



DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA E BIOTECNOLOGIE

“CHARLES DARWIN”

UNIVERSITÀ DI ROMA “LA SAPIENZA”

CORSO DI DOTTORATO IN BIOLOGIA ANIMALE

XXIII CICLO

(2007 – 2010)

Andrea Barco

TESI DI DOTTORATO DI RICERCA

I MURICIDAE (MOLLUSCA, NEOGASTROPODA):

**FILOGENESI MOLECOLARE,
EVOLUZIONE MORFOLOGICA ED
ECOLOGIA TROFICA**

PhD Dissertation

THE MURICIDAE (MOLLUSCA, NEOGASTROPODA):

***MOLECULAR PHYLOGENY,
MORPHOLOGICAL EVOLUTION AND
TROPIC ECOLOGY***

Roma, 2010

SOMMARIO

RIASSUNTO	5
ABSTRACT	7
1 INTRODUZIONE	11
1.1 FILOGENESI E CLASSIFICAZIONE DEI MURICIDAE	12
1.1.1 CRONOLOGIA DELLA CLASSIFICAZIONE TRADIZIONALE	12
1.1.2 RECENTI IPOTESI FILOGENETICHE	13
1.2 LA DIVERSIFICAZIONE DEI NEOGASTEROPODI E L'ORIGINE DEI MURICIDAE	19
1.3 LA RADULA DEI MURICIDI E IL SUO ROLO NELLA PREDAZIONE	23
1.3.1 LA MORFOLOGIA RADULARE	23
1.3.2 LA STRATEGIA TROFICA	27
1.4 OBIETTIVI	30
2 MATERIALI E METODI	31
2.1 RACCOLTA E GESTIONE DEL CAMPIONE	31
2.2 ESTRAZIONE E AMPLIFICAZIONE DEL DNA	33
2.3 ESTRAZIONE E PREPARAZIONE DELLE RADULE	34
2.4 ANALISI DEI DATI	35
2.4.1 RAPPRESENTATIVITÀ FILOGENETICA DEL CAMPIONE	35
2.4.2 ANALISI DELLE SEQUENZE	36
2.4.3 ANALISI FILOGENETICHE DEL <i>DATASET</i> MOLECOLARE	38
2.4.4 DATAZIONE DEI CLADI CON UN OROLOGIO MOLECOLARE	39
2.4.5 ANALISI FILOGENETICHE DEL <i>DATASET</i> MORFOLOGICO	40
2.4.6 ANALISI COMPARATIVA DELLE STRATEGIE TROFICHE	40
3 RISULTATI	49
3.1 RAPPRESENTATIVITÀ FILOGENETICA DEL CAMPIONE	49
3.2 ANALISI DEL <i>DATASET</i> MOLECOLARE	50
3.2.1 ANALISI DELLE SEQUENZE	50
3.2.2 ANALISI DEI SINGOLI GENI	50
3.2.3 SCELTA DELLO SCHEMA DI PARTIZIONE E RISULTATI DELL'ANALISI BAYESIANA	51
3.2.4 STIMA DELLE DATAZIONI DEI CLADI	54
3.3 MORFOLOGIA RADULARE	56
3.3.1 DESCRIZIONE DELLA MORFOLOGIA RADULARE	56
3.3.2 ANALISI CLADISTICA DEI CARATTERI MORFOLOGICI	65
3.3.3 ANALISI COMPARATIVA DELLE STRATEGIE TROFICHE	67

4 DISCUSSIONE	69
4.1 FILOGENESI DEI MURICIDAE	69
4.1.1 LA CLASSIFICAZIONE DI CORALLIOPHILINAE, RAPANINAE ED ERGALATAXINAE	69
4.1.2 FILOGENESI DELLE SOTTOFAMIGLIE	70
4.2 RECORD FOSSILE E RADIAZIONE DEI MURICIDI	76
4.2.1 FILOGENESI DEI MURICIDAE E CONGRUENZE RISPETTO AL RECORD FOSSILE	76
4.3 MORFOLOGIA RADULARE	79
4.3.1 CARATTERISTICHE RADULARI DELLE SOTTOFAMIGLIE	79
4.3.2 UTILITÀ TASSONOMICA DELLA RADULA	85
4.3.3 PATTERN DI EVOLUZIONE RADULARE	86
4.3.4 ECOLOGIA TROFICA E ANALISI COMPARATIVA	89
CONCLUSIONI E PROSPETTIVE	95
BIBLIOGRAFIA	97
APPENDICI	113
RINGRAZIAMENTI	148

Riassunto

I muricidi sono un gruppo di gasteropodi predatori composto da più di 1600 specie conosciute, sono tra i principali componenti delle comunità bentoniche e rivestono importanti interessi commerciali in alcune regioni del mondo.

La loro origine risale al periodo di grande diversificazione noto come “Rivoluzione Marina del Mesozoico”, nel quale i predatori di questa famiglia cominciarono a diffondersi grazie alla spinta evolutiva fornita dall'efficienza della loro strategia trofica. Le linee filetiche appartenenti a questa radiazione sono suddivise in dieci sottofamiglie, identificate tradizionalmente dalla morfologia cochigliare e, soprattutto, da quella radulare. La radula, infatti, potrebbe aver rivestito il ruolo di novità evolutiva nell'emergenza delle varie linee filetiche, grazie al suo diretto coinvolgimento nella predazione.

La grande diversificazione morfologica ed ecologica permette di utilizzare questi gasteropodi come modello di studio per l'evoluzione degli adattamenti trofici, ma le conoscenze a disposizione, soprattutto a livello filogenetico, sono ancora insufficienti per consentire la formulazione d'ipotesi robuste.

Lo scopo di questo studio è gettare le basi per la definizione di un'ipotesi evolutiva per i muricidi. Per questo motivo è stata costruita una filogenesi molecolare, ed è stata utilizzata come riferimento per analizzare le morfologie radulari, le diverse ecologie trofiche e gli eventi che potrebbero averne promosso la diversificazione.

Utilizzando un *dataset* rappresentativo, è stata costruita la prima filogenesi molecolare contenente tutte le sottofamiglie di muricidi, con la quale è stata definita una base per il rinnovamento della classificazione. La filogenesi ha confermato la monofilia delle sottofamiglie Coralliophilinae, Ergalataxinae, Rapaninae, Typhinae e Hausrinae, in accordo con la classificazione tradizionale. La polifilia delle Trophoninae è stata suggerita in studi precedenti, e i dati molecolari hanno evidenziato l'esistenza di due linee filetiche indipendenti in questa sottofamiglia. Le Ocenebrinae sono monofiletiche solamente con l'esclusione del genere *Vitularia*. A differenza della classificazione tradizionale, le Muricinae e Muricopsinae, le sottofamiglie più rappresentative, non sono monofiletiche.

Un'analisi preliminare, condotta calibrando un orologio molecolare, ha fornito delle datazioni parzialmente discordanti rispetto all'apparizione delle sottofamiglie nel record fossile. In alcune linee filetiche (principalmente nelle Coralliophilinae) l'elevato tasso di mutazione può aver determinato una incorretta stima dell'origine del clade.

Nell'analisi morfologica sono state esaminate, descritte e confrontate con la filogenesi molecolare le radule di specie appartenenti a nove delle dieci sottofamiglie. Questo esame ha messo in evidenza molti caratteri trascurati nelle classificazioni tradizionali. Dalla descrizione sono stati ricavati 20 caratteri morfologici utilizzati in due analisi cladistiche, le quali hanno messo in evidenza la presenza di un segnale filogenetico. Nonostante sia stata frequentemente messa in discussione, la morfologia radulare mostra un buon livello di utilità filogenetica se associata ad altri caratteri (ad esempio anatomici).

Utilizzando un metodo comparativo, la filogenesi molecolare è stata confrontata con le strategie trofiche conosciute in alcune sottofamiglie, in modo da formulare un'ipotesi sulla loro evoluzione. I muricidi sono caratterizzati da una grande diversificazione delle tecniche predatorie, dalla capacità di modificare strategia secondo le condizioni ecologiche e dalla variabilità nella scelta delle prede. Questa diversità, probabilmente assente nell'ipotetico antenato comune, compare indipendente nelle linee filetiche della famiglia.

Abstract

The family Muricidae is a group of predatory gastropods including more than 1600 species, which makes this family one of the major components of benthic communities. It also has economic interest in some part of the world.

The origin of muricids dates back to the 'Mesozoic Marine Revolution', a time of major faunal diversification when these predators started to radiate under the evolutionary advantage given by their efficient trophic strategy. The lineages originating from this radiation are divided in ten subfamilies, traditionally identified by shell morphology and especially by radular characters. Due to its major role in predation, muricid radula might have been the evolutionary novelty promoting the origin of the lineages.

Due to their large morphological and ecological diversification, these gastropods are a good model to study the evolution of trophic adaptation. The main goal of this study is to prepare the basis for an evolutionary hypothesis for the muricids. A molecular phylogeny has been obtained to define this framework, and has been used to analyse radular morphologies, trophic ecology, and purported causes of their diversification.

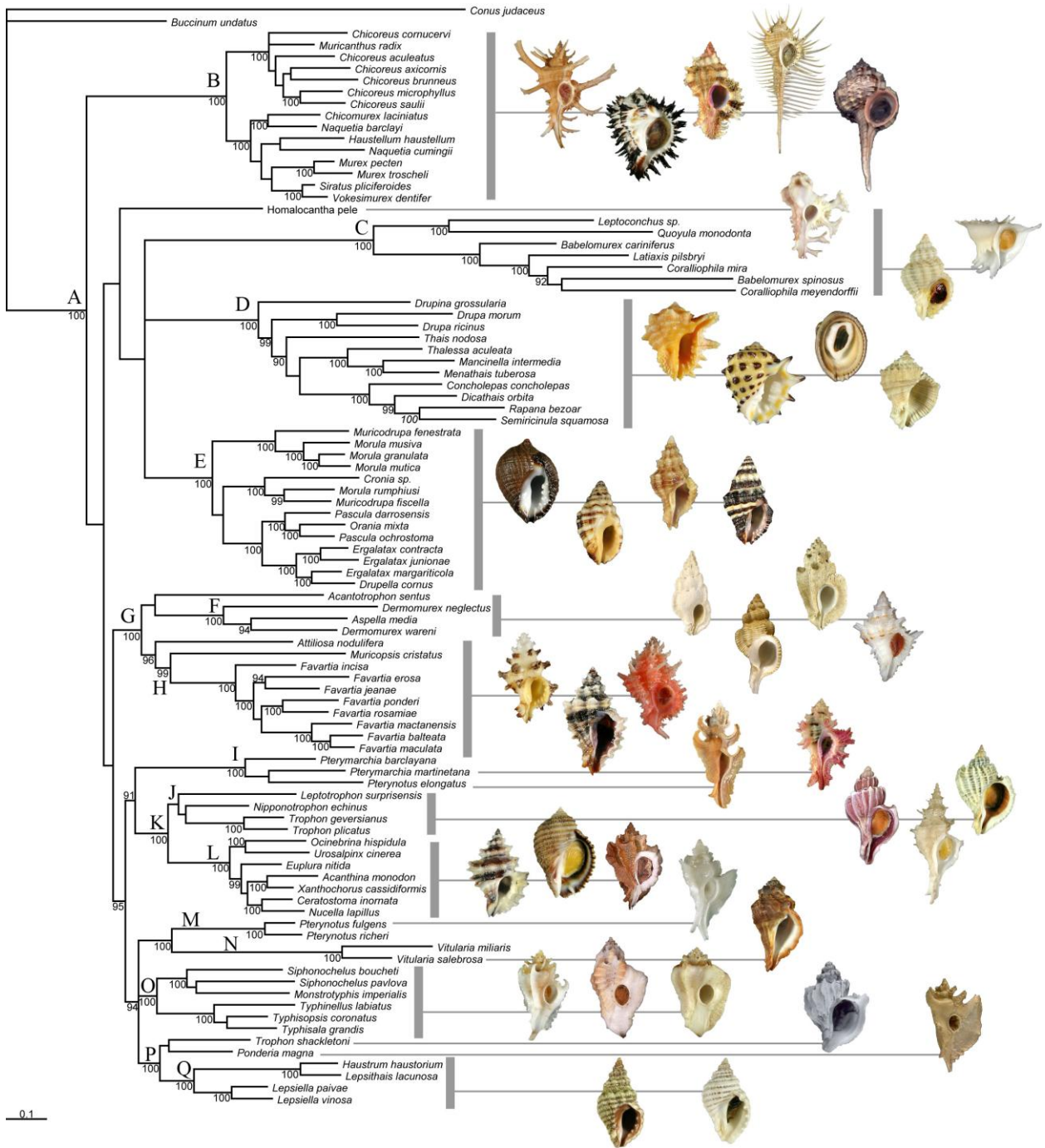
The molecular phylogeny has been obtained by a representative dataset of all the subfamilies, and proposed as a base to renew their classification. This phylogeny supports the monophyly of Coralliophilinae, Ergalataxinae, Rapaninae, Typhinae and Haustrinae in agreement with the traditional classification. Trophoninae are polyphyletic, as proposed in previous studies, and include at least two independent lineages, while Ocenebrinae are monophyletic with the exclusion of the genus *Vitularia*. Respect to the traditional classification, Muricinae and Muricopsinae, the most representative subfamilies, are not monophyletic.

A preliminary molecular clock analysis estimated clade datations partially incongruent respect to the appearance in the fossil record. Some lineages (especially Coralliophilinae) are characterized by a high mutation rate which could be the cause of such incongruence.

In the morphological analysis were examined, described and compared with the molecular phylogeny the radulae of species from nine of the ten subfamilies. This part evidenced many characters overlooked in previous descriptions. 20 morphological characters were extracted and used in two cladistic analyses. These preliminary studies evidenced the presence of a phylogenetic signal in radular morphology, supporting the taxonomic importance of this structure for muricids.

Molecular phylogeny has been compared with known trophic strategies of several lineages using a comparative method. Muricids show a wide diversification in predatory techniques, ability

to switch strategies depending on ecological conditions, and variability in prey selection. This diversity, likely absent in the hypothetical common ancestor, appeared independently in the lineages.



Filogenesi molecolare dei Muricidae (Mollusca, Neogastropoda) e diversità morfologica della conchiglia.
Molecular phylogeny of the Muricidae (Mollusca, Neogastropoda) and morphological diversity of shells.

1 Introduzione

I molluschi sono il phylum a cui appartiene il maggior numero di specie nell'ambiente marino (Bouchet, 2006), la cui classe più rappresentativa è quella dei Gastropoda. I neogasteropodi sono l'ordine più diversificato, composto da oltre 10.000 specie viventi quasi esclusivamente carnivore, ecologicamente importanti in molte comunità e dotati di un complesso repertorio di comportamenti e strategie alimentari (Taylor et al., 1980; Shimek e Kohn, 1981).

I muricidi sono tra i neogasteropodi più conosciuti e diffusi. Le specie di questa famiglia sono apprezzate da molti collezionisti per l'ampia diversità della forma e della scultura delle conchiglie. Nell'antichità questi animali erano utilizzati da Fenici, Greci e Romani per ottenere la porpora, un pigmento ricavato dal secreto della ghiandola ipobranchiale, utilizzato dall'animale per la difesa propria e delle capsule ovigere (Westley et al., 2006).

I muricidi ammontano a più di 1600 specie (Appeltans et al., 2010), presenti a quasi tutte le profondità e latitudini. Questi gasteropodi rivestono un ruolo molto importante nella composizione delle comunità bentoniche marine, principalmente per la loro attività predatoria (Menge, 1974; Morton, 1999, 2004; Peharda e Morton, 2006; Harding et al., 2007; Ponder, 1998). Sono comunemente descritti come consumatori generalisti (Taylor et al., 1980), ma alcuni sono particolarmente specializzati verso alcune prede, come l'intera sottofamiglia delle Coralliophilinae (predatrice di cnidari antozoi), la specie *Vexilla vexillum* (Rapaninae, ectoparassita di echinodermi), e alcuni generi dalla complessa ecologia trofica come le specie ectoparassite del genere *Vitularia* (ectoparassite di bivalvi, Herbert et al., 2009; Simone et al., 2009) e la specie *Genkaimurex* (Matsukuma, 1977). Alcune specie sono economicamente importanti perché predatrici di bivalvi d'interesse commerciale, come i generi *Ocinebrina* e *Urosalpinx*, (Buhle e Ruesnick, 2009), o perché consumate come alimento in diverse regioni del mondo, come alcune specie dei generi *Murex*, *Concholepas*, *Chorus*, *Hexaplex*, *Bolinus* e *Chicoreus*.

Nonostante l'ampia varietà d'interessi nei confronti di questi gasteropodi, la loro biologia evolutiva è poco conosciuta. Gli schemi filogenetici proposti fino ad ora, sui quali potrebbe essere formulata un'ipotesi evolutiva, non hanno preso in considerazione tutte le possibili linee filetiche, e hanno spesso utilizzato caratteri insufficienti o inadatti. A questo si aggiungono la rarità di alcuni gruppi, la mancanza di dati sulla biologia riproduttiva, l'ontogenesi e l'ecologia.

Per introdurre questo studio, saranno illustrate la classificazione tradizionale dei muricidi e la sua storia, le conoscenze riguardo l'origine e le evidenze fossili della famiglia, la morfologia radulare e il suo ruolo come strumento tassonomico, e infine le diverse strategie trofiche.

1.1 Filogenesi e classificazione dei Muricidae

I Muricidi furono inclusi nei Neogastropoda da Thiele (1929). In base all'analisi della morfologia dell'apparato digerente (Ponder, 1973), i neogasteropodi furono divisi in Conoidea (=Toxoglossa), Cancellarioidea (=Nematoglossa) e Muricoidea (=Rachiglossa). La più recente classificazione (Bouchet e Rocroi, 2005) accoglie le modifiche suggerite dalle successive ricerche (Kantor, 1996; Harasewych et al., 1997; Riedel, 2000) e divide i Rachiglossa nelle superfamiglie dei Buccinoidea, Muricoidea, Olivoidea e Pseudolivoidea, portando il loro numero a sei.

La classificazione dei muricidi è basata tradizionalmente sulle caratteristiche conchiliari e radulari, ed è stata per lungo tempo in discussione per quanto riguarda il rango tassonomico da assegnare ai diversi gruppi. Dei gruppi attualmente inclusi nei muricidi, secondo alcuni autori, dovrebbero essere separati e classificati come famiglia separata nei Muricoidea. Le incertezze sono dovute principalmente dall'interpretazione personale della variabilità nei caratteri morfologici, come evidenziato dalla storia della classificazione.

1.1.1 Cronologia della classificazione tradizionale

Cossmann (1903, 1906) divise i Muricoidea in tre famiglie per la forma della conchiglia (Muricidae, Purpuridae e Coralliophilidae; Tabella 1), e riconobbe cinque sottofamiglie di Muricidae dalla morfologia dell'opercolo (Muricinae, nucleo apicale; Ocenebrinae, nucleo laterale; Trophoninae, nucleo sub-laterale; Typhinae, nucleo apicale e conchiglia con tubo anale; Rapaninae, opercolo simile ai Purpuridae ma conchiglia di tipo muricide).

In seguito, Thiele (1929) propose di dividere i Muricoidea in Magilidae (=Coralliophilidae) e Muricinae, queste ultime con le sole sottofamiglie Muricinae e Purpurinae distinte dalle caratteristiche dell'opercolo e dalla presenza o assenza di una ghiandola faringea tubiforme. In accordo con Thiele, Wenz (1941) divise le specie fossili e viventi in Magilidae e Muricidae, organizzando però questi ultimi in quattro sottofamiglie esclusivamente sulla base di caratteristiche dell'opercolo.

Nel 1971 furono introdotte due nuove sottofamiglie, le Ergalataxinae e le Aspellinae. Le prime includono generi precedentemente classificati nelle Thaididae (o Thaidinae), e caratterizzati da differenze nella morfologia della conchiglia, della radula e delle capsule ovigere (Kuroda et al., 1971). Le seconde, definite da differenze conchigliari e radulari, raggruppano alcuni generi in precedenza classificati nelle muricine (Keen, 1971a).

La classificazione morfologica proposta da Keen (1971b) per i Muricoidea fossili e viventi, includeva solo le due famiglie Muricidae e Thaididae, divise rispettivamente in cinque e tre sottofamiglie.

Radwin e D'Attilio (1971) considerarono la radula come la struttura tassonomicamente più importante per definire le sottofamiglie e i generi, e proposero una classificazione composta da quattro famiglie all'interno dei Muricoidea (Muricidae, Thaididae, Rapanidae e Coralliophilidae), e da sei sottofamiglie di Muricidae (Muricinae, Ocenebrinae, Trophoninae, Typhinae, Muricopsinae, Drupinae). Le Aspellinae furono considerate da questi autori come un raggruppamento eterogeneo di specie appartenenti a sottofamiglie diverse, e le Ergalataxinae furono sinonimizzate con le Muricinae (Radwin e D'Attilio, 1976). Ponder e Warén (1988) divisero le specie di Muricidae viventi in sole tre sottofamiglie (Muricinae, Thaidinae e Coralliophilinae), e inclusero le due sottofamiglie fossili Moreinae e Sarganinae (ora non più classificate nei Muricidae, G. S. Herbert, com. pers.). Le due sottofamiglie Typhinae e Tripterotyphinae furono classificate da D'Attilio e Hertz (1988) nelle Typhidae, una famiglia a parte all'interno dei Muricoidea.

Nella classificazione dei muricidi proposta da Vokes (1996) furono incluse otto sottofamiglie, mentre in quella proposta da Ponder e Bouchet (in Bouchet e Rocroi, 2005) queste furono portate a dieci con l'inclusione di Coralliophilinae e Haustrinae.

1.1.2 Recenti ipotesi filogenetiche

La superfamiglia dei Muricoidea (*sensu* Thiele, 1929) è sempre stata considerata monofiletica. Le varie caratteristiche morfologiche che distinguono questo gruppo includono una coppia di ghiandole salivari accessorie, una secrezione ipobranchiale di color porpora, una ghiandola anale, un organo perforante accessorio (ABO) e una radula di tipo rachiglosso (Ponder, 1973). Le coralliofiline sono state spesso considerate una famiglia distinta (Thiele, 1929; Ponder, 1973; Kantor, 1995, 1996); infatti, probabilmente a causa della loro ecologia trofica, hanno perso l'apparato radulare, l'ABO e le ghiandole salivari accessorie.

I primi alberi filogenetici sono stati proposti da Vokes (1971), che, analizzando il record fossile delle Muricinae e delle Ocenebrinae, divise queste due sottofamiglie in tre linee evolutive alle quali non assegnò alcun nome. Secondo la classificazione che fu utilizzata le Muricinae risultarono composte da taxa polifiletici.

Tabella 1. Schema delle più importanti classificazioni dei Muricidae

Table 1. Summary of influential classifications of the Muricidae

Autore	Famiglie	Sottofamiglie
Cossmann (1903)	Muricidae Rafinesque, 1815	Muricinae Ocenebrinae Cossmann, 1903 Trophoninae Cossmann, 1903 Typhinae Cossmann, 1903 Rapaninae Gray, 1853
	Purpuridae Broderip, 1839 Coralliophilidae Chenu, 1859	
Thiele (1929)	Muricidae	Muricinae Purpurinae Broderip, 1839
	Magilidae Thiele, 1925	
Wenz (1941)	Muricidae	Muricinae Rapaninae Drupinae Wenz, 1941
	Magilidae	
Keen (1971a)	Muricidae	Muricinae Aspellinae Keen, 1971b Ocenebrinae Trophoninae Typhinae
	Thaididae Jousseume, 1888	Thaidinae Rapaninae Drupinae
	Coralliophilidae	
Radwin and D'Attilio (1971)	Muricidae	Muricinae Drupinae Muricopsinae Radwin and D'Attilio, 1971 Ocenebrinae Trophoninae Typhinae
	Rapanidae Thaididae Coralliophilidae	
Ponder and Warén (1988)	Muricidae	Muricinae Thaidinae Coralliophilinae
Vokes (1996)	Muricidae	Muricinae Muricopsinae Ocenebrinae Trophoninae Typhinae Tripterotyphinae Ergalataxinae Kuroda, Habe and Oyama, 1971 Rapaninae
	Coralliophilidae	
Bouchet and Rocroi (2005)	Muricidae	Muricinae Muricopsinae Ocenebrinae Trophoninae Typhinae Tripterotyphinae D'Attilio and Hertz, 1988 Ergalataxinae Rapaninae Haustrinae Tan, 2003 Coralliophilinae

La prima analisi filogenetica formale fu proposta da Harasewych (1984, Figura 1A), il quale utilizzò caratteristiche morfologiche del cefalopodio, della radula, del complesso palleale, del sistema alimentare e riproduttivo di quattro specie. La filogenesi ottenuta in questo studio supportava l'ipotesi di due famiglie distinte all'interno dei Muricoidea (Thaididae e Muricidae), mentre i caratteri della radula e della conchiglia non erano congruenti con la monofilia delle Trophoninae. Harasewych concluse che questi caratteri erano troppo omoplastici per essere filogeneticamente utili.

La monofilia delle Trophoninae fu messa in dubbio da Pastorino (2002a), che descrivendo l'anatomia generale del genere *Trophon* osservò delle differenze tra specie argentine e antartiche. Queste differenze supportavano la polifilia del genere e dell'intera sottofamiglia.

Nell'analisi filogenetica delle cosiddette Thaidinae (o Thaididae), Kool (1993a) raccolse l'opinione di Harasewych (1984), ed escluse esplicitamente i caratteri della conchiglia perché considerati inclini a fenomeni di convergenza. L'analisi rese evidente la polifilia del taxon, il quale risultò composto da specie riconducibili alle sottofamiglie Rapaninae, Ocenebrinae ed Ergalataxinae (Figura 1B). Le differenze morfologiche rilevate da Kool per queste sottofamiglie, inoltre, non furono considerate sufficienti per giustificare l'elevazione delle Rapaninae a famiglia.

Vermeij e Carlson (2000) non condivisero l'esclusione a priori della morfologia conchiliare, e sostennero che in teoria tutti i caratteri sono soggetti a convergenza. Per questo motivo analizzarono nuovamente i dati di Kool (1993a), espandendo il dataset con altre specie e includendo alcuni caratteri morfologici della conchiglia. Quest'analisi non contraddisse in modo particolare le ipotesi di Kool (1993a), supportando la monofilia di Rapaninae e Ocenebrinae (sebbene queste ultime appaiano polifiletiche secondo la concezione attuale, Figura 1C) e la sinonimia di Rapaninae ed Ergalataxinae.

Tan (2003) analizzò l'anatomia di alcune specie di Thaidinae endemiche dell'Australia meridionale e della Nuova Zelanda, e in base ad un'analisi cladistica assegnò alcune di queste alla nuova sottofamiglia delle Haustrinae (Figura 1D).

La più recente classificazione, proposta da Bouchet e Rocroi (2005), è basata in gran parte sull'organizzazione tradizionale, definita principalmente dalle caratteristiche radulari. È stato tuttavia dimostrato che la variabilità intraspecifica della radula può essere fuorviante per le analisi filogenetiche. Fujioka (1985) e Herbert et al. (2007) descrissero i cambiamenti ontogenetici della radula in alcune specie di muricidi. Le differenze radulari intraspecifiche tra vari stadi di sviluppo apparvero comparabili a quelle osservate tra specie di sottofamiglie diverse. Questo pose diverse questioni l'utilizzo della radula come strumento classificatorio nei muricidi.

Nonostante le incongruenze tra la classificazione basata sui caratteri conchigliari e quella basata sulla morfologia radulare, pochi tentativi sono stati fatti per confrontare questi schemi tradizionali con topologie ottenute tramite metodi molecolari. I pochi lavori disponibili riguardano specifici sottogruppi, mentre la famiglia nel suo intero non è mai stata considerata.

Marko e Vermeij (1999) utilizzarono le sequenze di 12S rRNA e citocromo ossidasi I (COI) per ricavare le relazioni filogenetiche di alcune Ocenebrinae del Pacifico orientale (Figura 2A). Le relazioni tra Coralliophilinae e gli altri gruppi di muricidi sono state analizzate utilizzando sequenze di 12S rRNA e ITS2 (Oliverio e Mariottini, 2001, Figura 2B; Oliverio et al., 2002, Figura 2C), e in seguito, con un maggior numero di taxa, sono state esplorate le relazioni tra i generi (Oliverio et al., 2009; Figura 2D). Claremont e collaboratori (2008) utilizzarono sequenze del 28S e del 16S rRNA per verificare le filogenesi cladistiche delle Rapaninae e delle Ergalataxinae, ottenendo un robusto supporto per la monofilia di entrambe le sottofamiglie (Figura 2E). Il contributo più recente di Barco e collaboratori (2010) ha messo in discussione la monofilia delle Muricinae, delle Muricopsinae, delle Trophoninae e delle Ocenebrinae, e rivalutato la sottofamiglia delle Aspellinae.

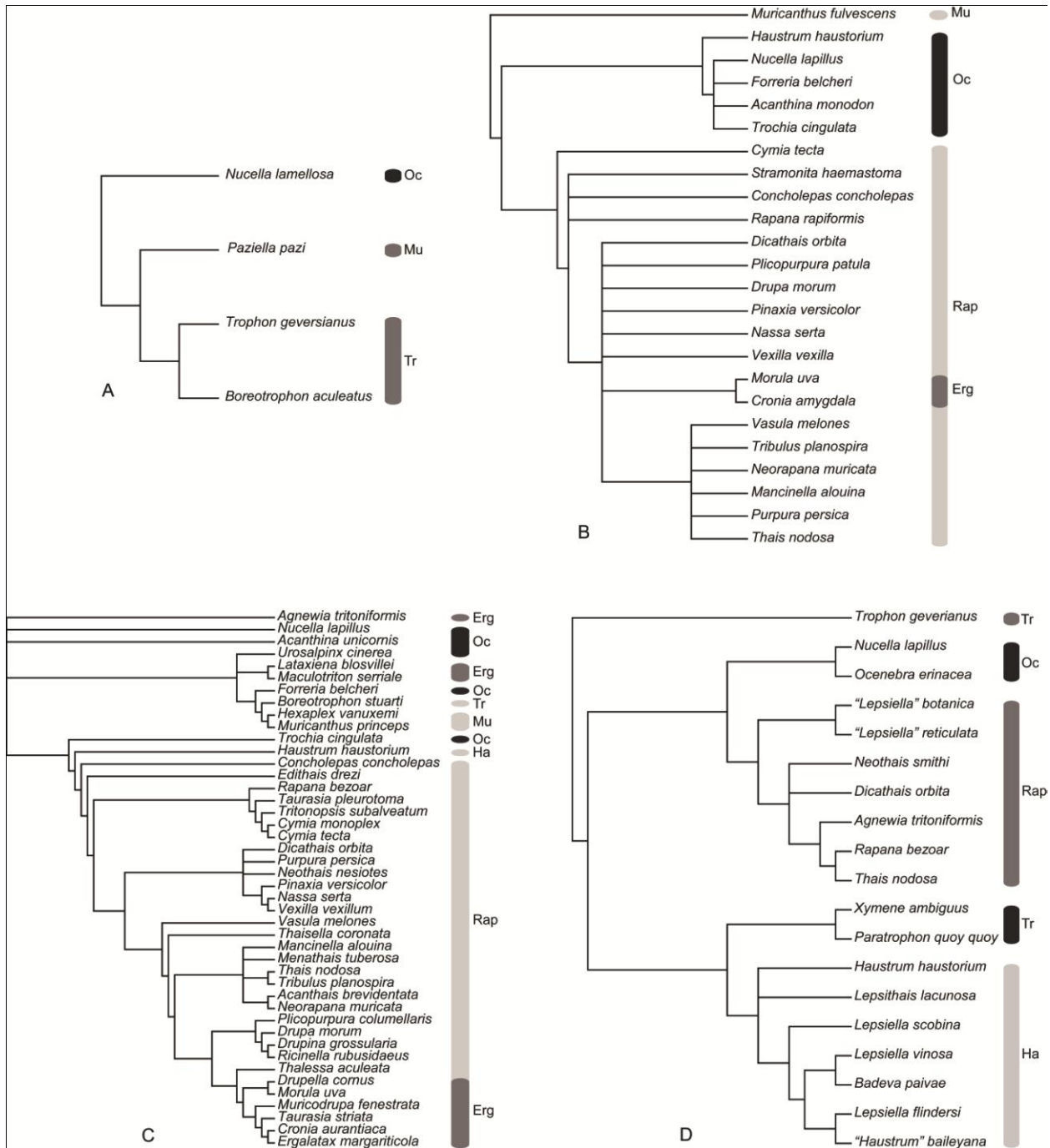


Figura 1. Precedenti ipotesi filogenetiche sulla famiglia dei Muricidae. Topologie ridisegnate da: A, Harasewych (1984); B, Kool (1993a); C, Vermeij e Carlson (2000); D, Tan (2003). Abbreviazioni: Oc: Ocenebrinae; Tr: Trophoninae; Mu: Muricinae; Rap: Rapaninae; Ha: Haustrinae. Le sottofamiglie sono state assegnate secondo la classificazione recente.

Figure 1. Previous phylogenetic hypothesis for the family Muricidae. Topologies redrawn after: A, Harasewych (1984); B, Kool (1993); C, Vermeij and Carlson (2000); D, Tan (2003). Abbreviations: Oc: Ocenebrinae; Tr: Trophoninae; Mu: Muricinae; Rap: Rapaninae; Ha: Haustrinae. Subfamilies were assigned following the recent classification.

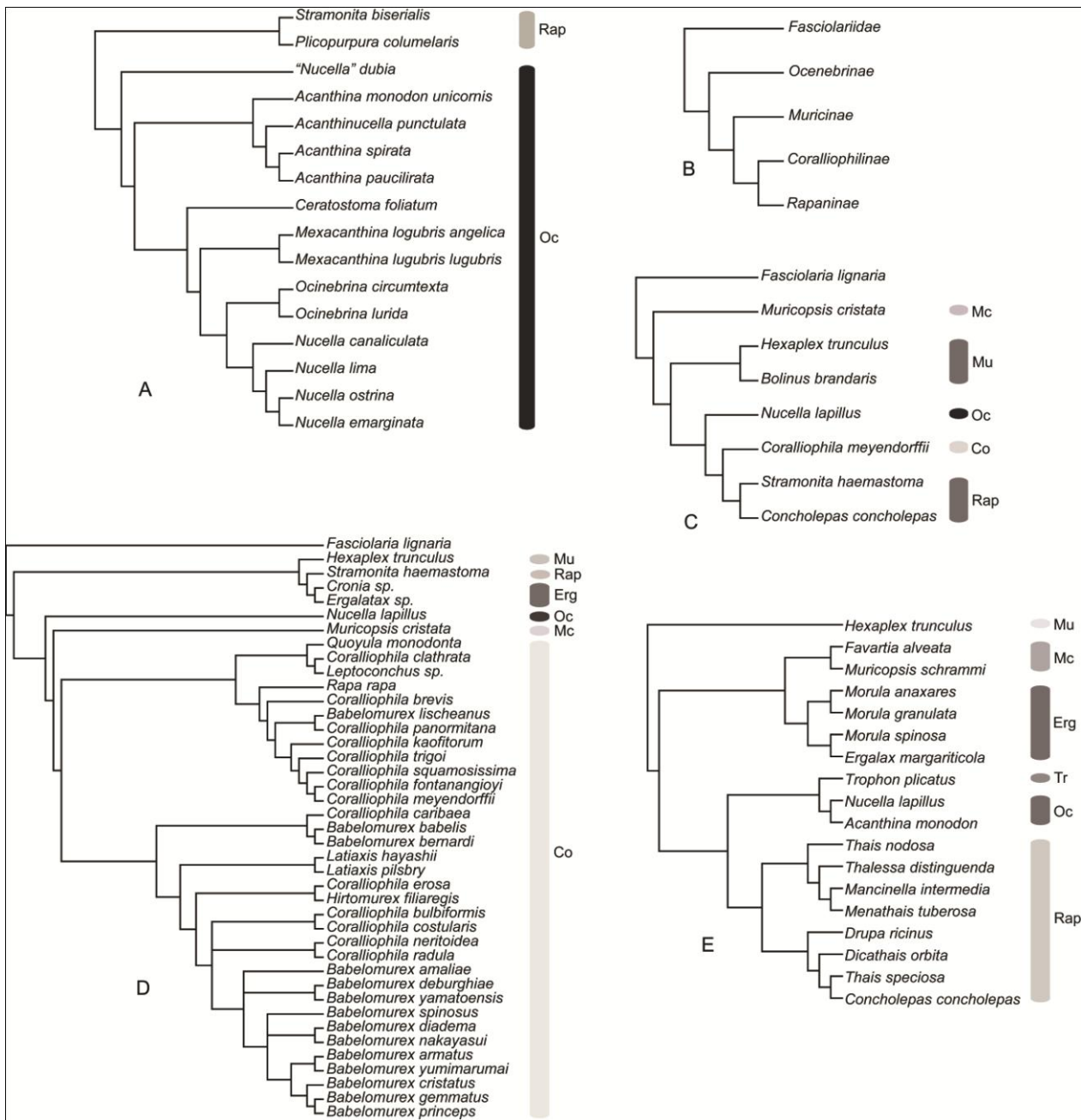


Figura 2. Topologie ottenute dall'analisi di dati molecolari di alcune sottofamiglie di Muricidae, topologie ridisegnate da: A, Marko e Vermeij (1999); B, Oliverio e Mariottini (2001); C, Oliverio et al. (2002); D, Oliverio et al. (2009); E, Claremont et al. (2008). Abbreviazioni: Oc: Ocenebrinae; Tr: Trophoninae; Mu: Muricinae; Rap: Rapaninae; Co: Coralliophilinae; Mc: Muricopsinae. Le sottofamiglie sono state assegnate secondo la classificazione recente.

Figure 2. Topologies obtained from molecular data analysis of some muricid subfamilies, topologies redrawn after: A, Marko and Vermeij (1999); B, Oliverio and Mariottini (2001); C, Oliverio et al. (2002); D, Oliverio et al. (2009); E, Claremont et al. (2008). Abbreviations: Oc: Ocenebrinae; Tr: Trophoninae; Mu: Muricinae; Rap: Rapaninae; Co: Coralliophilinae; Mc: Muricopsinae. Subfamilies were assigned following the recent classification.

1.2 La diversificazione dei neogasteropodi e l'origine dei Muricidae

La comparsa dei neogasteropodi è stata individuata in Europa verso la fine del Cretaceo inferiore (Taylor et al., 1983; Tracey et al., 1993), e la loro diversità, in base alla documentazione fossile, aumentò nettamente nel corso del Cretaceo superiore. Questo fenomeno è stato osservato anche in altri cenogasteropodi carnivori marini (Taylor et al., 1980). L'aumento d'importanza di questi invertebrati è stato inquadrato all'interno di una riorganizzazione generale delle comunità bentoniche detta "rivoluzione marina del Mesozoico" (Vermeij, 1977). L'ipotesi più accreditata è che la rivoluzione non interessò solamente gli ambienti marini; gli eventi che portarono a questa riorganizzazione, infatti, furono probabilmente innescati dalla frammentazione continentale e dagli isolamenti geografici, i quali favorirono una grande diversificazione delle faune (Valentine e Moores, 1970; Valentine et al. 1978). La differenziazione marina riguardò principalmente i predatori (teleostei, crostacei e gasteropodi), ma anche bivalvi, echinoidei e briozoi (Stanley, 1977; Kier, 1974, Schopf, 1977), i quali subirono l'influenza della crescente pressione predatoria. Date queste condizioni, i primi neogasteropodi si adattarono sotto l'influenza di tre fattori principali: l'aumento della pressione predatoria nei loro confronti da parte di predatori superiori (teleostei, crostacei, echinodermi), il numero e la diversità crescente di nuovi competitori e l'evoluzione delle prede.

È stato ipotizzato che, durante questa fase di cambiamento, la risposta evolutiva dei neogasteropodi sia stata la diversificazione delle tecniche predatorie (Taylor et al., 1980), identificabili nella trasformazione dell'apparato digerente (proboscide, radula, ghiandole salivari, ghiandola di Leiblein; si veda Ponder, 1973) e nell'acquisizione di strategie ecto- ed endobionti. Il successo evolutivo dei neogasteropodi è documentato dalla presenza all'inizio del Paleocene della maggior parte dei gruppi viventi (ad eccezione dei Conidae, Terebridae, Marginellidae e alcuni gruppi minori, Figura 3). I più antichi neogasteropodi sono noti dal Cretaceo inferiore (Albiano, circa 108 Ma), e appartengono alle famiglie dei Cancellariidae, Buccinidae, Fasciolaridae, Melongenidae (Tracey et al., 1993) e Muricidae (Taylor et al., 1983; Garvie, 1992). È interessante segnalare che la distribuzione stratigrafica concorda in gran parte con le recenti analisi filogenetiche (Oliverio e Modica, 2010), dove alcune delle famiglie più antiche sono raffigurate in posizione basale.

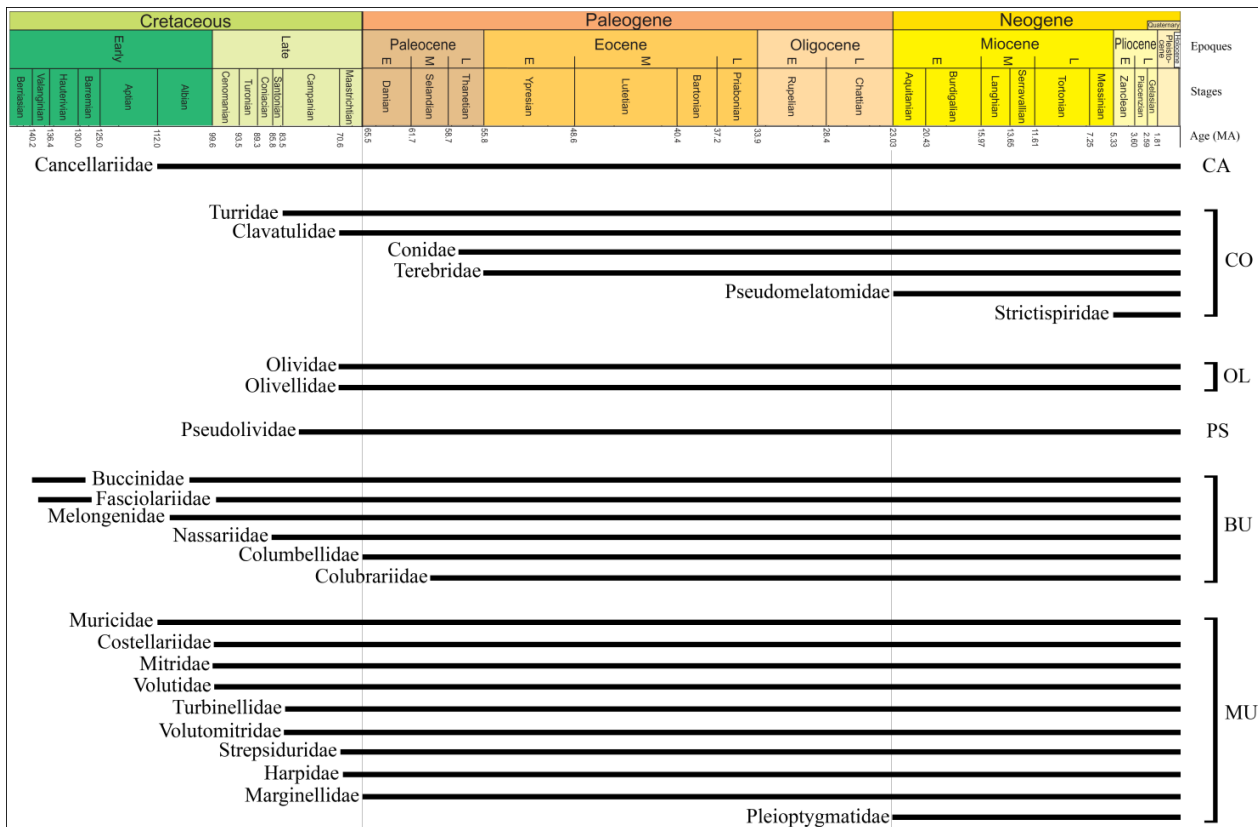


Figura 3. Ordine di apparizione di alcune famiglie di neogasteropodi nel record fossile. CA, Cancellarioidea; CO, Conoidea; OL, Olivoidea; PS, Pseudolivoidea; BU, Buccinoidea; MU, Muricoidea. Immagine ridisegnata da Merle (1999).

Figure 3. Appearance order of some neogastropod families in the fossil record. CA, Cancellarioidea; CO, Conoidea; OL, Olivoidea; PS, Pseudolivoidea; BU, Buccinoidea; MU, Muricoidea. Picture redrawn after Merle (1999).

I più antichi fossili di muricidi (Figura 4) sono segnalati nell'Albiano (circa 112-100 Ma) in Europa (Taylor et al., 1983), tra cui il genere *Cretaceomurex* (Mongin e Peybernes, 1985), dalla scultura conchiliare tipicamente muricide. Nel tardo Cretaceo, dal Cenomaniano europeo (circa 100-93 Ma) al Campaniano (circa 83-70 Ma), sono state descritte alcune specie ancora di dubbia attribuzione (Wenz, 1941), mentre alla fine del Cretaceo (Maastrichtiano, circa 70-65 Ma) è stata segnalata *Paziella creatacea*, una specie sicuramente appartenente ai Muricidae e che annovera molte altre forme congeneriche per tutto il Paleocene (Garvie, 1991).

Dall'inizio del Paleogene (circa 65-23 Ma) i Muricidae sono segnalati in tutto l'Atlantico e nella Mesogea occidentale. Le estremità occidentali e orientali del bacino Atlantico, corrispondenti all'area sud-orientale degli Stati Uniti e all'Europa occidentale, ospitano i siti più ricchi di depositi risalenti a questa fase precoce. In seguito, durante tutto il Paleocene, i muricidi subiscono una rapida e imponente radiazione caratterizzata da un costante aumento del numero di specie (Merle, 1999).

Alla fine del Paleocene i muricidi non hanno ancora raggiunto l'area dell'attuale bacino Indo-Pacifico e il Pacifico australe. I fossili più antichi nell'oceano Indiano sono segnalati alla fine del Paleocene in Pakistan (Thanetiano, circa 55-58 Ma; Vredenburg, 1929), mentre è solo nell'Eocene medio che compaiono le prime specie in Nuova Zelanda (Bartoniano, circa 37-40 Ma; Marwick, 1942).

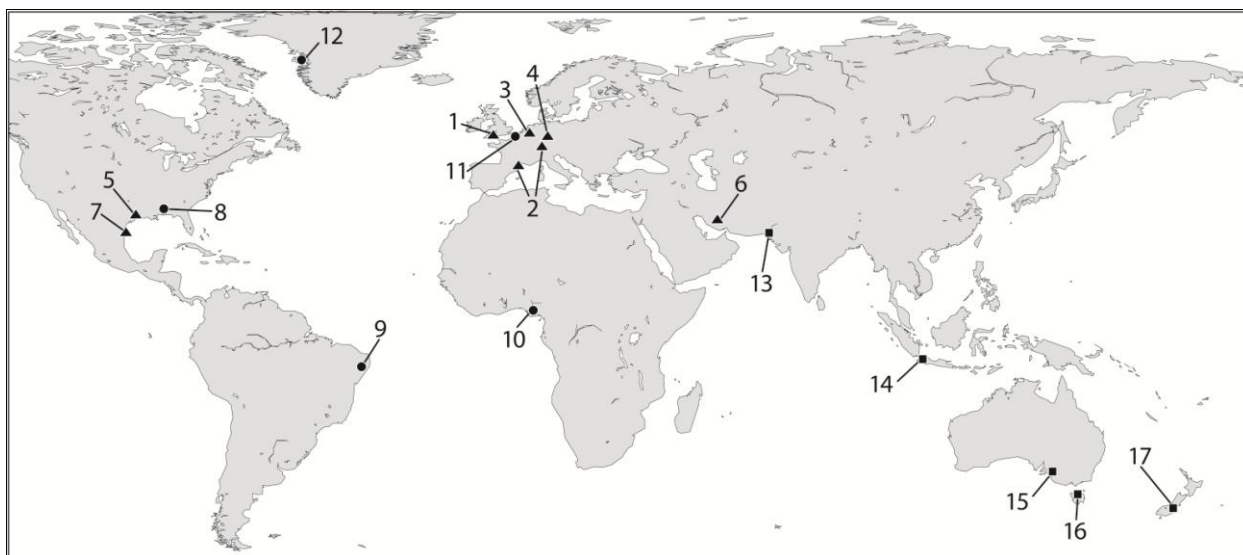


Figura 4. Località di ritrovamento di alcuni dei più significativi fossili riconducibili ai Muricidae. I siti segnati con il triangolo corrispondono a fossili del tardo Cretaceo, quelli segnati con il cerchio all'inizio del Paleogene e quelli segnati con un quadrato corrispondono a fossili dell'Eocene. 1, Albiano, Regno Unito, Taylor et al. (1983). 2, Albiano, Francia, Svizzera, Mongin e Peybernes (1985). 3, 4, Cenomaniano, Olanda e Germania, Garvie (1991). 5, Campaniano, Golfo del Messico, Sohl (1964), Garvie (1992). 6, Maastrichtiano, Iran, Douville (1904). 7, Maastrichtiano, Texas, Garvie (1991). 8, Daniano, Golfo del Messico, Vokes (1992). 9, Daniano, Brasile, White (1887). 10, Daniano, Nigeria, Adegoke (1977). 11, Daniano, Ucraina, Makarenko (1976). 12 Daniano, Groenlandia, Kollmann e Peel (1983). 13, Tanetiano, Pakistan, Vredenburg (1929). 14, Luteziano, Indonesia, Lozouet et al. (1994). 15, 16, Luteziano, Australia, Tate (1888). 17, Bartoniano, Nuova Zelanda, Marwick, (1942).

Figure 4. Localities of some of the most important fossils of Muricidae. Sites marked with a triangle correspond to fossils from the Cretaceous, the ones marked with a circle are from the Paleogene and the ones marked with a square from the Eocene. 1, Albian, United Kingdom, Taylor et al. (1983). 2, Albian, France, Switzerland, Mongin and Peybernes (1985). 3, 4, Cenomanian, Holland and Germany, Garvie (1991). 5, Campanian, Gulf of Mexico, Sohl (1964), Garvie (1992). 6, Maastrichtian, Iran, Douville (1904). 7, Maastrichtian, Texas, Garvie (1991). 8, Danian, Gulf of Mexico, Vokes (1992). 9, Danian, Brazil, White (1887). 10, Danian, Nigeria, Adegoke (1977). 11, Danian, Ukraine, Makarenko (1976). 12 Danian, Greenland, Kollmann and Peel (1983). 13, Thanetian, Pakistan, Vredenburg (1929). 14, Lutetian, Indonesia, Lozouet et al. (1994). 15, 16, Lutetian, Australia, Tate (1888). 17, Bartonian, New Zealand, Marwick, (1942).

Durante l'Oligocene e il Miocene, l'aumento della diversità dei muricidi interessa principalmente la fascia intertropicale, in particolare nel Pacifico, come testimoniato dall'elevata diversità specifica attuale. Durante il Quaternario (2,5 Ma-presente), con il progressivo raffreddamento generale del clima, la diversificazione interessa prevalentemente forme tipiche di ambienti temperati e freddi come i generi *Nucella*, *Ocenebra* e *Trochon s. l.* (Vokes, 1971; Merle, 1999 e bibliografia).

La diffusione dei muricidi non è testimoniata solo dai fossili, ma anche dall'aumento dell'attività predatoria attribuita a questo gruppo dall'inizio del Paleogene (Sohol, 1969). L'attività trofica dei muricidi, caratterizzata dalla perforazione delle strutture protettive di altri invertebrati (in modo particolare di bivalvi e cirripedi), ha lasciato una traccia importante nel record fossile. Le cosiddette "tracce fossili" accompagnano la documentazione paleontologica della famiglia, e dimostrano che la strategia trofica può aver contribuito in modo decisivo al successo evolutivo dei muricidi. Per questo motivo si ritiene che lo studio dell'evoluzione morfologica della radula sia importante ai fini di uno studio evolutivo della famiglia. La radula, infatti, può aver conferito particolari vantaggi adattativi in molte linee filetiche, ad esempio con l'aumento dell'efficienza predatoria dovuta alla comparsa di particolari morfologie.

1.3 La radula dei muricidi e il suo ruolo nella predazione

1.3.1 La morfologia radulare

La radula dei muricidi è di tipo rachiglosso, consiste cioè di tre file longitudinali di denti dotati di una o più cuspidi. Il dente centrale (rachidiano) e la coppia di denti laterali, assumono una forma diversa secondo il gruppo filogenetico. La radula rachiglossa è condivisa da tutte le famiglie incluse nelle superfamiglie dei Muricoidea, Buccinoidea, Olivoidea e Olivelloidea, un tempo riunite nelle superfamiglie dei Rachiglossa (= Muricoidea sensu Ponder, 1973). In molti gruppi appartenenti a queste superfamiglie si osserva una graduale riduzione dei denti laterali. La morfologia della radula rachiglossa in alcune di queste superfamiglie è illustrata in Figura 5.

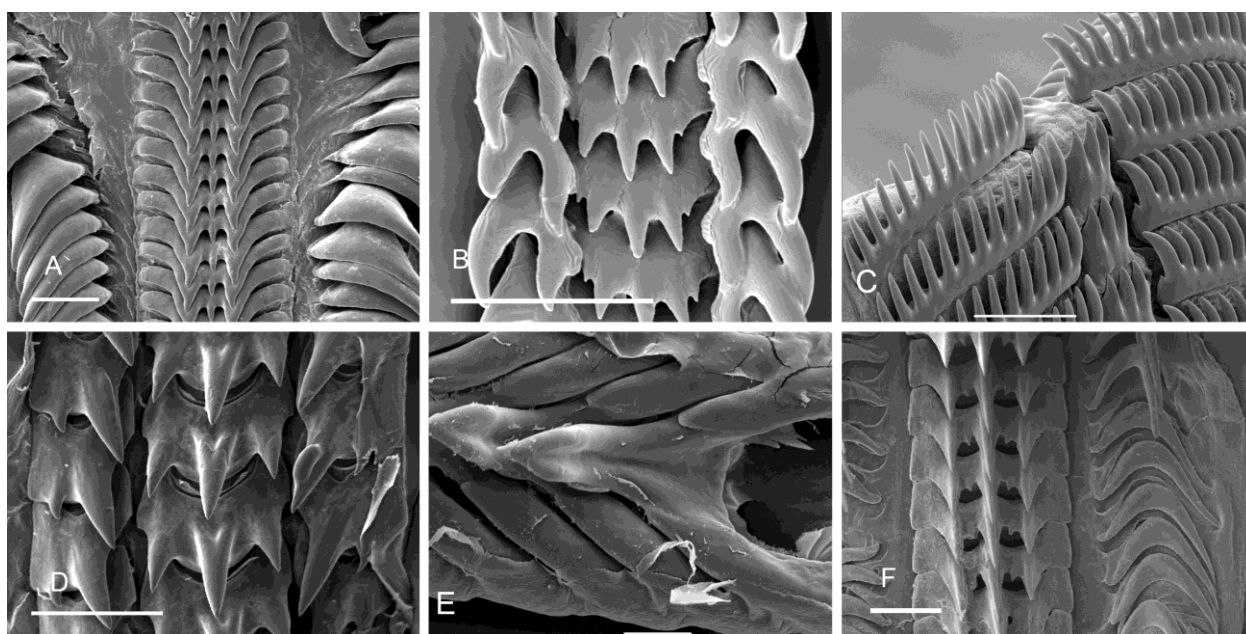


Figura 5. Diversità morfologica della radula rachiglossa. A. Superfamiglia Olivoidea, *Oliva* sp. Florida. B. Superfamiglia Buccinoidea, *Engina mendicaria*, Filippine. C. Superfamiglia Fasciolaridae, *Fasciolaria liliun*, Florida. D. Superfamiglia Muricoidea, *Voluta musica*, Repubblica Dominicana. E. Superfamiglia Muricoidea, *Scaphella junonia*, Golfo del Messico. F. Superfamiglia Muricoidea, *Murex brevispina*, Australia. A-F, coll. G. S. Herbert. Scala A-D, F = 100µm, E = 10 µm.

Figure 5. Morphological diversity of the rachiglossan radula. A. Superfamily Olivoidea, *Oliva* sp. Florida. B. Superfamily Buccinoidea, *Engina mendicaria*, Philippines. C. Superfamily Fasciolaridae, *Fasciolaria liliun*, Florida. D. Superfamily Muricoidea, *Voluta musica*, Dominican Republic. E. Superfamily Muricoidea, *Scaphella junonia*, Gulf of Mexico. F. Superfamily Muricoidea, *Murex brevispina*, Australia. A-F, coll. G. S. Herbert. Scale bar A-D, F = 100µm, E = 10 µm.

