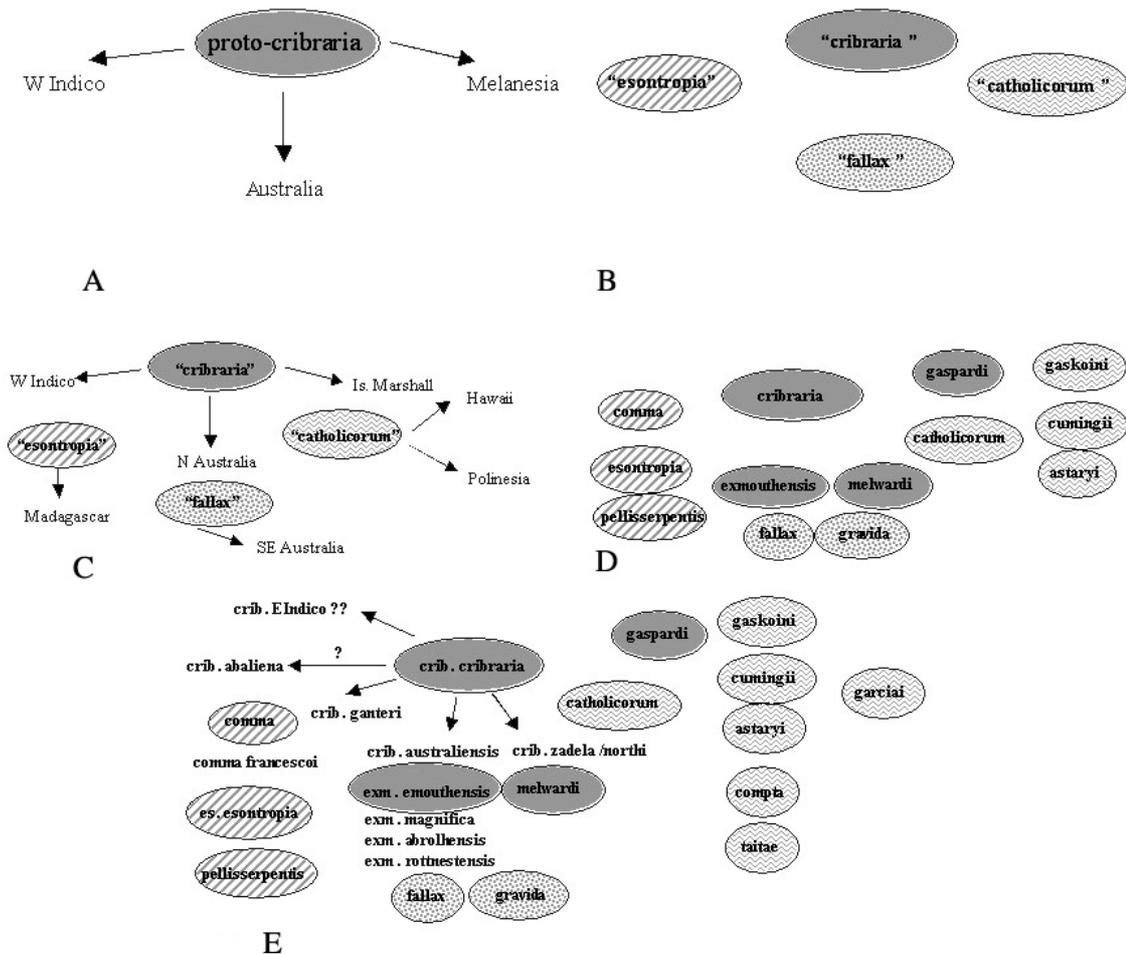


Figura 4. Hipótesis de radiación del género *Cribrarula* a nivel de especie. (A) Primera radiación a partir de una población original indopacífica (“*protocribraria*”); (B) Aislamiento y especiación de las poblaciones del Pacífico occidental, Australia meridional, Melanesia e Indico occidental; (C) Segunda radiación desde los 4 núcleos independientes; (D) Segundo proceso de especiación; (E) Radiación final de *C. cribraria*, *C. exmouthensis*, *C. comma* y *C. cumingii* en subespecies o especies. Cabe considerar, según esta hipótesis, como especies a los taxones incluidos en círculos, y al resto como subespecies.

