

Rebut el 6 de febrer de 2009. Acceptat el 12 d'octubre de 2009



El género *Conus* Linnaeus, 1758 (Gastropoda: Conidae): Aspectos biológicos, biogeográficos y taxonómicos

JOAQUÍN LÓPEZ SORIANO

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

Resumen.—El género *Conus* Linnaeus, 1758: Aspectos biológicos, biogeográficos y taxonómicos. Con sus más de 650 especies actuales, *Conus* es el género con mayor diversidad entre de los invertebrados marinos. Su gran éxito evolutivo parece radicar en su gran especialización por la presa, aspecto posible gracias a la presencia de un sofisticado aparato radular modificado, y la posesión de un vasto arsenal de toxinas únicas. En este artículo se revisan las principales características biológicas de este género, incluyendo nuevos hallazgos sobre taxonomía molecular, y con especial énfasis en los procesos de especiación y transición larvaria que caracterizan la biología de *Conus*.

Palabras clave.—Moluscos marinos, Cónidos, Conotoxinas, Desarrollo larvario, Biogeografía, Taxonomía.

Resum.—El gènere *Conus* Linnaeus, 1758: Aspectes biològics, biogeogràfics i taxonòmics. Amb més de 650 espècies actuals, *Conus* és el gènere amb major diversitat d'espècies entre els invertebrats marins. El seu gran èxit evolutiu sembla basat en la seva gran especialització per la presa, aspecte possible gràcies a la presència d'un sofisticat aparell radular modifcat, i a la possessió d'un vast arsenal de toxines úniques. En aquest article es revisen les principals característiques biològiques d'aquest gènere, incloent noves troballes sobre taxonomia molecular, i fent especial èmfasi en els processos d'especiació i transició larvària que caracteritzen la biologia de *Conus*.

Paraules clau.—Mol·luscos marins, Cònids, Conotoxines, Desenvolupament larvari, Biogeografia, Taxonomia.

Abstract.—The genus *Conus* Linnaeus, 1758: Biological, biogeographical and taxonomic aspects. With more than 650 extant species, *Conus* is the genus with the highest species diversity among marine invertebrates. Its great evolutive success appears to be based on its high degree of prey specialization, which is possible through the presence of a sophisticated, modified radular apparatus, and due to the possession of a vast arsenal of unique toxins. In this paper the main biological features of this genus are reviewed, including new findings on molecular taxonomy, and particularly emphasizing the processes of speciation and larval transition event that characterize the biology of *Conus*.

Key words.—Marine mollusks, Conids, Conotoxines, Larval development, Biogeography, Taxonomy.

INTRODUCCIÓN

El género *Conus* Linnaeus, 1758 está representado por más de 650 especies actuales (véase Apéndice), e incluye al menos 800 especies fósiles conocidas (Röckel *et al.*, 1995; López, 2001). Tan fantástica biodiversidad hace de este género el más prolífico entre los invertebrados marinos actuales. En la actualidad, este género está distribuido esencialmente por los mares cálidos, con muy

pocas especies presentes en aguas templadas o frías como el Mediterráneo, donde sólo se presentan tres especies (*C. ventricosus*, *C. desidiosus* y *C. vayssierei*; Monteiro *et al.*, 2004). Además, continuamente se están descubriendo nuevas especies a un ritmo elevado, con lo que parece que la complejidad del género está aún lejos de ser completamente comprendida.

Seguramente el éxito evolutivo de *Conus*

radica en la especialización que presenta por las presas, favorecida por un aparato radular altamente modificado y la posesión de venenos compuestos por auténticos cócteles de diferentes toxinas, entre las que destacan sobremanera las llamadas conotoxinas (López, 2001). No es de extrañar, por tanto, que el estudio de este género presente numerosas dificultades, y que su taxonomía sea en consecuencia una de las más problemáticas y complejas dentro del reino animal. A pesar de numerosos estudios multidisciplinarios que han abordado diferentes aspectos del género *Conus* (morfología de la concha, ecología, anatomía radular, características bioquímicas de las conotoxinas, registro fósil, taxonomía molecular usando diferentes genes), estamos lejos de una clasificación satisfactoria y universalmente aceptada para el género. Precisamente, además del gran número de especies y de la complejidad de sus adaptaciones evolutivas, algunos aspectos de la biología de estos moluscos son poco conocidos, y vienen a confirmar la complejidad de este fascinante grupo de organismos, y seguramente el porqué de su enorme capacidad de adaptación y especiación.

DIVERSIDAD, BIOGEOGRAFÍA Y BIOLOGÍA DE *CONUS*

Como se comentó anteriormente, el número de especies vivientes de *Conus* ronda las 650 (ó 700 según ciertos autores; Olivera *et al.*, 1991 Röckel *et al.*, 1995; Duda *et al.*, 2008). Este elevado número de especies dificulta la asignación de ciertos taxones a la categoría de especie o subespecie, lo que se ve agravado por los continuos descubrimientos de nuevas especies y la gran variabilidad morfológica de muchos taxones, que podría ocultar numerosas especies crípticas. En el Apéndice se especifican las especies generalmente aceptadas como válidas, según la lista de Mayhew *et al.* (2009, consultado el 1/2/09), y actualizadas con las nuevas especies descubiertas según la publicación electrónica *The Cone Collector* (Monteiro, 2006, 2007a,b; 2009a,b). En la Figura 1 se han agrupado las especies en áreas geográficas aproximadamente coincidentes con las provincias marinas comúnmente aceptadas, con algunas modificaciones para simplificar su clasificación. Destaca la alta presencia de especies en la región indopacífica, donde en

muchos casos las especies presentan amplios rangos de distribución para relativamente pocos endemismos, en contraposición a la alta presencia de endemismos en algunas áreas geográficas fuera del Indopacífico (Cabo Verde, Angola y regiones muy concretas del Caribe).

La biología del género *Conus* está altamente determinada por la de sus presas, al ser organismos altamente especializados en las especies que capturan. El hábitat predilecto de muchos *Conus* son los ambientes rocosos a poca profundidad, y su distribución espacial suele presentar altas densidades locales alternadas con amplios tramos de ausencia casi total para una misma especie (Röckel *et al.*, 1995). Aunque altamente especulativo, ello podría explicar el éxito evolutivo de la transición al tipo de larva no planctónico en lugares como Cabo Verde, que es un archipiélago muy aislado y de origen volcánico, como se detallará más adelante.

Son muchos los aspectos a considerar al estudiar este género de cara a su comprensión: especialización por las presas, evolución de sus conotoxinas, aparato radular, distribución geográfica, etc. Uno de los aspectos a los que probablemente menos importancia se ha dado hasta ahora es el tipo de desarrollo larvario, sorprendentemente variable entre las distintas especies de *Conus*. En general, se considera como carácter primitivo en los moluscos la posesión de larvas planctotróficas, que son aquéllas que se dispersan nadando libremente como parte activa del plancton. Sin embargo,

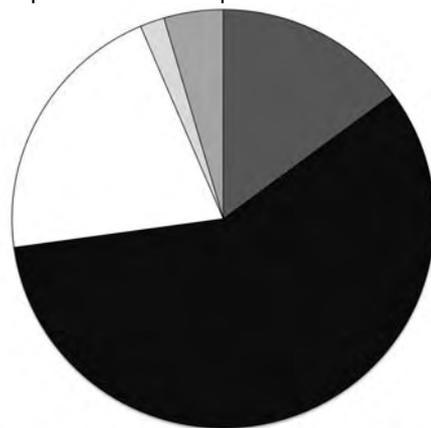


Figura 1. Distribución de las especies actuales de *Conus* en áreas geográficas. *W África* incluye toda la costa occidental africana, islas adyacentes y Mediterráneo; *Caribe* incluye las especies del Caribe y Brasil; *Sudáfrica* incluye sólo las especies endémicas de la República Sudafricana y sur de Mozambique.

son muchas las especies de *Conus* que presentan desarrollo larvario directo no planctónico, caracterizado por una capacidad de dispersión mucho más baja. Una correcta interpretación de cómo se han producido las transiciones larvianas en la historia evolutiva de *Conus* podría aportar luz sobre su biología y esclarecer muchos aspectos poco conocidos del género.

Como norma general, las especies con desarrollo larvario directo (lecitotrófico o no planctónico) presentan capacidades de dispersión reducidas y rangos geográficos más restringidos, así como poblaciones más heterogéneas morfológica y genéticamente, en comparación con las especies planctotróficas. Las primeras son por lo tanto más susceptibles a extinción si una catástrofe local destruye sus ecosistemas. Se admite que la duración de estas especies en el registro fósil, para

gasterópodos desde el Cretáceo Superior, es de media mucho menor que en las especies de desarrollo larvario planctónico (2 Ma vs. 6 Ma, respectivamente: Duda & Palumbi, 1999). Sin embargo, la capacidad de especiación en las primeras es considerablemente mayor, lo que justificaría su mayor diversificación a corto plazo. En el caso de *Conus*, un ejemplo representativo de la heterogeneidad de las poblaciones con desarrollo larvario directo lo constituye el número de sinónimos atribuidos a una misma especie. En el caso de las especies indopacíficas, la media de sinónimos es de 7,5 para las especies de desarrollo larvario directo, en comparación a una media de 2,2 para las de desarrollo planctónico (Duda & Palumbi, 1999). En la Figura 2 se presenta el caso de *C. pennaceus* como ejemplo de especie de desarrollo directo y alta variabilidad morfológica, mostrándose sólo las principales subespecies descritas.

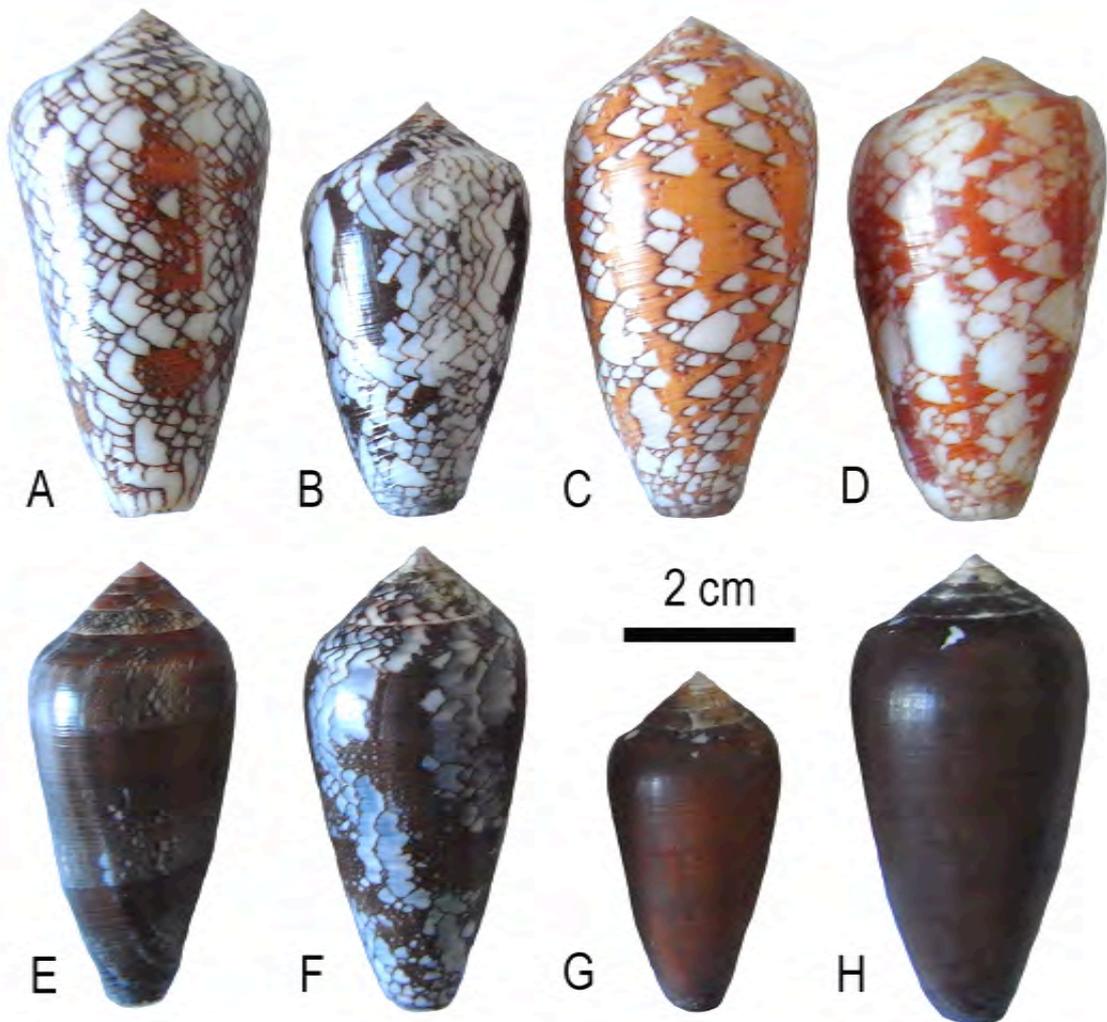


Figura 2. Ejemplo de diversificación morfológica en una especie de *Conus* con desarrollo larvario directo (*C. pennaceus*): (A) *C. p. pennaceus*; (B) *C. p. marmoricolor*; (C) *C. p. behelokensis*; (D) *C. p. corbieri*; (E) *C. p. ellisae*; (F) *C. p. praelatus*; (G) *C. p. racemosus*; y (H) *C. p. vezoi*.

