

Ano 12: 5-38
Boletín Agosto/80
Jm

SOBRE LA CLASIFICACION, DISTRIBUCION Y VARIACION DE *CONCHOLEPAS CONCHOLEPAS* (BRUGUIERE, 1789): UN ESTUDIO DE TAXONOMIA BETA

J. Stuardo *

RESUMEN

La importancia de la sistemática en el estudio de los organismos vivos y sus interrelaciones, es preocupación permanente de un grupo de biólogos y evolucionistas que consideran la exacta identificación de las especies más necesaria que nunca, dado el aumento considerable del conocimiento de los organismos y la importancia de llevar a cabo interpretaciones y estimaciones precisas del mundo biológico (Mayr, 1969; Carriker, 1976; Lee, 1978). En el caso de una especie tan particular y conocida como es *Concholepas concholepas*, la cantidad de información publicada es, a menudo, muy superior a la considerada tradicionalmente en los trabajos taxonómicos de corte tradicional, en los que las referencias discutidas corresponden a citas de nuevas localidades, sinonimias y problemas nomenclaturales. Ellos excluyen toda información estrictamente biológica de mayor valor en la interpretación de problemas sistemáticos y necesarios en un análisis taxonómico actualizado. Así ocurre con *C. concholepas* ya que trabajos anatómicos como los de Haller (1888), Maldonado *et al.* (1965) o las descripciones radulares de Trotschel (1866) y Cooke (1919) no han sido jamás considerados. Información sobre reproducción, comportamiento y dinámica de poblaciones se incorpora en este trabajo a la sinonimia de esta especie.

Como resultado de la variación y de la complejidad representada por poblaciones de una especie con una distribución tan amplia, se han propuesto muchas especies nominales, de las cuales *Murex loco* Molina, 1782 es un *nomen oblitum* y *C. asper* Mabilie, 1886 es un *nomen nudum*; todos los nombres restantes deben considerarse sinónimos, al menos temporalmente de *C. concholepas*.

Un tipo de variación correspondiente a índices que relacionan distintos ejes de crecimiento de la concha, ha sido analizado por Schwabe (1959) quien ha propuesto un óptimo de distribución de la especie, en la parte central de Chile, que puede tener otra interpretación si se consideran estudios poblacionales más recientes como los de Lozada *et al.* (1976) y otra información relevante. Se concluye que las poblaciones del norte de Chile (y posiblemente del Perú) presentan diferencias en promedio de tamaño que sugieren una etapa de especiación aún no precisable taxonómicamente por falta de información. Sin embargo, las características biométricas de largo y ancho combinadas con algunas otras características morfológicas en poblaciones de las islas Juan Fernández, demuestran la existencia de una diferenciación a la que se asigna un nivel infraespecífico proponiéndose la creación de la subespecie *Concholepas concholepas fernandezianus subsp. nov.*

El potencial de especiación en el género *Concholepas* y las tendencias que han caracterizado su evolución, pueden inferirse de su historia geológica, conocida a partir del Mioceno. Se han descrito 4 especies fósiles de *Concholepas* de otras partes del mundo, todas del Mioceno: *C. drezi* de Florida, U.S.A.; *C. deshayesi* de la Cuenca del Loira, Francia; *C. antiquata* de Australia y *C. pehuensis* de Nueva Zelanda. Con posterioridad al Mioceno, el género quedó aparentemente restringido a la costa W de Sudamérica, al sur del Ecuador, con tres especies: *C. kieneri* del Plioceno (?) de Coquimbo, Chile; *C. nodosa* del Plioceno de Coquimbo y Caldera, Chile y *C. concholepas* del Pleistoceno y Reciente de Chile y Perú. Se sugiere considerar a las formas fósiles extremas, identificadas con una u otra de las dos últimas especies, como posibles complejos taxonómicos reconocibles por ahora como "grupo *C. nodosa*" y "grupo *C. concholepas*".

El estudio separado de la concha sugiere algunas tendencias evolutivas, claramente observables entre las especies fósiles y la Reciente:

- Las especies Miocénicas de *Concholepas* eran más pequeñas, tenían la concha más delgada, una espira más desarrollada y extendida, y una abertura más redondeada que las especies Pliocénicas y Recientes chilenas.
- Asumiendo que las especies chilenas se hayan derivado de un stock Miocénico aún desconocido (pero aparentemente definible por las características anteriores), durante el Plioceno y Pleistoceno la forma *Concholepas* inició una tendencia al alargamiento y mayor tamaño que continúa en la actualidad, lo que ha sido constatado en las poblaciones de *C. concholepas* del norte de Chile y en la subespecie de Juan Fernández.

C. kieneri y *C. nodosa* aparecen como especies diferentes pero con características no observables en la especie Reciente: la presencia de nódulos o escamas hióticas, interespacios lisos, un peristoma discontinuo y una forma general más fusiforme. La posible dependencia de la ornamentación de condiciones ecológicas ha sido sugerida por Herm (1969), pero la relación entre tipos de ornamentación y procesos de especiación está lejos aún de poder precisarse.

El estudio de la rádula de *Concholepas* como un órgano especializado de alimentación tiene, indudablemente, un valor diagnóstico genérico, pero su variación intraespecífica no aparece muy clara. Lozada *et al.* (1976) ilustran lo que puede corresponder a un grado considerable de variación de forma y tamaño de los dientes raquidianos entre ejemplares de la parte central y sur de Chile y las islas de Juan Fernández (tabla 6). La comparación de la rádula de algunos paratipos de *C. concholepas fernandezianus subsp. nov.* con ejemplares de Valparaíso del mismo largo sólo sugiere diferencias en el tamaño de los dientes laterales, las que deberán corroborarse en un mayor número de ejemplares.

Las características radulares de *Concholepas* (fig. 6) permiten, sin embargo, establecer afinidades morfoló-

(*) Departamento de Oceanología. Universidad de Chile. Valparaíso. Casilla 13-D. Viña del Mar. Chile.

gicas precisas con géneros vecinos. Si, por otra parte, la rádula tiene el valor taxonómico que se le ha asignado en la clasificación y diferenciación de las subfamilias de Muricidae, su diversificación en los diversos géneros de "Thaididae de autores" debe considerarse, indudablemente, como un carácter básico para establecer relaciones taxonómicas y filogenéticas. Desde este punto de vista, las relaciones del diente raquidiano de *Concholepas* con el tipo *Mancinella* se observan claras, no así el de algunos géneros como *Purpura*, *Nucella*, *Haustrum*, etc. Decididamente tienen escasa o ninguna relación con los dientes radulares de *Vexilla* y *Drupella*.

Respecto al valor de la rádula para diferenciar categorías taxonómicas supragenéricas, se concluye que la variabilidad constatada en los dientes de los géneros incluidos en Thaidinae, no es mayor, ni las diferencias de formas menos significativas, que en los géneros de Drupinae, Rapaninae y de otras subfamilias de Muricidae (s.s.) como Muricinae, Trophoninae, etc.; de modo que, con la información disponible, no se justifica la separación de una familia Thaididae.

Finalmente, se discute el valor de algunas generalizaciones anatómicas dadas para la familia Muricidae (Ponder, 1973). Mientras no se estudie la anatomía de un mayor número de especies y no se precise en otras (como en *C. concholepas*) la naturaleza de caracteres anatómicos descritos, o no descritos del todo, tal valor es relativo.

ON THE CLASSIFICATION, DISTRIBUTION AND VARIATION OF *CONCHOLEPAS CONCHOLEPAS* (BRUGUIERE, 1789): A STUDY OF BETA TAXONOMY

ABSTRACT

The importance of systematics in the study of living organisms and their interaction with the environment has been a matter of permanent concern to a group of biologists and evolutionists. The correct identification of species becomes nowadays particularly necessary given the considerable increase in the knowledge of the organisms and the importance of carrying out adequate interpretations and precise estimations of the biological world (Mayr, 1969; Carriker, 1976; Lee, 1978). In the case of species as peculiar and purportedly well known as *Concholepas concholepas*, the amount of published information is often far larger than that traditionally considered in taxonomical papers written within that conservative frame dealing only with citations of new localities, synonyms and nomenclatural problems. They usually exclude all strictly biological information, equally necessary to any actualized taxonomic analysis. Such is the case with the anatomical work done in *C. concholepas* by Haller (1888), Maldonado *et al.* (1965) or the radular descriptions by Troschel (1866) and Cooke (1919), seldom considered in the taxonomic background of *C. concholepas*. Additional information including reproduction, behavior and population dynamics is incorporated in this paper to the taxonomy of this species.

As a result of the variation and natural complexity observed in the populations of the widely distributed *C. concholepas*, many nominal species have been proposed. Among them *Murex loco* Molina, 1782 is a *nomen oblitum*, *Concholepas asper* Mabilie, 1886 is a *nomen nudum* and all the remaining names must be considered synonyms, at least temporally, until the species is better known along its whole range of distribution.

A type of variation shown by indexes relating several shell's growth axes has been statistically analyzed by Schwabe (1959) who proposed an optimal distribution of *C. concholepas* restricted to the central coast of Chile. Some of his views may, however, have another interpretation if his results are compared with the more recent population studies done by Lozada *et al.* (1976) and other relevant information. Thus, it is concluded that the populations of the northern part of Chile (and possibly of Peru), show differences in the average size, suggesting a stage of speciation not yet taxonomically discernible because of the lack of precise complementary information. However, the biometric features of length and width combined with some other morphological characteristics, evince a differentiation of the populations in the Juan Fernandez islands for which a subspecific rank and the following name are proposed: *Concholepas concholepas fernandezianus* subsp. nov. (Plate 2, figs 9 to 16).

The speciation potential in the genus *Concholepas* and the evolutionary tendencies characterizing it, can be inferred in part from its geologic history recorded from the Miocene onwards. Four fossil species have been described from other parts of the world, all from Miocene times: *Concholepas drezi* from Florida, U.S.A.; *C. deshayesi* from the "Faluns de Touraine", Loire, France, *C. antiquata* from Australia and *C. pehuensis* from New Zealand. During the upper Miocene or early Pliocene the genus appears restricted to the west coast of South America, south of Ecuador, with three species: *C. kieneri* from the Pliocene (?) of Coquimbo, Chile, *C. nodosa* from the Pliocene of Coquimbo and Caldera, Chile, and *C. concholepas* from the Pleistocene and Recent of Chile and Peru. It is suggested to consider the fossil extreme forms identified with either one or the other of the two latter species, as possible different and composite taxa, better identified as "group *C. nodosa*" and "group *C. concholepas*" until they are better known.

The separate study of the shell suggests some evolutionary tendencies clearly observable among the fossil and Recent species:

a) Miocene species of *Concholepas* were smaller in size, had thinner shells, a better developed and extended

spire and a more rounded aperture than the Chilean Pliocene and Recent species.

b) Although it should be assumed that the Chilean species evolved from a Miocene stock, perhaps definable by the above mentioned characteristics, the fact is that during Pliocene and Pleistocene times the *Concholepas* form initiated a tendency to increase length and overall size, which apparently still continues. This is also shown in the populations of northern Chile -as already concluded by Schwabe (1959)- and in the subspecies from Juan Fernandez (Figs. 1-3).

C. kieneri and *C. nodosa* seem different one another and present features not observable in the Recent *C. concholepas* such as nodules or hyotic scales, smooth interspaces, a discontinuous aperture and a generalized more fusiform shell. A possible (yet unclear) dependence of the ornamentation from ecological conditions has been suggested by Herm (1969); however, even the more obvious possible relations between types of ornamentation and speciation are far from being understood.

The study of the radula in *Concholepas* as a specialized feeding organ it, undoubtedly, has a generic diagnostic value but neither the intra- nor the interspecific variation do stand clear. Lozada *et al.* (1976) illustrate a considerable degree of variation and size of the rhachidian tooth between individuals from the central and southern part of Chile and the islands of Juan Fernandez (Table 6). Comparison of the rhachidian tooth of paratypes of *C. concholepas fernandezianus* with specimens of *C. concholepas* from Montemar, Valparaiso, it only suggests differences in the size of the laterals for individuals of comparable length. Such differences, here considered one feature among several to support a subspecific separation, should, nonetheless, be corroborated in a larger number of specimens and populations.

The radular characteristics of *Concholepas* (Fig. 6) allow, however, to establish precise morphological affinities with related genera. If, on the other hand, the radula has the taxonomic value advanced in the classification and differentiation of the accepted subfamilies of Muricidae, its diversification in the genera belonging to "Thaididae of authors" should undoubtedly be considered as a basic character to establish taxonomic and phylogenetic interrelationships (Cooke, 1919; Arakawa 1962, 1964, 1965; Wu 1965a, b, etc.). From this point of view the radular affinities of *Concholepas* to *Mancinella* are clearly observed; they are less clear regarding *Purpura*, *Nucella*, *Haustrum* and others. But *Vexilla* and *Drupella* seem to bear little or no relationship to the genera of "Thaididae".

As for the value of the radula to differentiate suprageneric taxonomic categories, it is concluded that the variability observed in the genera of Thaidinae is not larger, nor the differences in shape are less significant, than the variability or differences present in Drupinae, Rapaninae or other subfamilies of Muricidae. It follows that the available information does not justify the separation of a family Thaididae.

Finally, the value of some of the anatomical generalizations given for the Muricidae (*e.g.* Ponder 1973) will continue being relative unless more species are anatomically studied or the nature of vague or undescribed anatomical features is clarified.

I. INTRODUCCION

Es de consenso general en la biología actual que, obtener una identificación precisa de los organismos investigados es indispensable, si sus particularidades o similitudes morfológicas, funcionales o ecológicas respecto de otros organismos pretenden tener validez. En el hecho, no hay ningún aspecto de la biología que pueda ser directa o indirectamente independiente de la sistemática (Lee, 1978) porque, como lo ha sugerido Mayr (1969: 18), un carácter taxonómico significa no sólo aspectos de morfología, sino cada forma de manifestación del genotipo, determinando una transgresión continua de los límites entre taxonomía, fisiología, comportamiento, genética, bioquímica y demás. Análisis como los de Carriker (1976) y Lee (1978) sobre

la importancia del uso actual de la sistemática de los invertebrados, así lo demuestran.

Consecuentemente, los trabajos taxonómicos sobre moluscos chilenos y organismos marinos en general deberían abandonar patrones de estudios y presentación ya superados, buscando toda nueva información posible de obtener, compilando toda aquella otra susceptible de ser utilizada en estos estudios y sugiriendo hipótesis de trabajo o líneas de investigación a continuarse. Este estudio sobre *Concholepas concholepas* pretende responder a este espíritu, revisando el conocimiento taxonómico tradicional e integrando a él otra información considerada importante.

II. SINONIMIA Y CLASIFICACION

Esta especie, uno de los neogastrópodos más peculiares conocidos, muy abundante en nuestras costas, ha sido, posiblemente por ambas causas, descrita e ilustrada prácticamente en todas las obras malacológicas importantes, incluyendo tratados, catálogos y obras de divulgación general. Como resultado, su sinonimia actual es larga y por ello, al igual que en casos similares, no es posible precisar si el taxónomo actual, a diferencia de los compiladores de mediados del siglo 19, no acepta siempre incluir en la sinonimia todas aquellas obras que nombren o ilustren a una especie, o si simplemente desconoce algunas de importancia. Por ejemplo, no todas las referencias importantes han sido incluidas aún en compilaciones consideradas relativamente completas como la de Carcelles (1954), aunque la existencia de cualquier "manual" sobre moluscos publicado en el siglo pasado (Dilwyn, 1817; Hanley, 1856; Chenu, 1859; Kobelt, 1878; Woodward, 1880; Tryon, 1883; Fisher, 1887, etc.) o monografías como las de Kiener y Fisher (1834-1870), H. y A. Adams (1853-1858), Reeve (1864), Tryon (1880), Küster (1858), significaban la inclusión prácticamente obligada en ellos de esta especie tan característica.

Considerando, por otra parte, que va siendo común en la actualidad incluir en la sinonimia de los animales mejor conocidos, sólo aquellos nombres que no fueron compilados antes o que fueron incorrectamente citados (Mayr 1969), parecería que la sinonimia de una especie como *Concholepas*

concholepas (*sensu lato*) no debería repetirse, más aun cuando algunas citas tradicionales habrían sido aparentemente sancionadas por trabajos recientes como los de Herm (1969), Dell (1971) y Marinovich (1973). Pero, en un examen crítico, tales sinonimias aparecen parcialmente incompletas y, por paradoja, evitan adentrarse aún en comentarios útiles acerca de la información obvia existente en la literatura ya publicada. Naturalmente, son útiles todas aquellas afirmaciones "realistas" como las de Dell (1971 : 159-160) que enfatizan la necesidad de que los problemas taxonómicos de los géneros difíciles "deberían ser estudiados por investigadores locales "who can properly evaluate variation, ecological responses and the many subsidiary studies which modern systematics demands" (Dell op. cit.). Pero por las mismas razones uno se pregunta si los resultados de algunas expediciones no deberían darse más bien como simples listas de nombres y estaciones más que como intentos monográfico-faunísticos.

Uno de los criterios no discutidos en los tratados sobre principios sistemáticos es, cómo decidir lo que debe o no debe incluirse en una lista sinónima; o parafraseando a E. Mayr (1969), qué es lo que tiene significancia nomenclatural o zoológica. En grupos en donde las obras de divulgación son numerosas y de gran demanda para hobbies como los de la conchología, su gran amplitud representa a menudo un serio problema y, para las especies mal conocidas provenientes de áreas mal estudia-

das el problema es aún mayor, porque a menudo tales obras no son demasiado estrictas ni en la nomenclatura, ni en la información sobre su distribución. ¿Cómo proceder en esos casos? Quizás no haya situaciones generalizables, de ahí que la sistemática actual no sea más explícita al respecto, pero una solución que parece plausible es juzgar en cada caso lo que es importante y/o necesario, con todo lo subjetivo que este criterio pueda ser.

Una ambigüedad similar existe en la consideración de trabajos sobre anatomía y morfología funcional, estudios de poblaciones, reproducción, comportamiento, ecología y fisiología en la sinonimia de una especie y, tradicionalmente, tales trabajos no han sido incluidos excepto en el caso de la morfología radular, utilizada también tradicionalmente como carácter diagnóstico. Sin embargo, el progreso de la sistemática actual exige el considerar todos los elementos informativos disponibles para establecer el valor real de categorías taxonómicas u otras evolutivas aún no definibles taxonómicamente.

De lo anterior y por los antecedentes reunidos para este trabajo, se consideró necesario presentar y discutir la sinonimia de *Concholepas concholepas* razonada y entendida de la manera siguiente:

Concholepas concholepas (Bruguière, 1789)

Buccinum concholepas Bruguière, 1789. Encycloped. Méth.: 252 (loc. tipo: Costas del Perú, por designación original) (Descripción original); Dilwyn 1817. Descr. Cat. Shells, 2: 611 (Perú).