Aunque meramente hipotético, se puede ampliar este modelo de radiación y especiación para todo el género (Figura 4), sugiriéndose un primer proceso de radiación (o incluso más de uno) a partir de un núcleo indopacífico central (aquí llamado “*protocribraria*”), del que habrían evolucionado cuatro núcleos poblacionales independientes, en el Índico suroccidental (“*esontropia*”), el Pacífico occidental (“*cribraria*”), Australia meridional (complejo “*fallax/gravida*”) y Melanesia/Pacífico central (“*catholicorum*”), de los que derivarían todos los taxones actuales. Tras un relativo aislamiento poblacional, un segundo proceso de radiación desde estos cuatro núcleos habría generado nuevas especies: *pellisserpentis* en Madagascar y *comma* en Africa oriental; *exmouthensis*, *melwardi* y *gaspardi* a partir del núcleo del Pacífico occidental; separación de *fallax* y *gravida* en Australia meridional; *gaskoini* y

cumingii (y tal vez *astaryi*) en Hawaii y Polinesia. Finalmente, en tiempos recientes algunas de estas especies se habrían diferenciado en subespecies: *comma francescoi*, *cribraria abaliena*, *cribraria ganteri*, *cribraria cribraria*, “*cribraria ssp.*” del Índico oriental, *cribraria australiensis*, *cribraria zadela/northi* (aquí considerados sinónimos, véase Lorenz, 2002), *exmouthensis exmouthensis*, *exmouthensis abrolhensis*, *exmouthensis magnifica* y *exmouthensis rothnestensis*; o bien nuevas especies: *taitae*, *compta* y *garciai* en archipiélagos aislados en el Pacífico, e incluso la forma no nombrada de Fangataufa afín a *cumingii*. La sinopsis total de especies y subespecies del género aquí propuesta se detalla en la Tabla 4.

Hasta el momento, ninguna clasificación de *Cribrarula* en especies y subespecies ha permitido explicar satisfactoriamente la

Tabla 4. Clasificación del género *Cribrarula* Strand, 1929 en especies y subespecies según el modelo propuesto, con su rango de distribución aproximado.

<u>Especies/Subespecies</u>	<u>Distribución</u>
Grupo " <i>esontropia</i> "	
<i>comma</i> Perry, 1811	África oriental
<i>comma francescoi</i> Lorenz, 2002	Madagascar meridional, Sudáfrica oriental
<i>esontropia</i> Duclos, 1833	Mascareñas
<i>pellisserpentis</i> Lorenz, 1999	Madagascar meridional
Grupo " <i>cribraria</i> "	
<i>cribraria cribraria</i> Linnaeus, 1758	Pacífico occidental
<i>cribraria ganteri</i> Lorenz, 1997 (?)	Sri Lanka meridional
<i>cribraria</i> ssp. (?)	Índico septentrional y nororiental
<i>cribraria abaliena</i> Lorenz, 1989	África oriental
<i>cribraria australiensis</i> Lorenz, 2002	Australia noroccidental
<i>cribraria zadela</i> Iredale, 1939	Queensland, Melanesia
<i>gaspardi</i> Biraghi & Nicolay, 1993	Micronesia (Is. Kwajalein)
<i>exmouthensis exmouthensis</i> Melvill, 1888	Australia occidental (Exmouth – Shark Bay)
<i>exmouthensis magnifica</i> Lorenz, 2002	Australia occidental (Broome)
<i>exmouthensis abrolhensis</i> Lorenz, 2002	Australia occidental (Is. Abrolhos, Kalbarri)
<i>exmouthensis rotnnestensis</i> Lorenz, 2002	Australia occidental (Rottnest Is. Jurien Bay – Mandurah)
<i>melwardi</i> Iredale, 1930	Queensland
Grupo " <i>fallax</i> "	
<i>fallax</i> Smith, 1881	Australia suroccidental (Cape Naturalist – Denmark)
<i>gravidia</i> Moretzsohn, 2002	Australia suroriental (Nueva Gales del Sur)
Grupo " <i>catholicorum</i> "	
<i>catholicorum</i> Schilder & Schilder, 1938	Melanesia - Queensland
<i>gaskoini</i> Reeve, 1846	Hawaii
<i>cumingii</i> Sowerby I, 1832	Polinesia (Tahití, Tuamotu)
<i>astaryi</i> Schilder, 1971	Polinesia (Islas Marquesas)
<i>taitae</i> Burgess, 1993	Melanesia a Polinesia occidental (Tahití)
<i>compta</i> Pease, 1860	Polinesia (Tuamotu)
<i>garciai</i> Lorenz & Raines, 2001	Isla de Pascua

