

Eofavartia, a new genus of Muricidae (Gastropoda: Neogastropoda) from the Lower Palaeogene of the Atlantic Ocean: implications for the radiation of the Muricopsinae Radwin & D'Attilio, 1971

Didier Merle

Laboratoire de paléontologie, Muséum national d'histoire naturelle, CNRS-UMR 8569, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France

Received 22 January 2002; accepted 6 May 2002

Communicated by Philippe Taquet

Abstract – New structural homologies identified in the muricid shells are used in a cladistic analysis and enable the separation of *Eofavartia* nov. gen. [range: Ypresian to Priabonian (North America and Europe)] from the Muricopsinae *Favartia* [new range: Rupelian (North-America) to Recent]. *Eofavartia* has plesiomorphic character states (developed cord P6, P6 on the base of the convex part of the whorl and the presence of D6), which are apomorphic in *Favartia* and other Muricopsinae. The cladistic analysis suggests that *Eofavartia* and *Homalocantha* are potential sister groups of the Muricopsinae. **To cite this article:** D. Merle, C. R. Palevol 1 (2002) 167–172. © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Eofavartia / Muricidae / Palaeogene / Atlantic / diversification / homology

Résumé – *Eofavartia*, nouveau genre de Muricidae (Gastropoda : Neogastropoda) du Paléogène inférieur de l'Océan Atlantique : implications pour la connaissance de la radiation des Muricopsinae Radwin & D'Attilio, 1971. L'identification de nouvelles homologies structurales sur la coquille des Muricidae et leur traitement par l'analyse cladistique permettent d'individualiser *Eofavartia* nov. gen. [extension : Yprésien à Priabonien (Amérique du Nord et Europe)] du Muricopsinae *Favartia* [extension revue : Rupélien (Amérique du Nord) à Actuel]. *Eofavartia* possède des états de caractères plésiomorphes (cordon P6 développé, P6 à la base de la partie convexe du tour et présence du denticule D6), qui sont apomorphes chez *Favartia* et les autres Muricopsinae. L'analyse cladistique suggère que *Eofavartia* et *Homalocantha* représentent des groupes-frères potentiels des Muricopsinae. **Pour citer cet article :** D. Merle, C. R. Palevol 1 (2002) 167–172. © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Eofavartia / Muricidae / Paléogène / Atlantique / diversification / homologie

Version abrégée

1. Introduction

Les Muricidae forment une vaste famille d'environ 2500 espèces fossiles et actuelles. La comparaison des espèces les plus anciennes (Maastrichtien–Danien) avec celles de niveaux géologiques plus récents montre fréquemment une augmentation du nombre des éléments sculpturaux et de leur précocité [10, 13], qui est bien attestée chez les formes tropicales, comme les Muricinae modernes et les Muricop-

sinae Radwin & D'Attilio, 1971 (exemple : *Favartia*, *Muricopsis* et *Murexsul*) [10, 12]. Les espèces du nouveau genre *Eofavartia*, jusqu'à présent confondues avec les *Favartia* [1, 2, 18], font partie de ces Muricidae tropicaux très ornés, dont les *patterns* sculpturaux se sont avérés superficiellement définis par la méthode descriptive traditionnelle [7, 10, 11, 14]. Cette note propose un examen approfondi des *patterns* sculpturaux des *Eofavartia* et des *Favartia*, fondé sur l'identification d'homologies structurales, testées par une analyse cladistique. Elle souligne l'importance de la méthode analytique employée pour aborder l'étude de la

radiation des Muricidae en optimisant l'utilisation des coquilles et donc des fossiles.

2. Méthode analytique et conventions de texte

L'examen des descriptions traditionnelles de coquilles de Muricidae soulève le problème d'une caractérisation correcte de leurs éléments sculpturaux, qui sont dénombrés sans être clairement identifiés [7, 10]. Au regard de ce problème de morphologie comparée, des homologues structurales ont été proposées par référence au mode de construction des caractères [14] ou à leurs correspondances ontogénétique (ordre d'apparition homologue) et topologique [10, 11]. Pour les cordons et les denticules du labre, ces homologues structurales ont été codées par des conventions de texte permettant une présentation précise des caractères applicable à toute la famille. Ces conventions, publiées dans différents articles [6, 10, 11, 13], sont brièvement résumées ci-dessous.

