



Presence of two different species of *Theodoxus* Montfort, 1810 (Gastropoda: Neritidae) in Catalonia

David M. Alba^{1,*}, Jordi Corbella², Glòria Guillén², Lluís Prats³ & Antoni Tarruella⁴

¹Institut 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, Spain; ²Sant Antoni M^a Claret 116, 2on 3a, 08025 Barcelona, Spain; ³Villarroel 46, 1er 1a, 08011 Barcelona, Spain; ⁴Grassot 26, 1er 2a, 08025 Barcelona, Spain.

Rebut el 20 de juliol de 2016
Acceptat el 23 d'octubre de 2016

Paraules clau:
Cargols d'aigua dolça
Mollusca
Theodoxus meridionalis
Theodoxus fluviatilis
Morfologia de la conquilla
Morfologia de l'opercle
Taxonomia
Biogeografia
Península Ibèrica

Keywords:
Freshwater snails
Mollusca
Theodoxus meridionalis
Theodoxus fluviatilis
Shell morphology
Operculum morphology
Taxonomy
Biogeography
Iberian Peninsula

RESUM

Presència de dues espècies diferents de *Theodoxus* Montfort, 1810 (Gastropoda: Neritidae) a Catalunya.—Hom considera que a Catalunya hi ha actualment una única espècie de *Theodoxus* (Gastropoda: Neritidae), *Theodoxus fluviatilis*. Aquí reportem la presència d'una altra espècie en dues localitats del Montsià (província de Tarragona, Catalunya, Espanya). Assignem temptativament aquestes poblacions a *T. cf. meridionalis*, una espècie que, fins fa poc, es considerava restringida a Sicília i el Nord de l'Africa. Més recentment s'ha conclòs, a partir d'anàlisis moleculars reportades preliminarment, que *T. meridionalis* és també àmpliament distribuïda a la península Ibèrica, on només havia estat citada per alguns autors sense descripcions ni figures que hi donessin suport. La conquilla i l'opercle de les mostres catalanes assignades a *T. cf. meridionalis* es comparen aquí, tant qualitativament com morfomètricament, amb *T. meridionalis* de Sicília, així com amb material de *T. fluviatilis* de la península Ibèrica i d'altres indrets d'Europa. El nostre treball revela que *T. meridionalis* es pot distingir de *T. fluviatilis* mitjançant característiques morfològiques, especialment les proporcions i la morfologia operculars. L'espècie prèviament no reconeguda del sud de Catalunya s'assembla a *T. meridionalis* de Sicília per la presència, a la cara interna de l'opercle, tant d'apòfisi (costella) com de pseudoapòfisi (clavilla), encara que aquesta segona està menys desenvolupada. Concloem que els espècimens estudiats del sud de Catalunya pertanyen a la mateixa espècie que està present al País Valencià, prèviament identificada com *T. baeticus* i/o *T. velascoi*, però actualment atribuïda a *T. meridionalis* a partir de resultats moleculars recents. Fins que aquests no es publiquin detalladament, no és possible avaluar si aquestes poblacions del Llevant Ibèric pertanyen a la mateixa espècie que les de Sicília o si se'n diferencien a nivell de (sub)espècie. Atesa la distància geogràfica entre les diverses poblacions i la manca d'anàlisis moleculars per a les mostres catalanes, preferim ser cauts i utilitzar nomenclatura oberta en la nostra atribució específica.

ABSTRACT

Presence of two different species of *Theodoxus* Montfort, 1810 (Gastropoda: Neritidae) in Catalonia.—It is currently considered that a single species of *Theodoxus* (Gastropoda: Neritidae), *Theodoxus fluviatilis*, is present in Catalonia. Here we report the presence of another species, distinct from *T. fluviatilis*, in two localities from el Montsià (province of Tarragona, Catalonia, Spain). We tentatively assign these populations to *Theodoxus cf. meridionalis*, a species that, until recently, was considered to be restricted to Sicily and North Africa. Most recently, it has been concluded, based on preliminary reported molecular analyses, that *T. meridionalis* is also widely distributed in the Iberian Peninsula, where it had been only previously reported by a few authors without supporting descriptions or figures. The shell and operculum of the Catalan samples assigned to *T. cf. meridionalis* are here compared, both qualitatively and morphometrically, with *T. meridionalis* from Sicily, as well as with material of *T. fluviatilis* from the Iberian Peninsula and elsewhere in Europe. Our work reveals that *T. meridionalis* can be distinguished from *T. fluviatilis* based on morphological features, particularly opercular proportions and morphology. The previously unrecognized species from southern Catalonia resembles *T. meridionalis* from Sicily in the presence on the inner side of the operculum of both apophysis (rib) and pseudoapophysis (peg), even if the latter is less developed. We conclude that the studied specimens from southern Catalonia belong to the same species that is present in the Valencian Country, previously identified as *Theodoxus baeticus* and/or *Theodoxus velascoi*, but currently attributed to *T. meridionalis* based on recent molecular results. Until the latter are published in detail, it is not possible to evaluate whether these populations from the Iberian Levant belong to the same species as those from Sicily or are distinct at the (sub)species rank. Given the geographic distance between the various populations and the lack of molecular analyses for the Catalan samples, we prefer to be cautious and use open nomenclature in our species assignment.

© Associació Catalana de Malacologia (2016)

Introduction

The genus Theodoxus

The genus *Theodoxus* Montfort, 1810 (Gastropoda: Neritidae) is a diverse clade of freshwater (and sometimes brackish) gastropods with direct development that are distributed across Europe, South-

western Asia and North Africa (Bandel, 2001; Bunje & Lindberg, 2007). Usually classified separately from other neritids in a different tribe (i.e., Theodoxini Bandel, 2001; e.g., see Bank, 2011), other authors distinguish this genus at the subfamily (Theodoxinae; Bandel, 2001) or even family (Theodoxidae; Bandel, 2008) rank. Paleontological data indicate that the genus *Theodoxus* is recorded since the Paleocene (Bandel, 2001, 2008), and molecular analyses further suggest that its current diversity is the result of vicariance events that took place during the Miocene (with the divergence of six major

* Autor corresponent.

Adreça electrònica: david.m.alba@icp.cat

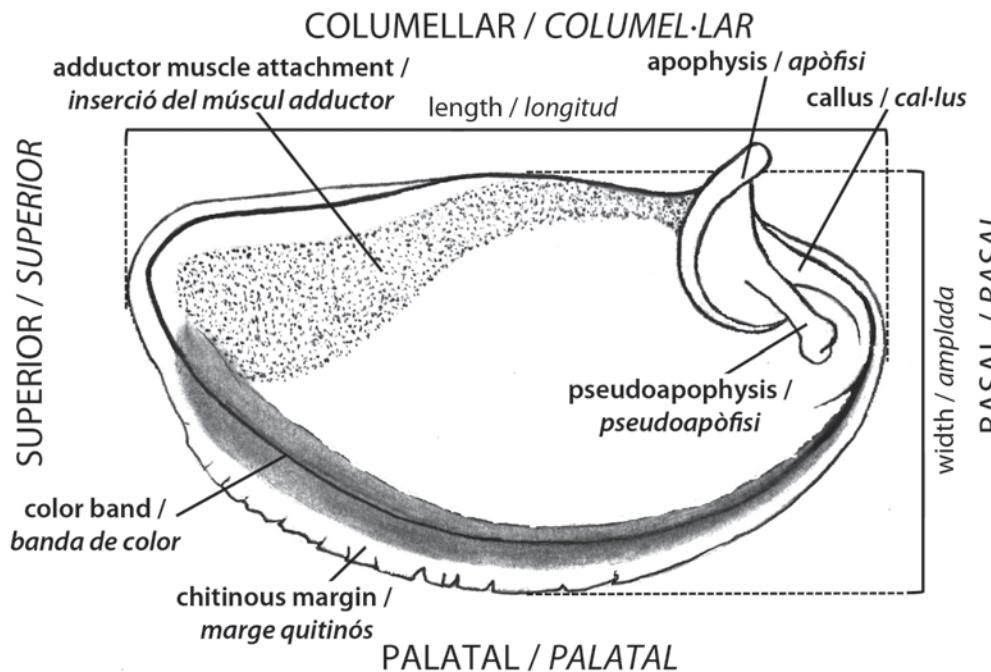


Figure 1. Opercular nomenclature of the Neritidae, depicted on a drawing of the inner side of the operculum of *Theodoxus meridionalis*, based on the literature (Papp, 1953; Fechter & Falkner, 1990; Krijnen, 1997; Uneputty, 2007; Glöer & Pešić, 2015) and with further refinements by the authors.

Figura 1. Nomenclatura opercular dels Neritidae, indicada en un dibuix de la cara interna de l'opercle de *Theodoxus meridionalis*, a partir de la literatura (Papp, 1953; Fechter & Falkner, 1990; Krijnen, 1997; Uneputty, 2007; Glöer & Pešić, 2015) i amb clarificacions addicionals dels autors.

clades following the breakup of the Tethys Sea), coupled with the subsequent divergence among each of the extant lineages (Bunje & Lindberg, 2007).

Members of genus *Theodoxus* are characterized by a lowly coiled and small (usually <1 cm) shell with less than 3 whorls, and a D-shaped operculum (Bandel, 2001, 2008). Given the great intraspecific variability in shell shape and coloration patterns in many species of *Theodoxus*, opercular features constitute an important tool for discriminating between them (e.g., Glöer & Pešić, 2015). The operculum articulates with the shell muscle and the columellar lip through the opercular hinge, which according to Bandel (2001, 2008) is constituted by an internal 'ridge' that may be accompanied by a 'knob', 'peg' or 'apophysis'. Papp (1953: pl. 1 fig. 18) referred to these structures respectively as 'Rippe' (German for 'rib') and 'Apophyse' (German for 'apophysis'), whereas Fechter & Falkner (1990: p. 114) referred to both structures as apophyses, further distinguishing between 'costilla' (Spanish for 'rib') for the long one and 'cono' (Spanish for 'cone') for the short. In turn, Krijnen (1997) respectively termed these two structures 'apophysis' (for the ridge or rib) and 'pseudoapophysis' (for the knob or peg) in neritids as a whole. The latter terminology is employed hereinafter (see Figure 1), although in several more recent works about *Theodoxus* these structures are also termed 'rib' and 'knob' (Zettler *et al.*, 2004) or 'rib' and 'peg' (Glöer & Pešić, 2015: figs 1–2), respectively. The latter authors figured in great detail the inner side of the operculum of *Theodoxus*, and regarding the apophysis they distinguished between the 'rib' in strict sense (the thickened margin of the apophysis) and the 'rib shield' (its non-thickened portion). According to Krijnen (1997), in neritids a 'pustulous callosity' can also be present at the base of the apophysis, which corresponds to the 'Lamelle' (German for 'lamella') of Papp (1953) and the 'callus' of Glöer & Pešić (2015).

Two different extant subgenera of *Theodoxus* are distinguished (Baker, 1923; Papp, 1953; Bandel, 2001; Bank, 2013), *Theodoxus* s.s. and *Theodoxus (Neritaea)* Roth, 1855, with *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758) and *Theodoxus jordani* (Sowerby 1832) being their respective type species. These two subgenera purportedly differ in features of the radula and the operculum (namely, the presence of a pseudoapophysis in *Neritaea*; Bandel, 2001). However, the distinction of the two subgenera based on opercular morphology is not well substantiated (Bandel, 2001). This is illustrated by *Theodoxus meridionalis* (Philippi, 1836), which is included in the nominotypical subgenus (Bandel, 2001; Bank, 2013) in spite of possessing a distinct pseudoapophysis at the base of the opercular ridge (Bandel, 2001;

Zettler & Richard, 2003), unlike in *T. fluviatilis*, where this structure is very reduced to generally absent (Papp, 1953; Fechter & Falkner, 1990; Bodon & Giovannelli, 1995; Bandel, 2001, 2008; Zettler & Richard, 2004; Zettler *et al.*, 2004; Glöer & Pešić, 2012, 2015; Marković *et al.*, 2014). The molecular phylogenetic analysis performed by Bunje & Lindberg (2007) was unable to conclusively reject a sister-taxon relationship between the clade including *T. meridionalis* and that including *Theodoxus (Neritaea)* spp., although it showed that, as currently conceived, *Theodoxus* s.s. is most likely paraphyletic (irrespective of the subgenus in which *T. meridionalis* is included). In any case, the usefulness of opercular morphology for distinguishing among *Theodoxus* species is well attested in the literature (e.g., Dagan, 1971; Glöer & Pešić, 2015).

The diversity of Theodoxus in the Iberian Peninsula

Until very recently, five to six species of *Theodoxus* s.s. were reported from the Iberian Peninsula (e.g., Bank, 2011; Welter-Schultes, 2012): the type species of the genus, *Theodoxus (T.) fluviatilis*, which is widely distributed in Spain, Portugal, and elsewhere in Europe (Falkner *et al.*, 2001; Bunje, 2005), and also present in the Near East and even North Africa (Glöer & Pešić, 2012, 2015); *Theodoxus (T.) baeticus* (Lamarck, 1822), a purportedly endangered species from Southern Iberia (Andalusia, Murcia and the Valencian Country; Martínez-Ortí *et al.*, 2005a, 2009a; Martínez-Ortí & Robles, 2008; Welter-Schultes, 2012) and also reported from the island of Mallorca (Beckmann, 2007); *Theodoxus (T.) hispalensis* (E. von Martens, 1879) from Andalusia, distinguished as a valid species by some authors (Bank, 2011, 2013), but considered a likely junior subjective synonym of *T. baeticus* by others (Martínez-Ortí & Robles, 2008; Martínez-Ortí *et al.*, 2009a); *Theodoxus (T.) elongatus* (Morelet, 1854), from Portugal and Western Iberian Peninsula; and *Theodoxus (T.) velascoi* (Graells, 1846) and *Theodoxus (T.) valentinus* (Graells, 1846), two purportedly critically endangered species (*T. valentinus* is currently considered extinct; Martínez-Ortí in Ramos, 2014; Martínez-Ortí *et al.*, 2015; Martínez-Ortí, 2015) from a small area in the Valencian Country (Robles *et al.*, 1996; Martínez-Ortí & Robles, 1996; Pujante *et al.*, 1998; Martínez-Ortí, 1998; Martínez-Ortí *et al.*, 2005b,c, 2009b,c; Martínez-Ortí, 2007) which, in the past, have been considered either synonymous (Gasull, 1971; Robles *et al.*, 1996; Martínez-Ortí & Robles, 1996; Bank, 2011, 2013; Martínez-Ortí, 2015) or distinct from one another (Martínez-Ortí & Robles, 2003; Martínez-Ortí *et al.*, 2005b,c, 2009b,c; Martínez-Ortí, 2007; Welter-Schultes, 2012). Most recently, in a pre-

liminary report of molecular results in a conference proceedings volume, Martínez-Ortí *et al.* (2015) concluded that only three species of *Theodoxus* are present in the Iberian Peninsula: *T. fluviatilis*, *T. valentinus* (recently extinct), and *T. meridionalis* (see also Martínez-Ortí in Ramos, 2014; Martínez-Ortí, 2015). According to these authors, all other nominal taxa previously erected on the basis of *Theodoxus* material from Iberia should be considered junior synonyms of one of these three species, with *T. meridionalis* being the species most widely distributed (including Portugal and the Balearic Islands).

Of all the nominal species of *Theodoxus* reported from the Iberian Peninsula, only *T. fluviatilis* has long been considered to be present in Catalonia (Haas, 1929; Bech, 1990; Alba *et al.*, 2011). Published citations of this species from Catalonia include the provinces of Girona (Chía, 1893; Rosals, 1916; Haas, 1916; Bofill *et al.*, 1921; Margalef, 1946; Casadevall *et al.*, 1985; Bech, 1990) as well as Tarragona (Bofill i Poch, 1921, 1924; Font Quer, 1921; Haas, 1924, 1929; Vidal Abarca & Suárez, 1985; Escobar i Arcarese, 1985; Bros i Catón & Bech i Taberner, 1989; Bech, 1990; Oscoz *et al.*, 2004; Quiñonero Salgado & López Soriano, 2014). Bofill i Poch (1921: p. 94) identified the species from the “Aequia Mare del Camp” in Amposta as “a *Theodoxia*, surely *T. fluviatilis*”, but remarked that it was “similar in appearance to some of the Valentian region” (our translation from the original in Catalan), located south from Catalonia. The locality is a little ambiguous, although it might correspond to an old canal located north from Deltebre. Bofill i Poch’s (1921) species assignment was confirmed in a subsequent paper, in which the same author (Bofill i Poch, 1924: p. 100) reported the species as “*Theodoxia fluviatilis* L., var.”. Font Quer (1921: p. 178, our translation from the original in Catalan) was more explicit when referring to Bofill’s finds, by noting that, in this area, there is “a var. [sic] of *Theodoxia fluviatilis* L., remarkable by its lesser breadth and greater height that determine a globulous appearance, which recalls the forms from Valencia”. However, subsequent reports of *T. fluviatilis* from that area did not remark on the purported distinctiveness of this ‘variety’.

A couple of years ago, with the aim of synthesizing all available (published and unpublished) citations of *Theodoxus* in Catalonia, we began to examine in detail specimens collected in the southern part of the country. We were able to identify two well distinct morphs: one generally resembled *T. fluviatilis*, whereas the other strikingly differed from this species (not only in coloration pattern, but also in shell and operculum morphology). In accordance to Bofill i Poch’s (1921, 1924) previous accounts, this second morph more closely resembled some *Theodoxus* populations from the Valencian Country. A comparison with published descriptions and iconography of other European species led us to conclude that this morph likely belongs to *T. meridionalis*, which until recently was known to inhabit Sicily and Tunisia (Kristensen, 1986; Cossignani & Cossignani, 1995; Bodon & Giovannelli, 1995; Zettler & Richard, 2003; Bunje & Lindberg, 2007; Zettler & Van Damme, 2010; Welter-Schultes, 2012). The few old reports of this species from the Iberian Peninsula (Pérez Arcas, 1861; Martorell y Peña & Bofill y Poch, 1888) were questioned (Vidal Abarca & Suárez, 1985) or dismissed (e.g., Bank, 2011) by subsequently workers, until Martínez-Ortí *et al.* (2015) recently concluded that this species is indeed very widely distributed across Iberia. Given that Martínez-Ortí *et al.* (2015) only published their results in a conference proceedings volume (see also a dictum from the Spanish Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente: Ramos, 2014), it is difficult to evaluate their conclusions in detail, but it is clear that these authors are including in *T. meridionalis* those populations from the Valencian Country (see also Martínez-Ortí, 2015) and Mallorca (Balearic Islands) that were previously assigned to *T. baeticus* (e.g., Martínez-Ortí *et al.*, 2005a; Beckmann, 2007). Hereafter we follow such a species assignment for these populations, albeit only tentatively (*Theodoxus cf. meridionalis*), pending the publication in detail of these authors’ results. In this paper, we describe two *Theodoxus* populations from el Montsià, and compare them with *T. fluviatilis*, *T. meridionalis* from Sicily, and *T. cf. meridionalis* from the

Valencian Country, in order to discern the taxonomic identity of the former. We do not intend to provide a revision of Iberian *Theodoxus*, but merely to show conclusively that in Catalonia there is a previously unrecognized species of the genus, different from *T. fluviatilis*.

Materials and methods

Studied material and comparative sample

Studied material. The material described in this paper includes shells and opercula of *Theodoxus* from the following two localities:

- Ullals de Baltasar (Amposta, el Montsià, Tarragona, Spain) [31T BF90], 1 m; 2002 DMA leg.; 7/6/2003, LP leg.; 18/9/2004, AT leg.; 30/12/2008, 15/11/2014, JC & GG leg.
- Manantials de la Carrova (Amposta, el Montsià, Tarragona, Spain) [31T BF91], 5 m; 18/9/2004, AT leg.; 16/10/2004, AT, DMA & LP leg.; 14/10/2006, AT & DMA leg.; 8/12/2008, 5/12/2015, JC & GG leg.

To our knowledge, *Theodoxus* had not been previously reported from Manantials de la Carrova. In contrast, Quiñonero Salgado & López Soriano (2014) reported *T. fluviatilis* from Ullals de Baltasar—Arconada (2003) also mentioned the presence of *Theodoxus* in this locality, but did not provide a species assignment. Quiñonero Salgado & López Soriano (2014) noted that they had been recently unable to find *T. fluviatilis* alive in the whole Ebro Delta, including the Ullals de Baltasar. Until 2008, a population of *Theodoxus* was alive in a secondary drainage canal of the Ullals de Baltasar, which was subsequently destroyed during the ‘restoration’ works that were performed there. However, in 2014 we verified that several small populations still survive within the surroundings of this area. Regarding the Manantials de la Carrova, living specimens of *Theodoxus* were very abundant until 2006 close to a natural spring where people regularly collect water, but only a few empty shells were located at the same spot in 2008. Even though this population is currently extinct, at least a couple of small populations still survive in nearby upwellings close to a drainage canal within the same area. Other spots of the same drainage canal are inhabited by *Theodoxus fluviatilis*.

Comparative sample. The comparative sample used in this paper for metrical comparisons includes shells and, for some samples, opercula of both *T. meridionalis* and *T. fluviatilis* from the following localities:

- *T. meridionalis*: Anapo River at the necropolis of Pantalica (Sortino, Sicily) [33S WB0210], 200 m; 5/1/2014, JC & GG leg. The species had been previously reported from this locality (Zettler & Richard, 2003; Bunje & Lindberg, 2007).
 - *T. meridionalis*: Cefalù, drainage stream of a medieval laundry (Palermo, Sicily) [33S VC1410], 2 m; 30/12/2013, JC & GG leg. The species had been previously reported from this locality (Zettler & Richard, 2003; Bunje & Lindberg, 2007).
 - *T. meridionalis*: Ciane River, 5 km SW of Syracuse (Sicily) [33S WB2200], 3 m; 6/1/2014, JC & GG leg. Collected under underwater stones and logs. This provenance may be assimilated to the type locality of the species (streams of Sicily near Syracuse) according to Philippi (1844).
 - *T. fluviatilis*: Manantial de Vargas, Maleján (Zaragoza, Spain) [30T XM2031], 500 m; 8/7/2009, JC & GG leg.
 - *T. fluviatilis*: Manantial de Argadir, Deza (Soria, Spain) [30T WL8191], 900 m; 11/7/2009, JC & GG leg.
 - *T. fluviatilis*: Asasp, drainage stream of an upwelling (Asasp-Arros, Pyrénées-Atlantiques, France) [30T YN9476], 272 m; 11/07/2014, JC & GG leg.
 - *T. fluviatilis*: Ebro River at l’Assut de Xerta (Tivenys, el Baix Ebre, Tarragona, Spain) [31T BF8833], 10 m; 2/2000, 18/9/2004, 2/6/2007, AT leg.; 16/10/2004, DMA leg.; 15/7/2009, X. Martí leg.
- Shells and/or opercula from the following localities were also inspected but not included in the metrical comparisons:
- *T. cf. meridionalis*: Fuente del Toro (l’Alcúdia de Veo, la Plana Baixa, Castellón, Spain) [30S YK2621], 440 m; 21/8/2006, DMA leg.