superposición geográfica de los diferentes taxones, observada en localidades como Madagascar, África oriental y diferentes puntos de Australia, pues en muchos casos se trataría de subespecies de la misma especie (generalmente, *C. cribraria*), sin aparentes diferencias batimétricas o de hábitat que justifiquen tales situaciones (salvo quizás *abaliena* y *comma*, pues la primera parece restringida a aguas más profundas). Este nuevo modelo permite, sin embargo, explicar la simpatricidad de *pellisserpentis/comma/francescoi* en Madagascar, *comma/cribraria abaliena* en África oriental, *exmouthensis rotnnestensis/fallax* en Australia suroccidental, *exmouthensis ssp./cribraria australiensis* en Australia noroccidental, y *melwardi/cribraria zadela* en Queensland, y considera 4 linajes bien diferenciados: *cribraria*, *esontropia*, *fallax* y *catholicorum*.

Permanece la duda sobre los estatus de *cribraria cribraria* del Índico oriental y noroccidental, así como de *cribraria ganteri*, que podrían ser meras variaciones de una subespecie diferente de *cribraria cribraria*

del Pacífico occidental. Las subespecies de *esontropia* (*esontropia* y *cribellum*) son consideradas como meras variaciones, siguiendo las observaciones de Meyer (2003) en su análisis molecular o el análisis morfométrico de Jay (2003), y teniendo en cuenta que son simpátricas, a pesar de que algunos autores hayan observado diferencias anatómicas (p.ej., Burgess, 1985). Por otra parte, el estatus de *francescoi* es ciertamente problemático: podría ser considerado subespecie de *esontropia*, aunque una posibilidad muy plausible, aunque no por ello menos polémica, sería su inclusión como subespecie o simple forma de *comma* (Limpalaër, 2003), como aquí se sugiere. En ningún caso *comma* está relacionada con *cribraria* según los datos moleculares de Meyer (cosa de hecho manifiesta en caracteres conchológicos, como color del dorso y aspecto de las manchas dorsales, aspecto de la fósula y sobre todo del ápice de la concha), sino con *esontropia*. Algunos autores han observado de hecho una extraordinaria similitud entre individuos de *esontropia* y *comma*, con aparentemente

todas las forma intermedias posibles en cuanto a caracteres conchiliológicos (manchas laterales, color, forma de la concha, aspecto de las lagunas dorsales, dentición) hasta el punto de hacerlas indistinguibles (Watt, 2005). De hecho, se habla en ciertos ámbitos de una forma continental y otra de Madagascar en *francescoi*, con lo cual se requeriría ulteriores estudios que pudiesen clarificar el estatus de estos tres taxones. Provisionalmente se considera aquí como subespecie de *comma*, aunque su simpatricidad continental sugiere que tal vez sólo la forma de Madagascar podría alcanzar este estatus, y la continental como máximo sería una variedad. También *abaliena* podría sorprendentemente ser considerada una subespecie de *comma* confinada a aguas profundas según algunos autores (Watt, 2005) o incluso una especie independiente, con lo que definitivamente *cribraria* no estaría presente más al sur del Mar Rojo en el continente africano, aunque en cualquier caso se requieren más datos para esclarecer esta hipótesis y delimitar el rango de distribución de *cribraria*.