Conventions de texte [11, 12] : P (lettre capitale) = cordons primaires (première séquence d'apparition) ; s (lettre minuscule) = cordons secondaires (seconde séquence d'apparition) ; D (lettre capitale) = denticules internes du labre.

3. Systématique

Classe Gastropoda Cuvier, 1797

Famille Muricidae Rafinesque, 1815

Sous-famille Muricopsinae Radwin & d'Attilio, 1971

Genre *Eofavartia* nov. genus (Fig. 1D–F)

Espèce type. *Murex frondosus* Lamarck, 1803.

Espèces incluses. *Eofavartia frondosa*, Lutétien, France (Fig. 1D) ; *Eofavartia* sp. (= *Murexsul* sp., Vokes, 1994) [10, 18], Yprésien, Alabama ; *E. mantelli*, Bartonien, Alabama (Fig. 1E) ; *E. marchandi*, Bartonien, France (Fig. 1F) ; *E. subrudis* [10], Bartonien à Priabonien, France, Angleterre et Allemagne.

Diagnose. Coquille biconique de 30 à 40 mm. Six à sept tours de téléoconque. P1 à P6 sur le premier tour. Dernier tour comprenant IP, P1 à P6, ADP, MP et ABP (Fig. 1). IP et ABP peu développés, P6 bien marqué. Cordons primaires entaillés par de profonds sillons spiraux. Cinq à neuf côtes axiales. Face adapturale des côtes à feuillettes d'accroissement imbriqués. Ouverture subcirculaire, sinus de l'épaulement clos et arrondi. Denticules internes du labre : ID, D2 à D6 (généralement subdivisés en deux) ; D1 atrophié ou absent. Bord columellaire lisse, érigé avec inductura. Microstructure aragonitique à trois couches principales.

Comparaisons. *Eofavartia* peut se comparer à *Favartia* (Muricopsinae) et à des espèces néogènes (*H. heptagonata*, Europe (Fig. 2) ; *H. crispangula*, Amérique du Nord) de *Homalocantha*, genre classé dans les Muricinae [5] ou dans les Muricopsinae [18], mais dont la radula est atypique pour les deux sous-familles [5]. Un cordon P6 bien marqué, non atrophié, et un fort développement des cordons ADP et MP sont partagés entre *Eofavartia*, les Mu-

ricinae modernes [10, 12] et les *Homalocantha* néogènes. Ces dernières ont un sinus de l'épaulement semblable à celui des *Eofavartia*, mais différent par l'absence de D6 et de sillons entaillant les cordons primaires, par des côtes recouvrant partiellement le tour précédent et par P6 au sommet du canal siphonal. Les Muricopsinae ont un P6 atrophié au sommet du canal siphonal et n'ont pas de D6 [10, 11]. Ces caractères sont absents chez *Eofavartia*. Comparé aux Muricopsinae, *Eofavartia* ressemble surtout à *Favartia* (Fig. 1A–C) et à *Maxwellia*, en raison de feuillettes d'accroissement imbriqués, de sillons spiraux entaillant les cordons et d'un sinus de l'épaulement clos et arrondi. *Eofavartia* diffère de *Maxwellia* par l'absence de cortex calcitique.