Es interesante analizar comparativamente cómo ha evolucionado la estrategia de desarrollo larvario en diferentes grupos de gasterópodos, como Volutidae, Cypraeidae y *Conus*. En el caso de los volútidos, también predadores, se considera que el 100% de especies actuales presentan desarrollo larvario directo, sin larvas planctónicas en ninguna especie. No está del todo claro, sin embargo, si la desaparición de este carácter tuvo lugar en un único ancestro, o si habría evolucionado independientemente en diferentes ocasiones, hasta la completa eliminación de todas las especies con desarrollo planctónico por selección. En el caso de los cipreidos, hallamos las dos estrategias larvianas dentro de la familia, con grupos perfectamente definidos que presentan desarrollo directo (López Soriano, 2006). En general, las especies de aguas cálidas y bajas latitudes pertenecen al segundo grupo, estando el primero constituido por las especies propias de aguas más frías, más profundas, o en reductos de fauna (López Soriano, 2006). En cualquier caso, dentro de la familia sólo hay géneros con una única forma de desarrollo larvario, lo que ha dado origen a la diversificación de los géneros manteniéndose este carácter en todas las especies dentro del mismo grupo.

Sin embargo, la situación en el género *Conus* es mucho más compleja, y de hecho bastante desconocida para la mayoría de especies. Los casos más paradigmáticos los encontramos en las especies indopacíficas y los endemismos de Cabo Verde, que representan situaciones diametralmente opuestas entre sí. Diversos autores han caracterizado el tipo de desarrollo larvario de al menos 70 especies indopacíficas, para las que existe un árbol filogenético construido sobre la base de caracteres moleculares. Diferentes análisis con diferentes genes han validado estos análisis genéticos, reduciendo el margen de incertidumbre que pudieran presentar (Duda & Palumbi, 1999; Espiritu *et al.*, 2001). Cabe destacar que al menos 7 especies no directamente emparentadas entre sí presentan desarrollo larvario directo, presentando todas ellas, además, especies afines con desarrollo larvario planctónico, en ocasiones de gran similitud morfológica, lo que sugiere una divergencia bastante reciente. Esto significa que la transición de fase larvaria planctónica a no planctónica ha tenido lugar en reiterados eventos evolutivos independientes entre sí, y

que ninguna de estas especies ha dado lugar posteriormente a un grupo monofilético derivado, quizás con la excepción de *C. marmoreus* y *C. bandanus*, morfológicamente de hecho casi inseparables, lo que sugiere una separación muy reciente.

Por el contrario, el caso de los *Conus* de Cabo Verde es totalmente diferente. Con sus aproximadamente 50 especies, la mayoría de ellas autóctonas, este pequeño archipiélago atlántico concentra casi el 10% de la biodiversidad del género. Todas las especies endémicas de este archipiélago tienen desarrollo directo, sin larvas planctónicas. Esto justificaría no sólo la altísima diversidad de especies, sino también su distribución geográfica restringida, pues casi todas las especies se hallan en una sola isla dentro del archipiélago, y en ocasiones se trata de endemismos de una única bahía dentro de una sola isla. Además, diferentes estudios moleculares (Cunha *et al.*, 2005; Duda & Rolán, 2005) sugieren un árbol filogenético que incluye una doble colonización en dos fases independientes entre sí, cada una de las cuales habría llevado a la evolución de un grupo monofilético más o menos extenso, manteniendo el carácter de desarrollo larvario que tuvo la especie colonizadora inicial, o que más probablemente desarrolló al poco de establecerse en el archipiélago. Aquí, por tanto, no se alternan especies con ambos tipos de desarrollo larvario.

Respecto al resto de provincias donde se presentan especies de *Conus*, no se han publicado datos sobre el tipo de desarrollo larvario ni árboles filogenéticos completos. Particularmente interesante sería el análisis de las especies del Brasil y sur del Caribe, caracterizadas también por reducidos rangos geográficos y alta similitud morfológica, y también por conchas de tamaño reducido en general, que recuerda lo que se observa en Cabo Verde, aunque a diferente escala geográfica. También aquí se están descubriendo continuamente nuevas especies de rangos geográficos reducidos, que podrían complicar la perspectiva global en la región. Tampoco hay estudios para las especies endémicas de las frías aguas sudafricanas, donde sería lógico encontrar especies mayoritariamente de desarrollo larvario directo.

En la Figura 3 se esquematizan los dos modelos de la evolución de un carácter dentro

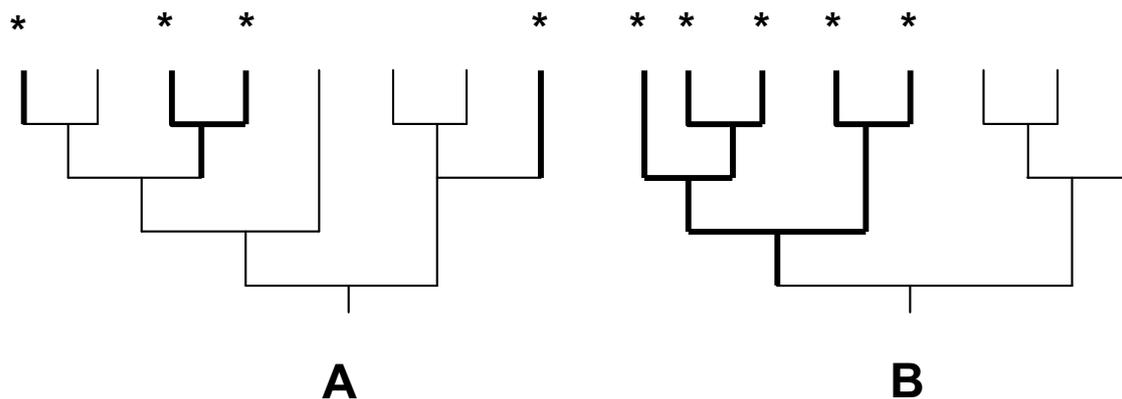


Figura 3. Modelos de evolución de un carácter dentro de un árbol filogenético. En función del momento de aparición de un carácter, éste se mantendrá en todo el clado derivado tras la aparición del mismo. En (A) el carácter aparece sucesivas veces en la evolución del grupo y es neutro respecto a la capacidad de diversificación del mismo (estrategia piscívora o desarrollo larvario en *Conus* indopacíficos), con lo que aparece en especies filogenéticamente algo distantes entre sí; en cambio, (B) sería un fenómeno más raro, que aparece con muy baja frecuencia y que genera grupos monofiléticos bien diferenciados, en ocasiones favoreciendo la radiación especiativa del grupo (como el desarrollo larvario en Cypraeidae o *Conus* de Cabo Verde). Modificado a partir de Duda & Palumbi (1999: Fig. 1).

de un árbol filogenético, que podrían aplicarse al desarrollo larvario en los casos mencionados anteriormente: Figura 3A para *Conus* indopacíficos, y Figura 3B para Cypraeidae y *Conus* de Cabo Verde.

El tipo de desarrollo larvario y la especialización alimenticia podrían ser las claves para explicar los diferentes tipos de especiación que se observa en *Conus*. En general, se admite que hay tres grandes tipos de especiación: alopátrica, parapátrica y simpátrica. En la especiación alopátrica, una especie acaba dividiendo sus poblaciones por la presencia de una barrera geográfica, que limita el intercambio genético entre ellas hasta su completa separación; sería el tipo de especiación más común en ecosistemas terrestres, notablemente islas o ambientes separados por cordilleras montañosas. En la especiación parapátrica, que es una variedad de la anterior, las poblaciones de los extremos del rango de distribución son más heterogéneas que las del centro de distribución. En el caso de las poblaciones de moluscos marinos, esto puede producirse porque la capacidad de dispersión de las larvas es menor que el rango de distribución total de la especie, de manera que el flujo de intercambio genético acaba siendo mayor en el centro y menor en la periferia del rango de distribución, hasta determinar poblaciones periféricas genéticamente muy diferentes de las centrales,

y en donde cortos periodos de aislamiento son suficientes para la especiación. Ejemplos plausibles de este segundo tipo se encuentran en muchas especies de moluscos marinos en los extremos de la provincia indopacífica, como Hawaii, Mar Rojo y el complejo insular Madagascar/Mascareñas. Finalmente, en la especiación simpátrica una especie acaba generando dos o más especies sin mediación de barreras geográficas ni segregación física aparente de poblaciones, aunque otros factores a pequeña escala pueden conducir a segregación sexual de unos individuos, o a la especialización por microhábitats (por ejemplo, lados externo o interno de un atolón), batimetría, o huésped en el caso de especies parásitas o comensales.

En el caso de *Conus*, parece que el factor primordial que habría generado especies simpátricas sería la especialización por la presa, que determinaría la generación de nuevas conotoxinas y/o adaptaciones en el sistema radular, con la posibilidad de competir por nuevas presas respecto a la especie parental. Este tipo de especiación habría sido uno de los mecanismos esenciales (pero no necesariamente el único) que habría favorecido la múltiple aparición de la transición larvaria observada en los *Conus* indopacíficos. Así, muchas especies presentan pares de especies afines de gran similitud morfológica y/o molecular, presentando una estrategia larvaria

diferente: *C. araneosus* vs. *C. marmoreus*, *C. cinereus* vs. *C. circumactus*, *C. magus* vs. *C. consors*, *C. anemone* vs. *C. balteatus*, *C. proximus* vs. *C. pulicarius*, *C. boeticus* vs. *C. parvulus*, *C. furvus* vs. *C. litteratus*, o *C. pennaceus* vs. *C. omaria* (Oliverio, 2000; Duda & Palumbi, 1999; Vallejo, 2005). En la Figura 4 se representan algunos de estos pares de especies; aunque la lista de especies candidatas a formar tales pares es muy larga, para muchas de ellas el tipo de desarrollo larvario es desconocido.

Por el contrario, un ejemplo de doble especiación simpátrica y parapátrica sería el complejo de *C. ebraeus*: *C. ebraeus* y *C. chaldaeus* son especies muy similares y que se presentan de forma simpátrica en numerosas localidades, aunque con diferente posición batimétrica, mientras que la especie afín *C. dorreensis* se localiza en uno de los extremos del ámbito de distribución del complejo, como es Australia occidental (Vallejo, 2005). El par *C. textile* y *C. dalli* (Figura 4A) sería un caso de especiación parapátrica con cambio de desarrollo larvario en la especie de rango de distribución restringido. Ejemplos de especiación alopátrica, si bien a muy pequeña escala geográfica, serían los *Conus* de Cabo Verde, en los que distancias geográficas de pocos kilómetros, como las que separan las diferentes islas del archipiélago, constituyen barreras insalvables para las larvas de desarrollo directo, limitando o anulando el intercambio genético entre poblaciones de diferentes islas.