La radula dei muricidi è generalmente costituita da un dente rachidiano dotato di cinque cuspidi (pentacuspido), e da una coppia di denti laterali monocuspidi a forma di falcetto (Figura 5F). Per descrivere la radula dei muricidi sono stati definiti e largamente utilizzati due metodi. Il primo è basato su un'ampia letteratura di scuola orientale, costruita sulla variabilità intra- e

interspecifica delle Thaidinae (Arakawa, 1962, 1964, 1965; Wu, 1965, 1968, 1973; Fujioka, 1985). Secondo questo metodo le radule sono distinte dal numero di cuspidi maggiori presenti sul dente rachidiano. Il secondo modello è stato messo a punto da Radwin e D'Attilio (1971) con il contributo di Vokes (1971), e prende in maggior considerazione la posizione e le dimensioni delle cuspidi del dente rachidiano e la forma della sua base.

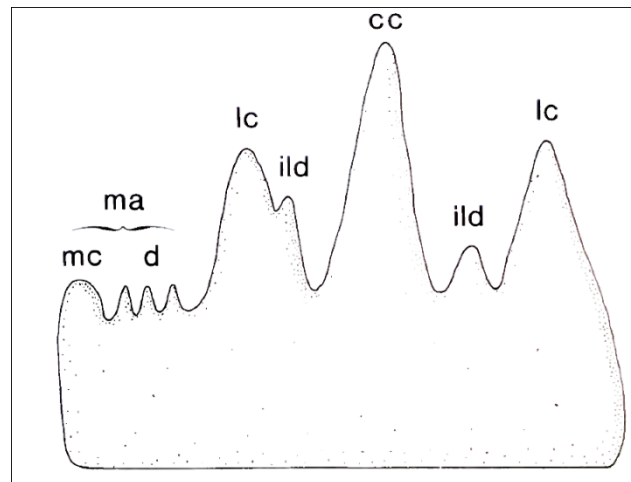


Figura 6. Rappresentazione schematica delle strutture radulari dei muricidi secondo il modello descrittivo tradizionale. Tratto da Kool (1993a). cc, cuspidi centrale; ild, denticolo intra-laterale; lc, cuspidi laterale; ma, area marginale; d, denticoli; mc, cuspidi marginale.

Figure 6. Schematic representation of the muricid radular structures in the traditional descriptive model. Taken from Kool (1993a). cc, central cusp; ild, inter-lateral denticle; lc, lateral cusp; ma, marginal area; d, dentice; mc, marginal cusp.

Il primo dei due modelli descrittivi prevede la divisione della radula in due classi: una comprende i rachidiani pentacuspидati dotati di una cuspidi centrale, una coppia di cuspidi laterali e una coppia di cuspidi marginali (nomenclatura in Figura 6); l'altra classe include i rachidiani cosiddetti "tricuspidati" in cui la coppia di cuspidi marginali manca o è ridotta. Fujioka (1985) descrisse una terza classe per i rachidiani cosiddetti "monocuspидati", che raggruppa le radule prive di cuspidi laterali e marginali, ma anche una serie di morfologie intermedie rispetto alle tre classi. Questo metodo descrittivo è caduto in disuso per l'arbitrarietà nel riconoscimento delle cuspidi rispetto ai denticoli di minori dimensioni, e perché non considera la variabilità nella forma e nella posizione delle cuspidi (Kool, 1987).

Il modello sviluppato da Radwin e D'Attilio (1971) ha contribuito alla recente definizione della classificazione delle sottofamiglie, e combina morfologia radulare, opercolare e conchigliare. Le radule delle Thaidinae, secondo Radwin e D'Attilio (1971), possono essere divise in due gruppi corrispondenti a due famiglie distinte: le Rapanidae possiedono un semplice rachidiano tricuspidato affiancato da una coppia di denti laterali a forma di falchetto, mentre quello delle Thaididae possiede anche una coppia di cuspidi marginali, una coppia di denticoli interlaterali e una serie di denticoli

lungo la base dell'area marginale (Figura 7B, C). Per quanto riguarda gli altri muricidi, sono stati definiti due gruppi morfologici riconducibili a una radula di tipo “appiattito” e una di tipo “tridimensionale”. La radula delle Typhinae è descritta come “tipicamente muricide”, appiattita dorso-ventralmente, dotata di una coppia di denti laterali ai lati di un dente rachidiano pentacuspido. Le cuspidi del dente centrale sono di dimensioni approssimativamente uguali. (Figura 7D).

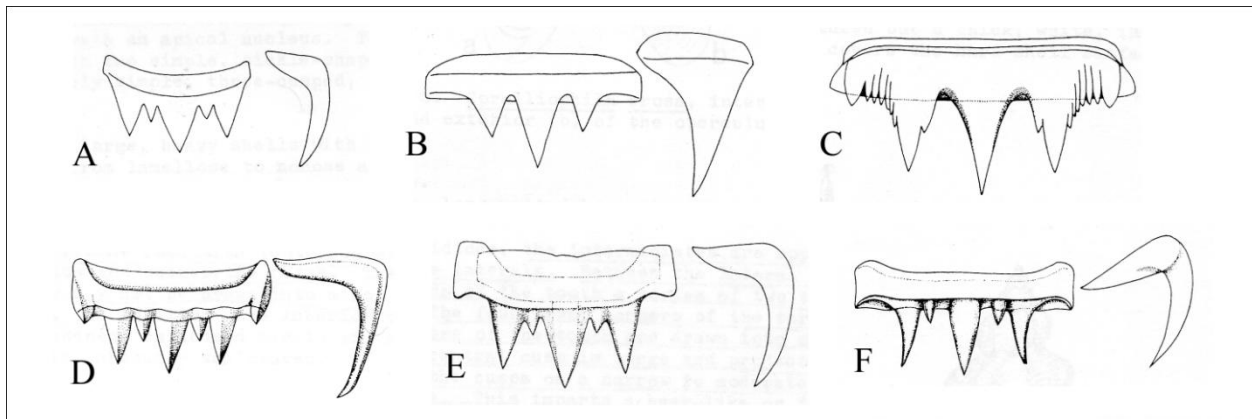


Figura 7. Disegni di radule di muricidi. A, modello generale di dente rachidiano e dente laterale. B, *Rapana bezoar*. C, *Stramonita chocolata*. D, *Cinclidotyphis myrae*. E, *Chicoreus florifer*. F, *Vokesimurex cabriti*. Immagini tratte da Radwin e D’Attilio (1971).

Figure 7. Drawings of muricid radulae. A, general model of rachidian and lateral teeth. B, *Rapana bezoar*. C, *Stramonita chocolata*. D, *Cinclidotyphis myrae*. E, *Chicoreus floride*. F, *Vokesimurex cabriti*. Images obtained from Radwin and D’Attilio (1971).

Il dente rachidiano delle Muricinae è appiattito dorso-ventralmente ma leggermente arcuato rispetto a quello delle Typhinae. Le cinque cuspidi sono di dimensioni variabili; la cuspidi centrale è la più lunga seguita in dimensioni da quelle laterali e marginali, non sono presenti denticoli. In alcuni generi i margini esterni del dente rachidiano possono essere espansi a formare due punte, mentre i denti laterali non mostrano differenze rispetto agli altri gruppi (Figura 7E, F). La base della radula delle Ocenebrinae e delle Muricopsinae è definita come tridimensionale da Vokes (1971), e Radwin e D’Attilio (1971) riconoscono questa caratteristica utilizzandola come carattere per l’istituzione delle Muricopsinae.

Il rachidiano pentacuspido delle Ocenebrinae ha una forma arcuata a causa della posizione elevata e avanzata della base della cuspidi centrale rispetto a quella delle laterali. La cuspidi centrale è larga e diretta più in alto rispetto alle laterali. I denticoli interlaterali sono fusi al margine interno delle cuspidi laterali, e tra il margine esterno delle cuspidi laterali e le estremità del rachidiano si trova una serie di denticoli. La base tridimensionale del rachidiano è delimitata dalla cuspidi marginale e dalle estremità appuntite dei margini esterni (Figura 8A, B).

Nella descrizione tradizionale la radula delle Muricopsinae è simile a quella delle Ocenebrinae, a parte alcune distinzioni. La parte del rachidiano che ospita la cuspidi centrale è più ampia, la cuspidi centrale è più corta e proiettata quasi a 90° rispetto alle cuspidi laterali, i denticoli interlaterali sono indipendenti rispetto ai margini interni delle cuspidi laterali, e i denticoli dell'area marginale sono di solito assenti. Il corpo del rachidiano è più squadrato rispetto alle Ocenebrinae, e i margini esterni terminano con degli angoli più o meno appuntiti (Figura 8C-G).

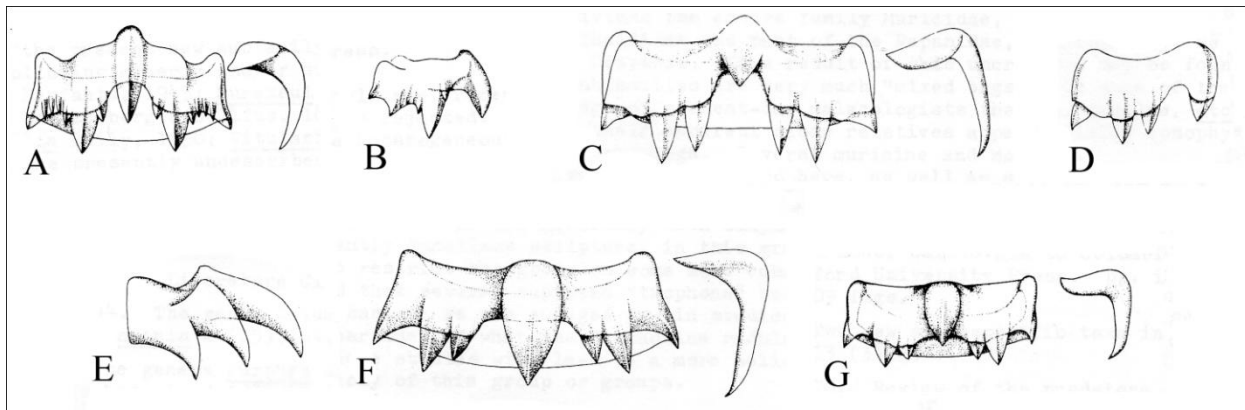


Figura 8. Disegni di radule di muricidi. A, *Ocenebra erinacea*. B, *Ocenebra erinacea*, vista laterale. C, *Favartia radwini*. D, *Favartia radwini*, vista laterale. E, *Murexsul zeteki*, vista laterale. F *Muresul zeteki*. G, *Favartia cellulosa*. Immagini tratte da Radwin e D'Attilio (1971).

Figure 8. Drawings of muricid radulae. A, *Ocenebra erinacea*. B, *Ocenebra erinacea*, laterale view. C, *Favartia radwini*. D, *Favartia radwini*, lateral view. E, *Murexsul zeteki*, laterale view. F *Muresul zeteki*. G, *Favartia cellulosa*. Images taken from Radwin e D'Attilio (1971).

La morfologia radulare pentacuspide descrittasi per le Muricinae, con tutte le cuspidi sullo stesso piano e quella centrale leggermente più lunga, è comune a Muricinae, Typhinae, Tripterotyphinae, Haustrinae, alcune Trophoninae e i generi di Muricopsinae *Murexsul* e *Muricopsis*. Data l'antichità delle Muricinae dal punto di vista paleontologico e anatomico (Harasewych, 1984), questo modello è considerato la condizione plesiomorfica per la famiglia. Il secondo modello radulare di Radwin e D'Attilio (1971) e Vokes (1971), quello tridimensionale, si trova in alcune Muricopsinae (*Murexiella*, *Favartia*, *Pygmaeptyrys* e alcune specie di *Muricopsis*) e Ocenebrinae (*Ocenebra* e *Ocenebrina*), e secondo Herbert et al. (2007) anche nell'enigmatico genere *Vitularia*, nelle Muricopsinae *Acanthotrophon* e *Bizetiella*, e nelle Muricinae del genere *Chicopinnatus*. A queste due classi è stata aggiunta una terza denominata "a forma di stiletto" (*dagger-type*), per tutte quelle radule la cui cuspidi centrale supera di molto la lunghezza delle cuspidi laterali (Herbert et al., 2009). A questo gruppo sono ascritte le Rapaninae e le Ergalataxinae considerate monocuspide da Fujioka (1985), le Ocenebrinae *Nucella*, *Acanthina*, *Chorus*, e *Xanthostoma* e la specie di Trophoninae *Trophon geversianus*.

Questo modello descrittivo è attualmente il più utilizzato, e in alcuni casi ha condizionato la determinazione dell'appartenenza di alcune specie a una sottofamiglia piuttosto che a un'altra (Bouchet e Houart, 1996). Sebbene il metodo appaia efficace, non ne è mai stata verificata l'attendibilità rispetto a uno schema filogenetico ottenuto indipendentemente.

1.3.2 La strategia trofica

L'attività predatoria attribuibile ai muricidi è testimoniata fin dal Cretaceo inferiore, come evidenziato dalle numerose tracce di perforazione delle conchiglie di bivalvi e brachiopodi (Kowalewsky et al., 1998). L'abbondanza, l'ampia distribuzione e il successo di questa strategia sono dimostrati dall'ubiquità delle perforazioni di conchiglie tra i molluschi recenti. Il vantaggio di questa tecnica risiede nella capacità di superare strutture protettive rigide e di attaccare prede di dimensioni maggiori rispetto a quelle del predatore, raggiungendo alti livelli di efficienza energetica.

Sebbene anche altri molluschi abbiano evoluto indipendentemente la stessa strategia trofica (come i gasteropodi delle famiglie Naticidae, Cassidae e Capulidae e alcuni nudibranchi, bivalvi e cefalopodi), il successo evolutivo dei muricidi è nettamente superiore, come evidenziato dalla maggiore diversità in specie fossili e recenti (Carriker et al., 1969). La capacità di aprire un foro attraverso la conchiglia della preda è garantita dall'attività combinata della radula e di una ghiandola, la cui secrezione acida accelera la dissoluzione della parte minerale (Carriker e Williams, 1978). Questa struttura, chiamata organo perforante accessorio (Accessory Boring Organ, o ABO) è presente anche nei naticidi, ma non è omologa; infatti, la struttura e la posizione cambiano significativamente nelle due famiglie: nei muricidi questa si trova in una cavità all'interno del piede, mentre nei naticidi si trova ventralmente all'estremità della proboscide (Carriker, 1981). Inoltre è possibile distinguere l'identità del predatore dal tipo di foro: nei muricidi ha una forma cilindrica, nei naticidi è a sezione conica (Carriker e Yochelson, 1968).

Una volta selezionato il sito di perforazione, l'animale utilizza alternativamente l'ABO e la radula per dissolvere la conchiglia e grattare il fondo del piccolo foro in formazione (Carriker, 1981). Dopo aver scavato un'apertura attraverso la conchiglia della preda, l'animale inserisce la proboscide per strappare i tessuti con la radula e consumarli.

La perforazione della conchiglia è la strategia più diffusa, e plausibilmente rappresenta lo stato plesiomorfo per tutta la famiglia. Per Carriker (1981) gli eventi decisivi nell'evoluzione di questa tecnica di attacco sono tre: la formazione della radula, l'allungamento del capo per formare la proboscide (Graham, 1973), e infine la formazione dell'ABO (Carriker, 1943, Fretter, 1941,

1946). Secondo questo scenario la comparsa dell'ABO avrebbe favorito la radiazione dei muricidi, poiché la radula e la proboscide sono comuni a tutti i gasteropodi marini, e quindi molto più antichi.

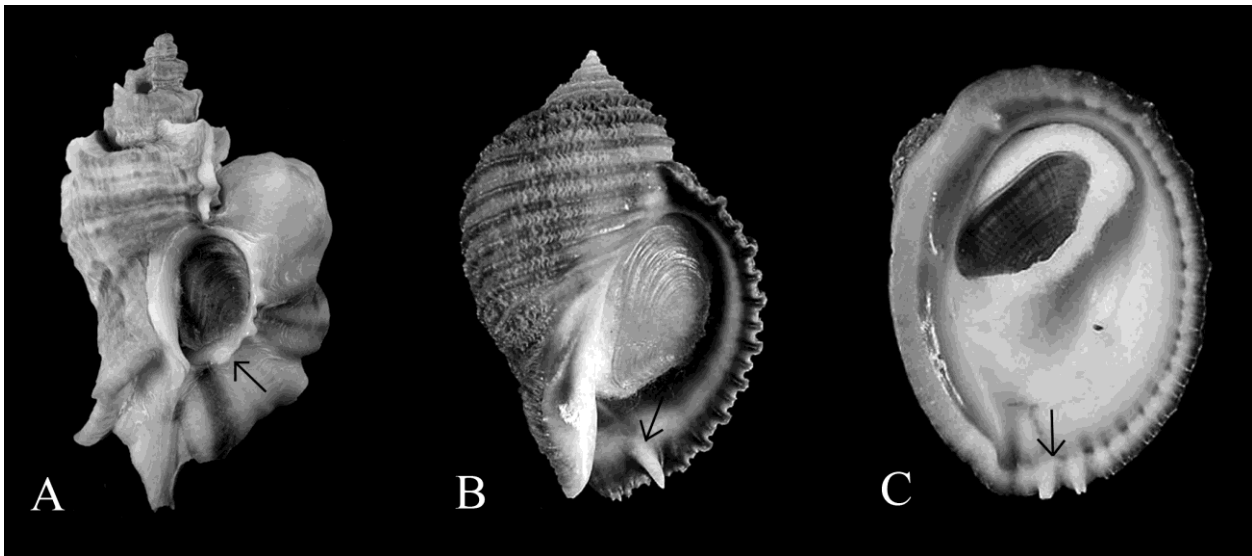


Figura 9. Esempi di specie dotate di dente labiale. A, *Pteropurpura adunca*. B, *Acanthina monodon*. C, *Concholepas concholepas*. Immagini fornite da Guido e Philippe Poppe.

Figure 9. Examples of species with labral tooth. A, *Pteropurpura adunca*. B, *Acanthina monodon*. C, *Concholepas concholepas*. Images courtesy of Guido and Philippe Poppe.

Attraverso lo studio dettagliato del meccanismo di perforazione in *Urosalpinx cinerea*, Carriker (1970) ha stabilito che il contributo dell'attività radulare nella perforazione è minimo. A parte le specie corallivore, tuttavia, questa struttura è ben sviluppata e funzionante. Non si può escludere, quindi, che proprio la forma della radula contribuisca in modo determinante all'efficienza di questa tecnica. È importante porre l'accento sulla differenziazione della morfologia radulare nei diversi cladi, e soprattutto sul significato delle differenze morfologiche: se il contributo della radula è trascurabile, per quale motivo la struttura assume morfologie diverse e complesse? Molte specie di Ocinebrinae e Muricopsinae, ad esempio, utilizzano quasi esclusivamente la perforazione, e hanno una morfologia radulare particolarmente complessa. In altri gruppi, in cui sono sfruttate anche altre tecniche predatorie, la radula mantiene una struttura semplice. Queste differenze morfologiche suggeriscono che il ruolo della radula nella predazione è stato probabilmente sottovalutato, e può invece rivelare i percorsi evolutivi che hanno determinato il successo ecologico dei muricidi.

Oltre a questa strategia, i muricidi attaccano le prede utilizzando altre tecniche. Alcune specie sono in grado di forzare l'apertura della conchiglia di un bivalve o le placche dell'esoscheletro di un cirripede, o alternativamente possono intaccare i margini per aprire una fessura attraverso la quale inserire la proboscide. Questo metodo è praticabile dalle specie dotate di dente labiale, una cuspid

della conchiglia che si trova alla base dell'apertura in molte specie di gasteropodi (Vermeij, 2001, Figura 9).

Una strategia alternativa è rappresentata dalla secrezione di biotossine per narcotizzare o uccidere la preda. La presenza di secrezioni bioattive è stata suggerita dall'osservazione di perforazioni troppo piccole perché permettano il passaggio della proboscide (Gunter, 1968). Le secrezioni della ghiandola ipobranchiale dei muricidi sono state identificate come esteri della colina, molecole bioattive in grado di provocare un blocco neuromuscolare (Whittaker, 1960). Secrezioni simili sono prodotte dalle due coppie di ghiandole salivari. Il rilassamento della preda permette di allentare la trazione dei muscoli che mantengono serrate la conchiglia, l'opercolo o le placche dell'esoscheletro.

Diverse specie adottano più tecniche contemporaneamente (Sawyer et al., 2009), plausibilmente allo scopo di aumentare l'efficienza predatoria. Le strategie alternative alla semplice perforazione, infatti, sono rappresentate principalmente negli ambienti tropicali (Vermeij, 2001), si suppone quindi che per la presenza di una maggiore diversità, e per il livello elevato di competizione per le risorse, sia stata favorita l'evoluzione di tecniche che incrementano l'efficienza predatoria.

1.4 Obiettivi

La mancanza di una robusta struttura filogenetica, impedisce di formulare un'ipotesi sull'evoluzione delle caratteristiche morfologiche ed ecologiche dei muricidi.

Lo scopo principale di questa ricerca è fornire un *framework* filogenetico che includa tutte le sottofamiglie, e definire delle prime ipotesi evolutive riguardo agli aspetti morfologici della radula e delle strategie trofiche.

Le evidenze fossili che sono state illustrate saranno confrontate con i risultati della filogenesi, per verificare l'esistenza di una congruenza tra l'ordine di apparizione delle sottofamiglie e la ramificazione delle linee filetiche. Dai dati molecolari, calibrando un orologio molecolare, saranno stimate le datazioni per l'origine delle sottofamiglie, per effettuare un confronto rispetto alle documentazioni fossili.

Dalla descrizione dettagliata delle radule saranno identificati caratteri distintivi per ogni sottofamiglia, e saranno confrontati con la filogenesi per individuare le caratteristiche che possono aver rivestito il ruolo di novità evolutive. Un approccio di massima parsimonia sarà inoltre utilizzato per verificare l'utilità tassonomica dei caratteri definiti da questa struttura.

Le conoscenze disponibili sull'ecologia trofica saranno confrontate con la filogenesi, per esplorare l'esistenza di pattern evolutivi legati alle diverse strategie predatorie.

2 Materiali e Metodi

2.1 Raccolta e gestione del campione

Gli esemplari utilizzati per le analisi molecolari sono stati ottenuti per buona parte dall'attività di campionamento del Muséum National d'Histoire Naturelle (campagne PANGLAO 2004, SANTO 2005, SANTO 2006, EBISCO, NORFOLK 2, CONCALIS, TERRASSES), e dalla collezione del laboratorio di Sistematica Molecolare presso la sede di Zoologia del Dipartimento di Biologia e Biotecnologie "Charles Darwin" dell'Università La Sapienza. Altri campioni sono stati raccolti personalmente, o forniti da collaboratori. La lista completa è riportata in Tabella 2.

L'identificazione del materiale è basata sulla morfologia conchiliare, e segue le opinioni più rilevanti proposte dai tassonomi (es.: Houart, 1992, 1994, 1995a,b, 2002a, 2004, 2008; Houart e Tröndlé, 2008; Tan, 1995, 2003; Vermeij e Carlson, 2000). Dove possibile sono state preferite specie tipo e generi nominotipici.

L'intero animale, o un frammento di tessuto estratto dal piede di ogni esemplare, è stato conservato in etanolo 95% per preservare il DNA. Gli esemplari ottenuti da collezioni museali conservati in fissativi diversi (etanolo a basse concentrazioni o formalina), sono stati trasferiti e mantenuti in etanolo 95% per un breve periodo prima dell'utilizzo in laboratorio.

Secondo i recenti studi filogenetici sui Neogastropoda (Oliverio e Modica, 2010; Cunha et al., 2009) i cosiddetti toxoglossi (Conoidea) potrebbero rappresentare l'*outgroup* dei rachiglossa (Muricoidea), per questo motivo la specie *Conus judaceus* è stata scelta come *outgroup*. Secondo gli stessi studi i Buccinidae potrebbero rappresentare il *sister group* dei Muricidi all'interno della superfamiglia Muricoidea, quindi è stata inclusa nelle analisi la specie *Buccinum undatus* per verificare la monofilia dei Muricidae.

Allo scopo di ridefinire la descrizione delle radule dei muricidi e verificarne il valore tassonomico, è stato avviato un progetto, tuttora in corso, con il Prof. G. S. Herbert presso il laboratorio di Paleoecologia della University of South Florida (USF, Tampa, Stati Uniti). Lo scopo dello studio è la ridefinizione dei caratteri radulari e la valutazione della loro utilità tassonomica, ed è concentrato su alcune analisi cladistiche di cui sono utilizzati in questo studio i risultati preliminari.

Il materiale utilizzato per la descrizione della morfologia radulare è stato raccolto personalmente dal Prof. Herbert e messo interamente a disposizione per il progetto. Gli esemplari di grandi dimensioni conservati in etanolo sono stati dissezionati per prelevare manualmente la radula,

mentre per quelli molto piccoli, e per il materiale conservato a secco, è stato utilizzato l'intero animale. Utilizzando il materiale disponibile sono state ottenute immagini di radule per diverse specie di muricidi, alle quali sono state aggiunte altre ottenute dalla letteratura (Tabella 3). Laddove non è stato possibile ottenere un'immagine della radula per la specie tipo ne è stata utilizzata una congenerica.

Per l'analisi filogenetica della morfologia radulare è stata utilizzata una specie non identificata di Olividae (*Oliva sp.*), al fine di radicizzare la topologia. Questa specie è stata scelta perché gli Olividae rappresentano uno dei possibili *sister group* del taxon in studio e possiedono una morfologia radulare primitiva rispetto ai muricidi.

2.2 Estrazione e amplificazione del DNA

L'attività sperimentale è stata condotta presso il Laboratorio di Sistematica Molecolare della sede di Zoologia del Dipartimento di Biologia e Biotecnologie Charles Darwin (Università di Roma La Sapienza), e nei laboratori del Service de Systématique Moléculaire del Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN, Parigi). Il materiale genetico è stato ottenuto utilizzando i protocolli di estrazione Fenolo/Cloroformio (Hillis et al., 1990), DMSO (Sambrook e Russell, 2000) e il sistema automatizzato 6100 Nucleic Acid Prepstation system (Applied Biosystems). Ogni metodo di estrazione è stato preceduto da una lisi cellulare in un buffer contenente sodio dodecilsolfato (SDS), al quale è stata aggiunta una quantità variabile dell'enzima proteinasi K.

L'amplificazione dei frammenti tramite PCR è stata ottenuta utilizzando 25 µl di miscela di reazione composta da 1 µl di DNA genomico, una coppia di primer 0.1 mM, una soluzione contenente i quattro nucleotidi ad una concentrazione 200 mM ognuno, una quantità variabile di MgCl₂, ed una unità di Taq polimerasi (Q-Bio Taq, Qbiogene; Taq DNA pol; BIOLINE Taq polymerase). I cicli di amplificazione in PCR sono stati condotti alle seguenti condizioni: 33-35 cicli composti da una fase a 94°C (30 s), una fase a temperatura variabile da 46°C a 66°C a seconda del gene (40 s) ed una fase a 72°C (50 s).

Una parte del gene mitocondriale codificante per la proteina citocromo ossidasi I (COI) è stata amplificata utilizzando gli oligonucleotidi LCO1490 (5' GGTCACAAATCATAAAGATATTGG 3', Folmer et al., 1994) e HCO2198 (5' TTAAGTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3', Folmer et al., 1994). Una parte del gene mitocondriale per la subunità ribosomale 12S, corrispondente ai domini II e III, è stata amplificata utilizzando gli oligonucleotidi 12SI (5' TGCCAGCAGYCGCGGTTA 3', Oliverio e Mariottini, 2001), 12SIII (5' AGACGACGGGCAATTWGTAC 3', Oliverio e Mariottini, 2001) e 12S- (5' AGAGYGRCCGGGCGATGTGT 3', Bandyopadhyay et al., 2008). Parte del gene mitocondriale per la subunità ribosomale 16S è stata ottenuta con i primer 16SA (5' CGCCTGTTTATCAAAAACAT 3', Palumbi et al., 1991) e CGLEU^{UUR}R (5' TATTTAGGGCTTAAACCTAATGCAC 3', Hayashi, 2005). Una parte del gene nucleare codificante per la subunità ribosomale 28S, corrispondenti ai domini I-VI, è stata ottenuta utilizzando i primer LSU5' (5' TAGGTCGACCCGCTGAAYTTAAGCA 3', Littlewood et al., 2000) e LSU1600 (5' AGCGCCATCCATTTTCAGG 3', Williams et al., 2003).

2.3 Estrazione e preparazione delle radule

Le radule estratte manualmente sono state pulite da detriti e residui di tessuto utilizzando un sonicatore. Per tutti gli altri esemplari, le radule sono state ottenute per lisi dell'intero animale. I tessuti sono stati disciolti immergendo l'animale (con o senza conchiglia) in una soluzione concentrata d'idrossido di potassio (KOH) fino alla completa scomparsa di ogni elemento organico. Al termine della lisi le radule sono state prelevate con un contagocce e lavate con diversi passaggi in acqua distillata a elevata temperatura in una piastra Petri. Tutte le radule sono state montate su un supporto di alluminio utilizzando del nastro biadesivo conduttivo e asciugate a temperatura ambiente. I campioni sono stati poi metallizzati applicando uno strato di miscela oro/palladio (circa 40nm in spessore) per visualizzare le strutture tramite microscopio elettronico a scansione (SEM). Le immagini sono state ottenute con un microscopio JEOL JSM6490 del College of Medicine presso la USF.

2.4 Analisi dei dati

2.4.1 Rappresentatività filogenetica del campione

I campionamenti dai quali provengono gli esemplari, non sono stati condotti in modo specifico per i muricidi, pertanto la copertura tassonomica può non essere rappresentativa della famiglia. Per questo motivo è stata utilizzata la Rappresentatività Filogenetica (*Phylogenetic Representativeness*), un metodo per stimare l'adeguatezza del *dataset* rispetto al taxon di studio. Il metodo, introdotto recentemente e implementato nel programma PhyRe (Plazzi et al., 2010, www.mozoolab.it), si basa su un indice ecologico utilizzato per ottenere stime della biodiversità in studi di conservazione (Clarke e Warwick, 1998). Questo indice, chiamato *Average Taxonomic Distinctness* (Distintività Tassonomica Media, o AvTD), è ricavato dal campione a disposizione tramite l'utilizzo di una classificazione di riferimento per il taxon oggetto di studio.

Per calcolare il valore di AvTD il campione è trasformato in una topologia, dove ogni nodo terminale rappresenta un taxon (in questo caso una specie), mentre i nodi interni rappresentano le categorie tassonomiche superiori (genere, sottofamiglia, famiglia, etc.). La distanza tassonomica tra una coppia di nodi terminali rappresenta il numero di rami (o step) che li collegano tramite il percorso più breve possibile (Figura 10). La AvTD del campione rappresenta la media delle distanze tra tutte le coppie di nodi terminali. Oltre a AvTD è calcolata anche la *Variation in Taxonomic Distinctness*, (Varianza della Distintività tassonomica, o VarTD), un parametro che rappresenta la dispersione dei taxa terminali nelle categorie tassonomiche superiori.

La valutazione della rappresentatività tassonomica si esegue estraendo un numero k di campioni casuali dalla classificazione del taxon in studio (chiamata *masterlist*), e calcolando per ognuno i valori di AvTD e VarTD. Il campione è rappresentativo se il valore di AvTD è superiore al limite inferiore di confidenza del 95%, e se il valore di VarTD è inferiore al limite superiore di confidenza del 95%. Un altro parametro, chiamato *Euler Index of Imbalance* (indice di squilibrio, I_E , von Euler, 2001), fornisce inoltre una stima della lontananza del campione rispetto a un *dataset* ideale nel quale tutti i gruppi tassonomici sono sufficientemente rappresentati.

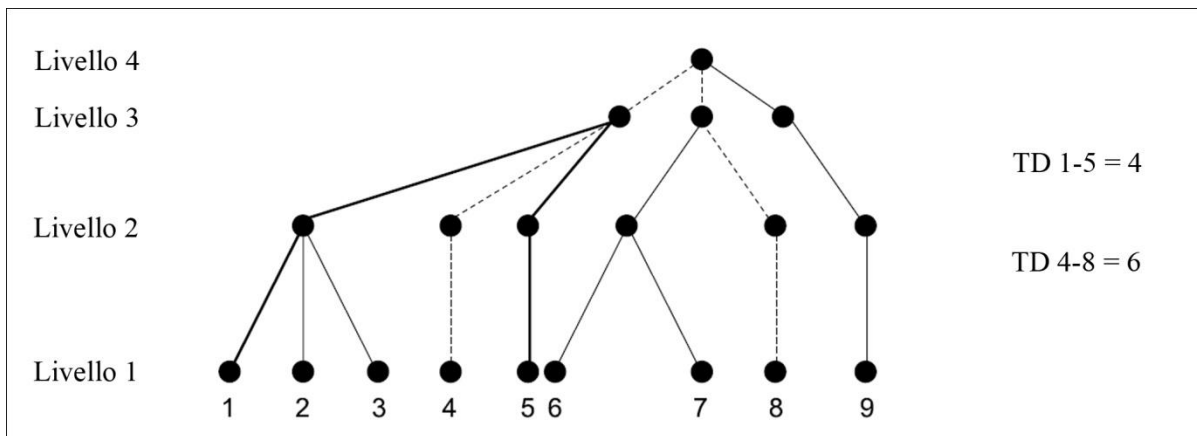


Figura 10. Ipotetico dataset composto da 9 taxa terminali (Livello 1), distribuiti in categorie tassonomiche di diverso livello (Livelli 2-4). I livelli rappresentano ranghi tassonomici superiori nell'organizzazione dei taxa terminali secondo la classificazione usata come riferimento (masterlist). Il valore di *Taxonomic Distinctness* per una coppia di taxa terminali rappresenta il numero di rami (o step) che li collegano, ad esempio 4 step per i taxa 1 e 5, 6 step per i taxa 4 e 8. Immagine adattata da Plazzi et al. (2010).

Figure 1. Hypothetic dataset composed by 9 terminal taxa (Level 1), distributed in several taxonomic categories (Levels 2-4). Each level represents an upper taxonomic ranking in the organization of the terminal taxa according to the classification used as reference (masterlist). The value of *Taxonomic Distinctness* for two terminal taxa represents the number of branches (steps) connecting them, for example 4 steps for taxa 1 and 5, 6 steps for taxa 4 and 8. Picture adapted from Plazzi et al. (2010).

Il programma PhyRe permette inoltre di generare i limiti di confidenza per campioni di dimensioni superiori e inferiori rispetto a quello in esame, questi valori sono usati per costruire un *funnel plot*, cioè un grafico che illustra la variazione dei parametri rispetto al variare della dimensione del campione. La visualizzazione di AvTD e VarTD in questi grafici illustra la rappresentatività del campione.

Il file contenente la masterlist è stato preparato manualmente utilizzando la classificazione dei Muricidae disponibile nel World Register of Marine Species (Appeltans et al., 2010), e riportata nelle Appendici (Tabella A5).

2.4.2 Analisi delle sequenze

Le sequenze *forward* e *reverse* di ogni gene sono state assemblate utilizzando il programma Sequencher (v. 4.1.4, Gene Codes Corporation), per ottenere l'intero frammento sequenziato e correggere reciprocamente eventuali errori. Le sequenze sono state allineate con MAFFT (Kato et al., 2002) utilizzando le impostazioni di default e la strategia G-INS-i, la quale garantisce un allineamento accurato per *dataset* inferiori a 200 taxa. Gli allineamenti sono stati poi ottimizzati manualmente visualizzandoli con il programma BioEdit (Hall, 1999).

Le regioni molto variabili delle sequenze ribosomali, a causa dell'ambiguità nel loro allineamento, sono state selezionate ed escluse dall'analisi utilizzando il programma Gblocks (v.

0.91b, Castresana, 2000), impostando le soglie di variabilità adottate per gli stessi geni in Williams e Ozawa (2006) e Barco et al (2010). Nella maggior parte dei programmi d'inferenza filogenetica i gap sono considerati caratteri mancanti, un approccio che può generare un segnale filogenetico incongruente rispetto ai nucleotidi (il cosiddetto “rumore di fondo”). In questo studio i gap sono stati codificati in una partizione separata come caratteri binari (presenza/assenza del gap) utilizzando il sistema proposto da Simmons e Ochoterena (2000) implementato nel programma FastGap (v. 1.2, Borchsenius, 2009). Ogni gap di una determinata estensione è codificato come singolo carattere, presente o assente in ogni sequenza. In alcuni casi un gap di estensione maggiore può sovrapporsi ad altri di minore estensione, in tal caso non è possibile determinare se il gap più corto è contenuto o meno in quello più lungo e il primo è codificato come carattere mancante.

La composizione delle sequenze nucleotidiche è stata analizzata con il programma MEGA (v. 4, Tamura et al., 2007). Per valutare l'omogeneità nucleotidica delle sequenze è stato utilizzato il χ^2 test implementato in PAUP* (v. 4.0b10, Swofford, 2002), mentre la presenza di selezione traslazionale (utilizzo non casuale dei codoni sinonimi) nelle sequenze della COI è stata analizzata utilizzando l'*Effective Number of Codons* (ENC, Wright, 1990) implementato nel programma DNAsp (v.5, Librado e Rozas, 2009). L'ENC assume valori compresi tra 20, in caso di utilizzo esclusivo di un codone per ogni aminoacido, e 61 quando tutti i sinonimi alternativi sono utilizzati con la stessa frequenza.

A causa della distanza filogenetica tra le sequenze dei diversi taxa, sono stati costruiti dei grafici di saturazione, cioè i diagrammi delle transizioni (Ts) e delle transversioni (Tv) rispetto alla distanza tra ogni coppia di sequenze (*p-distance*, percentuale delle differenze). La presenza di un segnale filogenetico è garantita dall'esistenza di una correlazione lineare tra mutazioni (Ts e Tv) rispetto all'aumento della distanza genetica, cioè alla divergenza tra i taxa. Le linee filetiche separate da molto tempo possono aver accumulato mutazioni che hanno oscurato quelle avvenute in precedenza (es.: una mutazione da A a G seguita da una reversione a A nello stesso sito), pertanto il segnale filogenetico si dice “saturato” se all'aumentare della distanza tra due taxa non aumenta il numero di mutazioni identificabili. Dal punto di vista grafico il segnale è saturato quando all'aumentare della distanza genetica la quantità di mutazioni raggiunge un *plateau*.

Per verificare statisticamente l'assenza di saturazione è stata costruita una retta di interpolazione nei grafici di saturazione, ed è stato utilizzato il coefficiente di correlazione di Pearson (*r*) per verificare se le due variabili (in questo caso la distanza *p* e ognuno dei due tipi di mutazione Tv e Ts) sono correlate. Per $r=\pm 1$ esiste il massimo della correlazione tra le due variabili, cioè il grafico che le rappresenta è approssimato dalla retta d'interpolazione e non esiste segnale di saturazione per le sequenze. Per $r=0$ le due variabili non sono correlate, cioè la retta non approssima

sufficientemente i punti del grafico e potrebbe esserci della saturazione nelle sequenze. I grafici di saturazione, le rette d'interpolazione e il valore di r sono stati ottenuti con il programma PaSt (Hammer et al., 2001).

2.4.3 Analisi filogenetiche del *dataset* molecolare

Gli allineamenti dei singoli geni sono stati analizzati utilizzando il metodo dell'Inferenza Bayesiana (BI) implementato nel programma MrBayes (v. 3.1.2, Ronquist e Huelsenbeck, 2003), utilizzando il modello di sostituzione nucleotidica proposto dall' Akaike Information Criterion (AIC, Akaike, 1973) implementato nel programma MrModeltest (v. 2.3, Nylander, 2004). Per ogni *dataset* sono stati utilizzati due algoritmi MC³ (Metropolis-Coupled Markov Chain Monte Carlo) composti di quattro catene ognuno, per esplorare lo spazio delle topologie possibili con 10 milioni di generazioni.

L'allineamento completo è stato analizzato utilizzando il partizionamento dei vari geni. In questo studio sono stati costruiti sei diversi schemi di partizionamento del *dataset*, contenenti da due a nove differenti partizioni (Appendici, Tabella A1). Per ognuna delle diverse partizioni è stato utilizzato il modello di sostituzione nucleotidica proposto dall'AIC in MrModeltest. Per la partizione contenente i caratteri che codificano i gap, è stato utilizzato il modello standard implementato in MrBayes, basato sulla proposta originale di Lewis (2001). L'elenco di diversi modelli evolutivi è riportato in tabella 4.

I diversi schemi di partizione sono stati analizzati con il metodo del BI in MrBayes. Per ognuna delle sei combinazioni di partizioni sono stati utilizzati due algoritmi MC³ composti di quattro catene ognuno con 5 milioni (Combinazioni PS01 - PS04) e 10 milioni (Combinazioni PS05 e PS06) di generazioni. Ogni parametro dei modelli evolutivi (frequenze nucleotidiche, tassi di sostituzione, proporzione di siti invariabili e parametro α della distribuzione Γ) è stato stimato indipendentemente per ogni partizione utilizzando il comando *unlink*.

Il raggiungimento della convergenza tra i due algoritmi (in tutte le analisi) è stato stimato costruendo il grafico dei valori di *Average Standard Deviation of Split Frequencies* (ASDSF) campionato ogni 1000 generazioni, e utilizzando il *Potential Scale Reduction Factor* (PSRF, Gelman e Rubin, 1992). In generale, la convergenza è raggiunta quando il valore di ASDSF è stabile e inferiore a 0,01, e quando il valore di PSRF per ogni parametro stimato durante l'analisi è prossimo a 1.

Le topologie campionate prima della convergenza sono state scartate utilizzando il comando *burnin*, le altre sono state utilizzate nel calcolo della topologia di consenso (*majority-rule consensus*

tree). Per ogni modello di partizione, attraverso il comando *sump*, è stato ottenuto il riassunto dei parametri stimati durante l'analisi e la media armonica dell'*Estimated Marginal Likelihood* (EML), il parametro utilizzato per scegliere il miglior schema di partizione.

L'AIC e il *Bayes Factor* (BF, Kass e Raftery, 1995) sono stati applicati per valutare ogni schema di partizione e scegliere il migliore. L'AIC è stato calcolato come definito da Huelsenbeck et al. (2004), Posada e Buckley (2004) e Strugnell et al. (2005): $AIC = -2EML + 2K$. Il parametro K rappresenta i gradi di libertà nei modelli evolutivi, cioè i parametri da stimare per ogni partizione secondo il modello evolutivo selezionato: frequenze nucleotidiche, tassi di mutazione, il parametro α della distribuzione Γ , proporzione di siti invariabili, lunghezze dei rami nella topologia e presenza/assenza del carattere per le partizioni codificanti i gap. Lo schema di partizione preferito è quello con il minor valore di AIC. Come definito da Brandley et al (2005), il BF è stato calcolato come: $2\ln BF_{ij} = 2(\ln EML_i - \ln EML_j)$. Un valore positivo di BF indica che lo schema di partizioni *i*-esimo è favorito rispetto al *j*-esimo, mentre un valore negativo favorisce il *j*-esimo rispetto all'*i*-esimo.

A causa del carico computazionale, le analisi sono state condotte utilizzando programmi disponibili con versioni in parallelo, funzionanti su piattaforme bioinformatiche pubbliche. L'analisi di BI è stata condotta utilizzando la versione disponibile presso i server del Computational Biology Service Unit della Cornell University (<http://cbsuapps.tc.cornell.edu/>).

Il supporto dei valori di probabilità a posteriori è stato considerato buono quando superiore al 96% e moderato per valori compresi tra 90 e 95%. Nodi con valori inferiori all'89% sono stati considerati non supportati.

2.4.4 Datazione dei cladi con un orologio molecolare

Il confronto della filogenesi molecolare con l'ordine di apparizione delle linee filetiche nel record fossile mostra un notevole livello di congruenza (vedi Risultati e Discussione), tuttavia, attraverso la calibrazione di un orologio molecolare, è stato costruito un albero ultrametrico per ottenere una datazione preliminare dei cladi ottenuti nelle analisi filogenetiche.

Per la datazione dei cladi è stato utilizzato il *dataset* molecolare delle analisi filogenetiche (senza la partizione dei caratteri codificanti i gap) diviso in quattro partizioni (12S, 16S, 28S e COI). L'analisi è stata condotta con il programma BEAST (Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees v. 1.6.1, Drummond e Rambaut, 2007), il quale adotta il metodo delle catene markoviane Monte Carlo (MC²) e permette di utilizzare un modello di orologio molecolare rilassato (che considera l'esistenza di tassi evolutivi diversi a seconda dei rami) con molteplici punti di

calibrazione. Per l'analisi del *dataset* è stato utilizzato un modello di orologio rilassato non correlato log-normale, nel quale il tasso di evoluzione per ogni ramo della topologia è estratto indipendentemente da una distribuzione log-normale (Drummond et al., 2006). Per ogni gene è stato impostato il modello evolutivo GTR+I+ Γ e la stima indipendente di ogni parametro per ogni singola partizione (*unlink*). L'unico punto di calibrazione utilizzato è la datazione delle più antiche specie di muricidi fossili (Albiano, 110 Ma ca. Taylor et al., 1983), quindi è stata impostata la monofilia dei muricidi come vincolo nella ricerca della topologia. L'analisi è stata condotta per 30 milioni di generazioni, campionando una topologia ogni 1000 generazioni. Gli alberi campionati prima della stazionarietà sono stati esclusi dal calcolo del consenso (*burnin*).

2.4.5 Analisi filogenetiche del dataset morfologico

La lista dei caratteri radulari e la matrice utilizzata nelle analisi sono riportate in Appendice (Tabelle A2, A3). L'analisi cladistica è stata condotta con il metodo della Massima Parsimonia (MP) utilizzando l'algoritmo di ricerca euristica implementato in PAUP*. Le topologie più parsimoniose per 20 caratteri in 100 taxa sono state ottenute utilizzando le seguenti opzioni: albero iniziale ottenuto per *stepwise addition* con 1000 repliche nell'aggiunta casuale dei taxa, *branch swapping* condotto con il metodo del *Tree Bisection Reconnection* (TBR), nessun limite massimo nel numero di topologie salvate. La topologia di consenso tra i diversi cladogrammi ugualmente parsimoniosi è stata ottenuta come *Majority Rule Consensus Tree*, che riporta solamente i cladi presenti nel 50% dei vari alberi.

Per testare ulteriormente l'utilità tassonomica della radula è stata utilizzata una matrice composta da caratteri anatomici ottenuta dallo studio di Kool (1993a) sulla filogenesi delle Rapaninae. I caratteri radulari proposti in questo studio sono stati aggiunti alla matrice di Kool per testare il contributo alla risoluzione dell'albero filogenetico. Su questo *dataset* (Appendice, Tabella A4), caratterizzato da una migliore proporzione tra numero di taxa e di caratteri, è stata condotta una seconda analisi utilizzando la ricerca euristica con il metodo della MP, adottando le stesse condizioni dell'analisi precedente.

2.4.6 Analisi comparativa delle strategie trofiche

Per formulare delle ipotesi sull'evoluzione delle strategie trofiche è stata condotta un'analisi comparativa utilizzando il metodo BayesMultiState (Pagel et al., 2004) contenuto nel programma BayesTraits (Pagel e Meade, <http://www.evolution.rdg.ac.uk>). Questo programma permette di

condurre analisi comparative ricostruendo l'evoluzione di caratteri discreti in un albero filogenetico. Utilizzando il metodo MC² sono generate le distribuzioni di probabilità a posteriori dello stato di uno o più caratteri in un antenato comune di un gruppo di specie di cui si conosce la filogenesi. Per utilizzare dati di tipo binario nelle analisi, il programma adotta un particolare modello evolutivo, che consente ai caratteri di cambiare in stato in ogni momento lungo un ramo della topologia (Pagel, 1994).

Le analisi sono state condotte utilizzando 500 topologie campionate durante le analisi bayesiane per l'inferenza della filogenesi. Gli alberi sono stati scelti casualmente tra quelli campionati dopo il raggiungimento della convergenza, e le diverse strategie trofiche sono state codificate in una matrice di 7 caratteri binari indicanti la presenza o l'assenza nelle varie linee filetiche (Appendici, Tabella A6). Il programma esegue un numero di estrazioni casuali (definite dall'utente) dalle topologie fornite, e calcola la probabilità di osservare ogni stato dei caratteri nell'antenato comune. I risultati sono restituiti sottoforma di tabelle contenenti i valori di probabilità per ogni topologia estratta.

Tabella 2. Specie incluse nelle analisi classificate in base allo schema tradizionale proposto da Bouchet and Rocroi (2005). Nella lista sono riportati il numero di accessione museale del voucher, i dettagli sul sito di campionamento e il numero di accessione delle sequenze già pubblicate in banca dati. Abbreviazioni per le istituzioni museali: AMS, Australian Museum, Sydney; BAU, ex Dipartimento di Biologia Animale e dell'uomo, Roma; MNHN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Parigi; BMNH, Natural History Museum, Londra; WAM, Western Australian Museum, Perth; UO, University of Otago, Nuova Zelanda; MNZ, Museum of New Zealand Te Papa Tongarewa, Wellington. Le specie tipo di ogni genere sono segnate da un asterisco. Le sequenze non ancora pubblicate in banca dati sono segnate con "NP", quelle non disponibili da una casella vuota.

Table 2. Species included in the analysis classified after the traditional scheme proposed in Bouchet and Rocroi (2005). In the list are reported the voucher accession number, collecting site details and accession number of the sequences published on public databases. Abbreviations for museal institutions: AMS, Australian Museum, Sydney; BAU, ex Department of Animal and Human Biology, Rome; MNHN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; BMNH, Natural History Museum, London; WAM, Western Australian Museum, Perth; UO, University of Otago, New Zealand; MNZ, Museum of New Zealand Te Papa Tongarewa, Wellington. Type species of each genera are marked with an asterisk. Sequences not yet published are marked with "NP", unavailable sequences are marked with an empty box.