- *T. cf. meridionalis*: Fuente de los 50 Caños (Segorbe, l'Alt Palància, Castellon, Spain) [30S YK1515], 320 m; 21/8/2006, DMA leg.
- *T. cf. meridionalis*: Sueras, laundry and surroundings (Sueras, la Plana Baixa, Castellon, Spain) [30S YK2826], 300 m; 21/8/2006, DMA leg.
- *T. cf. meridionalis*: Manantial de Castro (Sueras, la Plana Baixa, Castellon, Spain) [30S YK2524], 400 m; 21/8/2006, DMA leg.
- *T. cf. meridionalis*: Font de Sant Miquel (Viver, l'Alt Palància, Castellon, Spain) [30S YK0422], 660 m; 6/12/2001, JC & GG leg.
- *T. cf. meridionalis*: Albaida (la Vall d'Albaida, Valencia, Spain) [30S YJ1502]; seven specimens housed in the Museu de Ciències Naturals de Barcelona (MZB 81 8802, No. 36 of Martorell's Collection; see Martorell y Peña & Bofill y Poch, 1888), identified as "Neritina meridionalis" according to the museum label.
- *T. fluviatilis*: Irrigation canal parallel to road TV-3401 at km 7 (Deltebre, el Baix Ebre, Tarragona, Spain) [31T CF01], 1 m; 9/1999, DMA leg. Only empty shells were dragged.
- *T. valentinus*: Los Santos River (l'Alcúdia de Crespins, la Costera, Valencia, Spain) [30S YJ0817], 160 m; 30/3/2013, 6/1/2015, JC & GG leg. Only empty shells were present on the river bottom. The species had been previously reported from this locality (Gasull, 1971; Martínez-Ortí *et al.*, 2005b, 2009b).
- *T. hispalensis*: Guadajoz (Seville, Spain) [30S TG7064], 40 m; JC & GG leg., 27/3/2013. These specimens were collected in the area of the type locality of the nominal taxon *T. hispalensis* ("Guadalquivir near Seville"), where this taxon is considered to inhabit (Welter-Schultes, 2012). However, following Martínez-Ortí *et al.* (2015), this nominal taxon has an uncertain taxonomic identity.

Systematics. In the Systematics section, we provide a short list of synonyms that refer to previous reports from southern Catalonia attributable to the same taxon as the described material. Other reports of this taxon from other areas (including those covered in the comparative sample), as well as other reports of *Theodoxus* from the study area that might be attributable instead to *T. fluviatilis* (e.g., Bros i Catón & Bech i Taberner, 1989), are therefore excluded from the list of synonyms.

Measurements and metrical comparisons

Two shell measurements (length and breadth) were taken with a caliper to the nearest 0.1 mm, whereas two opercular measurements (length and breadth) were taken by means of a stereomicroscope with an ocular micrometer, also to the nearest 0.1 mm. For both shells and opercula, a shape index of length/breadth was computed. Comparisons between the studied and comparative samples for the two computed indices were visually inspected by means of boxplots and performed using analysis of variance (ANOVA), with post-hoc pairwise comparisons (Bonferroni's method). To take size-scaling into account, allometric regressions (least-squares) with log-transformed variables (using natural logarithms) were computed. Allometric grade shifts between groups were tested by means of analysis of covariance (ANCOVA). All statistical analyses were performed with SPSS v. 17, by grouping several samples into three different groups (except for descriptive statistics): one including the specimens from the two studied Catalan localities; another including the specimens of *T. meridionalis* from the Sicilian localities; and a third one, including specimens of *T. fluviatilis* from the four measured populations.

Systematics

Phylum MOLLUSCA Cuvier, 1795

Class GASTROPODA Cuvier, 1795

Subclass NERITIMORPHA Golikov et Starobogatov, 1975

Order CYCLONERITIMORPHA Bandel et Frýda, 1999

Superfamily NERITOIDEA Rafinesque, 1815

Family NERITIDAE Rafinesque, 1815

Subfamily NERITINAE Rafinesque, 1815

Tribe THEODOXINI Bandel, 2001

Genus *Theodoxus* Montfort, 1810

Subgenus *Theodoxus* Montfort, 1810

Theodoxus (Theodoxus) cf. meridionalis (Philippi, 1836)

(Figures 2–3)

1921: *Theodoxia fluviatilis* (Linnaeus, 1758): Bofill i Poch, p. 94.

1921: *Theodoxia fluviatilis* var.: Font Quer, p. 178.

1924: *Theodoxia fluviatilis* var.: Bofill i Poch, p. 100.

2014: *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758): Quiñonero Salgado & López Soriano, pp. 121–122, fig. 2L.

Type material. In the original description, no type of *T. meridionalis* was designated, and although a specimen was figured (Philippi, 1836: p. 159, pl. IX fig. 13), we are not aware of where the material was housed.

Type locality. According to the original description (Philippi, 1836: pp. 159–160), the type locality of *T. meridionalis* would simply be "streams of Sicily", but subsequently the same author (Philippi, 1844: p. 138) specified "streams of Sicily near Syracuse" (our translations from the originals in Latin).

Studied material. Shells and opercula from Ullals de Baltasar and Manantials de la Carrova (Amposta, el Montsià, Catalonia, Spain; see Materials and methods for further details).

Description of the studied material. Dextral, solid, globulous and lowly coiled-shell (up to 3 whorls) that is wider than high: maximum recorded length is 6.9 mm; maximum recorded breadth is 9.0 mm; average length/breadth index is 0.8 (range 0.7–0.9). The aperture is vaguely semicircular, with a curved, sharp and indistinct outer lip, and a straight columellar margin. The latter is covered by a whitish and semicircular to crescent-shaped callus that is flat and more extensively developed toward its basal portion. The shell coloration is constituted by a dark (brownish to purple) and more or less irregular zig-zag pattern, superimposed on a light green to ochre background, and occasionally disrupted at growth lines. The shell surface is quite smooth and rather glossy in fresh specimens, in which it is often locally eroded away at certain points, especially at the protoconch and the first whorl.

The operculum is calcareous and semioval, about twice longer (higher) than broad, and broader toward its basal portion: maximum recorded length is 4.3 mm; maximum recorded breadth is 2.3 mm; average length/breadth index is close to 2.0 (range 1.8–2.2). Its outer surface displays discernible growth lines and is beige to grayish in color, except for a reddish band that flanks its palatal border. On the inner side, the operculum displays a light gray coloration, except for the intense red color band (more conspicuous than from the outer side), which originates close to the top and progressive tapers toward the bottom along the palatal edge of the operculum. Although it may display some irregularities, most of the inner opercular surface is rather flat, except for a distinct muscular attachment surface for the left adductor, which extends on the upper and columellar portions of the operculum and displays a lower relief than the rest of the inner opercular surface. On the bottom portion of the inner side of the operculum, there is a distinct and moderately thickened callus, and on top of it there is a coiled apophysis (or rib) with a moderately developed pseudoapophysis (or peg) on its basal portion.

Measurements. Descriptive statistics for shell and operculum measurements in the studied and comparative samples are reported in Table 1.

Comparisons. The shell morphology of the described specimens (Figure 2) resembles that of *T. meridionalis* from Sicily (Figure 4), as well as that of *T. cf. meridionalis* from Castellon (Figure 5), including overall shell proportions and the presence of a crescent-shaped columellar callus that is widest toward the lower half of the aperture. The coloration of the Sicilian specimens (Figure 4; see also Kristensen, 1986: figs. 5–6; Cossignani & Cossignani, 1995: figs. p. 31; Bodon & Giovannelli, 1995: figs. 20–22; Zettler & Richard, 2003: fig.

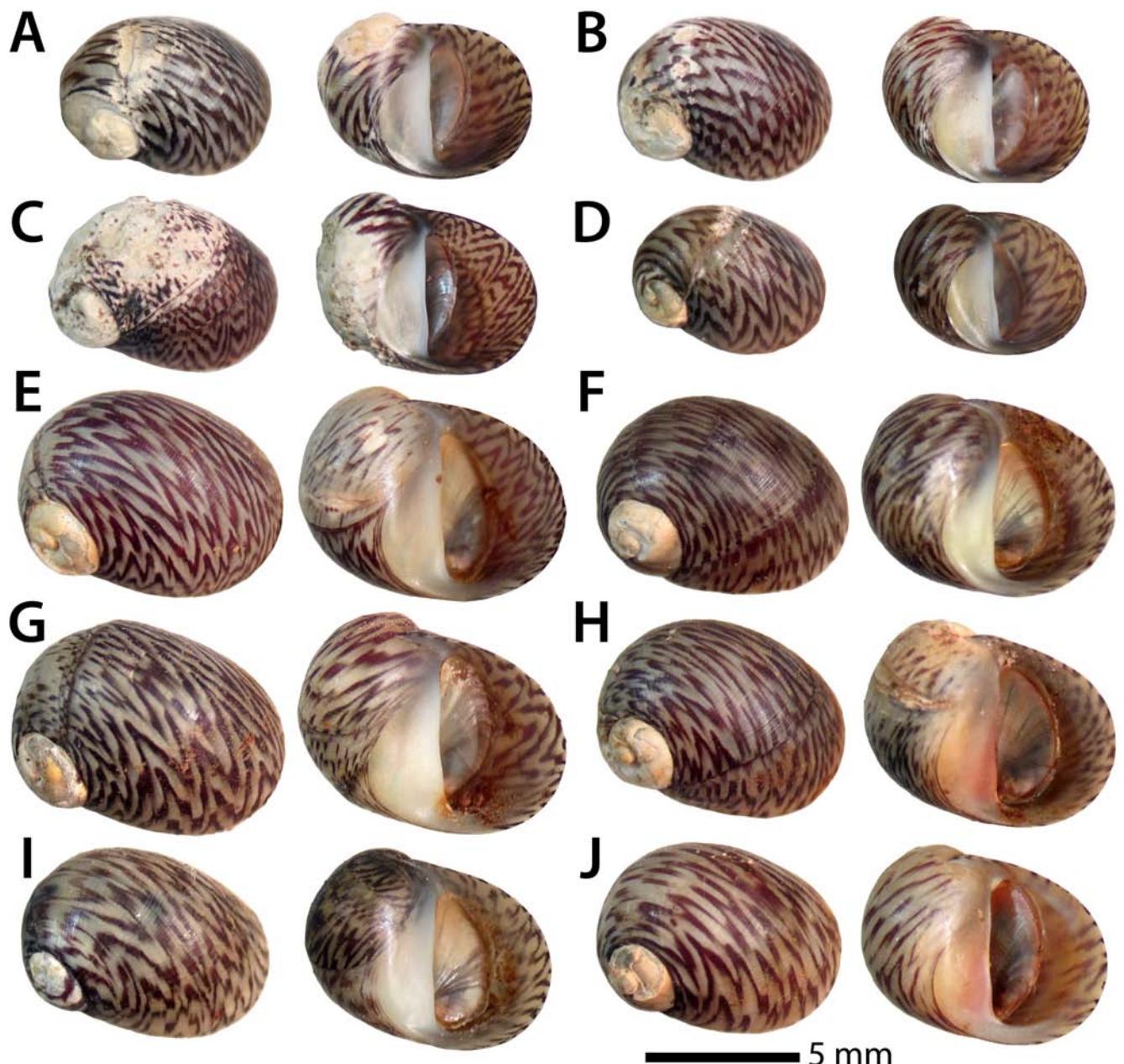


Figure 2. Shells of *Theodoxus* cf. *meridionalis* from Ullals de Baltasar (A–D) and Manantials de la Carrova (E–J).

Figura 2. Conquilles de *Theodoxus* cf. *meridionalis* dels Ullals de Baltasar (A–D) i els Manantials de la Carrova (E–J).

4; Welter-Schultes, 2012: fig. p. 38) differs from that of the specimens described from Catalonia (Figure 2) in the frequently higher degree of disruption of the zig-zag pattern, particularly in some specimens in which the greenish background color is almost completely obliterated in large portions of the shell surface and becomes uniform black or purple. This is also observed in specimens of *T. cf. meridionalis* from Castellon in the Iberian Peninsula (Figure 5), which are sometimes uniformly dark or purple, or may show different degrees of disruption and/or obliteration of the zig-zag pattern. Despite the considerable degree of variability in shell coloration, the zig-zag pattern observed in the described specimens and other shells of *T. meridionalis* and *T. cf. meridionalis* differs from the characteristic coloration pattern displayed by specimens of *T. fluviatilis* from Catalonia and elsewhere (Figures 6–7). Specimens of the latter species from Catalonia (Figure 6) display a generally dark brown to purple design superimposed on a greenish, ochre or whitish background, but the pattern is characteristically constituted by more or less irregular streaks that are roughly parallel to growth lines and which, when disrupted, tend to form irregularly-shaped lacunae instead of a zig-zag pattern. When other populations of *T. fluviatilis* are taken into account (Figure 7; see also Zettler & Richard, 2004: fig. 4; Zettler et

al., 2004: figs. 6–7; Zettler, 2008: figs. 19a–f, 20a–f, 21a–f, 22a–f, 23a–f, 24a–f; Glöer & Pešić, 2015: figs. 13–23), coloration patterns are more variable, with some specimens displaying lacunae that tend to fuse into transverse wide bands, and others even being uniformly dark. However, the zig-zag pattern displayed by the described specimens is not observed in *T. fluviatilis*. Furthermore, specimens of the latter species (Figures 6–7) differ from the described specimens (Figure 2) and other studied populations of *T. meridionalis* (Figure 4) and *T. cf. meridionalis* (Figure 5) in the morphology of the shell (which appears less globulous and more wider relative to height) as well as by the shape of the columellar callus (which is narrower, less distinctly crescent-shaped, and more expanded towards its apical portion). Finally, the described specimens can be readily distinguished, based on shell morphology, from *T. valentinus* (Figure 8), which displays an elevated and subturruculate shell, with a characteristic groove-like depression that is very conspicuous along the last whorl and further results in an undulating external lip of the aperture (Figure 8; see also Graells, 1846: figs. 31–34; Fechter & Falkner, 1990: fig. 13 p. 114; Martínez-Ortí et al., 2005b: figs. p. 335, 2009b: fig. p. 277; Martínez-Ortí, 2007: fig. p. 69; Welter-Schultes, 2010: fig. p. 30). As for the operculum, the described specimens (Figure 3) more closely

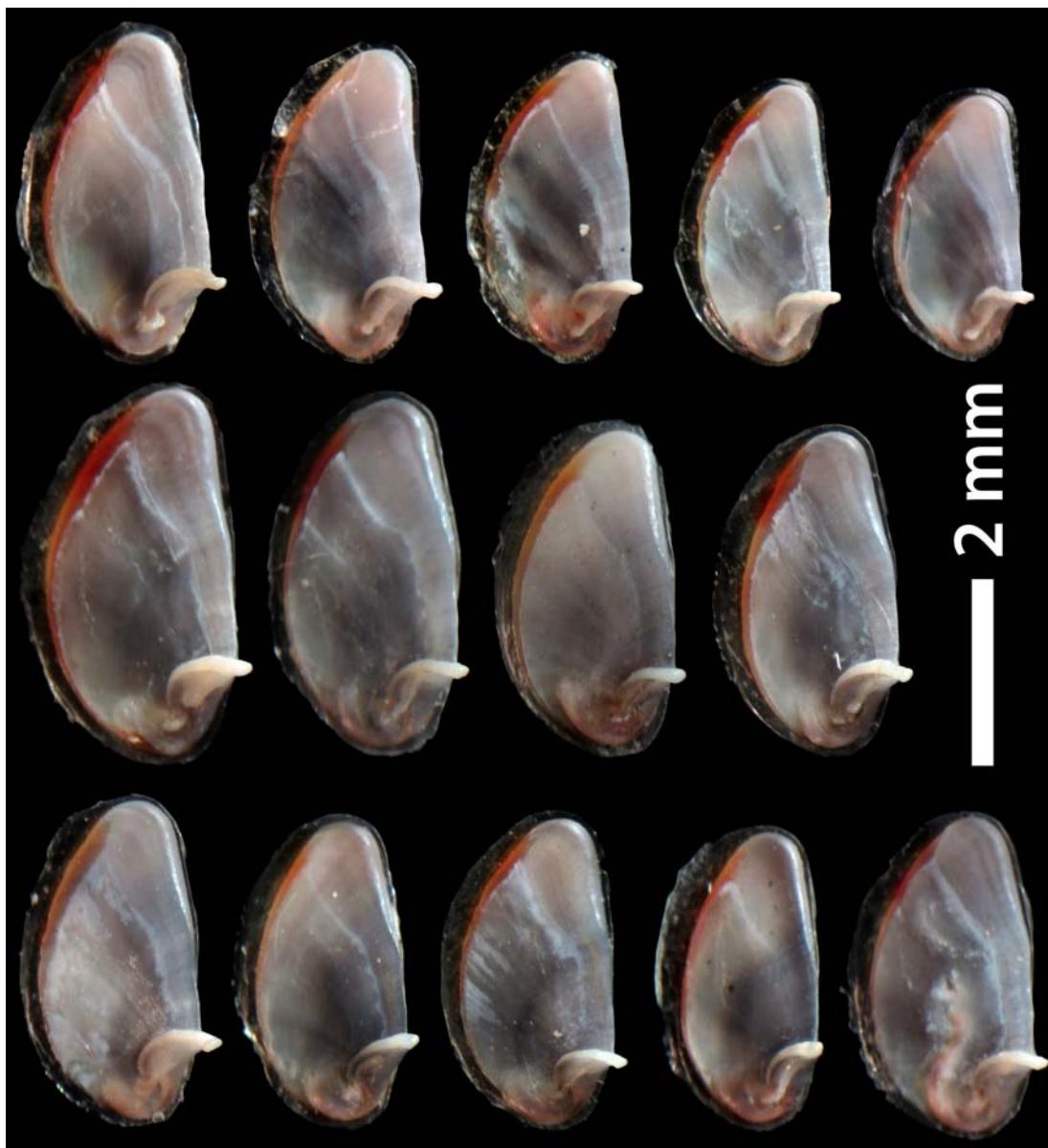


Figure 3. Opercula of *Theodoxus cf. meridionalis* from Ullals de Baltasar.

Figura 3. Opercles de *Theodoxus cf. meridionalis* dels Ullals de Baltasar.

resemble those of *T. meridionalis* from Sicily (Figure 9), and differ from those of *T. fluviatilis* (Figure 10), in the intensely colored red band along its palatal margin (inconspicuous or only a little pinkish in *T. fluviatilis*) and, especially, in the presence of a distinct pseudoapophysis at the base of the apophysis (see Figure 11 for a more detailed comparative view among the several populations). Even though, in the studied specimens, the apophysis is narrower and the pseudoapophysis is less developed than in specimens of *T. meridionalis* from Sicily (see also Bandel, 2001; Zettler & Richard, 2003: fig. 4f), it is noteworthy that the latter structure is virtually absent in all the studied specimens of *T. fluviatilis* (see also Papp, 1953: pl. 1 figs. 13–16; Fechter & Falkner, 1990: fig. a p. 115; Bodon & Giovannelli, 1995; Bandel, 2001, 2008; Zettler *et al.*, 2004: figs. 6–7; Zettler, 2008: figs. 19g, 20g, 21g, 22g, 23g, 24g; Glöer & Pešić, 2012: fig. 3c, 2015: figs. 24–34; Marković *et al.*, 2014: fig. 2).

With regard to morphometric comparisons between *T. cf. meridionalis* from Catalonia, *T. meridionalis* from Sicily, and *T. fluviatilis*, ANOVA results for length/breadth indices (see descriptive statistics in Table 2 and boxplots in Figure 12) indicate significant differences at $p<0.001$ for both the shell ($F=53.22$) and the operculum ($F=189.78$). Post-hoc pairwise comparisons indicate that, in spite of considerable overlap, the three groups significantly differ from one another. Thus, *T. fluviatilis* displays a relatively broader shell than both *T. cf. meridionalis* ($p<0.001$) and *T. meridionalis* ($p<0.001$), but the specimens from Sicily also display on average a relatively narrower shell than those from Catalonia ($p<0.01$; Figure 12A). With regard to oper-

culum proportions (Figure 12B), differences are more clear-cut, in the sense that there is only a slight overlap between *T. fluviatilis*, on the one hand, and both *T. cf. meridionalis* and *T. meridionalis* on the other. The former therefore displays (on relative terms) a significantly broader operculum than the specimens from both Catalonia ($p<0.001$) and Sicily ($p<0.001$), whereas, in contrast, the two latter groups do not differ from one another at all ($p=1.000$).

To further investigate the reliability of shape ratios for distinguishing between species, we also investigated size-scaling effects by means of allometry (which takes into account non-linear variation of shape relative to size). Allometric regressions of log-transformed shell breadth vs. length for (Table 3; Figure 13A) show considerable overlap between the scatter of points of the three groups, although *T. meridionalis* from Sicily tends to display on average a relatively narrower shell than *T. fluviatilis*; *T. cf. meridionalis* from Catalonia displays a similar but less marked tendency (thus being somewhat intermediate in shell proportions). Our numerical results (Table 3) indicate isometric shell proportions (i.e., linear shape change relative to size, so that allometric slopes do not statistically differ from unity when 95% confidence intervals are considered) for *T. cf. meridionalis* from Catalonia, but not for *T. meridionalis* from Sicily (which shows a slightly negative allometric relationship; i.e., shells become progressively narrower in relative terms at increasing shell sizes) or *T. fluviatilis* (which shows a slightly positive allometry). ANCOVA results for the three groups simultaneously confirm that there are significant differences in allometric slope between the in-

Table 1. Descriptive statistics of the shell and opercular measurements in the studied and comparative samples of this work.
Taula 1. Estadística descriptiva de les mesures de la conquilla i de l'opercle en les mostres estudiades i de comparació d'aquest treball.