TAXONOMÍA

La taxonomía del género *Conus* ha sido objeto de intenso debate a lo largo del tiempo. Así, algunos autores han sugerido la pertenencia a un único género, mientras que otros autores han intentado una clasificación en diferentes grupos o subgéneros (revisado por Röckel *et al.*, 1995). El consenso general más comúnmente aceptado en la actualidad sería la primera opción, dado que ningún criterio morfológico (concha, rádula, etc.) presenta la suficiente robustez para justificar una subdivisión en grupos con características morfológicas uniformes (revisado por Röckel *et al.*, 1995). Uno de los aspectos que refuerzan la tesis de género único es precisamente la aparición en sucesivas oleadas de diferentes estrategias biológicas, como la de desarrollo

larvario, que no permite la clasificación en grupos muy afines respecto a ese carácter (sí en el caso de Cabo Verde, pero no en el Indopacífico). Otro caso similar sería el de la estrategia piscívora, pues estudios moleculares sugieren que ésta apareció en al menos dos sucesivos episodios independientemente, en grupos de especies no más relacionadas entre sí por proximidad molecular que con muchas otras especies moluscívoras o vermívoras. No obstante, una nueva visión del género *Conus* basada en caracteres moleculares mitocondriales sugiere que al menos las especies del subgénero *Conasprella* Thiele, 1929 presentan notables diferencias, que podrían implicar su clasificación en un género separado, y afín a los géneros de cónidos (anteriormente túrridos) *Typhlosyrinx* Thiele, 1929 y *Thatcheria* Angas, 1877, de problemática clasificación (Bandyopadhyay *et al.*, 2008).

Diversos estudios han caracterizado las afinidades moleculares de numerosas especies de *Conus* mediante el análisis de la secuencia de diferentes genes, tanto mitocondriales como nucleares. Sin embargo, son pocas las especies analizadas respecto al total de especies actuales. El estudio de Duda & Palumbi (1999), ampliado mediante diferentes análisis matemáticos por Vallejo (2005), muestra una gran heterogeneidad dentro de los *Conus* indopacíficos, con numerosos grupos diferenciados que incluyen pocas especies directamente emparentadas entre sí. Similar es el caso del estudio de Espiritu *et al.* (2001), que sugiere no menos de 17 grupos diferentes, bastante coincidentes con los de los otros dos trabajos. Esto sugiere fenómenos de radiación muy potentes y rápidos en *Conus*, confirmados por el registro fósil y la relativa modernidad del grupo.

Sí existe una taxonomía molecular completa para las especies de *Conus* de Cabo Verde (Duda & Rolán, 2005; Cunha *et al.*, 2005). En este caso, sí se observa una estructuración en dos grupos bien definidos molecularmente, y emparentados con otros *Conus* del Atlántico oriental no endémicos del archipiélago. A grandes rasgos, un grupo estaría conformado por la especie de "concha grande" (35-75 mm), como *C. venulatus*, *C. ateralbus*, y *C. trochulus*, emparentadas con *C. pulcher* y *C. genuanus*, mientras que el grueso de las especies endémicas, todas ellas de "concha pequeña" (10-29 mm) pertenecerían a

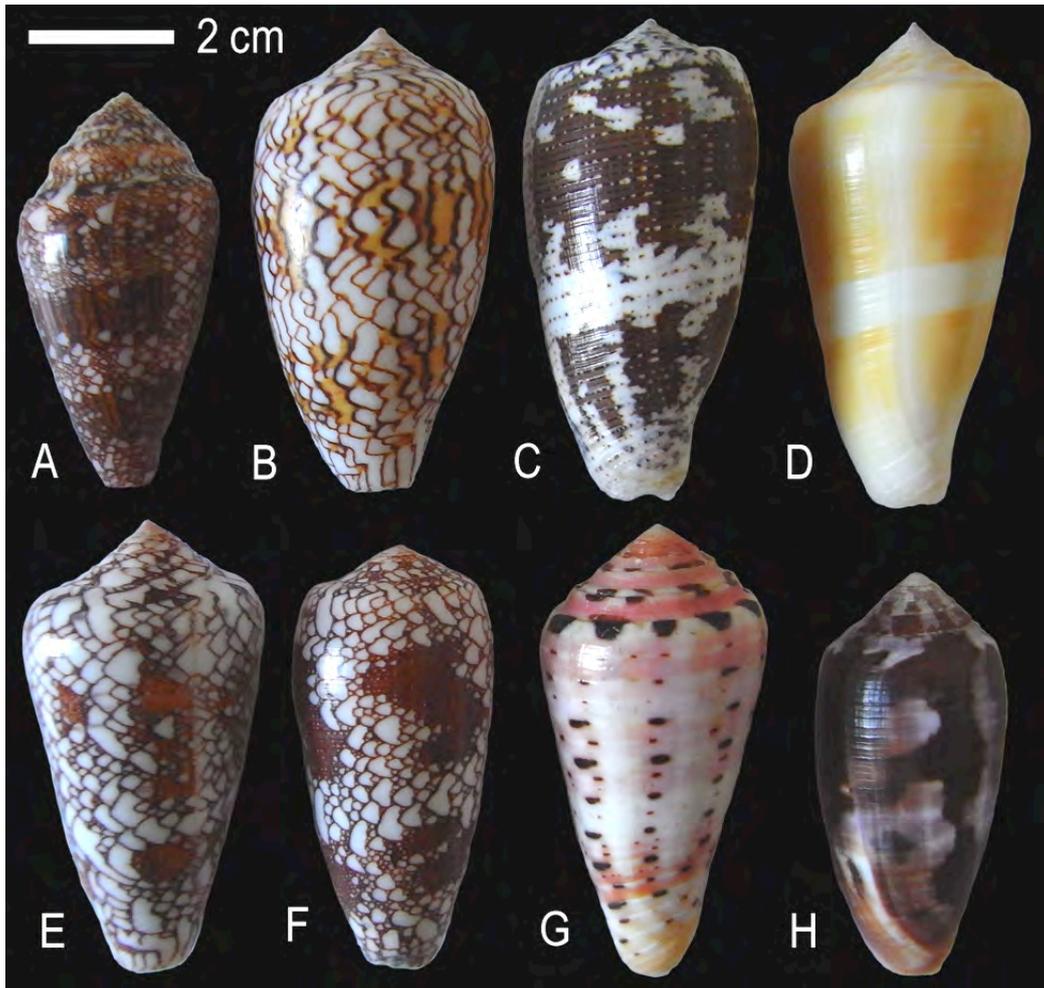


Figura 4. Pares de especies de *Conus* emparentadas filogenéticamente con desarrollo larvario diferente. Se muestra para cada par la especie con desarrollo larvario directo a la izquierda, y aquella con desarrollo planctónico a la derecha. (A) *C. dalli* y (B) *C. textile*; (C) *C. magus* y (D) *C. consors*; (E) *C. pennaceus* y (F) *C. omara*; y (G) *C. aurasiacus* y (H) *C. circumcisis*.

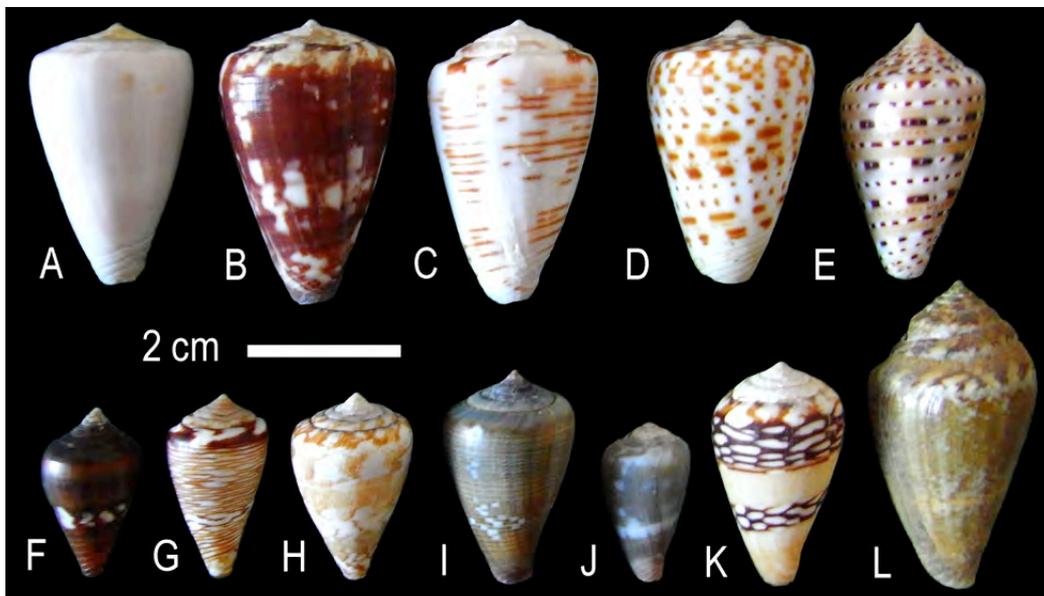


Figura 5. Algunas especies de *Conus* del archipiélago de Cabo Verde y sus especies atlántico-mediterráneas afines. Fila superior: (A) *C. trochulus*, (B) *C. ateralbus* y (C) *C. psedonivifer*, junto a (D) *C. pulcher* (Senegal) y (E) *C. genuanus* (Senegal). Fila inferior: (F) *C. fantasmalis*, (G) *C. crotchii*, (H) *C. derrubado*, (I) *C. irregularis* y (J) *C. iberogermanicus*, junto a (K) *C. mercator* (Senegal) y (L) *C. ventricosus* (Mediterráneo).

un segundo grupo con diferente origen, y presumiblemente más emparentadas con *C. ventricosus*, *C. guanche* y/o diferentes especies endémicas de Angola, estas últimas también de desarrollo larvario directo (Figura 5). Además parece haber una clara estructuración entre las especies según la isla que habitan, con las especies de las islas Boavista y Sal más emparentadas entre sí, presumiblemente por la presencia de una barrera geográfica más franqueable. Aunque la separación en kilómetros es superior a la que hay entre cualquiera de estas dos con otras islas, la batimetría permite pensar que estas dos islas estuvieron muy próximas en periodos en que el nivel del mar descendió unos 80 metros permitiendo el paso de larvas no planctónicas entre ambas islas. La taxonomía molecular permite inferir el momento aproximado en que se produjeron estas dos colonizaciones: la primera hace unos 16 Ma, y la segunda hace unos 4,5 Ma (Cunha *et al.*, 2005).

Precisamente, se ha considerado a los *Conus* de Cabo Verde como el primer caso paradigmático conocido de *flock* marino de especies (Duda & Rolán, 2005); esto es, un conjunto de especies estrechamente emparentadas que han experimentado una enorme y rápida radiación evolutiva en una localización geográfica restringida y normalmente aislada. Se conocían hasta ahora numerosos ejemplos en habitantes terrestres de islas o lagos (pinzones de las Galápagos, peces en el lago Victoria), pero no en ecosistemas marinos.

LAS CONOTOXINAS

Un aspecto fundamental para comprender la biología de *Conus* son sus toxinas. Como depredadores que utilizan veneno para paralizar sus presas, la eficacia de este veneno determina su éxito en la captura del alimento. Para ello, los *Conus* disponen de venenos que contienen por término medio unas 100 toxinas diferentes, entre las que destacan sobremanera las llamadas conotoxinas. Cada conotoxina parece específica de la especie que la produce, de manera que potencialmente hay hasta 70.000 conotoxinas diferentes.

Las principales características de las conotoxinas serían (revisado por López, 2001; Olivera, 2006):

1. Son proteínas de pequeño tamaño (12-30 aminoácidos), con un esqueleto de puentes

disulfuro (de 2 a 5). Estos puentes disulfuro se presentan en determinadas posiciones específicas, determinando la estructura tridimensional de la proteína madura. Son, por tanto, mucho más pequeñas que otras proteínas que constituyen venenos similares (de arañas, escorpiones, insectos, etc.).

2. Los aminoácidos de la proteína madura presentan una enorme diversidad, no estando conservados entre diferentes secuencias. Esto es, su secuencia de DNA está hipermutada.
3. Por el contrario, el péptido señal que es cortado antes de la secreción de la proteína madura, de unos 80-100 aminoácidos, está hiperconservado, seguramente para garantizar el correcto plegamiento tridimensional de la proteína mientras se está sintetizando.
4. Existe una elevadísima tasa de modificaciones post-traslacionales en los aminoácidos de la proteína madura. Esto es, se presentan diversas modificaciones químicas (gamma-carboxilación, brominación, glicosilación) o físicas (racemización) que permiten la presencia en la proteína madura de aminoácidos muy raros en la naturaleza en proteínas de cualquier otro organismo. Precisamente, se ha caracterizado por su similitud estructural que algunos de los enzimas responsables de estas modificaciones ya habían evolucionado en el Cámbrico, habiendo sido empleados por otros organismos (p.ej., mamíferos) para funciones muy diferentes, como sería la activación de las proteínas del complemento (Buczek *et al.*, 2005).
5. Los genes que codifican para las conotoxinas presentan numerosas peculiaridades relativas a procesos de duplicación génica, recombinación e hipermutación (Conticello *et al.*, 2001; Olivera *et al.*, 1991; Olivera, 2006; Norton & Olivera, 2006).

