



# *Xerocrassa nyeli* (Mittre, 1842) (Gastropoda: Hygromiidae): agrupaciones morfométricas derivadas de la filogenia molecular. Hipótesis sobre su distribución geográfica y temporal

Josep Quintana Cardona<sup>1,2\*</sup>, Elke Mizdalski<sup>3</sup> & Werner Würz<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Calle Gustau Mas, 79-1er, 07760 Ciutadella de Menorca (Illes Balears); <sup>2</sup>Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona; Edifici ICTA-ICP, Carrer de les Columnes s/n, Campus de la UAB, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona; <sup>3</sup>Hohewartweg 7, 70839 Gerlingen, Alemania

Rebut el 29 de gener de 2018  
Acceptat el 29 de setembre de 2019

## Palabras clave

Análisis bivariante  
Grupos genéticos  
Morfo *cardonae*  
Anatomía genital  
Ecofenotipos

## Keywords:

Bivariate analysis  
Genetic groups  
Morpho *cardonae*  
Genital anatomy  
Eco-phenotypes

## Paraules clau

Anàlisi bivariant  
Grups genètics  
Morf *cardonae*  
Anatomia genital  
Ecofenotipus.

## RESUMEN

***Xerocrassa nyeli* (Mittre, 1842) (Gastropoda: Hygromiidae): agrupaciones morfométricas derivadas de la filogenia molecular. Hipótesis sobre su distribución geográfica y temporal.** – Se ofrece el estudio morfométrico de varias poblaciones de *Xerocrassa nyeli* (Mittre, 1842) procedentes de Menorca, agrupadas en dos grupos genéticos localizados en la zona oriental (Clado 1) y occidental (Clado 2) de la isla. Los resultados obtenidos indican ciertas diferencias, de carácter ecofenotípico, relacionadas con la mayor altura media de la concha (Clado 2) y la presencia o ausencia de pilosidad (clados 1 y 2, respectivamente). En los ambientes dunares, se localizan morfos caracterizados por una mayor altura media de las conchas, que en algunos casos son más globulosas y con una quilla menos marcada y, más raramente, ausente. Tales características ofrecen ciertas ventajas adaptativas, al disminuir, hasta cierto punto, la pérdida de agua, al presentar una superficie proporcionalmente menor en relación al volumen corporal total. El estudio anatómico de ejemplares pertenecientes al Clado 1 (morfo *cardonae*) indica que no existen diferencias remarcables entre estos y las formas no pilosas. El origen de la diversificación del género *Xerocrassa* en las islas Baleares se ha relacionado con el inicio de la disgregación del escudo hercínico, en tanto que la diferenciación entre los dos clados de Menorca se inició durante el Plioceno, como respuesta adaptativa a los ambientes más xéricos desarrollados sobre la plataforma caliza del Mioceno superior del sur y del extremo occidental de la isla.

## ABSTRACT

***Xerocrassa nyeli* (Mittre, 1842) (Gastropoda: Hygromiidae): morphometric aggrupations derived from molecular phylogeny. Hypothesis about its geographical and temporal distribution.** – The paper presents a morphometric study of several populations of *Xerocrassa nyeli* (Mittre, 1842) from Menorca, divided into two genetic groups located in the eastern (Clade 1) and western (Clade 2) part of the island. The obtained results indicate certain differences, of an ecophenotypic nature, related to the greater average height of the shell (Clade 2) and the presence or absence of pilosity (clades 1 and 2, respectively). In the dune environments, morphs are characterized by pronounced height of the shells, which in some cases are more globular with a less marked or, rarely, completely absent keel. Such characteristics offer certain adaptive advantages, by decreasing, to some extent, the loss of water by presenting a proportionally smaller total surface in relation to the overall body volume. The anatomical study of specimens belonging to clade 1 (morpho *cardonae*) indicates that there are no notable differences between these and the non-hairy forms. The origin of the diversification of the genus *Xerocrassa* in the Balearic Islands is related already to the beginning of the fragmentation of the hercynian shield, whereas the differentiation between the two clades of Menorcan *Xerocrassa* began during the Pliocene, as an adaptive response to the more xeric environments developed on the upper Miocene limestone platform of the south and the extreme west of the island.

## RESUM

***Xerocrassa nyeli* (Mittre, 1842) (Gastropoda: Hygromiidae): agrupacions morfomètriques derivades de la filogènia molecular. Hipòtesi sobre la seva distribució geogràfica i temporal.** – S'ofereix l'estudi morfomètric de diverses poblacions de *Xerocrassa nyeli* (Mittre, 1842) procedents de Menorca, agrupades en dos grups genètics localitzats a la zona oriental (Clade 1) i occidental (Clade 2) de l'illa. Els resultats obtinguts indiquen certes diferències, de caràcter ecofenotípic, relacionades amb la major altura mitjana de la closca (Clade 2) i la presència o absència de pilositat (clades 1 i 2, respectivament). En els ambients dunars, es localitzen morfs caracteritzats per una major altura mitjana de les closques, que en alguns casos són més globuloses i amb una quilla menys marcada i, més rarament, absent. Aquestes característiques ofereixen certs avantatges adaptatius, en disminuir, fins a cert punt, la pèrdua d'aigua, en presentar una superfície proporcionalment menor en relació al volum corporal total. L'estudi anatómic d'exemplars pertanyents al clade 1 (morf *cardonae*) indica que no hi ha diferències remarcables entre aquests i les formes no piloses. L'origen de la diversificació del gènere *Xerocrassa* a les illes Balears es relaciona amb l'inici de la disgregació de l'escut hercinià, en tant que la diferenciació entre els dos clades de Menorca es va iniciar durant el Pliocè, com a resposta adaptativa als ambients més xèrics desenvolupats sobre la plataforma calcària del Miocè superior del sud i de l'extrem occidental de l'illa.