También queda pendiente de resolución la afinidad entre *fallax* y *gravida*, que podrían igualmente haberse originado en dos procesos de radiación independientes, constituyendo dos linajes diferentes, o bien estar estrechamente emparentadas con *exmouthensis*; esta última posibilidad, sin embargo, hace más difícil una explicación satisfactoria para su simpatricidad en Australia suroccidental. De hecho, la presencia de subespecies de *exmouthensis* a caballo de aguas de dos regiones, indopacífica y suraustraliana, desafía cualquier lógica evolutiva dentro del género. Las peculiaridades conchiliológicas de *fallax* y *gravida* y su relativo aislamiento geográfico a aguas no tropicales sugieren su separación del resto de taxones del género, aunque se requiere confirmación con datos anatómicos, genéticos y del registro fósil.

Las formas afines a *cumingii* se consideran aquí especies, dado el enorme aislamiento geográfico entre ellas, aunque el modelo también justificaría su mantenimiento como subespecies, en especial de *astaryi* (Lorenz, 2000, 2002) (ver Figura 1).

Por otra parte, la clasificación aquí presentada sería compatible también con un origen vicariante del género a partir de poblaciones preestablecidas por todo el Indopacífico, que habrían experimentado procesos de aislamiento y especiación, como sugieren numerosos modelos biogeográficos (Glynn & Ault, 2000; Heads, 2004). Así, el género pudo tener una distribución indopacífica general, y con sucesivos episodios de aislamiento (o más concretamente, detención del flujo genético entre poblaciones) se habrían separado por una parte los taxones no tropicales (*fallax* y *gravida*), por otra toda la población del Índico occidental (aquí considerada el grupo "*esontropia*", con *comma*, *c. francescoi*, *esontropia* y *pellisserpentis*), e igualmente las del Pacífico central (grupo *catholicorum*) e Índico/Pacífico occidental (grupo *cribraria*). Una vez separados los grupos, que coinciden con los 4 linajes anteriormente presentados, algunos de ellos habrían experimentado procesos de especiación y dispersión en mayor o menor grado, pero prácticamente confinados ya a su rango de distribución original (esto es, la del momento en que se separaron genéticamente); esto explicaría, por ejemplo, que *cribraria* no haya podido establecerse en África oriental, donde habría encontrado la competencia de especies emparentadas pre-establecidas, salvo en aguas profundas con *abaliena*, y que el solapamiento de especies de dos grupos diferentes se dé tan sólo en localizaciones geográficas muy restringidas y en cualquier caso generalmente con morfotipos muy diferenciados, que sugieren adaptación a nichos ecológicos diversos, a pesar del carácter planctónico (y por tanto de alta capacidad de dispersión) de las larvas de este género.

CONCLUSIONES

En la nueva clasificación presentada, basada en los análisis moleculares de Meyer (2003), se sugiere la subdivisión de la familia Cypraeidae en 11 subfamilias, de las cuales tres constituyen una novedad: Pseudozonariinae (nueva subfamilia), Pustulariinae (revalidada como subfamilia monotípica) y Bistolidiinae (anteriormente descrita como tribu, y elevada ahora a rango de subfamilia). En total, se incluyen 47 géneros, que serían los mismos que los descritos por Meyer (2003) más la adición de tres que el citado autor consideraba subgéneros de *Lyncina* (*Austrocypraea*,

Arestoides y *Miolyncina*). Existe considerable incertidumbre en la asignación definitiva de algunos géneros o especies que no fueron analizados molecularmente por Meyer. Análisis más completos podrían arrojar luz sobre estos puntos en un futuro, e igualmente determinar si ciertos taxones presentan diversas entidades poblacionales que deberían ser consideradas como subespecies o especies independientes. Sin duda, una revisión exhaustiva de diversos taxones junto con el análisis molecular de nuevos marcadores elevará sensiblemente el número de especies de Cypraeidae.

Igualmente, en este artículo se presenta un modelo evolutivo para el género *Cribrarula* en el Indopacífico, en base a sus afinidades moleculares y características biogeográficas, con al menos tres procesos de radiación evolutiva y 4 linajes bien diferenciados, dibujando un escenario que justifica la simpatricidad de muchos de estos taxones, que era incompatible con las clasificaciones hasta ahora disponibles.