La presencia de un aparato radular muy especializado y de venenos altamente sofisticados y efectivos, dada su elevadísima afinidad por sus proteínas diana (normalmente canales iónicos de neuronas, a veces específicos de subpoblaciones neuronales muy definidas) permite inferir que los *Conus* han estado sometidos a fenómenos de evolución adaptativa muy complejos, para los que han podido aportar una solución ciertamente

compleja y sin parangón en el reino animal. Es justamente esta capacidad adaptativa la que parece haber originado la enorme diversidad del género, tanto presente como fósil.

Precisamente, algunos autores han puesto en evidencia la similitud entre las conotoxinas y otras proteínas de otros organismos (mamíferos, bacterias), en lo que respecta a los mecanismos genéticos que las regulan. Por ello, han introducido el concepto de exogenoma para estas proteínas (Olivera, 2006), que serían aquéllas que tienen como función la interacción con otros organismos: tal sería el caso de las inmunoglobulinas del sistema inmunitario, o determinadas moléculas de superficie de las bacterias. Para todas estas proteínas existe una elevadísima presión de selección, debido a las complejísticas interacciones que se establecen entre diferentes organismos dentro de un ecosistema, y la interacción *Conus*/presa sería en este caso paradigmática (Olivera, 2006).

En un reciente estudio se han caracterizado las conotoxinas de *C. leopardus*, que se alimenta específicamente de hemicordados, lo que es un caso único entre los *Conus*. En consecuencia con su régimen alimenticio altamente especializado, su veneno está también simplificado, con menos conotoxinas (menor diversidad), pero que presentan una estructura diferente a la de otras conotoxinas (algunas de hecho no se encuentran en otros *Conus*), lo que sugiere que la transición a una presa especializada comportaría una reducción del número de componentes del veneno y una alta especialización de las conotoxinas, muy selectivas de su presa, en comparación con *Conus* con un mayor espectro de presas, cuyos venenos son más diversos en su composición (Remigio & Duda, 2008).

Recientemente se ha descrito que otro grupo de moluscos perteneciente a los Toxoglossa, concretamente la familia Turridae, presenta similares toxinas a los *Conus* (López-Vera *et al.*, 2004; Watkins *et al.*, 2006). Si bien el grado de complejidad de las mismas está todavía por resolver, parecen observarse ciertos paralelismos en cuanto a composición de veneno, número de toxinas y mecanismos de síntesis y su variabilidad, que de alguna manera justificarían el también altísimo grado de diversidad de esta familia, filogenéticamente muy emparentada y de hecho mucho más rica en especies.

EL REGISTRO FÓSIL

El estudio del registro fósil de *Conus* es esencial para comprender bien la compleja historia natural del grupo. Cabe considerar que éste es un grupo de aparición relativamente tardía, y posiblemente muy dependiente de las oscilaciones climáticas (por habitar en aguas cálidas) y eustáticas o de nivel del mar (por habitar esencialmente en aguas someras). Así, la gran adaptabilidad de *Conus* sería un mecanismo esencial para la supervivencia del género, y sus máximos de diversidad se habrían registrado en los momentos de climas más cálidos, con importantes regresiones en periodos más fríos.

No se conocen fósiles de *Conus* fidedignos del Mesozoico, por lo que cabe datar su aparición probablemente en el Cenozoico, ya entrado el Eoceno. Así, sólo se conocen relativamente pocos *Conus* fósiles del Eoceno (unas 100 especies), mientras que los *Conus* directamente relacionados con los actuales del Indopacífico se remontan ya al Mioceno (entre 5 y 22 Ma), cuando parece registrarse su mayor paleodiversidad. Por el contrario, en el Oligoceno, la época intermedia entre el Eoceno y el Mioceno, caracterizada por climas más fríos, se registró una aparente pérdida de diversidad. En la Figura 6 se representa gráficamente el número de taxones conocidos para cada época geológica.

Notablemente, son muy ricas las faunas del proto-Mediterráneo (mar de Tethys) de Europa, Egipto y Pakistán. Especialmente rica es la fauna del Piamonte italiano, donde Sacco (1893) describió no menos de 44 especies, aunque algunos estudios posteriores han rebajado la cifra a 33 especies (Hall, 1964); además, hay al menos 15 especies simpátricas en una misma localidad, muchas de ellas localizadas sólo en esta región de Italia, aparentemente de hábitats superficiales (menos de 20 m profundidad), y para las que sugiere que se localizaban en microhábitats en función de presas especializadas. Podrían haber sucedido aquí fenómenos de especiación geográfica debido a un aislamiento de esta región, tal vez en aquel entonces una enorme bahía bastante separada del resto del proto-Mediterráneo, que habría favorecido estos fenómenos específicamente en esta región, entonces muy cálida.

Generalmente se asume que el centro de

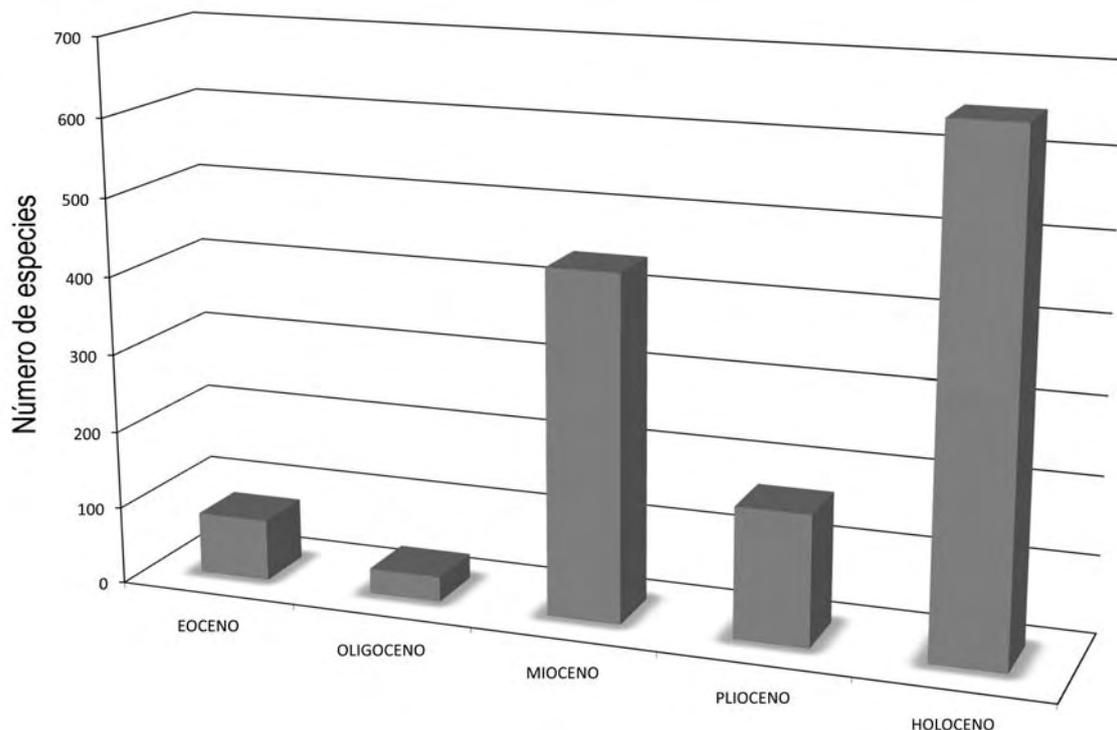


Figura 6. Número de especies conocidas de *Conus*, fósiles y actuales (Holoceno), según épocas geológicas. Datos tomados a partir de *The Conus Biodiversity website* (Kohn & Anderson, 2009; consultado el 1/2/09).

radiación para numerosos organismos marinos es el Indopacífico, concretamente las islas Filipinas como principal candidato. La enorme diversidad de *Conus* presentes actualmente en este archipiélago parecería demostrar esta hipótesis, si bien algunos aspectos del registro fósil y de la biogeografía de los *Conus* actuales permiten cuanto menos ponerla en duda. Por una parte, la gran radiación de *Conus* durante el Mioceno (más de 440 especies, subespecies y formas, según Kohn & Anderson, 2009, consultado el 1/2/09), coincidente con el cierre del mar de Tethys (entre 12 y 18 Ma), sugiere que el género podría tener su origen en ese mar. Por otra parte, ni siquiera la desecación del Mediterráneo al finales del Mioceno (entre 5,3 y 5,9 Ma) conllevó la extinción de la fauna europea de *Conus*, ya que se conocen al menos 168 taxones del Plioceno. Por tanto, hacia finales del Mioceno la presente distribución biogeográfica debía estar ya bien configurada, o al menos presentar los suficientes elementos para configurar las actuales faunas. Sería difícil explicar un origen indopacífico para los *Conus* del Atlántico oriental (Angola, Cabo Verde), justamente casi todos ellos de desarrollo larvario directo, y por tanto candidatos poco probables para un origen lejano. Además, la datación molecular de los *Conus* de Cabo Verde sugiere una colonización por un ancestro común

hacia 16,5 Ma para uno de los dos grupos, por lo que cabe pensar en que estos ancestros ya debían habitar la parte occidental del mar de Tethys, constituyendo a su vez el hipotético reservorio de especies que reconquistarían el Mediterráneo en el Plioceno tras su reapertura y darían lugar a la mayoría de especies atlánticas. Por otra parte, tampoco hay aparentemente grupos monofiléticos compactos entre los *Conus* del Indopacífico central o Pacífico centro-occidental (Vallejo, 2005), con lo que ni siquiera entre los *Conus* indopacíficos parece haber un centro de origen bien definido.

Precisamente, recientemente Duda & Kohn (2005) parecen confirmar lo expuesto anteriormente. Según este amplio estudio, que ha analizado las secuencias de dos genes de numerosas especies de *Conus*, las especies actuales del género parecerían poder clasificarse en dos grandes grupos o linajes que habrían divergido hace unos 33 Ma. Un grupo se habría originado en el indopacífico/Mar de Tethys, mientras que el otro, con muy pocas especies, procedería del continente americano (Pacífico oriental y Atlántico occidental). Así, la gran barrera biogeográfica del Pacífico Central habría jugado un papel notable en esta segregación, juntamente con otras (medioatlántica e Índico/Atlántica).

Posteriormente, algunos pocos *Conus* habrían sido capaces de atravesar estas barreras, por lo que en la actualidad aparecen geográficamente donde no se correspondería por su filogenia molecular, aunque la proporción es muy baja. Confirmación de esta baja capacidad de atravesar estas barreras sería el hecho de que sólo hay una especie anfiatlántica (sobre 100 especies atlánticas), y sólo 3 *Conus* se distribuyen en todo el Pacífico superando la barrera central y llegando a costas americanas (sobre 330 indopacíficos); además, sólo 3 especies fósiles (sobre 841) se presentan en más de una región biogeográfica. Igualmente, las especies analizadas del Atlántico oriental (costas africanas) son molecularmente más cercanas a las indopacíficas (a pesar de los impedimentos biogeográficos del Cabo de Buena Esperanza y Mediterráneo) que a las cercanas del Atlántico occidental o Pacífico oriental (ambos lados del continente americano). Paralelamente, las especies gemelas a ambos lados del istmo de Panamá divergieron mucho antes de 3,1 Ma, cuando se produjo su cierre, y no pertenecen al linaje indopacífico. Finalmente, el análisis del registro fósil confirma la gran extinción acaecida en el Mediterráneo y el Mar de Tethys, donde la diversidad de *Conus* habría sido mayor que en el propio Indopacífico durante el Mioceno (171 taxones por 131). No obstante, estos resultados deben observarse con cierta cautela, pues por ejemplo hay muy pocas especies caribeñas o del Atlántico occidental analizadas, que podrían modificar ciertos puntos de vista o aportar conexiones biogeográficas novedosas no evidentes.