Famiglia	Specie	N° Acc. Museo	Località	Numero di accessione delle sequenze				
				12S	16S	COI	28S	
Muricidae								
Coralliophilinae	<i>Babelomurex cariniferus</i> (G.B. Sowerby II, 1834)*	MNHN 20095111	Ustica I., Sicily, Italy. 10 m.	FN391956	FN651889	FN651934	FN651954	
	<i>Babelomurex spinosus</i> (Hirase, 1908)	MNHN 20095101	Banc Kelso, Coral Sea. EBISCO 2005, st. DW2520, 24°06'S, 159°41'E. 350-400 m.	FN391965	FN651890	FN651935	FN651955	
	<i>Coralliophila meyndorffii</i> (Calcara, 1845)	BAU00344	Cape Circeo, Latium, Italy. 41°11'N, 13°04'E. 7 m.	AJ297519	FN651891	FN651936	FN651956	
	<i>Coralliophila mira</i> (Cotton & Godfrey, 1932)	WAM S10866	Geography Bay, NW Australia. 33°37'S, 115°18'E. 30 ft.	FN651853	FN651892	FN651937	FN651957	
	<i>Lattaxis pilsbryi</i> Hirase, 1908	MNHN 20095107	Banc Nova north, Coral Sea. EBISCO 2005, st. DW2534, 22°17'S, 159°28'E. 390 m.	FN391978	FN651893	FN651938	FN651958	
	<i>Leptoconchus</i> sp	MNHN 20095108	Sungcolan, Panglao I., Philippines. PANGLAO 2004, st. R47, 9°39'S, 123°49'E. 4-25 m.	FN391979	FN651894	FN651939	FN651959	
	<i>Quoyula monodonta</i> (Blainville, 1832)*	BAU00349	Bunaken I., Sulawesi, Indonesia. 01°37'N, 124°46'E.	AJ293675	FN651895	FN651940	FN651960	
	<i>Rapa rapa</i> (Linnaeus, 1758)*	MNHN 20095109	Napaling, Panglao I., Philippines. PANGLAO 2004, st. R19, 9°37'N, 123°46'E. 2-54 m.	FN391980	-	FN651941	FN651961	
	Ergalataxinae	<i>Ergalatax contracta</i> (Reeve, 1846)	BMNH 20080747	Telok Datai, N Langkawi, Malaysia	FN677391	FN677444	FN677408	FN677462
		<i>Ergalatax junionae</i> Houart, 2008	BMNH 20080906	Abu Dhabi, United Arab Emirates	FN677390	FN677446	FN677409	FN677463
<i>Ergalatax margariticola</i> (Broderip, 1833)		BMNH 20060466	Milipululu I.; 1 km off Moçimboa de Praia, Cabo Delgado Prov., Mozambique.	FN677396	FN677451	EU391587	EU391552	
<i>Cronia</i> sp		MNHN 20095119	Rarotonga (Cook Islands), 21°12'S 159°43'W, 12 m.	NP	NP	NP	NP	
<i>Drupella cornus</i> (Röding, 1798)*		BAU00622	Catarman, Panglao I., Philippines. PANGLAO 2004, st. R18, 9°36'N, 123°52'E. 2-46 m.	NP	NP	NP	NP	
<i>Morula rumphiusi</i> Houart, 1996		BMNH 20080795	Tanjung Balau, E Johor, Malaysia.	FN677381	FN677431	FN677416	FN677471	
<i>Morula granulata</i> (Duclos, 1832)		BMNH 20070621	Port Boisé, S of Noumea, New Caledonia.	FN677383	FN677433	FN677414	FN677469	
<i>Morula musiva</i> (Kiener, 1836)		BMNH 20080744	Islet opposite Tj. Rhu Resort, NE Langkawi, Malaysia.	FN677380	FN677430	FN677417	FN677472	
<i>Morula mutica</i> (Lamarck, 1816)		BMNH 20080772	Mangalao, Pago Bay, Guam.	FN677379	FN677429	FN677418	FN677473	
<i>Muricodrupa fenestrata</i> Blainville, 1832*		BMNH 20070620	Port Boisé, S of Noumea, New Caledonia.	FN677378	FN677428	FN677419	FN677474	
<i>Muricodrupa fiscella</i> (Wood, 1828)	BMNH 20070623	Port Boisé, S of Noumea, New Caledonia.	FN677382	FN677432	FN677415	FN677470		
<i>Orania fusulus</i> (Brocchi, 1814)*	BAU00780	Ilheu de Vila Franca do Campo, Azores, Portugal. Intertidal.	-	NP	NP	NP		
<i>Orania mixta</i> (Houart, 1995)	MNHN 20095128	Baler Bay, Philippines, AURORA 2007, st. CP2762, 15°52'N, 121°37'E. 66 m.	NP	NP	NP	NP		
<i>Pascula darrosensis</i> (E.A. Smith, 1884)	MNHN 20094950	Balicasag I., Philippines, PANGLAO 2004, st. B37, 9°31'N, 123°40'E. 20 m.	NP	NP	NP	-		
<i>Pascula ochrostoma</i> (Blainville, 1832)	BMNH 20080757	Merizo Bay, Guam	FN677393	FN677448	FN677406	FN677460		
<i>Trachypollia lugubris</i> (C.B. Adams, 1852)	BAU00248	PAMO86	NP	-	NP	NP		
Haustrinae	<i>Haustrum haustorium</i> (Gmelin, 1791)*	UO HH-PB	Pakerua Bay, New Zealand	FN677389	FN677443	FN677410	FN677464	

	<i>Lepsiithais lacunosa</i> (Bruguère, 1789)*	UO LL2-SC	St Clair, Dunedin, New Zealand	FN677388	FN677442	FN677411	FN677465
	<i>Lepsiella paivae</i> (Crosse, 1864)	AMS C458273	Isthmus Bay, Bruny I., Tasmania, Australia	FN677387	FN677437	FN677412	FN677466
	<i>Lepsiella scobina</i> (Quoy & Gaimard, 1833)*	UO LS2-BB	North Shore, Buckland's Beach, New Zealand	FN677386	FN677441	-	FN677467
	<i>Lepsiella vinosa</i> (Lamarck, 1822)	AMS C458268	Diana's Beach, NE of Scamander, Tasmania, Australia	FN677385	FN677435	FN677413	FN677468
Muricinae	<i>Aspella media</i> Houart, 1987	MNHN 20094893	Napaling, Panglao I., Philippines, PANGLAO 2004, st. B9, 9°33'N, 123°4'E. 8-10 m.	NP	NP	NP	NP
	<i>Aspella producta</i> (Pease, 1861)	MNHN 20094894	Napaling, Panglao I., Philippines, PANGLAO 2004, st. B8, 9°37'N, 123°46'E. 3 m.	NP	NP	NP	-
	<i>Atiliosia nodulifera</i> (G.B. Sowerby II, 1841)	MNHN 20094955	East Aoré I., Aimbuei Bay, Vanuatu. SANTO 2006, st. EP36, 15°33'S, 167°12'E. 20-60 m.	FN651854	FN651896	GU575368	FN651962
	<i>Bolinus brandaris</i> (Linnaeus, 1758)*	BAU01030	S. Marinella, Italy, 42°1'N, 11°54'E. intertidal.	NP	-	-	NP
	<i>Chicomurex laciniatus</i> (G.B. Sowerby II, 1841)	MNHN 20094958	Mavéa I. Vanuatu. SANTO 2006, st. FR35, 15°22'S, 167°13'E. 45 m.	FN651855	FN651897	GU575369	FN651963
	<i>Chicomurex problematicus</i> (Lan, 1981)	MNHN 20094899	Maribohoc Bay, Bohol I., Philippines. PANGLAO 2004, st. P1, 9°36'N, 123°45'E. 90-200 m.	NP	-	NP	NP
	<i>Chicomurex protoglobosus</i> Houart, 1992	MNHN 20094862	Coral Sea, N of New Caledonia, CONCALIS 2008, st. DW2963, 18°22'S, 162°59'E. 220-240 m.	NP	-	NP	NP
	<i>Chicomurex superbus</i> (Sowerby, 1889)*	BAU00133	Banc Cryptelia, New Caledonia, NORFOLK2 2003, st. DW2123, 23°18'S, 168°15'E. 187-197 m.	NP	-	NP	NP
	<i>Chicoreus aculeatus</i>	MNHN 20094900	Maribohoc Bay, Bohol I., Philippines. PANGLAO 2004, st. P1, 9°36'N, 123°45'E. 90-200 m.	NP	NP	NP	NP
	<i>Chicoreus axicornis</i> (Lamarck, 1822)	MNHN 20094962	West Urélapa I., Vanuatu. SANTO 2006, st. EP24, 15°36'S, 167°01'E. 108-121 m.	FN651856	FN651898	GU575370	FN651964
	<i>Chicoreus brunneus</i> (Link, 1807)	MNHN 20094902	Arco Point, Panglao I., Philippines. PANGLAO 2004, st. B3, 9°33'N, 123°48'E. 8 m.	FN651857	FN651899	GU575371	FN651965
	<i>Chicoreus capucinus</i> (Lamarck, 1822)	MNHN 20094903	Mouth of Abatan River, Bohol I., Philippines. PANGLAO 2004, st. M30, 9°43'N, 123°51'E, intertidal.	NP	-	NP	NP
	<i>Chicoreus cornucervi</i> (Röding, 1798)	MNHN 20094904	Pamilacan I., Philippines, PANGLAO 2004, st. R31, 9°30'N, 123°56'E. 10-41 m.	NP	NP	NP	NP
	<i>Chicoreus microphyllus</i> (Lamarck, 1816)	MNHN 20094998	W Tutuba I., Vanuatu. SANTO 2006, st. DR9, 15°33'N, 167°16'E. 47 m.	NP	NP	NP	NP
	<i>Chicoreus saulii</i> (Sowerby, 1841)	MNHN 20094905	Pamilacan I., Philippines, PANGLAO 2004, st. R31, 9°30'N, 123°56'E. 10-41 m.	NP	NP	NP	NP
	<i>Chicoreus torrefactus</i> (Sowerby, 1841)	MNHN 20094907	Cortes Takot, Bohol I., Philippines. PANGLAO 2004, st. R43, 6°41'N, 123°49'E. 3-41 m.	NP	-	NP	-
	<i>Dermomurex neglectus</i> (Habe & Kosuge, 1970)	MNHN 20094908	Momo Beach, Panglao I., Philippines. PANGLAO 2004, st. P4, 9°36'N, 123°45'E. 80-120 m.	FN651858	FN651900	GU575372	FN651966
	<i>Dermomurex wareni</i> Houart, 1990	MNHN 20095031	Île des Pins, New Caledonia. NORFOLK 2, st. DW2156, 22°54'S, 167°15'E. 468-500 m.	FN651859	FN651901	GU575373	FN651967
	<i>Haustellum haustellum</i> (Linnaeus, 1758)*	MNHN 20094909	Alona Reef, Panglao I., Philippines. PANGLAO 2004, st. N3, 9°33'N, 123°46'E. 25-30 m.	FN651860	FN651902	GU575380	FN651968
	<i>Hexaplex trunculus</i> (Linnaeus, 1758)*	BAU01031	S. Marinella, Italy, 42°1'N, 11°54'E. intertidal.	-	NP	NP	-
	<i>Murex pecten</i> Lightfoot, 1786	MNHN 20095043	E of Luzon, Philippines. AURORA 2007, st. CP2653, 16°06'N, 121°59'E. 83-105 m.	FN651861	FN651903	GU575382	FN651969
	<i>Murex tenuirostrum</i> Lamarck, 1822	MNHN 20095007	NE Urélapa I., Vanuatu. SANTO 2006, st. AT119, 15°36'S, 167°02'E. 87-120 m.	NP	NP	-	NP
	<i>Murex troscheli</i> Lischke, 1868	MNHN 20095045	Lamon Bay, Philippines. AURORA 2007, st. CP2718, 14°27'N, 121°47'E. 216-220 m.	NP	NP	NP	NP
	<i>Muricanthus radix</i> (Gmelin, 1791)*	MNHN 20094618	Venado, Panama, 8° 53'N 79° 35'W.	FM999087	FM999118	FM999168	NP

	<i>Naquetia barclayi</i> (Reeve, 1858)	MNHN 20094913	Maribohoc Bay, Bohol I. Philippines. PANGLAO 2004, st. P2, 9°39'N, 123°44'E. 400 m.	NP	NP	NP	NP
	<i>Naquetia cumingii</i> (Adams, 1853)	MNHN 20094914	Bingag, Panglao I., Philippines. PANGLAO 2004, st. B16, 9°37'N, 123°47'E. 20 m.	FN651862	FN651904	GU575383	FN651970
	<i>Poirieria poppei</i> Houart, 1993	MNHN 20095046	Off Baler Bay, Philippines. AURORA 2007, st. CP2657, 16°N, 121°53'E. 358 m.	NP	-	NP	NP
	<i>Pterymanchia barclayana</i> (H. Adams, 1873)	MNHN 20095010	Segond Channel, SW coast of Aoré I., Vanuatu. SANTO2006, st. FB90, 15°35'S, 167°07'E, 36-39m.	NP	NP	NP	NP
	<i>Pterymanchia martinetana</i> (Röding, 1798)	MNHN 20095011	Surunda Bay, Vanuatu. SANTO 2006, st. FR45, 15°27'S, 167°13'E. 0-7 m.	FN651863	FN651905	GU575384	FN651971
	<i>Pterynotus elongatus</i> (Lightfoot, 1786)	MNHN 20094916	Pontod Lagoon 1, Panglao I., Philippines. PANGLAO 2004, st. B39, 9°32'N, 123°42'E. 17- 25 m.	FN651864	FN651906	GU575385	FN651972
	<i>Pterynotus fulgens</i> Houart, 1988	MNHN 20095038	Île des Pins, New Caledonia. NORFOLK 2, st. DW2147, 22°50'S, 167°16'E. 496 m.	FN651865	FN651907	GU575386	FN651973
	<i>Pterynotus richeri</i> Houart, 1986	MNHN 20094870	Coral Sea, N of New Caledonia, CONCALIS 2008, DW2973, 18°14'S, 163°06'E. 275-288m.	NP	NP	NP	NP
	<i>Pterynotus submilis</i> Houart, in press	BAU00097	Banc Nova, New Caledonia, EBISCO 2005, st. DW2528, 22°49'S, 159°23'E. 320 m.	NP	-	NP	NP
	<i>Siratus alabaster</i> (Reeve, 1845)	MNHN 20094917	Maribohoc Bay, Bohol I. Philippines, PANGLAO 2004, st. P2, 9°39'N, 123°44'E. 400 m.	NP	-	NP	NP
	<i>Siratus pliciferoides</i> Kuroda, 1942	MNHN 20094872	Coral Sea, N of New Caledonia, CONCALIS 2008, st. CP2960, 19°05'S, 163°13'E. 382-387 m.	FN651866	FN651908	GU575390	FN651974
	<i>Vokesimurex dentifer</i> (Watson, 1883)	MNHN 20094876	N of New Caledonia. CONCALIS 2008, st. DW2986, 17°59'S, 163°06'E. 270-300 m.	FN651867	FN651909	GU575392	FN651975
	<i>Vokesimurex mindanaoensis</i> (Sowerby, 1841)	MNHN 20095120	Off Baler Bay, Philippines, AURORA 2007, st. CP2665, 15°53'N, 121°42'E. 123 m.	NP	NP	-	NP
Muricopsinae	<i>Acanthotrophon sentus</i> Berry, 1969	BAU00441	Contadora I., Panama, Urraca 2008, st. D2, 8°37'N, 79°01'W. 20 m.	NP	NP	NP	NP
	<i>Favartia balteata</i> (Beck, 1841)	MNHN 20095021	Segond Channel, SW coast of Aoré I., Vanuatu. SANTO2006, st. FB90, 15°35'S, 167°07'E, 36-39m.	FN651868	FN651910	GU575374	FN651976
	<i>Favartia erosa</i> (Broderip, 1833)	BAU00281	Las Perlas, Panama. 8°44'32''N, 79°21'36''W, 31 m.	NP	FN651911	FN651942	FN651977
	<i>Favartia incisa</i> (Broderip, 1833)	BAU00416	S. Telmo I. Panama, Urraca 2008, st. D14, 8°15' N, 78°51' W. 24 m.	NP	NP	NP	NP
	<i>Favartia jeanae</i> Bertsch & D'Attilio, 1980	MNHN 20094929	Balicasag I., Philippines. PANGLAO 2004, st. L46, 9°30'N, 123°41'E. 90-110 m.	FN651869	FN651912	GU575375	FN651978
	<i>Favartia lappa</i> (Broderip, 1833)	BAU00501	Galera I, Panama, Urraca 2008, st. D18, 8°13'N, 78°46'W. 23 m.	NP	-	NP	NP
	<i>Favartia mactanensis</i> (Emerson & D'Attilio, 1979)	MNHN 20094931	Maribohoc Bay, Bohol I., Philippines. PANGLAO 2004, st. P1, 9°36'N, 123°45'E. 90- 200 m.	FN651870	FN651913	GU575376	FN651979
	<i>Favartia maculata</i> (Reeve, 1845)	MNHN 20094932	Maribohoc Bay, Bohol I., Philippines. PANGLAO 2004, st. P1, 9°36'N, 123°45'E. 90- 200 m.	FN651871	FN651914	GU575377	FN651980
	<i>Favartia ponderi</i> Myers & D'Attilio, 1976	MNHN 20094940	Ubajan, Bohol I., Philippines. PANGLAO 2004, st. B20, 9°41'N, 123°51'E. 2-8 m.	FN651872	FN651915	GU575378	FN651981
	<i>Favartia rosamiae</i> (D'Attilio & Myers, 1985)	MNHN 20095024	Segond Channel, SW coast of Aoré I., Vanuatu. SANTO2006, st. FB90, 15°35'S, 167°07'E. 36-39 m.	FN651873	FN651916	GU575379	FN651982
	<i>Homalocantha pele</i> (Pilsbry, 1918)	MNHN 20094949	Arco Point, Panglao I., Philippines. PANGLAO 2004, st. B3, 9°33'N, 123°48'E. 8 m.	FN651874	FN651918	GU991548	FN651984
	<i>Muricopsis cristata</i> (Brocchi, 1814)*	BAU00352	San Pietro I., Sardinia, Italy. 39°09'N, 008°12'E. 3-4 m.	FN391981	FN651917	FN651943	FN651983
	<i>Murexsul zeteki</i> (Hertlein & Strong, 1951)	BAU00272+265	PAMO79	-	NP	NP	NP
	<i>Pazinotus sibogae</i> (Schepman, 1911)	BAU00106	N Bellona, New Caledonia, EBISCO 2005, st. DW2577, 20°20'S, 158°39'E. 399 m.	NP	-	NP	NP

Ocenebrinae	<i>Acanthina monodon</i> (Pallas, 1774)*	BMNH 19990298	W side Isla Rojas, Region IX, Chile	FN677401	FN677445	EU391563	EU391583	
	<i>Cerastostoma inornatum</i> (Récluz, 1851)	BMNH 20080007	Mashike Fishing Port, Mashike-cho, Mashike-gun, Hokkaido, Japan	FN677399	FN677454	FN677403	FN677457	
	<i>Eupleura nitida</i> (Broderip, 1833)	BAU00283	Las Perlas, Panama. 8°79'N, 79°26'W, 50 m.	FN651875	FN651919	FN651944	FN651985	
	<i>Nucella lapillus</i> (Linnaeus, 1758)*	BAU00187	Portobello, United Kingdom. 55°57'N, 30°6'W, intertidal.	FN651876	FN651920	FN651945	FN651986	
	<i>Ocenebrina aciculata</i> (Lamarck, 1822)*	BAU00778	Nordeste, Azores. Intertidal.	NP	-	NP	NP	
	<i>Ocenebrina hispidula</i> (Pallary, 1904)	BAU00186	Chergui I., Gulf of Gabès, Tunisia	NP	FN651921	FN651946	FN651987	
	<i>Urosalpinx cinerea</i> (Say, 1822)	BMNH 20080059	Whitstable, Kent, UK	FN677371	FN677440	FN677423	FN677478	
	<i>Vitularia miliaris</i> (Gmelin, 1791)*	MNHN 20095030	E Malo I., Vanuatu. SANTO 2006, st. DR84, 15°43'S, 167°15'E. 6 m.	FN651877	FN651922	GU575391	FN651988	
	<i>Vitularia salebrosa</i> (King & Broderip, 1832)	BAU00291	Venado, Panama. 8°53'33''N, 79°35'44''W. Intertidal.	FN651878	FN651923	FN651947	FN651989	
	<i>Xanthochorus cassidiformis</i> Blainville, 1824*	BAU00190	La Rinconada, NE Antofagasta Bay, Chile. Intertidal.	FN651879	FN651924	FN651948	FN651990	
	Rapaninae	<i>Concholepas concholepas</i> (Bruguière, 1789)*	BMNH 19990303	W side Isla Rojas, Region IX, Chile	FN677398	FN677453	EU391581	EU391554
		<i>Dicathais orbita</i> (Gmelin, 1791)*	AMS C 458269	Diana's Beach, NE of Scamander, Tasmania, Australia	FN677395	FN677450	EU391573	FN677459
		<i>Drupa morum</i> Röding, 1798*	BMNH 20060441	N headland of Pemba Bay, Cabo Delgado Prov., Mozambique	FN677394	FN677449	FN677405	EU391559
		<i>Drupa ricinus</i> (Linnaeus, 1758)	BMNH 20060442	N headland of Pemba Bay, Cabo Delgado Prov., Mozambique	FN677375	FN677427	EU391571	EU391568
<i>Drupina grossularia</i> (Röding, 1798)*		BMNH 20070146	Touho, North Province, New Caledonia	FN677392	FN677447	FN677407	FN677461	
<i>Mancinella intermedia</i> (Kiener, 1835)		BMNH 20060440	N headland of Pemba Bay, Cabo Delgado Prov., Mozambique	FN677384	FN677434	EU391574	EU391543	
<i>Menathais tuberosa</i> (Röding, 1798)		BMNH 20060439	N headland of Pemba Bay, Cabo Delgado Prov., Mozambique	FN677372	FN677424	EU391575	EU391564	
<i>Rapana bezoar</i> (Linnaeus, 1767)*		BMNH 20080038	Ogata-cho, Hata-gun, Tosa Bay, Kochi Pref., Japan	FN677376	FN677438	FN677421	FN677476	
<i>Seniricinula squamosa</i> (Pease, 1868)		MNHN20094861	Cavite, Manila Bay, Philippines, 14°23'N, 120°49'E. intertidal.	NP	NP	NP	NP	
<i>Stramonita haemastoma</i> (Linnaeus, 1767)*		BAU00969	S. Marinella, Italy, 42°1'N, 11°54'E. intertidal.	FM999090	FM999121	-	NP	
<i>Thalassa aculeata</i> (Deshayes, 1844)		BMNH 20070631	Touho, North Province, New Caledonia	FN677374	FN677426	FN677422	FN677477	
<i>Thais nodosa</i> (Linnaeus, 1758)*		BMNH 20070652	Matrakni Point, 30 km W of Takoradi, Ghana	FN677373	FN677425	EU391579	EU391566	
Trophoninae		<i>Leptotrophon surprisensis</i> Houart, 1995	MNHN 20098589	Chesterfield Plateau, Coral Sea. EBISCO 2005, st. DW2610, 19°34'S, 158°41'E. 486-494 m.	FN651880	FN651925	GU575381	FN651991
		<i>Nipponotrophon echinus</i> (Dall, 1918)*	BMNH 20080034	Jogashima, Miura City, Sagami Bay, Kanagawa Pref., Japan	FN677377	FN677436	FN677420	FN677475
	<i>Pagodula sp.</i>	MNZ	Chatham Rise	-	NP	NP	NP	
	<i>Trophon geversianus</i> (Pallas, 1774)*	BAU00910	Playa Larralde, S Golfo de San Jose, Peninsula Valdes, Chubut Province, Argentina	FN651881	FN651926	FN651949	FN651992	
	<i>Trophon plicatus</i> (Lightfoot, 1786)	BMNH 19990293	Islet, NE shore of Isla Huemules, Golfo Elephantes, Region XI, Chile	FN677370	FN677439	EU391578	EU391547	
	<i>Trophon shackletoni</i> Hedley, 1911	BAU00949	Tethys Bay, Ross Sea, Antarctica. 74°41'S, 164°1'E, 29 m.	FN651882	FN651927	FN651950	FN651993	
	<i>Xymene pulcherrimus</i> (Finlay, 1930)	MNZ	Challenger Plateau, New Zealand.	-	NP	NP	-	
Tripterotyphinae	<i>Ponderia magna</i> Houart, 1988	BAU00104	Chesterfield Plateau, New Caledonia. EBISCO 2005, st. CP2596, 19°43'S, 158°37'E. 382 m.	NP	NP	NP	NP	
Typhinae	<i>Siphonochelus boucheti</i> Houart, 1991	MNHN 20095041	Banc Eponge, Norfolk Ridge, New Caledonia. NORFOLK2 2003, st. DW2081, 25°54'S, 168°22'E. 500-505 m.	FN651883	FN651928	GU575387	FN651994	
	<i>Siphonochelus pavlova</i> (Iredale, 1936)	MNHN 20098590	Lansdowne Plateau, Coral Sea. EBISCO 2005, st. DW2632, 21°05'S, 160°45'E. 297-378 m.	FN651884	FN651929	GU575388	FN651995	
	<i>Monstropyphis imperialis</i> (Keen & Campbell, 1964)	MNHN 20098449	S Banc Nova, New Caledonia. EBISCO 2005, st. DW2528, 22°49'S, 159°23'E. 320-345 m.	FN651888	FN651933	GU575389	FN651999	
	<i>Typhinellus labiatus</i> (de Cristofori & Jan, 1832)*	BAU00181	Barj el Mussar, Tunisia	FN651887	FN651932	FN651953	FN651998	

	<i>Typhisala grandis</i> Adams, 1855*	BAU00376	Isla San Josè, Panama. 8°18'N 79°3'W, 30.5 m.	FN651886	FN651931	FN651952	FN651997
Buccinidae	<i>Typhisopsis coronatus</i> Broderip, 1833*	BAU00396	Isla San Josè, Panama. 8°18'N 79°3'W, 30.5 m.	FN651885	FN651930	FN651951	FN651996
	<i>Buccinum undatum</i> Linnaeus, 1758	BMNH 20080004	Purchased in London, UK	FN677400	FN677455	FN677402	FN677456
Conidae	<i>Conus judaceus</i> Bergh, 1895	BMNH 20060424	Wimbi Beach, Pemba, Cabo Delgado Prov., Mozambique	FN677397	FN677452	FN677404	FN677458

Tabella 3. Specie incluse nell'analisi morfologica delle radule. Le specie tipo sono segnate con un asterisco, quelle segnate con † sono state escluse dall'analisi cladistica. Le immagini delle radule ottenute dalla letteratura sono indicate dal riferimento bibliografico, quelle ottenute sperimentalmente da "Coll. G. S. Herbert".

Table 3. Species included in the radular morphological analysis. Type species are marked with an asterisk, the ones marked with † were excluded from the cladistic analysis. Images obtained from literature are marked with the reference, the ones obtained experimentally with "Coll. G. S. Herbert".

Sottofamiglia/Genere	Specie	Riferimento bibliografico/ provenienza
Ergalataxinae		
Cronia	<i>Cronia avellana</i> (Reeve, 1846)	Coll. G. S. Herbert
Cytharomorula	<i>Cytharomorula gray</i> (Dall, 1889)	Houart (1995a)
Drupella	<i>Drupella cornus</i> (Röding, 1798)*	Coll. G. S. Herbert
Ergalatax	<i>Ergalatax crassulnata</i> (Hedley, 1915)	Coll. G. S. Herbert
Lataxiene	<i>Lataxiene blosvillei</i> (Deshayes, 1832)	Coll. G. S. Herbert
Lindapterys	<i>Lindapterys sanderi</i> Petuch, 1987*†	Nascimento de Barros (1990)
Maculotriron	<i>Maculotriron serriale</i> (Deshayes, 1834)	Houart (2001a)
Morula	<i>Morula uva</i> (Röding, 1798)*	Coll. G. S. Herbert
Muricodrupa	<i>Muricodrupa fiscella</i> (Gmelin, 1791)	Houart (1995a)
Orania	<i>Orania fusulus</i> (Brocchi, 1814)*	Houart (2001b)
Pascula	<i>Pascula muricata</i> (Reeve, 1846)	Houart (1995a)
Phrygiomurex	<i>Phrygiomurex sculpilis</i> (Reeve, 1844)*†	Ponder (1972b)
Spinidrupa	<i>Spinidrupa euracantha</i> (A. Adams, 1853)*	Houart (1994)
Trachypollia	<i>Trachypollia turricula</i> (Maltazan, 1884)	Coll. G. S. Herbert
Rapaninae		
Agnewia	<i>Agnewia tritoniformis</i> (Blainville, 1833)*	Coll. G. S. Herbert
Concholepas	<i>Concholepas concholepas</i> (Bruguère, 1789)*	Coll. G. S. Herbert
Cymia	<i>Cymia tecta</i> (Wood, 1828)*	Coll. G. S. Herbert
Dicathais	<i>Dicathais orbita</i> (Gmelin, 1791)*	Tan (2003)
Drupa	<i>Drupa ricinus</i> (Linnaeus, 1758)	Coll. G. S. Herbert
Drupina	<i>Drupina grossularia</i> (Röding, 1798)*	Kool (1987)
Mancinella	<i>Mancinella alouina</i> (Röding, 1798)*	Kool (1993a)
Nassa	<i>Nassa sarta</i> (Bruguère, 1789)*	Fujioka (1985)
Neothais	<i>Neothais harpa</i> (Conrad, 1837)	Coll. G. S. Herbert
Phycotais	<i>Phycotais reticulata</i> (Quoy and Gaimard, 1833)*	Tan (2003)
Pinaxia	<i>Pinaxia coronata</i> (H. Adams, 1853)*	Fujioka (1985)
Plicopurpura	<i>Plicopurpura patula</i> (Linnaeus, 1758)	Coll. G. S. Herbert
Purpura	<i>Purpura persica</i> (Linnaeus, 1758)*	Kool (1987)
Rapana	<i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)	Houart (2001b)
Reishia	<i>Reishia bronni</i> (Dunker, 1860)	Choe and Park (1997)
Semiricinula	<i>Semiricinula turbinoides</i> (Blainville, 1832)*†	Fujioka (1985)
Stramonita	<i>Stramonita haemastoma</i> (Linnaeus, 1758)*	Coll. G. S. Herbert
Thais	<i>Thais nodosa</i> (Linnaeus, 1758)*	Kool (1993a)
Thalessa	<i>Thalessa aculeata</i> (Deshayes & Mine-Edwards, 1844)*†	Fujioka (1985)
Tribulus	<i>Tribulus planospira</i> (Lamarck, 1822)*	Kool (1993a)
Vexilla	<i>Vexilla vexillum</i> (Gmelin, 1791)*	Kool (1993a)
Muricinae		
Attiliosa	<i>Attiliosa nodulosa</i> (Adams, 1855)*	Coll. G. S. Herbert
Bolinus	<i>Bolinus brandaris</i> (Linnaeus, 1758)*	Houart (2001b)
Bouchetia	<i>Bouchetia vaubanensis</i> (Houart, 1986)*	Houart & Heros (2008)
Calotrophon	<i>Calotrophon ostrearum</i> (Conrad, 1846)	Coll. G. S. Herbert
Chicomurex	<i>Chicomurex superbus</i> (Sowerby, 1889)*	Ekawa (1990)
Chicoreus	<i>Chicoreus ramosus</i> (Linnaeus, 1758)*	Coll. G. S. Herbert
Dermomurex	<i>Dermomurex pauperculus</i> (C. B. Adams, 1850)	Coll. G. S. Herbert
Haustellum	<i>Haustellum haustellum</i> (Linnaeus, 1758)*	Ponder & Vokes (1988)
Hexaplex	<i>Hexaplex chicoreus</i> (Gmelin, 1791)*	Ponder & Vokes (1988)
Ingensia	<i>Ingensia ingens</i> (Houart, 1987)*	Houart (2001a)
Murex	<i>Murex brevispina</i> Lamarck, 1822	Coll. G. S. Herbert
Muricanthus	<i>Muricanthus radix</i> (Gmelin, 1791)*	Coll. G. S. Herbert
Naquetia	<i>Naquetia triqueter</i> (Born, 1778)*†	Vokes (1974)
Poirieria	<i>Poirieria zelandica</i> (Quoy & Gaimard, 1833)*	Marshall & Houart (1995)
Pterochelus	<i>Pterochelus undosus</i> (Vokes, 1993)	Vokes (1993)
Pteryarchia	<i>Pteryarchia bibbeyi</i> (Radwin & D'Attilio, 1976)	Houart (1995b)
Pterynotus	<i>Pterynotus havanensis</i> Vokes, 1970	Pimenta et al (2008)
Purpurellus	<i>Purpurellus pinniger</i> (Broderip, 1833)†	Emerson & D'Attilio (1969)
Siratus	<i>Siratus beaulti</i> (Fischer & Bernardi, 1857)	Coll. G. S. Herbert
Vokesimurex	<i>Vokesimurex messorius</i> (Sowerby, 1841)*	Ponder & Vokes (1988)
Muricopsinae		
Acanthotrophon	<i>Acanthotrophon sorenseni</i> Hertlein & Strong, 1951*	Coll. G. S. Herbert
Favartia	<i>Favartia alveata</i> (Kiener, 1842)	Coll. G. S. Herbert
Homalocantha	<i>Homalocantha digitata</i> (Sowerby, 1841)	Coll. G. S. Herbert
Maxwellia	<i>Maxwellia gemma</i> (Sowerby, 1879)*	Coll. G. S. Herbert
Murexsul	<i>Murexsul zeteki</i> (Hertlein & Strong, 1951)	Coll. G. S. Herbert
Muricopsis	<i>Muricopsis cristatus</i> (Brocchi, 1814)*	Coll. G. S. Herbert
Pazinotus	<i>Pazinotus stimpsonii</i> (Dall, 1889)*	Houart & Heros (2008)
Pradoxia	<i>Pradoxia confirmata</i> (Fernandes & Rolán, 1990)*	Houart (1996b)
Rolandiella	<i>Rolandiella scotti</i> (Marshall and Burch, 2000)*	Marshall & Burch (2000)
Ocenebrinae		
Acanthina	<i>Acanthina monodon</i> (Pallas, 1774)*	Wu (1985)
Acanthinucella	<i>Acanthinucella punctulata</i> (Sowerby, 1835)*	Coll. G. S. Herbert
Africanella	<i>Africanella isaacsii</i> (Houart, 1984)*	Vermeij & Houart (1999)
Austrotrophon	<i>Austrotrophon cerrosensis</i> (Dall, 1891)*	Houart (2010)
Ceratostoma	<i>Ceratostoma rorifluum</i> (Adams & Reeve, 1849)	Coll. G. S. Herbert

Chicocenebra	<i>Chicocenebra gubbi</i> (Reeve, 1846)*	Houart (1996)
Chorus	<i>Chorus giganteus</i> (Lesson, 1831)*†	Coll. G. S. Herbert
Eupleura	<i>Eupleura caudata</i> (Say, 1822)*	Coll. G. S. Herbert
Forreria	<i>Forreria belcheri</i> (Hinds, 1844)*	Kool (1993a)
Hadriania	<i>Hadriania craticulata</i> Bucquoy and Dautzenberg, 1882*	Coll. G. S. Herbert
Inermicosta	<i>Inermicosta inermicosta</i> (Vokes, 1964)*	Coll. G. S. Herbert
Jaton	<i>Jaton decussatus</i> (Gmelin, 1791)*	Vermeij & Houart (1996)
Mexacanthina	<i>Mexacanthina lugubris</i> (Sowerby, 1831)*	Coll. G. S. Herbert
Nucella	<i>Nucella wahlbergi</i> (Krauss, 1848)	Coll. G. S. Herbert
Ocenebra	<i>Ocenebra erinacea</i> (Linnaeus, 1758)*	Coll. G. S. Herbert
Ocenotrophon	<i>Ocenotrophon painei</i> (Dall, 1904)*†	D'Attilio (1980)
Ocinebrina	<i>Ocinebrina edwardsii</i> (Payraudeau, 1826)	Coll. G. S. Herbert
Pteropurpura	<i>Pteropurpura macroptera</i> (Deshayes, 1839)*	Coll. G. S. Herbert
Pterorytis	<i>Pterorytis hamatus</i> (Hinds, 1844)*†	Emerson (1985)
Roperia	<i>Roperia poulsoni</i> (Carpenter, 1864)*	Coll. G. S. Herbert
Urosalpinx	<i>Urosalpinx haneti</i> (Petit, 1856)*	Coll. G. S. Herbert
Vaughtia	<i>Vaughtia dunckeri</i> (Krauss, 1848)	Coll. G. S. Herbert
Vitularia	<i>Vitularia salebrosa</i> (King & Broderip, 1832)	Coll. G. S. Herbert
Xanthochorus	<i>Xanthochorus cassidiformis</i> (Blainville, 1832)*	Coll. G. S. Herbert
Zacatrophon	<i>Zacatrophon beebei</i> (Hertlein & Strong, 1948)*	Houart (2010)
Trophoninae		
Abyssotrophon	<i>Abyssotrophon hadalis</i> (Sysoev, 1992)†	Egorov (1993)
Boreotrophon	<i>Boreotrophon bentleyi</i> Dall, 1908	Coll. G. S. Herbert
Conchatalos	<i>Conchatalos lacrima</i> (Houart, 1991)*	Houart (1995c)
Coronium	<i>Coronium coronatum</i> (Penna-Neme and Leme, 1978)*	Pastorino et al (2007)
Gemixystus	<i>Gemixystus leptos</i> (Houart, 1995)	Houart (2004)
Leptotrophon	<i>Leptotrophon caroae</i> Houart, 1995*	Houart (1995)
Nipponotrophon	<i>Nipponotrophon makassarensis</i> Houart, 1984	Houart (1984)
Nodulotrophon	<i>Nodulotrophon scolopax</i> (Watson, 1882)	Pastorino (2002b)
Pagodula	<i>Pagodula carduelis</i> (Watson, 1882)	Marshall & Houart (1995)
Scabrotrophon	<i>Scabrotrophon lasius</i> (Dall, 1919)	Coll. G. S. Herbert
Tromina	<i>Tromina dispectata</i> Dell, 1990*†	Bouchet & Waren (1985)
Trophon	<i>Trophon geversianus</i> (Pallas, 1774)*	Coll. G. S. Herbert
Trophonopsis	<i>Trophonopsis tenuisculptus</i> Carpenter, 1866	Coll. G. S. Herbert
Xymene	<i>Xymene plebeius</i> (Hutton, 1873)*	Pastorino & Harasewych (2000)
Xymenopsis	<i>Xymenopsis buccineus</i> (Lamarck, 1816)	Coll. G. S. Herbert
Haustrinae		
Bedeava	<i>Bedeava paivae</i> (Crosse, 1864)*	Coll. G. S. Herbert
Haustrum	<i>Haustrum haustorium</i> (Gmelin, 1791)*	Tan (2003)
Typhinae		
Haustellotyphis	<i>Haustellotyphis cumingii</i> (Broderip, 1833)*	Coll. G. S. Herbert
Laevityphis	<i>Laevityphis bullisi</i> Gertman, 1969†	D'Attilio & Hertz (1988)
Monstrototyphis	<i>Monstrototyphis singularis</i> Houart, 2002	Houart (2002b)
Siphonochelus	<i>Siphonochelus boucheri</i> Houart, 1991	Houart (1991b)
Typhina	<i>Typhina belcheri</i> Broderip, 1833*†	Houart (2002b)
Typhinellus	<i>Typhinellus labiatus</i> (de Cristofori & Jan, 1832)*†	D'Attilio (1982)
Typhis	<i>Typhis philippensis</i> Watson, 1883†	D'Attilio & Hertz (1988)
Typhisala	<i>Typhisala grandis</i> (A. Adams, 1855)*	Coll. G. S. Herbert
Typhisopsis	<i>Typhisopsis coronatus</i> (Broderip, 1833)†	D'Attilio & Hertz (1988)
Tripterotyphinae		
Ponderia	<i>Ponderia canalifera</i> (Sowerby, 1841)†	D'Attilio and Hertz (1988)
Prototyphis	<i>Prototyphis angasi</i> (Crosse, 1863)*†	D'Attilio and Hertz (1988)
Tripterotyphis	<i>Tripterotyphis lowei</i> (Pilsbry, 1931)*†	D'Attilio and Hertz (1988)

Tabella 4. Modelli di sostituzione nucleotidica utilizzati nelle analisi filogenetiche. α , parametro della forma della distribuzione Γ . I, proporzione di siti invariabili.

Table 4. Nucleotide substitution models used in phylogenetic analysis. α , Γ distribution shape parameter. I, proportion of invariable sites.

Partizione	Modello di sostituzione nucleotidica	α	I
12S	GTR + I + G	0.5733	0.2503
16S	GTR + I + G	0.4846	0.4333
28S	GTR + I + G	0.4657	0.6575
12S+16S	GTR + I + G	0,5665	0,3828
12S+16S+28S	GTR + I + G	0,6120	0,5855
COI 1a posizione	SYM + G	0.0961	-
COI 2a posizione	GTR + G	0.1200	-
COI 3a posizione	GTR + I + G	0.5675	0
COI 1a e 2a posizione	GTR + I + G	0,1658	0,1330
Allineamento completo	GTR + I + G	0.5251	0.5909

3 Risultati

3.1 Rappresentatività filogenetica del campione

Il *dataset* utilizzato per le analisi filogenetiche include 118 taxa, 32 dei quali sono esemplari di specie tipo. 8 generi nominotipici sono rappresentati nei 71 inclusi nel *dataset*.

I *funnel plot* in Figura 10 mostrano i limiti di confidenza del 95% e la media dei valori di AvTD e VarTD ottenuti dall'estrazione di 1000 campioni di dimensioni comprese tra 80 e 120 taxa estratti casualmente dalla *masterlist*. La classificazione adottata è disponibile sul *World Register of Marine Species* (Appeltans et al., 2010), e la *masterlist* è riportata in Appendice (Tabella A5). Nel grafico di AvTD il parametro del campione sperimentale è compreso tra la media e il limite inferiore di confidenza del 95%, mentre in quello di VarTD tra il limite inferiore dell'intervallo di confidenza del 95% e il minimo. Entrambe le statistiche, quindi, supportano la rappresentatività filogenetica del campione per la famiglia dei muricidi. Il valore di I_E è di 0.0858, e indica una differenza molto piccola tra il *dataset* sperimentale e un ideale *dataset* privo di sbilanciamento nella rappresentatività del campione.

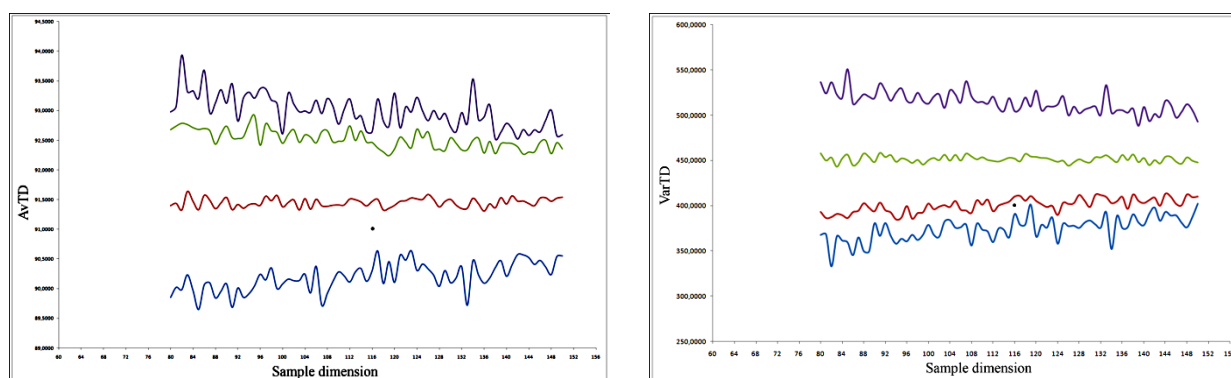


Figura 10. Funnel plots dei valori di AvTD e VarTD per il *dataset* in esame. Grafici ottenuti con 1000 estrazioni casuali di dimensioni S dalla *masterlist* dei Muricidae. Le linee nel grafico di AvTD, dall'alto verso il basso, rappresentano: valore massimo di AvTD per ogni classe di dimensioni del campione, limite massimo dell'intervallo di confidenza del 95%, media, limite minimo dell'intervallo di confidenza del 95%. Le linee nel grafico di VarTD, dall'alto verso il basso, rappresentano: valore massimo del limite di confidenza del 95%, media, valore minimo dell'intervallo di confidenza del 95%, valore minimo di VarTD per ogni classe di dimensioni del campione. I valori ottenuti per il *dataset* sperimentale sono indicati con un punto nero.

Figure 10. Funnel plots of the AvTD and VarTD values in the experimental dataset. Plots were obtained after 1000 replicates of the 1000 random extractions for each S dimension from the Muricidae *masterlist*. Lines in the graph of AvTD, from up to down, represent: maximum value of AvTD for each class of sample dimensions, maximum limit of the 95% confidence limit, mean, minimum limit of the 95% confidence limit. Lines in the graph of VarTD, from up to down, represent: maximum value of 95% confidence limit, mean, minimum value of the 95% confidence value, minimum value of VarTD for each class of sample dimensions. Values estimated from the experimental dataset are represented with a black dot

3.2 Analisi del dataset molecolare

3.2.1 Analisi delle sequenze

Nelle analisi sono state utilizzate 118 specie, dalle quali sono state ricavate 448 sequenze. Per 94 di queste specie sono stati ottenuti i quattro geni, le altre 24 sono state incluse solamente nelle analisi dei singoli geni. Le sequenze dei geni ribosomiali 12S, 16S e 28S sono state allineate rispettivamente in matrici di 619, 830 e 1522 paia di basi. Con la rimozione delle regioni ad alta variabilità queste matrici sono state ridotte a 527, 701 e 1467 paia di basi, corrispondenti rispettivamente all'85%, 84% e 96% dell'allineamento iniziale. Combinando i quattro gruppi di sequenze è stato ottenuto un allineamento complessivo di 3353 paia di basi.

La matrice ottenuta contiene 2080 caratteri costanti, 232 caratteri variabili non informativi per la parsimonia e 1041 caratteri variabili informativi. Il valore di χ^2 ottenuto dall'analisi delle sequenze ($P=0.996$) non mostra una rilevante eterogeneità nella distribuzione dei diversi nucleotidi, e il valore di ENC (42,2) permette di escludere un disequilibrio nell'utilizzo dei diversi codoni nelle sequenze di COI.

I grafici di saturazione delle distanze p (percentuale dei siti diversi) rispetto alle transizioni e alle transversioni (Appendici, Figura A1) evidenziano che nessuno dei geni utilizzati è soggetto a saturazione. Le rette d'interpolazione approssimano significativamente tutti i grafici, pertanto nessuna posizione nucleotidica è stata esclusa dalle analisi.

3.2.2 Analisi dei singoli geni

Le analisi dei singoli geni hanno fornito topologie generalmente poco risolte, sebbene in alcuni casi, a seconda della capacità risolutiva del gene, sia stato ottenuto un buon valore di supporto per alcune delle sottofamiglie (Appendici, Figure A4-A6). Nelle topologie ottenute dall'analisi del 16S e del 28S, la monofilia dei muricidi ha ottenuto un elevato valore di supporto, mentre in quelle del 12S e della COI *Buccinum undatus* è incluso all'interno del clade dei muricidi.

Le Coralliophilinae sono l'unica sottofamiglia il cui clade ha ottenuto un alto o moderato valore di supporto in tutte le topologie, mentre tutte le altre sono polifiletiche in almeno una delle analisi. Le Ergalataxinae e le Hausrinae sono monofiletiche nelle analisi dei geni mitocondriali 12S e 16S, ma non in quelle della COI e del 28S. Le analisi dei geni ribosomiali 12S, 16S e 28S hanno risolto la monofilia delle Rapaninae, mentre la stessa sottofamiglia appare polifiletica nell'analisi della COI. Per quanto riguarda le Muricinae, una parte dei generi forma un clade supportato da tutte

le analisi, mentre gli altri non vi sono inclusi e si trovano in posizioni variabili secondo la topologia. Nelle Ocenebrinae il genere *Vitularia*, considerato appartenente a questa sottofamiglia, non si trova mai nel clade che include tutte le altre specie, le quali invece sono monofiletiche con un buon supporto nella topologia del 12S e dalla COI. La monofilia delle Typhinae è risolta solamente nell'analisi del 28S, ma con un valore di supporto insufficiente. Le sottofamiglie Trophoninae e Muricopsine sono polifiletiche in tutte le analisi.

Tabella 5. Risultati dei test Akaike Information Criterion (AIC) e Bayes Factor (BF) sui diversi schemi di partizione. Il miglior schema è rappresentato dal minor valore di AIC e dal più alto BF. EML, Estimated Marginal Likelihood; K, numero di gradi di libertà.

Table 5. Results of Akaike Information Criterion (AIC) and Bayes Factors (BF) tests over the different partition schemes. The best scheme is represented by the minor value of AIC and by the highest BF. EML, Estimated Marginal Likelihood; K, number of free parameters.

Schema di partizione	EML	N° partizioni	K	AIC	BF					
					PS01	PS02	PS03	PS04	PS05	PS06
PS01	-58268,5	2	381	117299	-	581,54	786,16	788,7	928,53	1222,75
PS02	-57977,73	3	576	117107,46	-	-	204,62	207,16	637,76	931,98
PS03	-57875,42	4	770	117290,84	-	-	-	2,54	535,45	829,67
PS04	-57874,15	5	961	117670,3	-	-	-	-	534,18	828,4
PS05	-57339,97	7	1342	117363,94	-	-	-	-	-	294,22
PS06	-57045,75	9	1723	115814,5	-	-	-	-	-	-

3.2.3 Scelta dello schema di partizione e risultati dell'analisi Bayesiana

La codifica dei gap ha generato una matrice di 142 caratteri binari, che aggiunta a quella dei caratteri nucleotidici forma un allinamento totale di 3495 caratteri. Negli schemi di partizione PS01-PS04 la matrice dei gap di tutti i geni non è stata divisa in altre partizioni. Nello schema di partizione PS05 è stata divisa in due: quelli dei geni ribosomali mitocondriali (12S e 16S, 97 caratteri) e quelli del 28S (45 caratteri). Nello schema di partizioni PS06 i gap dei geni ribosomali mitocondriali sono stati ripartiti in due gruppi (12S, 57 caratteri, 16S, 40 caratteri).

In Tabella 5 sono elencati i risultati del AIC e del BF per la scelta dello schema di partizione migliore per l'analisi filogenetica. Il valore minore per l'AIC e quelli più alti per il BF sono stati ottenuti per lo schema di partizione PS06. Entrambi i test supportano il modello di partizione più complesso, composto di sei partizioni per i geni ribosomali (tre per le sequenze, più tre per i rispettivi gap) e le tre posizioni nucleotidiche nel codone della COI. Il risultato dell'analisi filogenetica corrispondente a questo schema è rappresentato in Figura 11, dove sono riportate anche le annotazioni utilizzate nella discussione dei risultati.

Nella topologia ottenuta dall'analisi Bayesiana del *dataset* concatenato PS06, utilizzando *C. judaceus* come radice, i muricidi costituiscono un gruppo monofiletico (Nodo A) di cui *B. undatus* è il *sister group*.

I nodi maggiormente supportati all'interno della famiglia sono quelli che definiscono i cladi delle Coralliophilinae (Clade C), delle Rapaninae (Clade D), delle Ergalataxinae (Clade E), delle Typhinae (Clade O) e delle Haustrinae (Clade Q). L'elevato supporto e la composizione in specie di questi cladi supportano la monofilia delle sottofamiglie secondo la loro definizione tradizionale. Gli altri cladi dotati di un buon supporto statistico contengono parte delle restanti sottofamiglie, in disaccordo con la classificazione tradizionale. Le specie delle Muricinae si trovano raggruppate nel clade B (generi *Chicoreus*, *Chicomurex*, *Muricanthus*, *Naquetia*, *Haustellum*, *Murex*, *Siratus*, *Vokesimurex*), il quale si trova alla base di tutte le specie muricidi, e dai cladi F (*Dermomurex*, *Aspella*), I (*Pteryarchia*, *Perynotus*), M (*Pterynotus*) e alla base del clade H (*Attiliosa*), formando un gruppo chiaramente polifiletico. Anche le Muricopsinae sono polifiletiche: i generi *Muricopsis* e *Favartia* sono inclusi nel clade H, mentre *Homalocantha* e *Acanthotropon* compaiono in due linee filetiche indipendenti. Il nodo J definisce un clade non sufficientemente supportato contenente alcune specie di Trophoninae, mentre la specie antartica *Trophon shackletoni* non appartiene a questo gruppo, ma si trova alla base del clade P. Tutte le specie di Ocenebrinae, escluso il genere *Vitularia* (Clade N), si trovano nel clade L, il quale ha ottenuto un buon valore di supporto. L'unica specie di Trppterotyphinae presente nel *dataset*, *Ponderia magna*, si trova alla base del nodo P come *sister group* delle Haustrinae.

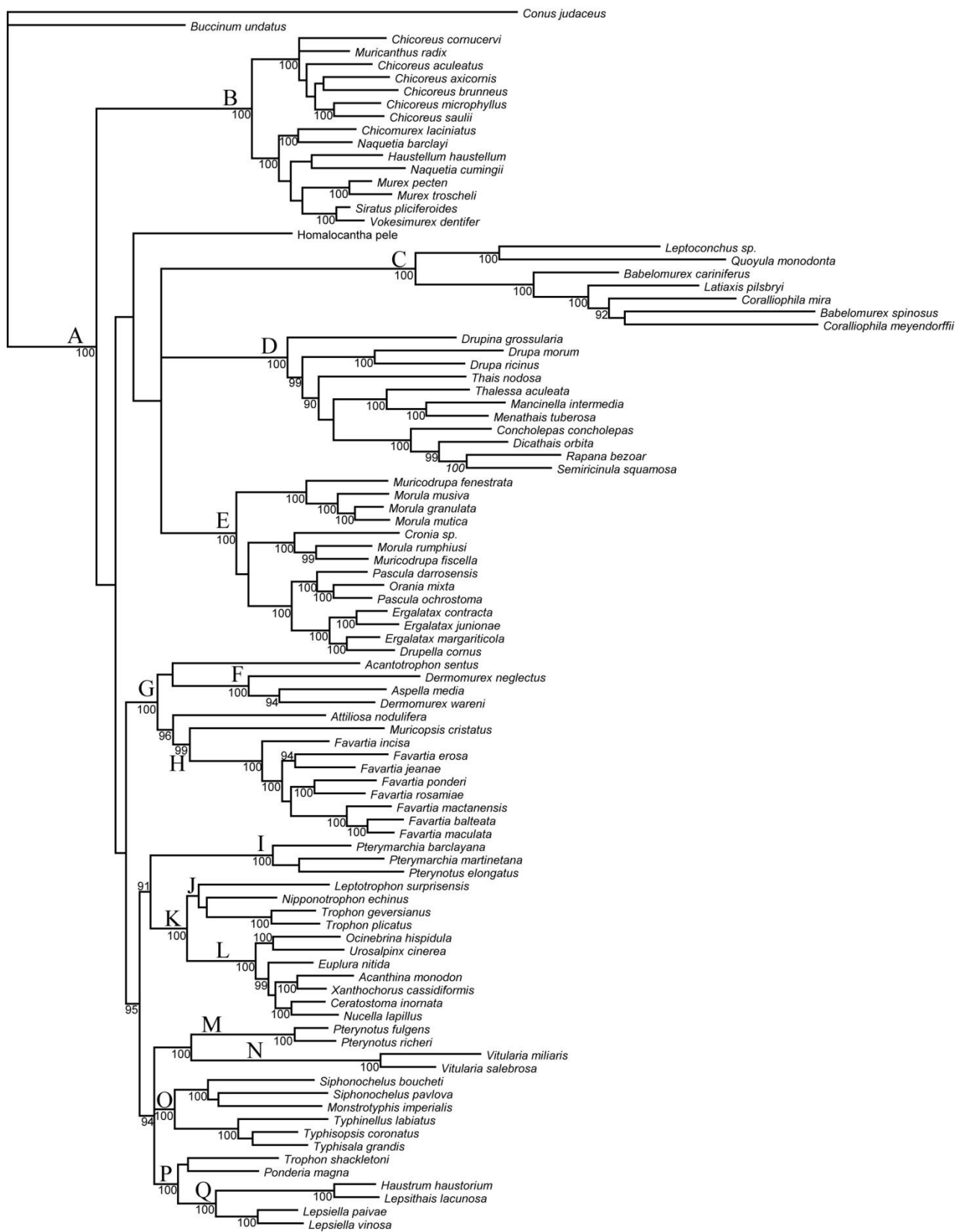


Figura 11. Topologia ottenuta dall'analisi bayesiana del dataset partizionato secondo lo schema PS06 (si veda Materiali e Metodi). Per la costruzione dell'albero di consenso (*Majority-rule consensus*) sono state utilizzate solamente le topologie campionate dopo il raggiungimento della stazionarietà ($2,5 \times 10^7$ generazioni). Per la spiegazione dei nodi contrassegnati con le lettere (A-Q) si faccia riferimento al testo.

Figure 11. Topology obtained from the Bayesian analysis of the PS06 partitioning scheme (see materials and methods). To construct the consensus tree (*Majority rule consensus*) only topologies sampled after stationarity ($2,5 \times 10^7$ generations) were used. See text for explications of the nodes marked with a letter.

3.2.4 Stima delle datazioni dei cladi

Nell'analisi preliminare della datazione dei cladi sono state campionate 30000 topologie. Le 22500 campionate dopo il raggiungimento della convergenza sono state utilizzate per costruire l'albero di consenso (Figura 12). La topologia ottenuta differisce parzialmente rispetto a quella ricavata dalle analisi filogenetiche, molto probabilmente per l'utilizzo di partizioni diverse. La differenza principale è la posizione basale delle Coralliophilinae rispetto al clade dei muricidi, all'interno del quale Ergalataxinae e Rapaninae sono separate rispetto a tutte le altre sottofamiglie.

Il nodo più antico rappresenta la divergenza tra le Coralliophilinae e tutti gli altri muricidi (circa 103 Ma), seguito dalla separazione tra l'antenato comune di Rapaninae ed Ergalataxinae e quello delle restanti sottofamiglie (circa 90 Ma). L'origine delle Muricinae *sensu stricto* (Clade B) è datato a circa 73 Ma, seguito da Muricopsinae + Aspellinae (circa 69 Ma) e Typhinae (circa 55 Ma). L'antenato comune di Trophoninae e Ocenebrinae compare circa 58 Ma, mentre la divergenza delle due linee è stimata per circa 43 Ma. La sottofamiglia delle Haustrinae è la più recente secondo le stime (41 Ma), separatasi da un ipotetico gruppo di muricidi antartici rappresentato da *Trophon shackletoni*.

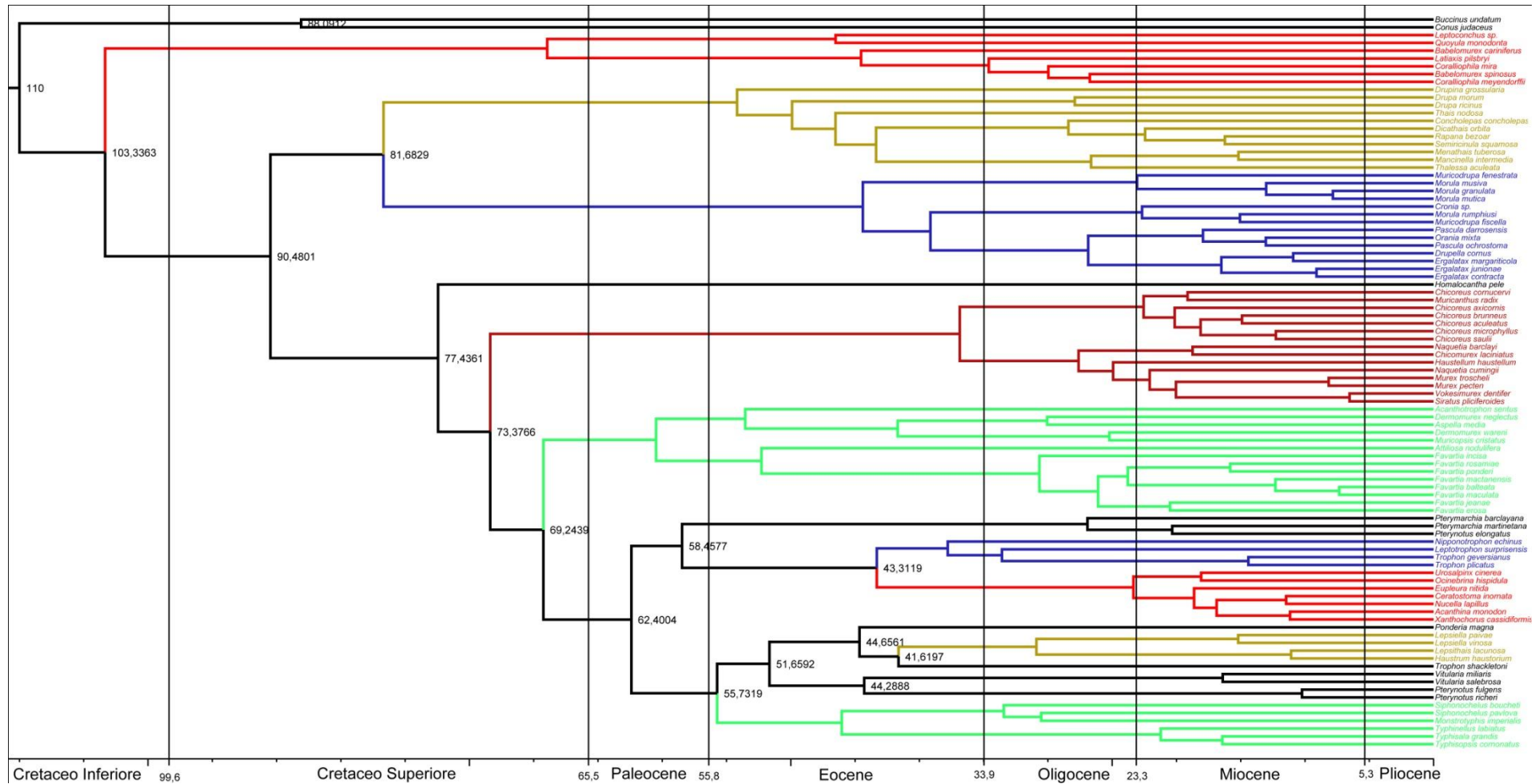


Figura 12. Albero ultrametrico ottenuto dall'analisi del dataset molecolare calibrando un orologio molecolare con la datazione dei più antichi muricidi fossili conosciuti. La topologia rappresenta il consenso (*Maj-rule*) degli alberi campionati dopo la convergenza ($2,5 \times 10^7$ generazioni). I numeri rappresentano le stime della datazione per i nodi in cui sono riportati. I valori di supporto non sono riportati.