Patella lepas Gmelin, 1791. Syst. Naturae, edic. 13. 1 (Pars 6, 7): 3697 (Litoral de Chile) (Descripción; citas complementarias en Deshayes, 1844)

Concholepas concholepas (Brug.) Hanley, 1856. In Wood, Index Testac.: 114, lám. 22, fig. 56 (Perú); Dall, 1909. Proc. U.S. Nat. Mus., 37: 169, 222, lám. 22, fig. 1 (Callao, Perú a Estrecho de Magallanes) (Descripción); Lamy, 1930. Rev. Chil. Hist. Nat., 34: 97 (Callao, La Madeleine); Gigoux, 1934. Rev. Chil. Hist. Nat., Año 38: 278, 286 (Costa de Atacama); Carcelles y Williamson, 1951. Rev. Inst. Nac. Inv. Cs. Naturales, Cs. Zool., 2 (5): 291 (Perú a Estrecho de Magallanes; reciente en tumbas indias de Argentina y fósil en Terciario a Reciente de Chile); Carcelles, 1954. Comun. Inst. Nac. Inv. Cs. Naturales, Cs. Zool., 2 (16): 268, lám. 4, figs. 1-11 (Antofagasta, Chile a Cabo de Hornos) (Descripción y sinonimia); Schwabe, 1959. Intern. Rev. Gesamten Hydrobiol., 44 (3): 449 (Costa Peruana a Islas Guaitecas, Chile) (Variación); Maldonado *et al.*, 1965. Rev. Biol. Marina 12 (1-3): 121, 17 figs. (Anatomía); Stefanelli y Maldonado, 1965. Bol. di Zool., 32 (2):

452, tabla 4. (Anatomía); Maldonado, 1966. Ac. Naz. Lincei, Rendic. CL. Sc. Fis., Mat. Nat. 48 (Ser. 8, Fasc. 4): 692 (Anatomía); Vegas, 1968. Anal. Cient. Univ. Nal. Agraria, Lima, 6 (1-2): 11, fig. 35 (Descripción breve); Herm, 1969. Zitteliana, 2: 136, lám. 18, figs. 4a, b (Pleistoceno a Reciente, Chile central); Carmo, 1970. Rev. Biol. Mar. 14 (2): 51, 2 figs. (Consumo de oxígeno en juveniles); Beu, 1970. J. Malacol. Soc. Australia, 2 (1): 44, lám. 4, figs. 10-12 (México a Cabo de Hornos); Dell, 1971. Rec. Dominion Mus., 7 (17): 210 (120S a Tierra del Fuego); Guzmán *et al.*, 1972. Bol. Soc. Biol. Concepción, 45: 17, 2 láms. (Anatomía aparato reproductor); C. Gallardo, 1973. Publ. Ocas. Mus. Nac. Hist. Nat. 16: 3-16, 5 láms. (Desarrollo); Sánchez Romero, 1973. Histor. marit. Perú 1 (2): 255, lám. 4-1 A (Lobos de Afuera, Perú, al sur de Chile). (Distribución; abundancia en Perú); Morán *et al.*, 1973. Bol. Soc. Biol. Concepción 46: 103 (Metabolismo); Castilla, 1974. The Veliger, 16 (3): 291 (Apareamiento, conducta); Lambiotte, 1975. Inf. Soc. belge Malac., Ser. 4 (2): 37 (Taxonomía, discusión); Ramorino, 1975. Rev. Biol. Marina, 15 (2): 149, 6 láms., figs. (Reproducción y desarrollo); Tobella, G.M., 1975. Bol. Soc. Biol. Concepción, 49: 185 (Crecimiento); Avilés y Lozada, 1975. Bol. Soc. Biol. Concepción, 49: 207 (Reproducción); Lozada *et al.*, 1976. Bol. Pesq. Chile, 8: 5-29 (120S a Tierra del Fuego y Archip. de J. Fernández) (Variación, morfología, poblaciones); Castilla, 1976a. Sea frontiers, 22 (5): 302 (Generalidades); Castilla y Cancino, 1976b. Marine biology, 37: 255 (Conducta en puestas de cápsulas).

Concholepas peruvianus (también como *C. peruviana*) Lamarck, 1801. Syst. Anim. s. Vert., 8: 69 (Sin localidad) (Descripción Original); Montfort, 1808. Conchyl. Syst., 2: 367; Lamarck, 1822. Hist. Anim. s. Vert., 7: 252 (Costas del Perú) (Descripción); Lesson, 1830. Voy. Coquille, Zool. 2 (1): 403; 1833. Illust. Zool., lám. 27, (Isla de San Lorenzo, Callao) (Descripción); Sowerby, 1834. Gen. Rec. Fossil Shells, 2: 240 (Descripción); Sowerby, 1842. Conchol. Man., 2a. edic.: 117, fig. 418 (Perú); Deshayes, 1844. In Lamarck, Hist. Anim. s. Vert., 2a. edic., 10: 126 (Costas del Perú) (Descripción); Catlow y Reeve, 1845. Conch. Nomenc.: 275; Hupé, 1854. In Gay, Hist. Fis. Polit. Chile, Zool., 8: 201 (Costas de Chile. Fósil: Terciario y Cuaternario de Coquimbo) (Descripción); Küster, 1858. Conchyl. Cab. (n.H.) 3 (1): 204, lám. 16 figs. 9-10; lám. 32a, figs 9-10 y lám. 32b, figs. 1-5; Chenu, 1859. Man. Conchyliol., 1: 170, figs. 835, 836; Philippi, 1860. Viaje Atacama: 169 (150S a Chonos y Estrecho de Magalla-

- nes); Reeve, 1864. *Conch. Icon.* 14, lám. 1, sp. 1 (Perú) (Descripción); Troschel, 1866. *Gebiss d. Schnecken*: 136, lám. 13, fig. 9; Cuvier, 1868. *Les Mollusques*, lám. 17, figs. 4, 4a (Costas del Perú); Cunningham, 1871. *Trans. Linn. Soc. London*, 27 : 477; Kobelt, 1878. *Cat. lebend. Moll.*: 51, lám. 14, fig. 12; Tryon, 1880. *Man. Conch.*, 2 : 199, lám. 162, figs. 314, 316 (Costa O. de Sudamérica desde Perú a Patagonia) (Descripción); Smith, 1881. *Proc. Zool. Soc. London*; 31 (Isla Van, Canal Trinidad); Tryon, 1883. *Syst. Conchol.* 2 : 115, lám. 45, (Perú a Patagonia); Mabilie, 1886. *Ann. Malacologie*, 2 : 269, lám. 5, figs. 1, 2 (Costas del Perú y Chile) (Descripción); Cooke, 1887. *J. Conchol.*, 5 : 193, lám. 1, fig. 5v; Fischer, 1887. *Man. Conchylol.*: 446, lám. 6, fig. 3 (Perú a Patagonia); Paetel, 1888. *Catalog.*, 1 : 146 (Chile); Haller, 1888. *Morphol. Jahrb.*, 14 : 55 - 143, lám. 3 - 8 (Anatomía); Dautzenberg, 1896. *Actes Soc. Sci. Chile*, 6 : 66; Cossmann, 1903. *Essais Paleoconch. Comp.* 5 : 80; Lamy, 1908. *Bull. Mus. d'Hist. Nat. Paris*, N° 1: 533 (Coyoacan; Playa Blanca, cerca de Antofagasta; Bahía de la Chimba); Cossmann y Peyrot, 1923. *Actes Soc. Lynn. Bordeaux*, 45 : 247; Thiele, 1929. *Hanb. Syst. Weicht.*, 1 : 298.
- Conchopatella peruviana* (Lam.) H. y A. Adams, 1858. *Gen. Rec. Moll.*, 1 : 132, lám. 14, figs. 2a, b, c.
- Concholepas lepas* (Gmelin) Tapparone - Canefri, 1874. *Zool. "Magenta"*: 24; y *Mem. Acad. Sci. Torino*, 27 : 127 (Golfo de Callao).
- Concholepas imbricatus* A. Valenciennes, 1832. II. *Coquilles univalves* : 322.
- Concholepas laevigatus* A. Valenciennes, 1832. II. *Coquilles univalves*: 323.
- Concholepas imbricatus* ? Küster, 1858. (*non* Valenciennes, 1832) *Conchyl. Cab. (N. H.)* 3 (1) : lám. 32b, figs. 9 - 10; Mabilie, 1886. *Ann. Malacologie* 2 : 265 (América del Sur) (Descripción).
- Concholepas oblongus* Reeve, 1864. *Conch. Icon.* 14, *Concholepas*: sp. 2, lám. 2, figs. 2a, b, c (Cabo de Hornos y Bahía Good Success, Tierra del Fuego Oriental) (Descripción); Tapparone - Canefri, 1874. "Magenta". *Mem. Acad. Sci. Torino*, 27 : 127 (Golfo de Penas); Mabilie, 1886. *Ann. Malacologie*, 2 : 277 (Cabo de Hornos; Tierra del Fuego) (Descripción).
- Concholepas similis* Mabilie, 1886. *Ann. Malacologie*, 2 : 267, lám. 4, figs. 1, 2 (Chile) (Descripción).
- Concholepas decipiens* Mabilie 1886. *Ibid.*, 2 : 268 lám. 3, figs. 1, 2 (Perú) (Descripción).
- Concholepas granosus* Mabilie, 1886. *Ibid.*, 2 : 270 (Chile) (Descripción).
- Concholepas densestriatus* Mabilie, 1886. *Ibid.*: 271 (Chile) (Descripción).
- Concholepas rhombicus* Mabilie, 1886. *Ibid.*: 273 (Chile Meridional) (Descripción).
- Concholepas splendens* Mabilie, 1886. *Ibid.*: 274 (Perú y Chile) (Descripción).
- Concholepas verecundus* Mabilie, 1886. *Ibid.*: 275 (Costas de Chile) (Descripción).
- Concholepas patagonicus* Mabilie, 1886. *Ibid.*: 278 (Sur de Patagonia a Cabo de Hornos) (Descripción); Mabilie y Rochebrune, 1891. *Miss. Sci. Cap Horn*, 6 *Zool.* 2: HG3, lám. 2, fig. 6 (Cabo de Hornos) (Descripción).
- Concholepas minor* Mabilie, 1886. *Ann. Malacologie*, 2 : lám. 5, figs. 3, 4 (Sin descripción).
- Concholepas asper* Mabilie, 1886. *Ann. Malacologie*, 2 : 263 (*nom. nud.*).
- Murex loco* Molina, 1782. *Saggio. stor. nat. Chili*: 205 (*nom. oblit.*).
- Purpura peruviana* (Lam.) Blainville, 1832. *Nouv. Ann. Mus. Hist. Nat. Paris* 1 : 243, N° 87 (Descripción parcial); Kiener, 1836. *Icon. Coq. viv.*, 8, *Purpura* : 88, N° 56, lám. 23, figs. 65, 65a, b (Costas del Perú y Chile) (Descripción); Reeve, 1842. *Conch. Syst.*, 2 : 24, lám. 262, figs. 1, 2.
- Purpura pileopsis* Blainville, 1832. *Nouv. Ann. Mus. Hist. Nat. Paris* 1 : 244, N° 88 (Costas de Chile) (Descripción).
- Purpura concholepas* (Brug.) d'Orbigny, 1841. *Voy. Amér. Mérid.*, 5, *Moll.*: 437, *Atlas, Moll.* lám. 62 (1839), figs. 5 - 7 (15°S - 35°S Lat.) (Descripción).
- Purpura loca* d'Orbigny, 1846. *Voy. Amér. Mérid.*, 5, *Moll.*: 702.
- Purpura lepas* (Gmelin) von Martens, 1869. *Malak. Blätter*, 16 : 221 (Pto Montt y Caldera).

De esta lista, se desprenden algunas conclusiones importantes:

- 1) En primer lugar, como ha sido recientemente aclarado por Lambiotte (1975) el nombre más antiguo de esta especie *Murex loco* Molina, 1782, debe considerarse como un *nomen oblitum* por no haberse usado durante más de 50 años en la literatura zoológica. El único que lo propuso fue d'Orbigny (1846), desgraciadamente como una nota en la leyenda de la lámina impresa algunos años después de la fecha en que describió a esta especie en el texto como *Purpura concholepas* (1841).
- 2) A pesar de que un gran número de autores del siglo pasado prefirieron el uso de *Concholepas peruvianus*, el nombre específico de Bruguière: *Buccinum concholepas*, tiene prioridad.
- 3) La importancia exagerada atribuida a la variación de diferentes características de la concha, determinó la creación de un gran número de nombres específicos, la mayoría si no todos los

cuales son nombres disponibles que deberán ser considerados ante la posible proposición de nuevas unidades taxonómicas específicas o sub-específicas. Sin embargo, *Concholepas asper* Mabilie, 1886 es un nombre inválido considerado *nomen nudum*.

- 4) Existe una cantidad considerable de información publicada sobre anatomía general, reproducción y aspectos de comportamiento de las poblaciones de la parte central chilena, de mo-

do que el estudio de poblaciones del extremo norte y sur se facilitará al tener esta base de comparación. Tal estudio es imprescindible si desea precisarse y entenderse la importancia de su variación, más aún cuando la gran extensión de la distribución de esta especie sugiere una complejidad taxonómica hasta ahora injustificadamente simplificada, como se demuestra en este trabajo.

III. DISTRIBUCION Y VARIACION

La distribución conocida de *Concholepas concholepas* s.l. está limitada a las costas chilenas y parte centro sur de las peruanas, en la costa occidental y extremo sur de Sudamérica. Ha sido extendida por algunos autores hasta México, por el norte, pero estas citas no son válidas. La especie parece alcanzar su límite norte a la altura de Callao o poco más al norte en la costa peruana, como lo indicaron los primeros taxónomos, aunque recientemente Sánchez Romero (1973) la cita de Lobos de Afuera; hacia el sur se extiende sobre toda la costa chilena hasta el Cabo de Hornos, incluyendo las islas de Juan Fernández.

De acuerdo a esta distribución geográfica tan amplia, la proposición original de algunos nombres considerados más tarde meros sinónimos puede tener relevancia especial. Con excepción del nombre *Patella lepa* dado a esta especie por Gmelin, las primeras citas referidas todas vagamente a Perú o Costas del Perú, corresponden a los nombres *Concholepas concholepas* (Brug.) o *Concholepas peruvianus* Lamarck. Todas ellas, sin embargo, deben entenderse comprendiendo una extensión que incluye parte de la costa sur del Perú y del norte de Chile. Lesson (1830) la citó por primera vez de Talcahuano como *Concholepas peruvianus*, mencionando que los habitantes utilizaban su concha para obtener cal para sus construcciones y diferenció a estos ejemplares de los de Callao (Isla de San Lorenzo), sugiriendo que deberían admitirse 2 especies bien diferentes por la espira marginal y las escamas que erizan la caparazón de la una, mientras que la espira sería elevada, la concha robusta y maciza y la superficie casi lisa en la otra (1830: 403; 1833: Lám. 27).

Blainville (1832) interesado en precisar este problema taxonómico indicó que las diferencias constatadas por él eran: la disposición del umbo casi marginal en la especie del "Perú" (considerada como *Purpura peruviana*) y siempre por encima del borde en la de Chile (denominada por él *Purpura pileopsis*) . . . "dans la forme du borde gauche tou-

jours bien plus large dans celle-ci que dans celle-là, et même dans la largeur de la gotière qui sépare les deux dents avancées contigües à l'échancrure..." (op. cit. 244 - 245).

Las tendencias de considerar ya sea a una sola especie o a dos o más, se acentuaron en los años siguientes, predominando la primera favorecida por Kiener (1836 : 90) y, particularmente, por d'Orbigny (1841) quien en esa época hacía ver que la variación de "*Purpura concholepas*", según los lugares había motivado ya varias especies nominales. Precizando algunas características de tal variación, aclaró que los ejemplares de Valparaíso son a veces ligeramente imbricados pero, más a menudo, no tienen más que surcos ("sillons", aparentemente refiriéndose a las costillas) transversales, de los que cada cuatro hay uno más grande. Son también más ensanchados, mientras que "A Cobija, en Bolivia, et près d'Arica, au Pérou, ils sont toujours moins larges, moins évases, remarquables par leur côtes plus régulièrement alternes une grosse et une petite, et couvertes de lames transverses, relevées et imbriquées comme des tuiles, tous sont noirs ou brun - noir uniforme, sans exception".

La diferencia de tamaño con los ejemplares de Valparaíso, más que la coloración, corresponden a una particularidad cuya constancia sería reforzada por las conclusiones de algunos investigadores con posterioridad. De la misma manera, el prestigio de d'Orbigny y la variabilidad en la ornamentación de la concha de una misma población adulta fueron, posiblemente, uno de los factores que llevaría a los investigadores de fines del siglo 19 y de la primera mitad del siglo 20, aceptando su sugerencia, a minimizar la importancia de su observación y a considerar a las poblaciones de Valparaíso y Arica (y más al norte) como una sola especie variable. Es más, este criterio se mantuvo a pesar de la proposición de nuevos nombres como los de *Concholepas imbricatus* Küster, 1858, y en especial los de *C. oblongus* Reeve, 1864 y *C.*

patagonicus Mabilie, 1886. La proposición de estas dos especies tiene interés porque hasta esa época, la presencia de *C. concholepas* u otra especie al Sur del Golfo de Penas era dudosa aunque ya en 1860, Philippi comentara que había informaciones verbales de la presencia de esta (u otra especie) hasta el Estrecho de Magallanes. En efecto, Reeve (1864) sugirió crear una nueva especie para ejemplares de este género provenientes del "Cabo de Hornos y Bahía del Buen Suceso" (Bay of Good Success) en la costa oriental de Tierra del Fuego, de forma oval, más alargada (itálicas más) y con una escultura externa de costillas radiales irregulares, toscas, con nudosidades poco acentuadas (obsoletas).

Supuestas diferencias de coloración de las partes blandas entre ejemplares de *C. oblongus* del sur de Chile (Golfo de Penas) y *C. concholepas* del Perú, serían comentadas también por Tapparone-Canefri (1874), basado en parte en figuras de Kienner (1836), pero parecen poco relevantes al problema actual.

La presencia de ejemplares de *Concholepas* en los alrededores del Estrecho de Magallanes, se vio confirmada con las recolecciones de la Misión Científica al Cabo de Hornos, lo que llevó primero a Mabilie (1886) y luego a Rochebrune y Mabilie (1891) a describir una nueva especie del "Cabo de Hornos", denominándola *C. patagonicus*. Según estos autores la forma general es casi la de *C. oblongus* pero su espira sería menos elevada, menos terminal, apenas ventruda y la última vuelta, más atenuada en la base, con el borde columenar aplicado sobre el conjunto de la espira. Otras diferencias detalladas parecen menos significativas que las aquí anotadas.

Desgraciadamente, como en el caso de otras descripciones similares, no puede, en general, precisarse la constancia de tales diferencias, por falta de información. Por ejemplo, los ejemplares dibujados por Reeve (op. cit) para *C. oblongus* son dos, pero no se dan sus medidas como ocurre con las especies de su obra en general, siendo muy posible que también como en otros casos correspondan al tamaño natural. Tampoco se sabe cuántos ejemplares fueron estudiados por Mabilie (1886; 1891), aunque los extremos de medidas publicadas en la descripción de *C. patagonicus* sugieren al menos dos ejemplares. Pese a ello, la identidad total de ambas especies no puede dudarse, lo que sugiere que las poblaciones del extremo sur de Chile tienen alguna variación individual, como ocurre con las poblaciones de la zona central. La posible existencia de diferencias más significativas con estas últimas es un problema a estudiarse.