La enorme diversidad dentro de la familia Cypraeidae y su peculiar biogeografía sugieren una historia evolutiva mucho más compleja que la que se podía explicar mediante las clásicas clasificaciones tanto en un solo género como en apenas 4 subfamilias de gran heterogeneidad interna. Sin duda, nuevos estudios moleculares, morfoanatómicos y paleontológicos son aún necesarios para descifrar la aparente complejidad del grupo, tan estudiado pero a la vez tan poco comprendido, y que posiblemente aún guarda muchos interrogantes por resolver.

BIBLIOGRAFIA

- BURGESS, C.M. (1985). *Cowries of the World*. Gordon Verhoef & Seacomber Publications, Cape Town.
- GLYNN, P.W. & AULT, J.S. (2000). A biogeographic analysis and review of the far easter Pacific coral reef region. *Coral Reefs*, 19: 1-23.
- HEADS, M. (2004). Towards a panbiogeography of the seas. *Biol. J. Linn. Soc.*, 84: 675-723.
- JAY, M. (2003). *Cribrarula cribellum* (Gaskoin, 1849) & *Cribrarula esontropia* (Duclos, 1833): une ou deux espèces? *Xenophora*, 103: 21-22.
- LIMPALAËR, L. (2003). Retour sur

Madagascar: 2ème partie, sur les traces d'*esontropia*. *Xenophora*, 102: 34-36.

- LÓPEZ SORIANO, J. (2004). Técnicas de biología molecular aplicadas a la taxonomía y filogenia de moluscos. *Spira*, 1(4): 23-33.
- LORENZ, F. (2000). A morphometric analysis of the cowry *Cribrarula cumingii* (Gastropoda: Cypraeidae) with a revision of its synonyms. *La Conchiglia*, 294/295: 77-81.
- LORENZ, F. (2001). *Monograph of the Living Zoila*. ConchBooks, Hackenheim.
- LORENZ, F. (2002). *New Worldwide Cowries*. ConchBooks, Hackenheim.
- LORENZ, F. (2004). <http://www.cowries.info>
- LORENZ, F. & HUBERT, A. (1993). *A Guide to Worldwide Cowries*. Christa Hemmen Verlag, Wiesbaden.
- LORENZ, F. & HUBERT, A. (2000). *A Guide to Worldwide Cowries*. 2nd ed. CochBooks, Hackenheim.
- MEYER, C.P. (2003). Molecular systematics of cowries (Gastropoda: Cypraeidae) and diversification patterns in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc.*, 79: 401-459.
- PETUCH, E.J. (1981). A volutid species radiation from Northern Honduras, with notes on the Honduran Caloosahatchian secondary relict pocket. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 94: 1110-1130.
- POPPE, G.T. & GOTO, Y. (1992). *Volutes*. L'Informatore Piceno, Ancona (Italia).
- SCHILDER, F.A. & SCHILDER, M. (1971). *A Catalogue of Living and Fossil Cowries. Taxonomy and Bibliography of Triviacea and Cypraeacea (Gastropoda, Prosobranchia)*. Mémoires Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruselas.
- WATT, R (2005). Forms of *cribraria comma* (Perry, 1811) and of *esontropia francescoi* (Lorenz, 2002) and a description of *esontropia francescoi* form mainland. *Xenophora*, 110: 33-50.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer la inestimable ayuda de Antoni Tarruella por haberme proporcionado bibliografía de gran interés para la elaboración de este artículo, así como agradecerle a Josep Saltó las fotografías de ejemplares de algunas *Cribrarula* raras.

APÉNDICES

Apéndice 1. Novedades que se introducen a nivel de subfamilia en la presente clasificación.

Pustulariinae Gill, 1871—. Género tipo: *Pustularia* Swainson, 1840 (único género).