Figure 12. Ultrametric tree obtained from the analysis of molecular dataset using a molecular clock calibrated with the age of the oldest known fossil of muricids. The topology represents the consensus (*Maj-rule*) of the trees sampled after convergence ($2,5 \times 10^7$ generations). Numbers represent estimations of nodes ages. Support values are not reported.

3.3 Morfologia radulare

Le radule di 50 campioni sono state ottenute sperimentalmente, mentre quelle di 68 specie sono state osservate da immagini disponibili in letteratura. La nomenclatura utilizzata per descrivere la radula è illustrata nell'Introduzione. Rispetto al metodo tradizionale, la definizione di area marginale è estesa a tutta la superficie tra la base della cuspidale laterale e la base di quella marginale (o il margine esterno della base, quando la cuspidale marginale è assente), e le cuspidi marginali sono distinte dalle cuspidi aggiuntive che compaiono posteriormente.

3.3.1 Descrizione della morfologia radulare

Ergalataxinae – Per descrivere le caratteristiche morfologiche delle radule delle *Ergalataxinae* sono state utilizzate cinque specie (Figura 13), di cui due provenienti da esemplari di specie tipo (*Drupella cornus*, *Morula uva*). I denti laterali non esibiscono alcuna variabilità, sono tutti monocuspidati a forma di falchetto e hanno una base allargata articolata in prossimità del margine del dente centrale. L'unica eccezione è rappresentata dai denti laterali di *D. cornus*, i quali sono particolarmente lunghi (si veda Kool, 1993a) e dotati di una fitta denticolazione alla base.

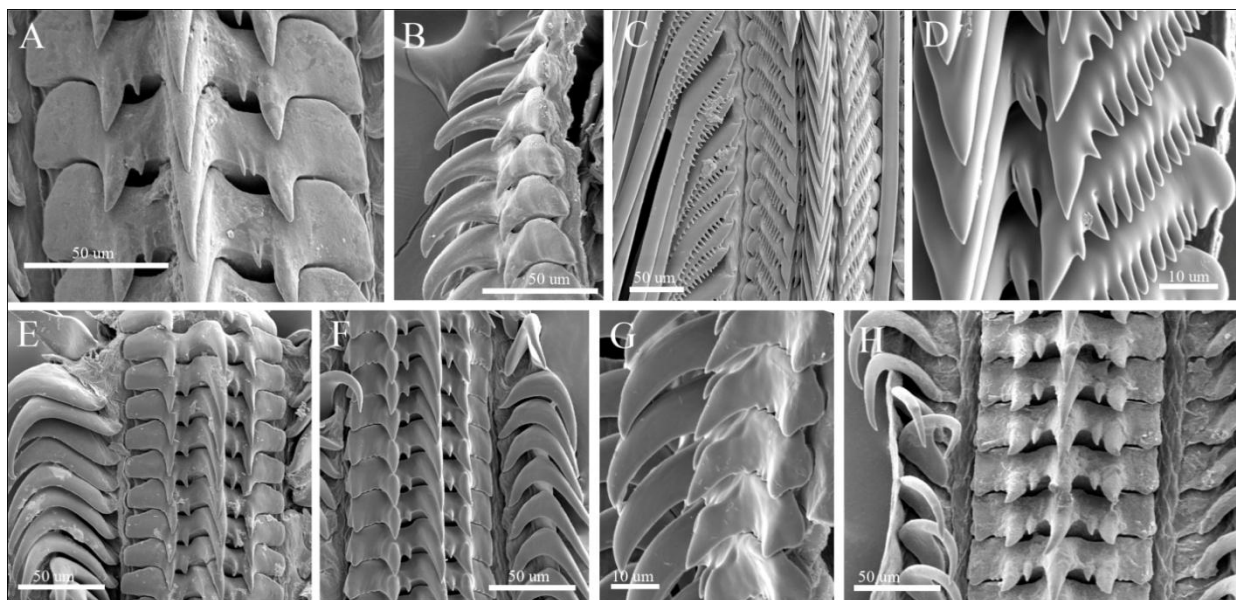


Figura 13. Radule di *Ergalataxinae*. A, *Cronia avellana*. B, *Cronia avellana*, vista laterale. C, *Drupella cornus*. D, *Drupella cornus*, dettaglio del denticolo interlaterale. E, *Ergalatax crassulnata*. F, *Lataxiena blosvillei*. G, *Lataxiena blosvillei*, vista laterale. H, *Morula uva*.

Figure 13. Radulae of *Ergalataxinae*. A, *Cronia avellana*. B, *Cronia avellana*, lateral view. C, *Drupella cornus*. D, *Drupella cornus*, detail of the interlateral denticle. E, *Ergalatax crassulnata*. F, *Lataxiena blosvillei*. G, *Lataxiena blosvillei*, lateral view. H, *Morula uva*.

Il dente rachidiano di *Cronia avellana*, *Ergalatax crassulnata* e *Lataxiena blosvillei* possiede una cuspidale centrale di lunghezza doppia rispetto alle cuspidi laterali, ed ha una forma snella, appuntita e curva verso il basso. La sezione della cuspidale è molto squadrata alla base e si solleva verso l'alto accentuando la sua curvatura. La cuspidale centrale di *M. uva* ha una base di forma approssimativamente triangolare e dalla curvatura meno accentuata, mentre quella di *D. cornus* è molto appiattita dorso-ventralmente e larga alla base.

Le cuspidi laterali sono piccole e leggermente curve verso l'esterno, l'ILD è indipendente rispetto alle cuspidi laterali e di dimensioni particolarmente ridotte. In alcuni denti rachidiani l'ILD di *Cronia avellana* e *Drupella cornus* si sdoppia in due piccoli denticoli, che possono occasionalmente unirsi in una singola punta distale.

L'area marginale di *C. avellana* ed *E. crassulnata* è ampia e priva di denticoli. In *L. blosvillei* e *M. uva* l'area marginale è squadrata, termina esternamente con una piccola cuspidale marginale ed è dotata di una leggera denticolazione. In *D. cornus* l'area marginale non può essere distinta e la forma del rachidiano non corrisponde a nessuno dei modelli. Lungo il margine esterno delle cuspidi laterali si trova una fila di denticoli, che termina con una piccola cuspidale, considerata quella marginale, e un piccolo lobo al limite esterno del rachidiano. Il profilo della base del rachidiano di *C. avellana* ed *E. crassulnata* è ondulato, i picchi corrispondono alla base delle cuspidi maggiori, e le depressioni all'area marginale e allo spazio tra cuspidi laterali e centrale. In *L. blosvillei* e *M. uva* questo profilo è meno accentuato. La base del rachidiano di *D. cornus* è indistinguibile rispetto alle cuspidi a causa della forma peculiare.

Rapaninae – Sei esemplari di *Rapaninae*, di cui tre appartenenti a specie tipo, sono stati utilizzati per ottenere le radule rappresentate in Figura 14. I denti laterali non mostrano particolari differenze interspecifiche, né rilevanti difformità rispetto a quelli degli altri muricidi.

La cuspidale centrale del dente rachidiano è appuntita e più lunga delle cuspidi laterali, ha una sezione approssimativamente triangolare e una base piuttosto ampia. La cuspidale centrale di *Plicopurpura patula* è divisa longitudinalmente da un solco centrale che parte dall'area posteriore della base della cuspidale e termina quasi in punta.

Le cuspidi laterali sono parallele a quella centrale, leggermente orientate verso l'esterno e dotate di una base molto larga. L'ILD è piccolo e addossato alle cuspidi laterali, ma la base resta indipendente. In *P. patula* le cuspidi laterali sono più piccole rispetto alle altre rapanine, e l'ILD è molto ridotto e distante da entrambe le cuspidi maggiori.

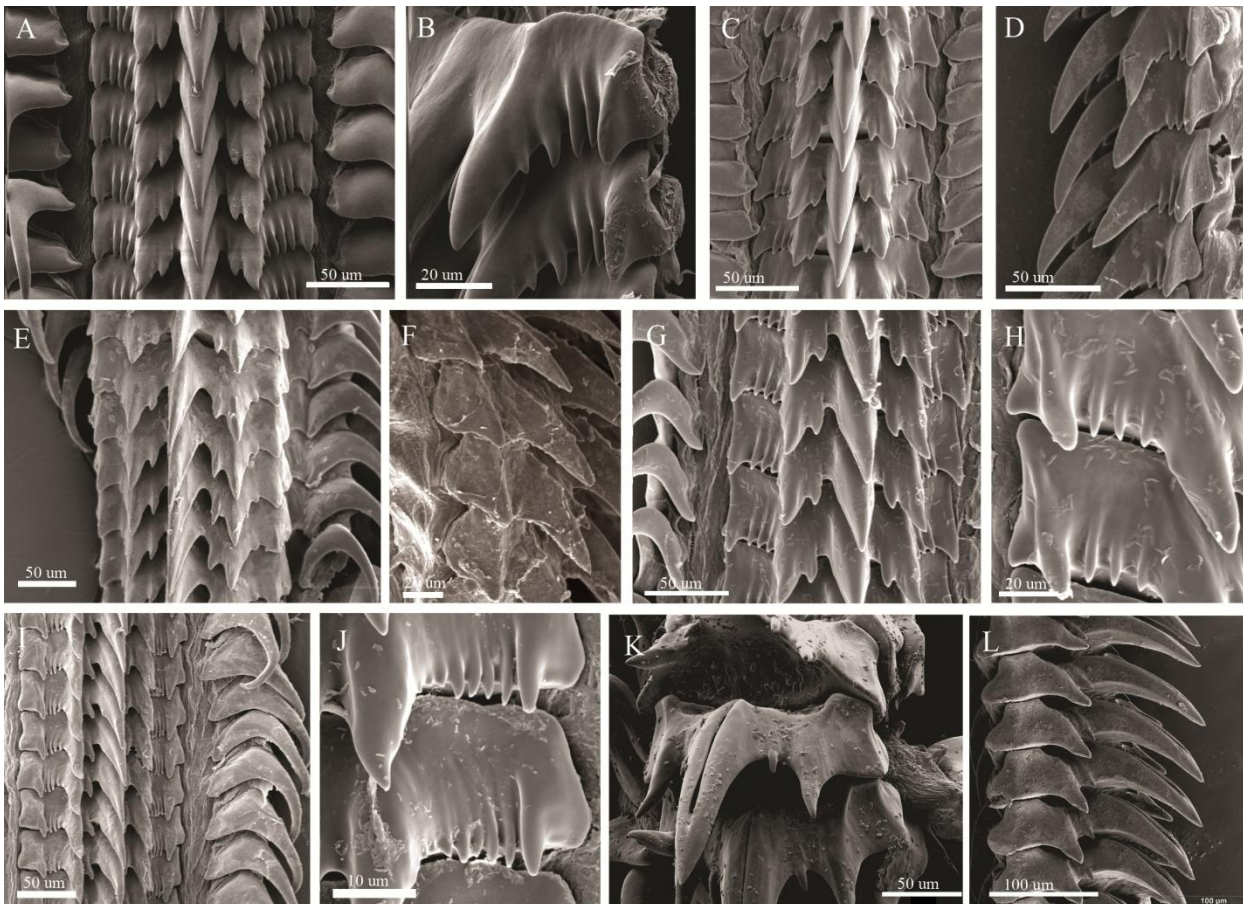


Figura 14. Radule di Rapaninae. A, *Agnewia tritoniformis*. B, *Agnewia tritoniformis*, vista laterale. C, *Concholepas concholepas*. D, *Concholepas concholepas*, vista laterale. E, *Cymia tecta*. F, *Cymia tecta*, vista laterale. G, *Drupa ricinus*. H, *Drupa ricinus*, vista laterale. I, *Neothais harpa*. J, *Neothais harpa*, vista laterale. K, *Plicopurpura patula*. L, *Plicopurpura patula*, vista laterale.

Figure 14. Radulae of Rapaninae. A, *Agnewia tritoniformis*. B, *Agnewia tritoniformis*, lateral view. C, *Concholepas concholepas*. D, *Concholepas concholepas*, lateral view. E, *Cymia tecta*. F, *Cymia tecta*, lateral view. G, *Drupa ricinus*. H, *Drupa ricinus*, lateral view. I, *Neothais harpa*. J, *Neothais harpa*, lateral view. K, *Plicopurpura patula*. L, *Plicopurpura patula*, lateral view.

L'area marginale è limitata da una cuspidе marginale ben formata e diretta parallelamente alle altre, la cui base corrisponde agli angoli esterni superiori della base del rachidiano. Tra la cuspidе laterale e quella marginale si trova un numero variabile di denticoli ben formati, che in alcuni casi risalgono il margine esterno della cuspidе laterale. In *P. patula* l'area marginale è priva di denticoli e manca una vera e propria cuspidе marginale. Oltre alla cuspidе marginale, l'estensione della base del rachidiano forma una piccola cuspidе aggiuntiva, ben visibile in *Drupa ricinus* e *Neothais harpa*.

La base del rachidiano ha una forma a "V" determinata dall'avanzamento della base della cuspidе centrale rispetto alle laterali e alle aree marginali. In *P. patula* la stessa forma è accentuata dalle estensioni delle aree marginali, le quali formano una sorta di spalla dove è articolato il rachidiano superiore. Inoltre la base del rachidiano presenta un'ampia cavità dietro la cuspidе centrale compresa tra le due estensioni dell'area marginale, una caratteristica assente nelle altre rapanine.

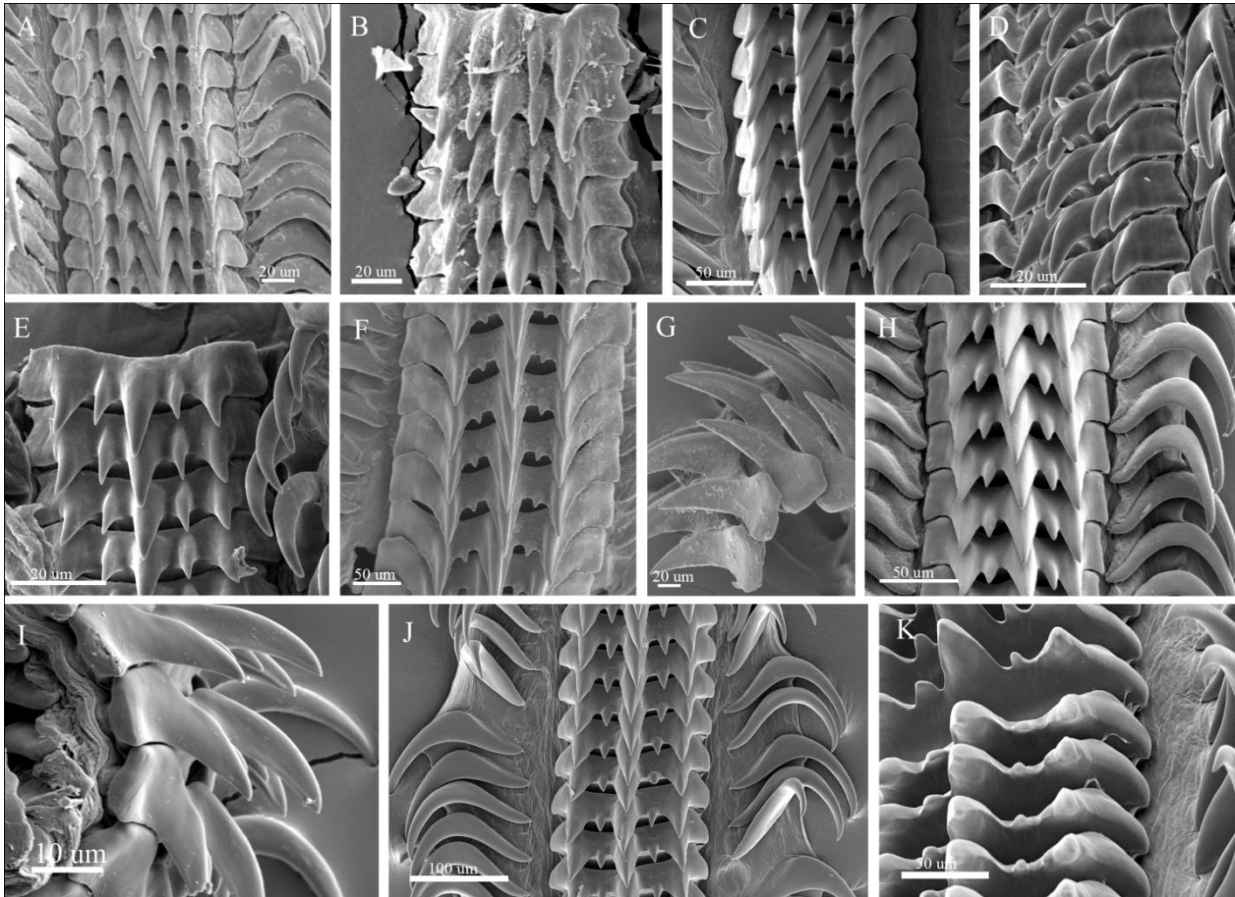


Figura 15. Radule di Muricinae. A, *Attiliosa nodulosa*. B, *Calotrophon ostrearum*. C, *Chicoreus ramosus*. D, *Dermomurex pauperculus*, vista laterale. E, *Dermomurex pauperculus*. F, *Murex brevispina*. G, *Murex brevispina*, vista laterale. H, *Muricanthus radix*. I, *Muricanthus radix*, vista laterale. J, *Siratus beauii*. K, *Siratus beauii*, vista laterale.
Figure 15. Radulae of Muricinae. A, *Attiliosa nodulosa*. B, *Calotrophon ostrearum*. C, *Chicoreus ramosus*. D, *Dermomurex pauperculus*, laterale view. E, *Dermomurex pauperculus*. F, *Murex brevispina*. G, *Murex brevispina*, laterale view. H, *Muricanthus radix*. I, *Muricanthus radix*, laterale view. J, *Siratus beauii*. K, *Siratus beauii*, laterale view.

Muricinae – Le radule ottenute per la sottofamiglia delle Muricinae sono sette, di cui tre ricavate da esemplari di specie tipo (Figura 15). I denti laterali sono simili a quelli degli altri muricidi, monocuspidati e a forma di falchetto.

La cuspidata centrale del dente rachidiano ha una sezione quasi triangolare, e, in alcune specie, una base leggermente rialzata rispetto al margine superiore della base del rachidiano.

Le cuspidi laterali hanno dimensioni leggermente ridotte rispetto a quella centrale e sono orientate allo stesso modo. L'ILD è piccolo, dritto e indipendente, posto alla stessa distanza tra le cuspidi maggiori. Nelle specie *Attiliosa nodulosa*, *Calotrophon ostrearum* e *Dermomurex pauperculus* l'ILD ha dimensioni comparabili a quelle della cuspidata laterale e centrale.

L'area marginale è poco espansa esternamente e dai contorni molto squadrati in *Chicoreus ramosus*, *Murex brevispina*, *Muricanthus radix*. Nelle altre specie il margine esterno del rachidiano è affusolato e forma una piccola espansione articolata al rachidiano sottostante.

La base del rachidiano di *C. ramosus*, *M. brevispina* e *M. radix* è robusta e ha un profilo simile a quello descritto per le Ergalataxinae. *A. nodulosa*, *C. ostrearum* e *D. pauperculus* hanno una base del rachidiano meno robusta, mentre quella di *S. beauii* è più appiattita.

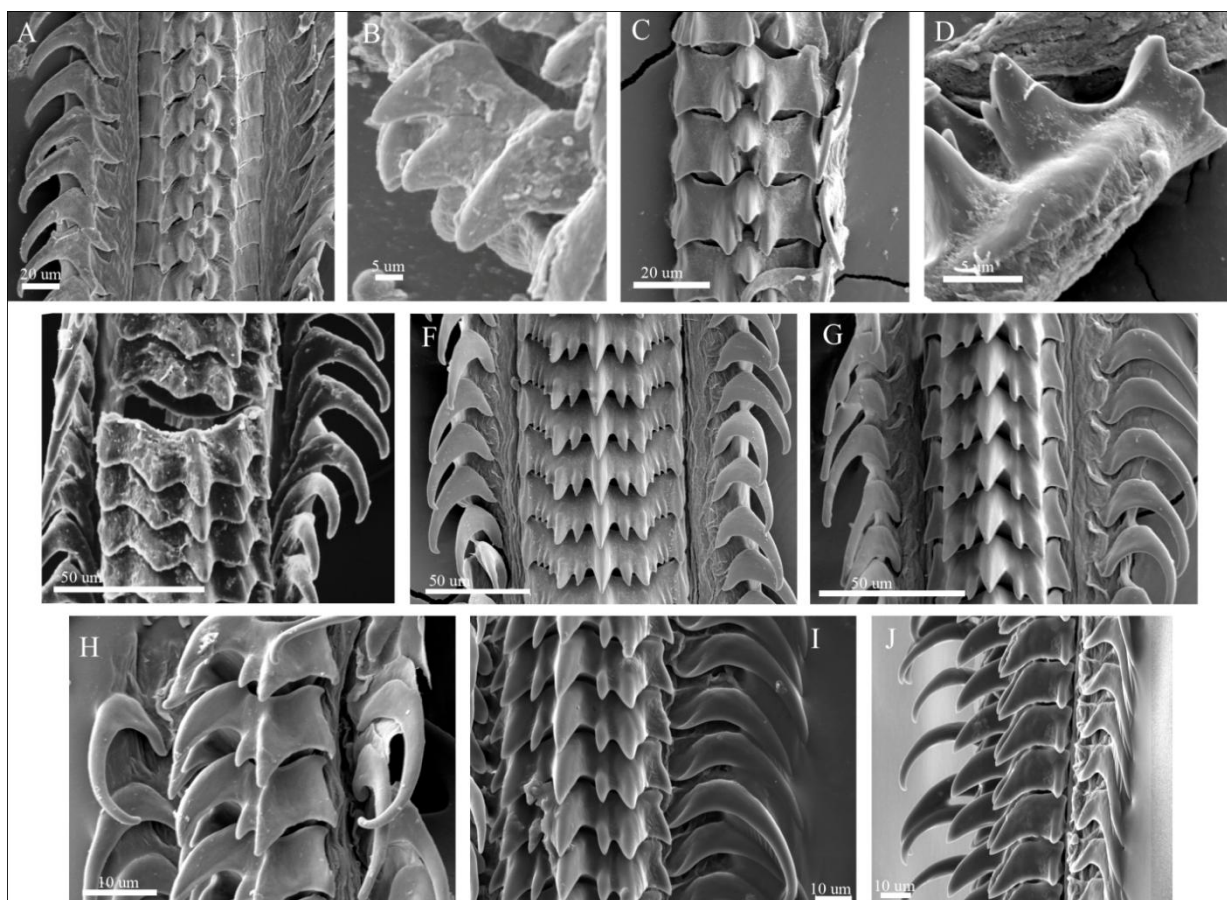


Figura 16. Radule di Muricopsinae. A, *Acanthotrophon sorenseni*. B, *Acanthotrophon sorenseni*, vista laterale. C *Favartia alveata*. D, *Favartia alveata*, dettaglio del lato inferiore del dente rachidiano. E, *Homalocantha digitata*. F, *Maxwellia gemma*. G, *Murexsul zeteki*. H, *Murexsul zeteki*, vista laterale. I, *Muricopsis cristatus*. J, *Muricopsis cristatus*, vista laterale.

Figure 16. Radule of Muricopsinae. A, *Acanthotrophon sorenseni*. B, *Acanthotrophon sorenseni*, lateral view. C *Favartia alveata*. D, *Favartia alveata*, detail of the lower side of the rachidian tooth. E, *Homalocantha digitata*. F, *Maxwellia gemma*. G, *Murexsul zeteki*. H, *Murexsul zeteki*, lateral view. I, *Muricopsis cristatus*. J, *Muricopsis cristatus*, lateral view.

Muricopsinae – Sei esemplari di *Muricopsinae*, di cui tre appartenenti a specie tipo, sono stati utilizzati per ottenere le radule in Figura 16.

La coppia di denti laterali non mostra differenze rispetto agli esemplari delle altre sottofamiglie, e sono composti di un dente monocuspidato a forma di falchetto.

La cuspidale centrale del dente rachidiano è corta e a forma di becco, con la base di sezione triangolare. In *Homalocantha digitata* la base della cuspidale centrale è più appiattita e si trova alla stessa altezza della base delle cuspidali laterali, mentre, in tutte le altre radule, la base della cuspidale centrale si trova in una posizione rialzata molto accentuata.

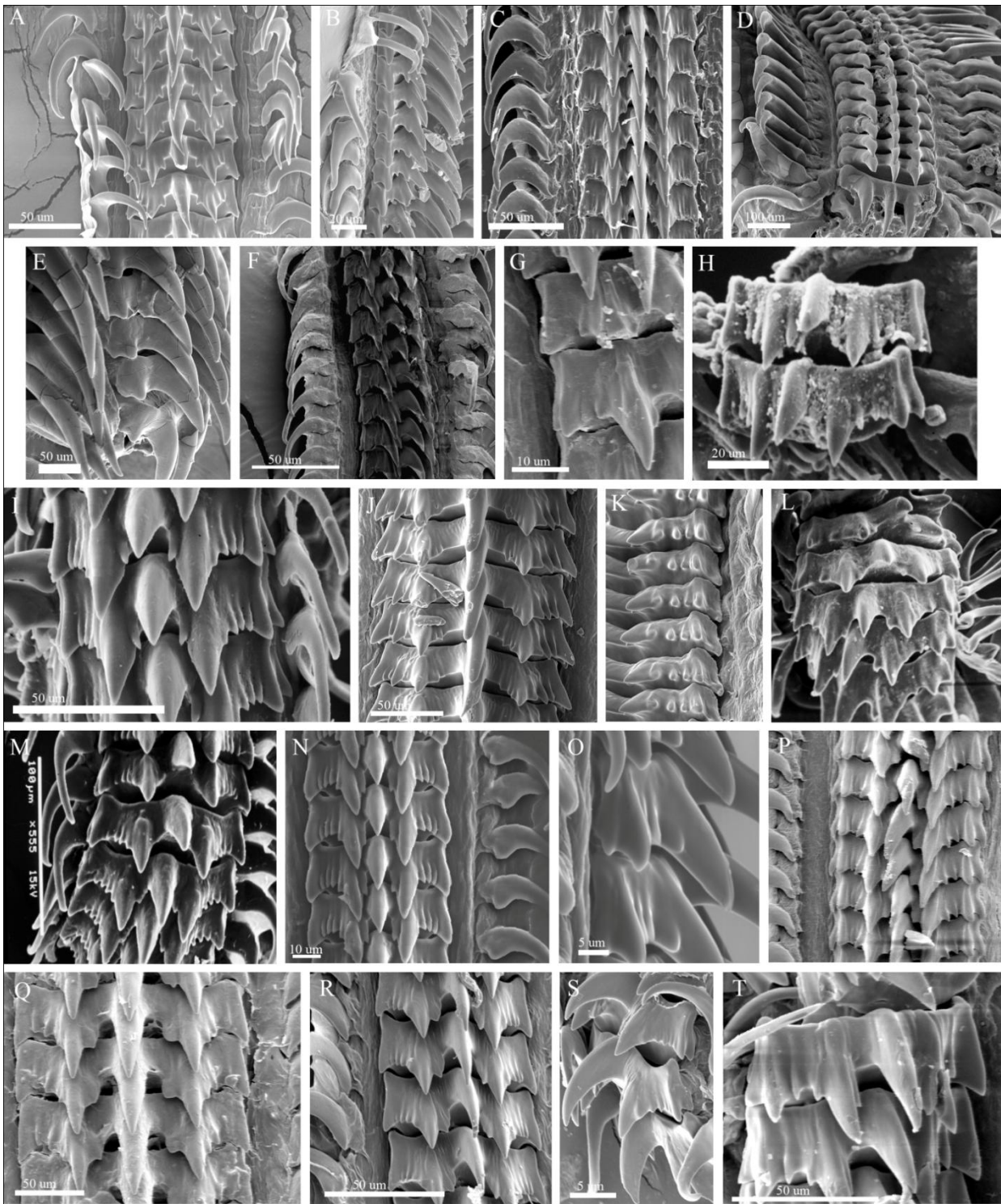


Figura 17. Radule di Ocenebrinae. A, *Acanthinucella punctulata*. B, *Acanthinucella punctulata*, vista laterale. C, *Cerastostoma rorifluum*. D, *Chorus giganteus*. E, *Chorus giganteus*, vista laterale. F, *Eupleura caudata*. G, *Eupleura caudata*, dettaglio dell'area marginale. H, *Hadriana craticulata*. I, *Inermicosta inermicosta*. J, *Mexacanthina lugubris*. K, *Mexacanthina lugubris*, vista laterale. L, *Nucella wahlbergi*. M, *Ocenebra erinacea*. N, *Ocenebrina edwardsii*. O, *Ocenebrina edwardsii*, vista laterale. P, *Pteropurpura macroptera*. Q, *Roperia poulsoni*. R, *Urosalpinx haneti*. S, *Urosalpinx haneti*, vista laterale. T, *Vaughtia dunkeri*.

Figure 17. Radulae of Ocenebrinae. A, *Acanthinucella punctulata*. B, *Acanthinucella punctulata*, lateral view. C, *Cerastostoma rorifluum*. D, *Chorus giganteus*. E, *Chorus giganteus*, lateral view. F, *Eupleura caudata*. G, *Eupleura caudata*, detail of the marginal area. H, *Hadriana craticulata*. I, *Inermicosta inermicosta*. J, *Mexacanthina lugubris*. K, *Mexacanthina lugubris*, lateral view. L, *Nucella wahlbergi*. M, *Ocenebra erinacea*. N, *Ocenebrina edwardsii*. O, *Ocenebrina edwardsii*, lateral view. P, *Pteropurpura macroptera*. Q, *Roperia poulsoni*. R, *Urosalpinx haneti*. S, *Urosalpinx haneti*, lateral view. T, *Vaughtia dunkeri*.

Le cuspidi laterali sono di dimensioni molto simili alla cuspidi centrale. In *Murexsul zeteki*, *Muricopsis cristatus* e *Maxwellia gemma* sono distanti e leggermente divaricate, mentre in *Acanthotrophon sorenseni* e *Favartia alveata* sono ravvicinate sotto la cuspidi centrale. Le cuspidi laterali del rachidiano di *H. digitata* sono corte e hanno la base molto allargata. L'ILD è indipendente e vicino al margine interno della cuspidi laterale, mentre in *F. alveata* è quasi completamente inglobato nella cuspidi laterale. Il rachidiano di *H. digitata* è privo di ILD.

L'area marginale è ampia, squadrata e priva di denticoli, ad eccezione di *M. gemma*, il cui profilo dell'area marginale è piegato all'indietro e sono presenti dei denticoli. La cuspidi marginale è sempre presente, ben sviluppata e orientata parallelamente alle cuspidi laterali. In corrispondenza della base delle cuspidi laterali, il margine superiore del rachidiano è rialzato a formare una spalla molto pronunciata sulla quale è articolato il dente rachidiano superiore. In *H. digitata* la cuspidi marginale e l'estensione della sua base sono meno sviluppate.

Gli angoli esterni inferiori della base del rachidiano sono ben sviluppati e appuntiti, e formano una cuspidi aggiuntiva. In *H. digitata* questa cuspidi è assente, mentre in *F. alveata* si trova anche un piccolo lobo tra questa cuspidi e quella marginale (Figura 16D). La base del rachidiano è di tipo tridimensionale e ha una superficie molto ampia, il margine superiore è sempre articolato in modo più o meno complesso con il dente rachidiano superiore. La base del rachidiano di *H. digitata* è piatta e simile a quella delle Muricinae.

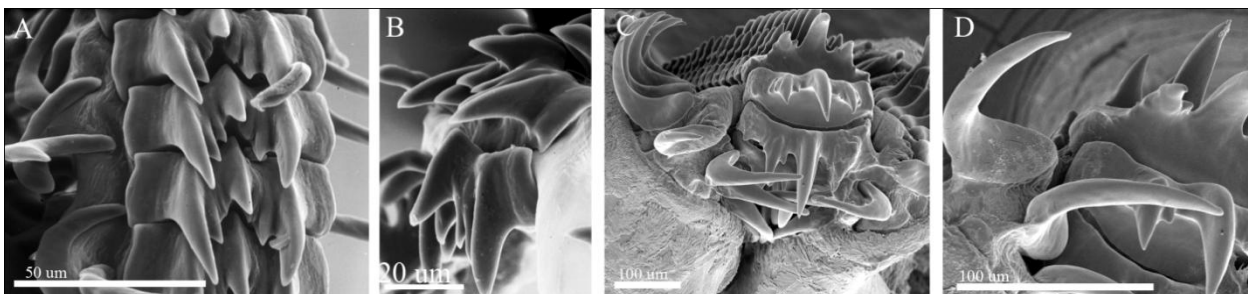


Figura 18. Radule di Ocenebrinae. A, *Vitularia salebrosa*. B, *Vitularia salebrosa*, vista laterale. C *Xanthochorus cassidiformis*. D, *Xanthochorus cassidiformis*, dettaglio delle cuspidi laterale e marginale.

Figure 18. Radulae of Ocenebrinae. A, *Vitularia salebrosa*. B, *Vitularia salebrosa*, lateral view. C *Xanthochorus cassidiformis*. D, *Xanthochorus cassidiformis*, detail of the lateral and marginal cusps.

Ocenebrinae – Per la sottofamiglia delle Ocenebrinae sono state esaminate sedici radule, di cui undici ricavate da esemplari di specie tipo (Figure 17 e 18).

Il dente laterale delle radule di Ocenebrinae non è diverso da quello delle radule delle altre sottofamiglie, è articolato alla base del dente rachidiano e ha una forma di falchetto.

La cuspidi centrale del dente rachidiano ha una sezione alla base di forma triangolare, ed è orientata quasi perpendicolarmente alla superficie della base del rachidiano.

Le cuspidi laterali sono orientate tra 45° e 90° rispetto alla cuspidi centrale, e sono di dimensioni paragonabili. In *Vitularia salebrosa* le cuspidi laterali sono molto più grandi della cuspidi centrale, e leggermente convergenti verso l'interno. L'ILD è molto piccolo e quasi completamente fuso al margine interno della cuspidi laterale. In alcuni casi può essere del tutto scomparso (*Chorus giganteus*, *Ocenebra erinacea*) o presente con altri piccoli denticoli (*Mexacanthina lugubris*). In *V. salebrosa* ci sono due coppie di ILD, piuttosto distinte rispetto alle cuspidi laterali.

L'area marginale ha una forma ampia e squadrata, è dotata di una fila di denticoli addossati al margine esterno della cuspidi laterale, ed è limitata da una cuspidi marginale ben definita. La base del rachidiano, posteriormente alla cuspidi marginale, termina con due piccole cuspidi aggiuntive. In *V. salebrosa* i denticoli dell'area marginale e la cuspidi marginale sono assenti. La base del rachidiano è di tipo tridimensionale.

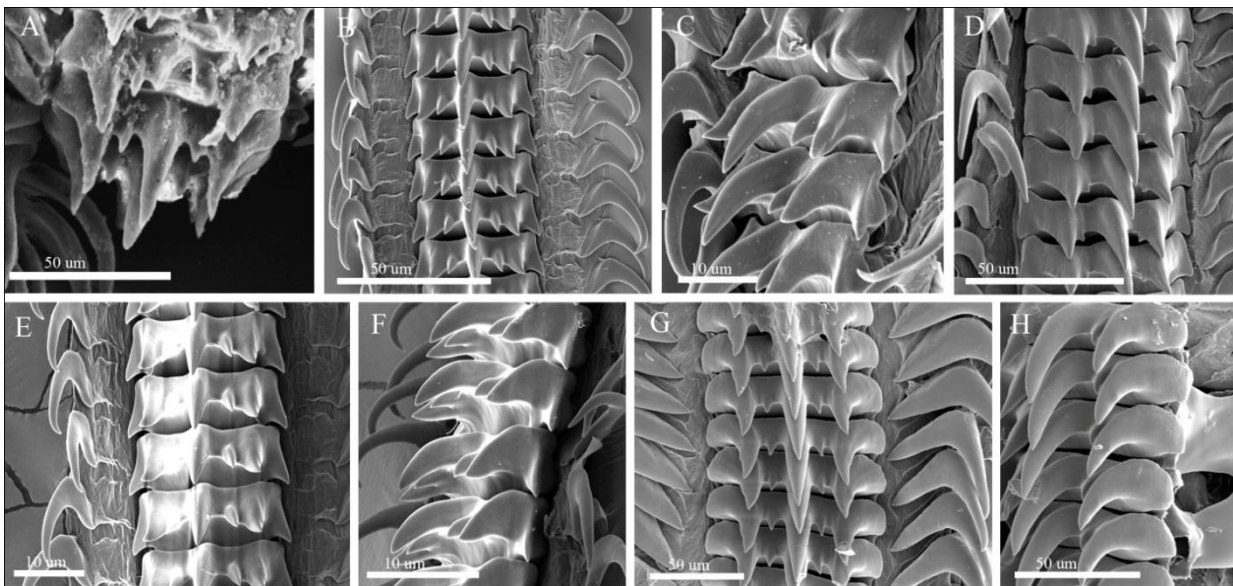


Figura 19. Radule di Trophoninae. A, *Boreotrophon bentleyi*. B, *Scabrotrophon lasius*. C *Scabrotrophon lasius*, vista laterale. D, *Trophon geversianus*. E, *Trophonopsis tenuisculptus*. F, *Trophonopsis tenuisculptus*, vista laterale. G, *Xymenopsis buccineus*. H, *Xymenopsis buccineus*, vista laterale.

Figure 19. Radulae of Trophoninae. A, *Boreotrophon bentleyi*. B, *Scabrotrophon lasius*. C *Scabrotrophon lasius*, lateral view. D, *Trophon geversianus*. E, *Trophonopsis tenuisculptus*. F, *Trophonopsis tenuisculptus*, lateral view. G, *Xymenopsis buccineus*. H, *Xymenopsis buccineus*, lateral view.

Trophoninae – Le radule di cinque specie di Trophoninae (Figura 19), di cui una è stata ottenuta da un esemplare di una specie tipo, sono state osservate direttamente.

La coppia di denti laterali, articolati alla base del rachidiano, è monocuspidata e a forma di falcetto.

La cuspidi centrale del dente rachidiano è lunga e leggermente curva, e la sezione alla base è di forma triangolare. La base della cuspidi centrale è leggermente elevata sopra il margine superiore della base del rachidiano.

Le cuspidi laterali sono più corte di quella centrale, dritte e orientate parallelamente ad essa. L'ILD è piccolo e indipendente, posto al centro dello spazio tra le cuspidi maggiori. In *Trophon geversianus* la base dell'ILD è inglobata nel margine interno della cuspidi laterale.

Le dimensioni dell'area marginale sono variabili. In *Boreotrophon bentleyi* e *Xymenopsis buccineus* ha una forma affusolata simile ad alcune muricine; in *Scabrotrophon lasius* e *Trophonopsis tenuisculptus* è più ampia e squadrata, delimitata da una cuspidi marginale orientata esternamente; in *T. geversianus* è ampia e di forma simile alle ocenebrine, con una piccola cuspidi marginale.

La base del rachidiano è appiattita in *B. bentleyi* e *X. buccineus*, mentre nelle altre specie è più alta e simile al tipo tridimensionale delle ocenebrine.

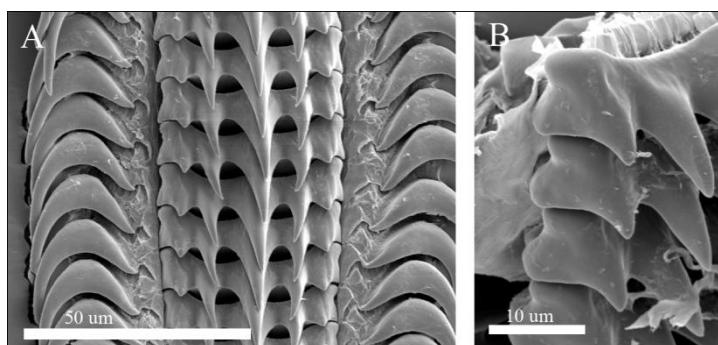


Figura 20. Radule di Haustrinae. A, *Bedeva paivae*. B, *Bedeva paivae*, vista laterale.
Figure 20. Radulae of Haustrinae A, *Bedeva paivae*. B, *Bedeva paivae*, lateral view.

Haustrinae – Le radule di tutte le Haustrinae sono state pubblicate da Tan (2003), tuttavia è stato possibile ottenere un esemplare di *Bedeva paivae*, la cui radula è rappresentata in Figura 20. I denti laterali, come negli altri muricidi, sono monocuspidati e a forma di falchetto.

La cuspidi centrale del dente rachidiano ha la forma di un cuneo, ha una base larga con una sezione approssimativamente triangolare

Le cuspidi laterali sono molto piccole e poste al limite esterno del rachidiano, hanno una forma a becco e la base leggermente rialzata rispetto al margine superiore del rachidiano. L'ILD è più grande delle cuspidi laterali, assume le dimensioni di una cuspidi maggiore e ha un profilo leggermente convergente verso l'interno.

I margini esterni della base del rachidiano hanno una piccola sporgenza a forma di lobo, articolata con la base della cuspidi laterale del rachidiano successivo.

Typhinae – Per le *Typhinae* sono state esaminate le radule di due esemplari, entrambi appartenenti a specie tipo (Figura 21).

I denti laterali della radula sono monocuspidati e a forma di falcetto, apparentemente distanti e non articolati con la base del rachidiano.

La forma del dente rachidiano è molto larga, con un caratteristico profilo a “V”. La cuspidi centrale si trova al vertice inferiore del rachidiano, e ha una forma affusolata e non appuntita.

Le cuspidi laterali si trovano ai due angoli superiori del rachidiano, a grande distanza da quella centrale, e hanno una forma appiattita sopra alla cuspidi laterale del rachidiano successivo. Lo spazio tra cuspidi centrale e laterale è molto ampio, e ospita diversi ILD di dimensioni leggermente inferiori rispetto alle cuspidi. Il numero dei denticoli non è costante. L’area marginale forma una protuberanza appiattita a forma di spalla che poggia sul rachidiano successivo.

A causa della modificazione della cuspidi laterale e dell’area marginale, la parte esterna della base del rachidiano non è distinguibile. La base del rachidiano è ridotta alla semplice struttura a “V” che supporta le cuspidi.

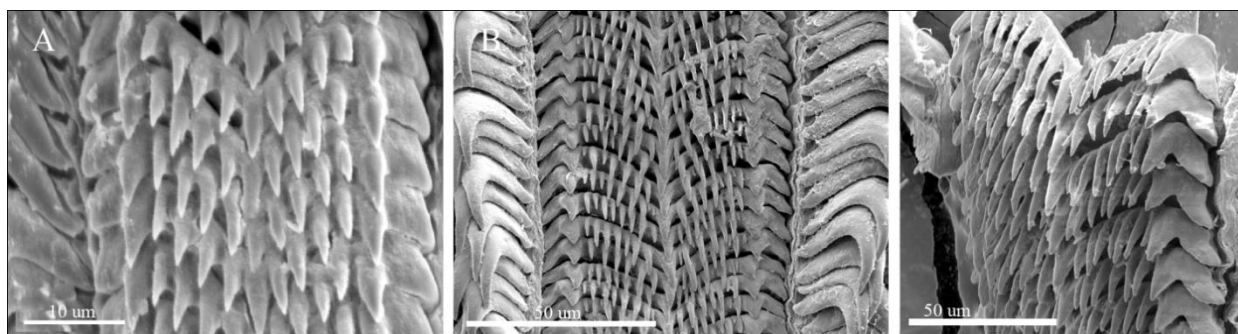


Figura 21. Radule di *Typhinae*. A, *Haustellotyphis cumingii*. B, *Typhisala grandis*. C *Typhisala grandis*, vista laterale.
Figure 21. Radulae of *Typhinae*. A, *Haustellotyphis cumingii*. B, *Typhisala grandis*. C *Typhisala grandis*, lateral view.

3.3.2 Analisi cladistica dei caratteri morfologici

Dall’analisi cladistica del dataset morfologico sono state ottenute 377460 topologie ugualmente parsimoniose (80 steps), dalle quali è stato ottenuto un’albero di consenso (*Maj-rule*) riportato nelle Appendici (Figura A3).

Molti nodi non sono risolti a causa del numero elevato di topologie ugualmente parsimoniose. Gli unici cladi monofiletici che rappresentano gruppi corrispondenti alla classificazione tradizionale sono le *Typhinae*, gran parte delle *Ocenebrinae*, due linee di *Ergalataxinae* e una di *Rapaninae*.

Nella seconda analisi cladistica, nella quale sono stati analizzati 36 caratteri per 24 taxa, sono state ottenute 612 topologie ugualmente parsimoniose (112 steps). In Figura 22 sono confrontate rispettivamente la topologia utilizzata da Kool (1993a) e quella ottenuta nel presente studio.

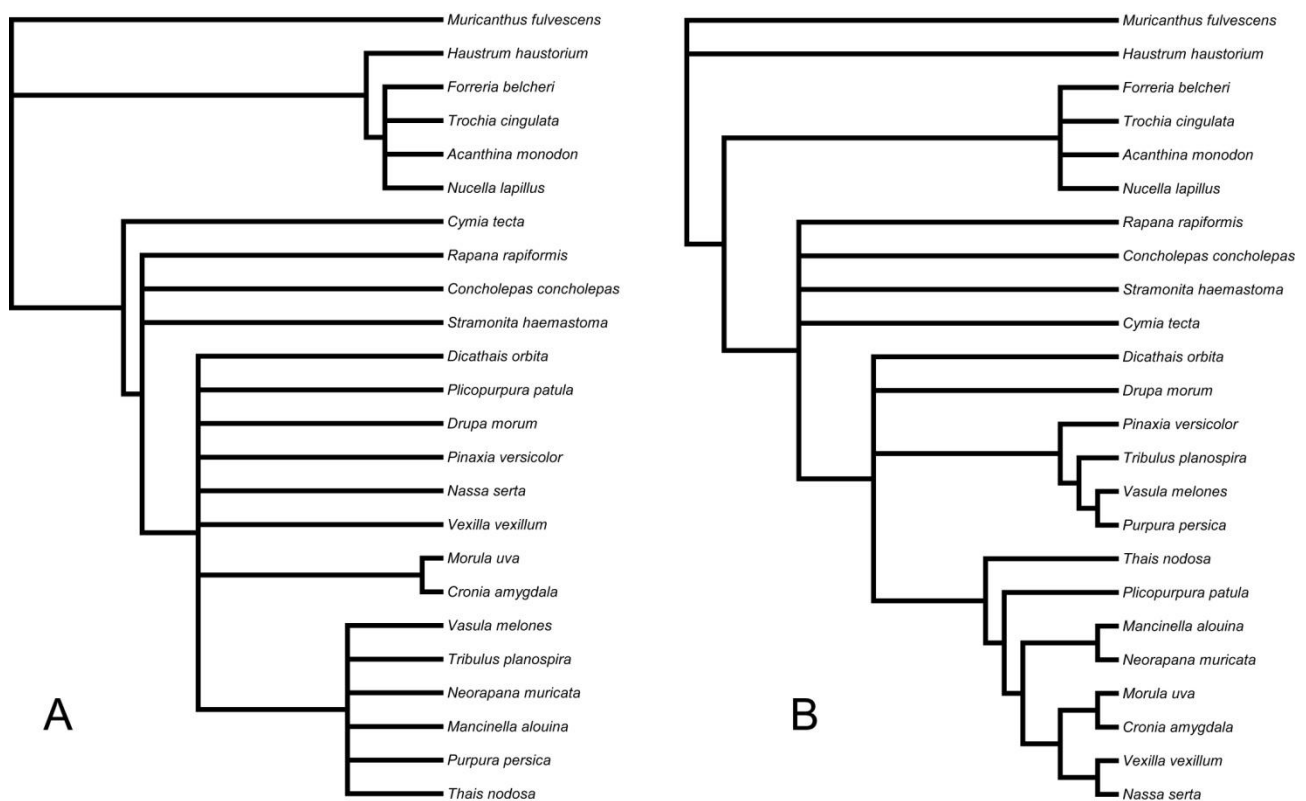


Figura 22. A, topologia di consenso (Strict consensus) dell'analisi cladistica di 18 caratteri per 24 staxa, ridisegnata da Kool (1993a). B, Topologia di consenso (Strict consensus) di 612 topologie ugualmente parsimoniose (112 step) ottenute con l'analisi cladistica di 36 caratteri per 24 taxa.

Figure 22. A, consensus topology (Strict consensus) of the cladistic analysis of 18 characters in 24 taxa, redrawn after Kool (1993a). B, consensus topology (Strict consensus) of 612 equally parsimonious trees (112 steps) obtained from the cladistic analysis of 36 characters in 24 taxa.

Includendo nel dataset di Kool (1993a) i caratteri radulari, è stato ottenuto un numero maggiore di dicotomie rispetto a quelle ricavate dai soli caratteri anatomici. Nell'analisi originale gli unici nodi risolti sono la separazione delle specie in due cladi (*Haustum* + Ocenebrinae e Rapaninae + Ergalataxinae), la posizione basale di *Cymia* rispetto al clade delle Rapaninae e quella derivata delle Ergalataxinae al loro interno (*Morula* + *Cronia*). L'aggiunta dei 20 caratteri radulari (Figura 22B) permette la separazione di *Haustum* dalle Ocenebrine, e la risoluzione di molte relazioni filogenetiche interne al clade di Rapaninae e Ergalataxinae. In entrambe le topologie non è stata ottenuta la separazione delle Ergalataxinae e Rapaninae, nonostante le radule dei due gruppi siano piuttosto distinte (Vedi Paragrafo 3.3.1).

3.3.3 Analisi comparativa delle strategie trofiche

Utilizzando 5 milioni di estrazioni casuali da 500 topologie, l'analisi comparativa ha generato una tabella di valori rappresentanti le probabilità di osservare ogni stato del carattere (rappresentante una strategia trofica) nell'antenato comune. Queste tabelle sono state convertite in istogrammi, rappresentati nelle Appendici (Figura A8).

Ogni grafico ottenuto rappresenta la probabilità che l'antenato comune dei muricidi abbia utilizzato una determinata strategia trofica. Dei sette caratteri codificati, il primo (perforazione) è l'unico ad apparire con elevata probabilità allo stato 1 (presenza) nell'antenato comune. I caratteri 2 e 3 (rispettivamente *edge drilling* e presenza del dente labiale) hanno una probabilità dello stato 0 (assenza del carattere) concentrata intorno al 70%, mentre per tutti gli altri sono state ottenute valori molto alti per lo stato 0.

4 Discussione

4.1 Filogenesi dei Muricidae

L'alternativo metodo di codifica dei caratteri molecolari, in particolare dei gap, ha permesso di ottenere risultati leggermente diversi rispetto alla recente analisi condotta su un *dataset* molto simile (Barco et al., 2010), principalmente per quanto riguarda le relazioni filogenetiche tra sottofamiglie. Quest'approccio ha determinato una maggiore risoluzione per alcuni nodi basali, ma la composizione dei gruppi principali resta invariata, a dimostrazione della robustezza del *dataset* molecolare utilizzato.

4.1.1 La classificazione di Coralliophilinae, Rapaninae ed Ergalataxinae

Tra tutte le sottofamiglie dei Muricidae, la posizione e la classificazione di Coralliophilinae, Rapaninae e Ergalataxinae meritano una discussione a parte. La classificazione di queste sottofamiglie, infatti, è stata molto dibattuta nel corso degli anni, e ogni autore ha fornito interpretazioni diverse. Nelle classificazioni di Cossmann (1903) e Keen (1971) (si veda la Tabella 1) le specie incluse nei muricidi erano divise in Muricidae, Thaididae (o Purpuridae) e Coralliophilidae. Una soluzione simile, ma con quattro famiglie, fu proposta da Radwin e D'Attilio (1971) sulla base delle differenze morfologiche della radula: Coralliophilidae senza radula, Rapanidae e Thaididae dotate di dente rachidiano tricuspido e Muricidae con radula pentacuspida.

Nella topologia ottenuta dalle analisi molecolari, tuttavia, queste tre sottofamiglie sono incluse all'interno dei Muricidae, supportando la loro classificazione come sottofamiglie in accordo con Bouchet e Rocroi (2005). Alcuni caratteri morfologici supportano i risultati molecolari. Delle sinapomorfie comuni a tutta la famiglia, come l'ABO e la presenza di una secrezione della ghiandola ipobranchiale (Ponder, 1973), sono presenti anche nelle Rapaninae e nelle Ergalataxinae, supportandone l'appartenenza ai muricidi. Anche nella morfologia radulare, come sarà discusso in seguito, si può riconoscere una chiara corrispondenza rispetto al modello radulare generale dei muricidi.

A differenza delle altre due sottofamiglie, la classificazione delle Coralliophilinae rispetto agli altri muricidi è particolarmente complessa. Le caratteristiche anatomiche che contraddistinguono questo gruppo sono molto più accentuate, e sono rappresentate dall'estrema modificazione o dalla perdita di alcuni caratteri. In particolare sono state descritte l'assenza della radula (Thiele, 1929), la

perdita del secondo paio di ghiandole salivari (Ponder, 1973), le differenze nella parte anteriore dell'esofago e dell'apparato digerente (Kantor, 1995, 1996), l'assenza dell'ABO (A. Richter, comunicazione personale) e alcuni caratteri distintivi nel sistema riproduttivo (Richter e Luque, 2003). Secondo Kantor (1995) queste differenze sono sufficienti per separare le Coralliophilinae ed elevarle a famiglia, ma la particolare ecologia trofica può giustificare l'interpretazione di queste caratteristiche anatomiche come condizione derivata dovuta all'adattamento.

La topologia della filogenesi molecolare supporta l'ipotesi delle Coralliophilinae come sottofamiglia allo stesso livello di Ergalataxinae e Rapaninae. Inoltre, caratteristiche morfologiche simili a quelle delle Coralliophilinae, sono state osservate in altre specie di muricidi dotate di caratteri ecologici paragonabili. L'assenza dell'ABO è stata segnalata nel genere ectoparassita *Vexilla* (Kool, 1993a), e l'allungamento della proboscide, accompagnato dalla riduzione della massa boccale, nel genere *Vitularia* (Simone et al., 2009). Alcune Coralliophilinae ectoparassite, inoltre, esibiscono l'espansione del labbro esterno dell'apertura conchigliare (*Coralliophila fimbriata* o il genere *Rhizochilus*), una caratteristica condivisa dal genere ectoparassita *Genkaimurex* (Matsukuma, 1977).

4.1.2 Filogenesi delle sottofamiglie

Coralliophilinae – Sebbene considerate per lungo tempo un'entità separata rispetto ai Muricidae (Thiele, 1929; Kantor, 1995, 1996), gli aspetti filogenetici riguardanti le Coralliophilinae sono stati chiarificati recentemente con l'utilizzo di metodi molecolari (Oliverio et al., 2009). La topologia ottenuta in quest'analisi conferma le Coralliophilinae come una sottofamiglia di muricidi particolarmente specializzati.

Le Rapaninae sono state considerate il *sister group* delle Coralliophilinae (Oliverio e Mariottini, 2001; Oliverio et al., 2002), ma le analisi successive (Oliverio et al., 2009) non hanno confermato quest'ipotesi. In una fase preliminare di questo studio (Barco et al., 2010) le Ergalataxinae risultarono il candidato alternativo per questa posizione filogenetica, le quali includono l'unico altro gruppo corallivoro conosciuto nei muricidi, il genere *Drupella*.

La presente analisi non supporta nessuna delle precedenti ipotesi, e probabilmente la risoluzione di questo nodo da parte dei marcatori molecolari è complicata dalla rapidità con cui le tre linee filetiche si sono separate. Tuttavia si può escludere la corallivoria del genere *Drupella* come evidenza della relazione tra Ergalataxinae e Coralliophilinae. La strategia trofica di *Drupella* differisce in modo sostanziale rispetto alle Coralliophilinae (Morton et al., 2002) e appare nel record

fossile molto più tardi (Vermeij e Carlson, 2000), è quindi più plausibile l'evoluzione indipendente della corallivoria nelle due sottofamiglie.