La cita de un *Concholepas* de las islas Falkland por Gmelin (1791, su variedad beta) no ha podido

ser corroborada y Carcelles, en una revisión más o menos reciente (1954), aseguraba que en sus varios viajes por la región magallánica y fueguina, nunca pudo obtener ningún ejemplar fresco, ni rodado.

De no conocerse otra información más que aquella proporcionada por la literatura publicada, se podría dudar de su abundancia al sur de Talcahuano, y aceptar el óptimo propuesto por d'Orbigny, pero es indudable que esta especie es tan abundante en Valdivia como en los canales de Chiloé y las islas Guaitecas, donde el autor la ha observado en abundancia en profundidades de 3 a 8 metros. Tampoco puede dudarse de su existencia hasta el Cabo de Hornos, aunque su abundancia en esa zona sea imprecisa o escasa si representara el límite de distribución de la o una de las especies descritas.

¿Hay antecedentes publicados recientes que precisen por lo menos algunos aspectos de su variación?

Schwabe (1959) publicó un análisis merístico de un total de 902 conchas, agrupadas en 10 muestras, provenientes de un número correspondiente de localidades entre Aysén, Chile y Pisco, Perú. Midió longitud, anchura, altitud, peso y volumen (de la cavidad) de la concha. De la representación de las razones, de la combinación de diversas medidas y de la variación observada, concluye que se trata de una especie cuya distribución óptima se encontraría entre Corral y Valparaíso, observándose hacia el norte tanto una disminución de las medidas absolutas como un aumento relativo de la longitud y de los coeficientes de variabilidad obtenidos. Hacia el sur se constataría una disminución gradual. Fuera de estos resultados, su conclusión más importante sería que los valores permitirían caracterizar índices y, distinguir por ellos, muestras provenientes de cualquiera de las localidades estudiadas.

Los resultados son, en mi opinión, de gran valor pero susceptibles de interpretarse de otra manera, más acorde con postulados de la biología evolutiva. Estadísticamente, algunas de sus muestras son decididamente menos representativas que otras, por lo menos en cuanto a número. Una desventaja enorme de su metodología es que no considera clases de tamaño, ni los valores máximos y mínimos de sus muestras. Sólo en el caso de una pocas conchas especifica estos valores (véase su tabla 4).

En la tabla 1 y figura 1 he resumido parte de su información, efectuando una representación directa de los valores promedios de sus muestras e incluyendo los valores máximos (individuales) conocidos para la longitud y el ancho de la concha, en aquellas muestras en que lo especifica.

Se constata que tanto los promedios como los máximos, son más elevados en las poblaciones provenientes de Aysén a Los Vilos que en las muestras de más al norte. Pese a que algunas de las muestras

TABLA 1

TOTAL DE EJEMPLARES, PROMEDIOS DE TAMAÑO Y PESO,
Y MEDIDAS MAXIMAS DE LAS MUESTRAS ESTUDIADAS POR SCHWABE (1959)

Localidad	Nº ejemplares	LONGITUD		ANCHO		ALTO		PESO	
		$\bar{x}$	máx.	$\bar{x}$	máx.	$\bar{x}$	máx.	$\bar{x}$	máx.
10 Pisco	95	7.1	—	5.1	—	3.0	—	37.7	—
9 Antofagasta	224	6.0	11.9	4.3	8.6	2.5	5.3	23.4	159
8 Caldera	20	9.2	—	7.0	—	4.2	—	88.4	—
7 Los Vilos	27	12.1	14.5	7.6	11.4	5.4	8.4	152.2	493
6 Concón	56	11.6	—	8.9	—	5.9	—	211.5	—
5 Tumbes	176	11.7	14.6	8.7	12.3	5.9	8.7	191.8	458
4 Sta. María	72	11.5	12.8	8.6	9.5	6.0	7.9	182.7	265
3 Corral	128	11.0	13.1	8.1	9.8	5.4	4.3	167.2	254
2 Ancud	80	11.7	14.8	7.8	—	5.8	—	164.7	—
			14.7						
1 Aysén	24	11.1	12.7	7.6	8.0	5.4	6.2	152.2	205

TABLA 2

TOTAL DE EJEMPLARES, RANGOS DE LONGITUD
Y PROMEDIOS DE LAS MUESTRAS ESTUDIADAS POR LOZADA ET AL. (1976).

Localidad	Nº	Rango	$\bar{x}$	Moda
12 Arica (Nov. 1973)	200	5.4 - 11.7	8.50	9.0
11 Iquique (Dic. 1973)	236	6.3 - 9.9	8.05	8.1
10 Punta Saliente (1970 - 71)	564	4.5 - 13.5	8.61	9.0
9 Los Vilos (No indica)	854	1.8 - 14.4	9.07	9.9
8 Montemar (No indicada)	149	6.3 - 11.7	8.94	9.0
7 San Antonio (Sept. 1968 - Feb. 1969)	1.530	4.5 - 11.7	9.16	9.9
6 Dichato (Sept. 1969)	111	6.3 - 13.5	10.22	10.8
5 Cal. Leandro (Feb. 67 - En. 68)	1972	3.6 - 11.7	8.48	9.0
4 Talcahuano (1971 - 72)	646	4.5 - 12.6	9.27	10.8
3 Coronel (Oct. 71 - En. 72)	144	3.6 - 12.5	8.51	8.1
2 Hueihue (Agost. 1972)	193	6.3 - 13.5	9.27	9.0
1 Pumalín (Feb. 1973)	98	6.3 - 13.5	10.58	10.8

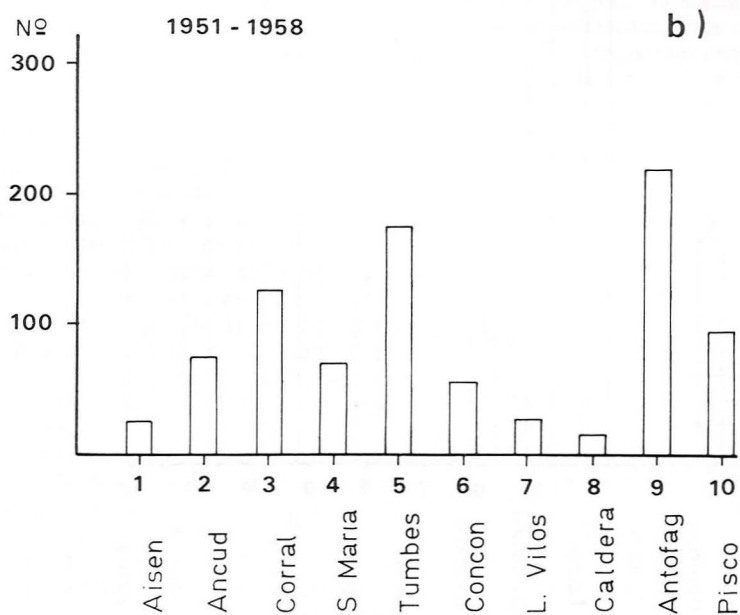
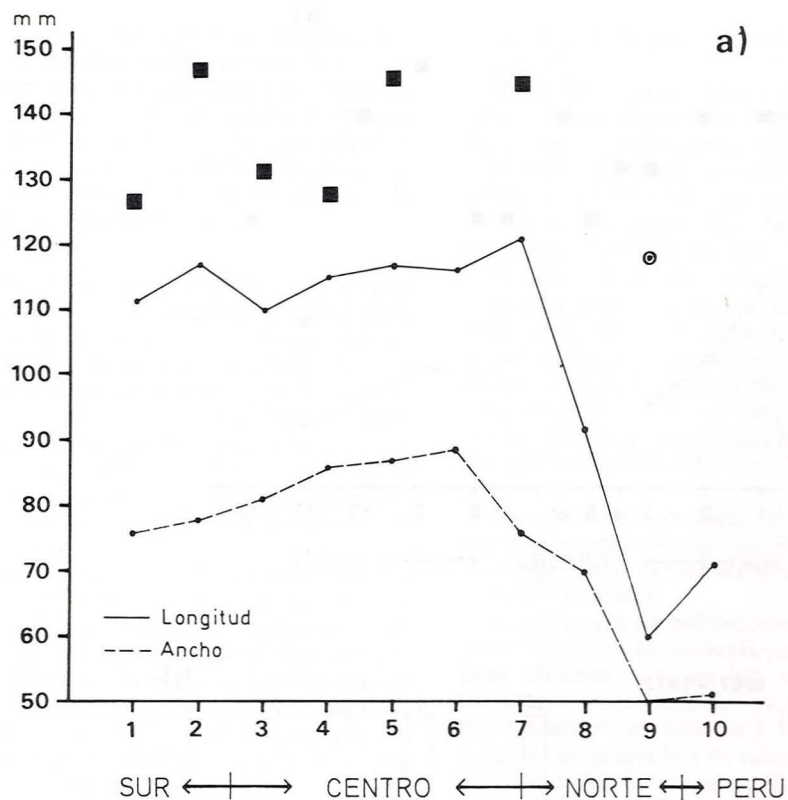


Fig. 1 a) Distribución de promedios de tamaño y longitud máxima de las muestras de *Concholepas concholepas* estudiadas por Schwabe (1959). Los cuadrados negros y círculo blanco representan el tamaño máximo registrado.
b) Total de ejemplares y localidades correspondientes de las mismas muestras.

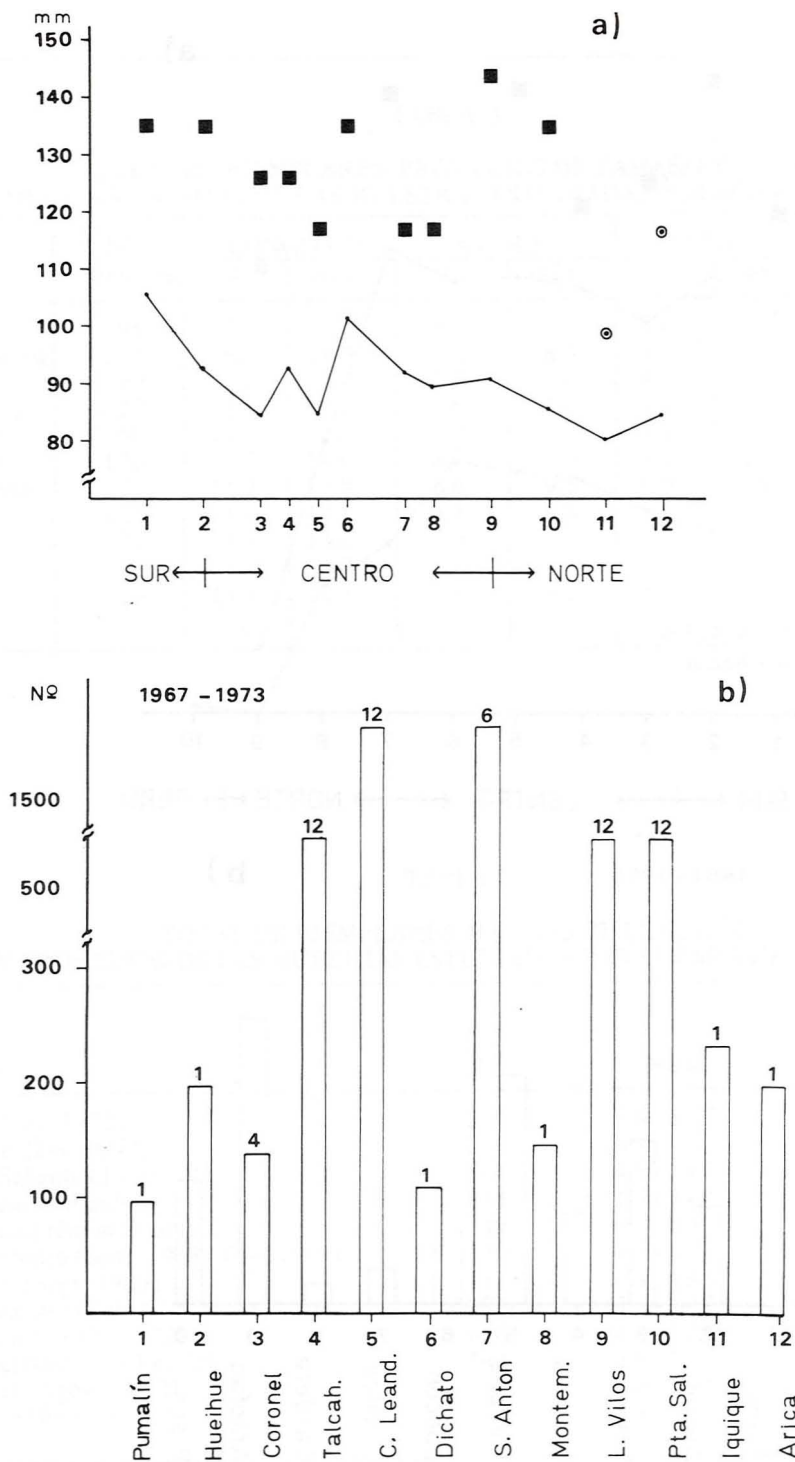


Fig. 2 a) Distribución de promedios de tamaño (longitud máxima) de las muestras de *Concholepas concholepas* estudiadas por Lozada et al. (1976). Los cuadrados negros y círculos blancos representan el tamaño máximo registrado en cada muestra.
b) Total de ejemplares y localidades correspondientes de las mismas muestras. Los números sobre las columnas indican el número de muestras mensuales que sumó el total de ejemplares obtenidos.

poseen un número de ejemplares comparativamente reducido, no existen modificaciones de las curvas que sean notoriamente influenciadas por ellas (muestras 1, 7 y 8). Las muestras de Schwabe fueron obtenidas en su mayoría en 1951, y otras pocas en 1958, es decir, en una época en que la explotación de esta especie no había alcanzado los extremos de las décadas de los sesentas y setentas.

Para establecer una comparación y corroborar la diferencia observada en las muestras de Schwabe entre el Norte (y Perú) y el Centro, hemos analizado desde este punto de vista información estudiada en otros aspectos por Lozada *et al.* (1976) y cedido muy gentilmente por ellas. En la tabla 2 y figura 2 se presentan los resultados totales de 12 muestras obtenidas entre 1967 y 1973, en 12 localidades de la costa chilena, cubriendo una extensión aproximadamente comparable a la estudiada por Schwabe (op. cit.).

Se constata que la curva de los promedios es bastante diferente a la obtenida con los datos de Schwabe en la figura 1. Así, mientras que estos últimos son en las muestras de Chile central siempre superiores a 110 mm, ninguna de las muestras de Lozada *et al.* es superior a ese valor y la mayoría quedan en un rango entre 85 y 95 mm, excepto en el caso de las muestras de Pumalín y Dichato que tienen valores promedios entre 100 y 110 mm. (Fig. 2). En consecuencia, a pesar de que los máximos son comparables a los de Schwabe incluso en las muestras del norte, los promedios del centro son mucho más bajos y, al contrario, los del norte son más altos enmascarando la diferencia sugerida en los datos de Schwabe. Parecería, pues, que los promedios de las muestras de Lozada *et al.*, mucho más numerosas en individuos, invalidaran la hipótesis de una marcada diferencia en las poblaciones del norte; sin embargo, hay varios aspectos complementarios importantes de considerar:

- a) en primer lugar, es indudable que los promedios de tamaños disminuyen hacia el norte;
- b) es igualmente obvio que los promedios de las muestras de Lozada *et al.*, de Coronel, Caleta Leandro y particularmente Los Vilos son más bajos porque incluyen clases de menor tamaño que los restantes;
- c) también es claro en la figura 2, que los tamaños máximos registrados para las muestras de Iquique (11) y Arica (12) son menores que para las muestras de Chile central;
- d) finalmente, los máximos registrados para todas aquellas localidades donde la explotación es intensa: Coronel (3), Talcahuano (4), Caleta Leandro (5), San Antonio (7) y Montemar (8), son decididamente inferiores a los de aquellas otras donde la explotación es menos intensa y/o más reciente, por ejemplo, Dichato (6), Punta

Saliente (10) y los lugares de Chiloé (1 y 2 en Fig. 2).

Todo lo anterior, parece demostrar como ha sido indicado por diversos autores con anterioridad, que las poblaciones del norte de Chile son diferentes y de menor tamaño promedio que las del centro y sur de Chile. La magnitud de tales diferencias posiblemente tenga no sólo valor adaptativo sino también taxonómico.

Serían sólo de valor adaptativo si las diferencias correspondieran a variación climática, pero la gran extensión geográfica ocupada por las poblaciones de menor tamaño, equivalentes casi a la que ocupan las poblaciones de mayor tamaño del litoral centro-chileno, descarta este tipo de variación y sugiere una categoría taxonómica diferente, por desgracia, aún no corroborable por falta de información (Fig. 5).

Como ejemplo paralelo, el estudio de ejemplares de una población de isla Robinson Crusoe, Archipiélago Juan Fernández demuestra lo razonable de esta conclusión.

La presencia de poblaciones de *Concholepas* en Juan Fernández es conocida ya por algunos naturalistas chilenos pero, no hay registro previo en la literatura taxonómica de su presencia allí, salvo por Lozada *et al.* (op. cit.). El solo hecho que el aislamiento geográfico de tales poblaciones (de las del litoral chileno continental) es permanente, debido a las características de la circulación oceánica en esa longitud, validaría la proposición de considerarlas diferentes. Esta conclusión se ve corroborada por las siguientes características morfológicas:

- 1) La población de *Concholepas* de la isla Robinson Crusoe tiene una concha de abertura más larga y, en consecuencia, proporcionalmente más angosta que las de Chile central. Esta relación se aprecia muy claramente en la figura 6 de Acuña y Stuardo (este Simposio), en que se correlaciona el largo de la concha con su ancho en una muestra de 16 ejemplares de Juan Fernández con otra compuesta por 33 ejemplares provenientes de las proximidades del laboratorio de Montemar. Todos los ejemplares medidos tenían sus partes blandas, excepto por una concha de mayor tamaño proveniente posiblemente de Juan Fernández, incluida para registrar el tamaño máximo conocido en esa área. Se constata que ambas muestras presentan líneas de regresión separadas, aunque estadísticamente puedan considerarse similares.
- 2) La población de *Concholepas* de Robinson Crusoe tiene un pie más delgado que las poblaciones de Chile central, lo que se constata claramente en los ejemplares fijados, especialmente en los de mayor tamaño. Como consecuencia, la relación largo-peso de las partes blandas es también diferente en ambas localidades como se

demuestra en la figura 8 de Acuña y Stuardo (op. cit.).

- 3) El tamaño del opérculo en relación al de la concha es también comparativamente mayor en los ejemplares de la isla Robinson Crusoe que en las poblaciones de Chile central, lo que se representa en la figura 7 discutida por Acuña y Stuardo (este Simposio).
- 4) Lozada *et al.* (1976) compararon el tamaño del diente raquidiano entre ejemplares de la costa chilena continental y de la isla Robinson Crusoe. Concluyeron que en los ejemplares de la isla "es más pequeño, no obstante que la longitud de la abertura de la concha de los ejemplares de la isla es mayor que la de sus congéneres provenientes de otras localidades (Caleta Leandro)". Las medidas de los ejemplares estudiados por estos autores se repiten en la tabla 6. En los ejemplares de la isla Robinson Crusoe examinados por mí, no hubo diferencias apreciables con las medidas de los dientes raquidianos de

Concholepas concholepas de la zona central dada por los autores ya mencionados (tabla 5). Sin embargo, como se discute más adelante y como se ilustra en la figura 6, se constataron diferencias de tamaño en los dientes laterales, carácter susceptible de utilizarse como diferencia taxonómica.