## Introducción

En la actualidad, el género *Xerocrassa* Monterosato, 1892 se distribuye ampliamente por la cuenca mediterránea, tanto en su zona central y oriental (Grecia, Nordeste de África, Siria, Palestina, Jordania e Israel) como occidental (península ibérica e islas Baleares) (Schileyko, 2005; Cadevall & Orozco, 2016).

En la península ibérica se encuentra representada por dieciséis especies (Cadevall & Orozco, 2016). En las Baleares, el género *Xerocrassa* ha sido tratado extensamente por varios autores (Gasull, 1964; Graack, 2005; Beckmann, 2007; Forés, 2015), de manera que el número de especies ha ido variando según el criterio utilizado por cada uno de estos autores. El último estudio realizado, basado en datos genéticos (Chueca *et al.*, 2017b) considera que en las Baleares se encuentran diez especies, de las cuales dos se localizan en Formentera, tres en Eivissa, cinco en Mallorca y una en Menorca.

En el caso concreto de Menorca, el debate taxonómico se ha centrado en resolver la validez de las especies originalmente descritas por Hidalgo (*Helix cardonae* Hidalgo, 1867 y *Helix ponsi* Hidalgo, 1878). En este sentido, Quintana y Vilella (2001) dan por válidas las dos especies, aunque en un trabajo posterior (Quintana & Vilella, 2005) sólo reconocen una (*Xerocrassa cardonae*), puesto que consideran *Xerocrassa ponsi* sinónima de *Xerocrassa nyeli* (Mittre, 1842) al no existir diferencias anatómicas destacables entre ambas.

Los estudios genéticos realizados por Chueca *et al.* (2017a,b) indican que *X. cardonae* es un morfo piloso de la única especie actual presente en Menorca (*X. nyeli*). Además, distinguen dos clados en el seno de esta especie (*X. nyeli* 1 o Clado 1 [Figura 1] y *X. nyeli* 2 o Clado 2 [Figura 1]), localizados, respectivamente, en la zona oriental (*X. nyeli* 1) y occidental de la isla (*X. nyeli* 2).

A la vista de estas consideraciones, uno de los principales objetivos de este trabajo es conocer si estas diferencias genéticas quedan o no reflejadas a nivel conchiliológico. Para ello, se ha comparado la distribución bivalente del diámetro y la altura en los dos clados y su relación con posibles diferencias ecofenotípicas. Además, se han

planteado hipótesis biogeográficas con las que explicar la actual distribución de estos dos grupos y, finalmente, se ha realizado una revisión anatómica del morfo *cardonae*, dadas las evidentes diferencias entre las genitalias figuradas por Quintana y Vilella (2001: fig. 7) y los morfos no pilosos de *X. nyeli* (Quintana & Vilella, 2005).

## Material y métodos

Las medidas correspondientes al estudio morfométrico (relación entre el diámetro y la altura de la concha) han sido tomadas utilizando un calibrador digital con un margen de error de + 0.01, a partir de 830 ejemplares adultos recogidos en Ses Olles, Son Gall-Alcotx (Es Mercadal), Turdonell de Dalt (Maó) (*X. nyeli*-1), Son Saura, Es Talaier, Ses Mongetes y Algaiarens (Ciutadella de Menorca) (*X. nyeli*-2).

Por otra parte, las comparaciones a nivel anatómico se han realizado a partir de la disección de nuevos ejemplares pilosos (*X. nyeli* morfo *cardonae*) conservados en alcohol y recogidos por el autor (04/08/1999) en Turdonell de Dalt (Mahón, Menorca), es decir, la misma población de la que proceden los ejemplares figurados por Quintana y Vilella (2001: fig. 7).

## Agrupaciones morfométricas

Las ocho poblaciones estudiadas se han agrupado en dos clados diferentes (*X. nyeli*-1 y *X. nyeli*-2), según los perfiles genéticos obtenidos por Chueca *et al.* (2017a). Según se deduce del estudio de la relación entre el diámetro y la altura de la concha en estos dos grupos, la altura media de *X. nyeli*-2 es mayor que en *X. nyeli*-1 (Figura 3A, tabla 1). El Clado 2 incluye dos poblaciones procedentes de zonas dunares (Son Saura y Algaiarens), caracterizados por la presencia de individuos con conchas proporcionalmente más altas (Quintana & Vilella, 2005) y, de manera excepcional, sin quilla (Figura 4B-D).



**Figura 1.** *X. nyeli* (Clado 1) procedente de Ses Olles (A), Son Gall-Alcotx (B) y Turdonell de Dalt (morfo piloso o *cardonae*) (C). Escala gráfica: 5 mm.

**Tabla 1.** Medidas de la altura y el diámetro de la concha de *X. nyeli*, acompañados de las correspondientes ecuaciones de las rectas de regresión y el coeficiente de correlación (R). C1: Clado 1; C2: Clado 2. n: número de ejemplares. SD: desviación Standard.

	n	Altura			Diámetro		
		Máx.-mín.	Promedio	SD	Máx.-mín.	Promedio	SD
C1	286	11,74-6,82	9,14	0,9478	5,51-3,01	4,13	0,4398
$Y=0,381X+0,6532$ $R=0,82$							
C2	544	12,44-6,70	9,16	0,9723	6,46-3,38	4,67	0,5431
$Y=0,4045X+0,9658$ $R=0,72$							

El presente estudio no incluye ninguna población actual de *X. nyeli*-1 procedente de un sistema dunar. Sin embargo, la presencia de conchas excepcionalmente altas procedentes de los sedimentos dunares del Pleistoceno superior/holoceno de Na Macaret (Es Mercadal) (Figura 5A) podría indicar la presencia, en un pasado reciente, de formas muy parecidas a las existentes en el Clado 2. La pertenencia de las mismas al Clado 1 no parece descabellada, dada su proximidad en relación a otras poblaciones de este grupo.