Per quanto riguarda le relazioni filogenetiche all'interno del clade C è confermata la polifilia dei generi *Babelomurex* e *Coralliophila*, in accordo con quanto definito nelle precedenti analisi (Oliverio et al., 2009). I due casi noti di endobiosi nei muricidi sono rappresentati dai generi *Leptoconchus* e *Rapa*, rispettivamente endoparassiti di Hexacorallia e Octocorallia. Questi due gruppi, come evidenziato in precedenza (Oliverio et al., 2009), hanno evoluto indipendentemente un adattamento simile da un probabile antenato ectoparassita, un'ipotesi confermata dalle topologie di COI e 28S (Appendici, Figure A6, A7), ma che nel *dataset* concatenato non è stato possibile verificare a causa dell'assenza del 16S di *Rapa rapa*.

Nelle filogenesi ottenute dai geni mitocondriali (Appendici, Figure A4, A5, A6) le Coralliophilinae sono caratterizzate da rami molto lunghi. Questo fenomeno potrebbe essere legato al maggiore tasso di mutazione nei geni mitocondriali delle specie ermafrodite (Davison, 2006) rispetto a quelle gonocoriste.

Ergalataxinae e Rapaninae – Nelle classificazioni tradizionali i generi delle Ergalataxinae erano spesso inclusi nelle Rapaninae (come Rapanidae o Thaididae, secondo l'opinione dell'autore). Nonostante le differenze descritte per la porzione anteriore del tratto digerente, per l'ecologia trofica, la conchiglia, le capsule ovigere e la radula di Ergalataxinae e Rapaninae (Wu, 1965; Kuroda et al., 1971), le analisi cladistiche hanno sempre rigettato la separazione di questi due gruppi (Kool, 1993a; Vermeij e Carlson, 2000). Da una recente riconsiderazione di questi studi è però emerso che la possibile incongruenza tra la variabilità osservata e le analisi cladistiche non sia legata alla morfologia, ma piuttosto alla sua interpretazione. Kool (1993a) operò una discriminazione tra i possibili caratteri preferendo quelli conformi alla sua opinione personale (quindi più plesiomorfici), ed escludendo molti altri di probabile valore informativo. Inoltre questi caratteri furono codificati preferibilmente come 'multistato' (molti stati per un carattere) invece che binari (due soli stati), in modo da ottenere un basso indice di omoplasia a supporto delle sue scelte (Barco e Herbert, in prep.).

L'identità delle Ergalataxinae, e la distinzione rispetto alle Rapaninae, sono state definitivamente confermate dalle analisi molecolari. Un'altra incongruenza rispetto alla filogenesi morfologica di Kool (1993a) è rappresentata dalla posizione basale di *Concholepas* e *Rapana*, le quali occupano una posizione derivata nella filogenesi molecolare.

Da quanto emerge si suppone che l'analisi morfologica sia da rivalutare, e non si esclude che possa eventualmente confermare i dati di natura molecolare. L'analisi filogenetica di queste due sottofamiglie su scala mondiale è tuttora in preparazione (M. Claremont, com. pers.).

Muricinae – La polifilia delle Muricinae fu anticipata dallo studio della morfologia conchigliare di specie fossili e recenti da parte di Vokes (1971) e Merle (1999), e trova conferma nelle analisi filogenetiche dei singoli geni e del *dataset* concatenato.

La maggior parte dei generi tradizionalmente inclusi in questa sottofamiglia sono raggruppati nel clade B, nominato in via preliminare in questa discussione come Muricinae *sensu stricto* per l'inclusione del genere nominotipico *Murex*. Tutti gli altri generi sono indicati come appartenenti alle Muricinae *sensu lato*.

Tra le Muricinae *sensu stricto* il genere *Muricanthus*, secondo l'interpretazione della morfologia conchigliare (Houart, 2001), è un sinonimo di *Hexaplex*, ma nelle analisi del 16S e della COI (Appendice, Figure A5, A6) i due generi sono separati. Nella filogenesi del *dataset* combinato *Muricanthus* è un sinonimo di *Chicoreus*, poiché si trova all'interno di un clade composto di specie appartenenti a questo genere.

Houart propose l'inclusione di *Siratus* come sottogenere di *Chicoreus* (Houart, 1992), ma quest'opinione è contraddetta dalle differenze nelle sculture conchigliari (Merle e Garrigues, 2008). Anche nella filogenesi molecolare è suggerita la distinzione dei due generi.

Per quanto riguarda le Muricinae *sensu lato*, i generi *Aspella* e *Dermomurex* formano un gruppo piuttosto omogeneo dal punto di vista conchigliare, ed erano classificate da Keen (1971a) nelle Aspellinae, un gruppo provvisoriamente riabilitato in seguito ai risultati molecolari preliminari (Barco et al., 2010). Il presente studio conferma l'esistenza di una linea filetica definita (Clade F) ma l'inclusione all'interno delle Muricopsinae (Clade G) non permette di proporre la riabilitazione della sottofamiglia. La posizione filogenetica suggerisce piuttosto la classificazione come tribù di Muricopsinae.

Pterynotus e *Pteryarchia* sono tradizionalmente classificate nelle Muricinae, ma le specie utilizzate in quest'analisi non sono riconosciute come appartenenti a questa sottofamiglia. Inoltre *Pterynotus* risulta polifiletico (Cladi I e M). Houart (1995b) divise le specie del genere *Marchia* tra i generi *Pterynotus* e il nuovo genere *Pteryarchia*, e assegnò *P. elongatus* (specie tipo di *Marchia*) al primo e "*Marchia*" *martinetana* al secondo. Nella filogenesi *P. elongatus* e le due specie di *Pteryarchia* risultano monofiletiche. Harasewych e Jensen (1979) e Vokes (1992) hanno suggerito la polifilia di *Pterynotus* per le diverse morfologie conchigliari, e la filogenesi supporta l'ipotesi dell'esistenza di almeno due linee filetiche non correlate: la prima, filogeneticamente affine a

Pteryarchia, include *P. elongatus* e tutte le specie con una scultura conchigliare simile alla specie tipo di *Pterynotus* (*P. pinnatus*); la seconda include *P. fulgens*, *P. richeri* e probabilmente alcune specie dell'Atlantico occidentale (R. Houart, com. pers.).

Muricopsinae – La sottofamiglia delle *Muricopsinae* è stata definita in base alle particolari caratteristiche radulari di alcuni generi tradizionalmente classificati nelle *Muricinae*. I generi *Muricopsis* e *Favartia* risultano monofiletici (Clade H) come nelle precedenti analisi (Barco et al., 2010), ma con l'inclusione del genere *Acanthotrophon* il gruppo appare polifiletico.

Il clade formato dalle *Muricopsinae* e dalle *Muricinae sensu lato* *Aspella*, *Dermomurex* e *Attiliosa* (Clade G), suggerisce la sinonimia delle *Aspellinae* con questa sottofamiglia, anche se la morfologia radulare dei due gruppi è piuttosto diversa.

Le specie di *Favartia* provenienti dal Pacifico Orientale (*F. incisa*, *F. erosa*, *F. lappa*) sono spesso classificate nel genere *Murexiella*, ma il clade in cui sono incluse tutte le specie di questo genere non supporta alcuna separazione compatibile con un pattern geografico. I dati molecolari, quindi, supportano la sinonimia suggerita da alcuni tassonomi (R. Houart, dati non pubblicati).

Il genere *Homalocantha* è stato in precedenza inserito nelle *Muricopsinae* (Vokes, 1996) o nelle *Muricinae* (Radwin and D'Attilio, 1976). Questo genere è caratterizzato da un canale sifonale chiuso (Vermeij, 2007), un carattere mai presente nelle *Muricopsinae*, e da una radula molto diversa. Questi aspetti suggeriscono una maggiore somiglianza morfologica con le *Muricinae*, tuttavia questa soluzione non è supportata dalla filogenesi molecolare.

Ocenebrinae – A parte il genere *Vitularia* (Clade N), le *Ocenebrinae* formano un gruppo monofiletico nella filogenesi molecolare (Clade L). La sottofamiglia fu inizialmente istituita in base alle caratteristiche dell'opercolo (Cossmann, 1903), e altri caratteri distintivi furono individuati in seguito nella morfologia radulare (Radwin e D'Attilio, 1971) e a livello anatomico (Kool, 1993a, b).

Le *Ocenebrinae* compaiono piuttosto recentemente (Tardo Oligocene, Vokes, 1996) rispetto alle linee filetiche delle *Muricinae* e delle *Muricopsinae*, e secondo Vokes (1971) è proprio da un antenato appartenente ai generi *Murexiella* e *Murexsul* che comparve questa sottofamiglia. A supporto di questa ipotesi fu invocata anche la somiglianza della radula delle *Ocenebrinae* con quella delle *Muricopsinae*, ma nella filogenesi non ci sono elementi che permettono di sostenere questa ipotesi.

Il genere *Vitularia* è stato occasionalmente classificato nelle *Ocenebrinae* per la somiglianza dell'opercolo e per il canale sifonale chiuso (Vokes, 1996), ma secondo altri autori la morfologia

radulare è simile a quella delle Muricopsinae (Radwin e D'Attilio, 1976). Nessuna delle due opinioni è supportata dalla filogenesi molecolare.

Alcuni studi recenti hanno rivelato diverse peculiarità in questo genere, in particolare alcuni aspetti di convergenza rispetto alle Coralliophilinae. Le specie di *Vitularia* sono ectoparassite, hanno un sistema alimentare modificato e sono ermafrodite proterandre come le Coralliophilinae (Herbert et al., 2009, Simone et al., 2009), questi adattamenti rappresentano quindi dei tratti comuni nelle specie sedentarie.

Trophoninae – La polifilia delle Trophoninae è supportata nelle analisi dei singoli geni e nel *dataset* concatenato, a conferma di quanto suggerito precedentemente da Ponder (1971, 1972a), Kool (1993b), Pastorino (2002) e Tan (2003).

La specie tipo del genere *Trophon* (*T. geversianus*) è anatomicamente molto affine alle Ocenebrinae *Nucella* e *Ocenebra* (Kool, 1993b). Le specie dei generi *Nipponotrophon* e *Leptotrophon* formano un gruppo correlato alla specie tipo (sebbene in un clade non supportato, Clade J) e sono incluse in clade ben supportato insieme alle Ocenebrinae (clade K). Questi risultati sono compatibili con l'inclusione di questi generi nelle Ocenebrinae, e con l'istituzione della tribù Trophonini. Lo spostamento della specie tipo di *Trophon*, il genere nominotipico della sottofamiglia, richiede necessariamente la completa revisione tassonomica delle Trophoninae (R. Houart, com. pers).

La specie Antartica *T. shackletoni*, (a cui si aggiungono le specie *Xymene pulcherrimus* e *Pagodula* sp. secondo le topologie del 16S e della COI, Appendici, Figure A5, A6) non è mai filogeneticamente correlata con le altre Trophoninae, in accordo con le differenze individuate nella morfologia radulare da Pastorino (2002). Inoltre questa specie Antartica costituisce l'*outgroup* delle Haustrinae (Clade P). Anche Tan (2003) ottenne un risultato comparabile: nell'analisi cladistica con cui sono state definite le Haustrinae, le specie delle Trophoninae *Paratrophon* e *Xymene* sono il *sister group* delle Haustrinae, e non formano un gruppo monofiletico con *T. geversianus* (Figura 1D).

Questo insieme di evidenze suggerisce la separazione dei generi *Pagodula*, *Paratrophon*, *Xymene* e le specie Antartiche di *Trophon* in una nuova sottofamiglia (Barco e Oliverio, in prep.).

Haustrinae – I generi *Haustrum*, *Lepsiella* e *Lepsithais*, endemici dell'Australia e della Nuova Zelanda, sono stati inseriti alternativamente nelle Rapaninae e nelle Thaidinae, ma la classificazione di queste specie è rimasta dubbia a causa dell'incertezza nell'utilizzo della morfologia conchigliare nella classificazione.

Kool (1993a) dimostrò che *Haustrum haustorium* è morfologicamente più simile alle Ocenebrinae che a ogni altro gruppo di Rapaninae o Thaidinae, mentre Tan (2003) definì delle sinapomorfie nell'anatomia, nella radula e nell'opercolo, che distinguono questa e altre specie dagli altri muricidi. La monofilia delle Haustrinae è supportata dalle analisi filogenetiche (Clade Q), e come nelle analisi di Tan (2003) il *sister group* è costituito da alcune specie di Trophoninae non correlate con *T. geversianus*.

Typhinae - La sottofamiglia delle Typhinae è definita dal carattere diagnostico del tubo anale, una struttura che si trova sulla rampa subsuturale tra le varici verticali della conchiglia e che persiste in tutte le spire. La monofilia delle Typhinae è ben supportata e consistente con la classificazione tradizionale (Clade O).

Radwin e D'Attilio (1971) considerarono il tubo anale come un adattamento delle specie che vivono infossate nei fanghi o nei substrati soffici, e inclusero nelle Typhinae i generi *Aspella* e *Dermomurex*, privi di tubo anale, interpretando le differenze nella morfologia conchigliare come dovute al diverso habitat in cui queste specie vivono. Nella filogenesi questa ipotesi non è supportata. Nello studio del record fossile di questa sottofamiglia, Vella (1961) propose che l'unica specie vivente in Europa (*Typhinellus labiatus*) è filogeneticamente più affine alle specie recenti della costa occidentale dell'America centrale e meridionale, che a quelle Australiane e Indo-Pacifiche (come il genere *Siphonochelus*). Sebbene la disponibilità di specie non permetta di coprire tutta la diversità di generi ed esplorare i pattern biogeografici, la filogenesi supporta la separazione dei generi Indo-Pacifici da quelli del Pacifico orientale e del Mediterraneo.

Tripterotyphinae – Le Tripterotyphinae furono introdotte da D'Attilio e Hertz (1988) come sottofamiglia di Typhidae, una scelta motivata dalle differenze nella morfologia conchigliare. Nelle Tripterotyphinae il tubo anale è presente, ma non è omologo a quello delle Typhinae perché emerge dalle varici e non tra le varici. Il genere Indo-Pacífico *Ponderia*, l'unico rappresentante della sottofamiglia nel *dataset* molecolare, era classificato come sottogenere di *Pterynotus*, ma recentemente è stato riassegnato alle Tripterotyphinae. Nella filogenesi ricavata in queste analisi, *P. magna* è inclusa in un clade insieme a *T. shackletoni* e le Haustrinae (Clade P). A causa della rarità delle specie di Tripterotyphinae non esiste nessuna ipotesi riguardo alle relazioni con altri gruppi, e, nonostante alcune somiglianze nella morfologia conchigliare, si esclude comunque che siano correlate alle Typhinae.

4.2 Record fossile e radiazione dei muricidi

4.2.1 Filogenesi dei Muricidae e congruenze rispetto al record fossile

La radiazione dei Muricidi può essere semplificata in tre fasi temporali, corrispondenti alla comparsa delle principali linee filetiche nel record fossile (Merle, 1999): una fase precoce alla fine del Cretaceo, in cui compaiono i primi fossili attribuiti a Muricinae e Muricopsinae; una fase di massima diversificazione nell'Eocene, nel quale si manifesta la grande radiazione di Rapaninae, Ergalataxinae, Coralliophilinae e altri gruppi nell'area Indo-Pacifica; una terza fase, legata al graduale raffreddamento climatico del Quaternario, nella quale è documentata la diversificazione di Ocenerbinae e Trophoninae.

I primi fossili di muricidi sono concentrati in Europa e nel golfo del Messico (vedi introduzione), a dimostrazione che la prima area di diversificazione di questa famiglia è stata il bacino Atlantico, durante la fase precoce di separazione dei continenti europeo e americano. In questa fase (Cretaceo superiore) compaiono i primi generi di cui rimangono pochi rappresentanti nella fauna recente (*Paziella*, *Poirieria*, Merle e Pacaud, 2002) e successivamente (inizio del Paleocene) altri generi attribuiti con certezza alle Muricinae (*Hexaplex*, *Muricanthus* e *Phyllonotus*, Vokes, 1971).

La filogenesi, per supportare l'ordine di apparizione, dovrebbe mostrare i generi più antichi in posizione basale e le forme moderne in posizione derivata. Questo risultato è stato parzialmente ottenuto, poiché il clade delle Muricinae *sensu stricto* si trova alla base della topologia, ma le specie di *Pterynotus* e *Pterymarchia* (che discendono da gruppi tassonomici risalenti al Cretaceo, Vokes, 1971) appaiono più derivate nella filogenesi. I motivi di questa incongruenza possono essere legati all'incertezza nella risoluzione dei nodi interni alla filogenesi, probabilmente a causa dell'assenza di un elevato numero di specie appartenenti a linee filetiche antiche.

L'unica specie nel *dataset* che appartiene a un genere comparso nel Cretaceo è *Poirieria poppei*, la quale non è inclusa nel clade delle Muricinae *sensu stricto* (Appendici, Figure A4, A6, A7). Non si esclude che la posizione di questa specie, come anche di *Pterynotus* e *Pterymarchia*, sia risolta dall'estensione del *dataset*.

L'origine delle Muricopsinae è considerata dai paleontologi legata al genere *Pazinotus*, un discendente delle muricine del genere *Paziella* (Vokes, 1971). L'appartenenza di *Pazinotus* alle Muricopsinae è confermata nelle filogenesi ottenute dalle analisi del 12S, COI e 28S (Appendici Figure A4, A6, A7), ma le topologie dei singoli geni non forniscono sufficienti informazioni, sia per la bassa risoluzione, sia per l'assenza di elevati valori di supporto.

La seconda fase della radiazione corrisponde all'espansione nell'area Indo-Pacifica dalla fine del Paleocene, come dimostrato dalla datazione e dalla provenienza dei fossili (si veda l'Introduzione, Figura 4). I muricidi più abbondanti in quest'area appartengono alle sottofamiglie delle Ergalataxinae, Rapaninae e Coralliophilinae, ma anche ai generi *Chicoreus* e *Favartia*, rispettivamente Muricinae *sensu stricto* e Muricopsinae. L'origine di questi gruppi nel record fossile corrisponde cronologicamente a questa fase: le prime Coralliophilinae sono documentate per l'Oligocene inferiore (Lozouet e Le Renard, 1998), le Ergalataxinae tra l'Eocene inferiore e medio (Lozouet et al., 1994; Vermeij e Carlson, 2000), le Rapaninae nell'Eocene superiore (Woodring, 1973), il genere *Favartia* e *Chicoreus* rispettivamente nell'Eocene inferiore e superiore (Vokes, 1971). L'aumento dei tassi di speciazione registrato per questa fase del Paleogene (Merle, 1999) supporta l'esistenza di una grande radiazione, geograficamente concentrata nell'area Indo-Pacifica.

La topologia suggerisce che le tre sottofamiglie dei cladi C, D ed E discendono da un antenato comune che ha speciato nel bacino Atlantico settentrionale, perché alcune specie originarie di questa zona sono basali in molte filogenesi (*Babelomurex cariniferus* per le Coralliophilinae, Oliverio et al., 2009 Figura 2D; *Cymia tecta* per le Rapaninae, Kool, 1993a, Figura 1B; *Orania* per le Ergalataxinae, Herbert, com. pers.).

Anche i fossili di Typhinae compaiono in questo periodo, ed esattamente con le stesse dinamiche: i primi fossili si trovano in Europa e in America centrale all'inizio dell'Eocene, per poi diffondersi nel Pacifico (Vella, 1961). La separazione dei generi mediterranei e centro-americani (*Typhinellus*, *Typhisala* e *Typhisopsis*), da quelli Indo-Pacifici (*Monstrotyphis* e *Siphonochelus*), risale a un periodo che va dall'Eocene all'inizio dell'Oligocene.

Le Ocenebrinae e il genere *Trophon* appartengono alla fase più recente della radiazione dei muricidi. Entrambi i gruppi, infatti, appaiono nel record fossile del tardo Oligocene in Atlantico (Vokes, 1971, Merle, 1999; Griffin e Pastorino, 2005), sono filogeneticamente molto vicini e subiscono una maggiore diversificazione nel Quaternario. La loro attuale distribuzione è legata ad acque temperato-fredde o a profondità elevate nella zona intertropicale, un dato che supporta la radiazione di queste due linee durante il globale raffreddamento del clima durante il Quaternario. La prossimità filogenetica dei generi del Pacifico (*Nipponotrophon*, *Leptotrophon*) con le specie di *Trophon* dell'Atlantico, può essere legata alla diffusione delle linee filetiche tra i due bacini per l'assenza dell'Istmo di Panama.

La stima delle datazioni per l'origine dei cladi principali, ottenuta con la calibrazione di un orologio molecolare e impostando come unico vincolo la monofilia dei muricidi, è riportata in tabella 6. L'analisi condotta rappresenta uno studio preliminare, nel quale l'incongruenza con la topologia di consenso ottenuta nell'analisi filogenetica può essere dovuta all'utilizzo di

partizionamento diverso nel dataset molecolare, modelli evolutivi incorretti o la mancanza di molteplici punti di calibrazione per l'orologio molecolare. Tuttavia alcune delle datazioni corrispondono con la documentazione fossile.

Tabella 6. Stime approssimate della datazione per l'origine e la divergenza dei cladi principali nella filogenesi dei muricidi. Per i nomi attribuiti ai cladi si faccia riferimento alla Discussione.

Table 6. Approximated estimation of the origin and divergence dates for the main clades in the muricid phylogeny. See the Discussion for the names attributed to each clade.

Evento evolutivo	Datazione (Ma)	Epoca geologica
Origine Coralliophilinae	103	Albiano (Cretaceo Inferiore)
Origine Rapaninae + Ergalataxinae	90	Turoniano (Cretaceo Superiore)
Divergenza Rapaninae / Ergalataxinae	81	Campaniano (Cretaceo Superiore)
Origine Muricinae s.s.	73	Campaniano (Cretaceo Superiore)
Origine Muricopsinae + Aspellinae	69	Maastrichtiano (Cretaceo Superiore)
Origine Trophoninae + Ocenebrinae	58	Thanetiano (Paleocene Superiore)
Divergenza Trophoninae / Ocenebrinae	43	Lutetiano (Eocene Medio)
Divergenza Haustrinae / "Trophon" antartici	41	Bartoniano (Eocene Superiore)
Origine Typhinae	55	Ypresiano (Eocene Inferiore)

Le stime basate sui dati molecolari attribuiscono alle Coralliophilinae una datazione molto antica rispetto alla documentazione fossile, con una differenza di circa 70 Ma rispetto al fossile più antico attribuito a questa sottofamiglia (Oligocene inferiore, Lozouet e Le Renard, 1998). Dal punto di vista tassonomico è escluso che fossili più antichi siano stati attribuiti a un'altra sottofamiglia (Merle, pers. com.). Come accennato in precedenza, i lunghi rami ottenuti dalle analisi filogenetiche (Figura 11) possono essere dovuti a elevati tassi di mutazione. Non avendo utilizzato un vincolo per la datazione della sottofamiglia, queste mutazioni sono state distribuite su un ipotetico intervallo maggiore rispetto a quello in cui si sono effettivamente verificate; la datazione ottenuta è dunque una sovrastima eccessiva. Anche la comparsa delle Rapaninae e delle Ergalataxine appare sovrastimata rispetto ai fossili più antichi, sebbene i nodi alla base della divergenza delle rispettive sottofamiglie corrispondano alla fase di diversificazione dell'Eocene (vedi paragrafo 4.2.1).

Le stime per l'origine delle altre sottofamiglie sono più congruenti con il record fossile, in particolare l'origine delle Muricinae e delle Muricopsinae (Cretaceo superiore) e quella delle Typhinae (Eocene inferiore). La stima dell'origine delle Ocenebrinae e delle Trophoninae è più antica dell'Oligocene superiore, anche se il record fossile di questi due gruppi non è particolarmente ricco. Non sono state trovate documentazioni riguardo ai fossili attribuiti alle Haustrine, probabilmente perché è una sottofamiglia introdotta piuttosto recentemente. La stima proposta per l'origine di questa linea filetica resta quindi un'ipotesi da verificare.

4.3 Morfologia radulare

4.3.1 Caratteristiche radulari delle sottofamiglie

Ergalataxinae – Le radule delle *Ergalataxinae* possono essere divise in tre gruppi. Il primo include la sola *Drupella cornus*, con la sua radula di cospicue dimensioni e dalla forma caratteristica. Non sono state trovate descrizioni per le radule delle specie congeneriche, ma questa morfologia potrebbe essere un adattamento alla corallivoria. L'ipotesi della condizione autapomorfica è supportata anche dalla posizione derivata nella filogenesi, anche se dal punto di vista tassonomico la sinonimia con il genere *Ergalatax* deve essere ulteriormente verificata.

Al secondo gruppo morfologico possono essere ascritte le specie *Cronia avellana* e *Ergalatax crassulnata*, e in base al materiale disponibile dalla letteratura, anche i generi *Cytharomorula*, *Maculotriron*, *Muricodrupa*, *Pascula*, *Spinidrupa* e alcune specie di *Morula*. Queste specie condividono una radula con profilo ad “M”, priva di cuspidi marginali e denticoli dell'area marginale.

Il terzo gruppo di radule presenta un'area marginale squadrata dotata di una fila di piccoli denticoli e una cuspidi marginale orientata parallelamente a quella laterale. Questo tipo di radula si trova nel genere *Lataxiena* e in alcune specie di *Morula*, come anche nel genere *Orania* e *Trachypollia*.

I denticoli dell'area marginale e le cuspidi marginali compaiono almeno due volte nelle *Ergalataxinae*: una prima volta in alcune specie del genere *Morula*, e una seconda in *Orania* (Figura 13). In entrambi i casi si può assumere che, per convergenza, questi caratteri siano comparsi indipendentemente nei due gruppi.

Alcune caratteristiche sono conservate in tutta la sottofamiglia, e possono essere considerate legate a un'ipotetica forma primitiva della radula: la lunghezza della cuspidi centrale, l'ILD piccolo e indipendente, le cuspidi laterali ridotte e la forma della base del rachidiano.

Rapaninae – La morfologia radulare delle *Rapaninae* è piuttosto conservata in tutta la sottofamiglia. L'assenza della cuspidi marginale e dei denticoli dell'area marginale in *P. patula*, è comune anche ai generi *Mancinella*, *Nassa* e *Neorapana*, ma non il solco lungo la cuspidi centrale (Figura 14K). Di queste specie, solo *Mancinella intermedia* è rappresentata nel *dataset* utilizzato per la filogenesi, quindi non è possibile verificarne le relazioni filogenetiche. A causa della ridotta frequenza di questo tipo di radula dalle cuspidi ridotte, s'ipotizza sia comparsa (una o più volte) a partire da una radula con cuspidi marginale e denticoli.

Le specie di *Plicopurpura*, e in particolare *P. pansa*, sono note per l'intensa attività di secrezione della ghiandola ipobranchiale (Naegel e Aguilar-Cruz, 2006), ed è stato suggerito che la particolare morfologia della cuspidi centrale possa avere un ruolo adattativo, favorendo l'azione delle sostanze narcotizzanti contenute nel secreto (G. S. Herbert, com. pers.).

La specie ectoparassita *Vexilla vexillum* ha una radula molto simile a quella dell'ergalataxina *Drupella cornus* (Kool, 1993a), ma dal punto di vista anatomico e conchigliare è classificata nelle Rapaninae. Si suppone che anche la radula, come altri aspetti dell'anatomia di questo taxon, abbia una forma derivata rispetto alle specie della stessa sottofamiglia.

Muricinae – Le radule dei generi rappresentati nel clade delle *Muricinae sensu stricto* (Figure 15C, F-K) sono morfologicamente omogenee. La forma appiattita del dente rachidiano può avere dei margini esterni più o meno acuminati, ma il resto della struttura non è particolarmente diversa tra i vari generi. A quelli esaminati direttamente possono essere aggiunti *Bolinus* e *Hexaplex*, la cui radula non si discosta da quella di *Chicoreus*, *Murex* e *Muricanthus*. La raffigurazione della radula di *Chicomurex* (Ekawa, 1990) mostra una cuspidi centrale di forma triangolare, dotata di un'ampia depressione sulla superficie superiore.

I generi esclusi dal clade delle *Muricinae sensu scritto* hanno anche una diversa morfologia radulare, caratterizzata principalmente dalle diverse dimensioni dell'ILD. Le radule dei generi *Attiliosa*, *Calotrophon* e *Dermomurex* sono simili tra di loro, ma presentano evidenti differenze rispetto alle specie di *Muricopsinae* cui sembrano filogeneticamente correlate. Il genere *Calotrophon* non è rappresentato nel *dataset* molecolare, e la sua posizione filogenetica potrebbe contribuire alla risoluzione delle relazioni filogenetiche e delle incongruenze morfologiche.

Le radule dei generi *Pterynotus*, *Ptery marchio* e *Poirieria* hanno una morfologia intermedia, caratterizzata da una leggera variabilità nelle dimensioni dell'ILD e nella forma della base del rachidiano. Come accennato nel paragrafo 4.2.1. questi generi discendono da linee filetiche separate precocemente durante l'evoluzione della sottofamiglia. La loro radula potrebbe aver subito poche modifiche rispetto all'ipotetica morfologia primitiva dei muricidi, caratterizzata probabilmente da un semplice rachidiano pentacuspido (vedi paragrafo 4.3.3).

Muricopsinae – Nella radula di tipo tridimensionale delle *Muricopsinae*, oltre alle basi delle cuspidi su piani diversi, compaiono alcune caratteristiche peculiari. Le cuspidi posteriori a quelle marginali, formate dall'estensione della base del rachidiano, appoggiano sulle "spalle" della base del rachidiano successivo, creando una specie di cardine intorno al quale sono articolati i due denti.

L'esistenza di un meccanismo che permette di aumentare l'efficienza nella perforazione, può essere legata all'ecologia trofica di questo gruppo (si veda oltre).

L'assenza di denticoli nell'area marginale è un carattere comune a quasi tutte le radule osservate, eccetto quella di *Maxwellia* e di alcune specie di *Favartia*. Quest'omogeneità scompare nel confronto con la filogenesi, nella quale i generi *Acanthotrophon*, *Favartia* e *Muricopsis* includono le muricine *Aspella*, *Attiliosa* e *Dermomurex*. Secondo la filogenesi, infatti, la radula di questi tre generi (molto simile a quella delle muricine), sarebbe comparsa indipendentemente da un antenato appartenente alle Muricopsinae.

La posizione filogenetica di *Homalocantha* è invece giustificata dalla morfologia radulare, la quale non corrisponde a quella di altre specie di muricopsine.

Ocenebrinae – La radula delle Ocenebrinae è molto simile a quella delle Muricopsinae, le differenze sono rappresentate dalla presenza dei denticoli dell'area marginale, dalle dimensioni delle cuspidi e dall'orientamento di quelle laterali rispetto alla centrale.

La morfologia all'interno della sottofamiglia è omogenea, a parte l'assenza di ILD in *Chorus giganteus* e *Ocenebra erinacea*, non emergono caratteristiche particolarmente distintive. A causa di quest'omogeneità, il pattern filogenetico non presenta incongruenze rispetto alla morfologia radulare.

Piccole differenze sono state osservate in alcuni generi di Ocenebrinae non esaminate direttamente. Nel dente rachidiano dei generi *Africanella*, *Chicocenebra* e *Jaton* la base del rachidiano è leggermente deformata a causa dell'innalzamento della base della cuspidi centrale, e per l'estrema proiezione verso il basso delle cuspidi laterali e marginali. Queste difformità non modificano sostanzialmente il modello di radula delle ocenebrine. È rimarchevole che questi generi condividano la stessa distribuzione, legata delle coste Africane occidentali.

Dal punto di vista stratigrafico le Ocenebrine sono tra le ultime linee filetiche a comparire nel record fossile dei muricidi. Secondo Vokes (1971) questa sottofamiglia condivide un antenato in comune con le muricopsinae, in particolare con i generi *Muricopsis* e *Murexsul*. La somiglianza tra le radule delle due sottofamiglie supporta questa interpretazione, pertanto la presenza di denticoli dell'area marginale nelle ocenebrine potrebbe essere un carattere acquisito in seguito.

Trophoninae – L'ampia diversità morfologica nella radula delle Trophoninae rispecchia l'esistenza di diverse linee filetiche, e permette di riconoscere almeno tre gruppi. Il primo gruppo include le specie con una radula molto simile a quella delle Ocenebrinae, cioè *Trophon geversianus*, la specie tipo del genere *Trophon*, e il genere sudamericano *Coronium*. Queste specie, oltre a

condividere la morfologia radulare, hanno anche una distribuzione comune e circoscritta al bacino Atlantico sud-occidentale. Come ampiamente dimostrato, *T. geversianus* è filogeneticamente molto affine alle ocenebrine, e la morfologia radulare conferma ulteriormente questa visione.

In un secondo gruppo morfologico sono incluse le specie *Scabrotrophon lasius* e *Trophonopsis tenuisculptus*, alle quali si aggiunge il genere *Leptotrophon* e altre specie classificate come *Trophon*, tutte dotate di radule molto simili. In base alla posizione del genere *Leptotrophon*, l'unico rappresentato nel *dataset* molecolare, si suppone che questo gruppo morfologico sia correlato a quello della specie tipo del genere *Trophon*.

Al terzo gruppo appartengono i generi *Boreotrophon* e *Xymenopsis*, caratterizzati dall'indipendenza dell'ILD e dal rachidiano appiattito. Tra le radule esaminate dalla letteratura, alcune Trophoninae hanno una morfologia molto simile, in particolare i generi *Nodulotrophon*, *Xymene* e *Pagodula*. A questi vanno associate anche le specie antartiche del genere *Trophon*, filogeneticamente distinte dalla specie tipo nei risultati delle analisi. L'accumulo d'informazioni di anatomia (Tan, 2003), morfologia radulare e filogenesi, supporta sempre di più la formazione di una nuova entità tassonomica per ospitare questi generi (Barco e Oliverio, in prep.).

Haustrinae – Le radule delle specie di *Haustrinae* non mostrano differenze sostanziali tra i generi *Lepsiella* e *Haustrum*, solo in *L. scobina* è stata osservata una certa variabilità nelle dimensioni delle cuspidi dello stesso individuo.

Il problema principale nel descrivere le radule delle *Haustrinae* è l'identità delle cuspidi. Le due grandi cuspidi poste ai lati di quella centrale possono essere considerate cuspidi laterali per le loro dimensioni, ma un esame più attento suggerisce si tratti dell'ILD. Questa scelta si basa sulla presenza dell'ILD in tutte le altre sottofamiglie (anche se in alcuni casi è perso secondariamente), e sulla somiglianza della radula con quella delle muricine, in particolare per il numero di cuspidi e la forma dell'area marginale. L'utilizzo di dati ontogenetici potrebbe rivelare le omologie delle strutture tra le sottofamiglie, e fornire anche una corretta interpretazione (si veda oltre).

Secondo la filogenesi, il sister group delle *Haustrinae* è rappresentato dai *Trophon* antartici, e secondo l'analisi cladistica di Tan (2003) anche i generi *Paratrophon* e *Xymene*. Le radule di questi generi sono diverse per le dimensioni dell'ILD, che nella linea filetica delle *Haustrinae* potrebbero essere aumentate in dimensioni.

Typhinae – I generi di *Typhinae* hanno delle radule riconducibili a due gruppi. Quelle dei generi *Laevityphis* e *Typhisopsis* sono simili alle radule di *Haustellotyphis cumingi* e *Typhisala grandis* riportate in Figura 21, mentre le radule dei generi *Monstrotyphis*, *Siphonochelus*, *Typhina*,

Typhinellus e *Typhis* sono morfologicamente più simili a quelle delle muricine. Questo secondo gruppo non ha un rachidiano molto largo, ma conserva comunque una certa variabilità nel numero di ILD che compaiono tra la cuspidale laterale e quella centrale.

La moltiplicazione del numero di ILD è una caratteristica osservata solo in questa sottofamiglia, pertanto si può considerare un'autapomorfia. Inoltre, la monofilia dei generi *Typhisopsis* e *Typhisala* suggerisce che questa caratteristica è comparsa una sola volta nel clade delle Typhinae. In alcune sottofamiglie è stata osservata la ramificazione dell'ILD, probabilmente determinato da un'incompleta deposizione degli strati minerali durante la maturazione della radula.

Tripterotyphinae – La forma della radula delle Tripterotyphinae è stata riprodotta solamente in disegni a mano, e non si conoscono immagini ottenute tramite SEM in letteratura. Le immagini a disposizione, riprodotte da D'Attilio e Hertz (1988), mostrano almeno due modelli morfologici. La radula del genere *Tripterotyphis* è simile a quella delle Muricopsinae, mentre quella di *Ponderia* ricorda le specie antartiche del genere *Trophon*. Alcune analisi filogenetiche preliminari in cui è stata inclusa un'altra specie di Tripterotyphinae hanno suggerito la polifilia della sottofamiglia (A. Barco, dati non pubblicati), un risultato congruente con le differenze morfologiche della conchiglia (R. Houart, com. pers).

Le caratteristiche distintive delle sottofamiglie e dei gruppi di generi, come discusso in questo paragrafo, sono riportate in tabella 7.

Tabella 7. Caratteristiche radulari distintive delle sottofamiglie e dei gruppi di generi, come illustrati nel paragrafo 4.3.1. Erg. Ergalataxinae, Rap. Rapaninae, Mur. Muricinae, Mrc. Muricopsinae, Oce. Ocenebrinae, Tro. Trophoninae, Hau. Haustrinae, Typ. Typhinae.

Table 7. Radular features of each subfamily and group of genera, as discussed in paragraph 4.3.1. Erg. Ergalataxinae, Rap. Rapaninae, Mur. Muricinae, Mrc. Muricopsinae, Oce. Ocenebrinae, Tro. Trophoninae, Hau. Haustrinae, Typ. Typhinae.

S.fam.	Gruppo morfologico	C. centrale	C. laterale	ILD	C. marginale	Denticoli area marginale	C. marginale aggiuntiva	Dente laterale
Erg.	<i>Drupella</i> -type	Appiattita e larga alla base	Appiattita e larga alla base	Ridotto e indipendente	Assente	Presenti	Assente	Lungo con denticoli basali
	<i>Ergalatax</i> -type	Lunga con sezione quadrata	Corta e curva verso l'esterno	Ridotto e indipendente	Assente	Assenti	Assente	Monocuspидato a forma di falchetto
	<i>Orania</i> -type	Lunga con sezione triangolare	Corta e curva verso l'esterno	Ridotto e indipendente	Presente	Presenti	Assente	Monocuspидato a forma di falchetto
Rap.	<i>Plicopurpura</i> -type	Lunga con solco centrale	Corta e curva verso l'esterno	Ridotto e indipendente	Assente	Assenti	Assente	Monocuspидato a forma di falchetto
	<i>Thais</i> -type	Lunga con sezione triangolare	Robusta e di medie dimensioni	Ridotto e fuso alla c. laterale	Presente	Presenti	Assente	Monocuspидato a forma di falchetto
	<i>Vexilla</i> -type	Appiattita e larga alla base	Corta e dritta	?	Assente	?	Assente	Monocuspидato con denticoli distali
Mur.	Muricinae s.s.	Lunga con sezione triangolare	Corta e dritta	Ridotto e indipendente	Assente	Assenti	Assente	Monocuspидato a forma di falchetto
	<i>Aspella</i> -type	Lunga con sezione triangolare	Grande e dritta	Grande e indipendente	Assente	Assenti	Assente	Monocuspидato a forma di falchetto
Mrc.	<i>Maxwellia</i> -type	Corta con sezione triangolare	Corta e dritta	Ridotto e fuso alla c. laterale	Presente	Presenti	Presente	Monocuspидato a forma di falchetto
	<i>Favartia</i> -type	Corta con sezione triangolare	Corta e dritta base sotto la c. centrale	Ridotto e fuso alla c. laterale	Presente	Assenti	Presente + lobo	Monocuspидato a forma di falchetto
	<i>Muricopsis</i> -type	Corta con sezione triangolare	Corta e dritta	Ridotto e fuso alla c. laterale	Presente	Assenti	Presente	Monocuspидato a forma di falchetto
	<i>Homalocantha</i> -type	Corta con sezione triangolare	Corta e dritta	Assente	Assente	Assenti	Assente	Monocuspидato a forma di falchetto
Oce.	<i>Nucella</i> -type	Lunga con sezione triangolare	Grande e dritta	Ridotto e fuso alla c. laterale	Presente	Presenti	Presente	Monocuspидato a forma di falchetto
	<i>Chorus</i> -type	Lunga con sezione triangolare	Grande e dritta	Assente	Presente	Presenti	Presente	Monocuspидato a forma di falchetto
	<i>Vitularia</i> -type	Corta con sezione triangolare	Grande e dritta	Duplicato e indipendente	Assente	Assenti	Assente	Monocuspидato a forma di falchetto
Tro.	<i>T. geversianus</i> -type	Lunga con sezione triangolare	Grande e dritta	Ridotto e fuso alla c. laterale	Presente	Assenti	Assente	Monocuspидato a forma di falchetto
	<i>Scabrotrophon</i> -type	Lunga con sezione triangolare	Grande e dritta	Ridotto e indipendente	Presente	Assenti	Assente	Monocuspидato a forma di falchetto
	<i>Pagodula</i> -type	Lunga con sezione triangolare	Grande e dritta	Ridotto e indipendente	Assente	Assenti	Assente	Monocuspидato a forma di falchetto
Hau.	<i>Haustrum</i> -type	Lunga con sezione triangolare	Molto corta e dritta	Grande e curvo verso l'interno	Assente	Assenti	Assente	Monocuspидato a forma di falchetto
Typ.	<i>Typhisala</i> -type	Lunga e appiattita	Grande e appiattita	Grande e multiplo	Assente	Assenti	Assente	Monocuspидato a forma di falchetto
	<i>Siphonochelus</i> -type	Lunga con base triangolare	Grande e dritta	Ridotto e multiplo	Assente	Assenti	Assente	Monocuspидato a forma di falchetto

4.3.2 Utilità tassonomica della radula

Il lavoro di Radwin e D'Attilio (1971) influenzò in modo decisivo la classificazione tradizionale, perché definì la morfologia radulare (insieme a quella conchiliare) come strumento fondamentale per caratterizzare i gruppi sopragenerici. Come nella lunga tradizione tassonomica dei gasteropodi, questa riorganizzazione era basata sulla semplice osservazione della variabilità, e quindi era soggetta alla diversa interpretazione da parte degli specialisti. In altre parole, non era supportata da un metodo comparativo rigoroso che definisse una classificazione oggettiva.

Come per la morfologia conchiliare, l'opinione più diffusa è che l'utilità tassonomica della radula sia limitata dai fenomeni di convergenza. Ponder (1973), in particolare, considerò che “*the radula has indeed proved to be a fairly reliable indicator of the familial position of species in the Neogastropoda, but parallel development of similar types has occurred in distinct families*”, e affermò che le differenze morfologiche illustrate da Vokes (1964, 1971) e Radwin e D'Attilio (1971) per definire le sottofamiglie erano inconsistenti. Quest'opinione fu supportata da Harasewych (1984), il quale interpretò i caratteri radulari sinapomorfici come convergenze. Nonostante queste posizioni critiche Kool (1987) utilizzò i caratteri radulari di alcuni muricidi per ricostruire le possibili relazioni tra morfologia e preferenza nella scelta della preda, senza tuttavia ottenere una corrispondenza significativa tra i due aspetti.

A parte questi pochi tentativi, non esiste una completa definizione del ruolo tassonomico della radula, proprio a causa della diffusa opinione che questa struttura sia soggetta a omoplasia. Com'è stato ampiamente illustrato da Merle (1999) per la conchiglia dei muricidi, non è possibile definire l'omoplasia di una struttura senza una rigorosa analisi filogenetica. I caratteri conchiliari dei muricidi, ad esempio, sono stati definiti omoplastici perché soggetti a variabilità secondo le caratteristiche ambientali (Kool, 1993a), ma la validità di quest'assunzione è stata rigettata da Shander e Sundberg (2001) che dimostrarono l'assenza di differenze significative tra caratteri conchiliari e anatomici.

Come evidenziato da Hickman (1984) la struttura radulare non è stata pienamente sfruttata nella ricerca di caratteri d'interesse filogenetico; esiste, infatti, una notevole quantità d'informazioni potenzialmente utili ricavabili dall'analisi morfo-funzionale. La definizione dei vincoli che determinano la forma di questa struttura, la comprensione dei meccanismi d'interazione tra i singoli denti, e tra questi e il substrato, può fornire nuovi caratteri d'interesse filogenetico da testare attraverso l'analisi cladistica (Hickman, 1980).

Harasewych (1984) e Kool (1993a) utilizzarono rispettivamente 5 e 2 caratteri radulari nelle analisi filogenetiche di specie di muricidi, mentre una più attenta analisi delle diverse morfologie,

utilizzando il *framework* proposto da Hickman (1984), ha permesso di definirne almeno 20 (Barco e Herbert, in prep.). Questi caratteri sono stati introdotti preliminarmente nel presente studio (Appendici, Tabella A3) per verificare l'informazione filogenetica contenuta nella morfologia radulare attraverso due analisi cladistiche.

Nella prima analisi, utilizzando unicamente caratteri radulari, la risoluzione della topologia ha sofferto del notevole squilibrio tra il numero di taxa e i caratteri disponibili. Questo squilibrio determina l'esistenza di un numero molto alto di alberi che ricostruiscono in modo ugualmente parsimonioso la trasformazione degli stati dei caratteri. Tuttavia, alcuni dei cladi sono composti da specie appartenenti alla stessa sottofamiglia, a dimostrazione dell'esistenza di caratteristiche radulari informativi anche a bassi livelli tassonomici (es., genere o specie).

Nella seconda analisi, combinando caratteri anatomici e radulari in un dataset ridotto di specie, la risoluzione della topologia aumenta sensibilmente rispetto all'utilizzo dei soli dati anatomici. Nell'analisi originale di Kool (1993a), la morfologia radulare fu codificata con due soli caratteri: uno per il dente rachidiano e uno per la coppia di denti laterali. Il primo dei due fu descritto con 10 stati diversi, una particolare scelta che riduce in modo sensibile la probabilità di ottenere omoplasie nella filogenesi ma che non fornisce nessuna informazione filogenetica. Con questo tipo di approccio, infatti, ogni stato del carattere diventa un'autapomorfia per il taxon (o i pochi taxa) terminale in cui appare. La topologia di Kool (1993a) presenta una risoluzione molto ridotta proprio a causa della preferenza di un minor livello di omoplasia rispetto a un maggior grado di risoluzione. Sostituendo i caratteri multistato con una serie di caratteri binari (o al massimo con 3 stati) si ottiene un maggior livello di omoplasia, ma aumenta la risoluzione filogenetica.

Sebbene i due test non abbiano fornito informazioni filogenetiche rilevanti (soprattutto a causa del ridotto numero di specie nella seconda analisi), appare evidente che la radula può contribuire in modo decisivo alla formulazione di caratteri utili alla ricostruzione filogenetica per i muricidi.

4.3.3 Pattern di evoluzione radulare

L'aspetto adattativo delle varie morfologie radulari, per quanto ancora a uno stato speculativo, può contribuire alla formulazione di un'ipotesi sull'evoluzione dei muricidi. Uno studio pilota in cui sono state esaminate le radule di alcuni muricidi in varie fasi dello sviluppo ontogenetico (Herbert et al., 2007), ha permesso di rivelare il contributo dei fenomeni eterocronici nella comparsa di nuove linee filetiche. Quest'approccio è ancora poco sfruttato nell'ambito della biologia evolutiva

dei gasteropodi, sebbene si sia rivelato proficuo (Fujioka, 1984; Page e Willan, 1988; Nybakken, 1990; Warén 1990).

Per quanto riguarda i muricidi, analizzando lo sviluppo radulare di alcuni taxa, è stata formulata l'ipotesi che, grazie a fenomeni eterocronici, siano evoluti modelli radulari corrispondenti alle linee filetiche delle sottofamiglie. In un gruppo di predatori come i muricidi, queste nuove morfologie possono aver rivestito il ruolo di novità evolutive (Vermeij, 2002), generando nuove opportunità di radiazione.

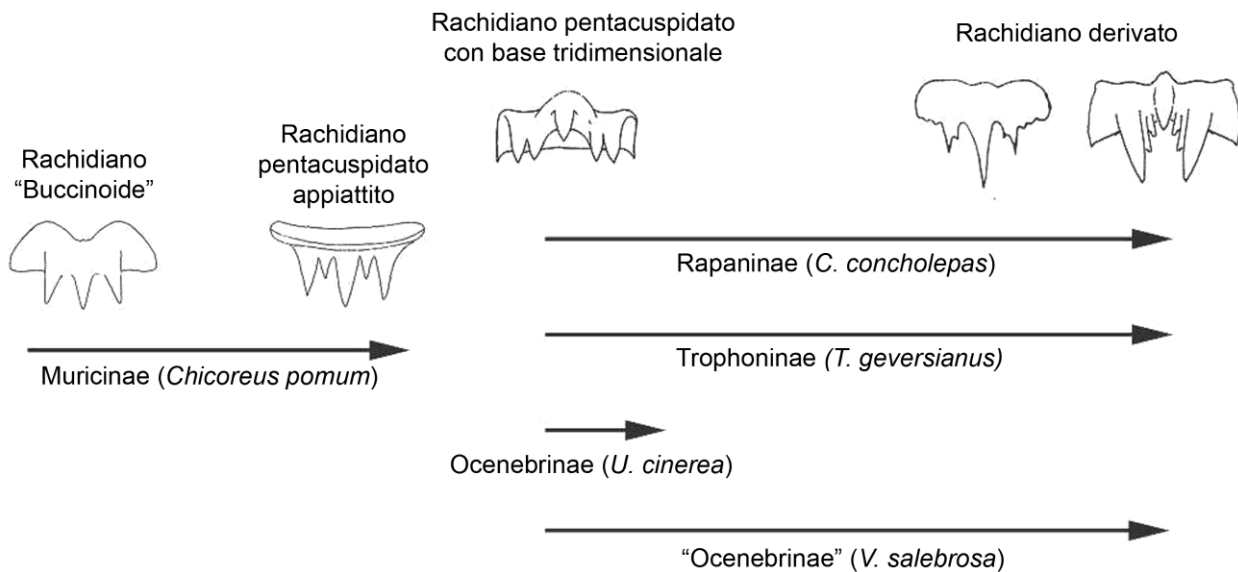


Figura 23. Schema di sviluppo ontogenetico delle radule di alcuni muricidi. Le frecce indicano la direzione dello sviluppo dalla fase larvale all'adulto. Immagine adattata da Herbert et al. (2007).

Figure 23. Pattern of ontogenetic development of some muricid radulae. Developmental direction from larval to adult stages are indicated by arrows. Image adapted from Herbert et al. (2007).

L'esistenza di fenomeni eterocronici nello sviluppo della radula, è stata evidenziata in principio da Fujioka (1985), il quale osservò una graduale riduzione nel numero e nelle dimensioni delle cuspidi laterali e l'aumento di taglia della cuspidi centrale durante l'ontogenesi di alcune Thaidinae. Nonostante la base tassonomica dello studio sia superata (le Thaidinae sono un assemblamento polifiletico), e molti caratteri siano stati sottovalutati nella descrizione delle radule, l'intuizione di Fujioka fu supportata da studi successivi. Secondo l'autore la condizione primitiva della radula è rappresentata dal rachidiano pentacuspido delle Rapaninae, mentre quella derivata dal rachidiano tricuspido delle Ergalataxinae. La forma derivata sarebbe quindi evoluta da quella con un numero maggiore di cuspidi attraverso eterocronia peramorfica (Gould, 1977). Questa ipotesi è supportata sia dall'inclusione delle Ergalataxinae nelle Rapaninae (come in Kool, 1993a e

in Vermeij e Carlson, 2000, Figura 1), sia dalla distinzione delle due sottofamiglie ottenuta nella filogenesi molecolare.

L'esistenza di fenomeni eterocronici è stata dimostrata anche in altre specie di muricidi (Herbert et al., 2007), nelle quali sono state analizzate le radule delle fasi precoci dello sviluppo. Le radule delle fasi larvali in alcune specie di Ocenebrinae e Rapaninae corrispondono allo stesso modello tridimensionale (Figura 23), il quale si trasforma durante lo sviluppo per assumere la forma caratteristica del gruppo di appartenenza. La radula di una specie di Muricinae, invece, passa da una forma larvale tricuspide, simile a quella di alcuni buccinidi, al rachidiano pentacuspide tipico della sottofamiglia (Figura 23). Queste osservazioni hanno rafforzato l'ipotesi dei fenomeni eterocronici, e anche la probabile discendenza delle Muricinae (la sottofamiglia più antica) da un antenato di tipo "buccinoide" con radula tricuspide.

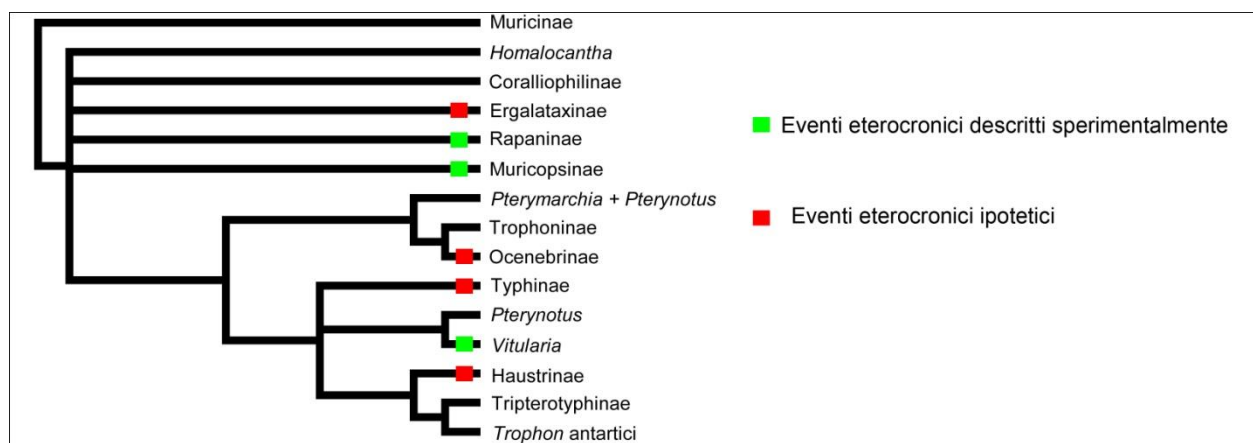


Figura 24. Modello filogenetico semplificato, in cui sono mappati gli eventi eterocronici descritti attraverso osservazioni sperimentali (in verde, Fujioka, 1985; Herbert et al., 2007), e ipotizzati dall'osservazione della morfologia radulare (in rosso).

Figure 24. Simplified phylogenetic model, showing the pattern of heterochronic events described in experimental observations (in green, Fujioka, 1985; Herbert et al., 2007), and proposed after observation of radular morphology (in red).

Negli stadi adulti di molte Ocenebrinae e Muricopsinae la radula mantiene una forma tridimensionale molto simile agli stadi larvali di altre specie, una caratteristica interpretata come conseguenza della pedomorfosi in specie appartenenti ai due gruppi. Questo fenomeno potrebbe essere stato favorito anche dalle ridotte dimensioni di molte specie appartenenti a queste due sottofamiglie (vedi paragrafo 4.3.4).

Le osservazioni sperimentali hanno reso evidente l'importanza dell'eterogeneità nei tassi di sviluppo della radula, i quali possono aver contribuito in modo determinante alla comparsa di caratteristiche morfologiche legate a gruppi filogenetici specifici. La morfologia radulare osservata in alcune sottofamiglie, delle quali non si conosce lo sviluppo dalla fase post-larvale a quella adulta, può essere comparsa grazie a fenomeni di questo tipo. Nelle Typhinae, ad esempio, dove si osserva

la ripetizione seriale dell'ILD, potrebbe essersi verificato un fenomeno a livello genetico (o di espressione genica) che ha determinato la moltiplicazione di questa cuspidi. Nelle *Haustrinae*, invece, l'ILD assume delle dimensioni cospicue rispetto a quello delle altre sottofamiglie. Le diverse dimensioni di questi denticoli possono essere state provocate da fenomeni eterocronici simili a quelli che nello sviluppo di *Ergalataxinae* e *Rapaninae* provocano l'incremento delle dimensioni della cuspidi centrale, o in *Vitularia* l'incremento delle cuspidi laterali.

In figura 24 è mostrato uno schema filogenetico semplificato ottenuto dalla topologia in Figura 11, nel quale sono stati evidenziati i rami in cui potrebbero essersi verificati fenomeni eterocronici (osservati sperimentalmente o ipotizzati) che hanno determinato la comparsa di innovazioni evolutive nella morfologia radulare. Eventi simili appaiono indipendentemente in diversi rami (pedomorfosi in *Muricospinae* e *Ocenebrinae*; eterocronia peramorfica in *Rapaninae*, *Ergalataxinae* e *Haustrinae*), e richiedono successivi approfondimenti per definire l'origine e le dinamiche evolutive della struttura radulare.