Es posible que otras diferencias aparezcan al comparar la anatomía, dinámica de poblaciones, reproducción y etología. Las 4 anteriores, sumadas al aislamiento geográfico de esas poblaciones, justifica plenamente la separación de ellas en una subespecie que aquí se propone denominar *Concholepas concholepas fernandezianus subsp. nov.*

La descripción de esta nueva subespecie se incluye como apéndice a este trabajo. Sin embargo, el posible valor taxonómico de estas y otras diferencias aplicables a las poblaciones del litoral chileno, requiere considerar algunos otros elementos de juicio discutidos a continuación.

TABLA 3
DISTRIBUCION GEOLOGICA DE LAS ESPECIES DE *CONCHOLEPAS*

NEOGENO	País	Australia	Nva. Zelandia	Amér. del Sur	Amér. del Norte	Europa
	Reciente	—	—	<i>C. concholepas</i>	—	—
	Pleistoceno 2 m.a.	Temprano	—	—	—	—
		Medio	—	—	—	—
		Antiguo	—	<i>C. concholepas</i>	—	—
Plioceno 10 m.a.	Superior	—	—	<i>C. nodosa</i>	—	—
	Medio	—	—	—	—	—
	Inferior	—	—	<i>C. nodosa</i> <i>C. kieneri</i>	—	—
Mioceno 18 m.a.	Superior	—	<i>C. pehuensis</i>	—	—	—
	Medio	<i>C. antiquata</i>	—	—	—	<i>C. deshayesi</i>
	Inferior	—	—	—	<i>C. drezi</i>	—

TABLA 4
TAMAÑO DE LAS ESPECIES FOSILES DE *CONCHOLEPAS*
COMPARADO A LOS PROMEDIOS DE 2 MUESTRAS
DE MONTEMAR DE 100 (1) Y 42 (2) EJEMPLARES, RESPECTIVAMENTE

Especie	Largo	Ancho	Alto	Autor
<i>C. antiquata</i>	39.6 28.6	39.4 23.6		Beu (1970)
<i>C. pehuensis</i>	35.0 (Holot.)	28.0		Beu (1970)
<i>C. drezi</i>	33.5 (Holot.)	33.6		Vokes (1972)
<i>C. deshayesi</i>	60.0 (Holot.) 51.0 (variedad)	59 48		Rambur (1862)
<i>C. kieneri</i>	52.0 (Holot.)	35		Hupé (1854)
<i>C. nodosa</i>	67.0 61.0 54.0	50 47 34	28 21 19	Herm (1969)
<i>C. concholepas</i> (Montemar)	71.01 (1) 63.83 (2)	54.19 49.24	30.78 24.07	Acuña y Stuardo (este simposio)

TABLA 5

CLASIFICACION DE MURICACEA,
INCLUYENDO GENEROS DE LA FAMILIA "THAIDIDAE" DE AUTORES

Superfamilia MURICACEA

Familia MURICIDAE

Subfamilias

Muricinae

Aspellinae

Tritonaliinae (= Ocenebrinae)

Trophoninae

Typhinae

Ergalaxinae

("Thaididae")

Thaidinae, Géneros: *Thas* (*This* s.s., *Thaisella*, *Tribulus*, *Vasula*, *Stramonita*), *Mancinella*, *Acanthina* (= *Monoceros*), *Cymia*, *Purpura*, *Concholepas*, *Lepsiella*, *Lepsithais*, *Agnewia*, *Neothais*, *Haustrum*, *Nucella*, *Reishia*, etc.

Drupinae. Géneros: *Drupa* (= *Ricinula* = *Sistrum*), *Morula* (*Morula* s.s., *Morunella*), *Morulina*, *Cronia*, *Drupina*, *Drupella*, *Maculotriton*, *Urosalpinx*, *Nassa*, *Vexilla*, etc.

Rapaninae. Géneros: *Rapana*, *Neorapana*, *Forreria*, *Chorus*, *Xanthochorus*.

Familia CORALLIOPHILIDAE

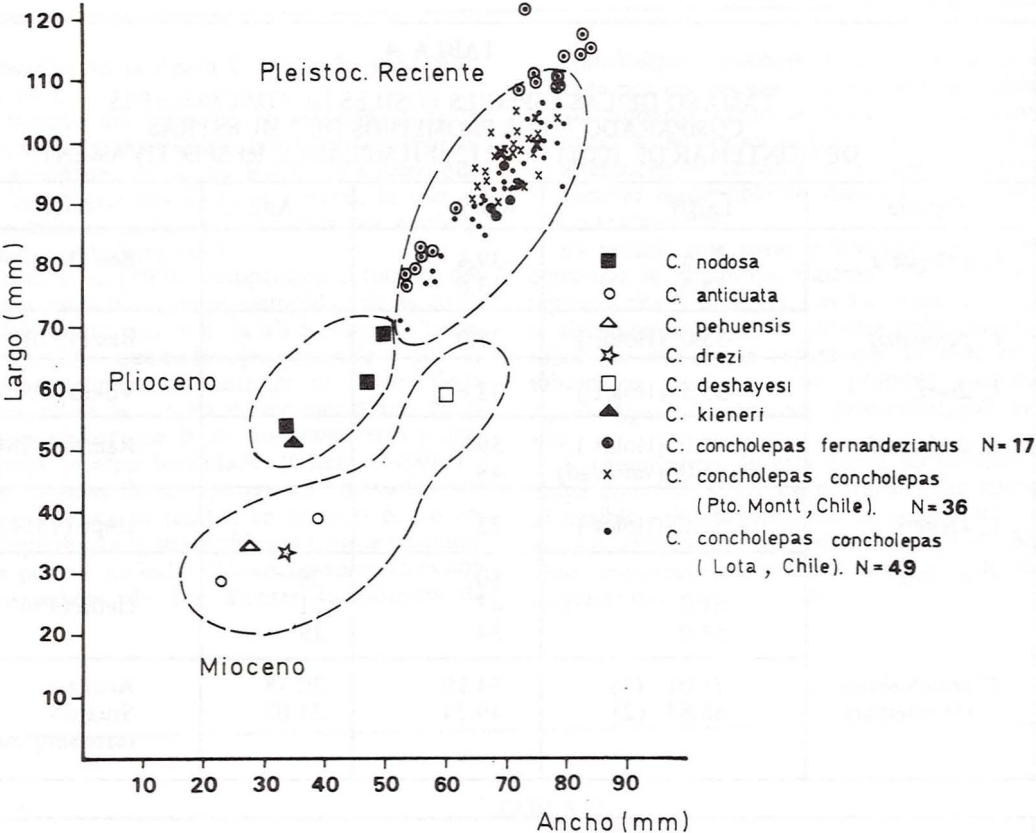


Fig. 3 Tamaño expresado como largo y ancho (en mm) de las especies fósiles de *Concholepas* y de la especie reciente.

Reciente	"Grupo" <u>concholepas</u>	
Pleistoceno		
Plioceno superior		"Grupo" <u>nodosa</u>
Plioceno inferior	<u>C. Kieneri</u>	

Fig. 4 Antigüedad y derivación posible de las especies chilenas fósiles de *Concholepas*.

TABLA 6

TAMAÑO DE LA CONCHA Y DEL DIENTE RAQUIDIANO EN
C. CONCHOLEPAS CONCHOLEPAS (4 - 8) Y *C. CONCHOLEPAS FERNANDEZIANUS* (1 - 3)
 (* según Lozada *et al.*, 1976)

	Abertura de la concha (mm.)		Diente raquidiano (micrones)		Diente lateral (micrones)	Localidad
	Long.	Ancho	Long.	Ancho	Long.	
1 *	100.0	—	264	180		Isla R. Crusoe
2	99	69	360	320	260 - 280	Isla R. Crusoe
3	89	63	320	260	220 - 240	Isla R. Crusoe
4 *	124	—	400	360	—	Antofagasta
5 *	125	—	334	348	—	Los Vilos
6	86.6	68.7	310	300	280 - 290	Montemar (pro- medios de 3 ejemplares)
7 *	98.0	—	380	237	—	Caleta Leandro
8 *	129	—	430	257	—	Pumalín

IV. ORIGEN, ANTIGUEDAD Y ESPECIACION DEL GENERO *CONCHOLEPAS*

En dos contribuciones relativamente recientes Beu (1970) y E. Vokes (1972) han discutido la historia geológica de este género considerada "respectable". Aparte de la especie reciente, *Concholepas concholepas*, se conocen las siguientes especies fósiles:

- 1) *Concholepas drezi* E. H. Vokes, 1972, de la formación Chipola, Mioceno Inferior de Florida Noroccidental, Calhoun County, Fla., U.S.A.
- 2) *C. deshaysi* Rambur, 1862, del Helvetiano y "Faluns de Touraine", Mioceno Medio de la Cuenca del Loira, Francia.
- 3) *C. antiquata* Tate, 1894, del Balcombiano (Helvetiano), Mioceno Medio, de Muddy Creek y Balcombe Bay, Australia.
- 4) *C. pehuensis* (Marwick, 1926) del Tongaporutuan, Mioceno Superior, de North Taranaki, Nueva Zelanda.

De Chile se han descrito los siguientes fósiles:

- 5) *Concholepas kieneri* Hupé, 1854 (Lám. 3, fig. 19, 21). Esta especie descrita originalmente de "los terrenos Terciarios de Coquimbo", fue ubi-

cada en el Piso de Coquimbo (Mioceno o Plioceno; atribuido al Plioceno por Hofftetter *et al.*, 1957), por Möricke (1896) y considerada por él, "sin duda" como muy cercana y posiblemente como el antecesor de *C. concholepas*.

- 6) *C. nodosa* Möricke, 1896, fue descrita del Piso de Coquimbo, Chile. Herm (1969) la ha citado además de las Series Superior y Profunda del Plioceno de Caldera y Chañaral de Aceitunas.

La distribución estratigráfica de estas distintas especies y de *C. concholepas* se demuestra en la tabla 3.

Considerando la amplia distribución del género *Concholepas* durante el Mioceno, Beu (op. cit.) se pregunta por qué se encuentra restringido en la actualidad sólo a la costa occidental (sur) de Sudamérica. Sugiere que *C. concholepas* (y sus relativos del Plioceno) pudiera tener una vida larval más corta que la que tenían las especies del Mioceno. Es decir que, en estas últimas, el tener velíferas planctotróficas de vida más larga permitió una dispersión rápida y amplia de formas muy similares.

Efectivamente, como Beu lo sugiere *C. pehuensis*,

C. antiquata y en menor grado *C. deshaysi*, son especies relativamente parecidas y este es también el caso de *C. drezi*, con la escultura de la concha marcadamente más lisa y una espira más desarrollada que en los adultos de la especie reciente.

E. Vokes comenta que la asunción lógica que la especie de Florida por ser más antigua fuera ancestral tanto a las especies europeas como a las sudamericanas, no puede pasar de mera especulación; así ocurre, indudablemente, respecto de las especies restantes. Sin embargo, se han aventurado algunas otras conclusiones respecto de las características del género, sugiriendo que pueden haber cambiado en el tiempo.

Por ejemplo, E. Vokes (1972) informa que el ambiente de *C. drezi* era decididamente tropical y que los dos ejemplares en que se basa la especie fueron encontrados en las cercanías de un arrecife de coral. Concluye que, quizás, los primeros antecesores de la línea *Concholepas* se hallaban sobre coral y no en costas rocosas y aunque la amplia abertura indicaba estilo de vida esencialmente similar a la actual, el ambiente preciso puede haber sido diferente. Para explicar la concha delgada de esta y otras especies Miocénicas y la mayor profundidad de habitat sugerida al menos para las especies australásicas, Vokes supone que el "habitat original" del grupo puede no haber sido tan violento.

En consecuencia, y a diferencia de la especie actual, una concha gruesa no habría sido crítica para su supervivencia, mientras que sí lo habría sido para invadir la zona expuesta ocupada por el género en tiempos recientes.

Aun cuando el grosor de la concha no fuera resultado de un cambio de hábitos hacia aguas someras expuestas, es indudable que los requerimientos ecológicos del género han cambiado como lo ha planteado E. Vokes (op. cit.), limitando su distribución a la zona costera influenciada por las aguas relativamente frías de la corriente de Humboldt y subantárticas del extremo sur de Sudamérica. Esto, por otra parte, ocurrió a comienzos del Plioceno ya que con anterioridad no hay aparentemente especies de *Concholepas* en Sudamérica. Coincidentemente, las especies de este género desaparecieron de las otras áreas donde se hallaban presente en el Mioceno (Australia, Nueva Zelandia, América del Norte y Europa) para quedar limitadas a la costa occidental de América del Sur. ¿Por qué? Por ahora es mejor no intentar responder a esta pregunta ya que es posible que nuevos hallazgos o identificaciones más precisas de especies fósiles completen el cuadro distribucional tan pobre.

Sin embargo, hay otra pregunta que con la información disponible es necesario hacerse ¿Por qué si el género se encuentra en la costa occidental de Sudamérica, no ha habido una mayor radiación

y por qué se ha restringido allí su distribución a las zonas frías y cálido-temperadas? A la primera pregunta debe responderse que ha habido alguna radiación, aunque algunas de las especies fósiles descritas han sido tratadas vagamente por autores recientes (Herm 1969; Beu 1970), quizás, en razón de las dificultades para establecer límites estratigráficos precisos y aplicar un concepto paleontológico de especie. Así, en el caso de *C. kieneri* no es claro si Herm (op. cit.) la considera una buena especie como a *C. nodosa* o, aparentemente, como una forma (Formenkreis) sin validez taxonómica de una "especie" fósil no definible. Tampoco se precisa la ubicación estratigráfica de *C. kieneri* respecto a *C. nodosa*, haciendo ver sólo que en el Plioceno aparecen ejemplares con costillas fuertes identificables en *C. nodosa*, y otros lisos, que corresponden bien a *C. kieneri* Hupé. En todo caso a juzgar por al menos algunas de las especies Miocénicas relativamente similares entre sí, las especies fósiles de Chile representan una línea filética diferente, con especies también más afines entre sí y con la reciente *C. concholepas* que, con respecto de las Miocénicas, excepto con *C. deshaysi*. *Concholepas kieneri* aparece como un "tipo" ancestral posible del cual han derivado *C. nodosa* y *C. concholepas* pero, por otra parte, la variación observada tanto en *C. nodosa* como en las conchas del Pleistoceno referidas a *C. concholepas* sugiere que, más que una especie *C. nodosa* o *C. concholepas* podría haber dos conjuntos de categorías afines definibles mejor con algunos de los criterios evolutivos que con el criterio taxonómico reglamentado. De este modo y sin entrar a discutir el concepto paleontológico de especie, considero más adecuado en el curso de esta discusión tratar a la variación constatada en *C. nodosa* y *C. concholepas* como complejos taxonómicos denominados "grupo *C. nodosa*" y "Grupo *C. concholepas*" refiriendo a la posibilidad de que cada uno de estos nombres encierre a más de una especie. Esto, además, parece fundamentado en el hecho que en una misma capa fosilífera no se encuentren formas muy diferentes, y que es precisamente en localidades fosilíferas diferentes en las que ellas aparecen (véase por ejemplo, lám. 18, figs. 1 a 4 de Herm op. cit. y su caracterización de *C. concholepas* del Pleistoceno y Reciente).

La figura 4 muestra una posible secuencia filogenética de las especies fósiles y Reciente de *Concholepas*. Nótese que *C. kieneri* se ha colocado en el Plioceno, en consideración a la incertidumbre de la antigüedad estratigráfica aplicable a la Serie inferior de la Formación Coquimbo (Coquimbo-Stufe, fide Steinmann 1896: 535 - 536), y especialmente de la Cueva (34°10' S), donde el geólogo Vladimir Kovacević ha encontrado varios ejemplares típicos de esta especie (comunicación

personal) uno de los cuales es representado en la lámina 3.

Se ha mencionado que *C. deshayesi* es de las especies Miocénicas la que más se aproxima a *C. concholepas* pero, indudablemente, la

similitud corresponde sólo a un buen caso de convergencia.

Mayores relaciones filogenéticas taxonómicas y estratigráficas se discuten en un trabajo ahora en preparación.