Discussion subfamiliale et analyse cladistique. Bien que *Eofavartia* présente des similitudes avec *Favartia*, elle partage des états de caractères avec les Muricinae modernes (P6 développé, à la base du canal siphonal et présence de D6) [10–12] et les *Homalocantha* néogènes (P6 développé, Fig. 2), absents chez *Favartia* (Fig. 1) et les autres Muricopsinae [10, 11]. Son attribution à l'une des deux sous-familles est donc discutable. Une courte analyse cladistique de 11 caractères et de 11 taxons incluant deux *Homalocantha* néogènes, trois Muricinae modernes et trois Muricopsinae est utile pour analyser ce problème. Deux Muricidae primitifs, *Paziella dyscrita* [10, 13] et *P. argillacea* (Yprésien d'Europe), sont choisis comme extragroupes. La matrice (Fig. 3) a été traitée par les programmes Hennig86 [3] et Parsimony Jackknifer [4]. Un arbre (ci : 0,87 ; ri : 0,91) a été obtenu par Hennig86 (Fig. 4A). Il présente un clade basal (clade 18), soutenu par deux apomorphies (caractères 1(1) et 5(1)). Ce clade se compose du clade des Muricinae modernes (clade 16), congruent avec les résultats d'études anatomiques [15] et soutenu par deux apomorphies, et du clade 17. Le clade 17, soutenu par une seule apomorphie (caractère 10(1)) et ayant reçu une faible valeur (52,13) lors du Jackknifer (Fig. 4B), comprend *Eofavartia* et le clade 15 soutenu par deux apomorphies (P6 sur le canal siphonal et perte de D6). Ce dernier est subdivisé en deux clades, celui des *Homalocantha* (clade 12) et celui des Muricopsinae (clade 13) qui sont congruents avec l'étude des radulas [16]. *Eofavartia* se place à la base du clade 17, car elle ne partage pas toutes les autapomorphies des *Homalocantha* et des Muricopsinae (Fig. 4A). Tout en soulignant l'importance des différences morphologiques avec *Favartia*, les résultats suggèrent que *Eofavartia* et *Homalocantha* sont plus proches de Muricopsinae actuels que des Muricinae et représentent des groupes-frères potentiels. Pour se conformer à cette hypothèse, ces deux genres peuvent être provisoirement attribués aux Muricopsinae.

4. Implications pour l'étude de la radiation des Muricopsinae

Une conséquence importante de l'individualisation taxonomique de *Eofavartia* est la reconsidération de l'extension

stratigraphique du genre *Favartia*. La plus ancienne espèce appartenant incontestablement à ce genre est *F. vaughani* (MacNeil & Dockery, 1984) [9, 10], du Rupélien d'Amérique du Nord. Considérant que les plus anciens *Murexsul* et *Muricopsis* connus datent respectivement du Priabonien (Europe et Australie) et du Rupélien (Europe), la radiation des genres actuels de Muricopsinae n'a probablement débuté qu'à partir de la fin du Paléogène [10]. Ces observations biostratigraphiques sont congruentes avec l'ordre d'apparition des taxons, obtenu par l'analyse cladistique, suggérant l'apparition de *Eofavartia* avant celles des *Homalocantha* et des Muricopsinae actuels. Par ailleurs, la perte de D6, qui est interprétée comme une apomorphie des Muricopsinae, indique une simplification de l'ouverture. La signification morpho-fonctionnelle de cette transformation reste inexplicée, mais les Muricopsinae vivent dans des eaux tropicales et tempérées de faible profondeur, où des modifications de l'ouverture dues à la pression de

prédation ont déjà été signalées chez des Muricidae et chez d'autres familles de gastéropodes [17].

5. Conclusion

Une évolution convergente des coquilles a été souvent proposée pour expliquer les problèmes taxonomiques rencontrés dans l'étude des Muricidae [8], mais la méthode descriptive traditionnelle, trop superficielle, est de plus en plus considérée comme une source importante de confusions [6, 10, 14]. Ce point de vue est confirmé dans le cas de *Eofavartia*, dont l'individualisation taxonomique à partir de *Favartia* repose sur une présentation précise des homologues structurales. Une reconsidération de la morphologie des coquilles, fondée sur une méthode descriptive plus rigoureuse, devient donc essentielle pour obtenir une meilleure approche de la systématique et de l'histoire évolutive des Muricidae.

1. Introduction

The muricids represent a large family of about 2500 fossil and living species. When the oldest species from the Maastrichtian and the Palaeocene are compared to younger forms, an increase in the number of the sculptural elements and their precocity is frequently observed in the geologically younger species [10, 13]. This is particularly true for numerous tropical taxa, such as the modern Muricinae (e.g.: *Hexaplex* Perry, 1811, *Murex* Linnaeus, 1758 and *Siratus* Jousseume, 1880) and the Muricopsinae Radwin & D'Attilio, 1971 (e.g.: *Favartia* Jousseume, 1880, *Muricopsis* Bucquoy & Dautzenberg, 1882, *Murexsul* Iredale, 1915) [10, 12]. The species of *Eofavartia*, previously assigned to *Favartia* (s.s.) (Fig. 1A) or *Favartia* (*Murexiella*) Clench & Pérez Farfante, 1945 (Fig. 1B) [1, 2, 18], belongs to these tropical sculptured muricids. However, the significant aspects of their sculptural patterns appear too superficially defined by the traditional descriptive method [7, 10, 11, 14]. This paper examines muricid morphology more closely by researching structural homologies, which are tested by a cladistic analysis to delineate the sculptural patterns in the *Favartia*/*Eofavartia* complex. It emphasises the importance of this method for a better understanding of muricid radiation, based on fossil shells.