CONCLUSIONES

La biología del género *Conus* continúa lejos de ser bien comprendida. Sin duda, son necesarios nuevos y rigurosos trabajos que esclarezcan la taxonomía del grupo, que deberían considerar conjuntamente tanto aspectos morfológicos como moleculares, si bien sería necesario igualmente aumentar los conocimientos sobre la ecología de la mayoría de especies, para las que apenas se sabe nada sobre su hábitat o dieta, por ejemplo. Los continuos descubrimientos de especies, subespecies y poblaciones con características morfológicas particulares sugieren que estamos todavía muy lejos de poder dar una cifra aproximada del número de especies que incluiría el grupo, y mucho menos de generar un

árbol filogenético siquiera aproximado, o una clasificación en subgéneros. Ejemplo de la enorme cantidad de especies crípticas que podrían todavía descubrirse se encuentra en el complejo "*sponsalis*", grupo de aguas intermareales, muy comunes y ampliamente estudiadas, para el que recientemente se ha sugerido al menos 8 unidades taxonómicas claramente separadas por criterios moleculares, de las que 3 podrían considerarse especies nunca antes descritas (Duda *et al.*, 2008).

Las intrincadas estrategias evolutivas del grupo han permitido la generación de un auténtico arsenal de toxinas, de las que apenas estamos empezando a comprender sus características y funciones biológicas. Estas toxinas podrían por una parte contribuir a esclarecer ciertas relaciones de parentesco dentro del grupo, si bien su mayor potencial radica en las posibilidades de aplicaciones terapéuticas en un futuro seguramente inmediato. De hecho, ya hay una de ellas comercializada para el tratamiento del dolor crónico (Ziconotide, conotoxina de *Conus magus*), que ha superado todos los ensayos pre-clínicos, mientras que hay otras en fases clínicas iniciales (Rauck *et al.*, 2009; Smith & Deer, 2009), y muchas de ellas son herramientas ya habituales en laboratorios de neurociencia para investigación biomédica básica. Las increíbles modificaciones post-traslacionales de estas toxinas, sin parangón en ningún otro animal de ningún otro filo, podrían abrir igualmente nuevas estrategias farmacológicas o de química combinatoria aún por explorar para el diseño de nuevos fármacos, por lo que la caracterización y conservación de su biodiversidad son fundamentales.

Tampoco existe una bibliografía que sistematice y ordene la ingente información del registro fósil adecuadamente. La especialmente rica fauna del Mediterráneo (principalmente durante el Mioceno) sugiere que situaciones de explosión radiativa muy locales, como la que se puede observar en la actualidad en Cabo Verde, pudieron suceder a escala similar en otras localidades en el pasado; en ellas, la diversidad del género habría sido espectacular, máxime si se considera la dificultad para distinguir adecuadamente los diferentes taxones de *Conus* dentro de un registro fósil, dada la similitud morfológica que existe entre taxones afines y la potencial no preservación de algunos de ellos en el registro fósil. Nuevos estudios

paleontológicos en otras regiones, donde las especies de *Conus* son más escasas, deberían esclarecer ciertos aspectos de la biogeografía del grupo, especialmente la relación de parentesco entre especies del Caribe y el Atlántico oriental, y entre el Caribe y el Pacífico oriental.

Asimismo, el conocimiento de aspectos tales como estrategias alimenticias y de desarrollo larvario podría llevar a distinguir muchas especies gemelas, actualmente consideradas meras variaciones o formas, para taxones en los que existe una diversidad morfológica enorme; mucho más discreto es el conocimiento de las cada vez más numerosas especies de aguas profundas, reveladas por las nuevas técnicas de pesca modernas, que bien podrían presentar estrategias adaptativas (respecto a conotoxinas u otros aspectos de su biología) notablemente diferentes de las clásicas especies de aguas tropicales someras, siempre mejor caracterizadas.

Estamos pues, si duda alguna, ante un fascinante grupo de organismos que presentan estrategias adaptativas muy peculiares, que todavía puede guardar nuevas sorpresas para la Biología moderna, como ya han sido el concepto de exogenoma, la aplicación terapéutica de sus toxinas, y el primer caso paradigmático conocido de *flock* marino de especies.

BIBLIOGRAFÍA

- BANDYOPADHYAY, P.K.; STEVENSON, B.J.; OWNBY, J.P.; CADY, M.T.; WATKINS, M.; OLIVERA, B.M. (2008). The mitochondrial genome of *Conus textile*, *cox1-coxII* intergenic sequences and conoidean evolution. *Mol. Phyl. Evol.*, 46: 215-223.
- BUCZEK, O.; BULAJ, G.; OLIVERA, B.M. (2005). Conotoxins and the posttranslational modification of secreted gene products. *Cell. Mol. Life Sci.*, 62: 3067-3079.
- CONTICELLO, S.G.; GILAD, Y.; AVIDAN, N.; BEN-ASHER, E.; LEVY, Z.; FAINZILBER, M. (2001). Mechanisms for evolving hypervariability: the case of conopeptides. *Mol. Biol. Evol.* 18: 120-131.
- CUNHA, R.L.; CASTILHO, R.; RÜBER, L.; ZARDOYA, R. (2005). Patterns of cladogenesis in the venomous marine gastropod genus *Conus* from the Cape Verde Islands. *Syst. Biol.*, 54: 634-650.
- DUDA, T.F. JR. & KOHN, A.J. (2005). Species-level phylogeography and evolutionary history of the hyperdiverse marine gastropod genus *Conus*. *Mol. Phyl. Evol.*, 34: 257-272.
- DUDA, T.F. JR. & PALUMBI, S.R. (1999). Developmental shifts and species selection in gastropods. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96: 10272-10277.
- DUDA, T.F. JR. & ROLÁN, E. (2005). Explosive radiation of Cape Verde *Conus*, a marine species flock. *Mol. Ecol.*, 14: 267-272.
- DUDA, T.F. JR.; BOLIN, M.B.; MEYER, C.P.; KOHN, A.J. (2008). Hidden diversity in a hyperdiverse gastropod genus: discovery of previously unidentified members of a *Conus* species complex. *Mol. Phyl. Evol.*, 49: 867-876.
- ESPIRITU, D.J.D.; WATKINS, M.; DIA-MONJE, V.; CARTIER, G.E.; CRUZ, L.J.; OLIVERA, B.M. (2001). Venomous cone snails: molecular phylogeny and the generation of toxin diversity. *Toxicon*, 39: 1899-1916.
- HALL, C.A. JR. (1964) Middle Miocene *Conus* (Class Gastropoda) from Piedmont, northern Italy. *Boll. Soc. Paleontol. It.*, 3: 111-171.
- KOHN, A.J. & ANDERSON, T. (2009). *The Conus Biodiversity* website. <http://biology.burke.washington.edu/conus/>
- LÓPEZ, J. (2001). Conotoxinas. *Spira* 1(1): 7-11.
- LÓPEZ SORIANO, J. (2006). Consideraciones taxonómicas sobre la familia Cypraeidae Rafinesque, 1815 (Mollusca: Caenogastropoda), con una nueva propuesta de clasificación supragenérica. *Spira* 2: 41-62.
- LÓPEZ-VERA, E.; HEIMER DE LA COTERA, E.P.; MAILLO, M.; RIESGO-ESCOVAR, J.R.; OLIVERA, B.M.; AGUILAR, M.B. (2004). A novel structural class of toxins: the methionine-rich peptides from the venoms of turrid marine snails (Mollusca, Conoidea). *Toxicon*, 43: 365-374.
- MAYHEW, R.; LAMBERT, L.; KERSTEN, P. (2009). *An Illustrated Checklist of Recent Conidae*. <http://www.schnr-specimen-shells.com/ConidaeChecklist.html>
- MONTEIRO, A. (ED.) (2006). *The Cone Collector*, 0: 1-17. <http://www.seashell-collector.com/Html/theconecollector/The%20Cone%20Collector%200.pdf>
- MONTEIRO, A. (ED.) (2007a). *The Cone Collector*, 1: 1-28. <http://www.seashell-collector.com/Html/theconecollector/The%20Cone%20Collector%201.pdf>

MONTEIRO, A. (ED.) (2007b). *The Cone Collector*, 3: 1-30. <http://www.seashell-collector.com/Html/theconecollector/The%20Cone%20Collector%203.pdf>

MONTEIRO, A. (ED.) (2009a). *The Cone Collector*, 9: 1-35. <http://www.seashell-collector.com/Html/theconecollector/The%20Cone%20Collector%209.pdf>

MONTEIRO, A. (ED.) (2009b). *The Cone Collector*, 12: 1-35. <http://www.seashell-collector.com/Html/theconecollector/The%20Cone%20Collector%2012.pdf>

MONTEIRO, A.; TENORIO, M.J.; POPPE, G.T. (2004). *The family Conidae: the West African and Mediterranean species of Conus*. Ed. ConchBooks, Hackenheim.

NORTON, R.S. & OLIVERA, B.M. (2006). Conotoxins down under. *Toxicon*, 48: 780-798.

OLIVERA, B.M. (2006). *Conus* peptides: biodiversity-based discovery and exogenomics. *J. Biol. Chem.*, 281: 31173-31177.

OLIVERA, B.M.; RIVIER, J.; SCOTT, J.K.; HILLYARD, D.R.; CRUZ, L.J. (1991). Conotoxins. *J. Biol. Chem.*, 266: 22067-22070.

OLIVERIO, M. (2000). Variazioni climatiche e microevoluzione in gasteropodi marini. In: *Mari e cambiamenti globali*, pp. 93-104. ICRAM, Roma.

RAUCK, R.L.; WALLACE, M.S.; BURTON, A.W.; KAPURAL, L.; NORTH, J.M. (2009). Intrathecal ziconotide for neuropathic pain: a review. *Pain Pract.*, 9: 327-337.

REMIGIO, E.A. & DUDA, T.F. JR. (2008). Evolution of ecological specialization and venom of a predatory marine gastropod. *Mol. Ecol.* 17: 1156-1162.

RÖCKEL, D; KORN, W.; KOHN, A.J. (1995). *Manual of the living Conidae*. Vol.1. Verlag Christa Hemmen, Wiesbaden.

SACCO, F. (1893). I molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria. *Mem. R. Accad. Sci. Torino*, 44: 1-134.

SMITH, H.S. & DEER, T.R. (2009). Safety and efficacy of intrathecal ziconotide in the management of severe chronic pain. *Ther. Clin. Risk Manag.*, 5: 521-534.

VALLEJO, B. JR. (2005). Inferring the mode of speciation in Indo-West Pacific *Conus* (Gastropoda: Conidae). *J. Biogeogr.*, 32: 1429-1439.

WATKINS, M.; HILLYARD, D.R.; OLIVERA, B.M. (2006). Genes expressed in a turrid venom duct: divergence and similarity to

conotoxins. *J. Mol. Evol.*, 62: 247-256.

APÉNDICE

Se reproduce a continuación un listado de especies actuales del género *Conus*, con indicación del área geográfica donde habitan entre corchetes. Abreviaturas: ANG: Angola (endémicos); ATL: Atlántico oriental y Mediterráneo; CAR: Caribe y Atlántico próximo; IWP: Indopacífico; SAF: Sudáfrica (endémicos); VER: Cabo Verde (endémicos); WAM: América occidental.

Listado de especies actuales de *Conus*:

- *C. abbas* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. abbreviatus* Reeve, 1843 [IWP].
- *C. abrolhosensis* Petuch, 1987 [CAR].
- *C. achatinus* Gmelin, 1791 [IWP].
- *C. aculeiformis* Reeve, 1843 [IWP].
- *C. acutangulus* Lamarck, 1810 [IWP].
- *C. acutimarginatus* Sowerby II, 1866 [CAR].
- *C. adamii* Bozzetti, 1994 (Conorbis) [IWP].
- *C. adamsonii* Broderip, 1836 [IWP].
- *C. aemulus* Reeve, 1844 [ANG].
- *C. africanus* Kiener, 1849 [ANG].
- *C. alabaster* Reeve, 1849 [IWP].
- *C. albuquerquei* Trovão, 1978 [ANG].
- *C. algoensis* Sowerby II, 1834 [SAF].
- *C. alisi* Moolenbeek, Röckel et Richard, 1995 [IWP].
- *C. allaryi* Bozzetti, 2008 [ANG].
- *C. altispiratus* Sowerby III, 1873 [SAF].
- *C. amadis* Gmelin, 1791 [IWP].
- *C. ambiguus* Reeve, 1844 [ATL].
- *C. ammiralis* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. amphiurgus* Dall, 1889 [CAR].
- *C. anabathrum* Crosse, 1865 [CAR].
- *C. anabelae* Rolán et Röckel, 2001 [ANG].
- *C. anaglypticus* Crosse, 1865 [CAR].
- *C. andamanensis* Smith, 1878 [IWP].
- *C. anemone* Lamarck, 1810 [IWP].
- *C. angasi* Tryon, 1884 [IWP].
- *C. angioiorum* Röckel et Moolenbeek 1992 [IWP].
- *C. anthonyi* Petuch, 1975 [VER].
- *C. antoniomonteiroi* Rolán, 1990 [VER].
- *C. aphrodite* Petuch, 1979 [IWP].
- *C. aplustre* Reeve, 1843 [IWP].
- *C. araneosus* Lightfoot, 1786 [IWP].
- *C. arangoi* Sarasúa, 1977 [CAR].
- *C. archetypus* Crosse, 1865 [CAR].
- *C. archon* Broderip, 1833 [WAM].
- *C. arcuatus* Broderip et Sowerby ,1829 [WAM].
- *C. ardisiaceus* Kiener, 1845 [IWP].