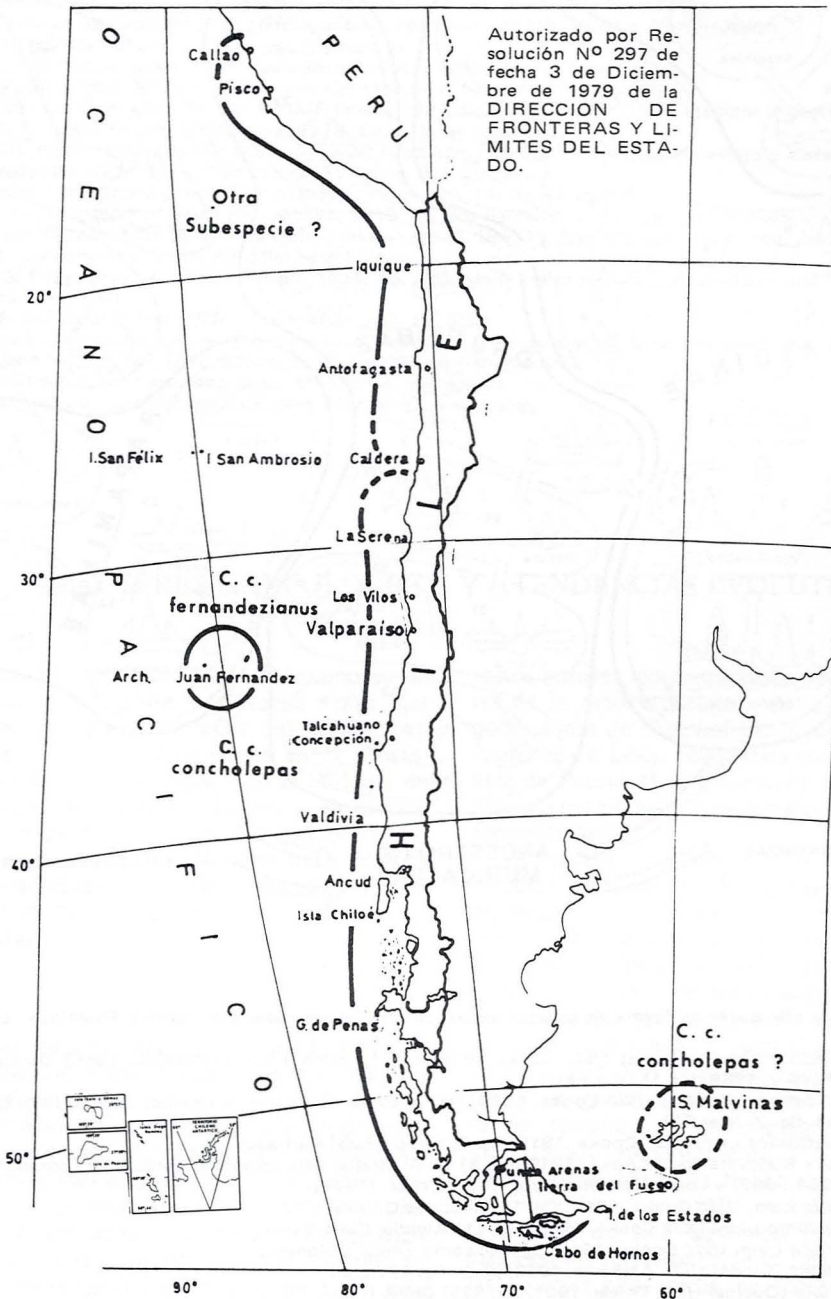


Fig. 5 Distribución geográfica actual de las subespecies de *Concholepas concholepas*

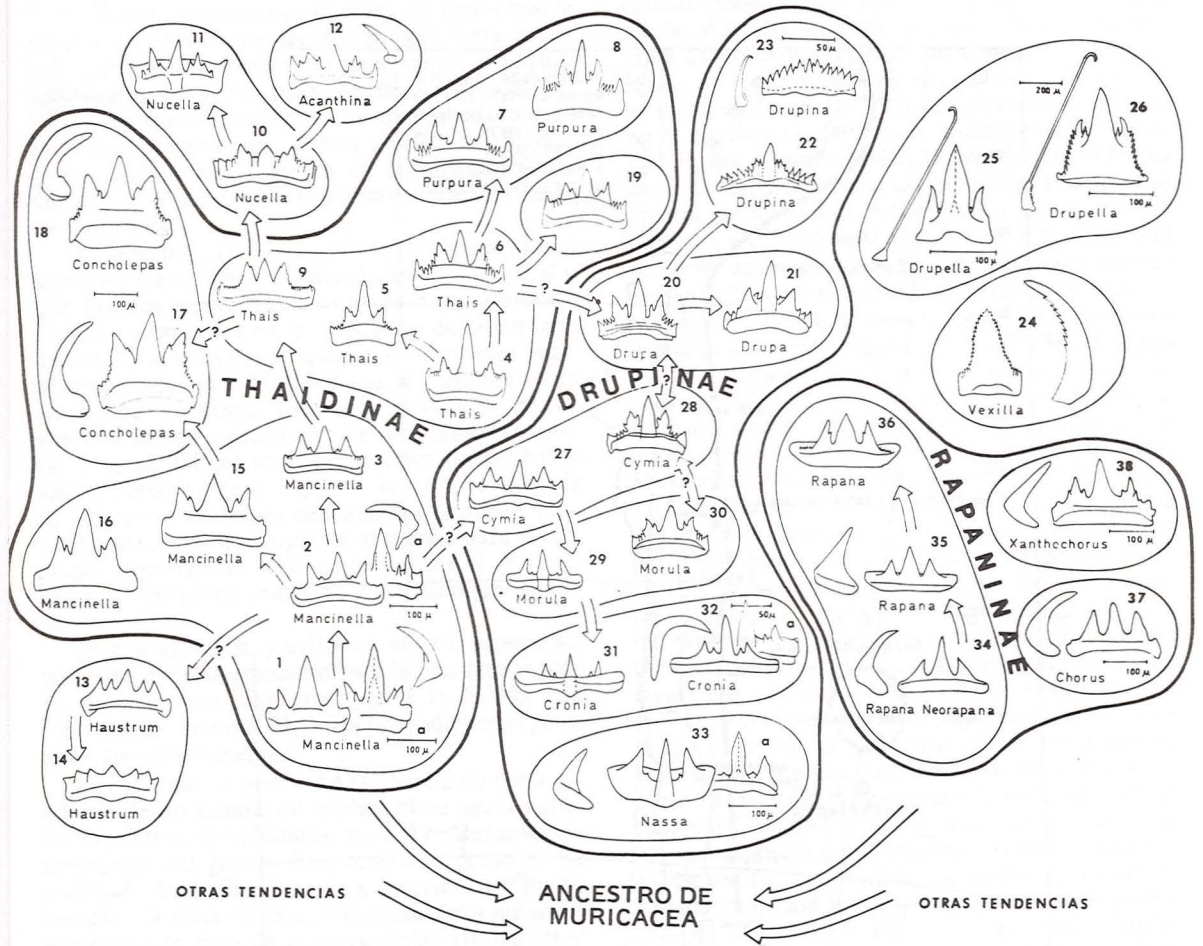


Fig. 6 Tipos de rádulas y afinidades de forma en géneros de las subfamilias asignadas a la "familia Thaididae" por diversos autores.

1. *Mancinella mancinella* (Linnaeus) (fide Cooke 1919, fig. 1, como *Thais gemmulata* Lam.) Durban; a) Ibid. (fide Cernohorsky, 1969, fig. 1) Islas Fiji.
2. *Mancinella tuberosa* (Röding) (fide Cooke, 1919, fig. 2, como *Thais pica* Blainville) Java; a) Ibid. (fide Cernohorsky, 1969, fig. 2) Islas Fiji.
3. *Mancinella deltoidea* Lam. (fide Cooke, 1919, fig. 3, como *Thais*) Barbados.
4. *Thais echinata* Blainville (Röding) (fide Cooke, 1919, fig. 5) W. Australia. Esta especie es considerada como *Purpura* por Arakawa (1964 : 363) y como *Mancinella* por Kuroda et al. (1971).
5. *Thais coronata* Lam. (fide Cooke, 1919, fig. 11) Costa de Guinea.
6. *Thais haemastoma* Linn. (fide Cooke, 1919, fig. 11) Algeria, Cabo Verde.
7. *Purpura persica* Linn. (fide Cooke, 1919, fig. 15, como *Thais*) Colombo.
8. *Purpura panama* (Linné) (fide Arakawa, 1962, pl. 5, fig. 1) Japan.
9. *Thais chocolata* (Duclos) (fide Thiele, 1931, fig. 325) Chile.
10. *Nucella (Neothais) smithi* (Brazier) (fide Thiele, 1931, fig. 326)
11. *Nucella lamellosa* (Gmelin) (fide Cooke, 1919, fig. 30 aumentada; como *Nucella plicata* von Martens) Isla Vancouver.

12. *Acanthina monostoma* (Martyn) (fide Cooke, 1918, fig. 6 aumentada) Chile.
13. *Haustrum haustrum* (Martyn) (fide Cooke, 1919, fig. 23) Nueva Zelandia.
14. *Haustrum (Lepsiella) scobinum* (Quoy y Gaimard) (fide Cooke, 1919, fig. 24 como var. *tristis*) Nueva Zelandia.
15. *Mancinella succinta* (fide Cooke, 1919, fig. 17, como *Thais*) W. Australia.
16. *Mancinella siro* (Kuroda) (fide Arakawa, 1962, lám. 6, fig. 8) Islas Nijijima y Hachijo, Japón.
17. *Concholepas concholepas* (Bruguière) Original. Montemar, Valparaíso.
18. *Concholepas concholepas fernandezianus* subsp. nov. Original. Juan Fernández.
19. *Agnewia tritoniformis* (Blainville) (fide Cooke, 1919, fig. 26).
20. *Drupa rubuscaesius* Röding (fide Arakawa 1965, lám. 13, fig. 5) Islas Yoron, Japón.
21. *Drupa ricinus* (Linn.) (fide Arakawa, 1965, lám. 13, fig. 1) Islas Hachijo, Japón.
22. *Drupina grossularia* (Röding) (fide Arakawa, 1965, lám. 13, fig. 8) Islas Yoron, Japón.
23. Ibid. (fide Cernohorsky, 1969, fig. 7) Islas Fiji.
24. *Drupella rugosa* (Ború, 1778) (fide Cernohorsky, 1969, fig. 10) Islas Fiji.
25. *Drupella cornus* (Röding, 1798) (fide Cernohorsky, 1969, fig. 8a) Islas Fiji.
26. *Vexilla vexillum* (Gmelin, 1791) (fide Thiele, 1931, fig. 324 *Jopas (Vexilla) taeniata* (Powis). Sin localidad.
27. *Cymia tectum* (Wood) (fide Cooke, 1919, fig. 31). Sin localidad.
28. *Cymia muricina* (Blainville) (fide Arakawa, 1965, lám. 14, figs. 19 - 20) Islas Hachijo y Yoron, Japón.
29. *Morula cancellata* Quoy (fide Cooke, 1919, fig. 32) Unkomaas.
30. *Morula funiculata* (Reeve) (fide Arakawa, 1965, lám. 14, fig. 4) Japón.
31. *Cronia amygdalus* (Kiener) (fide Cooke, 1919, fig. 33) Estrecho de Torres, Port Jackson.
32. *Cronia margariticola* (Broderip) (fide Arakawa, 1965, lám. 13, figs. 13, 14) Islas Yoron, Japón; a) como *Morula* (fide Cernohorsky, 1969, fig. 20a) Islas Fiji.
33. *Nassa sarta* (Bruguière) (fide Thiele, 1931, fig. 323 como *Jopas sertum* Lamarck); a) Ibid. (fide Cernohorsky, 1969, fig. 21 a).
34. *Rapana bezoar* (Linn.) (fide Thiele, 1931:288, fig. 309).
35. *Rapana thomasi* Crosse (fide Arakawa, 1964, lám. 21, figs. 9 y 10) Islas Shikonoshima, Japón.
36. *Rapana bulbosa* Sol. (fide Cooke, 1919, fig. 29) Durban; Karachi.
37. *Chorus giganteus* Lesson. Original. Montemar, Valparaíso.
38. *Xanthochorus cassidiiformis*. Original. Montemar, Valparaíso.

V. CARACTERES MORFOLOGICOS Y TENDENCIAS EVOLUTIVAS

Es indudable que para que el taxónomo se acerque a una clasificación más precisa y más "natural", debe interpretar aquellas tendencias evolutivas más claramente expresadas en la morfología funcional, en la ecología y en la etología de los organismos clasificados. Veamos si en el caso del "loco" es posible obtener al respecto conclusiones, revisando algunos caracteres morfológicos utilizados tradicionalmente en la diagnosis de las especies de moluscos: la concha, la rádula y las partes blandas.

La concha

En primer lugar es necesario llamar la atención sobre las relaciones morfológicas de la concha en las especies fósiles.

Se ha mencionado que, en opinión de diversos autores, las especies Miocénicas de *Concholepas* tenían conchas más delgadas que las especies descritas de épocas geológicas posteriores, y una espira más desarrollada y extendida. Es también obvio que eran más pequeñas, como se constata en las medidas de la tabla 4 y de la figura 3. En esta última, se han representado los valores de longitud y ancho de la concha de las especies fósiles según

varios autores, comparándolas con medidas similares de la especie Reciente en: a) dos muestras de poblaciones de *Concholepas concholepas*, una proveniente de Lota, compuesta por 49 ejemplares y otra de Puerto Montt, formada por 36 ejemplares, y b) una muestra de 16 ejemplares de *C. concholepas fernandezianus*.

Del trazado de estos valores se desprende otro carácter importante: las especies Miocénicas presentaban una abertura (y un contorno general), obviamente más redondeada que la de las especies Pliocénicas y Recientes, en las que es más alargada.

Considerando que las especies post-Miocénicas son conocidas sólo en la costa occidental de Sudamérica y de Chile en particular, es importante concluir que aquí se produjo una tendencia evolutiva y filogenética que condujo al alargamiento y mayor tamaño, que se ha mantenido y que, además, tiende aparentemente a acentuarse, quizás como resultado de la reducción de la espira en combinación con otras presiones selectivas. La constancia de esta tendencia claramente diferenciada en las regresiones de la figura 3, sugiere que las especies pliocénicas, en particular el "Grupo" *C. nodosa* y en menor grado *C. kieneri* podrían representar el ancestro del cual *C. concholepas* se

habría derivado. ¿Pero, qué otras afinidades filogenéticas habría... si el tamaño es tan diferente? En realidad, las diferencias de tamaño puede que no sean tan extremas como las medidas originales lo sugieren ya que las especies Pliocénicas parecen alcanzar tamaños mayores que los representados en la figura 3 y en la tabla 4. Esto se desprende de estudios ahora en curso y de una de las figuras de Herm (op. cit., fig. 3) asignada por él a un ejemplar rodado de *C. nodosa* que, en mi opinión, corresponde a *C. kieneri*.

En este sentido es lamentable que Herm (op. cit.) trate a *C. kieneri* de manera tan vaga y que, en *C. nodosa* incluya bajo la misma denominación, a formas que muy posiblemente corresponden a especies diferentes. En consecuencia, a objeto de precisar mi interpretación de las tendencias constatables en el Plioceno y Pleistoceno - Reciente, debo dejar en claro que considero a *C. kieneri* como una especie válida y diferente de *C. nodosa*, identificable por los siguientes caracteres más importantes:

- 1) Forma más fusiforme;
- 2) labio externo poco desarrollado, unido claramente al reborde parietal en un punto donde no hay un callo (inductura) parietal;
- 3) hendidura sifonal estrecha;
- 4) peristoma discontinuo sobre el labio parietal.

En la actualidad se considera a *C. kieneri* con una superficie lisa o casi lisa, lo que no es efectivo porque presenta costillas poco salientes pero no lisas sino con nódulos, muy marcados en algunos ejemplares, lo que también fue indicado en la descripción original (no así figurado) por Hupé (1845), al menos para la última vuelta, que "lleva hacia su parte superior un ángulo espiral obtuso y subnoduloso". Parecería, en consecuencia, como se muestra en la lámina 3, figura 20 que *C. kieneri* es característicamente más noduloso que liso, reclamando una propiedad que ha sido atribuida, al menos por el nombre, a *C. nodosa*.

C. kieneri Hupé fue también caracterizada en la descripción original por presentar entre las costillas principales, "estrias paralelas" poco numerosas, que corresponden a costeletas (costillas secundarias) y de las que se cuentan hasta 6 en algunos interespacios de la figura original.

C. nodosa Möricke fue descrita en base a un ejemplar pequeño, cuyas medidas no fueron publicadas en la descripción original pero que, de acuerdo a la figura que lo representa, mide aproximadamente 26.4 mm de alto y 18.8 de ancho (abertura $\pm 25.6 \times 16.2$ mm). Fue caracterizada y diferenciada de las otras especies por 6 costillas espirales fuertes y anchas provistas con 3 a 4 nódulos, y con 1 a 2 costeletas finas que aparecen en los interespacios sólo en el tercio superior de la última vuelta.

Indudablemente, los nódulos en *C. nodosa* no representarían un carácter permanente, si las figu-

ras 1 y 2 de Herm (op. cit.) corresponden efectivamente a ejemplares de esta especie, de mayor tamaño que el holotipo. En ellos no se observan nódulos en las costillas sino escamas tubulares (espinas hióticas) y/o escamas imbricadas que, según este mismo autor, se forman por la superposición de las costillas espirales y las estrias axiales de crecimiento. Cualquiera sea su origen, no corresponde a nódulos propiamente tales, pese a que Herm asume que estas escamas "im abgerollten Zustand Knoten bilden (vgl. Holotyp. Möricke 1896, l.c.)."

Si escamas y nódulos no tuvieran un origen común, habría la posibilidad de que el holotipo de *C. nodosa* fuera sólo un juvenil de *C. kieneri* (como se entiende aquí), más aún si se considera que los holotipos de estas dos especies provienen de la misma área. Sin embargo, la evaluación de otros caracteres como son, los interespacios totalmente lisos en *C. nodosa* (excepto en el tercio superior de la última vuelta), la reducción de la espira en los ejemplares de mayor tamaño y la forma general, sugieren, por el momento, que el holotipo de Möricke y los ejemplares de mayor tamaño (sin nódulos pero con escamas y espinas tubulares) figurados por Herm, corresponden a la misma especie.

La inserción del labio externo en el reborde parietal, es todavía clara en *C. nodosa* y, según Herm (op. cit.), aún no se ha cerrado el peristoma determinando que no haya "Keine zusammenhängende, breite, wullstartige Verbindung der Columellarlippe mit der Aussenlippe im adapicalen Teil der Mündung wie bei *C. concholepas*".

Otras características, como la variación de 5 a 9 costillas asignadas por Herm (op. cit.) a *C. nodosa*, tendrán que evaluarse en relación a la identidad de los niveles estratigráficos de distintas localidades y, a las características generales de los ejemplares encontrados en ellos.

Tendencias hacia una concha más redondeada o alargada son también notorias en *C. concholepas*, lo que determinó la proposición de una nueva subespecie en este trabajo y sugiere la posible existencia de otras.

C. concholepas es descrita por Herm (op. cit.) y otros autores, del Pleistoceno y Reciente. Respecto de la ornamentación en tal "grupo" fósil-Reciente, hay la impresión de que una misma población local, tendría ejemplares con una ornamentación igual o similar, lo que ha llevado a Herm (op. cit.) a concluir que la ornamentación es no sólo localmente distinta sino que quizás ecológicamente dependiente (?). Pese a tal variación, se reconocería, según este mismo autor, el siguiente tipo básico de ornamentación que separaría a esta "especie" del Pleistoceno y Reciente de "la" del Pleistoceno:

"7 a 13 fuertes costillas espirales, con 2 a 3 costillas espirales más finas en los interespacios, de las

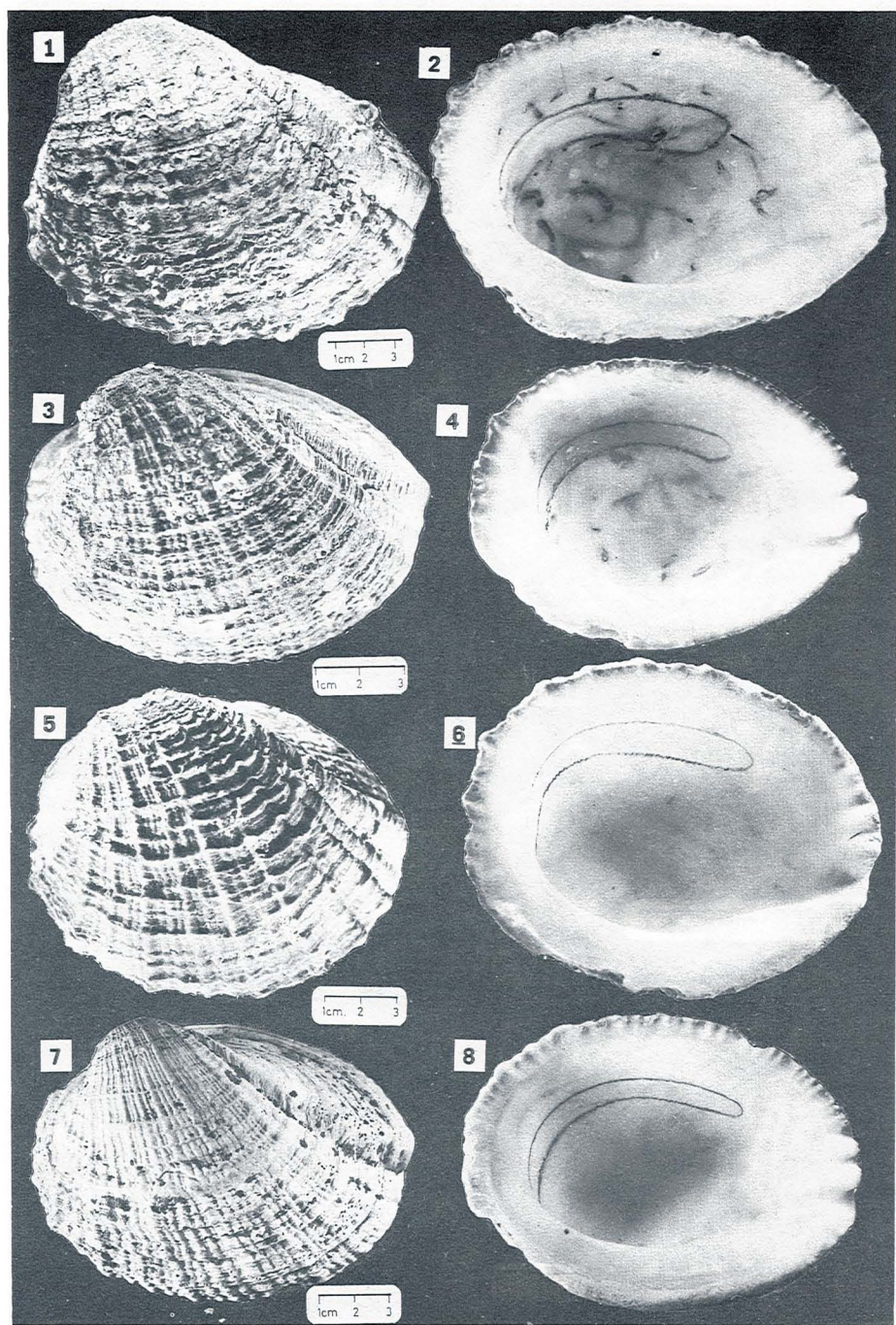


Lámina 1

Figs. 1 a 8 *Concholepas concholepas* (Bruguère, 1789). Vista externa e interna de 4 ejemplares, mostrando variación de forma y escultura.
(1 - 2) Ejemplar de Los Vilos, Chile. (3 - 8) Ejemplares de Montemar, Valparaíso, Chile.