**Morfología vs. hábitat**

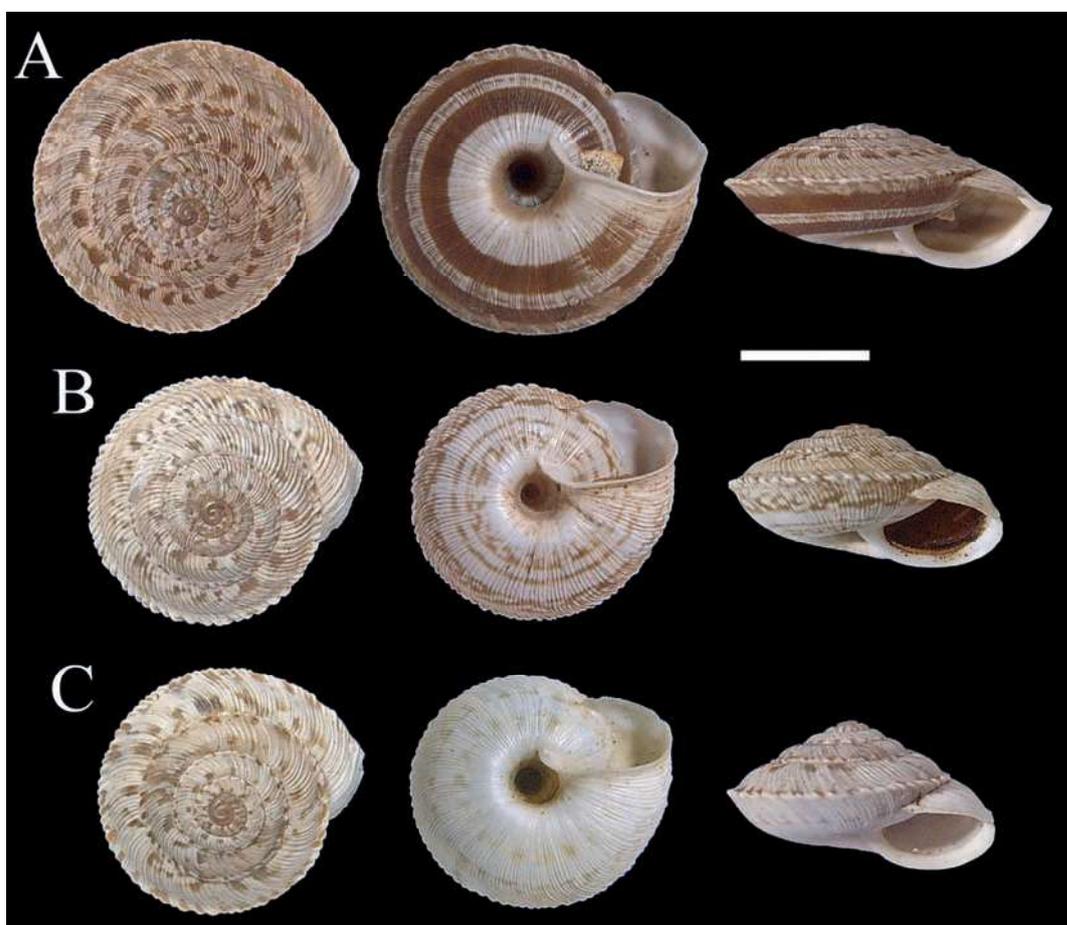
Las muestras estudiadas han sido recogidas en tres hábitats diferentes: dunas, zonas boscosas interiores y costa pedregosa. De manera muy general, las características que definen cada uno de estos tres hábitats son el tipo de substrato (arenoso/rocoso), el tipo de vegetación (árboles/matorral) y la proximidad al mar (costero/interior). Las particulares condiciones ambientales en cada uno de estos hábitats ejercen cierta influencia sobre los cambios estacionales de temperatura y humedad.

En las zonas dunares, las conchas tienden a ser proporcionalmente más altas, mientras que en las costas rocosas con poca vegetación y más expuestas tienden a ser más bajas. Entre ambos extremos

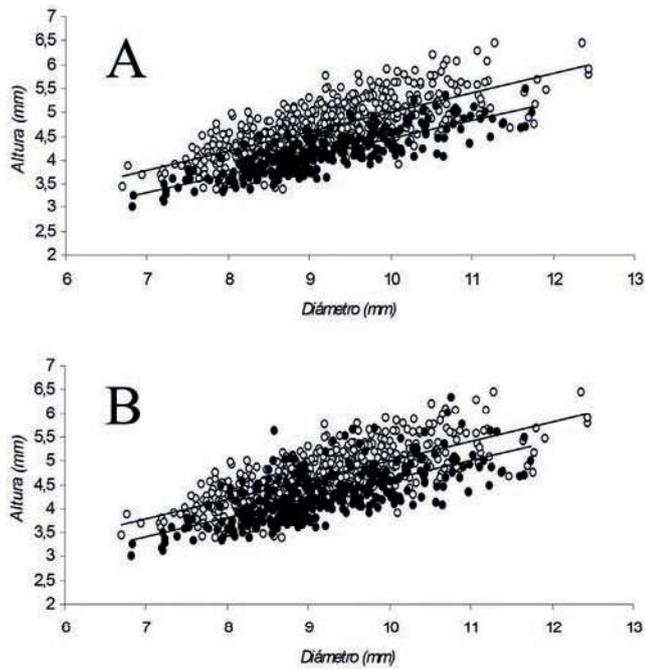
morfológicos se sitúan las poblaciones localizadas en zonas interiores boscosas (Quintana & Vilella, 2005).