- *C. arenatus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. armadillo* Shikama, 1971 [IWP].
- *C. armiger* Crosse, 1858 [CAR].
- *C. articulatus* Sowerby III, 1873 [IWP].
- *C. artoptus* Sowerby I, 1833 [IWP].
- *C. asiaticus* da Motta, 1985 [IWP].
- *C. ateralbus* Kiener, 1845 [VER].
- *C. atlanticoselvagem* Afonso et Tenorio, 2004 [VER].
- *C. attenuatus* Reeve, 1844 [CAR].
- *C. attractus* Tomlin, 1937 [CAR].
- *C. augur* Lightfoot, 1786 [IWP].
- *C. aulicus* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. aurantius* Hwass in Bruguière, 1792 [CAR].
- *C. auratinus* da Motta, 1982 [IWP].
- *C. auratus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. aureolus* Sowerby II, 1858 [CAR].
- *C. aureonimbosus* Petuch, 1987 [CAR].
- *C. aureopunctatus* Petuch, 1987 [CAR].
- *C. aureus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. auricomus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. aurisiacus* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. australis* Holten, 1802 [IWP].
- *C. austroviola* Röckel et Korn, 1992 [IWP].
- *C. axelrodi* Walls, 1978 [IWP].
- *C. babaensis* Rolán et Röckel, 2001 [ANG].
- *C. baccatus* Sowerby III, 1877 [CAR].
- *C. baeri* Röckel et Korn, 1992 [IWP].
- *C. bahamensis* Vink et Röckel, 1995 [CAR].
- *C. baiano* Coltro, 2004 [CAR].
- *C. baileyi* Röckel et da Motta, 1979 [IWP].
- *C. bairstowi* Sowerby III, 1889 [SAF].
- *C. bajanensis* Nowell-Usticke, 1968 [CAR].
- *C. balteatus* Sowerby II, 1833 [IWP].
- *C. bandanus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. barbieri* G. Raybaudi, 1995 [IWP].
- *C. barthelemyi* Bernardi, 1861 [IWP].
- *C. bartschi* Hanna et Strong, 1949 [WAM].
- *C. batheon* Sturany, 1904 [IWP].
- *C. bayani* Jousseume, 1872 [IWP].
- *C. bayeri* Petuch, 1987 [CAR].
- *C. beddomei* Sowerby III, 1901 [CAR].
- *C. belairensis* Pin et Tack, 1989 [ATL].
- *C. bellocquae* Van Rossum, 1996 [ATL].
- *C. bellulus* Rolán, 1990 [VER].
- *C. bengalensis* Okutani, 1968 [IWP].
- *C. berdulinus* Veillard, 1972 [IWP].
- *C. bertarollae* Costa et Simone, 1997 [CAR].
- *C. bessei* Petuch, 1992 [CAR].
- *C. betulinus* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. biliosus* Röding, 1798 [IWP].
- *C. biraghii* Raybaudi, 1993 [IWP].
- *C. blanfordianus* Crosse, 1867 [IWP].
- *C. boavistensis* Rolán et Fernandes, 1990 [VER].
- *C. bocagei* Trovão, 1978 [ANG].
- *C. bodarti* Coltro, 2004 [CAR].
- *C. boeticus* Reeve, 1844 [IWP].
- *C. boholensis* Petuch, 1979 [IWP].
- *C. bondarevi* Röckel et Raybaudi, 1992 [IWP].
- *C. borgesii* Trovão, 1979 [VER].
- *C. boschorum* Moolenbeek et Coomans, 1993 [IWP].
- *C. boucheti* Richard, 1983 [IWP].
- *C. boui* da Motta, 1988 [CAR].
- *C. bozzettii* Lauer, 1991 [IWP].
- *C. branhamae* Clench, 1953 [CAR].
- *C. brianhayesi* Korn, 2001 [SAF].
- *C. broderipii* Reeve, 1844 [IWP].
- *C. bruguieresi* Kiener, 1845 [ATL].
- *C. brunneofilaris* Petuch, 1990 [CAR].
- *C. brunneus* Wood, 1828 [WAM].
- *C. bruuni* Powell, 1958 [IWP].
- *C. bulbus* Reeve, 1843 [ANG].
- *C. bullatus* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. cacao* Ferrario, 1983 [ATL].
- *C. caillaudii* Kiener, 1845 [IWP].
- *C. cakobau* Moolenbeek et al., 2008 [IWP].
- *C. californicus* Reeve, 1844 [WAM].
- *C. cancellatus* Hwass in Bruguière, 1792 [CAR].
- *C. canonicus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. capitaneus* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. capiteus* Röckel, 1985 [IWP].
- *C. capreolus* Röckel, 1985 [IWP].
- *C. characteristicus* Fischer, 1807 [IWP].
- *C. carcellesi* Martins, 1945 [CAR].
- *C. cardinalis* Hwass in Bruguière, 1792 [CAR].
- *C. cargilei* Coltro, 2004 [CAR].
- *C. carioca* Petuch, 1986 [CAR].
- *C. carnalis* Sowerby III, 1879 [ANG].
- *C. castaneus* Kiener, 1845 [WAM].
- *C. catus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. cedonulli* Linnaeus, 1767 [CAR].
- *C. centurio* Born, 1778 [CAR].
- *C. cepasi* Trovão, 1975 [ANG].
- *C. ceruttii* Cargile, 1997 [CAR].
- *C. cervus* Lamarck, 1822 [IWP].
- *C. chaldaeus* Röding, 1798 [IWP].
- *C. chiangi* Azuma, 1972 [IWP].
- *C. chiapponorum* Lorenz, 2004 [IWP].
- *C. chytreus* Tryon, 1883 [ANG].

- *C. ciderryi* da Motta, 1985 [IWP].
- *C. cinereus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. cingulatus* Lamarck, 1810 [CAR].
- *C. circumactus* Iredale, 1929 [IWP].
- *C. circumcissus* Born, 1778 [IWP].
- *C. clarus* E.A. Smith, 1881 [IWP].
- *C. claudiae* Tenorio et Afonso, 2004 [VER].
- *C. clenchi* Martins, 1943 [CAR].
- *C. clerii* Reeve, 1844 [CAR].
- *C. cloveri* Walls, 1978 [ATL].
- *C. cocceus* Reeve, 1843 [IWP].
- *C. coccineus* Gmelin, 1791 [IWP].
- *C. coelinae* Crosse, 1858 [IWP].
- *C. coffeae* Gmelin, 1791 [IWP].
- *C. collisus* Reeve, 1849 [IWP].
- *C. colmani* Röckel et Korn, 1990 [IWP].
- *C. comatosa* Pilsbry, 1904 [IWP].
- *C. consors* Sowerby I in Sowerby II, 1833 [IWP].
- *C. corallinus* Kiener, 1845 [IWP].
- *C. cordigera* Sowerby II, 1866 [IWP].
- *C. coromandelicus* E.A. Smith, 1894 [IWP].
- *C. coronatus* Gmelin, 1791 [IWP].
- *C. couderti* Bernardi, 1860 [CAR].
- *C. crioulus* Tenorio et Afonso, 2004 [VER].
- *C. crocatus* Lamarck, 1810 [IWP].
- *C. crotchii* Reeve, 1849 [VER].
- *C. cumingii* Reeve, 1848 [IWP].
- *C. cuna* Petuch, 1998 [CAR].
- *C. cuneolus* Reeve, 1843 [VER].
- *C. curassaviensis* Hwass in Bruguière, 1792 [CAR].
- *C. curralensis* Rolán, 1986 [VER].
- *C. cuvieri* Crosse, 1858 [IWP].
- *C. cyanostoma* A. Adams, 1854 [IWP].
- *C. cylindraceus* Broderip et Sowerby, 1830 [IWP].
- *C. dalli* Stearns, 1873 [WAM].
- *C. damasoii* Cossignani, 2007 [IWP].
- *C. damottai* Trovão, 1979 [VER].
- *C. dampierensis* Filmer et Coomans, 1985 [IWP].
- *C. danilai* Röckel et Korn, 1990 [IWP].
- *C. darkini* Röckel Korn et Richard, 1992 [IWP].
- *C. daucus* Hwass in Bruguière, 1792 [CAR].
- *C. dayriti* Röckel et da Motta, 1983 [IWP].
- *C. decoratus* Röckel, Rolán et Monteiro, 1980 [VER].
- *C. delanoyae* Trovão, 1979 [VER].
- *C. delessertii* Récluz, 1843 [CAR].
- *C. delucaii* Coltro, 2004 [CAR].
- *C. derrubado* Rolán et Fernandes, 1990 [VER].
- *C. desidiosus* A. Adams, 1854 [ATL].
- *C. deynzerorum* Petuch, 1995 [CAR].
- *C. diadema* Sowerby I, 1834 [WAM].
- *C. dictator* Melvill, 1898 [IWP].
- *C. diminutus* Trovão et Rolán, 1986 [VER].
- *C. distans* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. dondani* Kosuge, 1981 [IWP].
- *C. dorreensis* Péron, 1807 [IWP].
- *C. duffyi* Petuch, 1992 [CAR].
- *C. dusaveli* H. Adams, 1872 [IWP].
- *C. ebraeus* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. eburneus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. echinophilus* Petuch, 1975 [ATL].
- *C. echo* Lauer, 1988 [IWP].
- *C. eduardi* Delsaerd, 1997 [IWP].
- *C. edwardpauli* Petuch, 1998 [CAR].
- *C. eldredi* Morrison, 1955 [IWP].
- *C. elegans* Sowerby III, 1895 [IWP].
- *C. emaciatius* Reeve, 1849 [IWP].
- *C. emarginatus* Reeve, 1844 [WAM].
- *C. emersoni* Hanna, 1963 [WAM].
- *C. empressae* Lorenz, 2001 [IWP].
- *C. encaustus* Kiener, 1845 [IWP].
- *C. episcopatus* da Motta, 1982 [IWP].
- *C. ermineus* Born, 1778 [ATL].
- *C. ernesti* Petuch, 1990 [WAM].
- *C. erythraeensis* Reeve, 1843 [IWP].
- *C. escondidai* Poppe et Tagaro, 2005 [IWP].
- *C. estivali* Moolenbeek et Richard, 1995 [IWP].
- *C. eucoronatus* Sowerby III, 1903 [IWP].
- *C. eugrammatus* Bartsch et Rehder, 1943 [IWP].
- *C. evansi* I. Bondarev, 2001 [IWP].
- *C. eversoni* Petuch, 1987 [CAR].
- *C. evorai* Monteiro et al., 1995 [VER].
- *C. excelsus* Sowerby III, 1908 [IWP].
- *C. exiguus* Lamarck, 1810 [IWP].
- *C. eximius* Reeve, 1849 [IWP].
- *C. explorator* Vink, 1990 [CAR].
- *C. fantasmalis* Rolán, 1990 [VER].
- *C. felitae* Rolán, 1990 [VER].
- *C. fergusonii* Sowerby III, 1873 [WAM].
- *C. ferrugineus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. figulinus* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. filmeri* Rolán et Röckel, 2000 [ANG].
- *C. fischoederi* Röckel et da Motta, 1983 [IWP].
- *C. flammeicolor* Petuch, 1992 [CAR].
- *C. flavescens* Sowerby II, 1834 [CAR].
- *C. flavidus* Lamarck, 1810 [IWP].
- *C. flavus* Röckel, 1985 [IWP].
- *C. flavusalbus* Rolán et Röckel, 2000