2. Analytic method

A difficulty encountered when describing muricid shells is how to accurately characterise their diverse sculptural elements, which are usually counted without being precisely identified [7, 10]. In addressing

this problem of comparative morphology, structural homologies have been proposed referring to the construction of the characters [14] or to their ontogenetic (homologous order of appearance) and topological correspondences [10, 11]. For the cords and the denticles of outer lip, these structural homologies are codified by text-conventions, giving a precise presentation of the characters for the whole family. They have already been presented elsewhere [6, 10–13] and are briefly summarised below.

3. Abbreviations and text-conventions

Repository: MNHN-LP: Muséum national d'histoire naturelle, Paris, laboratoire de paléontologie; MNHN-BIMM: Muséum national d'histoire naturelle, Paris, laboratoire de biologie des Invertébrés marins et malacologie; DLE: Daniel Ledon sample; JPO: Jacques Pons sample. Text-conventions [11, 12]: P (capital letter) = primary cords (cord appearing in first order); s (small letter) = secondary cords (cord appearing in second order); D (capital letter) = denticles of the outer lip.

4. Systematics

Class Gastropoda Cuvier, 1797
Section Neogastropoda, Thiele, 1929
Family Muricidae Rafinesque, 1815
Subfamily Muricopsinae Radwin & d'Attilio, 1971

Genus *Eofavartia* nov. genus (Fig. 1D–F)

Etymology. From the Greek *Eos*, dawn (i.e., early), combined with *Favartia*.

Type-species. *Murex frondosus* Lamarck, 1803.