Comparadas con las conchas bajas, las conchas altas presentan un mayor volumen corporal y una superficie proporcionalmente menor (McMahon & Bonner, 1986; Thompson, 1980). El incremento del volumen corporal se relaciona con la reducción del grado de aquillamiento de la concha (Figura 6) y con una reducción del diámetro del ombligo (Quintana & Vilella, 2005; fig. 5). Tal como se indicaba anteriormente, algunos ejemplares procedentes de las zonas durares carecen casi por completo de quilla. Se trata siempre de individuos aislados, que aparecen preferentemente en este tipo de hábitat, aunque no de manera exclusiva (Figura 4). En estos casos, la ausencia de quilla en las conchas embrionarias (véase la Figura 6) se mantiene durante todo el desarrollo ontogenético. En otros casos, puede ser provocada por un crecimiento anómalo a raíz de un acontecimiento de carácter traumático en una fase más o menos temprana del desarrollo.

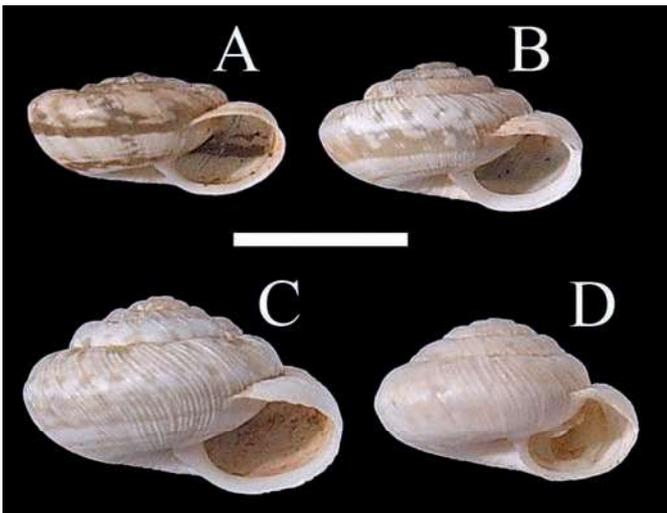
Desde un punto de vista adaptativo, la relación entre el volumen y la superficie de las conchas altas de las zonas dunares reduce, hasta cierto punto, la deshidratación del animal. Además, la posesión de una concha alta no representa ninguna desventaja a la hora de encontrar refugio entre la vegetación de las zonas dunares,



**Figura 2.** *X. nyeli* (Clado 2) procedente de es Talaier (A), dunas de Algaiarens (B) y Son Saura (C). Escala gráfica: 5 mm.



**Figura 3.** Distribución bivalente de la altura y el diámetro del Clado 1 (círculos negros) y Clado 2 (círculos blancos) en poblaciones actuales de *X. nyeli* (A). El gráfico B también incluye ejemplares procedentes del Pleistoceno superior-Holoceno de Na Macaret.



**Figura 4.** Ejemplares no aquillados de *X. nyeli* procedentes de ses Mongetes (A), el Pilar (B y C) y Algaiarens (D). Escala: 5 mm.

que además protege al animal de las condiciones climáticas desfavorables.

En los ambientes rocosos con vegetación escasa, una concha muy baja facilita el acceso a grietas y oquedades (Paul & Altaba, 1992: pp. 167), donde se reduce el exceso de deshidratación debido a la existencia de unas condiciones microclimáticas más favorables. Además, la existencia de estos refugios resulta una protección eficaz contra posibles depredadores.

Las zonas boscosas interiores se desarrollan sobre substratos parcialmente rocosos, de manera que la forma general de la concha tenderá a ser relativamente baja en poblaciones de ambos clados. Pese a estas semejanzas, las formas pilosas son exclusivas del Clado 1 y aparecen en la zona norte de la isla. Este carácter es considerado ancestral y más propio de ambientes húmedos (Pfenninger *et al.*, 2005), que además facilita la adherencia de partículas a la concha, cumpliendo cierta función de camuflaje frente a los depredadores. Esta estrategia es común en muchos grupos de gasterópodos

terrestres, tanto heterobranquios como cenogasterópodos, tengan o no la concha pilosa (Alonso & Ibáñez, 2015: figs. 5G, 9B y 9E; Jing, 2012; Fechter & Falkner, 1993: pp. 147, 149, 150, 153). La pérdida de pilosidad en el Clado 2 (y en algunas poblaciones del Clado 1) es una respuesta adaptativa a ambientes más secos (Pfenninger *et al.*, 2005).

### Sistema genital

Según Quintana y Vilella (2001), las características que permiten diferenciar *X. nyeli* morfo *cardonae* de *X. nyeli* son 1) el epifalo ofrece un giro sobre sí mismo en su parte distal y 2) las vesículas multífidas están dispuestas en dos haces que contienen de cinco a siete digitaciones cada uno, algunas bifidas. Aunque no se indica en la descripción del sistema genital, estas vesículas son, en comparación con las de *X. nyeli*, más cortas y estrechas (*op. cit.*, 2001: figs. 7 y 8).