- [ANG].
- *C. floccatus* Sowerby II, 1839 [IWP].
 - *C. floridulus* Adams et Reeve, 1848 [IWP].
 - *C. fontonae* Rolán et Trovão in Rolán, 1990 [VER].
 - *C. fragilissimus* Petuch, 1979 [IWP].
 - *C. franciscoi* Rolán et Röckel, 2000 [ANG].
 - *C. fraussenii* Tenorio et Poppe, 2004 [IWP].
 - *C. frigidus* Reeve, 1848 [IWP].
 - *C. fulmen* Reeve, 1843 [IWP].
 - *C. fumigatus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
 - *C. furvus* Reeve, 1843 [IWP].
 - *C. fuscoflavus* Röckel, Rolán et Monteiro, 1980 [VER].
 - *C. fuscolineatus* Sowerby III, 1905 [ANG].
 - *C. gabelishi* da Motta et Ninomiya, 1982 [IWP].
 - *C. gabrielae* Rolán et Röckel, 2001 [ANG].
 - *C. gabryae* Korn et Röckel, 1992 [IWP].
 - *C. gadesi* Espinosa et Ortea, 2005 [CAR].
 - *C. garciai* da Motta, 1982 [CAR].
 - *C. garywilsoni* Lorenz et Morrison, 2004 [IWP].
 - *C. gauguini* Richard et Salvat, 1973 [IWP].
 - *C. generalis* Linnaeus, 1767 [IWP].
 - *C. genuanus* Linnaeus, 1758 [ATL].
 - *C. geographus* Linnaeus, 1758 [IWP].
 - *C. gilvus* Reeve, 1849 [IWP].
 - *C. giorossii* Bozzetti, 2005 [IWP].
 - *C. gladiator* Broderip, 1833 [WAM].
 - *C. glans* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
 - *C. glaucus* Linnaeus, 1758 [IWP].
 - *C. glenni* Petuch, 1993 [CAR].
 - *C. glicksteini* Petuch, 1987 [CAR].
 - *C. gloriamaris* Chemnitz, 1777 [IWP].
 - *C. glorioceanus* Poppe et Tagaro, 2009 [IWP].
 - *C. goajirai* Petuch, 1992 [CAR].
 - *C. gondwanensis* Röckel et Moolenbeek, 1995 [IWP].
 - *C. gordyi* Röckel et Bondarev 2000 [CAR].
 - *C. gradatulus* Weinkauff, 1875 [SAF].
 - *C. gradatus* Wood, 1828 [WAM].
 - *C. grahami* Röckel, Cosel et Burnay, 1980 [VER].
 - *C. grangeri* Sowerby III, 1900 [IWP].
 - *C. granulatus* Linnaeus, 1758 [CAR].
 - *C. granum* Röckel et Fischöder, 1985 [IWP].
 - *C. gratacapii* Pilsbry, 1904 [IWP].
 - *C. grohi* Tenorio et Poppe, 2004 [IWP].
 - *C. guanche* Lauer, 1993 [ATL].
 - *C. gubernator* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
 - *C. guidopopei* Raybaudi, 2005 [IWP].
 - *C. guinaicus* Hwass in Bruguière, 1792 [ATL].
 - *C. habui* Lan, 2002 [IWP].
 - *C. hamamotoi* Yoshida et Koyama, 1984 [IWP].
 - *C. hamanni* Fainzilber et Mienis, 1986 [IWP].
 - *C. harlandi* Petuch, 1987 [CAR].
 - *C. havanensis* Aguayo et Farfante, 1947 [CAR].
 - *C. helgae* Blöcher, 1992 [IWP].
 - *C. henckesi* Coltro, 2004 [CAR].
 - *C. hennequini* Petuch, 1993 [CAR].
 - *C. hieroglyphus* Duclos, 1833 [CAR].
 - *C. hirasei* Kira, 1956 [IWP].
 - *C. honkeri* Petuch, 1988 [CAR].
 - *C. hopwoodi* Tomlin, 1936 [IWP].
 - *C. howelli* Iredale, 1929 [IWP].
 - *C. hyaena* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
 - *C. hybridus* Kiener, 1845 [ATL].
 - *C. hypochlorus* Tomlin, 1937 [IWP].
 - *C. iansa* Petuch, 1979 [CAR].
 - *C. ichinoseana* Kuroda, 1956 [IWP].
 - *C. ignotus* Cargile, 1998 [CAR].
 - *C. ikedai* Ninomiya, 1987 [IWP].
 - *C. immelmani* Korn, 1998 [SAF].
 - *C. imperialis* Linnaeus, 1758 [IWP].
 - *C. infinitus* Rolán, 1990 [VER].
 - *C. infrenatus* Reeve, 1848 [SAF].
 - *C. inscriptus* Reeve, 1843 [IWP].
 - *C. insculptus* Kiener, 1845 [IWP].
 - *C. iodostoma* Reeve, 1843 [IWP].
 - *C. ione* Fulton, 1938 [IWP].
 - *C. irregularis* Sowerby II, 1858 [VER].
 - *C. isabelarum* Tenorio et Afonso, 2004 [VER].
 - *C. jacarusoi* Petuch, 1998 [CAR].
 - *C. janus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
 - *C. jaspideus* Gmelin, 1791 [CAR].
 - *C. jeanmartini* Raybaudi, 1992 [IWP].
 - *C. jickelii* Weinkauff, 1873 [IWP].
 - *C. josephinae* Rolán, 1980 [VER].
 - *C. jourdani* da Motta, 1984 [ATL].
 - *C. jucundus* Sowerby III, 1887 [CAR].
 - *C. julieandreae* Cargile, 1995 [CAR].
 - *C. julii* Liénard, 1870 [IWP].
 - *C. kalafuti* da Motta, 1987 [CAR].
 - *C. kanakinus* Richard, 1983 [IWP].
 - *C. kashiwajimensis* Shikama, 1971 [IWP].
 - *C. keatiformis* Shikama et Oishi, 1977 [IWP].
 - *C. kerstitchi* Walls, 1978 [WAM].
 - *C. kevani* Petuch, 1987 [CAR].
 - *C. kiicumulus* Azuma, 1982 [IWP].
 - *C. kimioi* Habe, 1965 [IWP].

- *C. kinoshitai* Kuroda, 1956 [IWP].
- *C. kintoki* Coomans et Moolenbeek, 1982 [IWP].
- *C. klemae* Cotton, 1953 [IWP].
- *C. korni* Raybaudi, 1993 [IWP].
- *C. kremerorum* Petuch, 1988 [CAR].
- *C. kulkulcan* Petuch, 1980 [CAR].
- *C. kuroharai* Habe, 1965 [IWP].
- *C. kuiperi* Moolenbeek, 2006 [IWP].
- *C. lamberti* Souverbie, 1877 [IWP].
- *C. lani* Crandall, 1979 [IWP].
- *C. laterculatus* Sowerby III, 1870 [IWP].
- *C. leekremeri* Petuch, 1987 [CAR].
- *C. legatus* Lamarck, 1810 [IWP].
- *C. lemniscatus* Reeve, 1849 [CAR].
- *C. lenavati* da Motta et Röckel, 1982 [IWP].
- *C. lenhilli* Cargile, 1998 [CAR].
- *C. lentiginosus* Reeve, 1843 [IWP].
- *C. leobottoni* Lorenz, 2006 [IWP].
- *C. leobrerai* da Motta et Martin, 1982 [IWP].
- *C. leopardus* Röding, 1798 [IWP].
- *C. lienardi* Bernardi et Crosse, 1861 [IWP].
- *C. lightbourni* Petuch, 1986 [CAR].
- *C. limpusi* Röckel et Korn, 1990 [IWP].
- *C. lischkeanus* Weinkauff, 1875 [IWP].
- *C. litoglyphus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. litteratus* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. lividus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. lizardensis* Crosse, 1865 [IWP].
- *C. lizarum* Raybaudi et da Motta, 1992 [IWP].
- *C. locumtenens* Blumenbach, 1791 [IWP].
- *C. longilineus* Röckel, Rolán et Monteiro, 1980 [VER].
- *C. longurionis* Kiener, 1845 [IWP].
- *C. lorisii* Kiener, 1845 [IWP].
- *C. loyalti* Röckel et Moolenbeek, 1995 [IWP].
- *C. lucaya* Petuch, 2000 [CAR].
- *C. luciae* Moolenbeek, 1986 [IWP].
- *C. lucidus* Wood, 1828 [WAM].
- *C. lugubris* Reeve, 1849 [VER].
- *C. luquei* Rolán et Trovão, 1990 [VER].
- *C. luteus* Sowerby I, 1833 [IWP].
- *C. lynceus* Sowerby II, 1858 [IWP].
- *C. madagascariensis* Sowerby II, 1858 [IWP].
- *C. magellanicus* Hwass in Bruguière, 1792 [CAR].
- *C. magnificus* Reeve, 1843 [IWP].
- *C. magnottei* Petuch, 1987 [CAR].
- *C. magus* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. maioensis* Trovão, Rolán et Félix-Alves, 1990 [VER].
- *C. malacanus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. maldivus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. mappa* Solander, 1786 [CAR].
- *C. marchionatus* Hinds, 1843 [IWP].
- *C. marmoreus* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. martensi* Smith, 1884 [IWP].
- *C. mauricioi* Coltro, 2004 [CAR].
- *C. mayaguensis* Nowell-Usticke, 1968 [CAR].
- *C. mazei* Deshayes, 1874 [CAR].
- *C. mcbridei* Lorenz, 2005 [IWP].
- *C. mcgintyi* Pilsbry, 1955 [CAR].
- *C. medoci* Lorenz, 2004 [IWP].
- *C. melvilli* Sowerby III, 1879 [IWP].
- *C. memiae* Habe et Kosuge, 1970 [IWP].
- *C. mercator* Linnaeus, 1758 [ATL].
- *C. messiasi* Rolán et Fernandes, 1990 [VER].
- *C. micropunctatus* Rolán et Röckel, 2000 [ANG].
- *C. miles* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. milesi* E. A. Smith, 1887 [IWP].
- *C. miliaris* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. milneedwardsi* Jousseau, 1894 [IWP].
- *C. mindanus* Hwass in Bruguière, 1792 [CAR].
- *C. minnamurra* Garrad, 1961 [IWP].
- *C. miruchae* Röckel, Rolán et Monteiro, 1980 [VER].
- *C. mitratus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. moluccensis* Küster, 1838 [IWP].
- *C. monachus* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. moncuri* Filmer, 2005 [IWP].
- *C. monile* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. montillai* Röckel, 1985 [IWP].
- *C. mordeirae* Rolán et Trovão, 1990 [VER].
- *C. moreleti* Crosse, 1858 [IWP].
- *C. morrisoni* Raybaudi, 1991 [IWP].
- *C. moylani* Delsaerd, 2000 [IWP].
- *C. mozambicus* Hwass in Bruguière, 1792 [SAF].
- *C. mucronatus* Reeve, 1843 [IWP].
- *C. muriculatus* Sowerby I, 1833 [IWP].
- *C. mus* Hwass in Bruguière, 1792 [CAR].
- *C. musicus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. musivus* Trovão, 1975 [ANG].
- *C. mustelinus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. namocanus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. naranjus* Trovão, 1975 [ANG].
- *C. natalis* Sowerby II, 1857 [SAF].