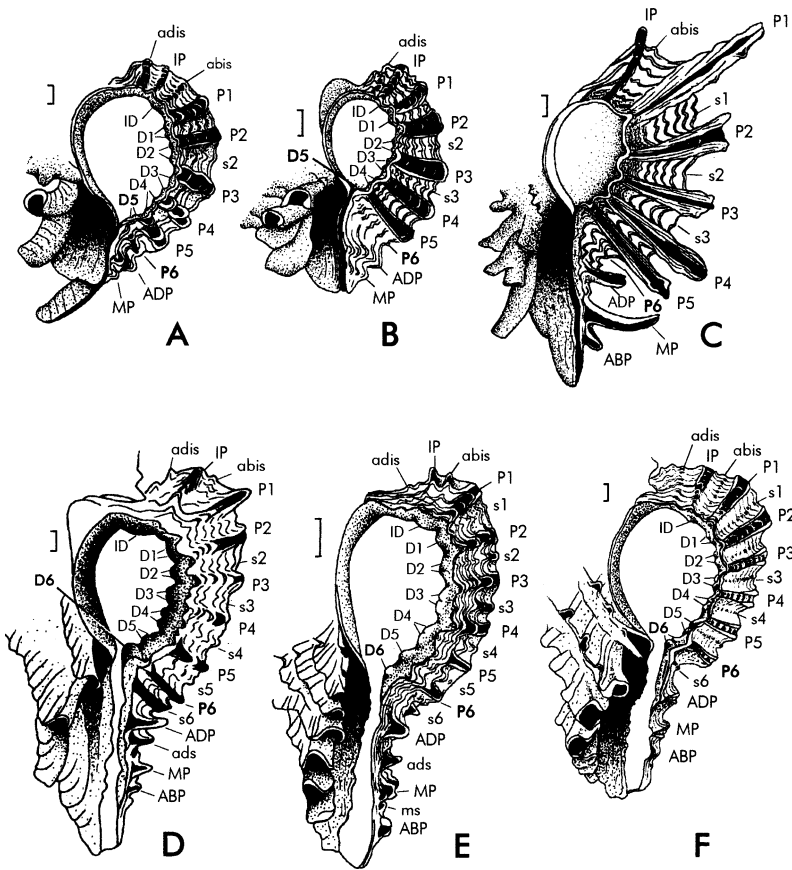


Figure 1. Apertural views of *Favartia* and *Eofavartia*. **A:** *F. (s.s.) brevicula* (Sow.), Recent, Mauritius Island, MNHN-BIMM. **B:** *F. (Murexiella) hidalgoi* (Cros.), Recent, Tampa, Florida, USA, MNHN-BIMM. **C:** *F. (Caribiella) alveata* (Kien.), Recent, Mexico, MNHN-BIMM. **D:** *E. frondosa*, Lutetian, Thionville-sur-Obton, France, DLE. **E:** *E. mantelli*, Bartonian, Claiborne, USA, MNHN-LP J05467. **F:** *E. marchandi*, Bartonian, Bois-Gouët, France, JPO. Scale bars: 1 mm.

Figure 1. Vues aperturales de *Favartia* et de *Eofavartia*. **A :** *F. (s.s.) brevicula*, actuel, île Maurice. **B :** *F. (Murexiella) hidalgoi*, actuel, Tampa, Floride. **C :** *F. (Caribiella) alveata*, actuel, Mexique. **D :** *E. frondosa*, Lutétien, France. **E :** *E. mantelli*, Bartonien, Claiborne, USA. **F :** *E. marchandi*, Bartonien, France. Échelles : 1 mm.

Species included. *Eofavartia frondosa*, Lutetian, France (Fig. 1D); *Eofavartia* sp. (= *Murexsul* sp., Vokes, 1994: 81, pl. 8, fig. 1) [10, 18], Ypresian, Alabama, USA; *E. mantelli* (Conr., 1834), Bartonian, Alabama (Fig. 1E); *E. marchandi* (Coss., 1903), Bartonian, France (Fig. 1F); *E. subrudis* (d’Orb., 1850) [10], Bartonian to Priabonian, France, England and Germany.

Diagnosis. Biconic shell of 30 to 40 mm in height, with six or seven teleoconch whorls. Cords P1 to P6 on first whorl. P1 to P3 visible on spire. Last whorl with IP on infrasutural ramp, P1 to P6 on convex part of the whorl, ADP, MP and ABP on siphonal canal. IP and ABP poorly developed, P6 well marked. Surface of primary cords with deep spiral grooves. Axial sculpture with five to nine varices. Apertural face of the varices with imbricated growth laminae. Subcircular aperture with closed, rounded shoulder sinus. Outer lip with ID, D2 to D6 (generally split) and D1 (atrophied or absent). Erect, smooth columella with inductura. Siphonal canal open. Aragonitic microstructure.

Comparisons. *Eofavartia* may be compared with *Favartia* (Muricopsinae) and Early Neogene species [*H. heptagonata* (Bronn, 1831), Europe; *H. crispangula* (Heilp., 1886), North-America] of *Homalocantha* Mörch, 1852, a genus attributed to the Muricinae [5] or to the Muricopsinae [18]. *Homalocantha*

has an atypical muricine radula, also differing from the muricopsine radula [5]. A well-marked P6 and a strong development of the siphonal cords ADP and MP are features of *Eofavartia*, which are also widespread in modern Muricinae [10, 12] and in Early Neogene *Homalocantha*. These *Homalocantha* have a rounded and closed shoulder sinus as in *Eofavartia*, but differ by P6 on the siphonal canal, by poorly marked growth laminae, by varices partially covering the preceding whorl and, by lacking D6 and spiral grooves on the cords. The Muricopsinae have an atrophied P6 on the siphonal canal and lack D6 [10, 11]. These features do not occur in *Eofavartia*. Among the Muricopsinae, *Eofavartia* seems most similar to *Favartia (s.s.)*, *F. (Murexiella)*, *F. (Caribiella)* Perilli, 1972 (Fig. 1A–C), *Pygmaeptyrys* Vokes, 1978 and *Maxwellia* Baily, 1950 by having varices with imbricated growth laminae and primary cords with spiral grooves. The closest similarities are with *Favartia* and *Maxwellia*, both of which possess a closed and rounded shoulder sinus. *Eofavartia* differs from *Maxwellia* by the microstructure lacking a calcitic layer, and from *Pygmaeptyrys* by the absence of columellar ornamentation.