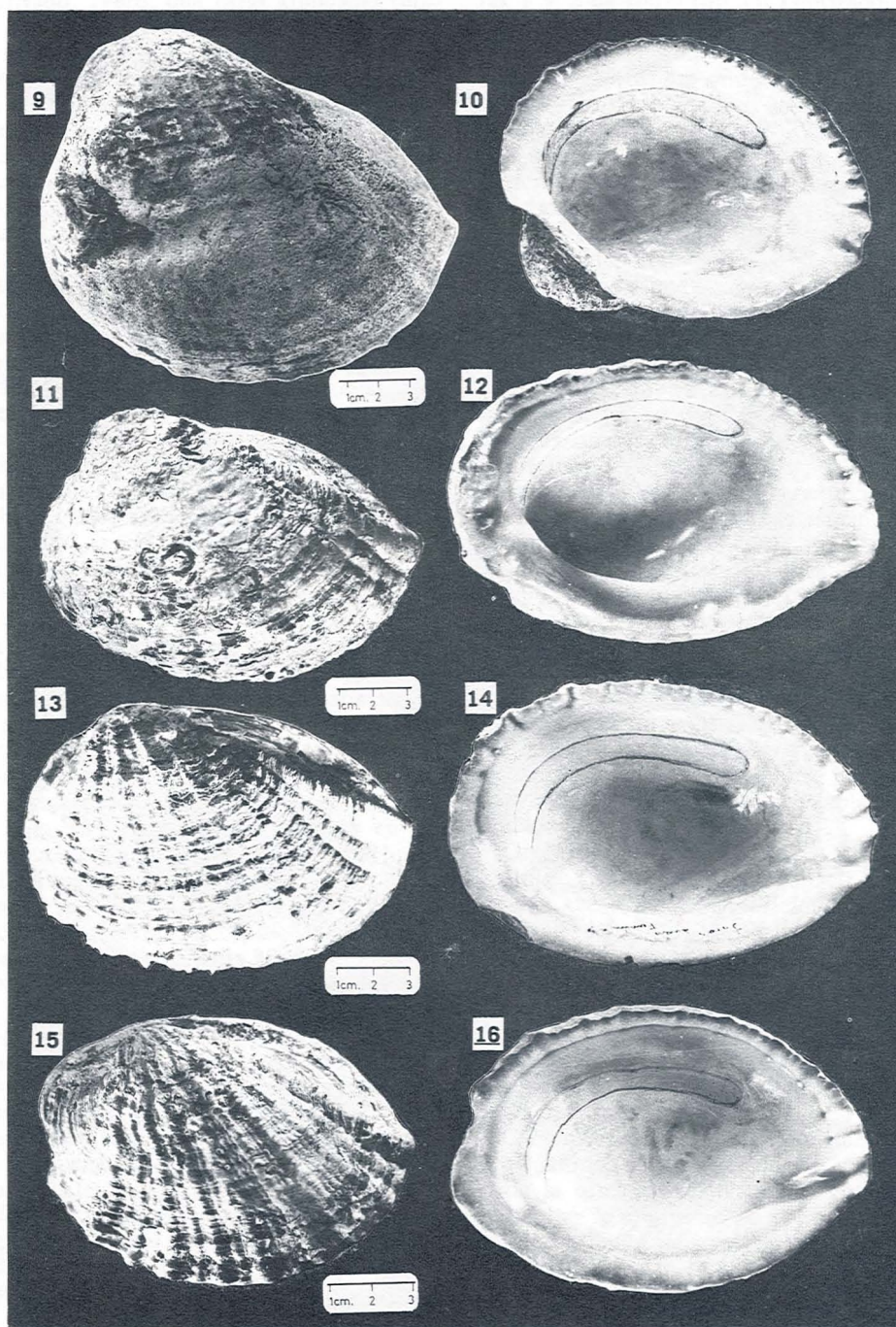


Lámina 2

Figs. 9 a 16 *Concholepas concholepas fernandezianus* Stuardo, *subsp. nov.* (9 - 10) Ejemplar de gran tamaño, no paratipo, de las colecciones del Museo Nacional de Historia Natural, Santiago. (11-12, 15-16) Paratipos. Isla Robinson Crusoe, Archipiélago de Juan Fernández, Noviembre de 1978. Col. Cooperativa de Pescadores. (13-14) Holotipo. Isla Robinson Crusoe, Archipiélago de Juan Fernández. Col. R. Desqueyroux.

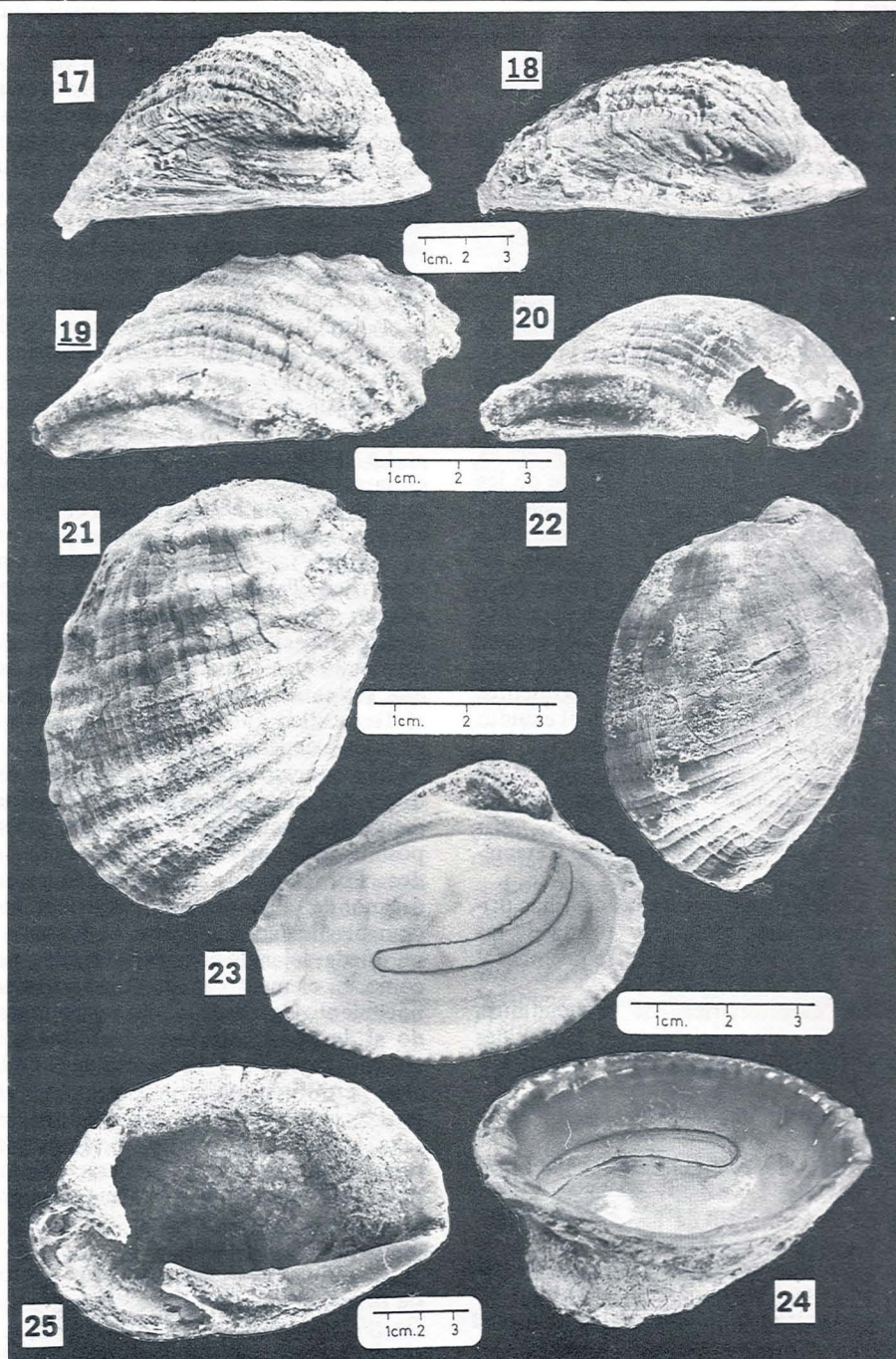


Lámina 3

- Fig. 17 *C. concholepas* (Brug., 1789) Vista lateral de un ejemplar de Montemar, Valparaíso.
- Fig. 18 *C. concholepas fernandezianus* Stuardo subsp. nov. Vista lateral de un paratipo de la Isla Robinson Crusoe, Arch. de Juan Fernández.
- Fig. 19 *Concholepas* sp. (probablemente *C. nodosa* Möricke, 1896) Fósil. Vista lateral de un ejemplar de Caldera (?). Préstamo del geólogo V. Covacevich.
- Fig. 20 *C. kienery* Hupé, 1854. Fósil. Vista lateral de un ejemplar proveniente de Estero del Ganso, La Cueva. Préstamo del geólogo V. Covacevich.
- Fig. 21 Vista dorsal del ejemplar de la figura 19.
- Fig. 22 Vista dorsal del ejemplar de la figura 20.
- Fig. 23 *C. concholepas* (Brug., 1789). Vista interna de un ejemplar mostrando distancia de la impresión muscular al borde de la concha.
- Fig. 24 *C. concholepas fernandezianus* Stuardo subsp. nov. Vista interna de un ejemplar mostrando, comparativamente, una distancia menor desde la impresión muscular al borde de la concha, que en la figura 23.
- Fig. 25 *C. kienery* Hupé, 1854. Vista frontal del ejemplar de las figuras 20 y 22.

cuales la del medio es a menudo más marcada aunque todas pueden ser también del mismo grosor. A esta escultura espiral se sobreponen fuertes líneas axiales de crecimiento de las que cada 3 a 5 más finas, aparece una más fuerte, a modo de costilla. Esta superposición forma un diseño de mallas o rejillas casi cuadradas.

Es común a todos los ejemplares la formación, muy fuerte del labio interno, que se hace ancho y evertido, uniendo la región parietal superior con la parte más alta del labio interno . . ." (Herm, op. cit.: 137; traducción).

Algunos aspectos de la variación se ilustran en la lámina 1.

De esta discusión de las características generales de la concha, puede concluirse que, aparte de las tendencias ya sugeridas de aumento de tamaño, alargamiento, unión peristomal y de la aparición de nódulos o escamas de costillas secundarias intercostales, la caracterización de ornamentación y forma de la concha no han sido satisfactoriamente analizadas para precisar la especiación del género *Concholepas* en Chile y su área de distribución actual. Se sugiere, pues, considerar a las siguientes estructuras y relaciones de la concha en el estudio futuro de poblaciones fósiles y Recientes.

- a) Tamaño: de la concha en general, de la abertura y de la espira. Relaciones de tamaños entre juveniles y adultos.
- b) Forma: de la concha y de la abertura. Características del peristoma.
- c) Escultura: número y grosor de las costillas primarias y secundarias; tamaño y forma de las escamas, vórices, etc. Variación entre juveniles y adultos.
- d) Área sifonal: características de la hendidura sifonal, reborde columelar, dientes terminales del labio externo. Variación entre juveniles y adultos.
- e) Posición y desarrollo del umbo: Variación entre juveniles y adultos.
- f) Tamaño y forma del opérculo. Variación entre juveniles y adultos.
- g) Relación de crecimiento de los distintos ejes. Variación entre juveniles y adultos.

Respecto a este último punto, adelantado por Schwabe y constatable por cualquiera que haya estudiado poblaciones diferentes, los valores de regresión o sus pendientes varían en cada caso; sin embargo, tal variación no será caótica si se comparan muestras igualmente representativas. El peligro de tales cálculos es que si no son muestras comparables y si no se reconocen ritmos de crecimientos diferentes entre juveniles y adultos, las pendientes calculadas serán necesariamente diferentes. A pesar de ello, en el caso de la relación ancho-largo de la concha, la variación parece ser poco significativa, al menos en las poblaciones del litoral centro chileno (Lozada *et al.*, 1976; Acuña

y Stuardo, este Simposio). Por el contrario, este no es el caso de la relación largo-altura máxima de la concha, ya que en esta última medida, se constata una dispersión que es el resultado natural de una variación morfológica considerable.

h) Tamaño, número de vueltas y escultura de la protoconcha (vuelta nuclear).

La importancia de este carácter para precisar no sólo duración del período larvario pelágico, sino para establecer diferencias entre poblaciones se discute en otras contribuciones a este simposio.

La rádula

La importancia de este órgano puede no tener en la actualidad el valor sugerido en la obra monumental de Troschel y Thiele (1856 - 1893) para subdividir a los Prosobranchios, pero es indudable su utilidad taxonómica, sobre todo a nivel supra-específico. Tal es la opinión de E. Vokes (1964) al afirmar que, de todos los criterios utilizados para la diferenciación de subfamilias de Muricacea la rádula es el más consistente, lo que ha determinado que sus características sean incorporadas tanto en el diagnóstico de las subfamilias como en el de los géneros y de las especies (Wu 1965a).

Es conocido que los gastrópodos exhiben una diversidad muy grande en los tipos y formas de alimentación, variando desde tipos generalizados y posiblemente primitivos a otros muy especializados. Por ello, la rádula aún considerándose un órgano de alimentación primitivo, presenta una gran plasticidad adaptativa de forma y función y no puede dejar de considerarse, filogenéticamente, como un elemento taxonómico importante. El conocimiento detallado de esta estructura, combinado al de otros caracteres de forma y función del aparato digestivo y de la etología de la alimentación permitirán, en último término, valorar su importancia taxonómica definitiva en los distintos taxa. Mientras tal estudio no se complete, es interesante precisar, tanto las características de la rádula de *Concholepas* como sus relaciones posibles con los distintos tipos de rádula de los géneros considerados afines.

La rádula de *Concholepas* fue descrita y figurada originalmente por Troschel (op. cit. 2, lám. 13, fig. 9) y descrita por Cooke (1919 : 100) de la siguiente manera: . . . " es del tipo *Thais* normal; cúspide central larga y bastante estrecha; cúspides laterales grandes, casi tan largas como la central, con un dentículo fuerte, algo romo, en su parte inferior interna; exteriormente, con 4 a 5 dentículos bastante pequeños, dos de los cuales trepan; botón (knob) fuerte pero prominente; base simple, recta. La rádula es muy larga; he contado 200 + filas nacientes" (Cooke op. cit., traducción).

La descripción posterior de Thiele (1931 : 298) es sólo una diagnosis abreviada de las anteriores.

Como ha sido brevemente comentado por Cernohorsky (1969 : 294) para la rádula de "Thaidinae", es aparente que hay cierto grado de variación intraespecífica pero, desgraciadamente, esta variación no puede evaluarse en un rango definido ni aún para una especie dada debido, por ejemplo, a la imprecisión taxonómica de los subgrupos específicos incluidos dentro de "especies" con una amplia distribución geográfica, al desconocimiento de los hábitos alimenticios, a veces a la falta de seguridad sobre la posición de los dientes descritos o su grado de desgaste o el tamaño de los ejemplares estudiados. Estudios como los de Arakawa (1962, 1964 y 1965) y Wu (1965a) han significado un progreso considerable en los dos últimos aspectos. En consecuencia, no siempre es posible precisar sin mayores estudios, si las diferencias encontradas por distintos autores para una supuesta misma especie (e.g. compare *Mancinella tuberosa sensu* Cooke, 1919, como *Thais pica*, con Cernohorsky 1969) representan rangos de variación específica o, son producto de un grado de especiación aún no precisado. La transferencia de una especie dada a un género diferente, o aún a un género nuevo, sin discutir características radulares, complica aún más el cuadro actual.

En el caso de *Concholepas* es posible que la variación constatada por algunos autores sea explicable por algunos de estos problemas. Así, Lozada *et al.* (1976 : 22, fig. 1a) encontraron diferencias que pueden reducirse a dos tipos básicos:

- a) Uno, correspondiente a la descripción original de Cooke (op. cit.), con serraciones (o denticulos) en el borde externo de las cúspides laterales, incluye a las formas de Chile central y norte y a la de las islas Juan Fernández.
- b) El otro, sin estas serraciones y de base más estrecha, corresponde a la forma de Pumalín, en el sur de Chile.

Si estos caracteres son permanentes, la disimilitud entre estos dos tipos sugiere una diferenciación, como mínimo, de tipo específico.

Estos mismos autores compararon, además, el tamaño de los dientes raquidianos en ejemplares de distintas localidades; sus mediciones se comparan en la tabla 6 con las de muestras estudiadas por mí de Montemar y Juan Fernández. De estas mediciones, Lozada *et al.* (op. cit.) concluyeron que los ejemplares de la isla Robinson Crusoe tenían dientes raquidianos proporcionalmente mucho más pequeños que los del continente, pero mis observaciones no confirman esta diferencia, al menos en los ejemplares examinados.