Shell length / Longitud de la conquilla						
Taxon / Tàxon	Sample / Mostra	N	Mean / Mitjana	SD	95% CI	Range / Rang
<i>T. cf. meridionalis</i>	Manantials de la Carrova	30	5.54	0.71	5.27 – 5.81	4.3 – 6.9
<i>T. cf. meridionalis</i>	Ullals de Baltasar	20	4.60	0.32	4.45 – 4.75	4.0 – 5.3
<i>T. meridionalis</i>	Cefalù	24	4.42	0.39	4.25 – 4.58	3.9 – 5.6
<i>T. meridionalis</i>	Anapo River (Sortino)	27	5.13	0.46	4.95 – 5.31	4.5 – 6.3
<i>T. meridionalis</i>	Ciane River (Syracuse)	20	4.66	0.41	4.46 – 4.85	4.0 – 5.0
<i>T. fluviatilis</i>	Manantial de Argadir	28	4.17	0.28	4.06 – 4.28	3.8 – 4.7
<i>T. fluviatilis</i>	Asasp	30	5.11	0.37	4.97 – 5.25	4.5 – 6.0
<i>T. fluviatilis</i>	Manantial de Vargas	24	3.85	0.46	3.66 – 4.05	3.2 – 4.9
<i>T. fluviatilis</i>	Ebro River at Tivenys	30	4.83	0.54	4.63 – 5.03	3.9 – 6.3
Shell breadth / Amplada de la conquilla						
Taxon / Tàxon	Sample / Mostra	N	Mean / Mitjana	SD	95% CI	Range / Rang
<i>T. cf. meridionalis</i>	Manantials de la Carrova	30	7.43	0.98	7.07 – 7.80	5.4 – 9.0
<i>T. cf. meridionalis</i>	Ullals de Baltasar	20	5.97	0.46	5.75 – 6.18	5.1 – 7.0
<i>T. meridionalis</i>	Cefalù	24	5.69	0.50	5.48 – 5.90	5.0 – 7.0
<i>T. meridionalis</i>	Anapo River (Sortino)	27	6.35	0.56	6.13 – 6.57	5.6 – 7.6
<i>T. meridionalis</i>	Ciane River (Syracuse)	20	6.17	0.48	5.94 – 6.39	5.5 – 7.1
<i>T. fluviatilis</i>	Manantial de Argadir	28	5.88	0.39	5.73 – 6.03	5.1 – 6.5
<i>T. fluviatilis</i>	Asasp	30	7.05	0.60	6.83 – 7.27	5.9 – 8.4
<i>T. fluviatilis</i>	Manantial de Vargas	24	5.07	0.67	4.79 – 5.35	4.0 – 6.7
<i>T. fluviatilis</i>	Ebro River at Tivenys	30	6.93	0.84	6.62 – 7.25	5.6 – 9.1
Shell length/breadth / Longitud/amplada de la conquilla						
Taxon / Tàxon	Sample / Mostra	N	Mean / Mitjana	SD	95% CI	Range / Rang
<i>T. cf. meridionalis</i>	Manantials de la Carrova	30	0.75	0.04	0.73 – 0.76	0.69 – 0.85
<i>T. cf. meridionalis</i>	Ullals de Baltasar	20	0.77	0.05	0.75 – 0.80	0.70 – 0.94
<i>T. meridionalis</i>	Cefalù	24	0.78	0.03	0.77 – 0.79	0.71 – 0.82
<i>T. meridionalis</i>	Anapo River (Sortino)	27	0.81	0.02	0.80 – 0.81	0.78 – 0.85
<i>T. meridionalis</i>	Ciane River (Syracuse)	20	0.75	0.03	0.74 – 0.77	0.70 – 0.80
<i>T. fluviatilis</i>	Manantial de Argadir	28	0.71	0.03	0.70 – 0.72	0.66 – 0.79
<i>T. fluviatilis</i>	Asasp	30	0.73	0.02	0.72 – 0.74	0.68 – 0.78
<i>T. fluviatilis</i>	Manantial de Vargas	24	0.76	0.04	0.75 – 0.78	0.71 – 0.85
<i>T. fluviatilis</i>	Ebro River at Tivenys	30	0.70	0.04	0.68 – 0.71	0.64 – 0.84
Operculum length / Longitud de l'opercle						
Taxon / Tàxon	Sample / Mostra	N	Mean / Mitjana	SD	95% CI	Range / Rang
<i>T. cf. meridionalis</i>	Manantials de la Carrova	8	3.44	0.25	3.23 – 3.65	2.9 – 3.7
<i>T. cf. meridionalis</i>	Ullals de Baltasar	47	3.40	0.33	3.30 – 3.50	2.7 – 4.3
<i>T. meridionalis</i>	Cefalù	25	3.42	0.30	3.29 – 3.54	3.0 – 4.2
<i>T. meridionalis</i>	Anapo River (Sortino)	27	3.85	0.33	3.72 – 3.98	3.2 – 4.6
<i>T. meridionalis</i>	Ciane River (Syracuse)	20	3.56	0.26	3.44 – 3.68	3.2 – 4.0
<i>T. fluviatilis</i>	Manantial de Argadir	28	3.18	0.21	3.09 – 3.26	2.7 – 3.5
<i>T. fluviatilis</i>	Asasp	30	3.87	0.30	3.75 – 3.98	3.3 – 4.6
<i>T. fluviatilis</i>	Manantial de Vargas	24	2.82	0.51	2.61 – 3.04	1.8 – 3.9
<i>T. fluviatilis</i>	Ebro River at Tivenys	12	3.68	0.36	3.45 – 3.92	3.4 – 4.5
Operculum breadth / Amplada de l'opercle						
Taxon / Tàxon	Sample / Mostra	N	Mean / Mitjana	SD	95% CI	Range / Rang
<i>T. cf. meridionalis</i>	Manantials de la Carrova	8	1.68	0.18	1.52 – 1.83	1.3 – 1.9
<i>T. cf. meridionalis</i>	Ullals de Baltasar	47	1.80	0.18	1.75 – 1.86	1.3 – 2.3
<i>T. meridionalis</i>	Cefalù	25	1.76	0.16	1.69 – 1.82	1.5 – 2.1
<i>T. meridionalis</i>	Anapo River (Sortino)	27	2.04	0.18	1.97 – 2.11	1.7 – 2.4
<i>T. meridionalis</i>	Ciane River (Syracuse)	20	1.93	0.18	1.84 – 2.01	1.6 – 2.3
<i>T. fluviatilis</i>	Manantial de Argadir	28	1.83	0.14	1.78 – 1.88	1.5 – 2.0
<i>T. fluviatilis</i>	Asasp	30	2.41	0.21	2.33 – 2.49	2.1 – 2.9
<i>T. fluviatilis</i>	Manantial de Vargas	24	1.73	0.30	1.60 – 1.86	1.1 – 2.4
<i>T. fluviatilis</i>	Ebro River at Tivenys	12	2.11	0.19	2.00 – 2.23	1.9 – 2.5
Operculum length/breadth / Longitud/amplada de l'opercle						
Taxon / Tàxon	Sample / Mostra	N	Mean / Mitjana	SD	95% CI	Range / Rang
<i>T. cf. meridionalis</i>	Manantials de la Carrova	8	2.06	0.09	1.99 – 2.13	1.95 – 2.23
<i>T. cf. meridionalis</i>	Ullals de Baltasar	47	1.88	0.06	1.87 – 1.90	1.80 – 2.08
<i>T. meridionalis</i>	Cefalù	25	1.95	0.08	1.91 – 1.98	1.80 – 2.11
<i>T. meridionalis</i>	Anapo River (Sortino)	27	1.89	0.06	1.86 – 1.91	1.77 – 2.05
<i>T. meridionalis</i>	Ciane River (Syracuse)	20	1.86	0.13	1.80 – 1.91	1.65 – 2.31
<i>T. fluviatilis</i>	Manantial de Argadir	28	1.74	0.06	1.71 – 1.76	1.58 – 1.83
<i>T. fluviatilis</i>	Asasp	30	1.61	0.05	1.59 – 1.62	1.54 – 1.73
<i>T. fluviatilis</i>	Manantial de Vargas	24	1.63	0.06	1.60 – 1.65	1.50 – 1.79
<i>T. fluviatilis</i>	Ebro River at Tivenys	12	1.74	0.07	1.69 – 1.79	1.62 – 1.86

Abbreviations: N, sample size; SD, standard deviation; CI, confidence interval.

Notes: Lengths and breadths in millimeters (mm).

Abreviatures: N, mida mostra; SD, desviació estàndard; CI, interval de confiança.

Notes: Longitius i amplades en mil·límetres (mm).

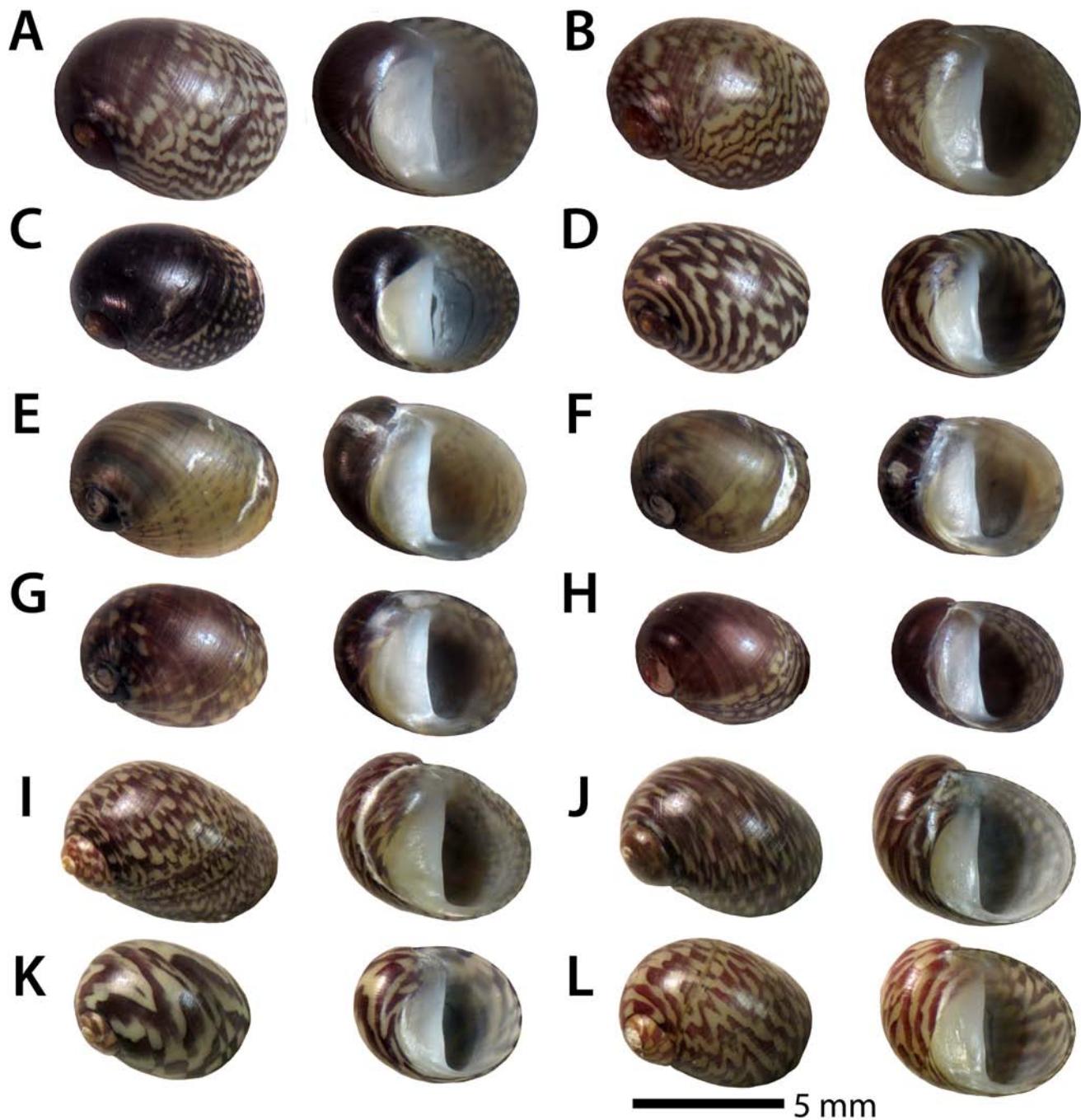


Figure 4. Shells of *Theodoxus meridionalis* from Anapo River at Sortino (A–D), Cefalù (E–H), and Ciane River (Syracuse; I–L), in Sicily.

Figura 4. Conquilles de *Theodoxus meridionalis* del riu Anapo a Sortino (A–D), Cefalù (E–H), i el riu Ciane (Síracusa; I–L), a Sicília.

Table 2. Descriptive statistics of shape indices (length/breadth) for the shell and operculum in the three groups investigated by means of statistical analyses (ANOVA, ANCOVA and allometric regression) in this work.

Taula 2. Estadística descriptiva dels índexs de forma (longitud/amplada) per a la conquilla i l'opercle en els tres grups investigats mitjançant ànàlisis estadístiques (ANOVA, ANCOVA i regressions al-lomètriques) en aquest treball.

Shell length/breadth / Longitud/amplada de la conquilla					
Taxon / Tàxon	N	Mean / Mitjana	SD	95% CI	Range / Rang
<i>T. cf. meridionalis</i>	50	0.76	0.04	0.74 – 0.77	0.69 – 0.94
<i>T. meridionalis</i>	71	0.78	0.03	0.77 – 0.79	0.70 – 0.85
<i>T. fluviatilis</i>	112	0.72	0.04	0.71 – 0.73	0.64 – 0.85
Operculum length/breadth / Longitud/amplada de l'opercle					
Taxon / Tàxon	N	Mean / Mitjana	SD	95% CI	Range / Rang
<i>T. cf. meridionalis</i>	55	1.91	0.09	1.89 – 1.93	1.80 – 2.23
<i>T. meridionalis</i>	72	1.90	0.10	1.88 – 1.92	1.65 – 2.31
<i>T. fluviatilis</i>	94	1.67	0.08	1.65 – 1.68	1.50 – 1.88

Abbreviations as in Table 1.

Abreviatures com a la Taula 1.

vestigated groups ($p<0.001$), so that it is not possible to test whether there are differences in allometric intercept as well. When ANCOVA is performed by defining only two groups—*T. fluviatilis* vs. *T. (cf.) meridionalis*—no significant differences are found in slope ($p=0.061$) or intercept ($p=0.319$). Overall, our results for both shell shape ratios and allometric relationships suggest that, although *T. meridionalis* tends to display a narrower shell than *T. fluviatilis*, this tendency is not marked enough as to enable an unambiguous assignment of the Catalan populations.

With regard to allometric regressions of log-transformed operculum breadth vs. length (Table 3; Figure 13B), as for shell proportions there is also some overlap. However, it is noteworthy that the regression line of *T. cf. meridionalis* from Catalonia falls on the regression of *T. meridionalis* from Sicily, and that the regressions of both groups are well below that of *T. fluviatilis*. Furthermore, in the three groups the allometric slopes for the operculum do not statistically differ from unity, thereby implying isometry (i.e., the lack of non-linear shape variation relative to size). This means that morphometric

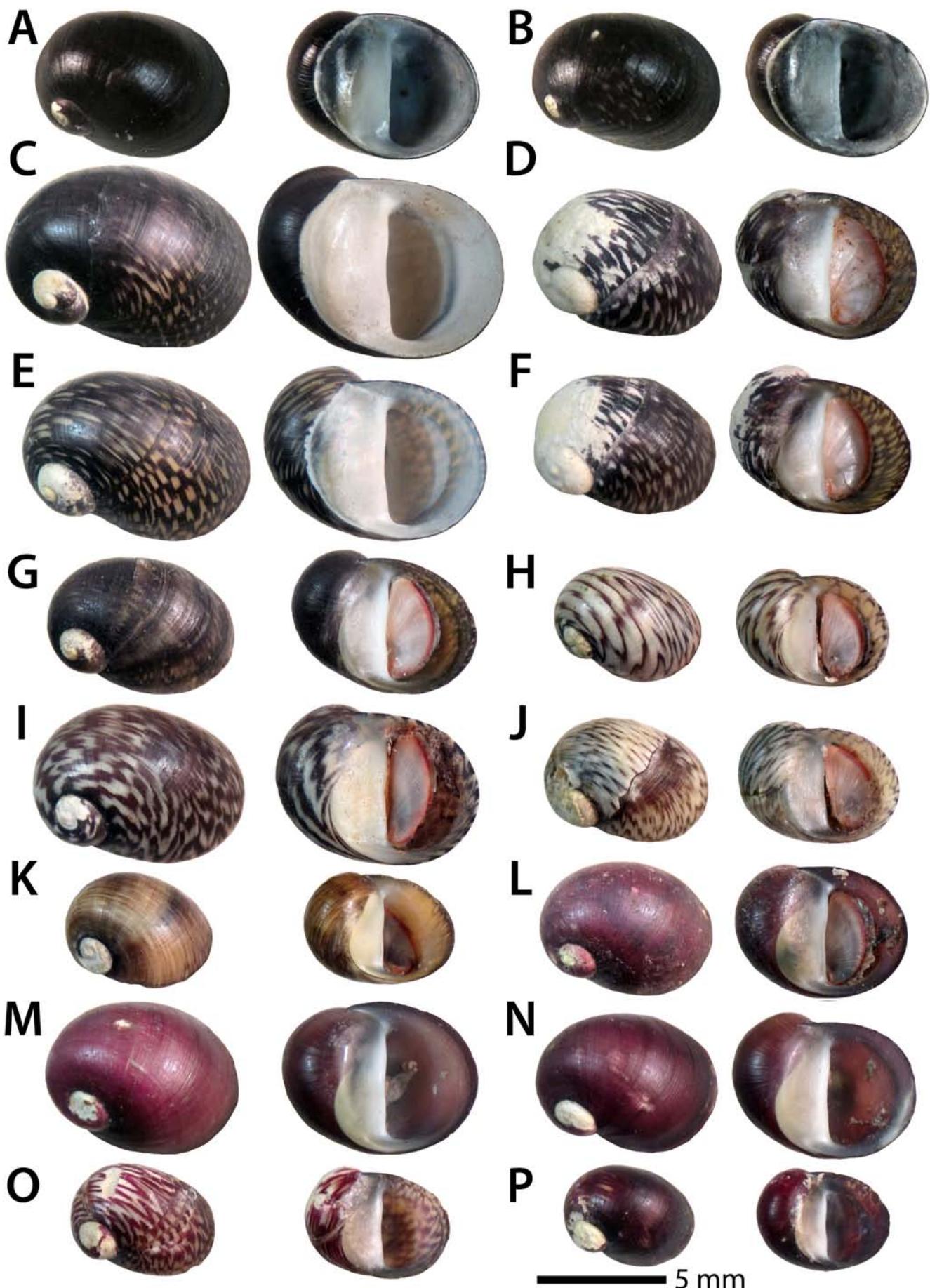


Figure 5. Shells of *Theodoxus cf. meridionalis* from Font de Sant Miquel (A–B), Fuente del Toro (C–G), Fuente de los 50 Caños (H–K), Sueras (L–N), and Manantial de Castro (O–P), in the province of Castellon (Valencian Country).

Figura 5. Conquilles de *Theodoxus cf. meridionalis* de la Font de Sant Miquel (A–B), la Fuente del Toro (C–G), la Fuente de los 50 Caños (H–K), Sueras (L–N), i el Manantial de Castro (O–P), a la província de Castelló (País Valencià).

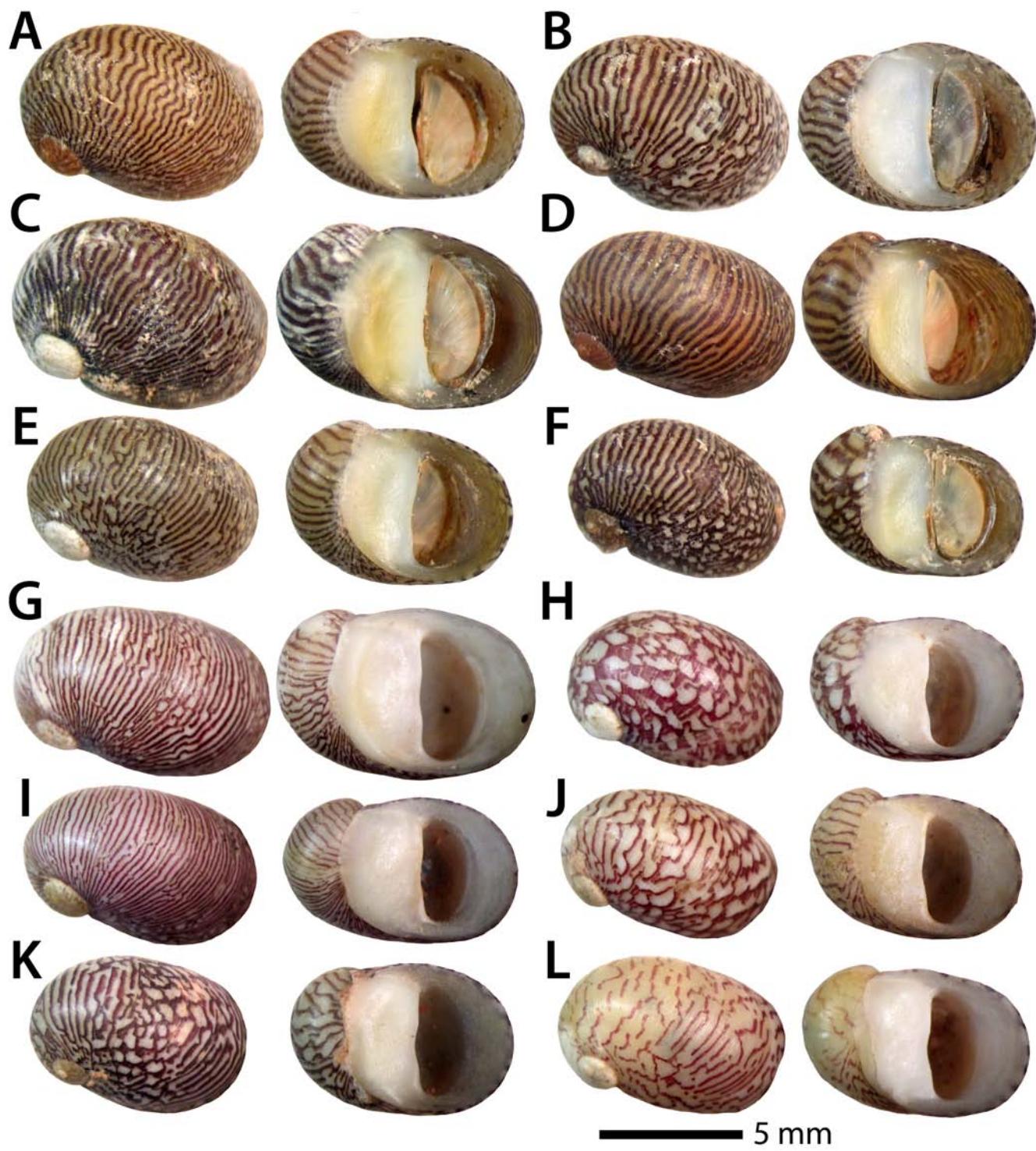


Figure 6. Shells of *Theodoxus fluviatilis* from the Ebro River at Tivenys (A–F) and an irrigation canal parallel to road TV-3401 km 7 (G–L).
Figura 6. Conquilles de *Theodoxus fluviatilis* de l'Ebre a Tivenys (A–F) i una sèquia paral-lela a la carretera TV-3401 km 7 (G–L).

Table 3. Allometric regressions of breadth vs. length of the shell and operculum (in mm) in the study and comparative samples of this work.

Taula 3. Regressions al-lomètriques d'amplada vs. longitud de la conquilla i de l'opercle (en mm) en les mostres d'estudi i de comparació d'aquest treball.

Sample / Mostra	Y	X	N	r	p	Slope	95% CI	Intercept	95% CI
<i>Theodoxus cf. meridionalis</i> (Catalonia)	In Shell breadth	In Shell length	50	0.934	<0.001	1.035	0.920 – 1.150	0.223	0.035 – 0.410
<i>Theodoxus meridionalis</i> (Sicily)	In Shell breadth	In Shell length	71	0.919	<0.001	0.819	0.735 – 0.903	0.527	0.396 – 0.658
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	In Shell breadth	In Shell length	112	0.946	<0.001	1.080	1.000 – 1.150	0.207	0.102 – 0.313
<i>Theodoxus cf. meridionalis</i> (Catalonia)	In Operculum breadth	In Operculum length	55	0.907	<0.001	1.012	0.882 – 1.142	-0.661	-0.820 – -0.502
<i>Theodoxus meridionalis</i> (Sicily)	In Operculum breadth	In Operculum length	72	0.893	<0.001	1.031	0.907 – 1.154	-0.680	-0.838 – -0.521
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	In Operculum breadth	In Operculum length	94	0.961	<0.001	0.998	0.938 – 1.057	-0.507	-0.579 – -0.435

Abbreviations: Y, dependent variable; X, independent variable; N, sample size; r, correlation coefficient; p, significance; CI, confidence interval.