Las nuevas disecciones realizadas en ejemplares procedentes de Turdonell de Dalt (Mahón, Menorca) y correspondientes a *X. nyeli* morfo *cardonae* (Figura 7) indican que no existen diferencias significativas al compararse con otras poblaciones de *X. nyeli*. En ambos casos, las características de las vesículas multífidas son semejantes y el giro del epifalo se da indistintamente tanto en algunos ejemplares de *X. nyeli* morfo *cardonae* (Figura 7A) como *X. nyeli* (Quintana & Vilella, 2005: figs. 12B y 14B). Por estos motivos, los sistemas genitales figurados por Quintana y Vilella (2001) son claramente incorrectos al no reflejar de forma fehaciente las características propias del morfo piloso de *X. nyeli*.

Por último, indicar que las poblaciones de *X. nyeli* de Son Gall-Alcotx (Alaior, Menorca) y Ses Olles (Es Mercadal, Menorca) e incluidas en el Clado 1 (al igual que *X. nyeli* morfo *cardonae*) tampoco presentan diferencias significativas con otras poblaciones pertenecientes al Clado 2 (Algaiarens y Ses Mongetes, Ciutadella de Menorca) (Quintana & Vilella, 2005: figs. 13 y 14).

### Distribución geográfica y temporal

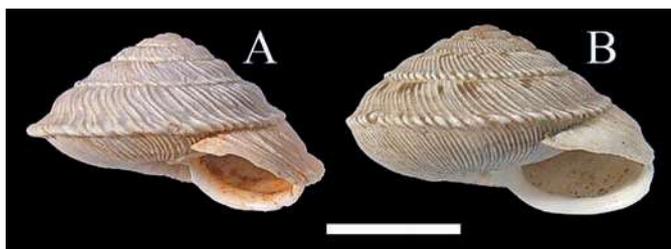
#### Archipiélago balear

Para algunos autores (Chueca *et al.*, 2017a) el género *Xerocrassa* colonizó el archipiélago balear durante el Messiniense (Mioceno superior), en la denominada crisis de salinidad del Mediterráneo. La posibilidad de colonizaciones más antiguas (durante el Oligoceno y el Mioceno medio) son descartadas al considerar, por una parte, que la velocidad de divergencia genética resultaría excesivamente lenta y por otra, la ausencia de representantes del género *Xerocrassa* en otras microplacas derivadas del antiguo escudo hercínico en el Mediterráneo occidental, como Córcega, Cerdeña y las Kabilias, en el norte de África.

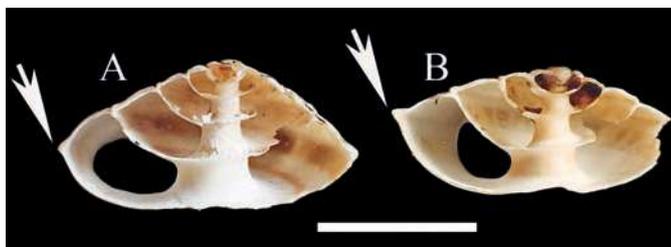
En contra de estos argumentos, el escenario paleogeográfico correspondiente al Oligoceno inferior (Rosenbaum *et al.*, 2002: fig. 11), antes del inicio de la disgregación del escudo hercínico, parece una alternativa plausible a la hora de explicar la presencia de *Xerocrassa* en la península ibérica y las islas Baleares. En la actualidad, este género está presente en los extremos opuestos de la cuenca mediterránea, lo cual podría indicar una distribución más extensa durante el Terciario.

La disgregación del escudo hercínico fue un proceso geológico muy complejo con importantes cambios ecológicos y ambientales en el seno de las microplacas derivadas de esta fragmentación. Todos estos factores debieron marcar el inicio de la divergencia genética del género *Xerocrassa* en las Baleares, en contra de la opinión de Chueca *et al.* (2017a), que la relacionan con la desecación del Mediterráneo, durante el Mioceno superior, al considerar que la cronología de este evento es la que mejor se ajusta a unas tasas rápidas de divergencia en gasterópodos pulmonados (calculadas en porcentajes por millón de años).

La probabilidad de colonización intramessiniense del género *Xerocrassa* propuesta por Chueca *et al.* (2017a) resulta poco probable



**Figura 5.** Morfos de *X. nyeli* procedentes del Pleistoceno superior-Holoceno de na Macaret (A) y de una población actual de Algaiarens (B). Escala: 5 mm.



**Figura 6.** Secciones transversales de ejemplares procedentes del Algaiarens (A) y ses Mongetes (B). El grado de aquillamiento varía desde la concha embrionaria (quilla ausente) hasta la abertura de la última vuelta, donde la quilla se hace más evidente (flecha blanca).

debido a las condiciones ambientales existentes en la cuenca mediterránea durante la crisis de salinidad. En esa época, las Baleares formaron un promontorio con una vegetación esteparia, rodeado por una cuenca en la que se alternaban condiciones marinas y desérticas, durante las que se depositaban las rocas evaporíticas. En algunas subcuencas existían tanto lagos oligohialinos (con una fauna de moluscos caracterizada por los géneros *Melanopsis*, *Neritina*, *Melania*, *Cardium* y *Dreissensia*, entre otros) como hipersalinos (Almera, 1894; Colom, 1978). Bajo estas condiciones, sólo un número muy limitado de vertebrados colonizaron las Baleares (Quintana & Mocunill-Solé, 2014: fig. 11). En este sentido, parece poco probable que el género *Xerocrassa* (y otros pulmonados terrestres, con una capacidad de dispersión mucho menor que los vertebrados, debido a unas condiciones ambientales adversas, análogas a las existentes en las orillas del Mar Muerto actual) llegara al archipiélago balear durante esta época (Paul & Altaba, 1992).