En efecto, al comparar ejemplares del mismo volumen o longitud de las partes blandas no se constataron diferencias apreciables en el tamaño del diente raquidiano, pero sí en los dientes laterales que son decididamente más pequeños en los

ejemplares de la isla Robinson Crusoe (Juan Fernández). Es posible que algunas diferencias existan en el tamaño del diente raquidiano porque como se ha mencionado anteriormente, el alargamiento del eje ántero-posterior en *C. concholepas fernandezianus* hace que, con la misma longitud de la concha, los ejemplares de *C. concholepas concholepas* tengan una masa corporal proporcionalmente mayor; sin embargo, tal diferencia no es claramente apreciable en la tabla 6. Algunas diferencias constatadas en los ejemplares examinados de las dos especies (fig. 6) como es el menor tamaño de las cúspides laterales y del denticulo interno de las mismas en *C. concholepas fernandezianus*, aparentemente constantes, deberán ser examinadas en relación a la variación de la rádula sugerida por las observaciones de Lozada *et al.* (op. cit.).

Se ha mencionado que, de acuerdo a Cooke (op. cit.), la rádula de *Concholepas* sería "del tipo *Thais* normal . . ."; tal aseveración parece conflictiva en la actualidad. En primer lugar, el concepto de género *Thais*, o de algunos subgrupos incluidos en este género, ha variado desde la época de la importante contribución de Cooke. Luego, también algunas de las especies consideradas por ese autor en *Thais* han sido transferidas a otros géneros, o se han incluido como sinónimos de otras. Sin embargo, su apreciación de que la subdivisión de *Thais* en subgrupos, por caracteres de la concha, no está demostrada por una diferenciación similar en la rádula, es aún en gran medida válida.

Los géneros entre los que se agrupa a *Concholepas* son:

Thais, *Mancinella*, *Acanthina* (= *Monoceros*), *Cymia*, *Purpura*, *Lepsiella*, *Lepsithais*, *Agnewia*, *Neothais*, *Haustrum*, *Pinaxia*, *Urosalpinx* y *Nucella* (Tabla 5).

Por sus características generales, *Neothais* es considerado por Thiele (1931) como un subgénero (Sección) de *Nucella*. En acuerdo con este mismo autor, *Lepsiella* y *Lepsithais* no pueden ser más que subgéneros de *Haustrum*, y *Agnewia* un subgénero de *Thais*. Además, los siguientes otros taxa son incluidos tradicionalmente como subgéneros de *Thais*: *Thaisella*, *Tribulus*, *Vasula* y *Stramonita*. *Mancinella* ha sido considerado también un subgénero, pero sus caracteres de la concha y rádula justifican su diferenciación genérica, como se discute más adelante. *Urosalpinx*, afín a *Nucella* es, con propiedad, considerado por Vokes (1964) cercano a *Tritonalia* y a otros géneros diferentes de los anteriores, ya mencionados.

A este conjunto de géneros y a otros de la superfamilia Muricacea se le asignan distintos rangos supragenéricos por diversos autores. Por ejemplo, Ponder (1973) considera que, sin mayor evidencia, no se justificaría ninguna división de los Muricidae a nivel de subfamilias.

Otros autores como Cernohorsky (1967 y 1969) y Abbott (1974) reconocen a 5 o más subfamilias entre las que incluye a Thaidinae, denominada también Purpurinae. Sin embargo, una mayoría siguiendo a Cossman (1903) y basándose principalmente en diferencias de la concha, separa en la actualidad a la familia Thaididae, de Muricidae (E. Vokes, 1964; Keen, 1958, 1971; Radwin y D'Attilio 1971, 1976; Powell, 1967; Golikov y Skarobogatov, 1975; MacLean 1978), aceptando subdividirla en las subfamilias Thaidinae s.s., Drupinae y Rapaninae. Unos pocos "splitters" (Radwin y D'Attilio, 1971, 1976) han llegado a separar a los Rapaninae en una familia Rapanidae.

Para entender las afinidades radulares de *Concholepas* respecto de otros generos de "Thaididae" y sus posible modificaciones adaptativas en relación a las subfamilias reconocidas, se ha ilustrado su rádula conjuntamente con la de otros géneros en la figura 6.

Del análisis llevado a cabo por algunos de los autores ya mencionados, pueden resumirse las siguientes conclusiones.

Las características radulares de los Muricidae ancestrales no pueden aún determinarse. No es posible precisar si la reducción en el número de dientes radulares y de sus cúspides en los Muricidae, como en los Neogastropoda, es una tendencia general, como lo considera Ponder (1973) o si, como parece serlo, es propia sólo de algunas líneas filéticas. No puede olvidarse que la cuestión de la reducción del número de dientes por hilera transversal es debatible aún a nivel de los prosobranquios ya que, como lo plantea Hyman (1967), la rádula de *Neopilina* no apoya esta suposición. Este problema no podrá resolverse mientras no se establezcan conclusiones más válidas que aquellas que insinúan, pero no demuestran, que las tendencias adaptativas radulares simplifican el número de las estructuras que la componen; posiblemente, una evolución oportunista utilizará tanto la simplificación como un aumento de la complejidad estructural radular y no sólo una u otra de estas tendencias. Tal podría ser el caso en Drupinae, Thaidinae y otras agrupaciones supragenéricas aún no definidas taxonómicamente, en las que la complejidad estructural puede interpretarse como acentuándose a partir de modelos más simples.

En relación a las características conocidas de Muricidae y "Thaididae" según autores, se han expresado las siguientes opiniones:

Cooke (1919), quien fuera uno de los primeros en estudiar a esta familia, mantuvo que *Haustrum* y *Purpura* serían decididamente más primitivos que otros géneros de Thaididae, pero muy separados uno de otro y sin corresponder necesariamente a los ancestros de esta familia. Se trataría de sobrevivientes de grupos que tuvieron alguna vez

una mayor distribución. Desgraciadamente, este autor no fundamentó su concepto de primitividad que parece corresponder al criterio de mayor complejidad inicial anteriormente aludido; pero, como se muestra en la figura 6 la derivación de *Purpura* a partir de *Thais*, parece obvia.

Considera además que los géneros *Concholepas*, *Chorus*, *Agnewia*, *Drupa*, *Rapana* y *Neorapana* están muy relacionados con *Thais* mostrando divergencias que no tendrían un carácter fundamental (?). *Acanthina* no estaría muy alejado de ellos, mientras que *Nucella*, con una rama que es *Cronia* estaría bastante separada de *Thais* y sus congéneres. *Morula* correspondería a un grupo de marcada individualidad y *Cymia* parecería unir a *Morula* con *Thais*, con características de ambos. *Nassa* (= *Iopas*) y *Vexilla*, por sus rádulas tan peculiares, no permitieron a Cooke aproximarlas a ningún grupo. Casi todas sus inferencias son cuestionadas por estudios posteriores.

Según Arakawa (1965 : 164), la rádula de *Drupa* tiene un plan muy similar a la de *Thais*, *Morula* y *Cymia*; *Cronia* sería un eslabón entre *Thais* y *Morula*, más afín con el último y su género *Tenguella* sería intermediario entre los grupos *Drupa*-*Morulina* y *Cronia*-*Morula*. De *Rapana* opina que no puede considerarse cercano a *Purpura* o *Thais*, como lo hicieran autores previos, y que *Thais*, *Mancinella* y *Purpura* no son congénéricos.

Las observaciones de Wu (1965) concuerdan con las de Arakawa (op. cit.), excepto en que *Tenguella*, es para el primero sólo un sinónimo de *Morula*. Considera, además, a este último genero, como intermedio entre un grupo formado por *Chicoreus* (Muricidae), *Morulina* y *Cronia* y el grupo de *Thais*-*Thaisella*-*Purpura*-*Drupa*. *Drupella* con sus dientes laterales serrados, representa para este autor una adaptación alimentaria interesante y, en su opinión, *Nassa* no mostraría similitudes con ningún otro miembro de la familia. Considera finalmente a la estructura radular de *Drupina* diferente a la de *Drupa*, aunque la estructura de la concha en ambos es similar.

Finalmente, Cernohorsky (1969) considera que la rádula del grupo *Thais*-*Mancinella*-*Thalessa* pasa por estadios graduales desde el diente raquidiano simple tricúspide de *Mancinella*, al tipo elaborado de *Thais* y *Thalessa*. En su opinión, *Drupa*, *Drupella*, *Drupina* y *Morula* tienen concha y rádula lo suficientemente modificadas como para merecer rango genérico.

Su afirmación que no habría una separación clara entre *Urosalpinx* y *Muricopsis* de Muricidae, y *Morula*-*Cronia* de Thaidinae, y que los caracteres son transicionales y bastante nebulosos, no se justifica; sin embargo, esta observación puede aplicarse a la separación de Thaididae de Muricidae en base a caracteres radulares.

La figura 6 resume los puntos de vista ya expresados, incluyendo los del autor. Las flechas indican ya sean gradación de complejidad estructural o separación clara, sugiriendo afinidad pero no necesariamente derivación. Se objetiva así, en primer término, la validez genérica de los tipos raquidianos representados y las afinidades de la mayoría de los géneros considerados tradicionalmente en Thaidinae y Drupinae; pero, se demuestra también que los dientes radulares de algunos géneros son estructuralmente tan diferentes que, o debieran incluirse dentro de otras subfamilias de Muricidae *sensu lato*, o bien, agruparse en nuevas subfamilias. Este es principalmente el caso de los géneros *Vexilla* y *Drupella* que, tanto por sus dientes laterales como por los raquidianos, se diferencia de todos los otros incluidos dentro de la familia Thaididae y de los Muricacea en general. En menor grado, es también el caso de *Nucella* y *Acanthina*, que presentan más relaciones con los Tritonaliinae (u Ocenebrinae) que con Thaidinae, y de *Haustrum* que aunque posiblemente derivado de Thaidinae, presenta características de algunas Thophoninae.

En segundo término, esta figura sugiere que desde el punto de vista estrictamente radular, la separación de una familia Thaididae de otra Muricidae no tiene mayor validez; y que, en consecuencia, la rádula de Thaidinae y Drupinae presenta una caracterización y variabilidad genérica no diferente a la encontrada en otras subfamilias. Si se asigna un valor exagerado a estas diferencias Rapaninae podría considerarse como una familia distinta de Thaidinae + Drupinae, como ha sido interpretado por Radwin y D'Attilio, pero en tal caso Typhinae, Aspellinae y otras subfamilias deberían también elevarse de rango. Se concluye pues, que mientras no se haga un estudio más detallado de la rádula en un mayor número de especies, del valor adaptativo de esta estructura en función de distintas formas de alimentación y de las relaciones morfológicas demostradas por las partes blandas, la separación de una familia Thaididae es todavía una interpretación muy subjetiva. Es mejor, de acuerdo con Cernohorsky (op. cit.), considerar a Muricinae y Thaidinae como categorías taxonómicas con rango de subfamilia.

Mayor importancia tiene, sin embargo, el precisar algunas tendencias de forma (y función) presentadas por los dientes de "Thaididae".

Adaptaciones radulares y otras características morfológicas generales.

Desde el punto de vista de la estructura radular pueden reconocerse dos grupos de tendencias importantes: uno correspondiente a los dientes laterales y otro al diente raquidiano; ambos parecen ser relativamente independientes.

La forma de los dientes laterales reconoce tres

subtendencias bien características. Una, la más extendida, corresponde a la forma básica unicuspidal lisa, típica de la mayoría de los Murícidos, formada por un lateral corto de base ancha con mayor o menor acentuación de la forma falcada y de su longitud o grosor, diferencias aún no precisables a nivel genérico o específico.

La segunda tendencia corresponde a un lateral alargado, proporcionalmente de mayor tamaño, aserrado en el borde interno de sus partes distal y media, y de ápice recto. Este lateral es típico del género *Vexilla*.

La tercera tendencia corresponde a un lateral con un alargamiento muy acentuado, base estrecha, lisa o finamente aserrada en su borde interno y con la cúspide terminada en gancho. Esta forma es típica de las especies de *Drupella*. Como se sugiere en la figura 6, *Drupella* podría estar relacionado con los laterales alargados pero proporcionalmente más pequeños de *Drupina*, sin embargo, no parece haber casos de transición conocidos. La forma del diente raquidiano, en este último género, también sugiere una relación parecida.

Cernohorsky (1969 : 303) junto con hacer notar la total diferencia de la rádula de *Drupella* a cualquier otro género de Murícido, considera una posible relación con *Vexilla*.

Estas tres tendencias podrían corresponder a líneas filéticas diferentes.

La diferenciación de los dientes raquidianos ha sido mucho mayor en los distintos géneros de "Thaididae", y corresponde por lo menos a tres tendencias principales, a partir de un ancestro que parece más adecuado imaginar tricúspide. Este, habría dado origen además, a las subfamilias de "Muricidae" en las que también hay dientes tricúspides.

En la primera tendencia, correspondiente al género *Vexilla*, la cúspide central es muy larga y ancha, sus bordes son lisos o serrados y hay un pequeñísimo denticulo (cúspide lateral ?) a cada lado de su base con desarrollo variable; la base del diente es angosta.

La segunda tendencia corresponde a los dientes raquídeos de la subfamilia Rapaninae, con tres cúspides relativamente anchas y gruesas de casi la misma longitud o las laterales más cortas; bordes lisos o con un pequeño denticulo en el borde interno de las cúspides laterales. Sin cúspides marginales.

Hay un tercer conjunto de formas de dientes raquídeos que, aunque claramente relacionadas, representan varias subtendencias a partir de un tipo básico tricúspide. En ellas se combinan: a) la aparición de un denticulo de posición variable (superior, media o inferior), en los bordes internos de las cúspides laterales; b) la presencia de dos cúspides marginales constituyendo un diente pentacúspide;

c) la presencia de un denticulo interno entre la cúspide central y las laterales; d) la presencia de pocos a numerosos denticulos marginales en forma de sierra (finos) o peineta (gruesos); e) la multiplicación y desarrollo de numerosas cúspides, laterales a la cúspide central, que se fusionan con las laterales; f) el acortamiento y engrosamiento de las cúspides central y laterales, aunados a un ensanchamiento de la base y, g) la mayor o menor fusión de las cúspides laterales con la central, aunada a un angostamiento de la base con alargamiento del diente.

Las tendencias al ensanchamiento de la base o al alargamiento del diente observadas en varios géneros, no son homologables ya que hay ensanchamiento de la base tanto con aumento de cúspides y denticulos (*Drupina*), como con reducción de ellas (*Cronia*). De manera similar, dientes angostos se dan en diversos géneros como resultado obvio de convergencia, pues se constatan diferencias acentuadas por otros elementos radulares. Sin embargo, dentro de la diversidad encontrada en este tercer grupo de dientes raquídeos se destacan dos géneros que incluyen tipos más simples:

- 1) Uno es el género *Mancinella* con una gradación de formas y características que, aun cuando corresponden a formas actuales, sugieren probables vías de transición y tendencias originales desde formas simples a las más complejas, como las observadas entre *Mancinella* y *Concholepas* y entre *Mancinella* y *Thais*.
- 2) El otro grupo corresponde al género *Thais*, en donde una gradación de formas entre *Thais* y *Purpura* (*Thaidinae*) y *Thais* (*Thaidinae*), *Drupa* y *Drupina* (*Drupinae*) aparece también clara. Por el contrario, no es obvia la gradación de formas con otros géneros o subgéneros de *Drupinae*, como los correspondientes a especies de *Cymia* o *Morula*. En el hecho como se indica en la figura 6, hay especies asignadas a *Cymia* y *Morula* con características radulares de *Drupa*. Si bien las relaciones de formas de estos géneros de *Drupinae* con otros géneros, especialmente *Thaidinae*, no son claras, las relaciones radulares de *Morula* con *Cronia* y aparentemente con *Nassa*, son obvias y sugieren una coherencia taxonómica parcial dentro de esta subfamilia.

La figura 6 demuestra también que las relaciones de otros géneros tales como *Haustrum*, *Nucella*, *Acanthina*, *Vexilla* y *Drupella* a los "Thaididae" son oscuras.

Si la diversidad morfológica implica una diversidad funcional, ¿hay en el tipo de alimento o en los mecanismos de alimentación, elementos de juicio que aclaren o refuercen algunas de las relaciones propuestas y, en último término, la validez de las categorías taxonómicas aquí discutidas?

Aparentemente, la información sobre tipos de alimentación es escasa y, escaso también el número de especies y grupos en que se ha estudiado, lo que se discutirá con algunas de las ideas anteriores en otro trabajo ahora en preparación. Sobre mecanismos, se ha escrito bastante en relación a algunas especies de *Nucella*, *Urosalpinx*, *Ocenebra* y *Thais* del hemisferio norte; en especial, en mecanismos de perforación de conchas (Carriker y Williams, 1978 y trabajos anteriores; Purchon, 1968 y otros). Al respecto, la presencia de un "órgano accesorio perforante" ("ABO") sugerido como una característica morfológica para todos los Murícidos (Ponder, 1973) plantea la incógnita de si tal órgano está efectivamente presente en todas las especies y subfamilias o, sólo en aquellas especies que perforan. Decididamente hay especies en Muricidae (incluyendo "Thaididae") que no perforan conchas (o que no se han observado haciéndolo, como el caso de *Concholepas*) y en las que estudios anatómicos no han demostrado la presencia del "órgano accesorio perforante". Es decir, podría no ser un carácter morfológico-funcional generalizable a todas las especies de Muricidae (+ "Thaididae"), aunque quizás pudiera estar presente en juveniles o en estados larvales terminales (post-larva), pero esto tampoco ha sido estudiado.

Un problema similar ocurre con la presencia de las "glándulas salivales accesorias" otro de los caracteres morfológicos generalizado a todos los Murícidos. Es más, Ponder (1973) ha planteado que tales glándulas mostrarían un agrandamiento progresivo y una separación, de las glándulas salivales normales, desde los Muricidae y Trophoninae a Thaidinae, Ocenebrinae y Rapaninae. Ni Haller (1888) ni Maldonado (1965) mencionan o describen estas glándulas en *Concholepas* y, aparentemente, no se hallarían presentes en este género, lo que reforzaría la opinión de Fretter y Graham (1962) de que ocurren sólo en la mayoría pero no en todos los Muricea. No se ha precisado tampoco si su secreción tiene efectos tóxicos sobre la presa, si contribuye a la digestión externa o es una fuente suplementaria de lubricación para la rádula en el proceso de perforación.

Otros caracteres morfológicos

El detalle de la anatomía de *Concholepas* ha sido descrito en parte por Haller (op. cit.), Maldonado et al (op.cit.) y fue motivo de un trabajo presentado a este simposio. Sin embargo, las posibilidades de perfeccionar la taxonomía utilizando diferencias morfológicas de las partes blandas, están limitadas debido al escaso número de trabajos que detallan la anatomía de algunas especies, resultado obvio de las dificultades y laboriosidad de tales estudios. Sin un gran número de especies estudiadas anatómicamente,

las generalizaciones no sólo se reducen considerablemente a aquellas estructuras que son más fácilmente observables, sino que, a menudo, corren el peligro de incluir excepciones, como en el caso del órgano accesorio perforante y las glándulas salivales accesorias ya discutidas, que las invalidan en especies, géneros u otras categorías taxonómicas.

De acuerdo con Ponder (1973), las siguientes serían otras generalidades anatómicas que caracterizan a los Muricidae (+ "Thaididae") aparte de las ya discutidas:

- 1) Secreción hipobronquial púrpura.
- 2) Glándula de Leiblein de gran tamaño.
- 3) Un ciego amplio en el estómago.
- 4) Glándula anal.
- 5) Glándula de la próstata grande y cerrada.
- 6) Curso de la torción indicado en la válvula de Leiblin por un surco estrecho.
- 7) Lamelas primarias y secundarias del órgano renal no separadas.
- 8) Pie (pequeño) con un órgano perforador accesorio en su superficie ventral anterior.

sorio en su superficie ventral anterior.