Abreviatures: Y, variable dependent; X, variable independent; N, mida mostral; r, coeficient de correlació; p, significació; CI, interval de confiança; Slope, pendent al-lomètric; Intercept, tall amb ordenades.

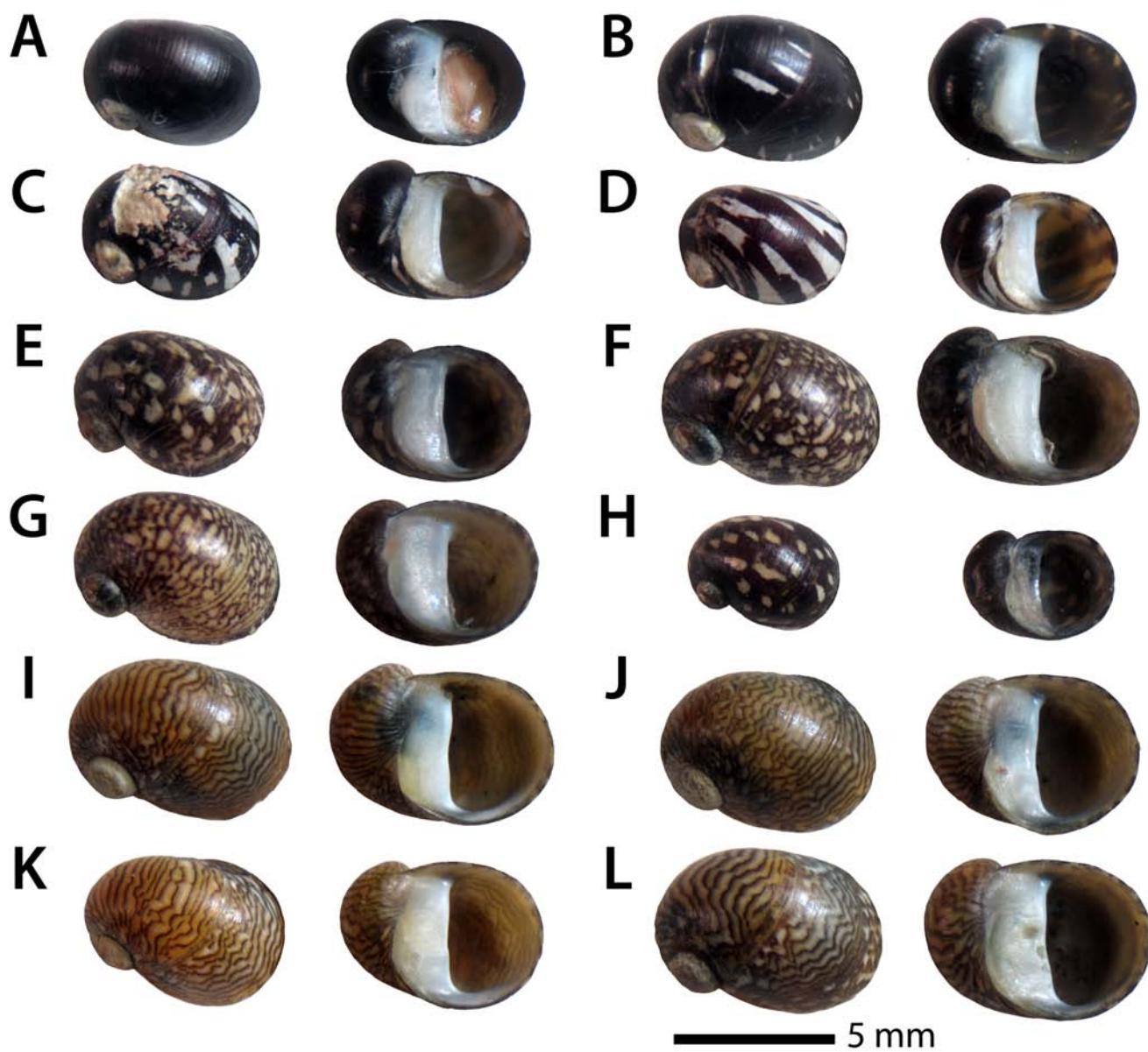


Figure 7. Shells of *Theodoxus fluviatilis* from Manantial de Argadir (A–D), Manantial de Vargas (E–H), and Asasp (I–L).

Figura 7. Conquilles de *Theodoxus fluviatilis* del Manantial de Argadir (A–D), el Manantial de Vargas (E–H), i Asasp (I–L).

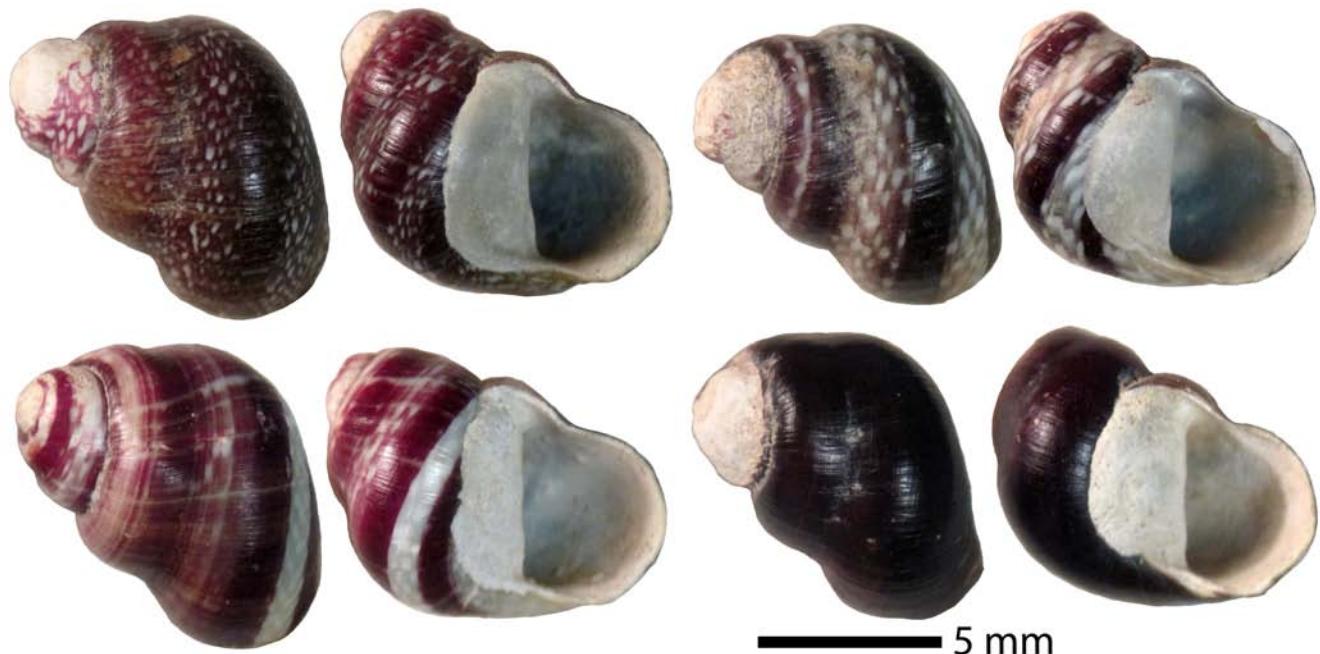


Figure 8. Shells of *Theodoxus valentinus* from Los Santos River.

Figura 8. Conquilles de *Theodoxus valentinus* del riu dels Sants.

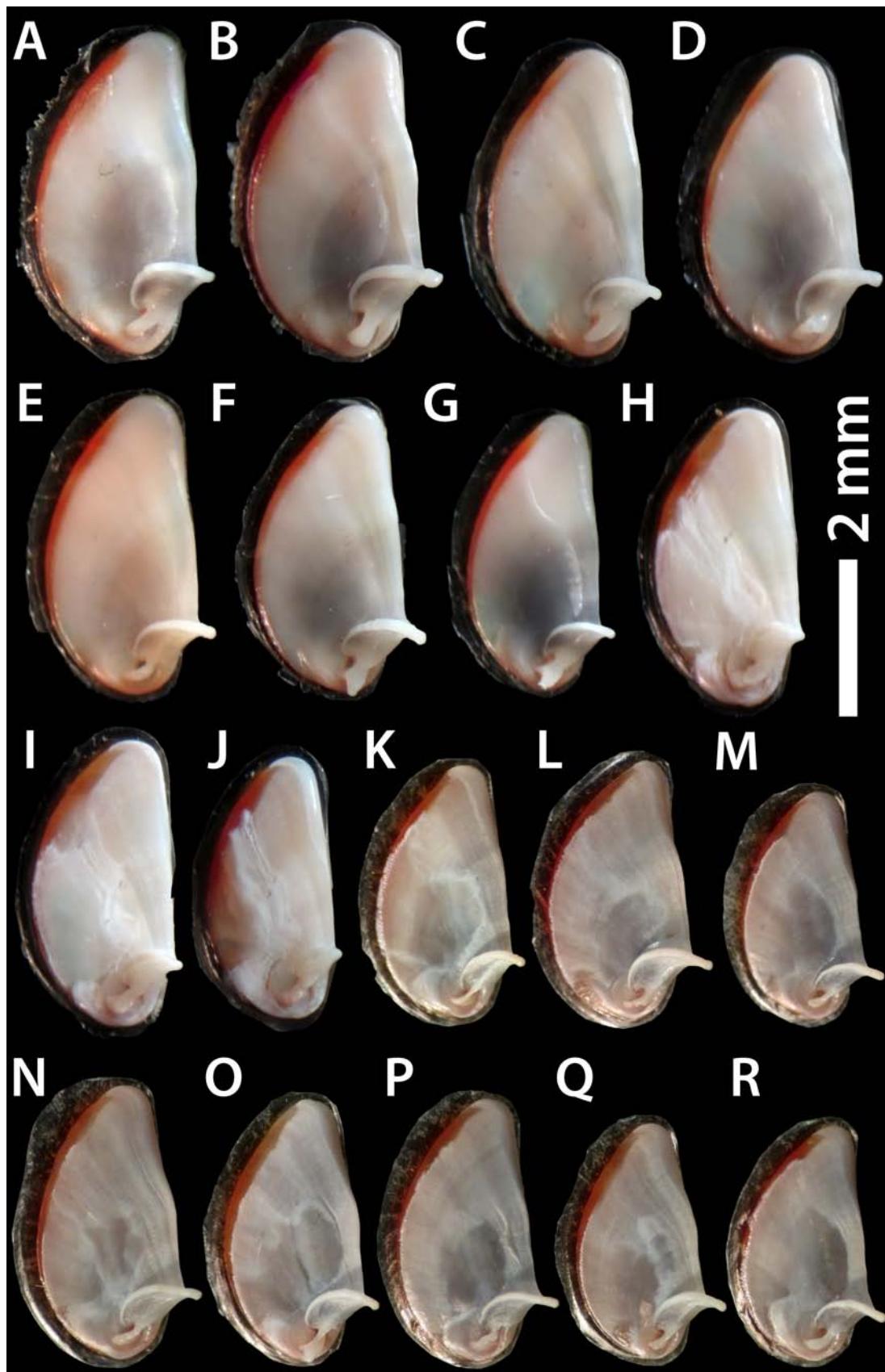


Figure 9. Opercula of *Theodoxus meridionalis* from Anapo River at Sortino (A–G), Cefalù (H–J), and Ciane River (K–R), in Sicily.
Figura 9. Opercles de *Theodoxus meridionalis* del riu Anapo a Sortino (A–G), Cefalù (H–J), i el riu Ciane (K–R), a Sicília.

comparisons of operculum proportions based on shape indices are not confounded by size-scaling effects at all, unlike in the case of shell proportions. This is further confirmed by ANCOVA results for the three groups together, which show that there are no differences in allometric slope ($p=0.884$), although unexpectedly differences in intercept also fail to be significant ($p=0.055$), apparently due to overlap in proportions between some specimens of *T. meridionalis* from Ciane River and those of *T. fluviatilis*. However, when ANCOVA is rerun with only two groups—*T. fluviatilis* vs. *T. (cf.) meridionalis*—

differences in slope are again non-significant ($p=0.550$), but differences in intercept are ($p<0.01$), thereby confirming that there is an allometric grade shift in opercular proportions between *T. fluviatilis* and the remaining analyzed groups. To sum up, our morphometric comparisons indicate that operculum proportions are a more clear-cut criterion than shell proportions for distinguishing between *T. fluviatilis* and *T. meridionalis*, and that the operculum proportions displayed *Theodoxus* from Catalonia described in this paper support their assignment to the latter.

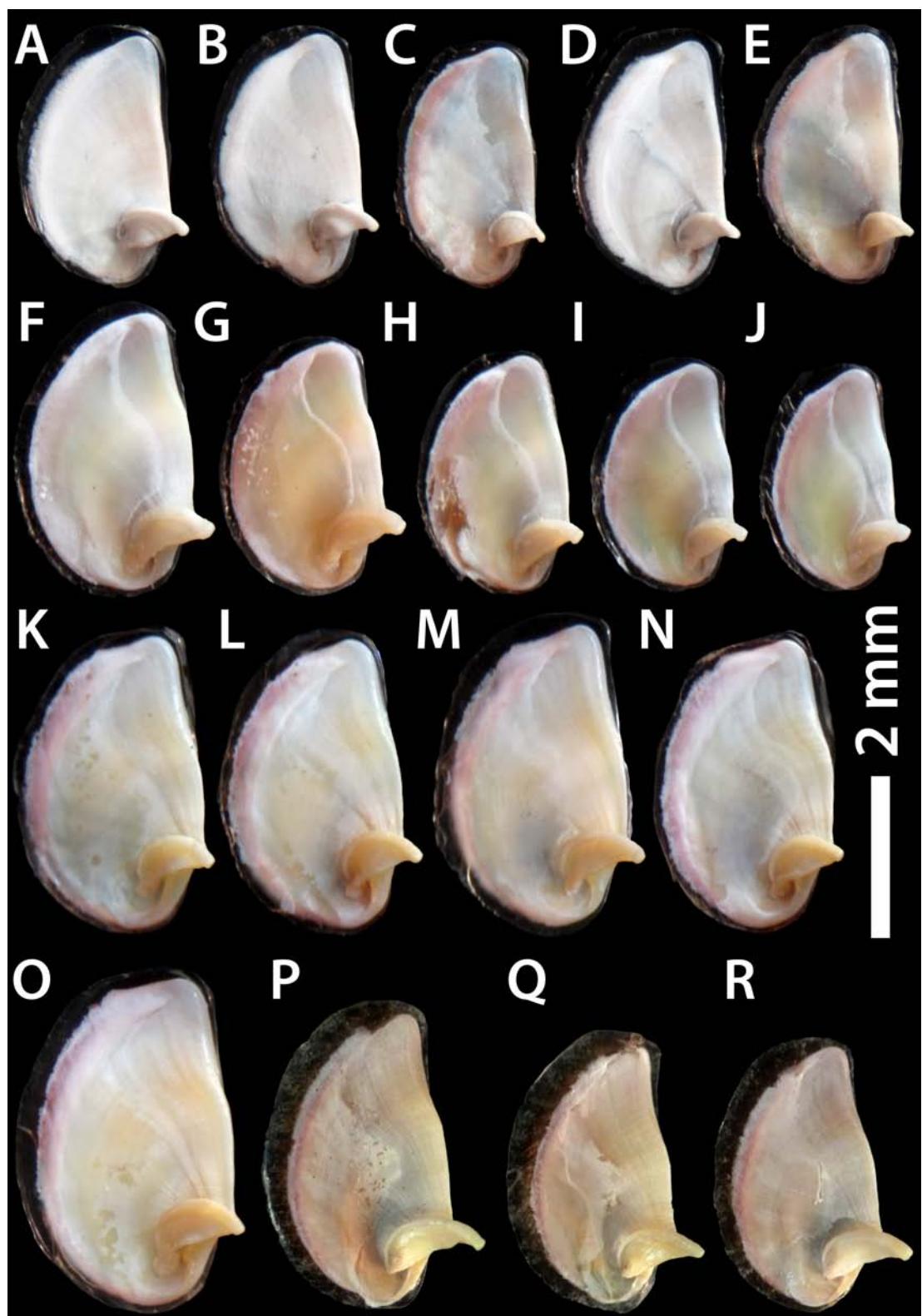


Figure 10. Opercula of *Theodoxus fluviatilis* from Manantial de Argadir (A–E), Manantial de Vargas (F–J), Asasp (K–O), and Tivenys (P–R).

Figura 10. Opercules de *Theodoxus fluviatilis* del Manantial de Argadir (A–E), el Manantial de Vargas (F–J), Asasp (K–O), i Tivenys (P–R).

Discussion

Some remarks on *Theodoxus* from the Iberian Peninsula

Besides providing interesting insight on the phylogeny of extant species of *Theodoxus*, the molecular analyses by Bunje & Lindberg (2007) evidenced the problems associated with the taxonomic attribution of Iberian *Theodoxus*. These authors showed that *T. meridionalis* from Sicily belongs to a different clade ('clade D') than *T. fluviatilis* ('clade B'), but also found that Iberian samples identified as *T. baeticus*, *T. valentinus* and *T. fluviatilis*, together with samples of *Theodoxus* sp. from Greece, clustered with the former. In particular, specimens assigned to *T. fluviatilis* from Castellon clustered with

specimens assigned to *T. baeticus* from Quart (Valencia), and successively with *T. baeticus* from Buñol La Jarra (Valencia) and *T. valentinus* from Massalavés (Valencia), whereas specimens purportedly of *T. fluviatilis* from Chella (Valencia) and Ayora (Valencia) clustered with those of *T. baeticus* from Anna (Valencia) and those of *T. valentinus* from Massalavés. Although some discrepancies between actual species trees and molecular ones are expected, these identifications of *T. fluviatilis* from Valencia were clearly at odds with molecular data (Bunje & Lindberg, 2007), indicating that these specimens had been likely misassigned. This led Bunje & Lindberg (2007) to conclude that *T. fluviatilis*, besides being the most widely distributed species of the genus (Bunje, 2005), was also a wastebasket taxon in which members from other lineages were frequently attributed. In

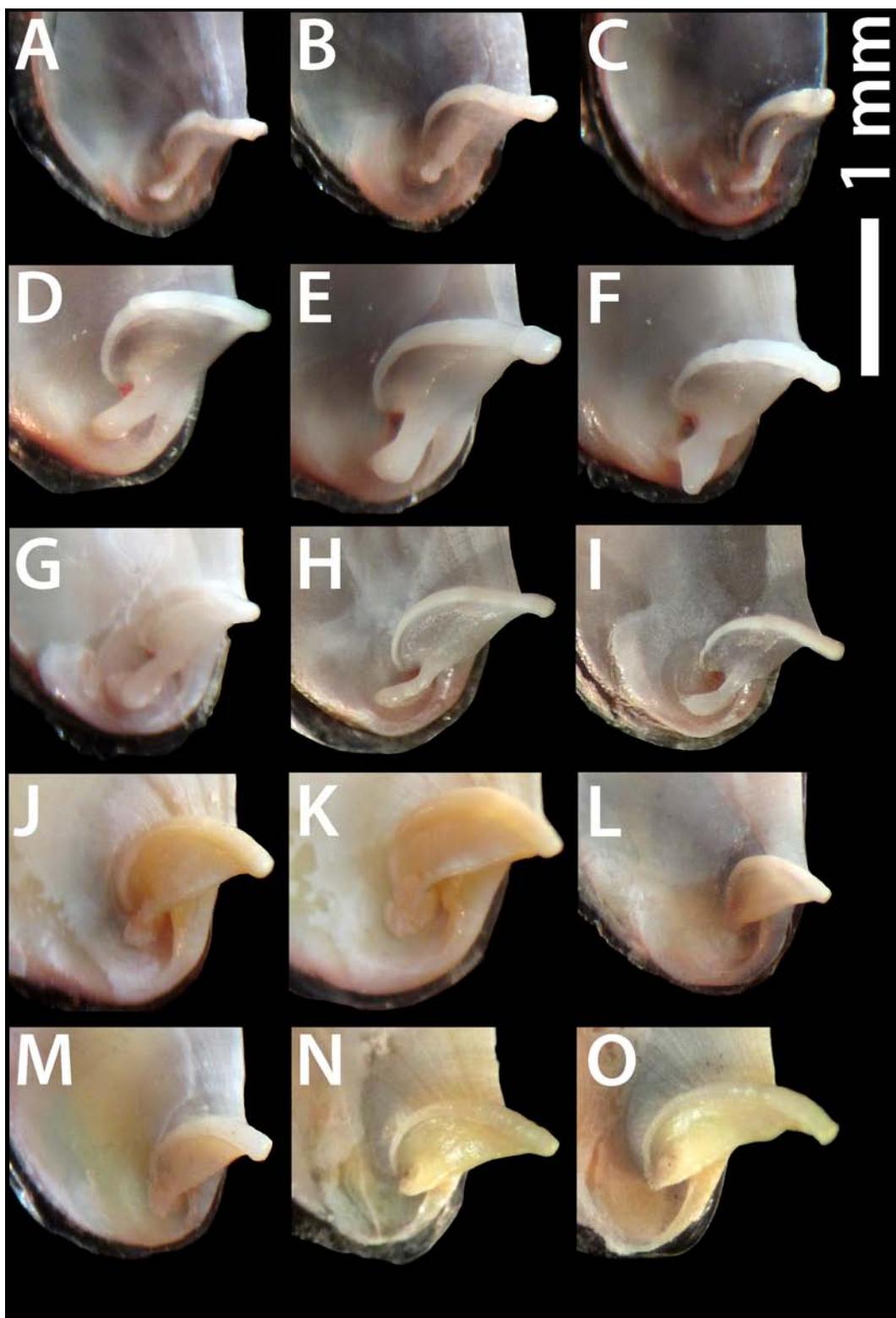


Figure 11. Comparison of the opercular hinge of *Theodoxus cf. meridionalis* from Catalonia (A–C, Ullals de Baltasar), *T. meridionalis* from Sicily (D–F, Anapo River at Sortino; G, Cefalù; H–I, Ciane River, Syracuse), and *Theodoxus fluviatilis* from France (J–K, Asasp) and Spain (L, Manantial de Argadir; M, Manantial de Vargas; N–O, Tivenys).