4.3.4 Ecologia trofica e analisi comparativa

La perforazione della conchiglia della preda è senza dubbio il metodo più antico di predazione conosciuto per i muricidi, e il modello radulare plesiomorfico associato e questa strategia è quello pentacuspido appiattito delle *Muricinae*. La successiva diversificazione della morfologia radulare, potrebbe aver ricevuto uno stimolo evolutivo dalla necessità di ottimizzare l'efficienza energetica. In un ambiente caratterizzato dalla crescente competizione, come quello raffigurato durante la "rivoluzione marina del Mesozoico" (Vermeij, 1976), la presenza di competitori e predatori può aver contribuito a generare le condizioni per una rapida diversificazione morfologica. Queste nuove radule possono aver contribuito allo sviluppo di specializzazioni trofiche, che a loro volta hanno garantito successive opportunità evolutive.

L'analisi comparativa suggerisce che l'antenato comune dei muricidi abbia utilizzato unicamente la semplice perforazione, mentre le altre strategie sono molto probabilmente comparse in una successiva fase di diversificazione delle varie linee filetiche .

Le *Muricinae* (*sensu lato*) sono generalmente considerate predatrici di bivalvi, e accedono ai tessuti della preda attraverso la perforazione delle conchiglie, o utilizzando il dente labiale per forzarne l'apertura o aprire una breccia attraverso la quale inserire la proboscide (*edge chipping*). Vermeij (2001) ha identificato una maggiore concentrazione di specie dotate di dente labiale nella zona intertropicale, e ha proposto che il maggiore livello di competizione può aver determinato la comparsa di diverse strategie trofiche.

Alcuni test, condotti su specie in condizioni sperimentali, hanno dimostrato che alcune specie di Muricinae sono in grado di cambiare strategia trofica. Alcune specie di *Chicoreus*, alla presenza di competitori conspecifici, possono accelerare la perforazione preferendo il margine di congiunzione delle valve (*edge drilling*, Figura 25), un'area dove la conchiglia dei bivalvi è più sottile (Dietl et al., 2004). La strategia trofica può cambiare anche durante lo sviluppo, come avviene per la specie mediterranea *Hexaplex trunculus*. Individui alle prime fasi dello sviluppo preferiscono la perforazione della conchiglia, mentre all'aumentare delle dimensioni passano all'*edge chipping* (Peharda e Morton, 2006).

La competizione non è l'unico fattore decisivo nel cambiamento di ecologia trofica. L'*edge chipping* e l'*edge drilling* permettono di accelerare sensibilmente la manipolazione della preda. In casi di competizione, questo permette di ridurre la probabilità che altri predatori scalzino il muricide (cleptoparassitismo), mentre, durante lo sviluppo, una strategia più rapida garantisce una maggiore quantità di cibo per unità di tempo rispetto alla semplice perforazione.

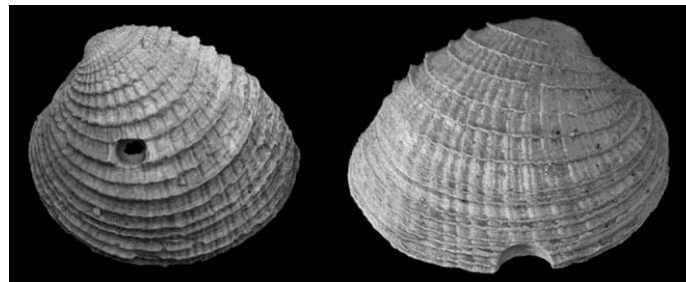


Figura 25. Esempi di predazione per perforazione da parte di *Chicoreus dilectus* su *Chione elevata*. Sinistra, perforazione della parete ottenuta sperimentalmente da un predatore isolato. Destra, perforazione del margine della conchiglia in condizioni di competizione tra predatori conspecifici. Immagine tratta da Dietl et al (2004).

Figure 25. Examples of predation by drilling of *Chicoreus dilectus* on *Chione elevata*. Left, wall drilling obtained by an isolated predator. Right, edge drilling in condition of competition among conspecific predators. Image taken from Dietl et al.(2004).

Come illustrato prima, la radula di alcuni generi di Muricopsinae e Ocenebrinae mantiene le caratteristiche di quella larvale di altri muricidi. Questo tipo di radula è associato con la raschiatura di substrati duri, una tecnica osservata nelle larve già metamorfosate dei muricidi (Herbert et al., 2007; osservazione personale), e probabilmente l'unica compatibile con le dimensioni dei gasteropodi in questa fase. Si suppone, pertanto, che il mantenimento della morfologia radulare larvale nella fase adulta (pedomorfo) sia legato al mantenimento della perforazione come tecnica preferita o addirittura obbligata. Muricidi delle sottofamiglie Ocenebrinae e Muricopsinae hanno generalmente dimensioni minori rispetto agli altri muricidi, quindi sono ecologicamente più simili agli stadi larvali di specie appartenenti ad altre sottofamiglie. Questo costringe le specie a mantenere la perforazione come ecologia trofica obbligata. Le dimensioni, infatti, non permettono di usare tecniche che accelerano il soggiogamento della preda, come l'apertura forzata delle valve.

Specie tipicamente associate alla perforazione sono le Ocenebrinae del genere *Urosalpinx* e *Ocenebrina* (Carriker e Van Zandt, 1972) e le specie di Muricopsinae del genere *Favartia* (osservazione personale). Parallelamente all'aumento delle dimensioni, in alcuni gruppi di Ocenebrinae compare un dente labiale, come nei generi *Xanthochorus*, *Nucella*, *Jaton* e *Acanthinucella* (Vermeij, 2001).

La specie *Vitularia salebrosa*, generalmente associata alle Ocenebrinae, è stata oggetto di uno serie di studi approfonditi che ne hanno rivelato la particolare ecologia trofica (Herbert et al., 2009). Questa linea filetica, rappresentata da sei sole specie descritte, è in grado di perforare la conchiglia di un bivalve e nutrirsi di tessuti non vitali, in modo da mantenere la preda in vita per periodi molto lunghi e prolungare la disponibilità energetica. L'ecologia ectoparassitica di queste specie e le caratteristiche anatomiche peculiari (Simone et al., 2009) sono paragonabili solamente a quelle delle Coralliophilinae, supportando l'ipotesi che l'ectoparassitismo sia stato acquisito parallelamente da diverse linee filetiche.

Negli stadi adulti di Rapaninae ed Ergalataxinae la radula assume una morfologia molto diversa rispetto a quella larvale, e dei cambiamenti occorrono anche nell'ecologia trofica. I giovanili di *Concholepas concholepas*, ad esempio, si nutrono preferenzialmente di bivalvi e balani, o utilizzano la radula per grattare le superfici algali sulle rocce (Castilla et al., 1979), mentre gli adulti forzano l'apertura della conchiglia dei bivalvi utilizzando il solo muscolo pedale (Mendez e Cancino, 1990) o il dente labiale.

Molte specie di queste due sottofamiglie sono in grado di utilizzare strategie trofiche diverse, ma anche una grande varietà di prede. Alcune specie di *Ergalatax*, *Morula* e *Muricodrupa* utilizzano solamente la perforazione (Taylor, 1976; Vermeij, 1980), mentre altre specie di *Morula* e le Rapaninae *Thais clavigera* e *T. luteostoma* possono alternare la perforazione all'anestetizzazione della preda con la secrezione della ghiandola ipobranchiale (Moran, 1985; Taylor e Morton, 1996). Alcune specie di Rapaninae possono attaccare gasteropodi dotati di opercolo flessibile senza ricorrere alla perforazione, forzare la conchiglia di bivalvi utilizzando il dente labiale o perforare le conchiglie tramite *edge drilling* (Paine, 1966; Taylor 1976; Morton, 1994).

Oltre alla diversità nella strategia predatoria, questi due gruppi, e in particolare le Rapaninae, mostrano una grande varietà nella scelta della preda. I generi *Drupina* e *Drupa* si nutrono di sipunculidi e policheti (Taylor, 1983), *Pinaxia* e *Vexilla* sono ectoparassiti di echinoidei (Kay, 1979; Fujioka, 1985) e l'ergalataxina *Drupella cornus* si nutre di coralli scleratiniari (Taylor, 1976).

L'attività trofica delle Haustriinae è stata descritta unicamente come perforatoria su altri molluschi, balani e policheti (bibliografia in Morton, 2008); non si conoscono strategie diverse

adottate dalle specie di questa sottofamiglia, nonostante la morfologia radulare sia distinta dagli altri muricidi.

L'ecologia trofica di molte Trophoninae è sconosciuta a causa della difficoltà nell'osservazione delle specie vive. Alcune sono conosciute solamente dalle descrizioni originali, molte altre vivono invece in acque profonde e sono oggettivamente di difficile reperibilità. Le uniche specie ben conosciute sono *Trophon geversianus* e le forme congeneriche delle aree intertidali delle coste Argentine, filogeneticamente molto vicine alle Ocenebrinae. Queste utilizzano la perforazione e sono comunemente associate alle ricche comunità di *Mytilus* che si trovano nelle aree costiere soggette ad ampie maree lungo le coste della Patagonia.

Alcune delle Trophoninae filogeneticamente non correlate alla specie tipo, sono conosciute anche per quanto riguarda l'ecologia trofica, come la specie sub-antartica *Xymenopsis muriciformis* (Gordillo, 1998) o quella neozelandese *Xymene plebeius* (Ansell, 2000). Entrambe le specie si nutrono di bivalvi, e non mostrano preferenze particolari nella scelta del sito di perforazione della conchiglia.

In condizioni di laboratorio la specie Antartica *Trophon longstaffi* ha mostrato una ridotta attività predatoria, caratterizzata dal lento consumo delle prede (Harper e Peck, 2003) tra intervalli di digiuno di oltre 30 mesi. Un comportamento simile è stato osservato in *Siratus beaulti*, una specie di acque profonde appartenente alle Muricinae (osservazione personale). La necessità di adottare una strategia che ottimizzi l'approvvigionamento energetico potrebbe giustificare anche il rallentamento della predazione in queste specie, le quali abitano ambienti dove la rarità delle prede diventa un fattore vincolante. Inoltre, in entrambi i casi, il tasso di predazione in condizione sperimentali non cambia con l'aumentare della disponibilità di prede, un dato che suggerisce come alcune linee filetiche abbiano perso (o non abbiano mai avuto) la capacità di modificare la strategia trofica al variare delle condizioni ambientali.

L'attività trofica di Typhinae e Trypterotyphinae non è stata descritta. Molte specie Indo-Pacifiche di entrambe le sottofamiglie sono di dimensioni molto ridotte, il che fa sospettare si tratti di perforatori obbligati a causa delle ridotte dimensioni come alcune Ocenebrinae e Muricopsinae. La bizzarra morfologia radulare di alcune Typhinae è di difficile interpretazione, e potrebbe essere legata a un'alimentazione particolare o a una tecnica specifica di predazione ancora non descritta.

Questi aspetti permettono di formulare due possibili ipotesi per l'evoluzione delle diverse strategie trofiche. Nella prima, i muricidi possedevano già un ampio repertorio di strategie nelle linee filetiche più antiche, che nei gruppi discendenti sono espresse o meno secondo le condizioni ecologiche. A supporto di quest'ipotesi c'è l'evidenza che molte specie sono in grado di cambiare strategia durante lo sviluppo e alla presenza di prede diverse. La seconda ipotesi suggerisce che le

varie strategie siano comparse indipendentemente nelle diverse linee filetiche, generando vari casi di convergenza. La quantità di dati a disposizione sull'ecologia trofica è piuttosto ridotta, e non permette di definire con certezza dei pattern evolutivi. Tuttavia i risultati dell'analisi comparativa sembrano supportare maggiormente la seconda ipotesi.

La maggiore diversità di tecniche si trova nel clade che include Coralliophilinae, Rapaninae, Ergalataxinae, con la più alta variabilità nella scelta delle prede (Taylor et al., 1980). Questi adattamenti potrebbero essere comparsi nell'antenato comune delle tre sottofamiglie, e non in una fase precoce dell'evoluzione della famiglia. L'evoluzione di una tale diversità può essere semplicemente dovuta alla radiazione nell'area Indo-Pacifica, dove la grande disponibilità di prede e la presenza di molti competitori può aver massimizzato l'espressione delle potenzialità trofiche.

La capacità di adottare un sistema che ottimizza l'approvvigionamento energetico, giustificherebbe anche la comparsa successiva di adattamenti come la riduzione della frequenza predatoria nelle specie di profondità o di acque fredde (Muricinae e Trophoninae), dove la rarità delle prede diventa un fattore vincolante. Quest'ipotesi è supportata dal mantenimento di ridotti tassi di predazione anche alla presenza di una maggiore disponibilità di prede (risultati ottenuti in condizione sperimentali, Harper e Peck, 2003; osservazione personale).

Conclusioni e prospettive

Questo lavoro rappresenta la base sulla quale è iniziata la modernizzazione della classificazione dei muricidi, con la definizione di alcune importanti relazioni filogenetiche e la composizione delle sottofamiglie. I dati molecolari hanno messo in luce molti aspetti relativi alla classificazione e all'organizzazione delle sottofamiglie e di molti generi, con un buon livello di convergenza rispetto alla classificazione tradizionale. Per quanto riguarda i gruppi che risultano polifiletici è necessaria una nuova interpretazione della diversità morfologica alla luce di questi risultati.

L'utilizzo di un nuovo approccio alla codifica delle regioni ricche di gap nei geni ribosomali ha permesso di migliorare i risultati filogenetici rispetto alle analisi precedenti. Un successivo miglioramento nella risoluzione della topologia, in particolare per quanto riguarda i nodi basali, potrebbe essere ottenuto utilizzando l'informazione filogenetica contenuta nelle strutture secondarie dei geni ribosomali. Una delle prospettive negli studi molecolari riguarda proprio l'utilizzo di metodi d'inferenza filogenetica più raffinati, che permettono ad esempio di sfruttare l'informazione contenuta nelle strutture secondarie. Per quanto riguarda la datazione dei cladi in base al dataset molecolare è stata evidenziata la necessità di applicare modelli di evoluzione molecolare più complessi e molteplici punti di calibrazione. Alcune linee filetiche, infatti, documentano una notevole variazione nei tassi di mutazione che possono aver influenzato le analisi.

Nella definizione della struttura filogenetica dei muricidi la radula ha storicamente rivestito un ruolo fondamentale, ma la sua utilità tassonomica non è mai stata verificata. In questo lavoro sono state descritte molte delle caratteristiche morfologiche in precedenza ignorate, e con delle analisi cladistiche è stata resa evidente la potenziale utilità tassonomica di questa struttura in combinazione con caratteri provenienti dall'anatomia. La radula può aver rivestito un ruolo chiave nell'evoluzione dei muricidi, attraverso la comparsa di morfologie che hanno permesso di esplorare nuovi spazi adattativi. Lo studio dello sviluppo delle strutture radulari può contribuire alla definizione dei fenomeni che hanno generato queste novità.

L'evoluzione dell'ecologia trofica rappresenta la frontiera nello studio dell'evoluzione di questo gruppo, poiché, osservando le interazioni tra le specie viventi, permette di formulare ipotesi sulle dinamiche che hanno portato al successo evolutivo di alcune linee filetiche e alla scomparsa di altre. L'esistenza simultanea di un ampio repertorio di strategie predatorie in molti gruppi, e l'evoluzione indipendente di adattamenti convergenti, rappresentano gli aspetti principali da indirizzare con future ricerche.

Come emerge dal presente studio, la biologia di questa famiglia interessa molti campi di ricerca: dalla morfologia (ruolo delle novità evolutive nelle radiazioni adattative, evoluzione morfologica) all'evoluzione biologica (variabilità dei tassi di mutazione, tassi di speciazione), dall'ecologia (interazioni preda-predatore, specificità nella scelta della preda, interazioni nelle comunità bentoniche) alla biochimica (secrezioni bioattive, specificità funzionale dei composti neurotossici). Queste e altre linee di ricerca fanno dei muricidi un gruppo di particolare interesse, che può rivestire il ruolo di modello per lo studio delle dinamiche evolutive in molti gruppi d'invertebrati marini.

Bibliografia

- Adegoke, O. S. 1977. Stratigraphy and paleontology of the Ewekoro Formation (Paleocene) of South-Western Nigeria. *Bulletins of American Paleontology* 71: 1-379.
- Akaike, H., 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrox, B. N., Caski, F. (Eds.), Second International Symposium on Information Theory. Akademiai Kiado, Budapest, p. 267.
- Ansell, A. D. 2000. Drilling and non-drilling predation in gastropod aggregations in the intertidal zone of a New Zealand Harbour. *Journal of Molluscan Studies* 66:419-422.
- Appeltans, W., Bouchet, P., Boxshall, G. A., Fauchald, K., Gordon, D. P., Hoeksema, B. W., Poore, G. C. B., van Soest, R. W. M., Stöhr, S., Walter, T. C., Costello M. J. (Eds.) 2010. *World Register of Marine Species*. <http://www.marinespecies.org>, dati acquisiti il 12-09-2010.
- Arakawa, K. Y. 1962. A study on the radulae of the Japanese Muricidae. (1) The genera *Purpura*, *Thais* and *Mancinella*. *Venus* 22: 70-78.
- Arakawa, K. Y. 1964. A study on the Japanese Muricidae. (2) The genera *Vexilla*, *Nassa*, *Rapana*, *Murex*, *Chicoreus*, and *Homalocantha*. *Venus* 22: 355-364.
- Arakawa, K. Y. 1965. A study on the Japanese Muricidae. (3) The genera *Drupa*, *Drupina*, *Drupella*, *Cronia*, *Morula*, *Morulina*, *Phrygiomurex*, *Cymia*, and *Tenguella* gen. nov. *Venus* 24: 113-126.
- Bandyopadhyay, P. K., Stevenson, B. J., Ownby, J. P., Cady, M. T., Watkins, M., Olivera, B. M. 2008. The mitochondrial genome of *Conus textile*, coxI-coxII intergenic sequences and Conoidean evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 215-223.
- Barco, A., Claremont, M., Reid, D. G., Houart, R., Bouchet, P., Williams, S. T., Cruaud, C., Couloux, A., Oliverio, M. 2010. A molecular phylogenetic framework for the Muricidae, a diverse family of carnivorous gastropods. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 1025-1039.
- Borchsenius, F., 2009. FastGap 1.2. Department of Biological Sciences, University of Aarhus, Denmark. Published online at http://192.38.46.42/aubot/fb/FastGap_home.htm.
- Bouchet, P. 2006. The magnitude of marine biodiversity. In: Duarte, C.M. (Ed.), *The exploration of marine biodiversity. Scientific and technological challenges*, p. 31-62. Bilbao: Fundación BBVA.
- Bouchet, P., Warén, A. 1985. Revision of the Northeast Atlantic bathial and abyssal Neogastropoda. *Bollettino Malacologico* Suppl. 1, 1985, 123 pp.

- Bouchet, P., Houart, R. 1996. A new genus of Atlantic Muricidae with misleading shell morphology (Mollusca: Gastropoda). *Journal of Conchology* 35: 423-426.
- Bouchet, P., Lozouet, P., Maestrati, P., Heros, V. 2002. Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site. *Biological Journal of the Linnean Society* 75(4): 421-436.
- Bouchet, P., Rocroi, J. P. (Eds.), 2005. Classification and nomenclator of gastropod families. *Malacologia* 47(1-2): 1-397.
- Buhle, E. R., Ruesink, J. L., 2009. Impacts of invasive oyster drills on Olympia oyster (*Ostrea lurida* Carpenter, 1864) recovery in Willapa Bay, Washington, United States. *Journal of Shellfish Research* 28: 87-96.
- Brandley, M. C., Schmitz, A., Reeder, T. W., 2005. Partitioned Bayesian analysis, partition choice, and the phylogenetic relationships of scincid lizards. *Systematic Biology* 54, 373-390.
- Bremer, K. 1988. The limits of aminoacid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42: 795-803.
- Carriker, M. R. 1943. On the structure and function of the proboscis in the common oyster drill, *Urosalpinx cinerea* Say. *Journal of Morphology* 73: 441-506.
- Carriker, M. R. 1970. The shell penetrating mechanism of the "oyster drill" *Urosalpinx*. In: *Proceedings of conference on shell fish culture, Suffolk County Community College, April 8-9*, p. 61-68. Long Island, New York: Regional Marine Resources Council.
- Carriker, M. R. 1981. Shell penetration and feeding by naticacean and muricacean predatory gastropods: a synthesis. *Malacologia* 20(2): 403-422.
- Carriker, M. R., Yochelson, E. L. 1968. Recent gastropod boreholes and Ordovician cylindrical borings (United States). *Geological Survey Professional Paper* 593B: B1-B23.
- Carriker, M. R., Smith, E. H., Wilce, R. T. (Eds.) 1969. Penetration of calcium carbonate substrates by lower plants and invertebrates, an international multidisciplinary symposium. *American Zoologist* 9: 629-1020.
- Carriker, M.R. Williams, L. G. 1978. Chemical mechanism of shell dissolution by predatory boring gastropods; a review and a hypothesis. *Malacologia* 17: 143-156.
- Castilla, J. C. Guisado, C., Cancino, J. 1979. Aspectos ecologicos y conductuales relacionados con la alimentacion de *Concholepas concholepas* (Mollusca: Gastropoda: Muricidae). *Biologia Pesquera, Chile*, 12: 99-114.
- Castresana, J. 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution* 17: 540-552.

- Choe, B. L., Park, J. 1997. Description of muricid species (Gastropoda: Neogastropoda) collected from the coastal areas of South Korea. *Korean Journal of Biological Sciences* 1: 281-296.
- Creevey C. J., McInerney, J. O. 2005. Clann: Investigating phylogenetic information through supertree analyses. *Bioinformatics* 21(3): 390-392.
- Claremont, M., Reid, D. G., Williams, S. T. 2008. A molecular phylogeny of the Rapaninae and Ergalataxinae (Neogastropoda: Muricidae). *Journal of Molluscan Studies* 74: 215-221.
- Cossmann, M. 1903. *Essais de paléoconchologie comparée*, vol. 5. Published by the author and de Rudeval, Paris. p. 215, 9 pls.
- Cossmann, M. 1906. *Essais de paléoconchologie comparée*, vol. 7. Published by the author and de Rudeval, Paris. p. 261, 14 pls.
- Cunha, R. L., Grande, C., Zardoya, R. 2009. Neogastropod phylogenetic relationships based on entire mitochondrial genomes. *BMC Evolutionary Biology* 9: 210-226.
- D'Attilio, A. 1980. An anomalous murex. *The Festivus* 12(1):6-9.
- D'Attilio, A. 1982. Convergence in the typhine form. *The Festivus* 19(8):94-98
- D'Attilio, A., Hertz, C. M. 1988. An illustrated catalogue of the family Typhinae Cossmann, 1903. *Festivus*, suppl. 20: 1-73.
- Dietl, G. P., Herbert, G. S., Vermeij, G. J. 2004 Reduced competition and altered feeding behavior among marine snails after mass extinctions. *Science* 306(5705): 2229-2231.
- Drummond, A. J., Ho, S. Y. W., Phillips, M. J., Rambaut, A., 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLOS Biology* 4, e88.
- Drummond, A. J., Ho, S. Y. W., Rawlence, N., Rambaut, A., 2007. A rough guide to BEAST 1.4. <http://beast.bio.ed.ac.uk/>.
- Drummond, A. J., Rambaut, A., 2007. BEAST: Bayesian Evolutionary Analysis by Sampling Trees. *BMC Evolutionary Biology* 7, 214.
- Egorov, R. 1993. Trophoninae of Russian and adjacent waters. *Ruthenica* suppl. 1: 1-49.
- Ekawa, K. 1990. Identity of *Chicomurex elliscossi* and *Chicomurex superbus*. *Venus* 49: 38-44.
- Emerson, W. K. 1985 *Murex hamatus*, a living west american species assigned to the neogene genus *Pterorytis*. *The Nautilus* 99: 14-17.
- Emerson, W. K., D'Attilio, A. 1969. Remarks on the taxonomic placement of *Purpurellus* Jousseaume, 1880, with the description of a new species (Gastropoda:Muricidae). *Veliger* 12: 145-148.
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3: 294-299.

- Fretter, V. 1941. The genital ducts of some British stenoglossan prosobranchs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 25: 173-211.
- Fretter, V. 1946. The pedal sucker and anal gland of some British stenoglossa. *Proceedings of the Malacological Society of London* 27: 126-130.
- Fujioka, Y. 1984. Remarks on two species of the genus *Drupella* (Muricidae). *Venus* 43: 44-54.
- Fujioka, Y. 1985. Systematic evaluation of radular characters in Thaidinae (Gastropoda: Muricidae). *Journal of Science of the Hiroshima University, Series B* 31: 235-287.
- Garvie, C. L. 1991. Two new species of Muricinae from the Cretaceous and the Paleocene of the Gulf Coastal Plain, with comments of the genus *Odontopolys* Gabb, 1860. *Tulane Studies in Geology and Paleontology* 24(4): 92-97.
- Garvie, C. L. 1992. A second cretaceous muricid from the Gulf coastal plain. *Tulane Studies in Geology and Paleontology* 25(4): 187-190.
- Gelman, A., Rubin, D. B., 1992. Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical Science* 7, 457-511.
- Gordillo, S. 1998. Trophonid gastropod predation on Recent bivalves from the Magellanic region. Pp. 251–254 in P. A. Johnston and J. W. Haggart, eds. *Bivalves: an eon of evolution. Paleobiological studies honoring Norman D. Newell*. University of Calgary Press, Calgary.
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Graham, A. 1973. The anatomical basis of function in the buccal mass of prosobranch and amphineuran mollusc. *Journal of Zoology* 169: 317-348.
- Grant, P. R. 1999. *The Ecology and Evolution of Darwin's finches*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Griffin, M. Pastorino, G. 2005. The genus *Trophon* Monfort, 1810 (Gastropoda: Muricidae) in the Tertiary of Patagonia. *Journal of Paleontology* 79: 296-311.
- Gunter, G. 1968. Some factors concerning the drilling apparatus and the feeding and predation of prosobranchiate gastropods, especially on other molluscs. *Proceedings of Symposium on Mollusca*: 370-378.
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95-98.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P. D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4.
- Harasewych, M. G. 1984. Comparative anatomy of four primitive Muricacean gastropods: implications for Trophoninae phylogeny. *American Malacological Bulletin* 3: 11-26.

- Harasewych, M. G., Jensen, R. H. 1979. Review of the subgenus *Pterynotus* (Gastropoda: Muricidae) in the Western Atlantic. *Nemouria* 22, 1–16.
- Harasewych, M. G., Adamkewicz, S. L., Blake, J. A., Saudek, D., Spriggs, T., Bult, C. J. 1997. Neogastropod phylogeny: a molecular perspective. *Journal of Molluscan Studies* 63(3): 327-351.
- Harding, J. M., Kingsley-Smith, P., Savini, D., Mann, R. 2007. Comparison of predation signatures left by Atlantic oyster drills (*Urosalpinx cinerea* Say, Muricidae) and veined rapa whelks (*Rapana venosa* Valenciennes, Muricidae) in bivalve prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 352: 1-11.
- Harper, E. M., Skelton, P. W., 1993. The Mesozoic Marine Revolution and epifaunal bivalves. *Scripta Geologica*, special issue 2: 127-153.
- Harper, E. M., Peck, L. 2003. Predatory behavior and metabolic costs in the Antarctic muricid gastropod *Trophon longstaffi*. *Polar Biology* 26: 208-217.
- Hayashi, S. 2005. The molecular phylogeny of the Buccinidae (Caenogastropoda: Neogastropoda) as inferred from the complete mitochondrial 16S rRNA gene sequences of selected representatives. *Molluscan Research* 25: 85-98.
- Herbert, G. S., Merle, D., Gallardo, C. S. 2007. A developmental perspective on evolutionary innovation in the radula of the predatory neogastropod family Muricidae. *American Malacological Bulletin* 23: 17-32.
- Hickman, C. S. 1980. Gastropod radulae and the assessment of form in evolutionary paleontology. *Paleobiology* 6(3): 276-294.
- Hickman, C. S. 1984. Implications of radular tooth-row functional integration for archeogastropod systematic. *Malacologia* 25(1): 143-160.
- Hillis, D. M., Larson, A., Davis, S. K., Zimmer, E. A. 1990. Nucleic Acid III: Sequencing. In: Hills, D. M. Moritz, C. (Eds.), *Molecular Systematics*, pp. 318-370. Sunderland, MA: Sinauer.
- Houart, R. 1984. *Nipponotrophon makassarensis* a new recently dredged muricacean species. *Mar. Res. Indonesia* 24: 83-87.
- Houart, R. 1991a. The Southeastern Brazilian Muricidae collected by RV Marion-Dufresne in 1987. *The Nautilus* 105: 26-37.
- Houart, R. 1991b. The Typhinae (Muricidae) from the New Caledonian region with description of five new species. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* 150: 223-241.
- Houart, R. 1992. The genus *Chicoreus* and related genera (Gastropoda: Muricidae) in the Indo-West Pacific. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (A)* 154: 1-188.

- Houart, R. 1994. Some notes on the genus *Spinidrupa* Habe and Kosuge, 1966 (Muricidae: Ergalataxinae), with the description of *Habromorula* gen. nov. (Muricidae: Rapaninae) and four new species from the Indo-West Pacific. *Iberus* 12: 21-31.
- Houart, R. 1995a. The Ergalataxinae (Gastropoda: Muricidae) from the New Caledonia region with some comments on the subfamily and description of 13 new species from the Indo-West Pacific. *Bulletin of the Muséum National d'Histoire Naturelle (A)* 16: 245-297.
- Houart, R. 1995b. *Pteryarchia* n. gen. and *Vaughtia* n. gen. two new muricid genera (Gastropoda, Muricidae: Muricinae and Ocenebrinae). *Apex* 10: 127-136.
- Houart, R. 1995c. The Trophoninae (Gastropoda: Muricidae) of the New Caledonia region. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* 167: 459-498.
- Houart, R. 1996a. The West African Muricidae part I: Muricinae Muricopsinae. *Apex* 11: 95-161.
- Houart, R., 1996b. West African Muricidae II: Ocenebrinae, Ergalataxinae, Tripterotyphinae, Typhinae, Trophoninae and Rapaninae. *Apex* 12: 49-91.
- Houart, R. 1999. Review of the Indo-West Pacific species of *Haustellum* Schumacher, 1817 and comments on *Vokesimurex* Petuch, 1994 (Gastropoda, Muricidae) with the description of *H. bondarevi* n. sp. *Apex* 14: 81-107.
- Houart, R., 2001a. *Ingensia* gen. nov. and eleven new species from New Caledonia. *Mém. Mus. Natn Hist Nat.* 185: 243-269
- Houart, R. 2001b. *A review of the recent Mediterranean and northeastern Atlantic species of Muricidae*. Roma: Evolver.
- Houart, R. 2002a. Comments on a group of small *Morula* s.s. species (Gastropoda: Muricidae: Rapaninae) from the Indo-West Pacific with the description of two new species. *Novapex* 3: 97-118.
- Houart, R. 2002b. Description of a new typhine (Gastropoda: Muricidae) from New Caledonia with comments on some generic classifications within the subfamily. *Venus* 61: 147-159.
- Houart, R. 2004. Review of the recent species of *Morula* (*Oppomorus*), *M.* (*Azumamorula*) and *M.* (*Habromorula*) (Gastropoda: Muricidae: Ergalataxinae). *Novapex* 5: 91-130.
- Houart, R. 2002. Review of *Gemixystus*. *Novapex* 5: 1-27.
- Houart, R. 2008. Rehabilitation of *Ergalatax martensi* (Schepman, 1892) (Gastropoda: Muricidae), senior synonym of *Ergalatax obscurai* Houart, 1996, and description of *Ergalatax junionae*, new name for *Morula martensi* Dall, 1923. *Nautilus* 122: 99-106.
- Houart, R. 2010. A remarkable new species of *Zacatrophon* from the Gulf of California. *Novapex* 11: 21-27.

- Houart, R., Heros, V. 2008. Muricidae (Mollusca, Gastropoda) from Fiji and Tonga. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* 196: 437-480.
- Houart, R., Tröndlé, J. 2008. Update of Muricidae (excluding Coralliophilinae) from French Polynesia with description of ten new species. *Novapex* 9: 53-93.
- Huelsenbeck, J. P., Larget, B., Alfaro, M. E., 2004. Bayesian phylogenetic model selection using reversible jump markov chain Monte Carlo. *Molecular Biology and Evolution* 21, 1123-1133.
- Kantor, Y. I. 1995. On the morphology of the digestive system of *Latiaxis (Babelomurex)* (Gastropoda, Coralliophilidae) with notes on the phylogeny of the family. *Ruthenica* 5: 9-15.
- Kantor, Y. I. 1996. Phylogeny and relationships of Neogastropoda. In: Taylor, J. (Ed.), *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca*, pp. 221-230. Oxford: Oxford University Press.
- Kass, R. E., Raftery, A. E., 1995. Bayes Factors. *Journal of the American Statistical Association* 90, 773-795.
- Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K., Miyata, T., 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier analysis. *Nucleic Acid Research* 30(14): 3059-3066.
- Kay, E. A. 1979. *Hawaiian marine shells*. Bishop Museum Press, Honolulu.
- Keen, A. M. 1971a. Two new supraspecific taxa in the Gastropoda. *Veliger* 13(3): 296-#.
- Keen, A. M. 1971b. A review of the Muricacea. *Echo* 4: 35-36.
- Kier, P. M. 1974. Evolutionary trends and their functional significance in the post-Paleozoic echinoids. *Journal of Paleontology* 48(5): 1-95.
- Kitchell, J. A., Boggs, C. H., Kitchell, J. F., Rice, J. A. 1981. Prey selection by naticid gastropods: experimental tests and application to the fossil record. *Paleobiology* 7: 533-542.
- Kollmann, H. A., Peel, J. S. 1983. Paleocene gastropods from Nügssuaq, West Greenland. *Grönlands Geologiske Undersøgelse Bulletin* 146: 1-115.
- Kool, S. P. 1987. Significance of radular characters in reconstruction of thaidid phylogeny. *The Nautilus* 101: 117-132.
- Kool, S. P. 1993a. Phylogenetic analysis of the Rapaninae (Neogastropoda: Muricidae). *Malacologia* 35: 155-259.
- Kool, S. P. 1993b. The systematic position of the genus *Nucella* (Prosobranchia: Muricidae: Ocenebrinae). *Nautilus* 107: 43-57.
- Kowalewski, M., Dulai, A., Fürsich, F. T. 1998. A fossil record full of holes: The Phanerozoic history of drilling predation. *Geology* 26(12): 1091-1094.
- Kuroda, T., Habe, T., Oyama, K. 1971. *The sea shells of Sagami Bay, collected by His Majesty the Emperor of Japan*. Biological Laboratory, Imperial Household, and Maruzen, Tokyo.

- Lewis, P. O., 2001. A Likelihood Approach to Estimating Phylogeny from Discrete Morphological Character Data. *Systematic Biology* 50, 913-925.
- Librado, P., Rozas, J. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452.
- Littlewood, D. T. J., Curini-Galletti, M., Herniou, E. A. 2000. The interrelationships of *Proseriata* (Platyhelminthes: Seriata) tested with molecules and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 16: 449-466.
- Lozouet, P., Ledon, D., Lesport, J. F. 1994. Le genre *Lindapterys* (Neogastropoda, Muricidae): un exemple de disjunction de distribution en domaine tropical marin. *Géobios* 27: 39-50.
- Lozouet, P., Le Renard, P., 1998. Les Coralliophilidae, Gastropoda de l'Oligocène et du Miocène inférieur d'Aquitaine (sud-ouest de la France): systématique e coraux hôtes. *Géobios* 31: 171-184.
- Makarenko, D. E. 1976. Paleogene gastropods from northern Ukraina. *Doklady Akademii nauk Ukrainskoj S. S. R. Seria B. Geologiceskie, kimiceski I biologeskie Nauki* 151: 1-180.
- Marko, P. B., Vermeij, G. J. 1999. Molecular phylogenetics and the evolution of labral spines among Eastern Pacific ocenebrine gastropods. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13: 275-288.
- Marshall, B. A., Burch, K. W. 2000. The New Zealand recent species of *Muricopsis*. *The Nautilus* 114: 18-29.
- Marshall, B. A., Houart, R. 1995. A review of the New Zealand Recent species of *Poirieria* Jousseau, 1880 (Mollusca: Gastropoda: Muricidae) with description of a new species. *Nautilus* 108 : 27-33.
- Marwick, J. 1942. Some Eocene mollusca from New Zealand. *Transaction and Proceedings of the Royal Society of New Zealand* 72: 268-279.
- Matsukuma, A. 1977. Notes on *Genkaimurex varicosa* (Kuroda 1953) (Prosobranchia: Neogastropoda). *Venus* 36: 81-88.
- Mendez, M. A., Cancino, J. M. 1990. Preferencias alimentarias de ejemplares postmetamorficos y juveniles de *Concholepas concholepas* (Bruguiere, 1789). *Revista Biología Marina, Valparaiso*, 25: 109-120.
- Menge, J. L. 1974. Prey selection and foraging period of the predaceous rocky intertidal snail, *Acanthina punctulata*. *Oecologia* 17: 293-316.
- Merle, D. 1999. *La radiation des Muricidae (Gastropoda: Neogastropoda) au Paléogène: approche phylogénétique et évolutive*. Unpublished thesis, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

- Merle, D., Pacaud, J.-M. 2002. The Early Palaeogene muricids (Mollusca: Neogastropoda) from Oichings beds (Haunberg area, Salzburg, Austria): revision and addition to the knowledge of the evolution of Palaeocene and Lower Eocene Poirieria. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung in Geologie und Paläontologie* 42: 3-14.
- Merle, D., Garrigues, B. 2008. New muricid species (Mollusca, Gastropoda) from French Guiana. *Zoosystema* 30: 517-526.
- Mongin, D., Peybernes, B. 1985. Les mollusques de l'Albien des Corbieres (Sud de la France). Modes de vie et paléocéologie. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, palaeoecology* 32: #
- Moran, M. J. 1985. Effects of prey density, prey size and predator size on rates of feeding by an intertidal predatory gastropod *Morula marginalba* Blainville (Muricidae), on several species of prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 90 : 97-105.
- Morton, B. 1994. Prey preference and method of attack by *Rapana bezoar* (Gastropoda : Muricidae) from Hong Kong. In The malacofauna of Hong Kong and China III. Pp. 309-325. Hong Kong University Press, Hong Kong.
- Morton, B. 1999. Competitive grazers and the predatory whelk *Lepsiella flindersi* (Gastropoda: Muricidae) structure a mussel bed (*Xenostrobus pulex*) on a southwest Australian shore. *Journal of Molluscan Studies* 65: 435-452.
- Morton, B. 2004. Predator-prey interactions between *Lepsiella vinosa* (Gastropoda: Muricidae) and *Xenostrobus inconstans* (Bivalvia: Mytilidae) in a southwest Australian marsh. *Journal of Molluscan Studies* 70: 237-245.
- Morton, B. 2008. Attack responses of the southern Australian whelk, *Lepsiella vinosa* (Lamarck, 1822) (Gastropoda: Muricidae), to novel bivalve prey: an experimental approach. *Biological Invasions* 10: 1265-1275.
- Morton, B., Blackmore, G., Kwok, C. T. 2002. Corallivory and prey choice by *Drupella rugosa* (Gastropoda: Muricidae) in Hong Kong. *Journal of Molluscan Studies* 68: 217-223.
- Naegel, L. C. A., Aguilar-Cruz, C. A. 2006. The hypobranchial gland from the purple snail *Plicopurpura pansa* (Gould, 1853) (Prosobranchia: Muricidae). *Journal of Shellfish Research* 25: 391-394.
- Nascimento de Barros, C. 1990. A new species of the genus *Lindapterys* from the continental platform of Pernambuco. *Journal de conchiliologistas do Brasil* 1: 11-15.
- Nybakken, J. 1990. Ontogenetic change in the *Conus radula*: Its form and distribution among the radula types, and significance in systematics and ecology. *Malacologia* 32: 35-54.
- Nylander, J. A. A. 2004. *MrModeltest v2*. Uppsala: Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.

- Oliverio, M., Mariottini, P. 2001. A molecular framework for the phylogeny of *Coralliophila* and related muricoids. *Journal of Molluscan Studies* 67: 215-224.
- Oliverio, M., Cervelli, M., Mariottini, P. 2002. ITS2 rRNA evolution and its congruence with the phylogeny of muricid neogastropods (Caenogastropoda, Muricoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 63-69.
- Oliverio, M., Barco, A., Richter, A., Modica, M. V. 2009. The coralliophiline (Gastropoda, Muricidae) radiation: repeated colonizations of the deep sea? *Nautilus* 123: 113-120.
- Oliverio, M., Modica, M. V. 2010. Relationships of the haematophagous marine snail *Colubraria* (Rachiglossa: Colubrariidae), within the neogastropod phylogenetic framework. *Zoological Journal of the Linnean Society* 158(4): 779-800.
- Page, A. J., Willan, R. C. 1988. Ontogenetic change in the radula of the gastropod *Epitonium billeana* (Prosobranchia: Epitoniidae). *The Veliger* 30: 222-229.
- Pagel, M. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Society (B)* 255, 37-45.
- Pagel, M., Meade, A., Barker, D. 2004. Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. *Systematic Biology* 53, 673-684
- Paine, R. T. 1966. Function of labral spines, composition of diet, and size of certain marine gastropods. *The Veliger* 9: 17-24.
- Palumbi, S., Martin, A., Romano, S., McMillan, W. O. 1991. *The Simple Fool's Guide to PCR, Version 2.0*. Department of Zoology and Kewalo Marine Laboratory, University of Hawaii.
- Pastorino, G. 1999. A new species of gastropod of the genus *Trophon* Montfort, 1810 (Mollusca: Gastropoda: Muricidae) from subantarctic waters. *The Veliger* 42: 169-174.
- Pastorino, G. 2002a. Systematics and phylogeny of the genus *Trophon* Montfort, 1810 (Gastropoda: Muricidae) from Patagonia and Antarctica: morphological patterns. *Bollettino Malacologico* Suppl. 4: 127-134.
- Pastorino, G. 2002b. Two new Trophoninae from the Antarctic waters. *Malacologia* 44: 353-361.
- Pastorino, G. 2005. A revision of the genus *Trophon* Montfort, 1810 (Gastropoda: Muricidae) from southern South America. *Nautilus* 119: 55-82.
- Pastorino, G., Harasewych, M. G. 2000. A revision of the Patagonian genus *Xymenopsis* Powell, 1951 (Gastropoda: Muricidae). *Nautilus* 114: 38-58.
- Pastorino, G., Penchaszadeh, P., Scarabino, F. 2007. Egg capsules, eggs and embryos of the southwestern atlantic gastropod *Coronium coronatum*. *Journal of Molluscan Studies*, 73: 61-65.

- Pastorino, G., Scarabino, F. 2008. Two new deep-sea muricids (Gastropoda) from Argentina. *Nautilus* 122: 107-114.
- Peharda, M., Morton, B. 2006. Experimental prey species preferences of *Hexaplex trunculus* (Gastropoda: Muricidae) and predator-prey interactions with the black mussel *Mytilus galloprovincialis* (Bivalvia: Mytilidae). *Marine Biology* 148: 1011-1019.
- Pimenta, A. D., Couto, D. R., Costa, P. M. S. 2008. A new species and a new record of Muricidae (Gastropoda) from Brazil: genera *Pterynotus* and *Leptotrophon*. *Nautilus* 122: 244-251.
- Plazzi, F., Ferrucci, R. R., Passamonti, M. 2010. Phylogenetic representativeness: a new method for evaluating taxon sampling in evolutionary studies. *BMC Bioinformatics* 11: 209.
- Ponder, W. F. 1971. A review of the New Zealand neogastropod genus *Paratrophon* Finlay (Mollusca: Muricidae). *Journal of Conchology* 109: 110-118.
- Ponder, W. F. 1972a. A review of the genus *Xymene* Iredale of New Zealand (Mollusca: Muricidae). *Journal of the Royal Society of New Zealand* 2: 471-499.
- Ponder, W. F. 1972b. Note on some Australian genera and species of the family Muricidae. *Journal of the Malacological Society of Australia* 2: 215-248.
- Ponder, W. F. 1973. The origin and evolution of the Neogastropoda. *Malacologia* 12, 295-338.
- Ponder, W. F. 1998. Family Muricidae. In: Beesley, P.L. Ross, J.G.B. Wells, A. (Eds.), *Mollusca: the southern synthesis. Fauna of Australia*, vol. 5. pp. 820-824. Melbourne: CSIRO Publishing.
- Ponder, W. F., Vokes, E. H. 1988. A revision of the Indo West Pacific fossil and recent species of *Murex* and *Haustellum*. *Records of the Australian Museum*, Supplement 8: 160pp.
- Ponder, W. F., Warén, A. 1988. Classification of the Caenogastropoda and Heterostropha - A list of the family-group names and higher taxa. *Malacological Review*, Supplement 4: 288-328.
- Posada, D., Buckley, T. R., 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of akaike information criterion and Bayesian approaches over likelihood ratio test. *Systematic Biology* 53, 793-808.
- Radwin, G. E., D'Attilio, A. 1971. Muricacean supraspecific taxonomy based on the shell and radula. *Echo* 4: 55-67.
- Radwin, G. E., D'Attilio, A. 1976. *Murex shells of the world*. Stanford: Stanford University Press.
- Richter, A., Luque, A. A. 2003. Sex change in two Mediterranean species of Coralliophilidae (Mollusca: Gastropoda: Neogastropoda). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84: 383-392.
- Riedel, F. 2000. Ursprung und Evolution der höheren Caenogastropoda. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen* E 32: 1-240.

- Ronquist, F., Huelsenbeck, J. P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-1574.
- Sambrook, J., Russel, D. 2000. *Molecular Cloning. A Laboratory Manual*. Third Edition. Cold Spring Harbor, New York: Spring Harbor Laboratory Press.
- Sawyer, J. A., Zuschin, M., Riedel, B., Stachowitsch, M., 2009. Predator-prey interactions from *in situ* time-lapse observations of a sublittoral mussel bed in the Gulf of Trieste (Northern Adriatic). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 371(1): 10-19.
- Schluter, D. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford: Oxford University Press.
- Schopf, T. J. M. 1977. Patterns and themes of evolution among the Bryozoa. In: Hallam, A. (Ed.), *Patterns of evolution as illustrated by the fossil record*, pp. 159-207. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier.
- Seehausen, O. 2006. African cichlid fish: a model system in adaptive radiation research. *Proceedings of the Royal Society B* 273(1597): 1987-1998.
- Schander, C., Sundberg, P. 2001. Useful characters in gastropod phylogeny: Soft information or hard facts? *Systematic Biology* 50: 136-141.
- Shimek, R., Kohn, A. J. 1981. Functional morphology and evolution of the toxoglossan radula. *Malacologia* 20: 423-438.
- Shimodaira, H., Hasegawa, M. 1999. Multiple comparisons of log-likelihoods with applications to phylogenetic inference. *Molecular Biology and Evolution* 16: 1114–1116.
- Simmons, M. P., Ochoterena, H., 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology* 49, 369-381.
- Simone, R. L., Herbert, G. S., Merle, D. 2009. Unusual anatomy of the ectoparasitic muricid *Vitularia salebrosa* (King and Broderip, 1832) (Neogastropoda: Muricidae) from the Pacific coast of Panama. *Nautilus* 123: 137-147.
- Sohl, N. F., 1969. The Fossil Record of Shell Boring by Snails. *American Zoologist* 9(3): 725-734.
- Stanley, S. M. 1977. Trends, rates and patterns of evolution in Bivalvia. In: Hallam, A. (Ed.), *Patterns of evolution as illustrated by the fossil record*, pp. 209-250. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier.
- Strugnell, J., Norman, M., Jackson, J., Drummond, A. J., Cooper, A., 2005. Molecular phylogeny of coleoid cephalopods (Mollusca: Cephalopoda) using a multigene approach; the effect of data partitioning on resolving phylogenies in a Bayesian framework. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43, 426-441.
- Swofford, D. L. 2002. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and Other Methods)*. Ver. 4 [1998], beta 4.0b10 [2002]. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M., Kumar, S., 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 24: 1596-1599.
- Tan, K. S. 1995. Taxonomy of the *Thais* and *Morula* (Mollusca: Gastropoda: Muricidae) in Singapore and vicinity. PhD thesis, National University of Singapore.
- Tan, K. S. 2003. Phylogenetic analysis and taxonomy of some southern Australian and New Zealand Muricidae (Mollusca: Neogastropoda). *Journal of Natural History* 37: 911-1028.
- Tate, R. 1888. The gastropods of the older Tertiary of Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 13: 316-343.
- Taylor, J. D. 1976. Habitats, abundance and diets of muricacean gastropods at Aldabra Atoll. *Zoological Journal of the Linnean Society* 59, 155-193.
- Taylor, J. D. 1983. The food of coral-reef *Drupa* (Gastropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society* 78: 299-316.
- Taylor, J. D., Morris, N. J., Taylor, C. N. 1980. Food specialization and the evolution of predatory prosobranch gastropods. *Palaeontology* 23: 375-409.
- Taylor, J. D., Cleevely, R. J., Morris, N. J. 1983. Predatory gastropods and their activity in the Blackdown Greensand (Albian) of England. *Palaeontology* 26: 521-553.
- Taylor, J. D., Morton, B. 1996. The diets of predatory gastropods in the Cape d'Aguilar Marine Reserve, Hong Kong. *Asian Marine Biology* 13: 141-166.
- Thiele, J. 1929. *Handbuch der Systematischen Weichtierkunde, vol. 2*. Stuttgart: Gustav Fischer.
- Tracey, S., Todd, J. A., Erwin, D. H. 1993. Mollusca: Gastropoda. In: Benton, M.J. (Ed.), *The Fossil Record* 2, pp. 131-167. London: Chapman and Hall.
- Valentine, J. W., Foin, T. C., Peart, D. 1978. Provincial model of phanerozoic marine diversity. *Paleobiology* 4: 55-66.
- Valentine, J. W., Moores, E. M. 1970. Plate-tectonic regulation of faunal diversity and sea level: a model. *Nature* 228, 657-659.
- Vella, P. 1961. Australasian Typhinae (Gastropoda) with note on the subfamily. *Paleontology* 4: 362-391.
- Vermeij, G. J., 1977. The Mesozoic marine revolution; evidence from snails, predators and grazers . *Paleobiology* 2: 245-258.
- Vermeij, G. J. 1978. *Biogeography and Adaptation: Patterns of Marine Life*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Vermeij, G. J. 1980. Drilling predation in a population of the edible bivalve *Anadara granosa*. *Nautilus* 94: 123-125.

- Vermeij, G. J. 2001. Innovation and evolution at the edge: origins and fates of gastropods with a labral tooth. *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 461-508.
- Vermeij, G. J. 2007. The ecology of invasion: acquisition and loss of the siphonal canal in gastropods. *Paleobiology* 33: 469-493.
- Vermeij, G. J., Carlson, S. J. 2000. The muricid gastropod subfamily Rapaninae: phylogeny and ecological history. *Paleobiology* 26: 19-46.
- Vermeij, G. J., Houart, R. 1996. The genus *Jaton* (Muricidae, Ocenebrinae), with the description of a new species from Angola, West Africa. *Iberus* 14: 83-91.
- Vermeij, G. J., Houart, R. 1999. Description of *Africanella* nov. gen. and a review of some West African ocenebrine genera. *Basteria*, 63:17-25.
- Vokes, E. H. 1964. Supraspecific groups in the subfamilies Muricinae and Tritonaliinae (Gastropoda: Muricidae). *Malacologia* 2(1): 1-41.
- Vokes, E. H. 1971. The geological history of the Muricinae and the Ocenebrinae. *Echo* 4: 37-54.
- Vokes, E. H. 1974. On the identity of *Murex triqueter* Born. *The Veliger* 16: 258-264.
- Vokes, E. H. 1992. Cenozoic Muricidae of the western Atlantic region. Part IX – *Pterynotus*, *Poirieria*, *Aspella*, *Dermomurex*, *Calotrophon*, *Acantholabia* and *Attiliosa*: additions and corrections. *Tulane Studies in Geology and Paleontology* 25: 1-106.
- Vokes, E. H. 1993. Review of the Muricinae subgenus *Pterynotus* (*Pterochelus*) in Australia. *Journal of the Malacological Society of Australia* 14: 83-105.
- Vokes, E. H. 1996. One last look at the Muricidae. *American Conchologist* 24: 4-6.
- von Euler, F. 2001. Selective extinction and rapid loss of evolutionary history in bird fauna. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 268: 127-130.
- Vredenburg, E. 1929. A supplement to the Mollusca of the Ranikot Series. *Memoirs of the Geological Survey of India. Paleontologia Indica*, n. ser. 10(4):1-75.
- Warén, A. 1990. Ontogenetic changes in the trochoidean radula, with some phylogenetic interpretations. *Zoologica Scripta* 19: 179-187.
- Warwick, R. M., Clarke, K. R. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology* 35: 532-543.
- Wenz, W. 1941. Prosobranchia. In: Schindewolf, O.H. (Ed.), *Handbuch der Paläozoologie*, vol. 6. , pp. 961-1200. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Westley, C. B., Vine, K., Benkendorff, K. 2006. A proposed functional role for indole derivatives in reproduction and defense of the Muricidae (Neogastropoda: Mollusca). In: Meijer, L. Guyard, N. Skaltsounis, A.L. Eisenbrand, G. (Eds.), *Indirubin, the red shade of indigo*, pp. 31-44. Roscoff, France: Life in Progress Editions.

- White, C. A. 1887. Contribuções a paleontologia do Brasil. *Arquivos del Museu Nacional* 7: 1-273.
- Whittaker, V. P. 1960. Pharmacologically active choline esters in marine gastropods. *Annals of the New York Academy of Science* 90: 695-705.
- Williams, S. T., Reid, D. G., Littlewood, D. T. J. 2003. A molecular phylogeny of the Littorininae (Gastropoda: Littorinidae): unequal evolutionary rates, morphological parallelism and biogeography of the Southern Ocean. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 60-86.
- Williams, S. T., Ozawa, T. 2006. Molecular phylogeny suggests polyphyly of both the turban shells (family Turbinidae) and the superfamily Trochoidea (Mollusca: Vetigastropoda). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39: 33-51.
- Woodring, W. P. 1973. Geology and paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama: descriptions of Tertiary mollusks (additions to gastropods, scaphopods, pelycypods: Nuculidae to Malleidae). U. S. Geological Survey Professional Paper 306-E: 453-539.
- Wright, F. 1990. The 'effective number of codons' used in a gene. *Gene* 87: 23-29.
- Wu, S. K. 1965. Comparative functional studies of the digestive system of the muricid gastropods *Drupa ricina* and *Morula granulata*. *Malacologia* 3: 211-233.
- Wu, S. K. 1968. On some radulae of the muricid gastropods. *Venus* 27: 89-94.
- Wu, S. K. 1973. Comparative studies on the digestive and reproductive systems of some muricid gastropods. *Bulletin of the American Malacological Union* 38: 18.
- Wu, S. K. 1985. The genus *Acanthina* in West America. *Special publication of the Marine biological station of Hong Kong* pp.45-66.