Subfamilial discussion and cladistic analysis. Although *Eofavartia* shows closest similarities with *Favartia*, it shares some character states with modern Muricinae (well marked P6 on the base of the con-

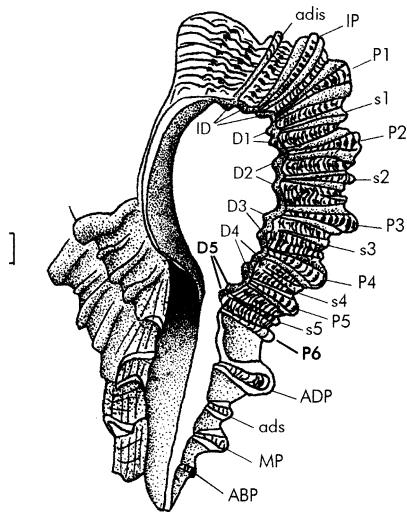


Figure 2. Apertural view of *Homalocantha heptagonata* (Bronn), Burdigalian, Péloua, France, MNHN-LP R63535. Scale bar: 1 mm.

Figure 2. Vue aperturale de *Homalocantha heptagonata* (Bronn), Burdigalien, France, MNHN-LP R63535. Échelle : 1 mm.

vex part of the whorl and presence of D6) [10–12] and early *Homalocantha* (well marked P6, Fig. 2), lacking in *Favartia* (Fig. 1) and other Muricopsinae [10, 11]. Consequently, the subfamilial assignment of *Eofavartia* needed to be examined closely. A short cladistic analysis using 11 consistent characters and 11 taxa including two Early Neogene *Homalocantha*, three modern Muricinae and three Muricopsinae was helpful in exploring this problem. *Paziella dyscrita* (Coss., 1889) [10, 13] and *P. argillacea* (Wrig., 1930), from the European Ypresian, are chosen as outgroups. The matrix (Fig. 3) was processed by the computer programs Hennig86 (opt.: i.e., unordered) [3] and Parsimony Jackknifer (opt.: cut 50; 10 000 reps) [4]. Hennig86 generated a single cladogram (ci: 0.87; ri: 0.91) having a basal clade (clade 18) supported by two apomorphies (developed ADP and MP, reduced D1) (Fig. 4A). This is divided into two clades, the modern muricine clade 16, congruent with anatomical studies [15] and supported by two apomorphies (growth laminae parallel to the growth direction and anal sulcus), and the clade 17. Clade 17, supported by a single apomorphy (closed and rounded shoulder sinus) and less supported by the parsimony jackknifing treatment (Fig. 4B), includes *Eofavartia* and the clade 15, supported by two apomorphies (P6 on the siphonal canal and the loss of D6). The clade 15 is divided in the *Homalocantha* and the Muricopsinae clades, both congruent with the radular characters [16]. *Eofavartia* is regarded as a basal taxon, because it lacks autapomorphies of the Muricopsinae and the *Homalocantha* clades. Finally, the analysis highlights the important differences between *Eofavartia* and *Favartia*, but suggests that *Eofavartia* and *Homalocantha* are more closely related to the Recent Muricopsinae than

TAXA	CHARACTERS										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Paziella dyscrita</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. argillacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Siratus</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Murex</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Hexaplex</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
<i>Hom. heptagonata</i>	1	1	0	1	1	3	0	0	0	1	1
<i>Hom. crispangula</i>	1	1	0	1	1	3	0	0	0	1	1
<i>Eofavartia</i>	1	0	0	0	1	2	1	0	0	1	0
<i>Favartia</i>	1	1	1	1	1	2	1	0	0	1	0
<i>Muricopsis</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	0	2	0
<i>Murexsul</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	0	2	0

Figure 3. Explanation of the matrix. **1** (ADP and MP): absent (0), developed (1); **2** (P6 cord position): convex part of the whorl (0), siphonal canal (1); **3** (P6 development): developed (0), atrophied (1); **4** (D6): present (0), absent (1); **5** (D1): developed (0), atrophied (1); **6** (growth laminae): abapertural direction (0), parallel to the growing direction (1), imbricated (2), poorly marked (3); **7** (spiral grooves): absent (0), present and deep (1); **8** (varices): non trivariate shell (0), trivariate shell (1); **9** (anal sulcus): absent (0), present (1); **10** (aperture near the shoulder): angulate and open (0), closed and rounded (1), closed and angulate (2); **11** (varical expansion): absent (0), partially covering the preceding whorl (1).