Figure 11. Comparacions de l'articulació de l'opercle de *Theodoxus cf. meridionalis* de Catalunya (A–C, Ullals de Baltasar), *T. meridionalis* de Sicília (D–F, riu Anapo a Sortino; G, Cefalù; H–I, riu Ciane, Siracusa), i *Theodoxus fluviatilis* de França (J–K, Asasp) i Espanya (L, Manantial de Argadir; M, Manantial de Vargas; N–O, Tivenys).

the absence of descriptions or figures of the analyzed samples (which are not customarily provided in this kind of molecular studies), it is not possible to fully evaluate, based on the literature, to what species these Iberian samples of *Theodoxus* actually belong. In the past, it was argued that specimens of *T. fluviatilis*, *T. baeticus*, *T. valentinus* and *T. velascoi* are “readily distinguished from one another by eye” (A. Martínez-Ortí, pers. comm. in Bunje & Lindberg, 2007: p. 384). However, a couple of years later Martínez-Ortí *et al.* (2009a) already concluded that the presence of *T. baeticus* in the Valencian Country required further confirmation by molecular studies. Most recently, it has been preliminarily claimed on molecular grounds (these results have been only published in a conference proceedings volume) that *T. fluviatilis*, *T. valentinus* and *T. meridionalis* are the only valid species of *Theodoxus* present in Iberia (Martínez-Ortí *et al.* 2015), so that

both *T. baeticus* and *T. velascoi* must be considered junior synonyms of other taxa.

Understandably in a preliminary report, Martínez-Ortí *et al.* (2015) did not clarify to what of the three above-mentioned species the other nominal taxa previously described in the Iberian Peninsula must be synonymized, although some additional details had been already provided by Martínez-Ortí in Ramos (2014). According to Martínez-Ortí *et al.* (2015), *T. meridionalis* would be the only species of the genus present in Portugal, thereby implying that *T. elongatus* is a junior synonym of the former. In contrast, based on their geographic distribution, *T. baeticus* and *T. hispalensis* (previously considered a likely junior synonym of the former by Martínez-Ortí and coauthors; Martínez-Ortí & Robles, 2008; Martínez-Ortí *et al.*, 2009; Bragado *et al.*, 2010) might be synonymous with either *T. flu-*

viatilis or *T. meridionalis*. In the case of *T. hispalensis*, the former possibility is favored by the lack of pseudoapophysis in the specimens included in our comparative sample, whereas the situation in much more complex for *T. baeticus*.

Vidal Abarca & Suárez (1985) and Bragado *et al.* (2010) included *T. baeticus* among the list of synonyms of *T. fluviatilis*, in agreement with Mermod's (1953) description of two possible syntypes of *T. baeticus* from Lamarck's collection housed at the Muséum de Genève. According to Mermod (1953: p. 155, fig. 169), the operculum of these specimens displays no pseudoapophysis, as in *T. fluviatilis* but unlike in *T. meridionalis*. The synonymy of *T. baeticus* with *T. fluviatilis* has been more recently confirmed by the molecular results of Martínez-Ortí in Ramos (2014: fig. 1), apparently based on samples from the type area. However, according to Martínez-Ortí *et al.* (2015), both *T. fluviatilis* and *T. meridionalis* are present in Andalusia, the latter further including some populations formerly attributed to *T. baeticus*. This would explain the description of the operculum of *T. baeticus* from SW Spain as displaying a thick apophysis with a short and denticulated pseudoapophysis (Fechter & Falkner, 1990: p. 114 and fig. e p. 115). Martínez-Ortí & Robles (2003: p. 179) further described the operculum of *T. baeticus* as having “two apophyses” or, more specifically (Martínez-Ortí & Robles, 2008: p. 481; see also Martínez-Ortí *et al.*, 2009a: p. 273; our translations from the originals in Spanish), “a semispiral apophysis and a short and curved rib that originates from the base of the apophysis and surrounds the operculum”. These descriptions might correspond to the opercular morphology described for *T. meridionalis*, both in this work and in the previous literature (Bandel, 2001; Zettler & Richard, 2003: fig. 4f). In short, although the nominal taxon *T. baeticus* (originally described based on specimens from Andalusia, probably Seville; Martínez-Ortí *et al.*, 2009a) appears to be a junior synonym of *T. fluviatilis* instead of *T. meridionalis*—otherwise, the nomen *T. baeticus* would take priority over *T. meridionalis*, since the former was described in 1822 and the latter in 1836—the former has been applied in the past to multiple populations currently attributed to *T. meridionalis* (Martínez-Ortí *et al.*, 2015; see also Martínez-Ortí in Ramos, 2014; Martínez-Ortí, 2015). This is particularly clear in the case of the populations from the Valencian Country previously assigned to *T. baeticus* (Gasull, 1971; Martínez-Ortí & Robles, 2003; Martínez-Ortí *et al.*, 2005a), including those that were molecularly characterized by Bunje & Lindberg (2007).

With regard to *T. velascoi*, this nominal species was originally described by Graells (1846) together with *T. valentinus* within the same work. These two species were subsequently synonymized by several authors (Gasull, 1971; Robles *et al.*, 1996; Martínez-Ortí & Robles, 1996; Bank, 2011, 2013), but considered distinct by others (Martínez-Ortí & Robles, 2003; Martínez-Ortí *et al.*, 2005b,c, 2009b,c; Bunje & Lindberg, 2007; Martínez-Ortí, 2007; Welter-Schultes, 2012). According to the original description, *T. valentinus* has a distinctive shell morphology (Graells, 1846: figs. 31–34; Fechter & Falkner, 1990: fig. 13 p. 114; Martínez-Ortí *et al.*, 2005b: figs. p. 335, 2009b: fig. p. 277; Martínez-Ortí, 2007: fig. p. 69; Welter-Schultes, 2012: fig. p. 30) compared with *T. velascoi* (Graells, 1846: figs. 25–30; Martínez-Ortí *et al.*, 2005c: figs. p. 337, 2009c: fig. p. 280). However, these differences in shell morphology might simply reflect intraspecific variability (two morphs of a single species), as implied by Fechter & Falkner (1990: fig. 12 p. 115), who only recognized *T. valentinus* as valid. Indeed, there has been considerable disagreement as to which is the correct name that should take precedence when the two nominal species erected by Graells (1846) are synonymized. Thus, Robles *et al.* (1996) and Martínez-Ortí & Robles (1996, 2003) apparently followed Gasull (1971) in considering that *T. velascoi* was the valid name, whereas, according to Bank (2011), *T. valentinus* would have priority. When two nominal taxa, originally described in the same publication, are synonymized, priority must be determined according to the Principle of the First Reviser (ICZN, 1999: Art. 24.2.1). To our knowledge, in this case the first reviser would be Gasull (1971), who included

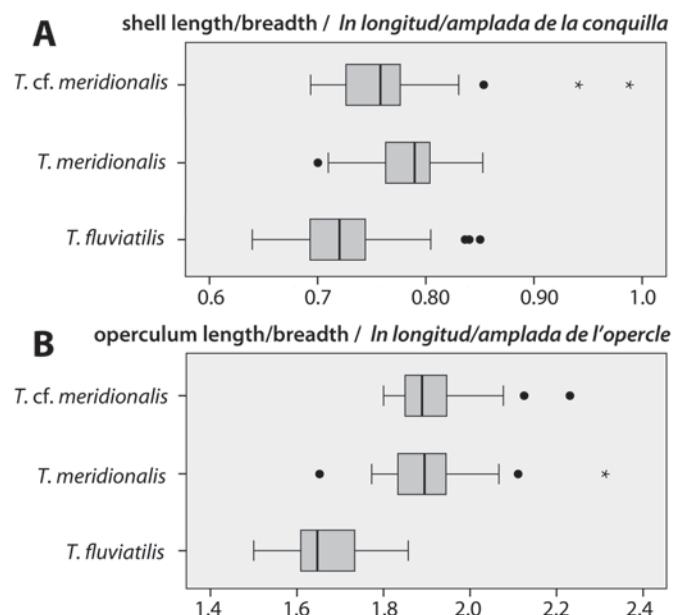


Figure 12. Boxplots of shell (A) and operculum (B) proportions in *Theodoxus* cf. *meridionalis* from Catalonia, compared with those of *T. meridionalis* from Sicily and *Theodoxus fluviatilis*, as measured by indices of length/breadth. See descriptive statistics in Table 2. Boxes represent 25th and 75th percentiles, center line is the median, whiskers represent non-outlier range, dots are outliers, and stars are extreme outliers.

Figura 12. Diagrames de caixa de les proporcions de la concha (A) i de l'opercle (B) en *Theodoxus* cf. *meridionalis* de Catalunya, comparades amb les de *T. meridionalis* de Sicília i *Theodoxus fluviatilis*, mesurades mitjançant índexs de longitud/amplada. Vegeu l'estadística descriptiva a la Taula 2. Les caixes representen els percentils 25è i 75è, la línia central és la mediana, els bigots representen el rang no-atípic, els cercles són valors atípics (outliers), i els estels són valors atípics extrems.

T. valentinus in the list of synonyms of *T. velascoi*. The latter would be thus the valid name for this taxon when these two nominal species are considered to represent a single valid species. The fact that Martínez-Ortí *et al.* (2015) and Martínez-Ortí (2015) consider *T. valentinus* (instead *T. velascoi*) as the valid species name, unlike in some previous publications, indicates that these authors are implicitly synonymizing *T. velascoi* with *T. meridionalis*, as further explicitly confirmed by Martínez-Ortí in Ramos (2014). We applaud the efforts by Martínez-Ortí and colleagues to clarify the taxonomic identity of Iberian *Theodoxus*, and look forward to seeing their results published in detail soon, because they will undoubtedly clarify further the status of the Iberian populations included by these authors in *T. meridionalis*. In the meantime, it is not possible to reliably determine whether *T. meridionalis* s.l. (i.e., sensu Martínez-Ortí *et al.*, 2015) is a monotypic species sister to *T. valentinus* (see Martínez-Ortí in Ramos, 2014: fig. 1), a polytypic species (with several geographic subspecies), or even a complex of closely related species. Given these uncertainties, we prefer to be cautious and assign the studied populations merely to *T. cf. meridionalis*—pending the full publication of the results preliminarily reported by Martínez-Ortí *et al.* (2015).

Theodoxus cf. meridionalis in Catalonia

The specimens of *Theodoxus* described in this paper from southern Catalonia can be clearly distinguished from those of *T. fluviatilis* by the presence of both apophysis and pseudoapophysis on the inner side of the operculum. Our study of the comparative sample of *T. fluviatilis* included in this paper confirms previous reports that this species displays an apophysis but lacks a distinct pseudoapophysis (Fechter & Falkner, 1990; Zettler *et al.*, 2004; Bragado *et al.*, 2010; Welter-Schultes, 2012; Glöer & Pešić, 2015). The same criterion enables the distinction of the described specimens from the nominal

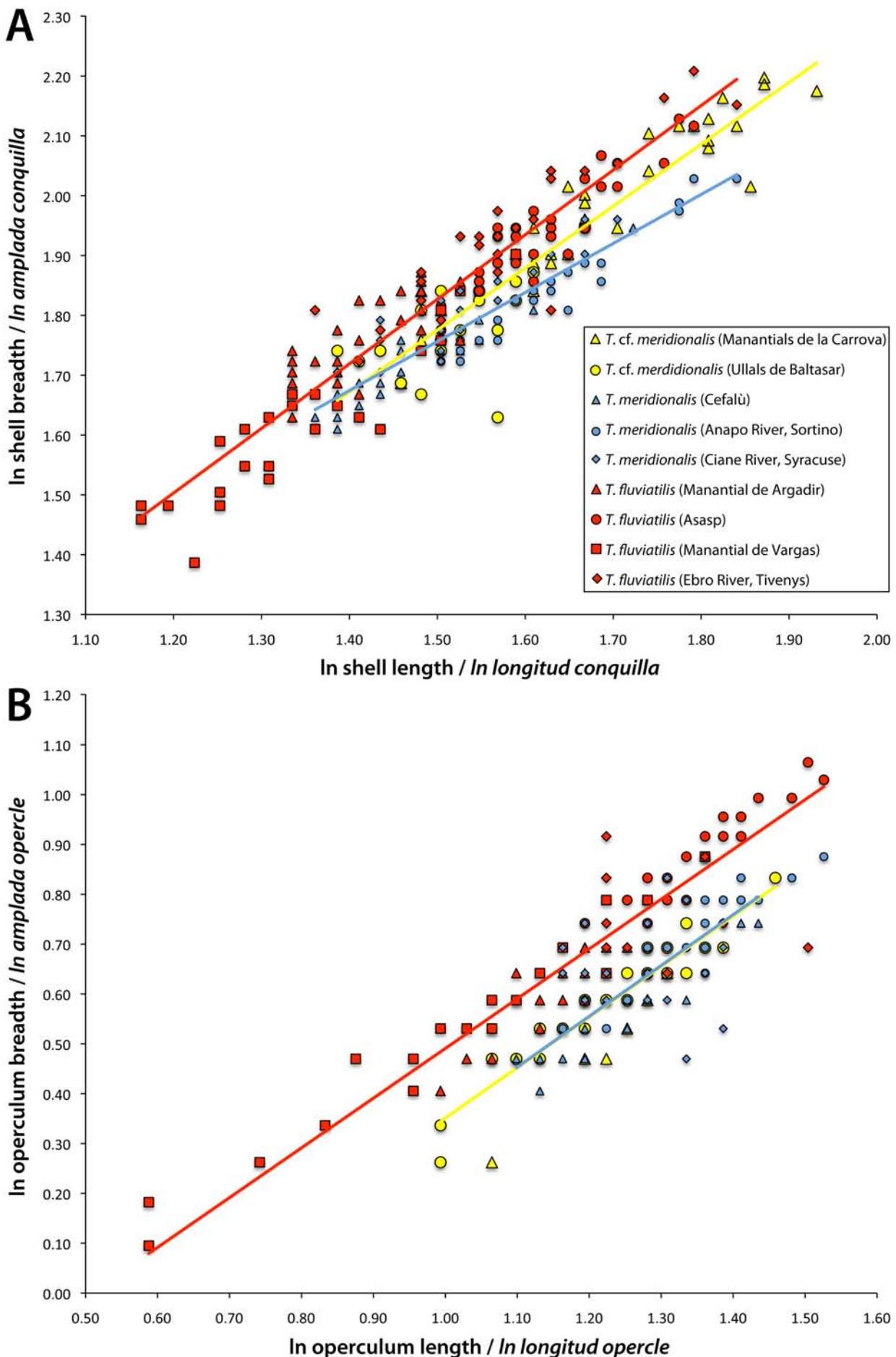


Figure 13. Allometric plots of shell (A) and operculum (B) breadth vs. length (in mm) of *Theodoxus cf. meridionalis* from Catalonia (yellow), *T. meridionalis* from Sicily (blue), and *Theodoxus fluviatilis* (red). Straight lines represent best-fit regression lines (reported in Table 3).

Figura 13. Gràfics al-lomètrics d'amplada vs. longitud (en mm) de la conquilla (A) i l'opercle (B) de *Theodoxus cf. meridionalis* de Catalunya (groc), *T. meridionalis* de Sicília (blau), i *Theodoxus fluviatilis* (vermell). Les línies rectes representen les rectes de regressió de millor ajust (reportades a la Taula 3).

taxa *T. hispalensis* (according to specimens collected by us at Guadajoz) and *T. elongatulus* (according to Morelet, 1845), irrespective of its true taxonomic identity (see above). The only valid species of *Theodoxus*, other than *T. meridionalis*, that according to Martínez-Ortí *et al.* (2015) is present in the Iberian Peninsula and displays well-constituted apophysis and pseudoapophysis on the inner side of the operculum (Fechter & Falkner, 1990; Martínez-Ortí *et al.*, 2009b) is *T. valentinus*. An assignment of the described specimens to *T. valentinus*, which is currently considered extinct (Martínez-Ortí in Ramos, 2014; Martínez-Ortí *et al.*, 2015; Martínez-Ortí, 2015), can be confidently discounted on the basis of the distinctive shell morphology of the latter. None of the diagnostic features of *T. valentinus* is present in the Catalan samples described in this paper, which much more closely resemble *T. meridionalis* from Sicily and *T. cf. meridionalis* from the Valencian Country in the possession of a globulous shell that lacks any groove-like depression and displays a non-undulating outer apertural lip.

Given the similarities in shell shape and coloration pattern, as well as in opercular morphology and proportions, we assign the described specimens from southern Catalonia to *T. cf. meridionalis*. Until recently, *T. meridionalis* was only known to be present in Sicily and Tunisia (Kristensen, 1986; Cossignani & Cossignani, 1995; Zettler & Richard, 2003; Zettler & Van Damme, 2010; Welter-Schultes, 2012), although the results by Bunje & Lindberg (2007) already suggested that the species might be more widely distributed throughout southern Europe, from Greece to Spain. The geographic distance between the Iberian Levant or the Balearic Islands and Sicily is certainly greater than that between Tunisia and Sicily (about twice), but the resulting distribution is not exaggeratedly large as compared with that of *T. fluviatilis*, particularly when it is taken into account that *T. meridionalis* is dispersed by birds (Zettler & Van Damme, 2010). Incidentally, *T. meridionalis* was already reported from Spain in the 19th century. In particular, Pérez Arcas (1861: p. 496) mentioned the presence of “[*Nerital*] *meridionalis* Phil.” in Spain, although he did not provide any description or mentioned a particular locality in this zoology textbook. Subsequently, in the catalog of the former conchological collection of F. Martorell, Martorell y Peña & Bofill y Poch (1888: p. 34) mentioned specimens of *Neritina meridionalis* from “Valencia”. These two citations were ignored by most subsequent authors, except Vidal Abarca & Suárez (1985), who compiled them but concluded that the presence of *T. meridionalis* in the Iberian Peninsula was doubtful. According to their museum label, the specimens reported by Martorell y Peña & Bofill y Poch (1888), currently housed at the Museu de Ciències Naturals de Barcelona, come from Albaida (Valencia), which roughly coincides with one of the two localities from which *T. velascoi* was originally described (surroundings of Albaida; Graells, 1846; see also Gasull, 1971; Martínez-Ortí & Robles, 1996; Martínez-Ortí *et al.*, 2009c). Our inspection of these specimens supports their attribution to *T. meridionalis*, based on their overall shell and opercular proportions, the shape of the callus, and the presence of both apophysis and pseudoapophysis in the inner side of the operculum.

Our observations on the specimens from Albaida (province of Valencia) and specimens from several localities in the province of Castellon fully agree with the recent results by Martínez-Ortí *et al.* (2015), according to whom *T. meridionalis* would be widely distributed throughout the Iberian Peninsula, and the only valid species of *Theodoxus* present in the Valencian Country (other than the extinct *T. valentinus*; see also Martínez-Ortí in Ramos, 2014; Martínez-Ortí, 2015). Even if we are exceedingly cautious and assign the Iberian populations to *T. cf. meridionalis*, given the fact that this taxon is currently considered to inhabit the Valencian Country (Martínez-Ortí, 2015), it should come as no surprise that it is also present in southern Catalonia, if it was not by the fact that, thus far, *T. fluviatilis* was the only species of *Theodoxus* recognized there (Alba *et al.*, 2011), including one of the two very same populations studied in this paper (Quiñonero Salgado & López Soriano, 2014: fig. 2L). Our finds

therefore expand the known distribution of *T. cf. meridionalis* in the Iberian Peninsula, by showing that it is present in the province of Tarragona, overlapping in geographic distribution with *T. fluviatilis*. Thus far, in Catalonia we have not found the two species occupying the very same habitat, although they are very close to one another at La Carrova (where *T. cf. meridionalis* is present in upwellings, whereas *T. fluviatilis* is present in a drainage canal). This suggests that, regarding water conditions, *T. fluviatilis* (which has been reported to be quite tolerant to water pollution; Moushon & Charvet, 1999) might be less stringent than *T. cf. meridionalis* (in agreement with the fact that *T. meridionalis* is known to inhabit brooks and springs in Sicily and Tunisia; Zettler & Van Damme, 2010), although this hypothesis would require further research.

Summary and conclusions

Here we report the presence of *T. cf. meridionalis* in Catalonia based on the qualitative and metrical study of the morphology of the shell and operculum of two *Theodoxus* populations from the province of Tarragona. Until recently, *T. fluviatilis* was the only species of *Theodoxus* recognized in Catalonia, whereas *T. meridionalis* was known from Sicily and Tunisia. However, most recently *T. meridionalis* has been recognized as a widely distributed species in the Iberian Peninsula (including the Valencian Country), based on populations that were formerly assigned to *T. baeticus* and other nominal species. Until the recent molecular analyses for Iberian *Theodoxus* are published in full, we prefer to use open nomenclature to refer to the Iberian populations. However, the find of *T. cf. meridionalis* in southern Catalonia is not surprising on biogeographic grounds, since this taxon is also present in the Valencian Country. In any case, the described populations from the province of Tarragona probably represent one of the northernmost records of the species. Our finds further unambiguously show that *T. cf. meridionalis* overlaps in geographic distribution with *T. fluviatilis*, which is otherwise widely distributed in Northern and Central Europe. Our study also represents the first morphological and metrical characterization of the shell and operculum of *T. cf. meridionalis* in the Iberian Peninsula, further confirming that *T. meridionalis* from Sicily can be distinguished from *T. fluviatilis* based on morphological grounds. In particular, *T. meridionalis* and *T. cf. meridionalis* differ from *T. fluviatilis* by the more globulous (relatively narrower) shell, the zig-zag coloration pattern, the relatively narrower operculum with a more intense red band and, especially, the presence of a pseudoapophysis on the inner side of the operculum. In our opinion, the minor differences in shell proportions and development of the opercular hinge structures between *T. cf. meridionalis* from southern Catalonia and *T. meridionalis* from Sicily (slightly broader shell, particularly in larger specimens, as well as a narrower apophysis and a less well-developed pseudoapophysis in the former) may be interpreted as reflecting intraspecific variation. However, the possibility that such differences are taxonomically relevant at the subspecies or even species level should not be entirely discounted, pending the detailed publication of the molecular results by Martínez-Ortí *et al.* (2015). We hope that, in the future, the morphological criteria discussed in this paper will help to better characterize the respective geographic distributions of both species in the Iberian Peninsula.

Epilogue

Molecular tools offer the promise to solve longstanding taxonomical problems in malacology, but they require that the taxonomic attribution of the analyzed specimens is solidly grounded on previously-published descriptions and comparisons. Therefore, malacologists devoted to morphology-based taxonomy should not ignore their responsibility in providing the detailed descriptions and iconography that are essential to characterize intra- and interspecific variation. Retrospectively, it seems most surprising that, for more than a

century, Catalan malacologists (included ourselves; e.g., see Alba *et al.*, 2011) have been unable to recognize that two different species of *Theodoxus* were present in our country. It is not the first time that something happens in Catalonia, as illustrated by the case of *Abida gittenbergeri* Bössneck, 2000, which for many years was mistaken for *Abida cylindrica* (Michaud, 1829)—a similar and very common species of the same genus that is also present in Catalonia (Bössneck, 2000; Tarruela Ruestes, 2006). In order to find something, you need to be looking for it to begin with; and, to some extent, we are all guilty of relying too much on previous species citations for a particular geographic area (as nicely exemplified by the case of *T. fluviatilis* in Catalonia). This procedure, to which one of the authors (DMA) refers as the “If it’s Tuesday, this must be Belgium” Principle (in allusion to a renowned movie of 1969 directed by Mel Stuart), is unavoidable when providing synthetic faunal lists for particular regions based on previous literature. However, when studying particular groups and/or areas in more detail, we should ideally provide detailed descriptions and always figure the studied specimens. This is necessary to ensure that subsequent researchers can corroborate or correct our assignments in the light of future discoveries and taxonomic revisions. Therefore, we would like to see this paper as an encouragement, to amateur and professional malacologists alike, to prevent our literature-based preconceptions from overriding the morphological differences that can be ascertained with the aid of a caliper and a stereomicroscope.