Existe, por tanto, una incongruencia referente a los datos aportados por el registro geológico y paleontológico y las tasas de divergencia de los genes mitocondriales. Hay que tener en cuenta que el cálculo de la divergencia se realiza sólo a partir de una pequeña parte del genoma, de manera que los resultados así obtenidos han de ser tomados con mucha cautela. También parece arriesgado considerar un mismo rango de divergencia para un grupo entero de organismos (los gasterópodos pulmonados), más aún al considerar que cada especie está sujeta a la influencia de eventos geológicos, ecológicos o climáticos, altamente singulares y aleatorios, cuya incidencia en las tasas de divergencia genética (calculados a partir únicamente de los genes mitocondriales) son difícilmente evaluables en las especies actuales.

Es probable que la regresión messiniense hubiera ejercido su influencia en el proceso de divergencia del género *Xerocrassa* en las Baleares, como también la regresión marina del Langhiense-Serravaliense (Mioceno medio) o las fluctuaciones climáticas del Plio-Pleistoceno. Sin embargo, el momento que marcó el inicio de la radiación evolutiva de *Xerocrassa* en las Baleares fue la interrupción del flujo genético con las poblaciones continentales del este de la península ibérica debido a la disgregación del escudo hercínico. A partir de este evento (situado en el Oligoceno superior) (Paul & Altaba, 1992; Rosenbaum et al., 2002: fig. 12), las faunas malacológicas presentes en cada una de las islas han evolucionado de manera aislada, con episodios puntuales de intercambios faunísticos (Chueca et al., 2015).

## Menorca

Desde un punto de vista geológico, la isla está dividida en dos partes claramente diferenciadas: la zona norte o *Tramontana*, principalmente formada por rocas de características muy heterogéneas del Paleozoico y el Mesozoico, y la zona sur o *Migjorn*, formada en gran parte por rocas calizas muy porosas del Mioceno superior (Tortonense y Messiniense). Muy probablemente, la zona norte de la isla formó una zona emergida desde el inicio de la fragmentación del escudo hercínico que sirvió de refugio para la fauna invertebrada, incluidos los moluscos terrestres (Figura 8A).

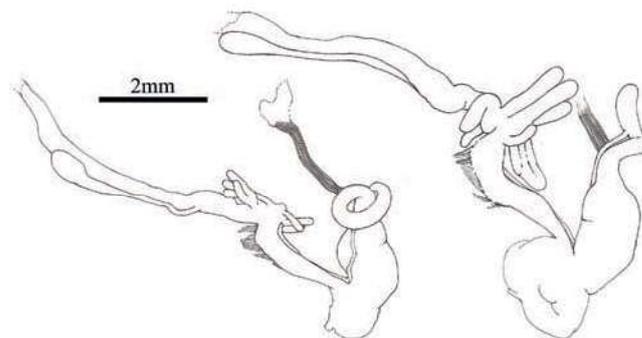
Durante el Mioceno superior, antes de la completa formación de la plataforma caliza del sur de la isla, las poblaciones de *X. nyeli* debieron ocupar, exclusivamente, la zona norte (Figura 8A). Durante el Plioceno, la formación definitiva de la plataforma caliza del sur aumentó de manera significativa el área insular total, siendo esta progresivamente colonizada por *X. nyeli* (Figura 8B). Al contrario que la zona norte, la zona sur es topográficamente más homogénea y de carácter más xérico, debido en gran parte a la mayor porosidad de las calcarenitas que la forman. Parece bastante probable que tales condiciones favorecieran la diferenciación genética de *X. nyeli* en dos clados diferentes (Chueca et al., 2017a) a partir del Plioceno.

La presencia de morfos pilosos en la plataforma miocénica (Figura 8B, punto 5), semejantes a algunas poblaciones incluidas en el Clado 1, podría ser un indicio de este proceso, si bien es cierto que no existen datos genéticos referentes a esta población (Sant Vicenç d'Alcaidús, Alaior). En este sentido, la presencia de una población del Clado 2 al norte de la isla (Figura 8B: punto 9) podría ser la prueba de la existencia de un proceso de colonización en sentido contrario.