Figure 3. Explication de la matrice. **1** (ADP et MP) : absents (0), développés (1); **2** (position de P6) : partie convexe du tour (0), canal siphonal (1); **3** (P6) : développé (0), atrophié (1); **4** (D6) : présent (0), absent (1); **5** (D1) : développé (0), atrophié (1); **6** (feuillettes d'accroissement) : orientation abaperturale (0), parallèles à l'accroissement (1), imbriqués (2), peu marqués (3); **7** (sillons spiraux) : absents (0), profonds (1); **8** (côtes) : coquille non trivariquée (0), coquille trivariquée (1); **9** (sulcus anal) : absent (0), présent (1); **10** (sinus de l'épaulement) : anguleux et ouvert (0), clos et arrondi (1), clos et anguleux (2); **11** (expression varicale près de la suture) : absente (0), recouvrant partiellement le tour précédent (1).

the modern Muricinae, representing potential sister groups. According to the obtained hypothesis, these two genera may be provisionally attributed to the Muricopsinae.

5. Implications for the muricopsine diversification

One important consequence of the individualisation of *Eofavartia* presented here is a reconsideration of the stratigraphic range of *Favartia*. The oldest authenticated representative of *Favartia* is *F. vaughani* (MacNeil & Dockery, 1984) [9, 10] from the North American Rupelian. Considering that the oldest *Muricopsis* and *Murexsul* are known, respectively, from the Rupelian (Europe) and from the Priabonian (Europe and Australia), the radiation of the Recent Muricopsinae (clade 13) occurred at least in the Late Palaeogene [10]. These results are also consistent with the cladistic analysis, suggesting that the Recent Muricopsinae and *Homalocantha* are more derived than *Eofavartia*. On the other hand, the loss of D6, a character state regarded as an apomorphy of the Recent Muri-

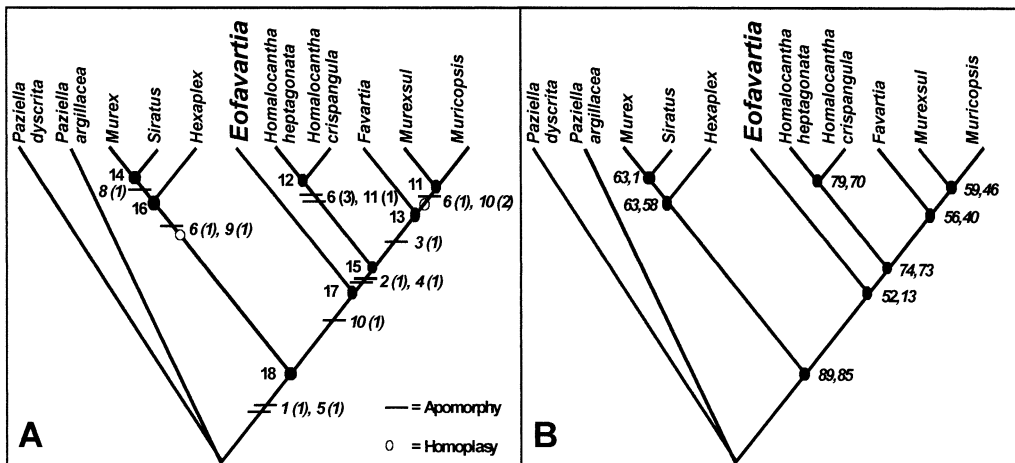


Figure 4. A. Tree obtained using Hennig86 (opt.: i.e., non-ordered; length 16, ci 87, ri 91). **B.** Tree obtained using Parsimony Jackknifer (opt.: cut 50; 10 000 reps).

Figure 4. A. Arbre obtenu par Hennig86 (opt.: i.e., non ordonné; longueur 16, indice de cohérence 87, indice de rétention 91). **B.** Arbre obtenu par Parsimony Jackknifer (opt.: cut 50; 10 000 rep.).

copinae, indicates a simplification of the aperture. The adaptive significance of this change, if any, remains unexplained, but the Muricopsinae live in tropical and warm temperate shallow waters, where apertural changes due to predation pressure have already been reported in the Muricidae and in other gastropod families [17].