Acknowledgments

We thank Francesc Uribe for access to specimens in the Museu de Ciències Naturals de Barcelona. This paper has been written by members of the “Group of Continental Malacofauna from Catalonia”, in the framework of project “MOLLUSCAT” from the ACM. We also acknowledge the three reviewers (Zoltan Féher, Josep Quintana and Joaquín López Soriano) of any of the two previous versions of this paper for their suggestions and critical comments, which importantly contributed to its improvement. This does not mean that they agree with the views exposed in the final published version, which are entirely our responsibility.

References

- Alba, D.M., Tarruella, A., Prats, L., Guillén, G. & Corbella, J. (2011). Nova llista actualitzada dels mol·luscos continentals de Catalunya. *Spira* 4, 39–69.
- Arconada, B. (2003). Tarragonia *rolani* y otros moluscos de los ullals del delta del Ebro. *Quercus* 209, 34–35.
- Baker, H.B. (1923). Notes on the radula of the Neritidae. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.* 75, 117–178.
- Bandel, K. (2001). The history of *Theodoxus* and *Neritina* connected with description and systematic evaluation of related Neritomorpha (Gastropoda). *Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg* 85, 65–164.
- Bandel, K. (2008). Operculum shape and construction of some fossil Neritimorpha (Gastropoda) compared to those of modern species of the subclass. *Vita Malacol.* 7, 19–36.
- Bank, R.A. (2011). *Fauna Europaea Project. Checklist of the land and freshwater Gastropoda of the Iberian peninsula (Spain, Portugal, Andorra, Gibraltar)* [Last update: July 24th, 2011]. http://www.nmbe.ch/sites/default/files/uploads/pubinv/fauna_europaea_-_gastropoda_of_iberian_peninsula.pdf
- Bank, R.A. (2013). Fauna Europaea: Gastropoda. Fauna Europaea. version 2.6.2. <http://www.faunaeur.org> [Last accessed 16/10/16]
- Bech, M. (1990). Fauna malacològica de Catalunya. Mol·luscs terrestres i d'aigua dolça. *Treb. Inst. Cat. Hist. Nat.* 12, 1–229.
- Beckmann, K.-H. (2007). *Die Land- und Süßwassermollusken der Balearischen Inseln*. Hackenheim, ConchBooks.
- Bodon, M. & Giovannelli, M.M. (1995). Sulla sistematica e distribu-
- zione di *Theodoxus danubialis* (Pfeiffer, 1828) in Italia. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat.* 13, 493–544.
- Bofill i Poch, A. (1921). Sobre la fauna malacològica d'Amposta. In: Anònim, Sessió científica del 12 de maig de 1921. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.* 1, 93.
- Bofill i Poch, A. (1924). Moluscos recollits a Tortosa. Amposta i St. Carles de la Ràpita (Provincia de Tarragona) en els mesos de Maig de 1920 i 1921. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.* 24, 98–100.
- Bofill, A., Haas, F. & Aguilar-Amat, J.B. de (1921). Estudi sobre la malacologia de les valls pirenaiques VI. Conques del Besòs, Ter, Fluvia, Muga i litorals intermitjats. *Treb. Mus. Cièn. Nat. Barcelona* 3, 832–1241.
- Bössneck, U. (2000). Eine neue *Abida*-Art aus den südöstlichen Pyrenäen (Gastropoda. Stylommatophora: Chondrinidae). *Makro. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden* 20, 5–11.
- Bragado, M.D., Araujo, R. & Aparicio, M.T. (2010). *Atlas y Libro Rojo de los Moluscos de Castilla-La Mancha*. Organismo Autónomo Espacios Naturales de Castilla-La Mancha. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, Guadalajara.
- Bros i Catón, V. & Bech i Baterner, M. (1989). Estudi preliminar dels mol·luscs terrestres i d'aigua dolça del Delta de l'Ebre. *Butll. Parc Nat. Delta Ebre* 4, 15–21.
- Bunje, P.M.E. (2005). Pan-European phylogeography of the aquatic snail *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda: Neritidae). *Mol. Ecol.* 14, 4323–4340.
- Bunje, P.M.E. & Lindberg, D.R. (2007). Lineage divergence of a freshwater snail clade associated with post-Tethys marine basin development. *Mol. Phyl. Evol.* 42, 373–387.
- Casadevall, M., Vila, A. & Moreno-Amich, R. (1985). Aproximació a la fauna malacològica de l'Estany de Banyoles mitjançant l'anàlisi de les restes retingudes pel sediment. *Scien. Gerund.* 11, 73–80.
- Chia, M. de (1893). *Moluscos terrestres y de agua dulce de la provincia de Gerona*. Tipografía del Hospicio Provincial de Gerona, Gerona.
- Cossignani, T. & Cossignani, V. (1995). *Atlante delle conchiglie terrestri e dulciacquicole italiane*. L'Informatore Piceno, Ancona.
- Dagan, D. (1971). Taxonomic discrimination between certain species of the genus *Theodoxus* (Gastropoda; Neritidae). *Isr. J. Zool.* 20, 223–229.
- Escobar i Arcarese, J. (1985). La fauna conquiològica dels Canals del Baix Ebre. *Butll. Cen. Est. Nat. B.-N.* 1, 28–35.
- Falkner, G., Bank, R.A. & von Proschwitz, T. (2001). Check-list of the non-marine molluscan species-group taxa of the States of Northern, Atlantic and Central Europe (CLECOM I). *Heldia* 4, 1–76.
- Fechter, R. & Falkner, G. [Steinbach, G. (Ed.)] (1990). *Moluscos. Naturart*, Barcelona.
- Font Quer, P. (1921). Estudi fitogeogràfic de la Garriga litoral de l'occident de Catalunya. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.* 21, 156–179.
- Gasull, L. (1971). Fauna malacológica de las aguas continentales dulces y salobres del sudeste ibérico. *Bol. Soc. Hist. Nat. Bal.* 16, 23–93.
- Glöer, P. & Pešić, V. (2012). The freshwater snails (Gastropoda) of Iran, with descriptions of two new genera and eight new species. *ZooKeys* 219, 11–61.
- Glöer, P. & Pešić, V. (2015). The morphological plasticity of *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758) (Mollusca: Gastropoda: Neritidae). *Ecol. Montenegr.* 2, 88–92.
- Graells, M.P. (1846). *Catálogo de los moluscos terrestres y de agua dulce observados en España, y descripción y notas de algunas especies nuevas ó poco conocidas del mismo país*. Librería de los Señores Viuda é Hijos de Don Antonio Calleja, Madrid.
- Haas, F. (1916). Die Najaden dess Sees von Banyolas und ihre theoretische Bedeutung. *Treb. Inst. Cat. Hist. Nat.* 2, 9–31.
- Haas, F. (1924). Contribució a la Malacofauna de la conca inferior del Ebre. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.* 24, 48–63.
- Haas, F. (1929). Fauna malacológica terrestre y de agua dulce de Cataluña. *Trab. Mus. Cienc. Nat. Barcelona* 13, 1–491.
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). (1999). *International Code of Zoological Nomenclature*. Fourth Edi-

- tion. The International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- Krijnen, C. (1997). Features of the operculum of Neritidae. *Gloria Maris* 36, 17–20.
- Kristensen, T.K. (1986). Species of the family Neritidae in North West Africa (Gastropoda: Prosobranchia). *Rev. Zool. Afr.* 100, 329–335.
- Marković, V., Tomović, J., Ilić, M., Kračun-Kolarević, M., Novaković, B., Paunović, M. & Nikolić, V. (2014). Distribution of the species of *Theodoxus* Montfort, 1810 (Gastropoda: Neritidae) in Serbia: An overview. *Acta Zool. Bulg.* 66, 477–484.
- Margalef, R. (1946). Materiales para el estudio de la biología del Lago de Bañolas (Gerona). *P. Inst. Biol. Apl.* 1, 27–78.
- Martínez-Ortí, A. (1998). Sobre el hallazgo de una población viva de *Theodoxus velascoi* (Graells, 1846) (Gastrópoda prosobranchia: Neritidae). *Not. SEM* 30, 38–40.
- Martínez-Ortí, A. (2007). Mollusca. In: Domingo, J., Montagud, S. & Sendra, A. (Eds.), *Invertebrados endémicos de la Comunitat Valenciana*, 57–78. Conselleria de Territori i Habitatge, Generalitat Valenciana, València.
- Martínez-Ortí, A. (2015). Moluscos dulceacuícolas valencianos. <https://mvhn.wordpress.com/moluscos-dulceacuicolas-valencianos/> [Accessed 18 March 2016]
- Martínez-Ortí, A. & Robles, F. (1996). Selección de ejemplares tipo de dos especies de prosobranquios valencianos. In: Moreno, D. (Ed.), *XI Congreso Nacional de Malacología. Almería*, 94–95. Sociedad Española de Malacología.
- Martínez-Ortí, A. & Robles, F. (2003). *Moluscos continentales de la Comunidad Valenciana*. Generalitat Valenciana, Conselleria de Territori i Habitatge, Valencia.
- Martínez-Ortí, A. & Robles, F. (2008). *Theodoxus baeticus* (Lamarck, 1822). In: Barea-Azcón, J.M., Ballesteros-Duperón, E. & Moreno, D. (Eds.), *Libro Rojo de los Invertebrados de Andalucía. 4 tomos*, 481–484. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- Martínez-Ortí, A., Robles, F., Gómez, B., Bunje, P. & Pujante, A.M. (2005a). *Theodoxus boeticus* (Lamarck, 1822). In: Verdú, J.R. & Galante, E. (Eds.), *Libro Rojo de los Invertebrados de España*, 334. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Martínez-Ortí, A., Robles, F., Gómez, B., Bunje, P. & Pujante, A.M. (2005b). *Theodoxus valentinus* (Graells, 1846). In: Verdú, J.R. & Galante, E. (Eds.), *Libro Rojo de los Invertebrados de España*, 335–336. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Martínez-Ortí, A., Robles, F., Gómez, B., Bunje, P. & Pujante, A.M. (2005c). *Theodoxus velascoi* (Graells, 1846). In: Verdú, J.R. & Galante, E. (Eds.), *Libro Rojo de los Invertebrados de España*, 337–338. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Martínez-Ortí, A., Robles, F., Gómez, B., Bunje, P. & Pujante, A.M. (2009a). *Theodoxus baeticus* (Lamarck, 1822). In: Verdú, J.R. & Galante, E. (Eds.), *Atlas de los invertebrados amenazados de España (especies en peligro crítico y en peligro)*, 273–276. Dirección General para la Biodiversidad, Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, Madrid.
- Martínez-Ortí, A., Robles, F., Gómez, B., Bunje, P. & Pujante, A.M. (2009b). *Theodoxus valentinus* (Graells, 1846). In: Verdú, J.R. & Galante, E. (Eds.), *Atlas de los invertebrados amenazados de España (especies en peligro crítico y en peligro)*, 277–279. Dirección General para la Biodiversidad, Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, Madrid.
- Martínez-Ortí, A., Robles, F., Gómez, B., Bunje, P. & Pujante, A.M. (2009c). *Theodoxus velascoi* (Graells, 1846). In: Verdú, J.R. & Galante, E. (Eds.), *Atlas de los invertebrados amenazados de España (especies en peligro crítico y en peligro)*, 280–282. Dirección General para la Biodiversidad, Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, Madrid.
- Martínez-Ortí, A., Pedrola-Monfort, J., Robles, F. & Madeira, M.J. (2015). Revisión taxonómica, mediante estudios moleculares, de las especies de *Theodoxus* Montfort, 1810 (Gastropoda, Neritopsina) descritas en la Península Ibérica. In: *Foro Malacológico (Málaga. 10-11 de julio de 2015)*, 25–26. Sociedad Española de Malacología / Universidad de Málaga.
- Martorell y Peña, M. & Bofill y Poch, A. (1888). *Catálogo de la colección conchológica que fué de D. Francisco Martorell y Peña legada por dicho señor á la ciudad de Barcelona y existente en el Museo Martorell de la propia ciudad*. Tipo-litografía de los sucesores de N. Ramírez y C. Barcelona.
- Mermod, G. (1953). Les types de la collection Lamarck au Muséum de Genève. Mollusques vivants, IV. *Rev. Suisse Zool.* 60, 131–204.
- Mouthon, J. & Charvet, S. (1999). Compared sensitivity of species, genera and families of Molluscs to biodegradable pollution. *Annls. Limnol.* 35, 31–39.
- Papp, A. (1953). Die Molluskenfauna des Pannon im Wiener Becken. *Mitt. Geol. Ges. Wien.* 44, 85–222.
- Pérez Arcas, L. (1861). *Elementos de zoología. 2ª edición*. G. Alhambra, Madrid.
- Philippi, R.A. (1836). *Enumeratio molluscorum Siciliae cum viventium tum in tellure tertiaria fossilium, quae in itinere suo observavit* [Volume 1]. S. Schroppii, Berlin.
- Philippi, R.A. (1844). *Enumeratio molluscorum Siciliae cum viventium tum in tellure tertiaria fossilium, quae in itinere suo observavit. Volumen secundum*. E. Anton, Halle an der Saale.
- Pujante, A., Tapia, G. & Martínez-López, F. (1998). Los moluscos de los ríos de la Comunidad Valenciana. *Iberus* 16, 1–19.
- Oscoz, J., Durán, C., Larraz, M.L. (2004). Contribución al conocimiento de algunos moluscos acuáticos (Mollusca: Gastropoda) en la cuenca del Ebro. *Munibe* 55, 155–166.
- Quiñonero Salgado, S. & López Soriano, J. (2014). Moluscos continentales del delta del Ebro (Cataluña. España). *Spira* 5, 121–132.
- Ramos, M.A. (2014). *Solicitud de dictamen sobre la posible necesidad de descatalogación del molusco *Theodoxus velascoi*, clasificado como “en peligro de extinción” en el Catálogo Español de Especies Amenazadas debido a insuficiencia de criterios científicos que lo sustenten*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. http://www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/temas/conservacion-de-especies/dictamen_theodoxus_velascoi_tcm7-338169.pdf. [Accessed 18/9/16]
- Robles, F., Martínez-López, F. & Martínez-Ortí, A. (1996). Estudio de la rádula de *Theodoxus velascoi* (Graells, 1846) (Mollusca, Prosobranchia), endemismo valenciano probablemente extinguido. In: *Tomo Extraordinario. 125 Aniversario de la RSEHN*, 141–144. Real Sociedad Española de Historia Natural, Madrid.
- Rosals, J. (1916). Contribució a la fauna malacològica de la província de Girona. Moluscos terrestres i fluviàtils de Torroella de Montgrí. *Treb. Inst. Cat. Hist. Nat.* 2, 33–52.
- Tarruell Ruestes, A. (2006). Presencia de *Abida gittenbergeri* Bössneck, 2000 (Gastropoda, Pupilloidea, Chondrinidae) en la comarca de la Garrotxa, y nuevas citas de distribución en la comarca de l'Alt Empordà (Cataluña, España). *Spira* 2, 119–123.
- Uneputty, P.A. (2007). Patterns of relative growth in tropical neritids, *Nerita undata*, based on operculum analysis. *Mar. Res. Indonesia* 32, 41–47.
- Vidal Abarca, C. & Suárez, M.L. (1985). *Lista faunística y bibliográfica de los moluscos (Gastrópoda & Bivalvia) de las aguas continentales de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Asociación Española de Limnología, Madrid.
- Welter-Schultes, F. (2012). *European non-marine molluscs, a guide for species identification*. Planet Poster Editions, Göttingen.
- Zettler, M.L. (2008). Zur Taxonomie und Verbreitung der Gattung *Theodoxus* Montfort, 1810 in Deutschland. Darstellung historischer und rezenten Daten einschließlich einer Bibliografie. *Mollusca* 26, 13–72.
- Zettler, M.L. & Richard, D. (2003). Kurze Bemerkungen über Süßwassermollusken Siziliens unter besonderer Berücksichtigung von *Theodoxus meridionalis* (Philippi, 1836). *Malakol. Abh.* 21, 29–38.
- Zettler, M.L. & Richard, D. (2004). Süßwassermollusken auf Korsika.

Kommentierte Aufsammlungen vom Sommer 2003 mit ausführlichen Bemerkungen zu *Theodoxus fluviatilis*. *Malak. Abh.* 22, 3–16. Zettler, M. & Van Damme, D. (2010). *Theodoxus meridionalis*. In: *The IUCN Red List of Threatened Species 2010*, e.T165354A6005925. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-4.RLTS.T165354A6005925.en> [Accessed 18/9/16]

Zettler, M.L., Frankowski, J., Bochert, R. & Röhner, M. (2004). Morphological and ecological features of *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758) from Baltic brackish water and German freshwater populations. *J. Conchol.* 38, 305–316.

VERSIÓ CATALANA ABREUJADA

Introducció. El gènere *Theodoxus* (Gastropoda: Neritidae) és un clade de mol·luscos d'aigua dolça (i salabrosa) amb desenvolupament directe distribuït a Europa, el sud-oest d'Àsia i el nord d'Àfrica (Bandel, 2001; Bunje & Lindberg, 2007), distingit amb rang de tribu (Theodoxini; Bank, 2011), subfamília (Theodoxinae; Bandel, 2001) o fins i tot família (Theodoxidae; Bandel, 2008). La diversitat actual de *Theodoxus*, que s'enregistra des del Paleocè (Bandel, 2001, 2008), s'atribueix a esdeveniments vicarians ocorreguts durant el Miocè (després de la fragmentació de la mar de Tetis) i la posterior divergència dels sis principals clades que en resultaren (Bunje & Lindberg, 2007). Les espècies de *Theodoxus* es caracteritzen per una conquilla petita (<1 cm) i poc enroscada amb menys de 3 voltes i un opercle en forma de D (Bandel, 2001, 2008). Atesa la gran variabilitat intraespecífica en la forma i la coloració de la conquilla de moltes espècies, les característiques de l'opercle són una eina important per distingir-les (Glöer & Pešić, 2015). L'articulació de l'opercle és constituïda per una 'costella' (en anglès, 'rib') interna que pot estar acompañada per una 'protuberància', 'clavilla' o 'apòfisi' (en anglès, 'knob', 'peg' o 'apophysis', respectivament; Bandel, 2001, 2008). La nomenclatura varia segons els autors i els idiomes (Papp, 1953: pl. 1 fig. 18; Fechter & Falkner, 1990: p. 114; Zettler *et al.*, 2004; Glöer & Pešić, 2015: figs 1–2), però en aquest article emprarem els termes 'apòfisi' i 'pseudoapòfisi' (Krijnen, 1997) per a referir-nos a la costella i la clavilla, respectivament (Figura 1). A la base de l'apòfisi, constituïda per un marge engruixit (la 'costella' en sentit estricte) i una part més àmplia no engruixida (l'escut costal'; Glöer & Pešić, 2015), hi trobem també una callositat anomenada 'cal-lus' (Glöer & Pešić (2015).

Hom distingeix dos subgèneres actuals de *Theodoxus* (Baker, 1923; Papp, 1953; Bandel, 2001; Bank, 2013), *Theodoxus* s.s. i *Theodoxus* (*Neritaea*), dels quals *Theodoxus fluviatilis* i *Theodoxus jordani* en són les respectives espècies tipus. Suposadament, es distingeixen entre d'altres per la presència de pseudoapòfisi en *Neritaea*, malgrat que aquesta distinció no està gaire ben fonamentada (Bandel, 2001), com il·lustra el fet que *Theodoxus meridionalis* s'inclou al subgènere nominotípic (Bandel, 2001; Bank, 2013) malgrat que presenta una pseudoapòfisi distintiva (Bandel, 2001; Zettler & Richard, 2003), a diferència de *T. fluviatilis*, en què aquesta estructura està molt reduïda o és generalment absent (Papp, 1953; Fechter & Falkner, 1990; Bodon & Giovannelli, 1995; Bandel, 2001, 2008; Zettler & Richard, 2004; Zettler *et al.*, 2004; Glöer & Pešić, 2012, 2015; Marković *et al.*, 2014). Les ànalisis moleculars de Bunje & Lindberg (2007) no refutaren de manera conclusiva una relació de grups germans entre els clades de *T. meridionalis* i de *Theodoxus* (*Neritaea*) spp., tot i mostrar que *Theodoxus* s.s. és probablement parafilètic. En tot cas, la utilitat de la morfologia opercular per discriminar espècies de *Theodoxus* està ben fonamentada a la literatura (e.g., Dagan, 1971; Glöer & Pešić, 2015).

Fins fa molt poc, es reportaven fins a cinc o sis espècies de *Theodoxus* s.s. a la península Ibèrica (e.g., Bank, 2011; Welter-Schultes, 2012): l'espècie tipus del gènere, *T. fluviatilis*, àmpliament distribuïda per Espanya, Portugal i altres indrets d'Europa (Falkner *et al.*, 2001; Bunje, 2005), a més de l'Orient Mitjà i fins i tot el nord d'Àfrica (Glöer & Pešić, 2012, 2015); *Theodoxus baeticus*, una espècie suposadament amenaçada del sud d'Ibèria (Andalusia, Múrcia i el País Valencià; Martínez-Ortí *et al.*, 2005a, 2009a; Martínez-Ortí & Robles, 2008; Wel-

ter-Schultes, 2012) i també reportada de Mallorca (Beckmann, 2007); *Theodoxus hispalensis* d'Andalusia, distingida com espècie vàlida per alguns autors (Bank, 2011, 2013), però considerada un probable sinònim subjectiu posterior de *T. baeticus* per d'altres (Martínez-Ortí & Robles, 2008; Martínez-Ortí *et al.*, 2009a); *Theodoxus elongatus* (Morelet, 1854), de Portugal i l'oest de la península Ibèrica; i *Theodoxus velascoi* i *Theodoxus valentinus*, dues espècies suposadament en perill crític (la segona es considera actualment extinta; Martínez-Ortí in Ramos, 2014; Martínez-Ortí *et al.*, 2015; Martínez-Ortí, 2015) d'una petita àrea del País Valencià (Robles *et al.*, 1996; Martínez-Ortí & Robles, 1996; Pujante *et al.*, 1998; Martínez-Ortí, 1998; Martínez-Ortí *et al.*, 2005b,c, 2009b,c; Martínez-Ortí, 2007) que, en el passat, s'han considerat o bé sinònimes (Gasull, 1971; Robles *et al.*, 1996; Martínez-Ortí & Robles, 1996; Bank, 2011, 2013; Martínez-Ortí, 2015) o diferents l'una de l'altra (Martínez-Ortí & Robles, 2003; Martínez-Ortí *et al.*, 2005b,c, 2009b,c; Martínez-Ortí, 2007; Welter-Schultes, 2012). Més recentment, a partir d'unes dades moleculars reportades de manera preliminar, Martínez-Ortí *et al.* (2015) concloueren que només hi ha tres espècies de *Theodoxus* a la península Ibèrica: *T. fluviatilis*, *T. valentinus* (recentment extingida), i *T. meridionalis* (vegeu també Martínez-Ortí, 2015). Segons aquests autors, tots els tàxons nominals de *Theodoxus* descrits a Ibèria s'haurien de considerar sinònims posteriors d'alguna d'aquestes espècies, i *T. meridionalis* seria l'espècie més àmpliament distribuïda (incloent-hi Portugal i les Illes Balears).