Si bien estas estructuras o su desarrollo son características para todo el grupo de Muricidos, deberán presentar modificaciones que, posiblemente, además de su valor filogenético les otorguen valor taxonómico. Ya se ha discutido la posibilidad de que algunos de estos caracteres puedan haberse perdido, no llegaron a desarrollarse o se alteren funcionalmente en diversos grupos, especialmente en sistemas de órganos modificables por procesos adaptativos, de ahí la necesidad de realizar estudios comparativos entre diversas especies y categorías supraespecíficas. Un caso concreto ha sido sugerido por Wu (1965b) quien estudiando especies de los géneros *Drupa* y *Morula*, ha concluido que la estructura del estómago, más compleja en estos géneros que en *Nucella*, indicaría que la de este último corresponde a un tipo más primitivo. Falta pues mucha información para precisar relaciones taxonómicas y filogenéticas en grupos que, por su diversidad, no pueden ser evaluados por patrones malaco-taxonómicos tradicionales.

VI. *CONCHOLEPAS CONCHOLEPAS FERNANDEZIANUS SUBSP. NOV.*

(Lám. 2, figs. 9 a 16; lám. 3, figs. 18 y 24; rádula en fig. 6)

Descripción

Concha similar a la de *Concholepas concholepas* de las costas occidentales sudamericanas, pero fácilmente diferenciable por: una forma más oval y alargada y generalmente más aplastada; impresión derecha del músculo de la concha generalmente más delgada y más cercana al borde de la concha; canal sifonal generalmente más estrecho.

Pie más delgado. Dientes laterales de la rádula proporcionalmente más pequeños que en *C. concholepas*.

Localidad tipo

Isla Robinson Crusoe (ex Más a Tierra), Archi-

piélago de Juan Fernández, Chile.

Material tipo

El holotipo, colectado en la isla Robinson Crusoe por R. Desqueyroux se halla depositado en el Museo Nacional de Historia Natural y mide 114,1 mm x 71,6 mm x 38,3 mm (Lám. 2, figs. 13, 14). Los paratipos colectados por la Cooperativa de Pescadores en el mes de noviembre de 1977 están depositados en las colecciones del Departamento de Oceanología de la Universidad de Chile. Las medidas de los paratipos (en mm), se abrevian en el cuadro siguiente:

	Largo	Ancho	Alto
1	108,5	72,4	48,2 (Lám. 2, figs. 11, 12)
2	114,3	81,4	50,8
3	110,2	75,0	51,4
4	111,0	74,8	52,6
5	115,0	83,8	44,4
6	117,8	81,8	56,4
7	114,0	79,0	52,4
8	110,6	79,6	47,2
9	77,0	52,8	37,0
10	79,2	63,2	28,1
11	88,6	61,8	39,6 (Lám. 2, figs. 15, 16)
12	82,0	58,0	32,6
13	83,4	56,4	33,2
14	81,5	56,3	35,0
15	79,8	55,4	33,0
16	65,0	47,2	24,6

En la serie estudiada se ha incluido una concha de 134,5 mm de alto, 97,7 mm de diámetro y 71,3 mm de alto (Lám. 2, figs. 9, 10) de las colecciones del Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, con localidad de las islas Juan Fernández y que representaría por ello el ejemplar de mayor tamaño conocido del archipiélago. Sin embargo, por la falta de partes blandas y dudas menores, no se considera paratipo.

La proposición de esta subespecie significa que las poblaciones del litoral continental deben considerarse como la subespecie típica *Concholepas concholepas*. La posibilidad de una mayor complejidad taxonómica en estas últimas debe ser estudiada prioritariamente.

AGRADECIMIENTOS

Me es muy grato expresar mis sinceros agradecimientos a las colegas Eliana Lozada y María Teresa López, quienes me facilitaron la información estadística de las muestras en que basaron su estudio y materiales de información varios; a la Sra. Cecilia Osorio por una referencia importante; a la Sra. María Codoceo del Museo Nacional de Historia Natural por facilitarme algunas muestras para estudio; al distinguido geólogo Sr. Vladimir Cova-cevich por el préstamo de los ejemplares fósiles fotografiados y, muy especialmente, a Nora Aguirre por su ayuda en fotografía y dibujos, y a la Cooperativa de Pescadores Archipiélago Juan Fernández Ltda., por la gentil recolección y transporte del material en que se basa mi proposición de una nueva subespecie.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

(No se incluyen las referencias sinónimas)

- ABBOTT, R.T. 1974. American seashells. The marine Mollusca of the Atlantic and Pacific coast of North America. (2a. edic.) Van Nostrand Reinhold Co., 663 p., 6405 figs., 24 láms.
- ACUÑA, E. y J. STUARDO. 1979. Una estimación de clases anuales y crecimiento relativo en dos poblaciones de *Concholepas concholepas* (Bruguère, 1789). Biología Pesquera, Santiago (este Simposio).
- ADAMS, H. y A. ADAMS. 1853-1858. The genera of Recent Mollusca, arranged according to their organization. London, 2 vols. (I : 40 + 484, 1853 - 1854).
- ARAKAWA, K.Y. 1962. A study on the radulae of the Japanese Muricidae (1). The genera *purpura*, *Thais* and *Mancinella*. Venus 22 (1): 70-78, láms. 5, 6.
- 1964 Ibid. (2). The genera *Vexilla*, *Nassa*, *Rapana*, *Murex*, *Chicoreus* and *Homalocantha*. Venus 22 (4) : 355 - 364, lám. 21, 2 figs. de texto.
- 1965 Ibid. (3). The genera *Drupa*, *Drupina*, *Drupella*, *Cronia*, *Morula*, *Morulina*, *Phrygiomurex*, *Cymia* and *Tenguella* gen. nov. Venus 24 (2) : 113 - 126, láms. 13, 14.
- BEU, A.G. 1970. Taxonomic position of *Lippisteds pehuensis* Mayrwick, with a review of the species of *Concholepas* (Gastropoda, Muricidae). Journal of the Malacological Society of Australia 2 (1) : 39 - 46, lám. 4.

- BLAINVILLE, H.M. 1832. Disposition méthodique des espèces récentes et fossiles des genres Pourpre, Ricinule, Licorne et Concholepas de M. de Lamarck, et descriptions des espèces nouvelles ou peu connues. . . Nouvelles annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris 1 : 189 - 263, láms. 9 - 12.
- CARCELLES, A.R. 1954. Observaciones sobre los géneros *Nucella*, *Chorus* y *Concholepas*. Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales (Argentina), Ciencias Zoológicas 2 (16) : 255 - 275.
- CARRIKER, M.R. 1976. The crucial role of systematics in assessing pollution effects on the biological utilization of estuaries. En: Estuarine pollution control and assessment: 484 - 506. Proceedings of conference, 1 y 2. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- CARRIKER, M.R. y L.G. WILLIAMS. 1978. The chemical mechanism of shell dissolution by predatory boring gastropods: a review and a hypothesis. Malacologia 17 (1) : 143 - 156, 1 fig., 1 tabla.
- CERNOHORSKY, W.O. 1967. The Muricidae of Fiji (Mollusca: Gastropoda). Pt. 1 Subfamilies Muricidae and Tritonaliinae. Veliger 10 (2) : 111 - 132, 11 figs., láms. 14 y 15.
- 1969 Ibid. Pt. 2. Subfamily Thaidinae. Veliger 11 (4) : 293 - 315, 21 figs., láms. 47 - 49, 1 mapa.
- COOKE, A.H. 1918. On the radula of the genus *Acanthina* G. Fischer. Proceedings of the Malacological Society of London 13 : 6 - 11. figs. 1 - 7.
- 1919 The radula in *Thais*, *Drupa*, *Morula*, *Concholepas*, *Cronia*, *Iopa* and the allied genera. Ibid., 13 : 90 - 110, 38 figs.
- COSSMAN, M. 1903. Essais de Paléoconchologie Comparée. 5, Paris, 215 p., 9 láms.
- CHENU, J.C. 1859. Manuel de Conchyliologie. Paris, 1 : 7 + 508 p., 3707 figs.
- DELL, R.K. 1971. The marine mollusca of the Royal Society Expedition to southern Chile, 1958 - 59 Records of the Dominion Museum 7 (17) : 155 - 233, 5 láms.
- DILLWYN, L.W. 1817. A descriptive catalogue of Recent shells, arranged according to the Linnean method. . . London, 2 : 581 - 1092.
- D'ORBIGNY (Véase ORBIGNY)
- FISCHER, P. 1880-87. Manuel de Conchyliologie. . . Paris, 24 + 1369 p., 23 láms. y 1138 figs. de texto.
- FRETTER, V. y A. GRAHAM 1962. British Prosobranch Molluscs. Their functional anatomy and ecology. London, 755 p., 317 figs., tablas.
- GMELIN, J.F. 1791. Caroli a Linné Systema naturae. . . Ed. 13. Lipsiae, 1, Pt. 6, Vermes: 3021 - 3910.
- GOLIKOV, A.N. y Y.I. STAROBOGATOV 1975. Systematics of Prosobranch Gastropods. Malacologia 15 (1) : 185 - 232, 6 figs.
- HALLER, B. 1888. Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumsegelung durch die Königl. italienische Korvette "Vettor Pisani". Morphologisches Jahrbuch, Leipzig 14 : 54 - 169, láms. 3 - 8.
- HANLEY, S.C.T. 1956. En: W. Wood, Index Testaceologicus, an illustrated catalogue of British and foreign shells. . . London, 20 + 196 p., 38 láms.; suppl.: 197 - 234, láms. 1 - 8.
- HERM, D. 1969. Marines Pliozän und Pleistozän in Nord- und Mittel-Chile unter besonderer Berücksichtigung der Entwicklung der Mollusken-Faunen. Zitteliana, München 2 : 159, 49 figs., 18 láms., tablas.
- HOFFSTETTER, R., H. FUENZALIDA y G. CECIONI 1957. Lexique Stratigraphique International. Amérique Latine. Fasc. 7. Chile - Chili, 444 p., 1 mapa.
- HUPE, L.H. 1854. Fauna chilena. Moluscos. En: Historia física y política de Chile. 8, Zool.: 1 - 500. C. Gay (ed.).
- HYMAN, L.H. 1967. Mollusca I. The invertebrates, 6. Mc. Graw-Hill, 792 p., 249 figs.
- KEEN, A.M. 1971. Sea shells of tropical west America. Marine molluscs from Baja California to Peru (2a. edic.) Stanford Univ. Press., 1064 p., figs., 22 láms., mapas.
- 1958 Ibid., 11 + 624, figs.
- KIENER, L.C. 1836. Spécies général et iconographie des coquilles vivantes. . . Paris, 8, Genre Pourpre: 151 - 46 láms.
- KIENER, L.C. y P. FISCHER. 1834 - 1870. Ibid., Paris vol. 1 - 11, livr. 1 - 165.
- KOBELT, W. 1877 - 1879. Catalogue der Lebenden Mollusken.
- KUSTER, H.C. 1858. En: 1837 - 1920. Systematisches Conchylien Cabinet. (N.H.) 3 (1). Die Gattungen *Buccinum*, *Purpura*, *Concholepas* und *Monoceros*: 229, 35 láms. H.C. Küster, W. Kobelt y H.C. Wein-kauff (eds.). Nürnberg.
- KURODA, T.; T. HABA y K. OYAMA 1971. The sea shells of Sagami Bay (con algunas descripciones por el Príncipe Masahito). Maruzen Co., Tokyo, 740 p. (japónés) 489 p. (inglés). 121 láms. + índices.
- LEE, W.L. 1978. Resources in Invertebrate Systematics. American Zoologist, 18 : 167 - 187.
- LAMBIOTTE, M. 1975. Le genre *Concholepas* J.B. Lamarck, 1801. Informations de la Société belge de Malacologie. Sér. 4, N° 2 : 37 - 46, figs.
- LESSON, R.P. 1830. Voyage autour du monde . . . sur la Corvette de Sa Majesté "La Coquille", pendant les années 1822 - 1825. . . par L.J. Duperrey. Paris, Zool., 2, pt. 1: 1 - 471; atlas, 157 láms.
- 1832 - 35. Illustrations de zoologie, ou recueil de figures d'animaux. Paris, láms. 1 - 15 (1832), 16 - 33 (1833), 34 - 42 (1834), 43 - 60 (1835).
- LOZADA, E.; M.T. LOPEZ y R. DESQUEYROUX. 1976. Aspectos ecológicos de poblaciones chilenas de *Loco Concholepas concholepas* (Bruguière, 1789) (Mollusca, Gastropoda, Muricidae). Biología Pesquera, Chile 8 : 5 - 29, 21 figs., tablas.
- MABILLE, J. 1886. Etude monographique du genre *Concholepas*. Annales de Malacologie 2 : 261 - 282, lám. 5.
- 1891 En: A.T. DE ROCHEBRUNE y J. MABILLE. Mission Scientifique du Cap Horn. 1882 - 1883, 6, Zool., Pte. 2, Mollusques: H. 3 - H. 129, láms. 1 - 8.
- MALDONADO, R. y H. KARLSRUHER 1965. Estudio macroscópico, microscópico e histológico de "*Concholepas concholepas*". Revista de Biología Marina, Departamento de Oceanología de la Universidad de Chile, Viña del Mar 12 (1 - 3): 121 - 127, 17 figs.
- MARINCOVICH, L., Jr. 1973. Intertidal mollusks of Iquique, Chile. Natural History Museum Los Angeles County, Science Bulletin 16, 49 p., 102 figs. 1 tabla.
- MAYR, E. 1969. Principles of Systematic Zoology. Mc Graw Hill Co., 428 p., figs., tablas.
- MORICKE, W. 1896. B. Versteinerungen der Tertiärformation von Chile. En: W. Moricke y G. Steinmann. Die Tertiärbildungen des nördlichen Chile und ihre Fauna. N. JB. Min. Geol. Paläont., B, 10 : 548 - 612, láms. 1 - 13, 1 tabla.
- MC LEAN, J. 1978. Marine shells of southern California. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Serie 24 (rev. ed.): 104 p., 54 figs.
- ORBIGNY, A. D'. 1834 - 47. Voyage dans l'Amérique Méridionale. Mollusques. Paris, 5 (3), 47 + 758 p., atlas, 85 láms.
- PHILIPPI, R.A. 1860. Viaje al Desierto de Atacama, hecho de orden del Gobierno de Chile en el verano 1853 - 54. Zoología: 139 - 174, 7 láms. Halle en Sajonia.
- PONDER, W.F. 1973. The origin and evolution of the

- Neogastropoda. *Malacologia* 12 (2) : 295 - 338, 6 figs., tablas.
- POWELL, A.W.B. 1967. Shells of New Zealand, Christchurch, 203 p., 36 láms., figuras de texto.
- PURCHON, R.D. 1968. The biology of the Mollusca. Pergamon Press, 560 p., 185 figs., 21 tablas.
- RADWIN, G.E. y D'ATTILIO, A. 1971. Muricean supraspecific taxonomy based on the shell and radula. *Echo* 4 : 55 - 67.
- 1976. Murex shells of the world. Stanford Univ. Press, 296 p., 200 figs. 32 láms.
- RAMBUR, P. 1862. Diagnose d'un *Concholepa* fossile des faluns de la Touraine. *Journal de Conchyliologie*, Paris 3e. Sér., 2 (1) : 86.
- 1862 Description de coquilles fossiles des faluns de la Touraine. *Ibid.*, 2 (2) : 172 - 182, lám. 8.
- REEVE, L. 1841 - 42. *Conchologia systematica*, or complete system of conchology. London, 2 vols. (vol. 2 : 1 - 137, láms. 130 - 300, 1842).
- 1843 - 78. *Conchologia Iconica*, or illustrations of the shells of molluscous animals. London, vols. 1 - 20 (Género *Concholepa*, vol. 14, 2 láms., 1864.)
- SANCHEZ ROMERO, J., 1973. Historia marítima del Perú. El Mar gran personaje. Tomo I (2). Aspectos biológicos y pesqueros del mar peruano: 19 - 493, figs. y láms.
- SCHWABE, G.H. 1959. Biometrische Daten zur Schale von *Concholepa concholepa* (Bruguière) (Moll. Muricidae) an der chilenischen Küste und ihr ökologischer Indikatorwert. *Internationales Revue der Gesamten Hydrobiologie* 44 (3) : 449 - 462, 9 figs. 5 tablas.
- STEINMANN, G. 1896. Das Auftreten des Tertiärs in nördlichen Chile. *En: W. Möricke y G. Steinmann. Die Tertiärbildungen des nördlichen Chile und ihre Fauna. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, und Paläontologie*, B. 10: 531 - 547, 3 figs.
- TAPPARONE-CANEVARI, C. 1874. Zoologia del viaggio intorno al globo della R. Fregata Magenta durante gli anni 1865-68. *Malacologia* (Gastropodi, Acafali e Brachiopodi). *Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino*, 27: 109 - 265, 4 láms. (vol. 28?)
- THIELE, J. 1929-31. *Handbuch der Systematischen Weichtierkunde*. Jena, 1, Pte. 1: 1 - 376, 470 figs. (1929); Pte. 2 : 377 - 778, 313 figs. (1931).
- TOBELLA, G.M. 1975. Crecimiento de *Concholepa concholepa* (Bruguière, 1789) (Moll. Gast. Muricidae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 44: 185 - 189, fig. 1.
- TROSCHEL, F.H. y J. THIELE 1856 - 1893. *Das Gebiss der Schnecken*. Berlin. 2, 410 p., láms.
- TRYON, G.W. 1882 - 84. Structural and systematic conchology: an introduction to the study of the mollusca. . . Philadelphia. vols. 1 - 3 (2, 430 p., láms. 23 - 92, 1883).
- 1879 - 1913 *Manual of Conchology*. Philadelphia. Ser. 1. vols. 1 - 17 (2 Muricinae, Purpurinae, 289 p., 70 láms., 1880).
- VOKES, E.H. 1964. Supraspecific groups in the subfamilies Muricinae and Tritoninae (Gastropoda: Muricidae). *Malacologia* 2: 1 - 41, 3 láms.
- 1972 Notes on the fauna of the Chipola Formation - VII. On the occurrence of the genus *Concholepa* (Gastropoda: Thaididae), with the description of a new species. *Tulane Studies in Geologie and Paleontology*, 10: 31 - 33, 1 fig.
- WOODWARD, S.P. 1880. *Manual of the Mollusca* (4a. edic.) London, 542 p., 23 láms. 269. figs., Appendix; 86 págs.
- WU, S.K. 1965a. Studies of the radulae of Taiwan muricid gastropods. *Bulletin, Institute of Zoology, Academia Sinica*, Taipei, 4: 95 - 105.
- 1965b. Comparative functional studies of the digestive system of the muricid gastropods *Drupa ricina* and *Morula granulata*. *Malacologia* 3 (2) : 211 - 233, 5 láms.
- 1968 On some radulae of the muricid Gastropods. *Venus* 27 (3) : 89 - 94, lám. 4.