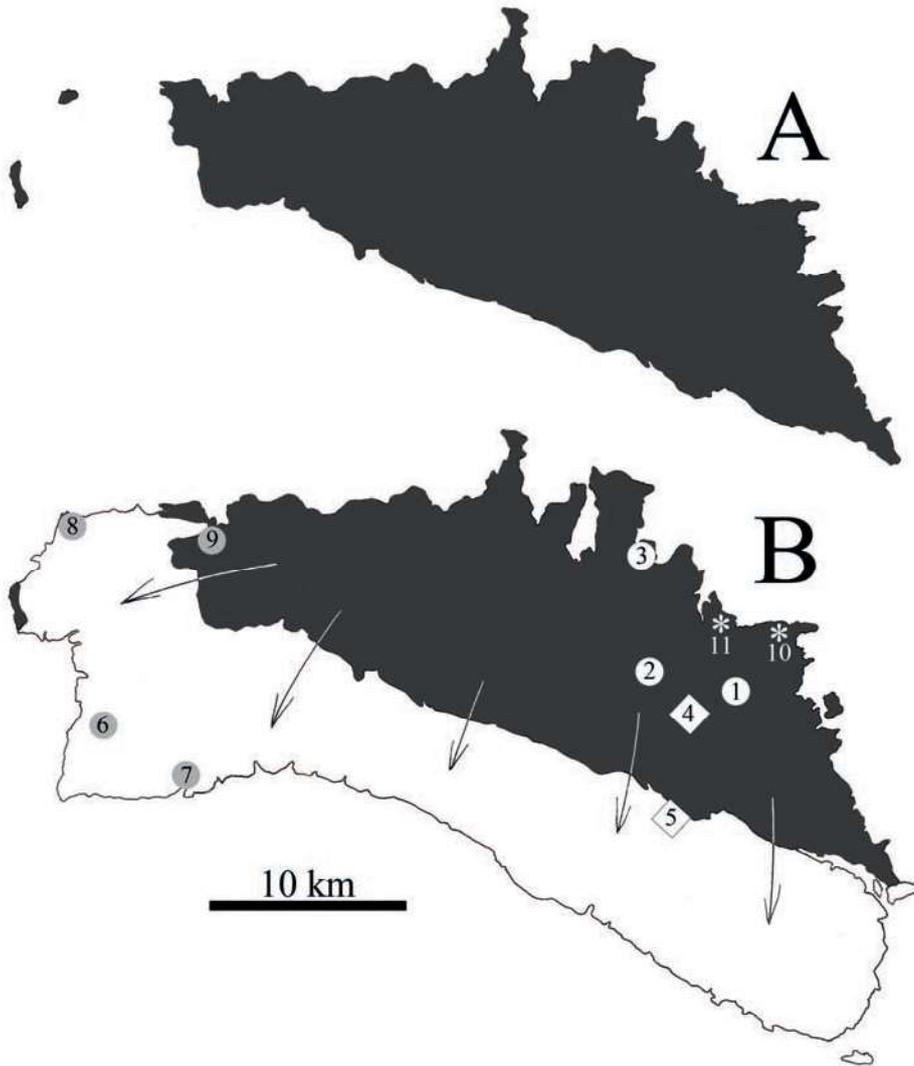
## Conclusiones

La comparación entre dos grupos genéticos de *X. nyeli* (Clado 1 y Clado 2, sensu Chueca et al., 2017a) indica la existencia de diferencias en la altura media de la concha (mayor en el Clado 2) y la presencia (Clado 1) o ausencia (Clado 2) de pilosidad. Se considera que tales diferencias reflejan adaptaciones a unas condiciones ambientales muy particulares. Así, los ejemplares con las conchas más altas aparecen en los sistemas dunares, en tanto que los morfos pilosos aparecen, predominantemente, en zonas boscosas interiores del norte de la isla, donde dominan las rocas del Paleozoico y el Mesozoico (tan solo una población [Sant Vicenç d'Alcaidús] aparece en una zona muy próxima al límite definido por estas rocas y el Mioceno superior).

Es probable que las conchas más altas de las zonas dunares sean más eficientes a la hora de evitar la deshidratación, al presentar una superficie proporcionalmente menor en relación al volumen corporal total. En cambio, la presencia de pilosidad en las conchas favorece la adherencia de partículas, que pueden actuar de camuflaje frente a los depredadores. Este carácter es considerado como ancestral y parece



**Figura 7.** Sistema genital de dos ejemplares de *X. nyeli* morfo *cardonae* procedentes de Turdonell de Dalt (Mahón). En ambos casos, la bolsa copultriz y el conducto asociado aparecen en posición anatómica.



**Figura 8.** Reconstrucción hipotética de las tierras emergidas en Menorca durante el Mioceno inferior-medio (A) y desde el Plioceno hasta la actualidad (B). Clado 1: círculos blancos. Clado 2: círculos grises. Cuadrados inclinados blancos: poblaciones con morfos pilosos de las que no se dispone de datos genéticos. Asteriscos: muestras procedentes de zonas dunares del Pleistoceno superior-Holoceno. 1: Turdonell de Dalt; 2: Son Gall-Alcotx; 3: Ses Olles; 4: Binixems de Davant - Egipte; 5: Sant Vicenç d'Alcaidús; 6: Ses Mongetes; 7: Son Saura-Es Talaier; 8: Punta Nati - Cala es Pous; 9: Canteras de arena de Algaiarens; 10: proximidades de Favaritx; 11: Na Macaret. Las flechas indican el desplazamiento de las poblaciones del Clado 1 hacia la plataforma caliza miocénica durante el Plioceno.

estar asociado con ambientes húmedos (Pfenninger *et al.*, 2005), de manera que su presencia en el morfo *cardonae* puede ser debida a la existencia de unas condiciones ambientales muy particulares.

Desde un punto de vista histórico y biogeográfico, la mitad norte de Menorca formó, como mínimo desde el Mioceno medio (según se desprende de la presencia de faunas vertebradas de carácter claramente insular) (Quintana & Agustí, 2007) una zona emergida que también sirvió de refugio a los invertebrados terrestres, incluidos los moluscos terrestres. Es muy probable que las poblaciones de *X. nyeli* presentes en esta zona hayan mantenido inalterada esta distribución desde el Mioceno. A partir del Plioceno, colonizaron el sur y el extremo occidental de la isla, una vez formada y emergida la plataforma miocénica. La ausencia de pilosidad de las poblaciones del Clado 2 surgió como respuesta adaptativa a las nuevas condiciones ecológicas, de carácter en general más xérico.