De totes les espècies de *Theodoxus* ibèriques, només *T. fluviatilis* s'ha reportat a Catalunya (Haas, 1929; Bech, 1990; Alba *et al.*, 2011), incloent-hi les províncies de Girona (Chía, 1893; Rosals, 1916; Haas, 1916; Bofill *et al.*, 1921; Margalef, 1946; Casadevall *et al.*, 1985; Bech, 1990) i Tarragona (Bofill i Poch, 1921, 1924; Font Quer, 1921; Haas, 1924, 1929; Vidal Abarca & Suárez, 1985; Escobar i Arcarese, 1985; Bros i Catón & Bech i Taberner, 1989; Bech, 1990; Oscoz *et al.*, 2004; Quiñonero Salgado & López Soriano, 2014). Bofill i Poch (1921: p. 94) identificà aquesta espècie de l'"Aequia Mare del Camp" a Amposta com "una *Theodoxia*, ben segur la *Th. fluviatilis*", però remarcà que era "d'aspecte similar d'algunes de la regió valentina". Posteriorment, Bofill i Poch (1924: p. 100) reportà l'espècie com "*Theodoxia fluviatilis* L., var." i Font Quer (1921: p. 178) fou més explícit en referir-se a aquestes troballes, tot asseverant que, en aquesta zona, hi ha "una var. [sic] de la *Theodoxia fluviatilis* L., remarcable per la menor amplada i major alçada que li donen aspecte globulós, que recorda tot seguit les formes de València". Tanmateix, citacions posteriors de *T. fluviatilis* d'aquesta àrea no assenyalaren les suposades característiques distintives d'aquesta 'varietat'.

Fa un parell d'anys, amb l'objectiu de sintetitzar totes les citacions (publicades i inèdites) de *Theodoxus* a Catalunya, començàrem a examinar en detall els espècimens recol·lectats al sud del país, i identificàrem dos morfs distints: l'un similar a *T. fluviatilis*, i l'altre força diferent d'aquesta espècie (tant pel que fa a la coloració, com a la morfologia de la conquilla i l'opercle). D'acord amb Bofill i Poch (1921, 1924), aquest segon morf s'assemblava a alguns *Theodoxus* del País Valencià. La seva comparació amb les descripcions i iconografia publicades d'espècies europees ens dugué a concloure que aquest morf correspon probablement a *T. meridionalis*, fins fa poc reconegut només de Sicília i Tunísia (Kristensen, 1986; Cossignani & Cossignani, 1995; Bodon & Giovannelli, 1995; Zettler & Richard, 2003; Bunje & Lindberg, 2007; Zettler & Van Damme, 2010; Welter-Schultes, 2012). Les poques citacions antigues d'aquesta espècie a la península Ibèrica (Pérez Arcas, 1861; Martorell y Peña & Bofill y Poch, 1888) foren qüestionades (Vidal Abarca & Suárez, 1985) o descartades (e.g., Bank, 2011) per autors posteriors, fins que Martínez-Ortí *et al.* (2015) recentment concloueren que aquesta espècie està de fet molt àmpliament distribuïda a Ibèria. Atès que Martínez-Ortí *et al.* (2015) només publicaren els seus resultats en unes actes de congrés (vegeu també el dictamen de Ramos, 2014), és difícil avaluar-ne les conclusions en detall, tot i que és clar que aquests autors inclouen en *T. meridionalis* les poblacions del País Valencià (vegeu

també Martínez-Ortí, 2015) i Mallorca (Illes Balears) que prèviament s'havien assignat a *T. baeticus* (e.g., Martínez-Ortí *et al.*, 2005a; Beckmann, 2007). A partir d'aquest moment seguirem aquesta assignació específica per a aquestes poblacions, malgrat que només temptativament (*Theodoxus cf. meridionalis*), fins que els resultats d'aquests autors no es publiquin detalladament. En aquest article, descrivim dues poblacions de *Theodoxus* del Montsià, i les comparem amb *T. fluviatilis*, *T. meridionalis* de Sicília, i *T. cf. meridionalis* del País Valencià, per tal de discernir la identitat taxonòmica de les primeres. No pretenem pas proporcionar una revisió dels *Theodoxus* ibèrics, sinó simplement mostrar, de manera conclusiva, que a Catalunya hi ha una espècie del gènere que prèviament no s'havia reconegut, diferent de *T. fluviatilis*.

Materials i mètodes. El material estudiat i descrit en aquest article inclou conquilles i opercles de les següents localitats: Ullals de Baltasar (Amposta, el Montsià, Tarragona, Espanya) [31T BF90], 1 m (2002 DMA leg.; 7/6/2003, LP leg.; 18/9/2004, AT leg.; 30/12/2008, 15/11/2014, JC & GG leg.); i Manantials de la Carrova (Amposta, el Montsià, Tarragona, Espanya) [31T BF91], 5 m (18/9/2004, AT leg.; 16/10/2004, AT, DMA & LP leg.; 14/10/2006, AT & DMA leg.; 8/12/2008, JC & GG leg.; 5/12/2015, JC & GG leg.). Que sapiguem, *Theodoxus* mai no s'havia reportat dels Manantials de la Carrova, però sí (com *T. fluviatilis*) dels Ullals de Baltasar (Quiñonero Salgado & López Soriano, 2014). Fins el 2008, hi havia una població de *Theodoxus* en un canal de desguàs secundari dels Ullals de Baltasar, posteriorment destruït durant les tasques de ‘restauració’ que s'hi dugueren a terme. Tot i que Quiñonero Salgado & López Soriano (2014) assenyalaren que no hi havien trobat cap *Theodoxus* viu, el 2014 nosaltres verificarem que algunes poblacions encara sobrevenien pels voltants dels Ullals de Baltasar. Quant als Manantials de la Carrova, els abundants espècimens vius de *Theodoxus* que hi havia el 2006 prop d'una font natural havien desaparegut el 2008, però almenys un parell de petites poblacions encara sobrevenien en surgències properes a un canal de desguàs en la mateixa àrea. Altres punts del mateix canal de drenatge són habitats per *Theodoxus fluviatilis*.

La mostra utilitzada per a les comparacions mètriques inclou conquilles i, en alguns casos, opercles, tant de *T. meridionalis* com de *T. fluviatilis* de les localitats que es detallen a continuació. De *T. meridionalis* (localitats prèviament reportades de l'espècie; Zettler & Richard, 2003; Bunje & Lindberg, 2007): riu Anapo a la necròpoli de Pantalica (Sortino, Sicília) [33S WB0210], 200 m (5/1/2014, JC & GG leg.); Cefalù, corrent de desguàs d'un safareig medieval (Palermo, Sicília) [33S VC1410], 2 m (30/12/2013, JC & GG leg.); i riu Ciane, 5 km al SW de Siracusa (Sicília) [33S WB2200], 3 m; 6/1/2014, JC & GG leg., que es pot assimilar a la localitat típica (segons Philippi, 1844). De *T. fluviatilis*: Manantial de Vargas, Maleján (Saragossa, Espanya) [30T XM2031], 500 m (8/7/2009, JC & GG leg.); Manantial de Argadir, Deza (Sòria, Espanya) [30T WL8191], 900 m (11/7/2009, JC & GG leg.); Asasp, desguàs d'una surgència (Asasp-Arros, Pirineus Atlàntics, França) [30T YN9476], 272 m (11/07/2014, JC & GG leg.); i riu Ebre a l'Assut de Xerta (Tivenys, el Baix Ebre, Tarragona, Espanya) [31T BF8833], 6 m (2/2000, 18/9/2004, 2/6/2007, AT leg.; 16/10/2004, DMA leg.; 15/7/2009, X. Martí leg.).

També s'examinaren conquilles i/o opercles de les espècies i localitats que es detallen a continuació. De *T. cf. meridionalis*: Fuente del Toro (l'Alcúdia de Veo, la Plana Baixa, Castelló, Espanya) [30S YK2621], 440 m (21/8/2006, DMA leg.); Fuente de los 50 Caños (Segorbe, l'Alt Palància, Castelló, Espanya) [30S YK1515], 320 m (21/8/2006, DMA leg.); Sueras, safareig i voltants (Sueras, la Plana Baixa, Castelló, Espanya) [30S YK2826], 300 m (21/8/2006, DMA leg.); Manantial de Castro (Sueras, la Plana Baixa, Castelló, Espanya) [30S YK2524], 400 m (21/8/2006, DMA leg.); Font de Sant Miquel (Viver, l'Alt Palància, Castelló, Espanya) [30S YK0422], 660 m (6/12/2001, JC & GG leg.); i Albaida (la Vall d'Albaida, València, Espanya) [30S YJ1502], set espècimens dipositats al Museu de Ciències Naturals de Barcelona (MZB 81 8802, núm. 36 de la Col·lecció Martorell; vegeu Martorell y Peña & Bofill y Poch, 1888). De *T. fluviatilis*: canal de

reg paral·lel al km 7 de la carretera TV-3401 (Deltebre, el Baix Ebre, Tarragona, Espanya) [31T CF01], 1 m (9/1999, DMA leg.), només conquilles buides. De *T. valentinus* (localitat prèviament reportada per aquesta espècie; Gasull, 1971; Martínez-Ortí *et al.*, 2005b, 2009b): riu dels Sants (l'Alcúdia de Crespins, la Costera, València, Espanya) [30S YJ0817], 160 m (30/3/2013, 6/1/2015, JC & GG leg.), només conquilles buides. Finalment, de *T. ?hispanensis* (de validesa incerta a partir de Martínez-Ortí *et al.*, 2015): Guadajoz (Sevilla, Espanya) [30S TG7064], 40 m (JC & GG leg., 27/3/2013), dins de l'àrea de la localitat típica i on l'espècie s'ha considerat present (Welter-Schultes, 2012).

En l'apartat de Sistemàtica, proporcionem una curta llista de sinònims que fan referència a les citacions prèvies del sud de Catalunya atribuïbles al mateix tàxon que el material descrit. Altres citacions d'aquest tàxon a d'altres àrees (incloent-hi aquelles referides en la mostra de comparació), així com altres citacions de *Theodoxus* en l'àrea d'estudi que podrien ser atribuïbles a *T. fluviatilis* (e.g., Bros i Catón & Bech i Taberner, 1989), en queden, per tant, excloses.

Per a les comparacions mètriques, mesurarem la longitud i l'amplada de la conquilla i de l'opercle, mitjançant un peu de rei i un estereoscopi amb ocular micromètric, respectivament, amb una precisió de 0,1 mm. En tots dos casos es calculà un índex de forma (longitud/amplada). Les comparacions entre les mostres estudiades i les de comparació es feren mitjançant diagrames de caixa i anàlisi de la variància (ANOVA), amb comparacions post-hoc per parells (Bonferroni). També es dugueren a terme regressions al-lomètriques (mínims quadrats) amb variables transformades mitjançant logaritmes naturals. Les diferències de grau al-lomètric entre grups es tescaren mitjançant anàlisi de la covariància (ANCOVA). Totes les anàlisis estadístiques es dugueren a terme amb SPSS v. 17, tot agrupant diverses mostres en tres grups diferents (excepte per a l'estadística descriptiva): *Theodoxus* de les dues localitats catalanes estudiades; *T. meridionalis* de Sicília; i *T. fluviatilis*.

Sistemàtica. Filum MOLLUSCA Cuvier, 1795; classe GASTROPODA Cuvier, 1795; subclasse NERITIMORPHA Golikov et Starobogatov, 1975; ordre CYCLONERITIMORPHA Bandel et Frýda, 1999; superfamília NERITOIDEA Rafinesque, 181; família NERITIDAE Rafinesque, 1815; subfamília NERITININAE Rafinesque, 1815; tribu THEODOXINI Bandel, 2001; gènere *Theodoxus* Montfort, 1810; subgènere *Theodoxus* Montfort, 1810.

Theodoxus (Theodoxus) cf. meridionalis (Philippi, 1836)

(Figures 2–3)

- 1921: *Theodoxia fluviatilis* (Linnaeus, 1758): Bofill i Poch, p. 94.
 1921: *Theodoxia fluviatilis* var.: Font Quer, p. 178.
 1924: *Theodoxia fluviatilis* var.: Bofill i Poch, p. 100.
 2014: *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758): Quiñonero Salgado & López Soriano, pp. 121–122, fig. 2L.

Material tipus: En la descripció original no es va designar cap tipus, i malgrat que es va figurar un espècimen (Philippi, 1836: p. 159, pl. IX fig. 13), desconeixem on es va depositar el material.

Localitat típica: Segons la descripció original (Philippi, 1836: pp. 159–160), la localitat típica de *T. meridionalis* serien els “rierols de Sicília”, però posteriorment el mateix autor (Philippi, 1844: p. 138) especificà “rierols de Sicília prop de Siracusa” (la nostra traducció de l'original en llatí).

Material estudiat: Conquilles i opercles dels Ullals de Baltasar i els Manantials de la Carrova (Amposta, el Montsià, Catalunya, Espanya).

Descripció del material estudiat: Conquilla dextrògira, sòlida, globosa, i poc enroscada (fins a 3 voltes), més ampla que alta: longitud màxima 6,9 mm; amplada màxima 9,0 mm; índex longitud/amplada mitjà 0,8 (rang 0,7–0,9). L'obertura és vagament semicircular, amb un llavi extern curvat, agut i indiferenciat, i un marge columellar recte. Aquest últim és cobert per un cal·lus semicircular o en forma de mitja lluna, que és pla i més extensivament desenvolupat cap a la part basal. La coloració de la conquilla consisteix en un patró de ziga-

zaga obscur (marronós a morat) i més o menys irregular, sobreposat a un fons de color verd clar a ocre, i ocasionalment interromput a les línies de creixement. La superfície de la conquilla és força llisa i més aviat brillant en els espècimens frescos, en què sovint està localment erosionada en alguns punts, especialment a la protoconquilla i la primera volta.

Opercle calcari i semioval, aproximadament el doble de llarg (o d'alt) que ample, i més ample cap a la porció basal: longitud màxima 4,3 mm; amplada màxima 2,3 mm; índex longitud/amplada mitjà proper a 2,0 (rang 1,8–2,2). La superfície externa mostra línies de creixement discernibles i és de color beix a grisós, excepte per una banda vermellosa que en voreja la vora palatal. A la cara interna, l'opercle mostra una color gris clar, excepte per la banda de color vermell intens (més conspíua que des de l'exterior), la qual s'origina prop de la part superior i progressivament s'afua cap a la part inferior al llarg de la vora palatal de l'opercle. Malgrat que pot presentar algunes irregularitats, la major part de la superfície opercular interna és força plana, excepte per una inserció muscular distinta per a l'adductor esquerre, la qual s'estén al llarg de les parts superior i columel·lar de l'opercle, i mostra un relleu més baix que la resta de la superfície opercular interna. En la porció inferior de la cara interna de l'opercle, hi ha un cal·lus distint i moderadament engruixit, i a sobre una apòfisi (o costella) enroscada, amb una pseudoapòfisi (o clavilla) moderadament desenvolupada en la seva porció basal.

Mesures: L'estadística descriptiva per a les mesures de la conquilla en el material estudiat i les mostres de comparació es reporten a la Taula 1.

Comparacions: La morfologia de la conquilla dels espècimens descrits (Figura 2) s'assembla a la de *T. meridionalis* de Sicília (Figura 4) i a la de *T. cf. meridionalis* d'altres indrets (Figura 5), incloent-hi les proporcions globals de la conquilla i la presència d'un cal·lus columel·lar en forma de mitja lluna que és més ample cap a la part inferior de l'obertura. La coloració dels espècimens de Sicília (Figura 4; vegeu també Kristensen, 1986: figs. 5–6; Cossignani & Cossignani, 1995: figs. p. 31; Bodon & Giovannelli, 1995: figs. 20–22; Zettler & Richard, 2003: fig. 4; Welter-Schultes, 2012: fig. p. 38) es diferencia de la dels espècimens descrits de Catalunya (Figura 2) per la més freqüent interrupció del patró de ziga-zaga, particularment en alguns espècimens en què el color de fons verdós és pràcticament obliterat del tot en grans àrees de la conquilla i esdevé uniformement negre, morat o porpra. Això també s'observa en espècimens de *T. cf. meridionalis* de Castelló a la península Ibèrica (Figura 5), els quals són de vegades uniformement foscos o porpra, o poden mostrar graus diversos d'interrupció i/o obliteració del patró de ziga-zaga. Malgrat la considerable variabilitat en coloració de la conquilla, el patró de ziga-zaga observat en els espècimens descrits i altres conquilles de *T. meridionalis* i de *T. cf. meridionalis* difereix del patró de coloració característic que presenten els espècimens de *T. fluviatilis* de Catalunya i altres indrets (Figures 6–7). Els espècimens d'aquesta darrera espècie de Catalunya (Figura 6) presenten generalment un disseny marró fosc o morat sobreposat a un fons verdós, blanquinós o de color ocre, però el patró està típicament constituït per ratlles més o menys irregulars, que són aproximadament paral·leles a les línies de creixement i que, quan són interrompudes, tendeixen a formar llacunes de forma irregular en comptes d'un patró de ziga-zaga. Quan es consideren altres poblacions de *T. fluviatilis* (Figure 7; vegeu també Zettler & Richard, 2004: fig. 4; Zettler *et al.*, 2004: figs. 6–7; Zettler, 2008: figs. 19a–f, 20a–f, 21a–f, 22a–f, 23a–f, 24a–f; Glöer & Pešić, 2015: figs. 13–23), els patrons de coloració són més variables, i alguns espècimens mostren llacunes que tendeixen a fusionar-se en amples bandes transverses, mentre que d'altres fins i tot són uniformement foscos. Tanmateix, el patró de ziga-zaga que mostren els espècimens descrits no s'observa en *T. fluviatilis*. Endemés, els espècimens d'aquesta darrera espècie (Figures 6–7) es distingeixen dels espècimens descrits (Figure 2) i d'altres poblacions estudiades de *T. meridionalis* (Figura 4) i de *T. cf. meridionalis* (Figura 5) en la morfologia de la conquilla (que sembla menys globosa i més ampla

amb relació a l'altura) i la forma del cal·lus columel·lar (que és més estret, no té una forma de mitja lluna tan clara, i s'expandeix més cap a la porció apical). Finalment, els espècimens descrits es poden distingir fàcilment de *T. valentinus*, que presenta la conquilla elevada i subturriculada, amb un solc molt característic i evident a la darrera volta que, endemés, fa que el llavi extern de l'obertura sigui ondulat (Figura 8; vegeu també Graells, 1846: figs. 31–34; Fechter & Falkner, 1990: fig. 13 p. 114; Martínez-Ortí *et al.*, 2005b: figs. p. 335, 2009b: fig. p. 277; Martínez-Ortí, 2007: fig. p. 69; Welter-Schultes, 2010: fig. p. 30). Pel que fa a l'opercle, els espècimens descrits (Figura 3) s'asseguren més estretament als de *T. meridionalis* de Sicília (Figura 9), i es diferencien dels de *T. fluviatilis* (Figura 10) per la banda de color vermell intens al llarg del marge palatal (poc apparent o només lleugerament rosada en *T. fluviatilis*) i, especialment, per la presència d'una pseudoapòfisi distinta a la base de l'apòfisi (vegeu la Figura 11 per a una vista comparativa més detallada entre les diverses poblacions). Encara que, en els espècimens estudiats, l'apòfisi és més estreta i la pseudoapòfisi menys desenvolupada que en els espècimens de *T. meridionalis* de Sicília (vegeu també Bandel, 2001; Zettler & Richard, 2003: fig. 4f), és remarcable que aquesta darrera estructura és virtualment absent en tots els espècimens estudiats de *T. fluviatilis* (vegeu també Papp, 1953: pl. 1 figs. 13–16; Fechter & Falkner, 1990: fig. a p. 115; Bodon & Giovannelli, 1995; Bandel, 2001, 2008; Zettler *et al.*, 2004: figs. 6–7; Zettler, 2008: figs. 19g, 20g, 21g, 22g, 23g, 24g; Glöer & Pešić, 2012: fig. 3c, 2015: figs. 24–34; Marković *et al.*, 2014: fig. 2).

Quant a les comparacions morfomètriques entre *T. cf. meridionalis* de Catalunya, *T. meridionalis* de Sicília, i *T. fluviatilis*, els resultats de l'ANOVA per als índexs longitud/amplada (vegeu l'estadística descriptiva a la Taula 2 i els diagrames de caixa a la Figura 12) indiquen diferències significatives ($p<0,001$) tant per a la conquilla com per a l'opercle. Les comparacions post-hoc per parells indiquen que, malgrat la considerable superposició, els tres grups difereixen significativament l'un de l'altre. Així, *T. fluviatilis* presenta una conquilla relativament més ampla que tant *T. cf. meridionalis* ($p<0,001$) com *T. meridionalis* ($p<0,001$), però els espècimens de Sicília també mostren de mitjana una conquilla relativament més estreta que els de Catalunya ($p<0,01$; Figura 13A). Pel que fa a les proporcions de l'opercle (Figura 12B), les diferències són més clares, en el sentit que només hi ha una lleugera superposició entre *T. fluviatilis*, d'una banda, i *T. cf. meridionalis* i *T. meridionalis* de l'altra. El primer per tant presenta (en termes relatius) un opercle significativament més ample que els espècimens de Catalunya ($p<0,001$) i Sicília ($p<0,001$), mentre que, en canvi, els dos darrers grups no difereixen l'un de l'altre en absolut ($p=1,000$).

Per tal d'investigar encara més la fiabilitat dels quocients de forma a l'hora de distingir entre espècies, també investigarem els efectes d'escalat de la mida mitjançant al-lometria (que té en compte la variació no lineal de la forma amb relació a la mida). Les regressions al-lomètriques d'amplada vs. longitud de la conquilla transformades logarítmicament (Taula 3; Figura 13A) mostren una considerable superposició entre els nívols de dispersió dels tres grups, malgrat que *T. meridionalis* de Sicília tendeix a mostrar de mitjana una conquilla més estreta que no pas *T. fluviatilis*; *T. cf. meridionalis* de Catalunya presenta una tendència similar però menys marcada (tot essent doncs, en certa mesura, intermedi en proporcions de la conquilla). Els nostres resultats numèrics (Taula 3) indiquen proporcions de la conquilla isomètriques (i.e., canvi lineal de la forma amb relació a la mida, de manera que els pendents al-lomètrics no difereixen estadísticament de la unitat quan es consideren els intervals de confiança del 95%) per a *T. cf. meridionalis* de Catalunya, però no pas per a *T. meridionalis* de Sicília (que presenta una relació al-lomètrica lleugerament negativa; i.e., les conquilles esdevenen progressivament més estretes en termes relatius a mesura que s'incrementa la mida de la conquilla) ni per a *T. fluviatilis* (que presenta una al-lometria lleugerament positiva). Els resultats de l'ANCOVA per als tres grups simultàniament confirmen que hi ha diferències significatives en el pendent al-lomètric entre els grups investigats ($p<0,001$), de manera

que no és possible testar si també hi ha diferències en el tall amb ordenades al-lomètric. Quan l'ANCOVA es duu a terme tot definint només dos grups—*T. fluviatilis* vs. *T. (cf.) meridionalis*—no es troben diferències significatives ni en el pendent ($p=0,061$) ni amb el tall amb ordenades ($p=0,319$). En conjunt, els nostres resultats per als quocients de forma i les relacions al-lomètriques de la conquilla sugereixen que, malgrat tendir a presentar una conquilla més estreta que *T. fluviatilis*, aquesta tendència de *T. meridionalis* no és prou marcada per permetre una atribució inequívoca de les poblacions catalanes.