- *C. navarroi* Rolán, 1986 [VER].
- *C. neoguttatus* da Motta, 1991 [ANG].
- *C. neptunus* Reeve, 1843 [IWP].
- *C. nielsenae* Marsh 1962 [IWP].
- *C. nigromaculatus* Röckel et Moolenbeek, 1992 [IWP].
- *C. nigropunctatus* Sowerby II, 1857 [IWP].
- *C. nimbosus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. nobilis* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. nobrei* Trovão, 1975 [ANG].
- *C. nocturnus* Solander, 1786 [IWP].
- *C. nodiferus* Kiener, 1845 [CAR].
- *C. norai* da Motta et Raybaudi, 1992 [CAR].
- *C. nucleus* Reeve, 1848 [IWP].
- *C. nussatella* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. obscurus* Sowerby I, 1833 [IWP].
- *C. ochroleucus* Gmelin, 1791 [IWP].
- *C. oishii* Shikama, 1977 [IWP].
- *C. omaria* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. optabilis* Adams, 1854 [CAR].
- *C. orbigny* Audouin, 1831 [IWP].
- *C. orion* Broderip, 1833 [WAM].
- *C. ortneri* Petuch, 1998 [CAR].
- *C. otohimeae* Kuroda et Ito, 1961 [IWP].
- *C. rogmartini* da Motta, 1982 [IWP].
- *C. pacei* Petuch, 1987 [CAR].
- *C. pacificus* Röckel et Moolenbeek, 1996 [IWP].
- *C. pagodus* Kiener, 1846 [IWP].
- *C. papalis* Weinkauff, 1875 [IWP].
- *C. papilliferus* Sowerby I, 1834 [IWP].
- *C. papuensis* Coomans et Moolenbeek, 1982 [IWP].
- *C. paraguana* Petuch, 1987 [CAR].
- *C. parascalaris* Petuch, 1987 [CAR].
- *C. parius* Reeve, 1844 [IWP].
- *C. parvatus* Walls, 1979 [IWP].
- *C. paschalli* Petuch, 1998 [CAR].
- *C. patae* Abbott, 1971 [CAR].
- *C. patamakanthini* Delsaerd, 1997 [IWP].
- *C. patens* Sowerby III, 1903 [IWP].
- *C. patricius* Hinds, 1843 [WAM].
- *C. paulae* Petuch, 1988 [CAR].
- *C. pauperculus* Sowerby I, 1834 [IWP].
- *C. peli* Moolenbeek, 1996 [IWP].
- *C. penchaszadehi* Petuch, 1986 [CAR].
- *C. pennaceus* Born, 1778 [IWP].
- *C. pergrandis* Iredale, 1937 [IWP].
- *C. perplexus* Sowerby II, 1857 [WAM].
- *C. pertusus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. petergabrielii* Lorenz, 2006 [IWP].
- *C. pfluegeri* Petuch, 2004 [CAR].
- *C. phuketensis* da Motta, 1978 [IWP].
- *C. pictus* Reeve, 1843 [SAF].
- *C. pineaui* Pin et Tack, 1989 [ATL].
- *C. planorbis* Born, 1778 [IWP].
- *C. plinthis* Richard et Moolenbeek, 1988 [IWP].
- *C. polongimarumai* Kosuge, 1980 [IWP].
- *C. poormani* Berry, 1968 [WAM].
- *C. portobeloensis* Petuch, 1990 [CAR].
- *C. poulosi* Petuch, 1992 [CAR].
- *C. praecellens* A. Adams, 1854 [IWP].
- *C. primus* Röckel et Korn, 1990 [IWP].
- *C. princeps* Linnaeus, 1758 [WAM].
- *C. profundorum* Kuroda, 1956 [IWP].
- *C. proximus* Sowerby II, 1859 [IWP].
- *C. pseudaurantius* Vink et von Cosel, 1985 [CAR].
- *C. pseudocardinalis* Coltro, 2004 [CAR].
- *C. pseudocuneolus* Röckel, Rolán et Monteiro, 1980 [VER].
- *C. pseudokimioi* da Motta et Martin, 1982 [IWP].
- *C. pseudonivifer* Monteiro, Tenorio et Poppe, 2004 [VER].
- *C. pseudorbigny* Röckel et Lan, 1981 [IWP].
- *C. pulcher* Lightfoot, 1786 [ATL].
- *C. pulicarius* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. punctulatus* Hwass in Bruguière, 1792 [CAR].
- *C. purpurascens* Sowerby I, 1833 [IWP].
- *C. pusio* Hwass in Bruguière, 1792 [CAR].
- *C. quercinus* Solander in Lightfoot, 1786 [IWP].
- *C. quiquandoni* Lorenz et Barbier, 2008 [IWP].
- *C. rachelae* Petuch, 1988 [CAR].
- *C. radiatus* Gmelin, 1791 [IWP].
- *C. ranonganus* da Motta, 1978 [IWP].
- *C. raoulensis* Powell, 1958 [IWP].
- *C. rarimaculatus* Sowerby III, 1870 [IWP].
- *C. rattus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. raulsilvai* Rolán, Monteiro et Fernandes, 1998 [VER].
- *C. rawaiensis* da Motta, 1978 [IWP].
- *C. recluzianus* Bernardi, 1853 [IWP].
- *C. recurvus* Broderip, 1833 [WAM].
- *C. regius* Gmelin, 1791 [CAR].
- *C. regonae* Rolán et Trovão in Rolán, 1990 [VER].
- *C. regularis* Sowerby I, 1833 [WAM].
- *C. retifer* Menke, 1829 [IWP].
- *C. richardbinghami* Petuch, 1992 [CAR].
- *C. richeri* Richard et Moolenbeek, 1988 [IWP].

- *C. riosi* Petuch, 1986 [CAR].
- *C. ritae* Petuch, 1995 [CAR].
- *C. roberti* Richard, 2009 [CAR].
- *C. roeckeli* Rolán, 1980 [VER].
- *C. rolani* Röckel, 1986 [IWP].
- *C. rosalingensis* Petuch, 1998 [CAR].
- *C. rosemaryae* Petuch, 1990 [CAR].
- *C. rufimaculosus* Macpherson, 1959 [IWP].
- *C. rutilus* Menke, 1843 [IWP].
- *C. saecularis* Melvill, 1898 [IWP].
- *C. sagei* Korn et Raybaudi, 1993 [IWP].
- *C. sahlbergi* da Motta et Harland, 1986 [CAR].
- *C. salreiensis* Rolán, 1980 [VER].
- *C. salzmanni* Raybaudi et Rolán, 1997 [IWP].
- *C. sanderi* Wils et Moolenbeek, 1979 [CAR].
- *C. sanguinolentus* Quoy et Gaimard, 1834 [IWP].
- *C. sartii* Korn et al., 2004 [IWP]
- *C. sauros* García, 2006 [CAR]
- *C. sculletti* Marsh, 1962 [IWP].
- *C. saragasae* Rolán, 1986 [VER].
- *C. sartii* Korn, Niederhöfer et Blöcher, 2001 [IWP].
- *C. sauros* Garcia, 2006 [CAR].
- *C. sazanka* Shikama, 1970 [IWP].
- *C. scalaris* Valenciennes, 1832 [WAM].
- *C. scalptus* Reeve, 1843 [IWP].
- *C. schirrmeisteri* Coltro, 2004 [CAR].
- *C. scopulicola* Okutani, 1972 [IWP].
- *C. scopulorum* van Mol, Tursch et Kempf, 1971 [CAR].
- *C. sculpturatus* Röckel et da Motta, 1985 [IWP].
- *C. segravei* Gatliff, 1891 [IWP].
- *C. selenae* Van Mol, Tursch et Kempf, 1967 [CAR].
- *C. sennottorum* Rehder et Abbott, 1951 [CAR].
- *C. serranegrae* Rolán, 1990 [VER].
- *C. sertacinctus* Röckel, 1986 [IWP].
- *C. shikamai* Coomans, Moolenbeek et Wils, 1985 [IWP].
- *C. sieboldii* Reeve, 1848 [IWP].
- *C. smirna* Bartsch et Rehder, 1943 [IWP].
- *C. solangeae* Bozzetti, 2004 [IWP].
- *C. solomonensis* Delsaerd, 1993 [IWP].
- *C. speciosissimus* Reeve, 1848 [CAR].
- *C. spectrum* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. sphacelatus* Sowerby II, 1833 [CAR].
- *C. spirofilis* Habe et Kosuge, 1970 [IWP].
- *C. splendidulus* Sowerby I, 1833 [IWP].
- *C. sponsalis* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. spurius* Gmelin, 1791 [CAR].
- *C. stercusmuscarum* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. stimpsoni* Dall, 1902 [CAR].
- *C. stocki* Coomans et Moolenbeek, 1990 [IWP].
- *C. stramineus* Lamarck, 1810 [IWP].
- *C. striatellus* Link, 1807 [IWP].
- *C. striatus* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. striolatus* Kiener, 1845 [IWP].
- *C. stupa* Kuroda, 1956 [IWP].
- *C. stupella* Kuroda, 1956 [IWP].
- *C. subulatus* Kiener, 1845 [IWP].
- *C. suduirauti* Raybaudi, 2004 [IWP].
- *C. sugimotonis* Kuroda, 1928 [IWP].
- *C. sukhadwalai* Röckel et da Motta, 1983 [IWP].
- *C. sulcatus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. sulcocastaneus* Kosuge, 1981 [IWP].
- *C. sunderlandi* Petuch, 1987 [CAR].
- *C. suratensis* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. suturatus* Reeve, 1844 [IWP].
- *C. swainsoni* Estival et Von Cosel, 1986 [IWP].
- *C. sydneyensis* Sowerby III, 1887 [IWP].
- *C. tabidus* Reeve, 1844 [ATL].
- *C. taeniatus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. taslei* Kiener, 1845 [ATL].
- *C. telatus* Reeve, 1848 [IWP]
- *C. tenuilineatus* Rolán et Röckel, 2001 [ANG].
- *C. tenuistriatus* Sowerby II, 1858 [IWP].
- *C. teodora* Rolán et Fernandes, 1990 [VER].
- *C. teramachii* Kuroda, 1956 [IWP].
- *C. terebra* Born, 1778 [IWP].
- *C. terryi* Tenorio et Poppe, 2004 [IWP].
- *C. tessulatus* Born, 1778 [IWP].
- *C. textile* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. thalassiarachus* Sowerby I, 1833 [IWP].
- *C. theodori* Petuch, 2000 [CAR].
- *C. thomae* Gmelin, 1791 [IWP].
- *C. tiaratus* Sowerby I, 1833 [WAM].
- *C. timorensis* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. tinianus* Hwass in Bruguière, 1792 [SAF].
- *C. tirardi* Röckel et Moolenbeek, 1996 [IWP].
- *C. tisi* Lan, 1978 [IWP].
- *C. tornatus* Sowerby II, 1833 [WAM].
- *C. tostes* Petuch, 1979 [CAR].
- *C. traversianus* E. A. Smith, 1875 [IWP].
- *C. trencarti* Nolf et Verstraten, 2008 [ATL]

- *C. tribblei* Walls, 1977 [IWP].
- *C. trigonus* Reeve, 1848 [IWP].
- *C. trochulus* Reeve, 1844 [VER].
- *C. trovaii* Rolán et Röckel, 2000 [ANG].
- *C. tuberculatus* Tomlin, 1937 [IWP].
- *C. tulipa* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. tuticorinensis* Röckel et Korn, 1990 [IWP].
- *C. typhon* Kilburn, 1975 [IWP].
- *C. unifasciatus* Kiener, 1845 [ATL].
- *C. variegatus* Kiener, 1845 [ANG].
- *C. varius* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. vaubani* Röckel et Moolenbeek, 1995 [IWP].
- *C. vayssierei* Pallary, 1906 [ATL].
- *C. velaensis* Petuch, 1992 [CAR].
- *C. venezuelanus* Petuch, 1987 [CAR].
- *C. ventricosus* Gmelin, 1791 [ATL].
- *C. venulatus* Hwass in Bruguière, 1792 [VER].
- *C. verdensis* Trovão, 1979 [VER].
- *C. vexillum* Gmelin, 1791 [IWP].
- *C. victoriae* Reeve, 1843 [IWP].
- *C. vicweei* Old, 1973 [IWP].
- *C. vikingorum* Petuch, 1993 [CAR].
- *C. villepini* Fischer et Bernardi, 1857 [CAR].
- *C. vimineus* Reeve, 1849 [IWP].
- *C. viola* Cernohorsky, 1977 [IWP].
- *C. violaceus* Gmelin, 1791 [IWP].
- *C. virgatus* Reeve, 1849 [WAM].
- *C. virgo* Linnaeus, 1758 [IWP].
- *C. visagenus* Kilburn, 1974 [SAF].
- *C. vittatus* Hwass in Bruguière, 1792 [WAM].
- *C. voluminalis* Reeve, 1843 [IWP].
- *C. vulcanus* Tenorio et Afonso, 2004 [VER].
- *C. wakayamaensis* Kuroda, 1956 [IWP].
- *C. wallacei* Lorenz et Morrison, 2004 [IWP].
- *C. wallangra* Garrard, 1961 [IWP].
- *C. wilsii* Delsaerd, 1998 [IWP].
- *C. wittigi* Walls, 1977 [IWP].
- *C. worki* Petuch, 1998 [CAR].
- *C. xanthicus* Dall, 1910 [CAR].
- *C. xicoi* Röckel, 1987 [ANG].
- *C. ximenes* Gray, 1839 [WAM].
- *C. yemenensis* Bondarev, 1997 [IWP].
- *C. zapatosensis* Röckel, 1987 [IWP].
- *C. zebra* Delsaerd, 1992 [IWP].
- *C. zebroides* Lamarck, 1810 [ANG].
- *C. zeylanicus* Gmelin, 179 [IWP].
- *C. zonatus* Hwass in Bruguière, 1792 [IWP].
- *C. zylmanae* Petuch, 1998 [CAR].