6. Conclusion

A convergent shell evolution has often been proposed to explain taxonomic problems in the Muri-

cidae family [8], but the superficiality of the traditional descriptive method may also have been a major cause of confusions [6, 10, 14]. This view is confirmed in the case of *Eofavartia*. The description of this genus and the associated analysis of the shell morphology are based on a clarified presentation of the structural homologies, thus highlighting its distinction from *Favartia*. It is clear, therefore, that a reconsideration of the shell morphology using this more rigorous descriptive method is essential for a better understanding of the systematic and the evolutionary history of muricid radiation.

Acknowledgements. I am grateful to Jean-Michel Pacaud for his work on the drawings, Virginie Héros, Jacques Pons and Daniel Ledon for the loan of the material. I also thank Roland Houart, Daniel Miller, Daniel Goujet, Didier Néraudeau, Steve Tracey and Pierre Lozouet for their constructive remarks on the manuscript.

References

[1] M. Cossmann, Supplément aux Mollusques éocéniques de la Loire-Inférieure, Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr. 3 (5) (1919) 53–138.

[2] M. Cossmann, G. Pissarro, Iconographie complète des coquilles fossiles de l'Éocène du bassin de Paris, Hermann, Paris, 1911.

[3] J.S. Farris, Hennig86, version 1.5, User's manual, Farris, New York, 1988.

[4] J.S. Farris, Guide to The Parsimony Jackknifer, version 4.22, Farris, Stockholm, 1995.

[5] R. Houart, Les Muricidae d'Afrique occidentale. I. Muricinae et Muricopsinae, Apex 11 (3–4) (1996) 95–161.

[6] R. Houart, Description of two new species of *Chicoreus* (*Siratus*) from Honduras and Nicaragua, Novapex 1 (3–4) (2000) 75–82.

[7] J. Hylleberg, A. Nateewathana, Description of *Chicoreus ramosus* shells, with notes on *Chicoreus torrefactus*, Phuket Mar. Biol. Center Spec. Publ. 10 (1992) 109–112.

[8] S. Kool, Phylogenetic analysis of the Rapaninae, Malacologia 35 (2) (1993) 155–259.

[9] F.A. MacNeil, D.T. Dockery, Lower Oligocene Gastropoda, Scaphopoda and Cephalopoda of the Vicksburg Group in Mississippi, Bull. Missis. Dep. nat. Res. 124 (1984) 1–415.

[10] D. Merle, La radiation des Muricidae au Paléogène : approche phylogénétique et évolutive, PhD thesis, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 1999, unpublished.

[11] D. Merle, The spiral cords and the internal denticles of the outer lip in the Muricidae, terminology and methodological comments, Novapex 2 (3) (2001) 69–91.

[12] D. Merle, B. Guarrigues, J.-P. Pointier, An analysis of the sculptural pattern of the shell in Caribbean members of *Chicoreus* (*Siratus*) Jousseume, 1880, with description of a new species, Zoosystema 2 (3) (2001) 417–431.

[13] D. Merle, J.-M. Pacaud, The first record of *Poirieria subcristata* in the Early Cuisian of the Paris Basin, with comments on the sculptural evolution of some Palaeocene and Eocene *Poirieria* and *Paziella*, Tert. Res. 21 (1–4) (2001).

[14] D.J. Miller, Making the most of your shells: constructional and microarchitectural characters in muricid gastropod systematics, Geol. Soc. Am. Abstr. 31 (7) (1999) A42.

[15] W.F. Ponder, E.H. Vokes, A revision of the Indo-West Pacific fossil and recent species of *Murex* (*s.s.*) and *Haustellum*, Rec. Austral. Mus. (Suppl.) 8 (1988) 1–160.

[16] G.E. Radwin, A. d'Attilio, Muricacean supraspecific taxonomy based on the shell and radula, Echo 4 (1971) 55–67.

[17] G.J. Vermeij, A Natural History of Shells, University Press, Princeton, 1993.

[18] E.H. Vokes, Cenozoic Muricidae of the western Atlantic region. Part X – The subfamily Muricopsinae, Tulane Stud. Geol. Paleontol. 26 (2–4) (1994) 1–160.