Pel que fa a les regressions al-lomètriques d'amplada vs. longitud de l'opercle transformades logarítmicament (Taula 3; Figura 13B), com per a les proporcions de la conquilla també hi ha certa superposició. Tanmateix, és remarcable el fet que la línia de regressió de *T. (cf.) meridionalis* de Catalunya cau sobre la regressió de *T. meridionalis* de Sicília, i que totes dues regressions estan força per sota de la de *T. fluviatilis*. Endemés, en tots tres grups els pendents al-lomètrics per a l'opercle no difereixen estadísticament de la unitat, la qual cosa implica isometria (i.e., la manca de variació no lineal de la forma amb relació a la mida). Això significa que les comparicions de les proporcions de l'opercle fonamentades en els índexs de forma no es veuen alterades per l'escalat de la mida en absolut, a diferència de les proporcions de la conquilla. Els resultats de l'ANCOVA per als tres grups simultàniament també ho confirmen, ja que mostren que no hi ha diferències en el pendent al-lomètric ($p=0,884$), malgrat que, inesperadament, les diferències en el tall amb ordenades tampoc no ho són ($p=0,055$), aparentment degut a la superposició en proporcions entre alguns espècimens de *T. meridionalis* del riu Ciane i els de *T. fluviatilis*. Tanmateix, quan l'ANCOVA es torna a dur a terme només amb dos grups—*T. fluviatilis* vs. *T. (cf.) meridionalis*—les diferències en pendent són altre cop no significatives ($p=0,550$) però les diferències en el tall amb ordenades sí que ho són ($p<0,01$), tot confirmant així que hi ha una diferència de grau al-lomètric en les proporcions de l'opercle entre *T. fluviatilis* i la resta de grups analitzats. En conjunt, les nostres comparacions morfomètriques indiquen que les proporcions de l'opercle són un criteri més clar que no pas les de la conquilla per a distingir entre *T. fluviatilis* i *T. meridionalis*, i que les proporcions de l'opercle que presenten els *Theodoxus* de Catalunya descrits en aquest article donen suport a la seva assignació a la darrera d'aquestes espècies.

Discussió. A més de millorar la comprensió de la filogènia de les espècies actuals de *Theodoxus*, les analisis moleculars de Bunje & Lindberg (2007) evidencien els problemes relacionats amb l'atribució taxonòmica dels *Theodoxus* ibèrics. Aquests autors mostraren que *T. meridionalis* de Sicília pertany a un clade diferent que *T. fluviatilis*, però trobaren que les mostres ibèriques identificades com *T. baeticus*, *T. valentinus* i *T. fluviatilis*, juntament amb les mostres de *Theodoxus* sp. de Grècia, s'agrupaven amb les primeres. Espècimens de la província de Castelló assignats a *T. fluviatilis* s'agrupaven amb espècimens de la província de València assignats a *T. baeticus* i, successivament, *T. valentinus*, mentre que suposats espècimens de *T. fluviatilis* de València s'agrupaven amb els de *T. baeticus* i *T. valentinus*. Si més no, les identificacions de *T. fluviatilis* de València entraven en clara contradicció amb les dades moleculars (Bunje & Lindberg, 2007) i devien ser, per tant, errònies. Així doncs, Bunje & Lindberg (2007) concloueren que *T. fluviatilis*, a banda de ser l'espècie del gènere més àmpliament distribuïda (Bunje, 2005), també era una mena de calaix de sastre. Resulta difícil avaluar, a partir de la literatura, a quines espècies corresponen veritablement les mostres analitzades. En el passat, s'argumentà que els espècimens de *T. fluviatilis*, *T. baeticus*, *T. valentinus* i *T. velascoi* eren “fàcilment distingibles els uns dels altres a ull nu” (A. Martínez-Ortí, com. pers. en Bunje & Lindberg, 2007: p. 384; la nostra traducció de l'original anglès). Tanmateix, Martínez-Ortí et al. (2009a) ja concloueren que la presència de *T. baeticus* al País Valencià requeria confirmació molecular, i més recentment s'ha argumentat, a partir de dades moleculars reportades de forma preliminar, que *T. fluviatilis*, *T. valentinus* i *T. meridionalis* són les úniques

espècies vàlides de *Theodoxus* a Ibèria (Martínez-Ortí et al. 2015), de tal manera que *T. baeticus* i *T. velascoi* haurien de ser sinònims posteriors d'altres tàxons.

Comprendiblement en una comunicació preliminar, Martínez-Ortí et al. (2015) no clarificaren explícitament les sinonímies dels tàxons nominals prèviament descrits a la península Ibèrica (però vegeu també Martínez-Ortí in Ramos, 2014). Segons Martínez-Ortí et al. (2015), *T. meridionalis* seria l'única espècie del gènere present a Portugal, la qual cosa implicaria que *T. elongatus* és un sinònim posterior de la primera. En canvi, a partir de la seva distribució geogràfica, *T. baeticus* i *T. hispalensis* (prèviament considerat un probable sinònim posterior de la primera; Martínez-Ortí & Robles, 2008; Martínez-Ortí et al., 2009; Bragado et al., 2010) podrien ser sinònims de *T. fluviatilis* o de *T. meridionalis*. En el cas de *T. hispalensis*, la primera d'aquestes possibilitats és afavorida per la manca de pseudoapòfisi en els espècimens inclosos en la nostra mostra de comparació, mentre que la situació és força més complexa per a *T. baeticus*.

Vidal Abarca & Suárez (1985) i Bragado et al. (2010) inclogueren *T. baeticus* en la llista de sinònims de *T. fluviatilis*, la qual cosa s'adiu amb la descripció de dos possibles sintips de *T. baeticus*, procedents de la col·lecció Lamarck i dipositats al Muséum de Genève, per part de Mermod (1953: p. 155, fig. 169). Segons aquest autor, l'opercle d'aquests espècimens manca de pseudopòfisi, com en *T. fluviatilis* però a diferència de *T. meridionalis*. La sinonímia de *T. baeticus* amb *T. fluviatilis* s'ha vist confirmada més recentment pels resultats moleculars de Martínez-Ortí in Ramos (2014: fig. 1), aparentment fonamentats en mostres de l'àrea tipus. Tanmateix, segons Martínez-Ortí et al. (2015), tant *T. fluviatilis* com *T. meridionalis* són presents a Andalusia, i aquest segon inclouria algunes poblacions prèviament atribuïdes a *T. baeticus*. Això explicaria la descripció de l'opercle de *T. baeticus* del sud-oest d'Espanya amb apòfisi i pseudoapòfisi per Fechter & Falkner (1990: p. 114 i fig. e p. 115). Les descripcions de l'opercle de *T. baeticus* per Martínez-Ortí i col·laboradors (Martínez-Ortí & Robles, 2003: p. 179; Martínez-Ortí & Robles, 2008: p. 481; Martínez-Ortí et al., 2009a: p. 273) també s'adiurien amb la morfologia opercular descrita per a *T. meridionalis*, tant en aquest treball com en la literatura prèvia (Bandel, 2001; Zettler & Richard, 2003: fig. 4f). En resum, malgrat que el tàxon nominal *T. baeticus* (originàriament descrit a partir d'espècimens d'Andalusia, probablement Sevilla; Martínez-Ortí et al., 2009a) sembla ser un sinònim posterior de *T. fluviatilis* en comptes de *T. meridionalis*—altrament, el nom *T. baeticus* tindria prioritat sobre *T. meridionalis*, ja que el primer fou descrit el 1822 i el darrer el 1836—el primer s'ha aplicat el passat a múltiples poblacions actualment atribuïdes a *T. meridionalis* (Martínez-Ortí et al., 2015; vegeu també Martínez-Ortí in Ramos, 2014; Martínez-Ortí, 2015). Això és especialment clar en el cas de poblacions del País Valencià prèviament assignades a *T. baeticus* (Gasull, 1971; Martínez-Ortí & Robles, 2003; Martínez-Ortí et al., 2005a), incloent-hi aquelles que foren caracteritzades molecularment per Bunje & Lindberg (2007).

Pel que fa a *T. velascoi*, aquesta espècie nominal fou descrita originàriament en el mateix treball (Graells, 1846) que *T. valentinus*. Posteriorment, ambdues espècies foren sinonimitzades (Gasull, 1971; Robles et al., 1996; Martínez-Ortí & Robles, 1996; Bank, 2011, 2013) o considerades diferents (Martínez-Ortí & Robles, 2003; Martínez-Ortí et al., 2005b,c, 2009b,c; Bunje & Lindberg, 2007; Martínez-Ortí, 2007; Welter-Schultes, 2012), segons dels autors. Com es desprèn de la descripció original, *T. valentinus* té una morfologia de la conquilla molt distintiva (Graells, 1846: figs. 31–34; Fechter & Falkner, 1990: fig. 13 p. 114; Martínez-Ortí et al., 2005b: figs. p. 335, 2009b: fig. p. 277; Martínez-Ortí, 2007: fig. p. 69; Welter-Schultes, 2012: fig. p. 30) en comparació amb *T. velascoi* (Graells, 1846: figs. 25–30; Martínez-Ortí et al., 2005c: figs. p. 337, 2009c: fig. p. 280). Tanmateix, això podria simplement implicar l'existència de dos morfs diferents dins d'una mateixa espècie (per exemple, Fechter & Falkner, 1990: fig. 12 p. 115 només reconegueren com a vàlida *T. valentinus*). De fet, hi ha hagut força discrepàncies sobre quin dels dos noms de Graells (1846)

hauria de tenir prioritat en cas de sinònima. Robles *et al.* (1996) i Martínez-Ortí & Robles (1996, 2003), a l'igual que Gasull (1971), consideraren que *T. velascoi* era el nom vàlid, mentre que, segons Bank (2011), *T. valentinus* tindria prioritat. Segons el Principi del Primer Revisor (ICZN, 1999: Art. 24.2.1), que en aquest cas aparentment és Gasull (1971), *T. velascoi* seria el nom vàlid i *T. valentinus* només un sinònim, en cas de considerar que aquests dues espècies nominals representen una única espècie. Per tant, el fet que Martínez-Ortí *et al.* (2015) i Martínez-Ortí (2015) consideressin *T. valentinus* (i no pas *T. velascoi*) com el nom vàlid, a diferència de publicacions prèvies, indica que aquests autors estan sinonimitzant implícitament *T. velascoi* amb *T. meridionalis*, tal i com es confirma explícitament per Martínez-Ortí in Ramos (2014). Elogiem els esforços de Martínez-Ortí i col·laboradors per a clarificar la identitat taxonòmica dels *Theodoxus* ibèrics, i esperem veure els seus resultats publicats en detall aviat, perquè de ben segur aclariran encara més l'estatus de les poblacions ibèriques incloses per aquests autors en *T. meridionalis*. Mentrestant, no és possible determinar adequadament si *T. meridionalis* s.l. (i.e., sensu Martínez-Ortí *et al.*, 2015) és una espècie monotípica germana de *T. valentinus* (vegeu Martínez-Ortí in Ramos, 2014: fig. 1), una espècie politípica (amb diverses subespècies geogràfiques), o fins i tot un complex d'espècies estretament relacionades. Ateses aquestes incerteses, preferim ser cauts i assignar les poblacions estudiades merament a *T. cf. meridionalis*—tot esperant la publicació completa dels resultats reportats preliminarment per Martínez-Ortí *et al.* (2015).

Els espècimens de *Theodoxus* del sud de Catalunya descrits en aquest article es distingeixen clarament dels de *T. fluviatilis* per la presència tant d'apòfisi com de pseudoapòfisi a la cara interna de l'opercle. La nostra mostra de comparació confirma que *T. fluviatilis* presenta apòfisi però manca d'una pseudoapòfisi distinta (Fechter & Falkner, 1990; Zettler *et al.*, 2004; Bragado *et al.*, 2010; Welter-Schultes, 2012; Glöer & Pešić, 2015). El mateix criteri permet la distinció dels espècimens descrits respecte del tàxon nominal *T. hispalensis* (a partir dels espècimens de Guadajoz) i *T. elongatus* (segons Morelet, 1845), independentment de la seva veritable identitat taxonòmica (vegeu més amunt). L'única altra espècie ibèrica vàlida de *Theodoxus*, segons Martínez-Ortí *et al.* (2015), que presenta apòfisi i pseudoapòfisi ben constituïdes és *T. valentinus* (Fechter & Falkner, 1990; Martínez-Ortí *et al.*, 2009b). L'atribució dels espècimens descrits a aquesta espècie, que actualment es considera extinta (Martínez-Ortí in Ramos, 2014; Martínez-Ortí *et al.*, 2015; Martínez-Ortí, 2015), es pot descartar conclusivament a partir de la seva morfologia distintiva de la conquilla. Cap de les característiques diagnòstiques de *T. valentinus* està present en les mostres de Catalunya, que s'assemblen molt més a *T. meridionalis* de Sicília i a *T. cf. meridionalis* del País Valencià pel fet de presentar una conquilla globosa sense cap solc, amb un llavi de l'obertura no ondulat.

Ateses les similituds en la forma i el patró de coloració de la conquilla, així com en la morfologia i les proporcions de l'opercle, assignem els espècimens descrits del sud de Catalunya a *T. cf. meridionalis*. Fins fa poc, *T. meridionalis* només es coneixia de Sicília i Tunísia (Kristensen, 1986; Cossignani & Cossignani, 1995; Zettler & Richard, 2003; Zettler & Van Damme, 2010; Welter-Schultes, 2012), tot i que els resultats de Bunje & Lindberg (2007) ja suggerien una distribució força més àmplia. La distància geogràfica entre el Llevant Ibèric o les Illes Balears i Sicília és certament més gran que entre Tunísia i Sicília (aproximadament el doble), però la distribució que en resulta no és exageradament gran si la comparem amb la de *T. fluviatilis*, especialment si tenim en compte que *T. meridionalis* es dispersa mitjançant ocells (Zettler & Van Damme, 2010). Curiosament, *T. meridionalis* ja es reportà a Espanya al segle XIX (Pérez Arcas, 1861: p. 496; Martorell y Peña & Bofill y Poch, 1888: p. 34), però ambdues citacions foren ignorades per la majoria d'autors posteriors (excepte Vidal Abarca & Suárez, 1985, que les consideraren dubtoses). Segons l'etiqueta, els espècimens reportats per Martorell y Peña & Bofill y Poch (1888), actualment dipositzats al Museu de Ciències Naturals de Barcelona, provenen d'Albaida (València), que aproximadament

coincideix amb una de les dues localitats a partir de les quals Gralls (1846) descriví *T. velascoi* (vegeu també Gasull, 1971; Martínez-Ortí & Robles, 1996; Martínez-Ortí *et al.*, 2009c). La nostra inspecció d'aquests espècimens dóna suport a l'atribució a *T. meridionalis*, a partir de les proporcions de la conquilla i l'opercle, la forma del callus columellar, i la presència tant d'apòfisi com pseudoapòfisi a la cara interna de l'opercle.

Les nostres observacions dels espècimens d'Albaida (València) i d'altres localitats de la província de Castelló s'adiuen amb els resultats de Martínez-Ortí *et al.* (2015), segons els quals *T. meridionalis* estaria àmpliament distribuïda a la península Ibèrica i seria l'única espècie vàlida de *Theodoxus* al País Valencià (excepte l'extinta *T. valentinus*; vegeu també Martínez-Ortí in Ramos, 2014; Martínez-Ortí, 2015). Fins i tot si som extremadament cauts i assignem les poblacions ibèriques a *T. cf. meridionalis*, atesa la seva presència al País Valencià, la troballa d'aquest mateix tàxon al sud de Catalunya no seria sorprenent, si no fos perquè, fins ara, *T. fluviatilis* era l'única espècie de *Theodoxus* que s'hi reconeixia (Alba *et al.*, 2011), incloent-hi fins i tot una de les dues poblacions estudiades en aquest article (Quiñonejo Salgado & López Soriano, 2014: fig. 2L). Les nostres troballes expandeixen, per tant, la distribució coneguda de *T. cf. meridionalis* a la península Ibèrica (província de Tarragona, on se sobreposa en distribució geogràfica amb *T. fluviatilis*). Fins ara, no hem trobat les dues espècies ocupant exactament el mateix hàbitat, però sí molt properes l'una de l'altra a La Carrova (on *T. cf. meridionalis* és present en surgències, i *T. fluviatilis* en un canal de desguàs). Això sugereix que *T. fluviatilis* (força tolerant a la contaminació de l'aigua; Mouston & Charvert, 1999) podria ser menys exigent, pel que fa a les condicions de l'aigua, que no pas *T. cf. meridionalis* (d'acord amb el fet que, a Sicília i Tunísia, *T. meridionalis* habita en rierols i fonts; Zettler & Van Damme, 2010).

Sumari i conclusions. Donem a conèixer la presència de *T. cf. meridionalis* a Catalunya a partir de l'estudi qualitatiu i mètric de la morfologia de la conquilla i de l'opercle de dues poblacions de *Theodoxus* de la província de Tarragona. Fins fa poc, *T. fluviatilis* era l'única espècie de *Theodoxus* que s'hi reconeixia, mentre que *T. meridionalis* es coneixia de Sicília i Tunísia. Recentment, però, *T. meridionalis* s'ha considerat com una espècie àmpliament distribuïda a la península Ibèrica, a partir de poblacions que prèviament s'assignaven a *T. baeticus* i altres espècies nominals. Fins que no es publiquin de manera completa les recents ànalisis moleculars dels *Theodoxus* ibèrics, preferim emprar nomenclatura oberta per a referir-nos a les poblacions ibèriques. Tanmateix, la troballa de *T. cf. meridionalis* al sud de Catalunya no és sorprenent en termes biogeogràfics, atès que està present també al País Valencià. En qualsevol cas, les poblacions descrites de la província de Tarragona probablement representen un dels registres més septentrionals d'aquesta espècie. Les nostres troballes també posen de manifest que, indubtablement, la distribució geogràfica de *T. cf. meridionalis* se superposa amb la de *T. fluviatilis*, que d'altra banda està distribuïda àmpliament per l'Europa del nord i central. El nostre estudi, endemés, representa la primera caracterització morfològica i mètrica de la conquilla i l'opercle de *T. cf. meridionalis* a la península Ibèrica, tot confirmant a més que *T. meridionalis* de Sicília es pot distingir morfològicament de *T. fluviatilis*. En concret, *T. meridionalis* i *T. cf. meridionalis* es distingeixen de *T. fluviatilis* per la conquilla més globosa (relativament més estreta), el patró de coloració en ziga-zaga, l'opercle relativament més estret amb una banda de color vermell més intens i, especialment, la presència d'una pseudoapòfisi a la cara interna de l'opercle. En la nostra opinió, les diferències menors en proporcions de la conquilla i desenvolupament de les estructures de l'articulació opercular entre *T. cf. meridionalis* del sud de Catalunya i *T. meridionalis* de Sicília (conquilla lleugerament més ampla, sobretot en els espècimens més grans, així com una apòfisi més estreta i una pseudoapòfisi menys ben desenvolupada en el primer) es poden interpretar com variació intraespècifica. Tanmateix, la possibilitat que aquestes diferències siguin taxonòmicament rellevants a nivell de subespècie o fins i tot

d'espècie no s'hauria de descartar completament fins que es publiquin en detall els resultats moleculars de Martínez-Ortí *et al.* (2015). Esperem que els criteris morfològics discussos en aquest article ajudaran a caracteritzar millor les respectives distribucions geogràfiques de totes dues espècies a la península Ibèrica.

Epíleg. Les eines moleculars ofereixen l'esperança de resoldre controvèrsies taxonòmiques persistents en malacologia, però requereixen que l'atribució taxonòmica dels espècimens analitzats estigui sòlidament fonamentada en descripcions i comparacions publicades amb anterioritat. Per tant, caldria que els malacòlegs dedicats a la taxonomia morfològica no ignoressin la seva responsabilitat a l' hora de proporcionar descripcions i una iconografia detallades, les quals són indispensables per caracteritzar la variabilitat intra- i interespecífica. En retrospectiva, sembla d'allò més sorprenent que, durant més d'un segle, els malacòlegs catalans (nosaltres inclosos, vegeu Alba *et al.*, 2011) haguem estat incapços de reconèixer que hi havia dues espècies diferents de *Theodoxus* al nostre país. No és el primer cop que passa tal cosa a Catalunya, com il·lustra el cas d'*Abida gittenbergeri*, que durant molts anys es confongué amb *Abida cylindrica*—una espècie similar i molt comuna, també present a Catalunya (Bössneck, 2000; Tarruela Ruestes, 2006). Per tal de trobar una cosa, per començar cal estar-la buscant; i, en certa mesura, tots som culpables de recolzar-nos massa en citacions prèvies per a una determinada àrea geogràfica. Aquest procediment, al qual un dels au-

tors (DMA) s'hi refereix com el Principi de "Si avui és dimarts, això és Bèlgica" (en al·lusió a una coneguda pel·lícula del 1969 dirigida per Mel Stuart), és inevitable quan es proporcionen llistes faunístiques sintètiques per a determinades regions, basades en la literatura prèvia. Tanmateix, quan s'estudien grups i/o àrees concretes amb més gran detall, idealment hauríem de proporcionar descripcions detallades i sempre figurar els espècimens estudiats. Això cal per assegurar-nos que els investigadors posteriors podran corroborar o corregir les nostres atribucions a la llum de futurs descobriments i revisions taxonòmiques. Així doncs, voldríem veure aquest article com un encoratjament, dirigit tant als malacòlegs aficionats com als professionals, de cara a evitar que les nostres preconcepcions bibliogràfiques anul·lin les diferències morfològiques que tots plegats podem avaluar amb l'ajuda d'un peu de rei i un estereoscopi.

Agraïments. Agraiem a Francesc Uribe l'accés als espècimens del Museu de Ciències Naturals de Barcelona. Aquest article ha estat elaborat per membres del "Grup de Malacofauna Continental de Catalunya", en el marc del projecte "MOLLUSCAT" de l'ACM. També volem donar les gràcies als tres revisors (Zoltan Féher, Josep Quintana i Joaquín López Soriano) d'alguna de les dues versions prèvies d'aquest article, per les seves suggerències i comentaris crítics, que han contribuït a la seva millora de manera important. Això no significa que estiguin d'acord amb les opinions expressades en la versió final publicada, les quals són completament responsabilitat nostra.