Por último, decir que los nuevos estudios anatómicos del morfo *cardonae* han revelado que no existen diferencias remarquables entre *X. nyeli* y el morfo piloso. Por tanto, los sistemas genitales figurados por Quintana y Vilella (2001) son claramente incorrectos al no reflejar correctamente la anatomía de los ejemplares procedentes de Turdonell de Dalt. Así, la anatomía genital figurada en el presente trabajo se ajusta mejor a los resultados obtenidos por Chueca *et al.* (2017a) a partir de la filogenia molecular.

#### Agradecimientos

Los autores quieren agradecer los comentarios de Jordi Corbella, de Jordi Cadevall y de un revisor anónimo, por contribuir a mejorar el manuscrito original.

#### Bibliografía

- Almera, J. (1894). *Descripción de los terrenos pliocénicos de la cuenca del bajo Llobregat y Llano de Barcelona*. Mapa geológico de la provincia de Barcelona. Imprenta de Henrich y Compañía. Barcelona.
- Alonso, M<sup>a</sup>. R. & Ibañez, M. (2015). Las especies de la familia Enidae B. B. Woodward, 1903 (1880) (Mollusca, Gastropoda, Stylommatophora) de las islas Canarias: el género *Napaeus* Albers, 1850. *Vieraea* 43, 153-188.
- Beckmann, K. H. (2007). *Die Land-und Süßwassermollusken der Balearischen Inseln*. Conchbooks. Hackenheim.
- Cadevall, J. & Orozco, A. (2016). *Caracoles y babosas de la península ibérica y Baleares*. Ediciones Omega. Barcelona.
- Chueca, L. J., Gómez-Moliner, B. J., Forés, M. & Madeira, M<sup>a</sup>. J. (2017a). Biogeography and radiation of the land snail genus *Xerocrassa* (Geomitridae) in the Balearic Islands. *Journal of Biogeography* 44, 760-772.
- Chueca, L. J., Forés, M. & Gómez-Moliner, B. J. (2017b). Actualización taxonómica y nomenclatural de las especies de *Xerocrassa* (Gastropoda: Geomitridae) endémicas de las islas Baleares. *Iberus* 35 (2), 159-184.
- Chueca, L. J., Madeira, M<sup>a</sup>. J. & Gómez-Moliner, B. J. (2015). Biogeography of the land snail genus *Allognathus* (Helicidae): middle Miocene colonization of the Balearic Islands. *Journal of Biogeography* 42, 1845-1857.
- Colom, G. (1978). *Biogeografía de las Baleares. La formación de las islas y el origen de su flora y fauna*. Tomo 1. 2<sup>a</sup> edición aumentada. Diputación Provincial de Baleares, Instituto de Estudios Balearicos

- y Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Palma de Mallorca.
- Fechter, R. & Falkner, G. (1993). *Moluscos*. Naturart, S. A. Barcelona.
- Forés, M. (2015). Hábitat y conchología del género *Xerocrassa* Monterosato 1882 (Gastropoda: Pulmonata: Hygromiidae) de Mallorca, Menorca, Cabrera y sa Dragonera. *Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears* 21, 1-181.
- Gasull, L. (1964). Las *Helicella* (*Xeroplexa*) de Baleares (Gasteropoda Pulmonata). *Bol. Soc. Hist. Nat. de Balears* 10, 1-67.
- Graack, W. (2005). Die Gattung *Xerocrassa* Monterosato 1892 (Mollusca, Hygromiidae) von Mallorca. *Schriften zur Malakozoologie* 22, 1-64.
- Hing, He. (2012). Shelling trip in south Gansu Province. *Shell Discoveries*, 1 (1): 28-29.
- McMahon, T. A. & Bonner, J. T. (1986). *Tamaño y vida*. Prensa Científica, S. A. Editorial Labor. Barcelona.
- Paul, C.R.C. & Altaba, C.R. (1992). Els mol·luscs terrestres fòssils de les Illes Pitiuses. *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears* 34, 141-170.
- Pfenninger, M., Hrabáková, M., Steinke, D. & Dèpraz, A. (2005). Why do snails have hairs? A Bayesian inference of character evolution. *BMC Evolutionary Biology* 5, 59.
- Quintana, J. & Agustí, J. (2007). Los mamíferos insulares del Mioceno medio y superior de Menorca (islas Baleares, Mediterráneo occidental). *Geobios* 40, 677-687.
- Quintana, J. & Moncunill-Solé, B. (2014). *Hypolagus balearicus* Quintana, Bover, Alcover, Agustí & Baillon, 2010 (Mammalia: Leporidae): new data from the Neogene of Eivissa (Balearic Islands, Western Mediterranean). *Geodiversitas* 36 (2), 283-310.
- Quintana, J. & Vilella, M. (2001). Sobre la validez taxonómica de *Trochoidea* (*Xerocrassa*) *cardonae* (Hidalgo, 1867) (Gastropoda: Hygromiidae). *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears* 44, 41-55.
- Quintana, J. & Vilella, M. (2005). Estudi sobre la variabilitat de *Xerocrassa nyeli* (Mittre, 1842) (Gastropoda: Hygromiidae) a l'illa de Menorca (Illes Balears). *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears* 48, 23-33.
- Rosenbaum, G., Lister, G. S. & Duboz, C. (2002). Reconstruction of the tectonic evolution of the western Mediterranean since the Oligocene. *Journal of the Virtual Explorer* 8, 107-130.
- Schileyko, A. A. (2005). Treatise on Recent Terrestrial Pulmonate Molluscs, part 14. Helicodontidae, Ciliellidae, Hygromiidae: 1907-2047. *Ruthenica*, Supplement 2. Moscow.
- Thompson, D'A. W. (1980). *Sobre el crecimiento y la forma*. H. Blume Ediciones, Madrid.