Appendici

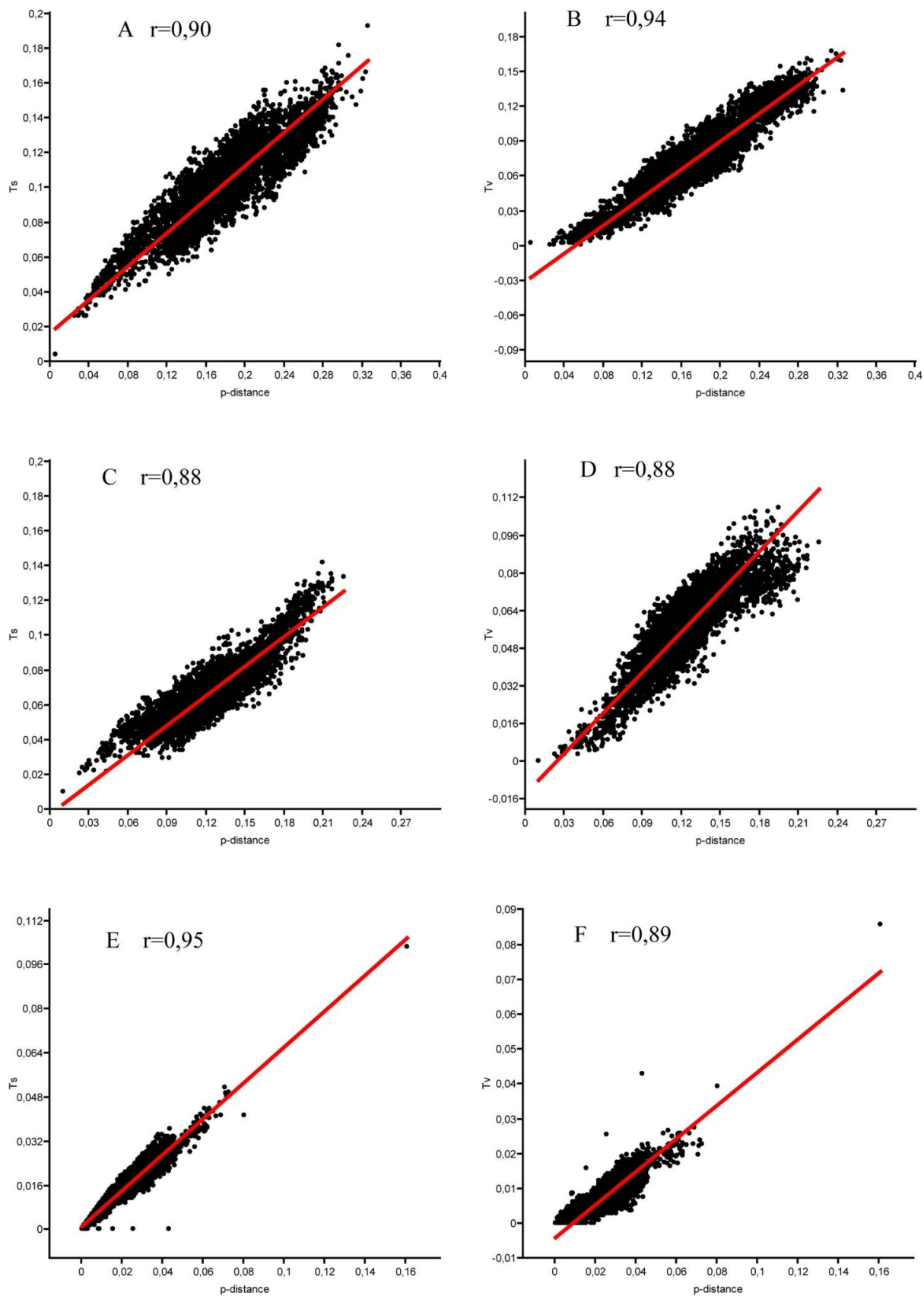


Figura A1. Grafici di saturazione per i geni ribosomali. A, B, 12S; C, D, 16S; E, F, 28S. T_s , Transizioni; T_v , Transversioni; p-distance, percentuale delle differenze nucleotidiche tra coppie di sequenze; r, coefficiente di correlazione di Pearson. Valori di r vicini a ± 1 supportano l'assenza di saturazione.

Figure A1. Saturation plot of the ribosomal genes. A, B, 12S; C, D, 16S; E, F, 28S. Ts, Transitions; Tv, Transversions; p-distance, percentage of the pairwise nucleotidic differences; r, Pearson's correlation index. Values of r close to ± 1 support the absence of saturation.

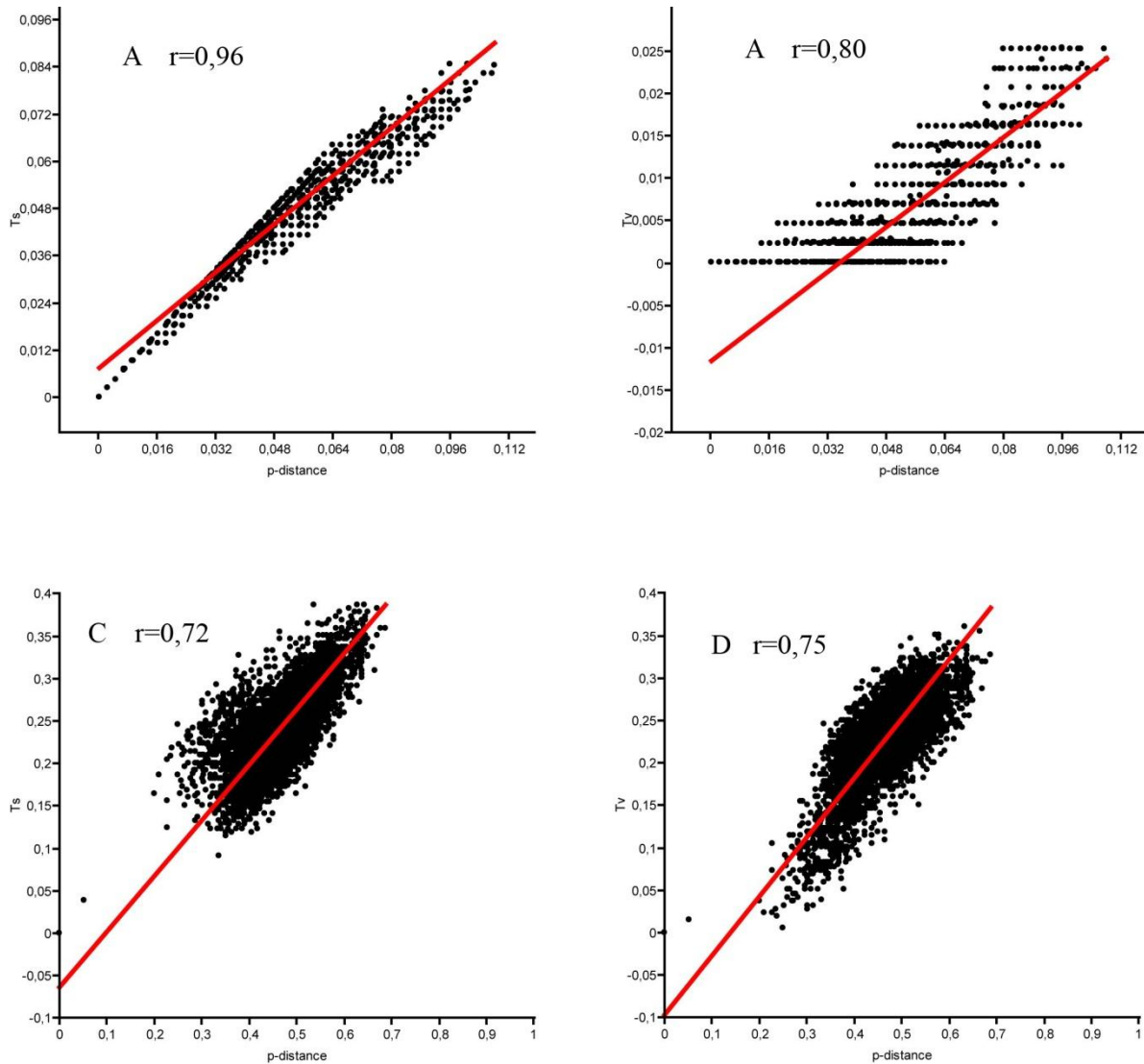


Figura A2. Grafici di saturazione per le sequenze della COI. A, B, COI, prima e seconda posizione del codone; C, D, terza posizione del codone. Ts, Transizioni; Tv, Transversioni; p-distance, percentuale delle differenze nucleotidiche tra coppie di sequenze; r, coefficiente di correlazione di Pearson. Valori di r vicini a ± 1 supportano l'assenza di saturazione.

Figure A2. Saturation plot of the COI sequences. A, B, first and second codon positions; C, D, third codon position. Ts, Transitions; Tv, Transversions; p-distance, percentage of the pairwise nucleotidic differences; r, Pearson's correlation index. Values of r close to ± 1 support the absence of saturation.



Figura A3. Topologia di consenso (*Maj-rule*) di 377460 alberi ugualmente parsimoniosi (80 steps). Gli unici cladi che rappresentano gruppi non polifiletici sono le Typhinae (in giallo), alcune specie di Ocenebrinae (rosso), due gruppi di Ergalataxinae (in blu) e un gruppo di Rapaninae (in azzurro).

Figure A3. Consensus topology (*Maj-rule*) of 377460 trees equally parsimonious. The only clades representing non polyphyletic groups are Typhinae (in yellow), some Ocenebrinae (in red), two lineages of Ergalataxinae (in blue), and one of Rapaninae (in light blue).



Figura A4. Topologia di consenso (maj-rule) ottenuta dall'analisi bayesiana del 12S. La convergenza è stata raggiunta dopo $3,4 \times 10^7$ generazioni, le quali sono state escluse dal calcolo della topologia di consenso.

Figure A4. Majority rule consensus tree obtained with the Bayesian analysis of 12S. Convergence reached after $3,4 \times 10^7$ generations, excluded from the computation of consensus tree.

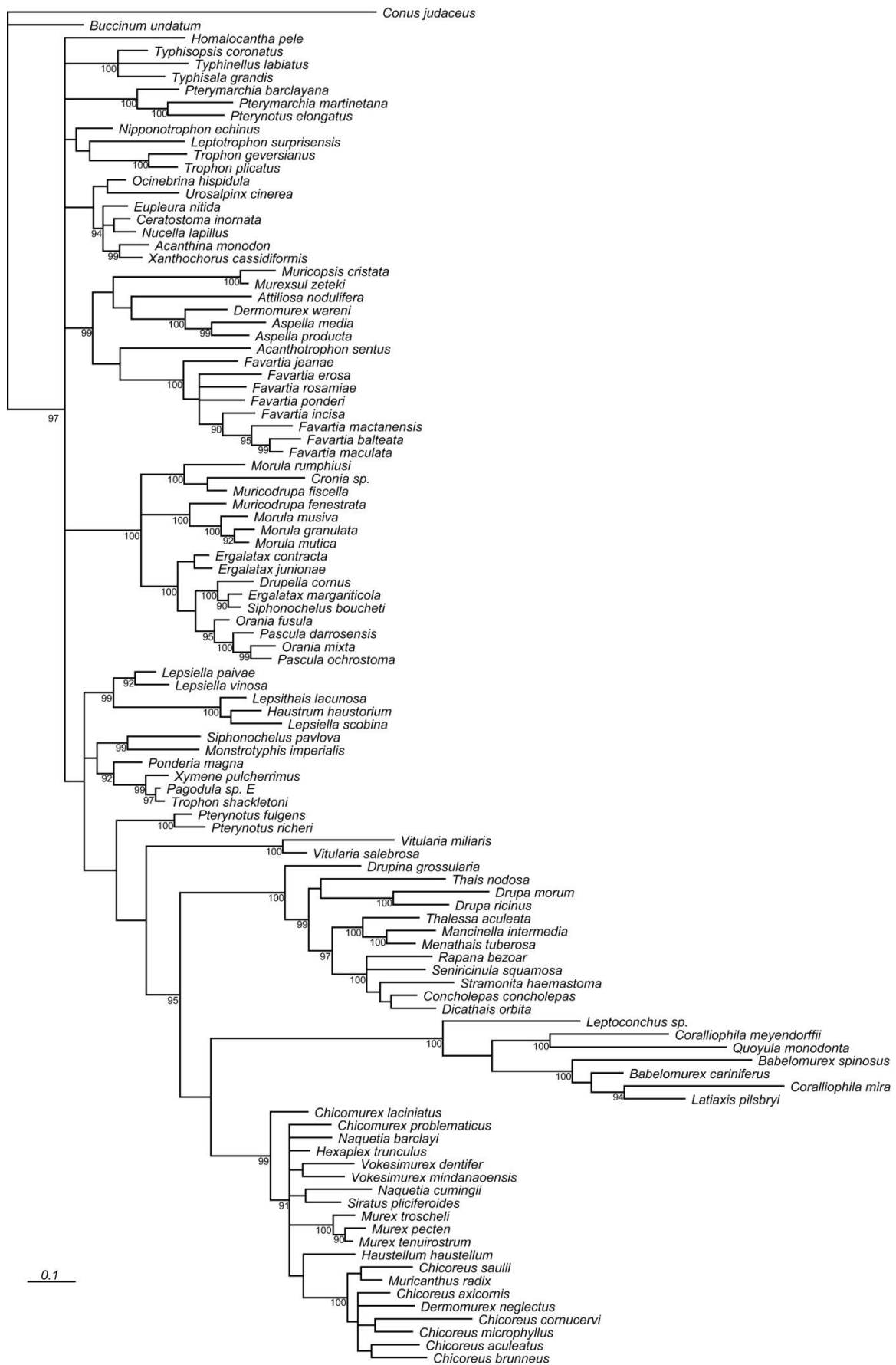


Figura A5. Topologia di consenso (maj-rule) ottenuta dall'analisi bayesiana del 16S. La convergenza è stata raggiunta dopo 2,5x107 generazioni, le quali sono state escluse dal calcolo della topologia di consenso.

Figure A5. Majority rule consensus tree obtained with the Bayesian analysis of 16S. Convergence reached after 2,5x107 generations, excluded from the computation of consensus tree.

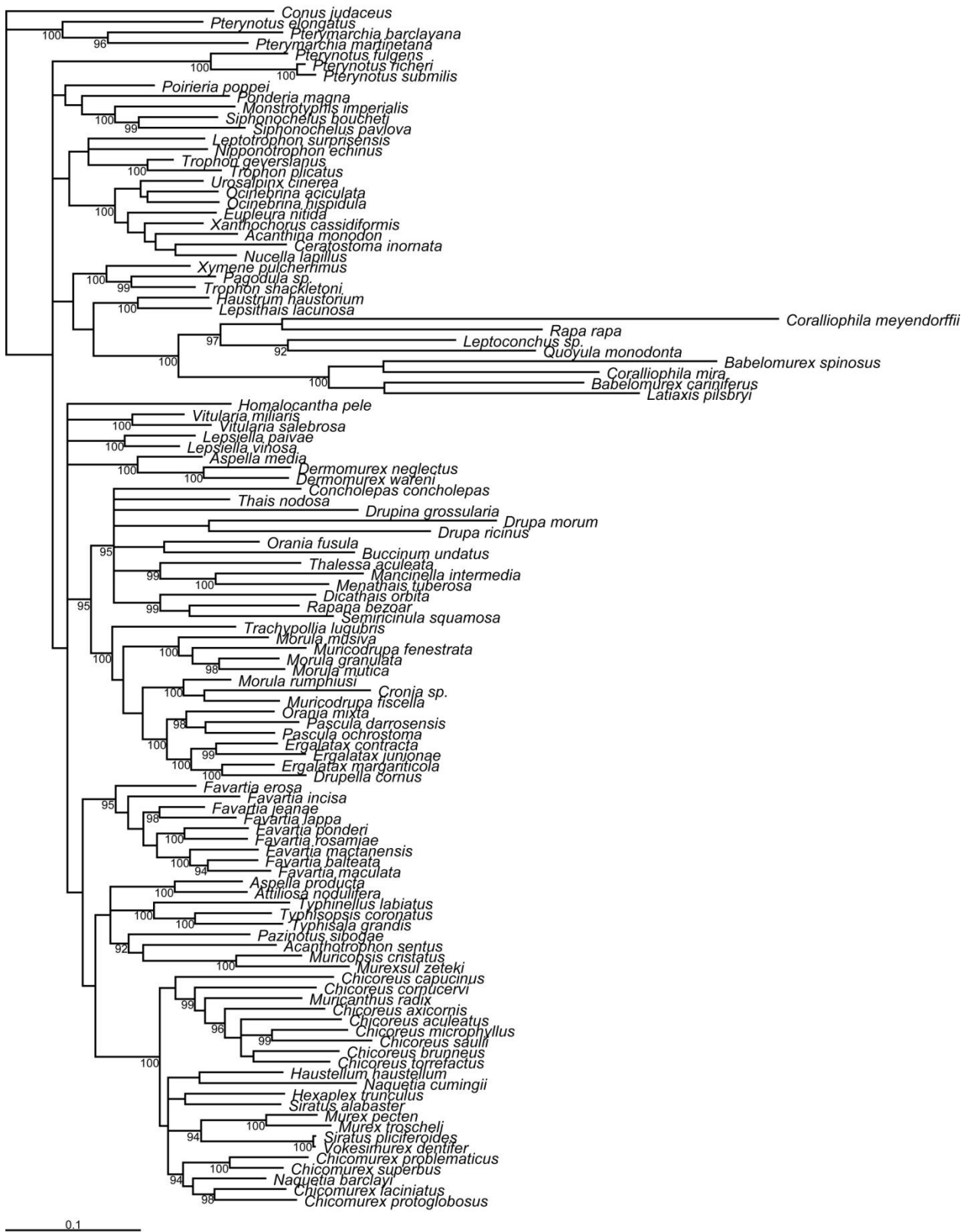


Figura A6. Topologia di consenso (maj-rule) ottenuta dall'analisi bayesiana della COI. La convergenza è stata raggiunta dopo $2,6 \times 10^7$ generazioni, le quali sono state escluse dal calcolo della topologia di consenso.
Figure A6. Majority rule consensus tree obtained with the Bayesian analysis of COI. Convergence reached after $2,6 \times 10^7$ generations, excluded from the computation of consensus tree.

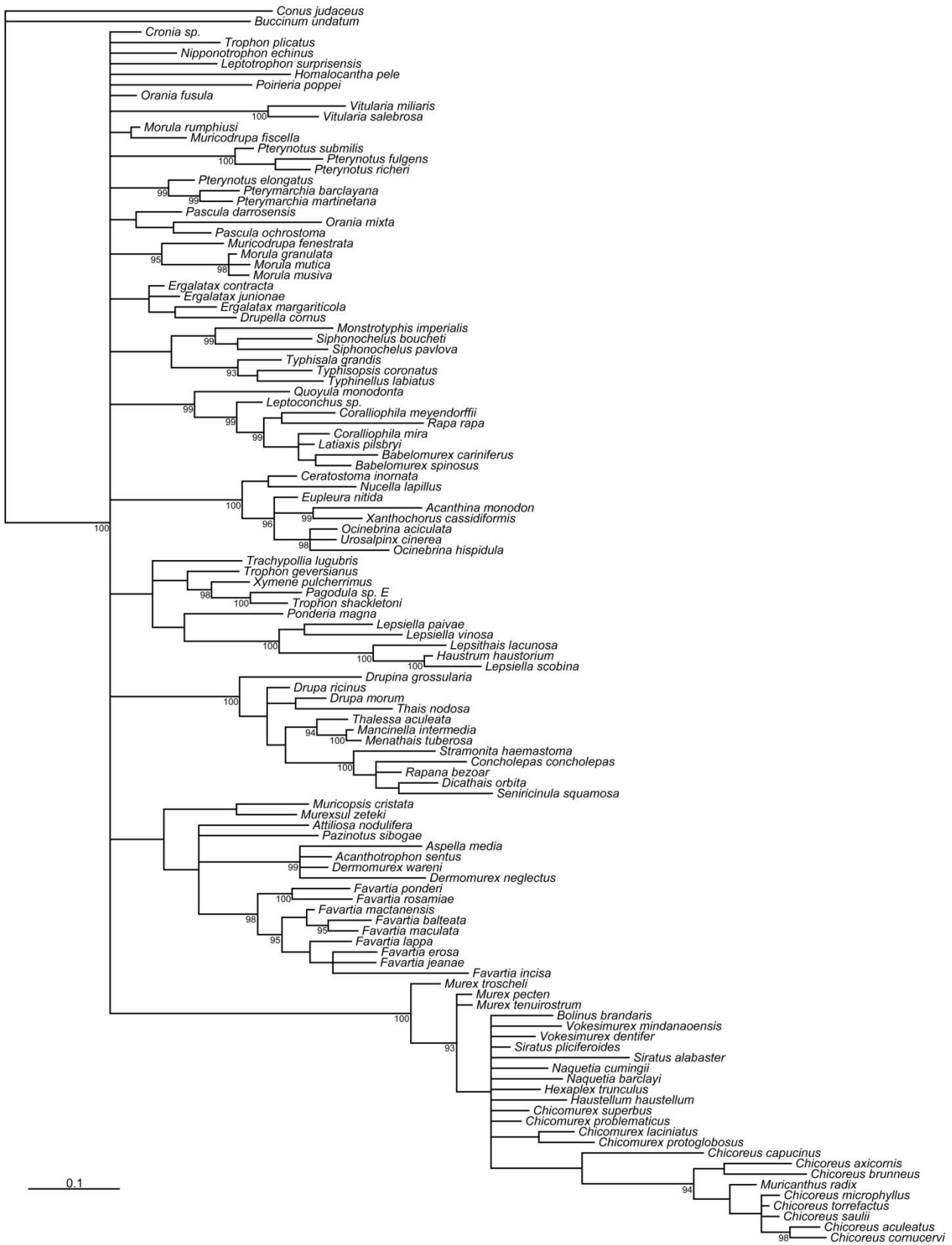


Figura A7. Topologia di consenso (*maj-rule*) ottenuta dall'analisi bayesiana del 28S. La convergenza è stata raggiunta dopo 3×10^7 generazioni, le quali sono state escluse dal calcolo della topologia di consenso.

Figure A7. Majority rule consensus tree obtained with the Bayesian analysis of 28S. Convergence reached after 3×10^7 generations, excluded from the computation of consensus tree.

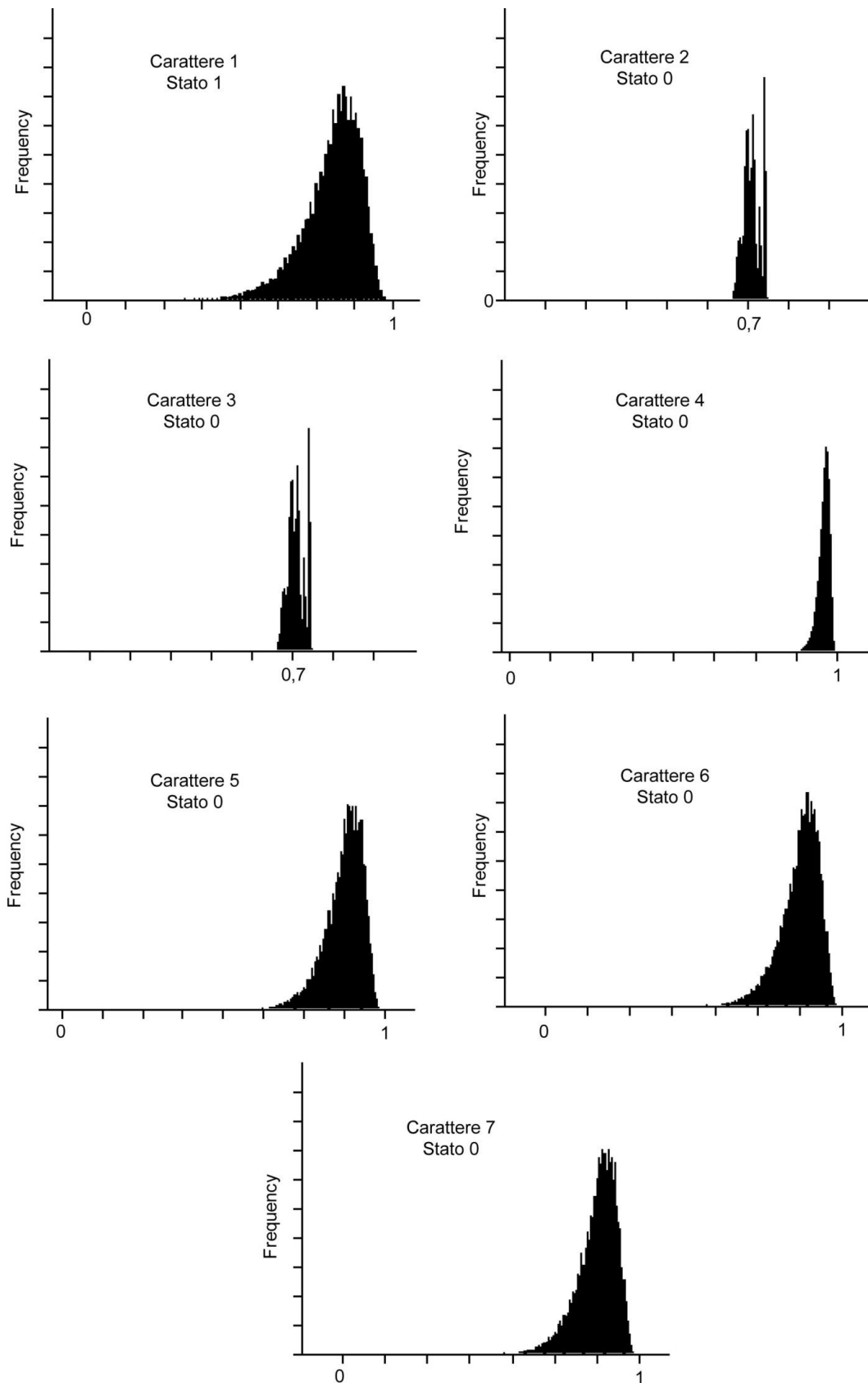


Figura A8. Risultati dell'analisi comparativa. I grafici rappresentano la distribuzione di probabilità a posteriori di ogni stato dei caratteri codificanti la presenza o l'assenza delle diverse strategie trofiche nell'antenato comune dei muricidi. La codifica dei caratteri è riportata in tabella A6, nelle figure è rappresentato solo uno dei due stati per ogni carattere.
Figure A8. Results of the comparative analysis. Each graphic represents the posterior probability distribution of a character state, coding for presence or absence of trophic strategies in the muricid common ancestor. Character coding is listed in table A6, in the picture is represented only one state for each character.

Tabella A1. Schemi di partizione utilizzati nelle analisi filogenetiche. Tot, allineamento totale. Gap, 12S16Sgap, 12Sgap, 16Sgap, 28Sgap, partizioni di caratteri binari codificanti i gap delle sequenze ribosomali. Grib, geni ribosomali (12S+16S+28S). 12S16S, partizione dei geni ribosomali mitocondriali. COI1a2a, partizione della prima e seconda posizione nel codone della COI. COI1a, COI2a, COI3a, partizioni separate per ogni singola posizione nel codone della COI.

Table A1. Partitioning schemes used in the phylogenetic analysis. Tot, total lignment. Gap, 12S16Sgap, 12Sgap, 16Sgap, 28Sgap, binary character partitions recoding gaps of the ribosomal sequences. Grib, ribosomal genes (12S+16S+28S). 12S16S, mitochondrial ribosomal sequences. COI1a2a, 1st and 2nd codon position of the COI sequences. COI1a, COI2a, COI3a, separated codon positions for the COI sequences.

Nome dello schema	N° di partizioni	Partizioni
PS01	2	Tot, gap
PS02	3	Grib, gap, COI
PS03	4	Grib, gap, COI1a2a, COI3a
PS04	5	Grib, gap, COI1a, COI2a, COI3a
PS05	7	12S16S, 12S16Sgap, 28S, 28Sgap, COI1a, COI2a, COI3a
PS06	9	12S, 12Sgap, 16S, 16Sgap, 28S, 28Sgap, COI1a, COI2a, COI3a

Tabella A2. Matrice dei 20 caratteri radulari per 100 specie di muricidi e 1 outgroup (*Oliva* sp.). La spiegazione degli stati dei caratteri è riportata nella Tabella A3. I caratteri per i quali non è stato possibile determinare lo stato sono indicati con un punto interrogativo.

Table A2. Matrix of the 20 radular characters for 100 muricid species and 1 outgroup (*Oliva* sp.). Explanation of character state coding is listed in Table A3. Missing characters are indicated by a question mark.

Specie	Stato dei caratteri	Specie	Stato dei caratteri
Oliva_sp	00000???10000?000000	Favartia_alveata	01101002101021111100
Cronia_avellana	11101010000010000000	Homalocantha_digitata	0?001002101020000000
Cytharomorula_gray	11101000001110000000	Maxwellia_gemma	01101002111121111100
Drupella_cornus	10011010111121000011	Murexiella_bojadorensis	??101002101021??1000
Ergalatax_crassulnata	11101000001010000000	Murexsul_zeteki	11101002101020001000
Lataxiena_blosvillei	11101000001121000000	Muricopsis_cristatus	11101001101020001000
Maculotriton_serriale	1?101000000100000000	Pazinotus_stimpsonii	??001001101020001100
Morula_uva	1?101000001121000000	Pradoxa_confirmata	??0010001010??001000
Muricodrupa_fiscella	1?101000000010000000	Rolandiella_scotti	1?001001101120??1000
Orania_fusulus	1?101000001121000000	Acanthina_monodon	111010021111211011??
Pascula_muricata	1?101000001010000000	Acanthinucella_punctulata	11101002111121101100
Spinidrupa_euracantha	11101000001010000000	Africanella_isaacsii	?1101002101121101100
Trachypollia_turricula	11001000101121000000	Austrotrophon_cerrosensis	11001002111121101100
Agnewia_tritoniformis	10001002011121000000	Ceratostoma_rorifluum	11001002111121101100
Concholepas_concholepas	10001002011121000000	Chicocenebra_gubbi	?1101002101121101100
Cymia_tecta	10001002011121000000	Eupleura_caudata	11001002111121101100
Dicathais_orbita	10001002011121000000	Forreria_belcheri	1?001102111121101100
Drupa_ricinus	10001002011121000000	Hadriana_caticulata	01101001111121101100
Drupina_grossularia	1?101002111121000000	Inermicosta_inermicosta	11101002111121101100
Mancinella_alouina	11000???000010000000	Jaton_decussatus	?1101002101121101100
Nassa_serta	1?00100000000?0000000	Mexacanthina_lugubris	1?1010021111211011??
Neothais_harpa	10001012011121000000	Nucella_wahlbergi	11101002111121101100
Phycothais_reticulata	11001002011121100000	Ocenebra_erinacea	01101002111121101100
Pinaxia_coronata	1?001002011121100000	Ocinebrina_edwardsii	01101002101121101100
Plicopurpura_patula	11021000001010000000	Pteropurpura_macroptera	11101002111121101100
Purpura_persica	1?001002111121000000	Roperia_poulsoni	1?101002111121101100
Rapana_venosa	10001102010121000000	Urosalpinx_haneti	11101002111121101100
Reishia_bronni	10001002011121000000	Vaughtia_dunkeri	01101002111121101100
Stramonita_haemastoma	10001102011121000000	Vitularia_salebrosa	01101101101010000000
Thais_nodosa	1?001012001120000000	Xanthochorus_buxens	11101002111121101100
Tribulus_planospira	1?001002011121100000	Zacatrophon_beebei	11001002111121101100
Vexilla_vexillum	10010???10?00?000012	Boreotrophon_bentleyi	11001000001010000000
Attiliosa_nodulosa	10001000000010000000	Conchatalos_lacrima	11001000111010??1?00
Bolinus_brandaris	10001000000010000000	Coronium_coronatum	111010021111211001100
Bouchetia_vaubanensis	1?0010000010?0000000	Gemixystus_leptos	1?001000100010000000
Calotrophon_ostrearum	00101000001010000000	Leptotrophon_caraoe	001010021011211001100
Chicomurex_superbus	10011000001010000000	Nipponotrophon_makassarensis	01101001101021001100
Chicoreus_ramosus	10001000001010000000	Nodulotrophon_scolopax	10001000000010000000
Dermomurex_pauperculus	10001000001010000000	Pagodula_carduelis	10001000000010000000
Haustellum_haustellum	10001000000010000000	Scabrotrophon_lasius	111010011011211001100
Hexaplex_chicoreus	10001000000010000000	Trophon_geversianus	10101002101121001100
Ingensia_ingens	10001000000010000000	Trophonopsis_tenuisculptus	10001000001010000000
Murex_brevispina	10001000000010000000	Xymene_plebeius	10010000000100000000
Muricanthus_radix	10101000001010000000	Xymenopsis_buccineus	10001000000010000000
Poirieria_zelandica	10101000001010000000	Bedeva_paivae	10001000001010000000
Pterochelus_undosus	10001000000010000000	Haustrom_haustorium	10001000001010000000
Pteryarchia_bibbeyi	10001000000010000000	Haustellotyphis_cumingii	00201100000010000000
Pterynotus_havanensis	10001000001010000000	Monstrotyphis_singularis	00001110000110000000
Siratus_beauii	10001000000010000000	Siphonochelus_boucheti	00001110000110000000
Vokesimurex_messorius	10101000001010000000	Typhisala_grandis	00201100000010000000
Acanthotrophon_sorenseni	00101000101010000000		

Tabella A3. Matrice dei 20 caratteri radulari per 100 specie di muricidi e 1 outgroup (*Oliva* sp.). La spiegazione degli stati dei caratteri è riportata nella Tabella A3. I caratteri per i quali non è stato possibile determinare lo stato sono indicati con un punto interrogativo.

Table A3. Matrix of the 20 radular characters for 100 muricid species and 1 outgroup (*Oliva* sp.). Explanation of character state coding is listed in Table A3. Missing characters are indicated by a question mark.

Carattere	Stato	Descrizione
01. Lunghezza della cuspide centrale rispetto alle cuspidi laterali	0	Cuspide centrale della stessa lunghezza rispetto alle cuspidi laterali
	1	Cuspide centrale della stessa lunghezza, o più corta di quelle laterali
02. Orientamento della cuspide central rispetto a quelle laterali	0	Cuspide centrale parallela a quelle laterali
	1	Cuspide central con orientamento diverso rispetto a quelle laterali
03. Posizione della base delle cuspidi centrali rispetto a quella delle cuspidi laterali	0	Basi della cuspide centrale e di quelle laterali alla stessa altezza
	1	Base della cuspide centrale sopra quelle delle cuspidi laterali
	2	Base della cuspide centrale sotto quelle delle cuspidi laterali
04. Forma della sezione della cuspide centrale	0	Sezione di forma approssimativamente triangolare
	1	Sezione appiattita
	2	Sezione caratterizzata dalla presenza di un solco centrale
05. Denticolo interlaterale	0	Assente
	1	Presente
06. Proliferazione dei denticoli interlaterali (ILD)	0	ILD monocuspidato
	1	ILD multicuspidato
07. Punta bifida dei ILD	0	Absent
	1	Present
08. Posizione dei ILD rispetto alla cuspide centrale e a quelle laterali	0	ILD indipendente rispetto alla cuspide centrale e a quelle laterali
	1	ILD ravvicinato al margine interno delle cuspidi laterali
	2	Base dei ILD fusa al margine interno delle cuspidi laterali
09. Orientamento delle cuspidi laterali	0	Cuspidi orientate esternamente con margine interno curvo
	1	Cuspidi dritte
10. Superficie del margine esterno delle cuspid laterali	0	Superficie liscia
	1	Superficie denticolata
11. Forma dell'area marginale	0	Area marginale espansa lateralmente e depressa esternamente
	1	Area marginale di forma rettangolare con margini esterni dritti
12. Superficie del margine inferiore dell'area marginale	0	Superficie liscia
	1	Superficie denticolata
13. Cuspidi marginali	0	Assenti
	1	Presenti come punte terminali dell'area marginale
	2	Identificabili come cuspidi indipendenti
14. Orientamento delle cuspidi marginali	0	Cuspidi orientate esternamente
	1	Cuspidi parallele a quelle laterali
15. Cuspide marginale posteriore	0	Assente
	1	Presente
16. Lobo tra cuspide marginale e cuspide marginale posteriore	0	Assente
	1	Presente
17. Forma della base del rachidiano	0	Rachidiano appiattito
	1	Rachidiano tridimensionale
18. Connessione tra denti contigui	0	Ampio contatto tra superfici superiore e inferiore dei denti rachidiani
	1	Contatto limitato all'area marginale del rachidiano
19. Lunghezza dei denti laterali	0	Lunghezza minore o uguale alla larghezza del rachidiano
	1	Lunghezza maggiore alla larghezza del rachidiano
20. Superficie del dente laterale	0	Superficie liscia
	1	Denticoli nell'area basale del dente
	2	Denticoli nell'area distale del dente

Tabella A4. Matrice dei 36 caratteri radulari per 24 specie di muricidi. I caratteri 1-16 sono ottenuti dall'analisi dell'anatomia condotta da Kool (1993a). I caratteri 17- 36 sono stati estratti dalla matrice in tabella A2 per le stesse specie (o specie congeneriche quando non disponibili). La spiegazione degli stati dei caratteri radulari è riportata nella Tabella A3. I caratteri per i quali non è stato possibile determinare lo stato sono indicati con un punto interrogativo.

Table A4. Matrix of the 36 characters for 24 muricid species. Characters 1-16 are drawn fro the anatomical study of Kool (1993a). Characters 17-36 are drawn from the matrix in table A2 for the same species (or congeneric species where not available). Explanation of character state coding is listed in Table A3. Missing characters are indicated by a question mark.

Specie	Stato dei caratteri
Muricanthus_fulvescens	000000000000000010101000001010000000
Forreria_belcheri	111010100010001?1?001102111121101100
Nucella_lapillus	111010100011201111101002111121101100
Haustrum_haustorium	1?2010000011104110001000001010000000
Morula_uva	00002101112231201?101000001121000000
Cronia_amygdala	200021011132312011101010000010000000
Rapana_rapiformis	002030001234311010001102010121000000
Cymia_tecta	??20401010?3311010001002011121000000
Stramonita_haemastoma	001040001234311010001102011121000000
Concholepas_concholepas	001040001234311010001002011121000000
Dicathais_orbita	2010400112?4312010001002011121000000
Vasula_melones	???140011234312?1?0010101011211?000
Vexilla_vexillum	300050211235313010010???10?00?000012
Nassa_serta	00004001123531201?00100000000?000000
Pinaxia_versicolor	00004001123531201?001002011121100000
Drupa_morum	???040011234313010001002011121000000
Plicopurpura_patula	00?040011234312011021000001010000000
Thais_nodosa	?0214001123431201?001012001120000000
Purpura_persica	?0214001123431201?001002111121000000
Mancinella_alouina	??21400112?431201?000???000010000000
Neorapana_muricata	?0214001123431201?000???00001000?000
Tribulus_planospira	?0214?01???43???1?001002011121100000
Acanthina_monodon	11?01?1?0???1????111010021111211011??
Trochia_cingulata	1110????????????????????????????????

Tabella A5. Masterlist costruita per la stima della rappresentatività filogenetica del campione utilizzato nelle analisi filogenetiche. I taxa inclusi nella masterlist sono stati ricavati dalla classificazione dei Muricidae disponibile in WoRMS (Appeltans et al., 2010).

Table A5. Masterlist built for the estimation of phylogenetic representativeness of the sample used in the phylogenetic analysis. Taxa included in the masterlist were obtained from the classification of Muricidae available in WoRMS (Appeltans et al., 2010).

Taxon: Subfamily Genus		
armatus_Sowerby_III_1912	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
atlantis_Oliverio_&_Gofas_2006	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
benoiti_(Tiberi_1855)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
cariniferoides_(Shikama_T_1966)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
cariniferus_(Sowerby_1834)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
centimanus_Kosuge_1985	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
couturieri_(Jousseume_1898)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
cristatus_(Kosuge_1979)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
dalli_(Emerson_&_D'Attilio_1963)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
deburghiae_(Reeve_1857)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
depressispiratus_Oliverio_2008	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
diadema_(A_Adams_1854)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
echinatus_(Azuma_1960)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
fax_(F_M_Bayer_1971)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
fearnleyi_(Emerson_W.K._&_A_d'_Attilio_1965)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
finchii_(Fulton_H.C._1930)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
fruticosus_(Kosuge_1979)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
gili_Kosuge_1990	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
glaber_Kosuge_1998	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
hirasei_Shikama_1964	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
indicus_(Smith_1899)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
japonicus_(Dunker_R.W._1882)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
kawamurai_(Kira_1959)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
kinoshitai_(Fulton_1930)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
lischkeanus_(Dunker_1882)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
longispinosus_(Suzuki_1972)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
macrocephalus_Oliverio_2008	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
mansfieldi_(McGinty_1940)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
marumai_Habe_&_Kosuge_1970	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
microspinosus_Kosuge_1988	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
multispinosa_Shikama_1966	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
nakamigawai_(Kuroda_1959)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
nakayasui_(Shikama_1970)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
natalabies_Oliverio_2008	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
neocaledonicus_Kosuge_&_Oliverio_2001	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
pallox_Oliverio_2008	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
princeps_(Melvill_1912)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
problematicus_(Kosuge_1980)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
purpuraterminus_(Kosuge_1979)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
purpuratus_(Chenu_1859)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
ricinuloides_(Scheepman_1911)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
sentix_(Bayer_1971)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
shingomarumai_(Kosuge_1981)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
spinosus_Hirase_1908	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
stenospinus_(Kuroda_1961)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
takahashii_(Kosuge_1979)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
tectumsinense_(Deshayes_1856)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
tosanus_(Hirase_1908)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
tuberosus_(Kosuge_1980)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
virginiae_Kosuge_&_Oliverio_2004	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
yumimarumai_Kosuge_1985	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Babelomurex
fimbriata_(A_Adams_1854)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliobia
aberrans_(C_B_Adams_1850)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
adansoni_Kosuge_&_Fernandes_1989	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
aedonia_(Watson_1885)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
africana_Smriglio_&_Mariottini_2001	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
ahuri_Cossignani_2009	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
australis_Oliverio_2009	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
babelis_Requien	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila

basileus_(Dautzenberg_&_Fischer_H.,_1896)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
bathus_Oliverio,_2008	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
brevis_(de_Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
cancellarioidea_Oliverio,_2008	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
candidissima_Oliverio,_2008	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
caribaea_Abbott,_1958	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
clathrata_(A._Adams,_1854)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
costularis_(Lamarck,_1816)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
deformis_Lamarck	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
erosa_(Röding,_1798)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
fontanangioyae_Smriglio_&_Mariottini,_2000	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
fontanangioyi_Smriglio_&_Mariottini,_2000	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
francoisi_Bozzetti,_2006	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
galea_(Dillwyn,_1823)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
giton_(Dautzenberg,_1891)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
guancha_Smriglio,_Mariottini_&_Engl,_2003	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
hayesi_Smriglio_&_Mariottini,_2001	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
jarli_Knudsen	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
juliamoralesae_Smriglio,_Mariottini_&_Engl,_2002	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
kalafuti_(Petuch,_1987)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
kaofitorum_Vega,_Vega_&_Luque,_2002	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
knudseni_Smriglio_&_Mariottini,_2000	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
madreporarum_(Sowerby,_1822)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
marrati_Knudsen	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
meyendorffii_(Calcara,_1845)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
mira	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
nanhaiensis_Zhang_&_Wei,_2005	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
neritoidea_(Lamarck,_1816)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
norfolk_Oliverio,_2008	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
nukuhiva_Oliverio,_2008	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
orbignyana_(Petit_de_Ia_Saussaye,_1851)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
panormitana_(Monterosato,_1869)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
parvula_Bozzetti,_2007	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
radula_(A._Adams,_1855)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
rhomboidea_Kosuge_&_Oliverio,_2004	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
richardi_(Fischer_P.,_1882)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
scalariformis_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
schioettei_Smriglio_&_Mariottini,_2000	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
sofae_(Aradas_&_Benoit,_1876)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
squamosa_(Bivona_Ant._in_Bivona_And.,_1838)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
squamosissima_(Smith,_1876)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
suduirauti_Smriglio_&_Mariottini,_2003	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
trigoi_Smriglio,_Mariottini_&_Rolán,_2005	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
violacea_Kiener,_1836	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
xenophila_Oliverio,_2008	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Coralliophila
marshalli_Oliverio,_2008	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Hirtomurex
tangaroa_Marshall_&_Oliverio,_2009	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Hirtomurex
taranui_Marshall_&_Oliverio,_2009	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Hirtomurex
bernardi_K._Nicolay,_1984	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Latiaxis
princeps	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Latiaxis
pilsbryi	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Latiaxis
antiquatus_Linnaeus	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Magilus
antiquus_Montfort	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Magilus
fimbriatus_A._Adams	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Magilus
striatus	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Magilus
alis_Oliverio,_2008	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Mipus
boucheti_Oliverio,_2008	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Mipus
coriolisi_Kosuge_&_Oliverio,_2004	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Mipus
gyratus	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Mipus
tonganus_Oliverio,_2008	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Mipus
spadae_Libassi,_1859	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Pseudomurex
madreporarum_(Sowerby,_1832)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Quoyula
monodonta_Quoy_&_Gaimard	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Quoyula
bulbiformis_Sowerby,_1870	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Rapa
bulbosa	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Rapa
incurvus_(Dunker,_1852)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Rapa
papyracea_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Rapa
penardi_Montroux	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Rapa
rapa	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Rapa

madreporarum_Sowerby	SUBFAMILY:_Coralliophilinae	GENUS:_Rhizochilus
amygdala_(Kiener,_1835)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Cronia
aurantiaca_(Hombron_&_Jacquinot,_1853)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Cronia
avellana_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Cronia
ambonensis_(Houart,_1996)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Cytharomorula
danigoi_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Cytharomorula
grayi_(Dall,_1889)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Cytharomorula
lefevreiana_(Tapparone-Canefri,_1880)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Cytharomorula
paucimaculata_(Sowerby,_1903)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Cytharomorula
pinguis_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Cytharomorula
springsteeni_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Cytharomorula
vexillum_Kuroda,_1953	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Cytharomorula
contracta_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Ergalatax
crassulata_(Hedley,_1915)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Ergalatax
dattiloi_Houart,_1998	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Ergalatax
heptagonalis_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Ergalatax
junoniae_Houart,_2008	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Ergalatax
margaritcola_(Broderip_&_Sowerby,_1833)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Ergalatax
martensi_(Schepman,_1892)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Ergalatax
pauper_(Watson,_1883)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Ergalatax
tokugawai_Kuroda_&_Habe,_1971	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Ergalatax
zebra_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Ergalatax
blosvillei_(Deshayes,_1832)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Lataxiene
bombayana_(Melvill,_1893)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Lataxiene
cumella_(Jousseaume,_1898)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Lataxiene
desseri_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Lataxiene
fimbriata_(Hinds,_1844)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Lataxiene
habropenos_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Lataxiene
mixta_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Lataxiene
murex_(Hedley,_1922)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Lindapterys
sanderi_Petuch,_1987	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Lindapterys
soderiae_Callea_Volpi_Martignoni_&_Borri,_2001	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Lindapterys
vokesae_Petuch,_1987	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Lindapterys
bracteatus	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Maculotriton
digitalis_(Reeve,_1844)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Maculotriton
seriale_(Deshayes,_1834)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Maculotriton
monroei_(McGinty,_1962)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Minibraria
mutica_(Lamarck,_1816)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
aglaos_(Houart,_1995)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
ambrosia_(Houart,_1995)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
bicatenata_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
biconica_(Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
coronata_(H._Adams,_1869)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
dichrous_(Tapparone-Canefri,_1880)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
euryspira_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
fuscoimbricata_(Sowerby,_1915)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
japonica_(Sowerby,_1903)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
lepida_(Houart,_1995)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
porphyrostoma_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
spinosa_(H._Adams_&_A._Adams,_1853)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
striata_(Pease,_1868)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
whiteheadae_Houart,_2004	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
albanigra_Houart,_2002	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
anaxares_(Kiener,_1835)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
angulata_(G.B._Sowerby_III,_1894)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
aspera_(Lamarck,_1816)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
cernohorskyi_Houart_&_Tröndle,_1997	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
consanguinea_(Smith,_1890)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
echinata_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
funiculata_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
granulata_(Duclos,_1832)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
marginalba_(Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
musiva_(Kiener,_1835)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
nodicostata_(Pease,_1868)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
nodulosa_(C.B._Adams,_1845)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
oparense_(Melvill,_1912)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
parva_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
peasei_Houart,_2002	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
praecipua_Rehder,_1980	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula

purpureocincta_(Preston,_1909)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
rodgersi_Houart,_2000	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
rumphiusi_Houart,_1996	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
uva_(Röding,_1798)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
variabilis_(Pease,_1868)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
zebrina_Houart,_2004	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
nodulifera_(Menke,_1829)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Morula
fenestrata_(Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Muricodrupa
fiscella_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Muricodrupa
jacobsoni_Emerson_&_D'Attilio,_1981	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Muricodrupa
adiastolos_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
archaea_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
atea_Houart_&_Tröndlé,_2008	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
badia_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
bimucronata_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
birileffi_(Lischke,_1871)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
corallina_(Melvill_&_Standen,_1903)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
dharma_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
ficula_(Reeve_1848)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
fischeriana_(Tapparone-Canefri,_1882)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
fusulus_(Brocchi,_1814)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
gaskelli_(Melvill,_1891)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
infans_(E._A._Smith,_1884)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
livida_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
maestratii_Houart_&_Tröndlé,_2008	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
mixta_(Houart,_1995)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
nodosa_(Hombron_&_Jacquinot,_1841)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
nodulosa_(Pease,_1869)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
ornamentata_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
pacifica_(Nakayama,_1988)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
pholidota_(Watson,_1883)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
pleurotomoides_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
purpurea_(Kuroda_&_Habe,_1961)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
rosadoi_Houart,_1998	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
rosea_Houart,_1996	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
serotina_(A._Adams,_1853)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
simonetae_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
subnodulosa_(Melvill,_1893)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
taeniata_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
walkeri_(Sowerby,_1908)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
xuthedra_(Melvill,_1893)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Orania
citrica_(Dall,_1908)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Pascula
darrosensis_(E.A._Smith,_1884)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Pascula
ferruginosa_Reeve,_1846	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Pascula
lefevreiana_(Tapparone-Canefri,_1880)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Pascula
muricata_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Pascula
ochrostoma_(Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Pascula
ozenneana_(Crosse,_1861)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Pascula
palmeri_(Powell,_1967)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Pascula
rufonotata_(Carpenter,_1864)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Pascula
submissa_(E._A._Smith,_1903)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Pascula
sculptilis_(Reeve,_1844)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Phrygiomurex
euracantha_(A._Adams,_1853)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Spinidrupa
didyma_(Schwengel,_1943)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Trachypollia
lugubris_(C.B._Adams,_1852)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Trachypollia
sclera_Woodring,_1928	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Trachypollia
turricula_(Maltzan,_1884)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Trachypollia
ahiparana_(Powell,_1927)	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Uttleya
arcana_Marwick,_1934	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Uttleya
marwicki_Powell,_1952	SUBFAMILY:_Ergalataxinae	GENUS:_Uttleya
paivae_(Crosse,_1864)	SUBFAMILY:_Haustrinae	GENUS:_Bedeva
sumatraensis_(Thiele,_1925)	SUBFAMILY:_Haustrinae	GENUS:_Bedeva
texturata_Smith,_1904	SUBFAMILY:_Haustrinae	GENUS:_Bedeva
bailey anum_(Tenison-Woods,_1881)	SUBFAMILY:_Haustrinae	GENUS:_Haustum
fiindersi_(Adams_&_Angas,_1863)	SUBFAMILY:_Haustrinae	GENUS:_Haustum
haustorium_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Haustrinae	GENUS:_Haustum
lacunosum_(Bruguère,_1789)	SUBFAMILY:_Haustrinae	GENUS:_Haustum
scobina_(Quoy_&_Gaimard,_1833)	SUBFAMILY:_Haustrinae	GENUS:_Haustum
vinosum_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Haustrinae	GENUS:_Haustum

acuticostata_(Turton,_1932)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
anceps_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
castor_Radwin_&_D'Attilio,_1976	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
cryptica_Radwin_&_D'Attilio,_1976	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
hastula_(Reeve,_1844)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
helenae_Houart_&_Tröndlé,_2008	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
hildrunae_Houart_&_Tröndlé,_2008	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
lozoueti_Houart_&_Tröndlé,_2008	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
mauritiana_Radwin_&_D'Attilio,_1976	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
media_Houart,_1987	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
morchi_Radwin_&_D'Attilio,_1976	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
paupercula_(C._B._Adams,_1850)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
platylaevis_Radwin_&_d'Attilio,_1976	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
pollux_Radwin_&_D'Attilio,_1976	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
ponderi_Radwin_&_D'Attilio,_1976	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
producta_(Pease,_1861)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
pyramidalis_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
schroederi_Houart,_1996	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
senex_Dall,_1903	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
strepta_Vokes,_1985	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
thomassini_Houart,_1985	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
vokesiana_Houart,_1983	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Aspella
aldridgei_(Nowell-Usticke,_1969)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Attiliosa
bessei_Vokes,_1999	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Attiliosa
bozzettii_Houart,_1993	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Attiliosa
caledonica_(Jousseau,_1881)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Attiliosa
edingeri_Houart,_1998	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Attiliosa
glenduffyi_Petuch,_1993	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Attiliosa
gorensis_Houart,_1993	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Attiliosa
houarti_Vokes,_1999	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Attiliosa
kevani_Vokes,_1999	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Attiliosa
nodulifera_(Sowerby,_1841)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Attiliosa
nodulosa_(A._Adams,_1854)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Attiliosa
orri_(Cernohorsky,_1976)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Attiliosa
perplexa_Vokes,_1999	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Attiliosa
philippiana_(Dall,_1889)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Attiliosa
ruthae_Houart,_1996	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Attiliosa
brandaris_(Linnaeus,_1758)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Bolinus
cornutus_(Linnaeus,_1758)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Bolinus
hystricina_(Dall,_1889)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Bouchetia
vaubanensis_(Houart,_1986)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Bouchetia
andrewsi_Vokes,_1976	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Calotrophon
hystrix_Garcia,_2006	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Calotrophon
ostrearum_(Conrad,_1846)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Calotrophon
turritus_(Dall,_1919)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Calotrophon
elliscrossi_(Fair,_1974)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicomurex
laciniatus_(Sowerby,_1841)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicomurex
problematicus_(Lan,_1981)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicomurex
protoglobosus_Houart,_1992	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicomurex
rosadoi_Houart,_1999	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicomurex
superbus_(Sowerby,_1889)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicomurex
turschi_(Houart,_1981)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicomurex
venustulus_(Rehder_&_Wilson,_1975)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicomurex
guillei_Houart,_1985	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
laqueatus_(Sowerby,_1841)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
mocki_Beals,_1997	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
orchidiflorus_(Shikama,_1973)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
asianus_Kuroda,_1942	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
austramosus_Vokes,_1978	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
bundharmai_Houart,_1992	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
cornucervi_(Röding,_1798)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
litos_Vokes,_1978	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
ramosus_(Linnaeus,_1758)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
virgineus_(Röding,_1798)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
decorus_Keen,_1960	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
erythrostomus_(Swainson,_1831)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
eversoni_(D'Attilio,_Myers_&_Shasky,_1987)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
globosus_(Emmons,_1858)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
margaritensis_(Abbott,_1958)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus

oculatus_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
peratus_(Keen,_1960)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
pomum_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
regius_(Swainson,_1821)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
capucinus_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
aculeatus_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
allaryi_Houart,_Quiquandon_&_Briano,_2004	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
axicornis_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
banksii_(Sowerby,_1841)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
boucheti_Houart,_1983	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
bourguignati_(Poirier,_1883)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
brevifrons_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
brunneus_(Link,_1807)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
bullisi_Vokes,_1974	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
cervicornis_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
cloveri_Houart,_1985	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
cnissodus_(Euthyme,_1889)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
corrugatus_Sowerby,_1841	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
cosmani_Abbott_&_Finlay,_1979	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
crosnieri_Houart,_1985	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
damicornis_(Hedley,_1903)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
denudatus_(Perry,_1811)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
dodongi_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
dovi_Houart,_1984	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
dunni_Petuch,_1987	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
elisae_Bozzetti,_1991	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
florifer_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
fosterorum_Houart,_1989	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
franchii_Cossignani,_2005	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
groschi_Vokes,_1978	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
ingridmariae_Houart,_2010	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
insularum_(Pilsbry,_1921)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
jessicae_Houart,_2008	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
longicornis_(Dunker,_1864)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
maurus_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
mergus_Vokes,_1974	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
microphyllus_(Lamarck,_1816)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
monicae_Bozzetti,_2001	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
nobilis_Shikama,_1977	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
paini_Houart,_1983	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
palmarosae_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
paucifrons_Houart,_1988	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
peledi_Vokes,_1978	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
pisori_Houart,_2007	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
rachelcarsonae_Petuch,_1987	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
rossiteri_(Crosse,_1872)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
rubescens_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
ryosukei_Shikama,_1978	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
ryukyuensis_Shikama,_1978	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
saulii_(Sowerby,_1841)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
setionoi_Houart,_2001	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
spectrum_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
strigatus_(Reeve,_1849)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
subpalmatus_Houart,_1988	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
territus_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
thomasi_(Crosse,_1872)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
torrefactus_(Sowerby,_1841)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
trivialis_(A._Adams,_1854)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
zululandensis_Houart,_1989	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
lorenzi_Houart,_2009	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
rosadoi_Houart,_1999	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Chicoreus
agnesae_Vokes,_1995	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
alabastrum_(A._Adams,_1864)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
angustus_(Verco,_1895)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
binghamae_Vokes,_1992	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
glicksteini_Petuch,_1987	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
goldsteini_Tenison_Woods,_1876	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
gunteri_Vokes,_1985	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
indentatus_(Carpenter,_1857)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex

kaicherae_(Petuch,_1987)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
neglecta_(Habe_&_Kosuge,_1971)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
obeliscus_(A._Adams,_1853)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
olssoni_Vokes,_1989	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
pacei_Petuch,_1988	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
pauperculus_(C._B._Adams,_1850)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
raywalkerii_Houart,_1986	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
sarasuae_Vokes,_1992	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
scalaroides_(Blainville,_1829)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
worsfoldi_Vokes,_1992	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
bakeri_(Hertlein_&_Strong,_1951)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
elizabethae_(McGinty,_1940)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
africanus_Vokes,_1978	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
bobyini_(Kosuge,_1984)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
gofasi_Houart,_1996	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
infrons_Vokes,_1974	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
myrakeenae_(Emerson_&_D'Attilio,_1970)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
wareni_Houart,_1990	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
abyssicolus_(Crosse,_1865)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
antecessor_Vokes,_1975	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
cunninghamae_(Berry,_1964)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
leali_Houart,_1991	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
oxum_Petuch,_1979	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
sepositus_Houart,_1993	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
triclota_Houart,_2001	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
trondleorum_Houart,_1990	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
antoniuss_Vokes,_1974	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
howletti_Vokes,_1995	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
pasi_Vokes,_1993	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
colombi_Houart,_2006	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Dermomurex
barbieri_Houart,_1993	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Haustellum
bondarevi_Houart,_1999	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Haustellum
fallax_(E._A._Smith,_1901)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Haustellum
franchii_Bozzetti,_1993	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Haustellum
haustellum_(Linnaeus,_1758)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Haustellum
kurodai_Shikama,_1964	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Haustellum
longicaudum_(F._C._Baker,_1891)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Haustellum
tweedianum_(Macpherson,_1962)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Haustellum
wilsoni_D'Attilio_&_Old,_1971	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Haustellum
bifasciatus_(A._Adams,_1853)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
brassica_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
duplex_Röding,_1798	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
fulvescens_(Sowerby,_1834)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
princeps_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
rosarium_(Röding,_1798)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
trunculus_(Linnaeus,_1758)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
varius_(Sowerby,_1834)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
angularis_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
bifasciatus_(A._Adams,_1853)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
bozzadamii_(Franchi,_1990)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
cichoreum_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
conatus_(McMichael,_1964)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
kusterianus_(Tapparone-Canefri,_1875)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
megacerus_(G.B._Sowerby_II,_1834)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
pecchiolianus_(d'Ancona,_1871)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
rosarium_(Röding,_1798)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
saharicus_(Locard,_1897)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
stainforthi_(Reeve,_1843)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
turbinatus_	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
varius_(Sowerby,_1834)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Hexaplex
anatomica_(Perry,_1811)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha
anomaliae_Kosuge,_1979	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha
digitata_(Sowerby,_1841)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha
dondani_D'Attilio_&_Kosuge,_1989	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha
dovpeledi_Houart,_1982	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha
elatensis_Heiman_&_Mienis,_2009	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha
lamberti_(Poirier,_1883)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha
melanamathos_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha
oxyacantha_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha

pele_(Pilsbry,_1918)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha
pisori_D'Attilio_&_Kosuge,_1989	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha
scorpio_(Linnaeus,_1758)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha
secunda_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha
tortua_(Broderip_in_Sowerby,_1834)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha
vicdani_D'Attilio_&_Kosuge,_1989	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha
zamboi_(Burch_&_Burch,_1960)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Homalocantha
anomala_(Dell,_1956)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Ingensia
axirugosa_(Dell,_1956)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Ingensia
brithys_Houart,_2001	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Ingensia
ingens_(Houart,_1987)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Ingensia
acanthostephes_Watson,_1883	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
aduncospinosus_Sowerby,_1841	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
africanus_Ponder_&_Vokes,_1988	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
altispira_Ponder_&_Vokes,_1988	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
brevispina_Lamarck,_1822	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
carbonnieri_(Jousseau,_1881)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
coppingeri_E._A._Smith,_1884	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
falsitribulus_Ponder_&_Vokes,_1988	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
forskoehlii_Röding,_1798	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
kerslakae_Ponder_&_Vokes,_1988	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
occa_G.B._Sowerby_II,_1834	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
pecten_Lightfoot,_1786	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
queenslandicus_Ponder_&_Vokes,_1988	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
scolopax_Dillwyn,_1817	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
spectabilis_Ponder_&_Vokes,_1988	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
spicatus_Ponder_&_Vokes,_1988	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
tenuirostrum_Lamarck,_1822	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
ternispina_Lamarck,_1822	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
trapa_Röding,_1798	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
tribulus_Linnaeus,_1758	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
troscheli_Lischke,_1868	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
antelmei_Viader,_1938	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
protocrassus_Houart,_1990	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
balkeanus_Vokes,_1967	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
buccinatus_Voigt,_1834	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
concinus_Reeve,_1845	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
hystricosus_Houart_&_Dharma,_2001	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
megapex_Neubert,_1998	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
ornamentalis_Ponder_&_Vokes,_1988	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
philippinensis_Parth,_1994	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
salomonensis_Parth,_1994	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
somalicus_Parth,_1990	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
spinastreptos_Houart,_2010	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
surinamensis_Okutani,_1982	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
textilis_Gabb,_1873	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Murex
ambiguus_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Muricanthus
nigritus_(Philippi,_1845)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Muricanthus
radix_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Muricanthus
varius_(Sowerby,_1834)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Muricanthus
barclayi_(Reeve,_1858)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Naquetia
cumingii_(A._Adams,_1853)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Naquetia
fosteri_D'Attilio_&_Hertz,_1987	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Naquetia
triquter_(Born,_1778)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Naquetia
vokesae_Houart,_1986	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Naquetia
speciosa_(Angas,_1871)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Phyllocoma
convoluta_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Phyllocoma
platyca_Houart,_2001	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Phyllocoma
scalariformis_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Phyllocoma
actinophora_(Dall,_1889)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
fragilis_Houart,_1996	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
tenuis_Houart,_2001	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
oliverai_(Kosuge,_1984)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
poppei_Houart,_1993	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
primanova_Houart,_1985	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
carnicolor_(Clench_&_Farfante,_1945)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
eugeniae_Vokes,_1992	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
hemmenorum_Houart_&_Muhlhauser,_1990	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
velero_(Vokes,_1970)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria

atlantis_(Clench_&_Farfante,_1945)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
galapagana_(Emerson_&_D'Attilio,_1970)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
nuttingi_(Dall,_1896)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
oregonia_(Bullis,_1964)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
pazi_(Crosse,_1869)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
petuchi_Vokes,_1992	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
tanaoa_Houart_&_Tröndlé,_2008	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
kopua_Dell,_1956	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
syrix_B.A._Marshall_&_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
zelandica_(Quoy_&_Gaimard,_1833)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Poirieria
acanthopterus_(Lamarck,_1816)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterochelus
akation_(Vokes,_1993)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterochelus
ariomus_(Clench_&_Farfante,_1945)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterochelus
duffusi_Iredale,_1936	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterochelus
triformis_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterochelus
undusus_(Vokes,_1993)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterochelus
westralis_(Ponder_&_Wilson,_1973)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterochelus
aparrí_(D'Attilio_&_Bertsch,_1980)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pteryarchia
barclayana_(H._Adams,_1873)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pteryarchia
bibbeyi_(Radwin_&_D'Attilio,_1976)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pteryarchia
bipinnata_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pteryarchia
bouteti_(Houart,_1990)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pteryarchia
elatica_Houart,_2000	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pteryarchia
martinetana_(Röding,_1798)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pteryarchia
triptera_(Born,_1778)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pteryarchia
alatus_(Röding,_1798)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
albobrunneus_Bertsch_&_D'Attilio,_1980	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
atlantideus_Bouchet_&_Warén,_1985	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
bednalli_(Brazil,_1878)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
brianbaileyi_Mühlhäusser,_1984	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
concaopterus_Kosuge,_1980	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
crauropterus_Houart,_1991	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
elongatus_(Lightfoot,_1786)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
emilyae_Espinosa_Ortea_&_Fernandez,_2007	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
fernandezii_Houart,_2000	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
flemingi_Beu,_1967	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
fulgens_Houart,_1988	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
gambiensis_Reeve	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
guesti_Harasewych_&_Jensen,_1979	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
havanensis_Vokes,_1970	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
laurae_Houart,_1997	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
leucas_(Fischer_in_Locard,_1897)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
levii_Houart,_1988	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
lightbourni_Harasewych_&_Jensen,_1979	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
loebbeckeii_(Loebbecke_&_Kobelt,_1879)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
marshalli_Houart,_1989	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
martinetana_(Röding,_1798)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
miyokoe_Kosuge,_1979	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
patagiatus_(Hedley,_1912)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
pellucidus_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
phaneus_(Dall,_1889)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
phyllopterus_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
radwini_Harasewych_&_Jensen,_1979	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
richeri_Houart,_1986	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
rubidus_Houart,_2001	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
stenostoma_Houart,_1991	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
submilis	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
vesperillo_(Kuroda_in_Kira,_1959)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
xenos_Harasewych,_1982	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Pterynotus
gambiensis_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Purpurellus
macleani_(Emerson_&_D'Attilio,_1969)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Purpurellus
pinniger_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Purpurellus
aguayoi_(Clench_&_Perez_Farfante,_1945)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
alabaster_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
articulatus_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
beauii_(Fischer_&_Bernardi,_1857)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
bessei_(Houart,_2000)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
cailletti_(Petit,_1856)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
carolynae_(Vokes,_1990)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus

caudacurta_(Houart,_1999)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
caudacurtus_(Houart,_1999)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
ciboney_(Clench_&_Perez_Farfante,_1945)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
colellai_(Houart,_1999)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
coltrorum_(Vokes,_1990)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
consuela_(A._H._Verrill,_1950)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
consuelus_(Verrill,_1950)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
formosus_(Sowerby,_1841)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
guionneti_(Merle,_Garrigues_&_Pointier,_2001)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
hennequini_(Houart,_2000)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
lamyi_Merle_&_Garrigues,_2008	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
motacilla_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
perelegans_(Vokes,_1965)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
pliciferoides_(Kuroda,_1942)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
senegalensis_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
springeri_(Bullis,_1964)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
tenuivaricosus_(Dautzenberg,_1927)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
thompsoni_(Bullis,_1964)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
vokesorum_(Garcia,_1999)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Siratus
anniae_(M._Smith,_1940)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
bayeri_Petuch,_2001	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
bellegladeensis_(E._H._Vokes,_1963)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
blakeanus_(Vokes,_1967)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
bobyini_(Kosuge,_1983)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
cabritii_(Bernardi,_1859)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
chrysostoma_(Sowerby,_1834)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
coriolis_(Houart,_1990)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
danilai_(Houart,_1992)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
dentifer_(Watson,_1883)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
dolichourus_(Ponder_&_Vokes,_1988)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
donmorei_(Bullis,_1964)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
elenensis_(Dall,_1909)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
gallinago_(G.B._Sowerby_III,_1903)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
hamanni_(Myers_&_Hertz,_1994)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
hirasei_(Hirase,_1915)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
kiiensis_(Kira,_1959)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
lividus_(Carpenter,_1857)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
malabaricus_(E._A._Smith,_1894)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
messorius_(Sowerby,_1841)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
mindanaoensis_(G.B._Sowerby_II,_1841)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
multiplicatus_(Sowerby,_1895)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
olssoni_(Vokes,_1967)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
purdyae_(Radwin_&_D'Attilio,_1976)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
rectirostris_(Sowerby,_1841)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
recurvirostrum_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
rubidus_(F.C._Baker,_1897)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
ruthae_(Vokes,_1988)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
sallasi_(Rehder_&_Abbott,_1951)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
samui_(Petuch,_1987)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
sobrinus_(A._Adams,_1863)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
tricornis_(Berry,_1960)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
tryoni_(Hidalgo_in_Tryon,_1880)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
woodringi_(Clench_&_Pérez_Farfante,_1945)	SUBFAMILY:_Muricinae	GENUS:_Vokesimurex
carduus_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Acanthotrophon
sentus_Berry,_1969	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Acanthotrophon
sorenseni_(Hertlein_&_Strong,_1951)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Acanthotrophon
striatoides_Vokes,_1980	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Acanthotrophon
carmen_(Lowe,_1935)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Bizetiella
micaela_Radwin_&_D'Attilio,_1972	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Bizetiella
shaskyi_Radwin_&_D'Attilio,_1972	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Bizetiella
alveata_(Kiener,_1842)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
balteata_(Beck_in_Sowerby,_1841)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
barbarae_Vokes,_1994	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
brazieri_(Angas,_1878)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
brevicula_(Sowerby,_1834)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
burnayi_Houart,_1981	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
cecalupoi_Bozzetti,_1993	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
cellulosa_(Conrad,_1846)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
cirrosa_(Hinds,_1844)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia

cocosensis_Myers_&_D'Attilio,_1990	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
coltrorum_Houart,_2005	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
confusa_(Brazier,_1877)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
conleyi_Houart,_1999	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
crouchi_(Sowerby,_1894)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
cyclostoma_(Sowerby,_1841)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
deynzeri_Houart,_1998	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
eastorum_Houart,_1998	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
emersoni_Radwin_&_d'Attilio,_1976	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
erosa_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
exigua_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
flexirostris_(Melvill,_1898)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
garrettii_(Pease,_1868)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
glypta_(M._Smith,_1938)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
guamensis_Emerson_&_D'Attilio,_1979	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
incisa_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
iredalei_Ponder,_1972	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
jeanae_Bartsch_&_D'Attilio,_1980	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
judithae_D'Attilio_&_Bartsch,_1980	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
kalafuti_(Petuch,_1987)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
lappa_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
leoniae_D'Attilio_&_Myers,_1985	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
levicula_(Dall,_1889)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
lindae_Petuch,_1987	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
mactanensis_(Emerson_&_D'Attilio,_1979)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
maculata_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
martini_(Shikama,_1977)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
massemeri_Merle_&_Garrigues,_2008	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
minatauros_Radwin_&_D'Attilio,_1976	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
minirosea_(Abbott,_1954)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
morisakii_Kuroda_&_Habe_in_Habe,_1961	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
natalensis_(E._A._Smith,_1906)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
nivea_Houart_&_Tröndlé,_2008	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
nucea_(Mörch,_1850)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
pacei_Petuch,_1988	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
parthi_Houart,_1993	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
paulmieri_Houart,_2002	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
paulskoglundi_Hertz_&_Myers,_1998	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
peasei_(Tryon,_1880)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
pelepii_D'Attilio_&_Bertsch,_1980	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
peregrina_(Olivera,_1980)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
perita_(Hinds,_1844)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
phantom_(Woolacott,_1957)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
ponderi_Myers_&_D'Attilio,_1989	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
purdyae_Vokes_&_D'Attilio,_1980	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
rosamiae_D'Attilio_&_Myers,_1985	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
rosea_Habe,_1961	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
salvati_Houart_&_Tröndlé,_2008	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
striasquamosa_Ponder,_1972	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
sykesi_(Preston,_1904)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
tetragona_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
varimutabilis_Houart,_1991	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
vittata_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
voorwindei_Ponder,_1972	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
andamanensis_(Houart_&_Surya_Rao,_1996)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
bojadorensis_(Locard,_1897)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
diomedaea_(Dall,_1908)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
edwardpauli_(Petuch,_1990)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
hidalgoi_(Crosse,_1869)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
hilli_(Petuch,_1987)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
humilis_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
keenae_(Vokes,_1970)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
laurae_(Vokes,_1970)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
macgintyi_(M._Smith,_1938)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
norrisii_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
radwini_(Emerson_&_D'Attilio,_1970)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
shaskyi_D'Attilio_&_Myers,_1988	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
taylorae_(Petuch,_1987)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
adenensis_(Houart_&_Wranik,_1989)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia

alfredensis_(Bartsch,_1915)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
aliceae_(Petuch,_1987)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
avatea_Houart_&_Tröndlé,_2008	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
bellini_(D'Attilio_&_Myers,_1985)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
cracentis_(Houart,_1996)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
dondani_(Kosuge,_1984)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
funafutiensis_(Hedley,_1899)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
germainae_(Vokes_&_D'Attilio,_1980)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
isabellae_Houart_&_Rosado,_2008	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
juanitae_(Gibson-Smith_&_Gibson-Smith,_1983)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
kurodai_Nakamigawa_&_Habe,_1964	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
lourdesae_(Gibson-Smith_&_Gibson-Smith,_1983)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
maraisi_(Vokes,_1978)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
menoui_(Houart,_1990)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
oxossi_(Petuch,_1979)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
paulboschi_Smythe_&_Houart,_1984	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
philcloveri_(Houart,_1984)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
poormani_Radwin_&_D'Attilio,_1976	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
rauli_(Espinosa,_1990)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
richardbinghami_(Petuch,_1987)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
yemenensis_(Houart_&_Wranik,_1989)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Favartia
angermeyerae_(Emerson_&_D'Attilio,_1965)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Maxwellia
gemma_(Sowerby,_1879)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Maxwellia
santarosana_(Dall,_1905)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Maxwellia
aikeni_Lussi,_2010	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
aradasii_(Monterosato_in_Poirier,_1883)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
armatus_(A._Adams,_1854)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
asper_Houart,_2004	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
auratus_Kuroda_&_Habe,_1971	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
cevikeri_(Houart,_2000)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
charcoti_(Houart,_1991)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
chesleri_Houart,_2006	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
coffebayensis_Lussi,_2010	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
cuspidatus_(Sowerby,_1879)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
diamantinus_(Houart,_1991)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
dipsacus_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
elatensis_(Emerson_&_D'Attilio,_1979)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
emipowlusi_(Abbott,_1954)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
harasewyci_Petuch,_1987	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
huberti_(Radwin_&_D'Attilio,_1976)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
ianlochi_Houart,_1986	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
interserratus_(Sowerby,_1879)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
jacquelineae_Emerson_&_D'Attilio,_1969	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
jaliscoensis_(Radwin_&_D'Attilio,_1970)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
kieneri_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
leonardi_(Houart,_1993)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
mariae_Finlay,_1930	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
mbotyiensis_(Houart,_1991)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
merlei_Houart_&_Héros,_2008	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
metivieri_(Houart,_1988)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
micra_(Houart,_2001)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
mildredae_(Poorman,_1980)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
multispinosus_(Sowerby,_1904)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
nothokieneri_Vokes,_1978	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
octogonus_(Quoy_&_Gaimard,_1833)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
oxytatus_(M._Smith,_1938)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
planiliratus_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
profunda_(Marshall_&_Burch,_2000)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
purpurispinus_(Ponder,_1972)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
queenslandicus_Houart,_2004	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
reunionensis_Houart,_1985	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
skoglundae_(Myers,_Hertz_&_D'Attilio,_1993)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
spiculus_(Houart,_1987)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
sunderlandi_(Petuch,_1987)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
tokubeii_Nakamigawa_&_Habe,_1964	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
tulensis_(Radwin_&_D'Attilio,_1976)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
valae_(Houart,_1991)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
warreni_(Petuch,_1993)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
westonensis_(Myers_&_D'Attilio,_1990)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul

zeteki_(Hertlein_&_Strong,_1951)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
zonatus_Hayashi_&_Habe,_1965	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
zylmanae_(Petuch,_1993)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Murexsul
annobonensis_Houart_&_Rolán,_2001	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
caribbaeus_(Bartsch_&_Rehder,_1939)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
chirae_Bozzetti,_1991	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
cristatus_(Brocchi,_1814)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
deleamarrei_Houart,_2005	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
fusiformis_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
ghisottii_Cecalupo,_Buzzurro_&_Mariani,_2008	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
gilbertharisi_(Weisbord,_1962)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
gofasi_Houart,_1993	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
haidari_Houart,_2003	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
hernandezii_Rolán_&_Gori,_2007	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
josei_Vokes,_1994	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
marcusi_Vokes,_1994	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
matildeae_Rolán_&_Fernandes,_1991	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
mcleani_Wiedrick,_2009	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
necocheanus_(Pilsbry,_1900)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
omanensis_Smythe_&_Oliver,_1986	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
pauillus_(A._Adams,_1854)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
perexigus_(Vokes,_1994)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
principensis_Rolán_&_Fernandes,_1991	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
rutilus_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
seminolensis_Vokes_&_Houart,_1986	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
suga_(Fischer_Piette,_1942)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
testorii_Houart_&_Gori,_2008	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
deformis_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
roseus_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
schrammi_(Crosse,_1863)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
suga_(Fischer-Piette,_1942)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
withrowi_Vokes_&_Houart,_1986	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
carnicolor_Bozzetti,_2009	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Muricopsis
advenus_Poorman,_1980	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Pazinotus
bodarti_(Santos_Costa,_1993)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Pazinotus
bowdenensis_(Vokes,_1970)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Pazinotus
brevisplendoris_(Houart,_1985)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Pazinotus
falcatiformis_(Thiele,_1925)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Pazinotus
goesi_Houart,_2006	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Pazinotus
kilburni_(Houart,_1987)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Pazinotus
sibogae_(Schepman,_1911)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Pazinotus
smithi_(Schepman,_1911)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Pazinotus
spectabilis_Houart,_1991	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Pazinotus
stimpsonii_(Dall,_1889)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Pazinotus
confirmata_(Fernandes_&_Rolán,_1990)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Pradoxa
thomensis_(Fernandes_&_Rolán,_1990)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Pradoxa
scotti_(B.A._Marshall_&_Burch,_2000)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Rolandiella
umbilicatus_(Tenison-Woods,_1876)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Rolandiella
exquisitus_(Sowerby,_1904)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Subpterynotus
tatei_(Verco,_1895)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Subpterynotus
crenifer_(Montrouzier,_1861)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Vitularia
miliaris_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Vitularia
minima_Bozzetti,_2006	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Vitularia
salebrosa_(King_&_Broderip,_1832)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Vitularia
sandwichensis_(Pease,_1861)	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Vitularia
triangularis_Bozzetti,_2009	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Vitularia
kosugei_Bouchet_&_Houart,_1994	SUBFAMILY:_Muricopsinae	GENUS:_Xastilia
monodon_(Pallas,_1774)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Acanthina
unicornis_(Bruguère,_1789)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Acanthina
paucilirata_(Stearns,_1871)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Acanthinucella
punctulata_(Sowerby,_1835)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Acanthinucella
spirata_(Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Acanthinucella
coseli_(Houart,_1989)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Africanella
isaacsi_(Houart,_1984)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Africanella
catalinensis_(Oldroyd,_1927)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Austrotrophon
cerrosensis_(Dall,_1891)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Austrotrophon
pinnata_(Dall,_1902)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Austrotrophon
burnetti_(Adams_&_Reeve,_1849)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ceratostoma
foliatum_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ceratostoma

fournieri_(Crosse,_1861)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ceratostoma
monoceros_(Sowerby,_1841)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ceratostoma
nuttalli_Conrad,_1837	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ceratostoma
rorifluum_(Adams_&_Reeve,_1849)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ceratostoma
varicosum_(Kuroda,_1953)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ceratostoma
gubbi_(Reeve,_1849)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Chicocembra
giganteus_(Lesson,_1831)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Chorus
crassilabrum_(Sowerby,_1834)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Crassilabrum
caudata_(Say,_1822)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Eupleura
limata_Dall,_1890	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Eupleura
muriciformis_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Eupleura
nitida_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Eupleura
pectinata_(Hinds,_1844)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Eupleura
plicata_(Reeve,_1844)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Eupleura
sulcidentata_Dall,_1890	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Eupleura
tampaensis_(Conrad,_1846)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Eupleura
triquetra_(Reeve,_1844)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Eupleura
vokesorum_Herbert,_2005	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Eupleura
belcheri_(Hinds,_1843)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Forreria
fimbriatulus_(A._Adams,_1863)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Genkaimurex
monopterus_(Pilsbry,_1904)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Genkaimurex
varicosus_(Kuroda,_1953)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Genkaimurex
craticulata_Bucquoy,_Dautzenberg_&_Dollfus,_1882	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Hadriana
inermicosta_(Vokes,_1964)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Inermicosta
angolensis_Ryan_	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Jaton
decussatus_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Jaton
flavidus_(Jousseaume,_1874)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Jaton
hemitriperus_(Lamarck,_1816)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Jaton
sinespina_Vermeij_&_Houart,_1996	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Jaton
angelica_(Oldroyd,_1918)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Mexacanthina
lugubris_(Sowerby,_1821)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Mexacanthina
lugubris_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Muregina
canaliculata_(Duclos,_1832)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Nucella
dubia_(Krauss,_1848)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Nucella
emarginata_(Deshayes,_1839)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Nucella
freycinetii_(Deshayes,_1839)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Nucella
fuscata_(Forbes,_1850)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Nucella
heyseana_(Dunker,_1882)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Nucella
lamellosa_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Nucella
lapillus_(Linnaeus,_1758)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Nucella
lima_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Nucella
ostrina_(Gould,_1852)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Nucella
pyramidalis_(Turton,_1932)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Nucella
rolani_(Bogi_&_Nofroni,_1984)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Nucella
squamosa_(Lamarck,_1816)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Nucella
wahlbergi_(Krauss,_1848)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Nucella
acanthophora_(A._Adams,_1863)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocenebra
brevirobusta_Houart,_2000	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocenebra
chavesi_Houart,_1996	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocenebra
erinaceus_(Linnaeus,_1758)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocenebra
inornata_(Recluz,_1851)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocenebra
lumaria_Yokoyama,_1926	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocenebra
painei_(Dall,_1904)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocenotrophon
aciculata_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
buzzurroi_Cecalupo_&_Mariani,_2008	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
carmelae_Cecalupo_Buzzurro_&_Mariani,_2008	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
corallinoides_Pallary,_1912	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
edwardsii_(Payraudeau,_1826)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
epiphanea_(Dall,_1919)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
erronea_(Settepassi,_1977)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
foveolata_(Hinds,_1844)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
gracillima_(Stearns,_1871)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
helleri_(Brusina,_1865)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
hispidula_(Pallary,_1904)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
hybrida_(Aradas_&_Benoit,_1876)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
ingloria_(Crosse,_1865)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
inordinata_(Houart_&_Abreu,_1994)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
interfossa_(Carpenter,_1864)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
leukos_Houart,_2000	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina

lurida_(Middendorff,_1848)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
miscowichae_Pallary,_1920	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
nicolai_Monterosato,_1884	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
paddeui_Bonomolo_&_Buzzurro,_2006	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
piantonii_Cecalupo,_Buzzurro_&_Mariani,_2008	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
purpuroida_Pallary,_1920	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
seftoni_(Chace,_1958)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
squamulifera_(Carpenter_in_Gabb,_1865)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Ocinebrina
leeana_(Dall,_1890)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
falcata_(G.B._Sowerby_II,_1834)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
inornata_(Récluz,_1851)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
debruini_(Lorenz,_1989)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
graagae_(Coen,_1943)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
multicornis_Houart,_1991	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
quinquelobata_(Sowerby,_1879)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
transkeiana_Houart,_1991	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
uncinaria_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
benderskyi_Emerson_&_D'Attilio,_1979	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
bequaerti_Clench_&_Farfante,_1945	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
centrifuga_(Hinds,_1844)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
dearmata_(Odhner,_1922)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
deroyana_Berry,_1968	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
erinaceoides_(Valenciennes,_1832)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
esycha_(Dall,_1925)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
expansa_(Sowerby,_1860)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
fairiana_(Houart,_1979)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
festiva_(Hinds,_1844)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
macroptera_(Deshayes,_1839)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
modesta_(Fulton,_1936)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
plorator_(Adams_&_Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
sanctaeheleuae_(E.A._Smith,_1891)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
stimpsoni_(A._Adams,_1863)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
trialata_(Sowerby,_1834)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
vokesae_Emerson,_1964	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pteropurpura
hamatus_(Hinds,_1844)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Pterorytis
poulsoni_(Carpenter,_1864)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Roperia
cingulata_(Linnaeus,_1771)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Trochia
cala_(Pilsbry,_1897)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Urosalpinx
cinerea_(Say,_1822)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Urosalpinx
circumtexta_(Stearns,_1871)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Urosalpinx
grippi_(Dall,_1911)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Urosalpinx
haneti_(Petit_de_la_Saussaye,_1856)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Urosalpinx
perrugata_(Conrad,_1846)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Urosalpinx
subangulata_Stearns,_1873	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Urosalpinx
tampaensis_(Conrad,_1846)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Urosalpinx
babingtoni_(Sowerby,_1892)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Vaughtia
dunckeri_(Krauss,_1848)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Vaughtia
fenestrata_(Gould,_1860)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Vaughtia
gruveli_(Dautzenberg,_1910)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Vaughtia
hayesi_(Lorenz,_1995)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Vaughtia
jucunda_(Thiele,_1925)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Vaughtia
purpuroides_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Vaughtia
scrobiculata_(Dunker,_1846)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Vaughtia
squamata_Houart,_2003	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Vaughtia
transkeiensis_(Houart,_1987)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Vaughtia
buxeus_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Xanthochorus
cassidiformis_(Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Xanthochorus
beebei_(Hertlein_&_Strong,_1948)	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Zacatrophon
skoglundae_Houart,_2010	SUBFAMILY:_Ocenebrinae	GENUS:_Zacatrophon
brevidentata_(Wood,_1828)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Acanthais
tritoniformis_(Blainville,_1833)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Agnewia
concholepas_(Bruguière,_1789)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Concholepas
tecta_(Wood,_1828)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Cymia
orbita_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Dicathais
denticulata_Houart_&_Vilvens,_1997	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupa
elegans_(Broderip_&_Sowerby,_1829)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupa
morum_Röding,_1798	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupa
ricinus_(Linnaeus,_1758)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupa
grossularia_Röding,_1798	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupa

lobata_(Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupa
clathrata_(Lamarck,_1816)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupa
miticula_Lamarck,_1822	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupa
rubusidaeus_Röding,_1798	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupa
speciosa_(Dunker,_1867)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupa
cariosa_Wood_	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupella
cornus_(Röding,_1798)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupella
eburnea_(Küster,_1862)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupella
fragum_(Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupella
minuta_Fujioka,_1984	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupella
rugosa_(Born,_1778)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Drupella
deltoidea_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Mancinella
francolina_(Bruguière,_1789)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Nassa
serta_(Bruguière,_1789)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Nassa
situla_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Nassa
tuamotuensis_Houart,_1996	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Nassa
grandis_Sowerby,_1835	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Neorapana
harpa_(Conrad,_1837)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Neothais
nesiotes_(Dall,_1908)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Neothais
smithi_(Brazier,_1889)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Neothais
botanica_Hedley,_1918	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Phycothais
reticulata_(Quoy_&_Gaimard,_1833)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Phycothais
coronata_(H._Adams,_1853)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Pinaxia
versicolor_(Gray,_1839)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Pinaxia
columellaris_(Lamarck,_1816)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Plicopurpura
eudeli_(Sowerby,_1903)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Plicopurpura
pansa_(Gould,_1853)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Plicopurpura
patula_(Linnaeus,_1758)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Plicopurpura
Lamarck,_1822	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Purpurabufo
hippocastanum_Lamarck	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Purpura
hystrix_Linnaeus_	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Purpura
lapillus_(Linnaeus,_1758)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Purpura
mancinella_(Linnaeus,_1758)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Purpura
persica_(Linnaeus,_1758)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Purpura
rudolphi_(Chemnitz,_1788)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Purpura
bezoar_(Linnaeus,_1767)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Rapana
bulbosa_(Solander,_1817)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Rapana
pellucida_Bozzetti,_2008	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Rapana
rapiformis_(Born,_1778)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Rapana
venosa_(Valenciennes,_1846)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Rapana
armigera_(Link,_1807)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Reishia
bronni_(Dunker,_1860)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Reishia
capensis_(Petit,_1852)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Reishia
clavigera_(Küster,_1860)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Reishia
problematica_(Baker,_1891)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Reishia
chrystostoma_(Deshayes,_1844)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Semiricinula
fusca_Küster,_1862	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Semiricinula
hadrolineae_(Houart,_1996)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Semiricinula
konkanensis_(Melvill,_1893)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Semiricinula
marginatra_(Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Semiricinula
muricoides_(Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Semiricinula
squamosa_(Pease,_1868)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Semiricinula
turbinoides_(Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Semiricinula
bicarinata_(Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Stramonita
biserialis_(Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Stramonita
blainvillei_(Deshayes,_1844)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Stramonita
canaliculata_(Gray,_1839)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Stramonita
chocolata_(Duclos,_1832)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Stramonita
delessertiana_(Orbigny,_1841)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Stramonita
floridana_(Conrad,_1837)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Stramonita
haemastoma_(Linnaeus,_1767)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Stramonita
rustica_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Stramonita
striata_(Quoy_&_Gaimard,_1833)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Taurasia
alouina_(Röding,_1798)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
echinata_(Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
echinulata_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
grossa_Houart,_2001	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
herberti_Houart,_1998	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
lata_(Kuroda,_1931)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais

marmorata_(Pease,_1865)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
siro_Kuroda,_1931	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
tuberosa_Röding,_1798	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
grandis_(Sowerby,_1835)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
muricata_(Broderip,_1832)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
tuberculata_(Sowerby,_1835)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
aperta_Blainville,_1832	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
bimaculata_(Jonas,_1845)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
callaoensis_(Gray,_1828)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
nodosa_(Linnaeus,_1758)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
speciosa_(Valenciennes,_1832)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
triangularis_(Blainville,_1832)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
blanfordi_(Melvill,_1893)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
callifera_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
coronata_(Lamarck,_1816)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
dubia_(Schepman,_1922)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
gradata_(Jonas,_1846)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
javanica_(Philippi,_1848)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
jubilaea_Tan_&_Sigurdsson,_1990	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
keluo_Tan_&_Liu,_2001	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
kiosquiformis_(Duclos,_1832)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
lacera_(Born,_1778)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
langi_Clench_&_Turner,_1948	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
luteostoma_Holton,_1803	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
malayensis_Tan_&_Sigurdsson,_1996	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
mariae_Morettes,_1954	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
pinangensis_Tan_&_Sigurdsson,_1996	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
rufotincta_Tan_&_Sigurdsson,_1996	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
sacellum_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
tissoti_(Petit,_1852)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
wutingi_Tan,_1997	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
aculeata_(Deshayes_&_Mine-Edwards,_1844)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
bitubercularis_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
deltoidea_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
intermedia_(Kiener,_1835)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
savignyi_(Deshayes,_1844)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
tuberosa_(Röding,_1798)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
tumulosa_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
virgata_(Dillwyn,_1817)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
tricolorata_Bozzetti,_2010	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
melones_(Duclos,_1832)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
aculeata_Deshayes_&_M._Edwards	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
bitubercularis	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
blanfordi_Melville	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
bronni_(Dunker,_1860)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
buccinea	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
bufo	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
canaliculata_Gray,_1839	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
capensis	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
carinifera	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
cingulifera_(Linnaeus,_1758)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
coronata_(A._Adams,_1853)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
echinulata_Lamarck	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
emarginata_(Deshayes,_1839)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
floridana_Conrad,_1837	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
forbesi_Dunker	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
gemmulata_	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
haemastoma_Linnaeus_	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
hippocastanum_	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
intermedia_(Kiener,_1835)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
lacera_(Born,_1778)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
mancinella_Linnaeus_	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
pica_Blainville_	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
rudolphi_Lamarck	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
sacellum_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
savignyi_Deshages_	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
squamigera_(Deshayes,_1832)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
tuberosa_Röding_	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
versicolor_(Gray,_1839)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais

wahlbergi_	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Thais
planospira_(Lamarck,_1822)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Tribulus
taeniata_(Powis,_1835)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Vexilla
variabilis_(Deshayes,_1863)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Vexilla
vexillum_(Gmelin,_1791)	SUBFAMILY:_Rapaninae	GENUS:_Vexilla
myrae_DuShane,_1969	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Cinclidotyphis
abies_Houart,_1986	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Ponderia
caledonica_Houart,_1988	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Ponderia
canalifera_(Sowerby,_1841)	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Ponderia
elephantina_Houart,_1990	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Ponderia
magna_Houart,_1988	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Ponderia
zealandica_(Hutton,_1873)	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Ponderia
angasi_(Crosse,_1863)	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Prototyphis
eos_(Hutton,_1873)	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Prototyphis
gracilis_Houart_&_Héros,_2008	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Prototyphis
paupereques_(Powell,_1974)	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Prototyphis
fimbriatus_(A._Adams,_1854)	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Pterotyphis
pinnatus_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Pterotyphis
ryalli_Houart,_1996	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Pterotyphis
triangularis_(A._Adams,_1855)	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Pterotyphis
arcana_(DuShane,_1969)	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Tripterotyphis
fayae_(Keen_&_Campbell,_1964)	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Tripterotyphis
lowei_(Pilsbry,_1931)	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Tripterotyphis
robustus_(Verco,_1895)	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Tripterotyphis
triangularis_(A._Adams,_1856)	SUBFAMILY:_Tripterotyphinae	GENUS:_Tripterotyphis
christae_Egorov,_1993	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
convexus_Egorov,_1994	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
crystallinus_(Kuroda,_1953)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
delicatus_(Kuroda,_1953)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
drygalskii_(Thiele,_1912)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
edzoevi_Egorov,_1994	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
hadalis_(Sysoev,_1992)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
hubbsi_(Rokop,_1972)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
ivanovi_Egorov,_1993	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
lorenzoensis_(Durham,_1942)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
minimus_(Okutani,_1964)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
multicostatus_Golikov_&_Sirenko,_1992	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
odisseyi_(Golikov_&_Sirenko,_1992)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
panamensis_(Dall,_1902)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
ruthenicus_Egorov,_1993	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
soyoei_(Okutani,_1959)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
teratus_Egorov,_1993	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Abyssotrophon
agulhasensis_(Thiele,_1925)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Afrित्रophon
inglorius_Houart,_1987	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Afrित्रophon
insignis_(Sowerby,_1900)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Afrित्रophon
kowieensis_(Sowerby,_1901)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Afrित्रophon
sarmentosus_(Hedley_&_May,_1908)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Anatrophon
columnarius_(Hedley_&_May,_1908)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Benthoxystus
petterdi_(Brazier_in_Crosse,_1870)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Benthoxystus
alaskanus_Dall,_1902	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
albus_Egorov,_1992	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
aomoriensis_(Nomura_&_Hatai,_1940)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
apolyonis_(Dall,_1919)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
avalonensis_Dall,_1902	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
bentleyi_Dall,_1908	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
candelabrum_(Reeve,_1848)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
cepula_(Sowerby,_1880)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
clathratus_(Linnaeus,_1767)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
clavatus_(Sars,_1878)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
craticulatus_(O._Fabricus,_1780)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
cymatus_Dall,_1902	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
dabneyi_(Dautzenberg,_1889)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
disparilis_(Dall,_1891)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
egorovi_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
elegantulus_(Dall,_1907)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
eucomatus_(Dall,_1902)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
flos_Okutani,_1964	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
gaidenkoi_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
hazardi_McLean,_1996	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon

houarti_Egorov,_1994	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
kabati_McLean,_1996	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
keepi_(Strong_&_Hertlein,_1937)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
macouni_Dall_&_Bartsch,_1910	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
mazatlanicus_Dall,_1902	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
multicostatus_(Eschscholtz,_1829)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
okhotensis_Egorov,_1993	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
pacificus_Dall,_1902	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
pedroanus_(Arnold,_1903)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
rotundatus_Dall,_1902	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
tolomius_(Dall,_1919)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
triangulatus_(Carpenter,_1864)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
tripherus_Dall,_1902	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
trophonis_Egorov,_1993	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
truncatus_(Ström,_1768)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
xestra_Dall,_1918	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Boreotrophon
coronata_Dell,_1956	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Comptella
curta_(Murdoch,_1905)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Comptella
devia_(Suter,_1908)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Comptella
canalibrevis_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Conchatalos
lacrima_(Houart,_1991)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Conchatalos
spinula_Houart_&_Héros,_2008	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Conchatalos
tirardi_(Houart,_1991)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Conchatalos
vaubani_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Conchatalos
acanthodes_(Watson,_1882)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Coronium
coronatum_(Penna-Neme_&_Leme,_1978)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Coronium
elegans_Simone,_1996	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Coronium
oblongum_Simone,_1996	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Coronium
wilhelmense_(Ramirez_Bohme,_1981)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Coronium
bassetti_(Houart,_1998)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Enatimene
lanceolatus_Houart,_2004	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Enatimene
simplex_(Hedley,_1903)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Enatimene
amettei_(Carcelles,_1946)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Fuegotrophon
malvinarum_(Strebel,_1908)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Fuegotrophon
pallidus_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Fuegotrophon
fimbriatus_Houart,_2004	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Gemixystus
laminatus_(Petterd,_1884)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Gemixystus
leptos_(Houart,_1995)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Gemixystus
polyphilius_(Tenison-Woods,_1879)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Gemixystus
recurvatus_(Verco,_1909)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Gemixystus
rhodanus_Houart,_2004	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Gemixystus
rippingalei_(Houart,_1998)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Gemixystus
stimuleus_(Hedley,_1907)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Gemixystus
zebra_Houart,_2004	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Gemixystus
alboranensis_Smriglio_Mariottini_&_Bonfitto,_1997	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Houartiella
acerapex_(Houart,_1986)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
alis_Houart,_2001	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
atlanticus_Pimenta_Couto_&_Santos_Costa,_2008	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
bernadettae_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
biocalae_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
caledonicus_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
caroae_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
charcoti_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
chlidanos_Houart,_2001	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
coralensis_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
coriolis_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
inaequalis_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
kastoroae_Houart,_1997	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
levii_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
linearugosus_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
marshalli_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
metivieri_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
minispinosus_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
musorstomae_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
perclarus_Houart,_2001	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
protocarinatedus_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
richeri_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
rigidus_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
spinacutus_(Houart,_1986)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon

surprisensis_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
turritellatus_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
virginiae_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Leptotrophon
brazieri_(Tenison_Woods,_1876)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Litozamia
laticus_(Verco,_1909)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Litozamia
rudolphi_(Brazier,_1894)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Litozamia
subtropicalis_(Iredale,_1913)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Litozamia
tropis_Houart,_1995	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Litozamia
crassiliratus_(Suter,_1908)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Minortrophon
priestleyi_(Hedley,_1916)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Minortrophon
echinus_(Dall,_1918)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Nipponotrophon
elegantissimus_(Shikama,_1971)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Nipponotrophon
elongatus_(Hu_&_Lee,_1991)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Nipponotrophon
gorgon_(Dall,_1913)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Nipponotrophon
magnificus_(Golikov_&_Sirenko,_1992)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Nipponotrophon
makassarensis_Houart,_1984	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Nipponotrophon
pagodus_(Hayashi_&_Habe,_1965)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Nipponotrophon
scitulus_(Dall,_1891)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Nipponotrophon
shingoi_(Tiba,_1981)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Nipponotrophon
stuarti_(E._A._Smith,_1880)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Nipponotrophon
coronatus_(H._Adams_&_A._Adams,_1864)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Nodulotrophon
raymondi_(Moody,_1916)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Nodulotrophon
scolopax_(Watson,_1882)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Nodulotrophon
septus_(Watson,_1882)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Nodulotrophon
abyssorum_(Verrill,_1885)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
acceptans_(Barnard,_1959)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
aculeata_(Watson,_1882)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
araios_(Houart_&_Engl,_2007)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
atanua_Houart_&_Tröndlé,_2008	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
carduelis_(Watson,_1882)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
carinata_(Bivona,_1832)†	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
columbarioides_(Pastorino_&_Scarabino,_2008)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
concepcionensis_(Houart_&_Sellanes,_2006)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
cossmanni_(Locard,_1897)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
echinata_(Kiener,_1840)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
fraseri_(Knudsen,_1956)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
golikovi_(Egorov,_1992)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
guineensis_(Thiele,_1925)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
kosunorum_Houart_&_Lan,_2003	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
lacunella_(Dall,_1889)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
limicola_Verrill,_1885	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
mucrone_(Houart,_1991)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
multigrada_(Houart,_1990)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
obtuselirata_(Schepman,_1911)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
parechinata_Houart,_2001	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
planispina_(Smith,_1892)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
plilaminata_(Verco,_1909)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
procera_Houart,_2001	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
pulchella_(Schepman,_1911)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
sansibarica_(Thiele,_1925)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
siberutensis_(Thiele,_1925)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
tenuirostrata_(Smith,_1899)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
veronicae_(Pastorino,_1999)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
verillii_(Bush,_1893)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
ziczac_(Tiba,_1981)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Pagodula
cheesemani_(Hutton,_1882)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Paratrophon
dumasi_(Vélain,_1877)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Paratrophon
patens_(Hombron_&_Jacquinot,_1854)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Paratrophon
quoyi_(Reeve,_1846)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Paratrophon
bondarevi_(Houart,_1995)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
callosus_(Nomura_&_Hatai,_1940)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
cerritensis_(Arnold,_1903)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
chunfui_Houart_&_Lan,_2001	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
clarki_McLean,_1996	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
densicostatus_(Golikov_&_Scarlato,_1985)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
emphaticus_(Habe_&_Ito,_1965)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
fabricii_(Møller,_1842)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
grovesi_McLean,_1996	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
hawaiiensis_Houart_&_Moffitt,_2010	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon

inspiratum_Houart,_2003	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
kamchatkanus_(Dall,_1902)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
lani_Houart_&_Liang,_2004	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
lasius_(Dall,_1919)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
maltzani_(Kobelt,1878)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
nodulosus_(Golikov_&_Scarlato,_1985)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
regina_(Houart,_1985)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
rossicus_(Egorov,_1993)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
scarlatoi_(Golikov_&_Sirenko,_1992)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
tegularis_(Golikov_&_Gulbin,_1977)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
undocostatus_(Golikov_&_Sirenko,_1992)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
yurii_(Egorov,_1994)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Scabrotrophon
crispulatus_(Suter,_1908)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Terefundus
cuvierensis_(Mestayer,_1919)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Terefundus
quadricinctus_(Suter,_1908)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Terefundus
unicarinatus_Dell,_1956	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Terefundus
dispectata_Dell,_1990	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Tromina
albolabratus_E.A._Smith,_1875	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
arnaudi_Pastorino,_2002	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
bahamondei_McLean_&_Andrade,_1982	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
barnardi_Houart,_1987	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
brevispira_Martens,_1885	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
ceciliae_Houart,_2003	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
clenchi_(Carcelles,_1953)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
condei_Houart,_2003	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
condensatus_Hedley,_1916	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
coulmanensis_E.A._Smith,_1907	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
dispar_Mabille_&_Rochebrune,_1889	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
distantelamellatus_Strebel,_1908	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
emilyae_Pastorino,_2002	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
geversianus_(Pallas,_1774)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
iaerae_Houart,_1998	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
leptocharteres_Oliver_&_Picken,_1984	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
longstaffi_E.A._Smith,_1907	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
macquariensis_Powell,_1957	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
mawsoni_Powell,_1957	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
melvillsmithi_Houart,_1989	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
minutus_Strebel,_1907	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
multilamellatus_Numanami,_1996	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
nucelliformis_Oliver_&_Picken,_1984	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
ohlina_Strebel,_1904	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
parodizi_Pastorino,_2005	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
patagonicus_(d'Orbigny,_1839)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
paucilamellatus_Powell,_1951	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
pelecetus_Dall,_1902	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
pelseeneri_E.A._Smith,_1915	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
plicatus_(Lightfoot,_1786)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
poirieria_Powell,_1951	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
purdyae_Houart,_1983	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
scitulus_Dall,_1861	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
shackletoni_Hedley,_1911	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
triacanthus_Castellanos,_Rolan_&_Bartolotto,_1987	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
vangoethemi_Houart,_2003	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophon
echinolamellata_(Powell,_1951)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonella
enderbyensis_(Powell,_1958)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonella
eversoni_(Houart,_1997)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonella
rugosolamellata_Harasewych_&_Pastorino,_2010	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonella
scotiana_(Powell,_1951)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonella
aberrans_(Houart,_1991)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
alboranensis_(Smriglio,_Mariottini_&_Bonfitto,_1997)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
barvicensis_(Johnston,_1825)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
breviatus_(Jeffreys,_1882)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
cuspidarioides_(Powell,_1951)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
densilamellatus_Golikov_&_Gulbin,_1977	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
diasi_(Durham,_1942)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
droueti_(Dautzenberg,_1889)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
fasciolarioides_(Pastorino_&_Scarabino,_2008)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
kayae_Habe,_1981	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
minirofundus_(Houart,_1985)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis

mioplectos_(Barnard,_1959)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
muricatus_(Montagu,_1803)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
nanus_Egorov,_1994	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
orpheus_(Gould,_1849)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
pistillum_(Barnard,_1959)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
polycyma_Kuroda,_1953	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
segmentatus_(Verco,_1909)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
similidroueti_(Houart,_1989)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
truncatus_(Strom,_1768)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Trophonopsis
euschema_(Iredale,_1929)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xenotrophon
ambiguus_(Philippi,_1844)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymene
aucklandicus_(E.A._Smith,_1902)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymene
convexus_(Suter,_1909)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymene
erectus_(Suter,_1909)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymene
huttoni_(Murdoch,_1900)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymene
mortenseni_(Odhner,_1924)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymene
plebeius_(Hutton,_1873)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymene
pulcherrimus_(Finlay,_1930)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymene
pumilus_(Suter,_1909)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymene
pusillus_(Suter,_1907)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymene
teres_(Finlay,_1930)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymene
traversi_(Hutton,_1873)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymene
warreni_Ponder,_1972	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymene
buccineus_(Lamarck,_1816)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymenopsis
corrugatus_(Reeve,_1845)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymenopsis
muriciformis_(King_&_Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymenopsis
subnodosus_(Gray,_1839)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymenopsis
tcherniai_(Gaillard,_1954)	SUBFAMILY:_Trophoninae	GENUS:_Xymenopsis
barrosi_Absalão_&_Santos,_2003	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Brasityphis
vemae_Keen_&_Campbell,_1964	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Distichotyphis
cumingii_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Haustellotyphis
wendita_Hertz,_1995	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Haustellotyphis
bullisi_Gertman,_1969	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Laevityphis
tillierae_(Houart,_1985)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Laevityphis
tubuliger_(Thiele,_1925)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Laevityphis
cuniculosus_Duchâtel_in_Bronn,_1848	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Lyrotyphis
bivaricata_(Verco,_1909)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Monstrotyphis
carolinae_(Houart,_1987)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Monstrotyphis
imperialis_(Keen_&_Campbell,_1964)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Monstrotyphis
jardinreinensis_(Espinosa,_1985)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Monstrotyphis
montfortii_(A._Adams,_1863)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Monstrotyphis
pauperis_(Mestayer,_1916)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Monstrotyphis
singularis_Houart,_2002	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Monstrotyphis
teramachii_(Keen_&_Campbell,_1964)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Monstrotyphis
toesaensis_(Azuma,_1960)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Monstrotyphis
yatesi_(Crosse_&_Fischer,_1865)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Monstrotyphis
gabbi_Brown_&_Pilsbry,_1911	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Pilsbrytyphis
francescae_Finlay,_1924	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Rugotyphis
angustus_Houart,_1991	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
arcuatus_(Hinds,_1843)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
boucheti_Houart,_1991	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
generosus_Iredale,_1936	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
japonicus_(A._Adams,_1863)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
lozoueti_Houart,_1991	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
nipponensis_Keen_&_Campbell,_1964	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
pentaphasios_(Barnard,_1959)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
radwini_Emerson_&_D'Attilio,_1979	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
riosi_(Bertsch_&_D'Attilio,_1980)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
rosadoi_Houart,_1999	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
solus_Vella,_1961	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
stillacandidus_Houart,_1985	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
syringianus_(Hedley,_1903)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
tityrus_(Bayer,_1971)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
transcurrens_(Martens,_1902)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
undulatus_Houart,_1991	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
unicornis_Houart,_1991	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
virginiae_(Houart,_1986)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
erythro stigma_Keen_&_Campbell,_1964	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
longicornis_(Dall,_1888)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus

pavlova_(Iredale,_1936)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
saltantis_Houart,_1991	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Siphonochelus
belcheri_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhina
campbelli_(Radwin_&_D'Attilio,_1976)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhina
expansa_(Sowerby,_1874)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhina
latipennis_(Dall,_1919)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhina
neocaledonica_(Houart,_1987)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhina
nitens_(Hinds,_1843)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhina
puertoricensis_(Warmke,_1964)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhina
amoenus_Houart,_1994	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhinellus
bicolor_Bozzetti,_2007	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhinellus
insolitus_(Houart,_1991)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhinellus
labiatus_(de_Cristofori_&_Jan,_1832)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhinellus
occlusus_(Garrard,_1963)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhinellus
trispinosus_(Houart,_1991)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhis
phillipensis_Watson,_1883	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhis
ramosus_Habe_&_Kosuge,_1971	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhis
wellsi_Houart,_1985	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhis
westaustralis_Houart,_1991	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhis
bantamensis_Oostingh,_1933	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhis
coronarius_Deshayes,_1865	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhis
cuniculosus_Duchâtel_in_Bronn,_1848	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhis
francescae_Finlay,_1924	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhis
gabbi_Brown_&_Pilsbry,_1911	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhis
sejunctus_Semper,_1861	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhis
tubifer_Bruguière,_1792	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhis
clarki_(Keen_&_Campbell,_1964)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhisala
grandis_(A._Adams,_1855)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhisala
carolskoglundae_Houart_&_Hertz,_2006	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhisopsis
claydoni_Houart,_1988	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhisopsis
coronatus_(Broderip,_1833)	SUBFAMILY:_Typhinae	GENUS:_Typhisopsis

Tabella A6. Matrice di presenza/assenza delle diverse strategie trofiche descritte nel paragrafo 4.3.4. Mur, Muricinae; Cor, Coralliophilinae; Rap, Rapaninae; Erg, Ergalataxinae; Mrc, Muricopsinae; Tro, Trophoninae; Oce, Ocenebrinae; Vit, Vitularia; Hau, Haustrinae; Tr.A., Trophon antartici.

Table A6. Presence/absence matrix for the different trophic strategies described in paragraph 4.3.4. Mur, Muricinae; Cor, Coralliophilinae; Rap, Rapaninae; Erg, Ergalataxinae; Mrc, Muricopsinae; Tro, Trophoninae; Oce, Ocenebrinae; Vit, Vitularia; Hau, Haustrinae; Tr.A., Antarctic Trophon.

Strategia	Presenza/assenza nel taxon									
	Mur	Cor	Rap	Erg	Mrc	Tro	Oce	Vit	Hau	Tr.A.
Perforazione	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Edge drilling	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Dente labiale	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0
Secrezioni neurotossiche	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Ectoparassitismo	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0
Endoparassitismo	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Rallentamento della predazione	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Ringraziamenti

Il maggior ringraziamento al dott. Marco Oliverio, che mi ha permesso di sviluppare questo progetto, ne ha supportato tutte le fasi e mi ha assistito con insegnamenti e consigli. Nelle attività di laboratorio ho ricevuto l'aiuto e i suggerimenti della dott. Maria Vittoria Modica e di tutti i ragazzi del Laboratorio di Sistematica Molecolare (Marco, Gloria, Anna, Angela, Marta, Selvaggia, Giulia). Roland Houart è stata un punto di riferimento in molte fasi del lavoro, con il suo enorme bagaglio di conoscenze e molta simpatia, e il dott. Didier Merle ha contribuito alla valutazione critica dei dati preliminari della filogenesi. Con l'aiuto del prof. Gregory Herbert è stato possibile implementare molte informazioni sulla morfologia e sui fossili, e rivelare interessanti spunti per ricerche future. Un caro ringraziamento allo staff del SSM (Annie, Marie-Catherine, Josie, Céline) per l'inestimabile supporto tecnico, all'unità di ricerca "Systématique et évolution" UM7138 del MNHN per il materiale messo a disposizione (Philippe B., Virginie, Philippe M., Barbara) e agli amici di Parigi (Julian, Magalie, Philippe G., Alan, Marie-Lilith, Charlotte e tutti gli altri) e di Tampa (Peter, 'Shuba', Malu, Martin, Andreas e Kaulin). Un ringraziamento particolare ai docenti del collegio della scuola di dottorato in Biologia Animale e al prof. Marco Passamonti per i consigli e la revisione critica della tesi. Un ringraziamento a Kathrin per il supporto morale, scientifico e grafico alla stesura del manoscritto, e a tutti gli amici e parenti.