- Diagnósis: Conchas pequeñas (10-25 mm), globosas, infladas, extremidades rostradas. Dientes muy finos y numerosos. Dorso liso o granuloso. Color generalmente blanco o rojizo, en ocasiones con manchas en la base y/o dorso, repartidas de forma simétrica respecto al eje de la concha. Distribución indopacífica en aguas someras o poco profundas. Desarrollo larvario planctónico. Papilas reducidas, cortas y presentes en baja densidad.
- Discusión: El género *Pustularia* constituye un grupo de conchas único en características morfológicas, sólo similar a *Annepona mariae* o *Nesiocypraea lisetae*. Dado que molecularmente no presenta similitudes notables con ningún otro género, se sugiere su clasificación en una subfamilia monogenérica. Su distribución en todo el Indopacífico sugiere igualmente que no puede ser considerada como una forma relictual de otra subfamilia. El nombre Pustulariinae había sido ya usado (Gill, 1871) como sinónimo de Erosariinae o Nariinae, incluyendo diversos géneros ampliamente aceptados actualmente como pertenecientes a la subfamilia Erosariinae (*Annepona*, *Erosaria*, *Monetaria*, *Propustularia*, etc.).

Pseudozonariinae nov. subfam. —. Género tipo: *Pseudozonaria* Schilder, 1927. Otros géneros incluidos: *Neobernaya* Schilder, 1927.

- Diagnósis: Conchas de tamaño mediano (15-60 mm, raramente hasta 80 mm), elongadas o piriformes, numerosos dientes afilados, extremidades algo prominentes. Papilas en forma de botón, puntiformes o alargadas. Distribución restringida a las costas pacíficas de América, desde California a Perú e Islas Galápagos. Desarrollo larvario planctónico (*Pseudozonaria*) o directo (*Neobernaya*).
- Discusión: La familia incluye los dos únicos géneros endémicos de la costa pacífica americana, anteriormente

ligados a *Zonaria*, presente en las costa africanas, con el que no parecen tener parentesco directo, según el análisis molecular de genes mitocondriales (o, al menos no en mayor grado que con *Cypraeovula* y *Notocypraea*, de morfología y biogeografía muy diferenciadas). Aunque las características morfológicas de *Zonaria* y *Pseudozonaria* son muy similares, se desconoce un antepasado común que sugiera un origen monofilético, en especial si éste ha de incluir también a los otros dos géneros comentados anteriormente. *Neobernaya* presenta características morfológicas (p.ej., manto y papilas) sensiblemente diferentes a *Pseudozonaria*, además de desarrollo larvario intracapsular, y una distribución geográfica mucho más restringida; por todo ello, cabe considerarla como un género que ha evolucionado recientemente conforme a una adaptación a aguas relativamente frías en latitudes altas, aspecto reforzado por la existencia de fósiles solamente del Plioceno/Pleistoceno para este género.

Bistolidinae Meyer, 2003, nuevo rango—. Género tipo: *Bistolida* Cossmann, 1920. Otros géneros incluidos: *Palmadusta* Iredale, 1930; *Ovatipsa* Iredale, 1931; *Talostolida* Iredale, 1931; *Cribrarula* Strand, 1929.

- Diagnósis: Conchas pequeñas o medianas (8-40 mm), cilíndricas o piriformes. Dientes numerosos o gruesos, en ocasiones extendidos internamente hacia la columela. Dorso en numerosas especies con manchas de tipo lacunar, generalmente blancas sobre un fondo de color oscuro, o con patrones de rayas. Manto de color vistoso, rojo, en ocasiones de otros colores. Papilas de formas variadas. Distribución indopacífica. Desarrollo larvario planctónico.
- Discusión: La morfología de este grupo es muy variada, tanto de la concha como de las características del animal. Incluye cuatro géneros bien emparentados molecularmente, y agrupados en dos morfotipos básicos: (a) dorso de la concha con manchas de forma lacunar, animal con manto rojo y papilas ramificadas (*Cribrarula*, *Ovatipsa*, *Talostolida*); (b) conchas con base punteada y dorso con manchas

compactas o dispersas sobre fondo de color, animal con papilas lisas, cortas y dispersas (*Palmadusta*, *Bistolida*); ambos grupos distribuidos por todo el Indopacífico, y ausentes en el Atlántico. Concuerda exactamente con la tribu

Bistolidini Meyer, 2003, aquí elevada al rango de subfamilia. De esta manera, se divide la subfamilia Erroneinae en dos subfamilias, Erroneinae s.s. y Bistolidinae.

