

APORTACIONES A LA CLARIFICACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN, POSICIÓN FILOGENÉTICA Y TAXONOMÍA DE *IBERUS MARMORATUS* SSP. E *IBERUS SERPENTINAE* (GASTROPODA, STYLOMMATOPHORA, HELICIDAE) EN EL SUR DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

José Liétor¹, Antonio R. Tudela^{2,*}, Pedro A. Jódar³, Ismael Pérez⁴,
Inés Galán-Luque⁵ & Michael J. Jowers⁶

¹ Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Campus Lagunillas s/n, 23071, Universidad de Jaén, España.

² Sociedad Giennense de Historia Natural, Capitán Aranda Baja, 12, 23001, Jaén, España.

³ Sociedad Ibérica para el Estudio y Conservación de los Ecosistemas, Pol. Industrial Los Jarales, C/ Mina Alcolea s/n, 23700, Linares, Jaén, España.

⁴ Sociedad Andaluza de Entomología (SAE) y Grupo Naturalista Sierra Bermeja (Grunser), Estepona, Málaga, España.

^{5,6} Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Avenida de la Fuente Nueva s/n, 18071, Universidad de Granada, España.

⁶ Departamento de Biología y Geología, Física y Química Inorgánica, Universidad Rey Juan Carlos, Campus de Móstoles, 28933, Madrid, España

*Autor de correspondencia: iberusantonio@gmail.com – ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9402-6345>

¹ Email: joselietor@gmail.com – ORCID: <https://orcid.org/0009-0009-5877-6550>

³ Email: puertodetiscar@gmail.com – ORCID: <https://orcid.org/0009-0001-1691-745X>

⁴ Email: ismaelperezfoto@gmail.com – ORCID: <https://orcid.org/0009-0007-5250-6811>

⁵ Email: inesgalanluque@gmail.com – ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2356-9374>

⁶ Email: michaeljowers@hotmail.com – ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8935-5913>

RESUMEN

Se realiza una revisión taxonómica desde una perspectiva integrativa (geografía, morfología y filogenia) de *Iberus serpentinae*, *I. marmoratus marmoratus* e *I. marmoratus loxanus*, taxones próximos geográficamente y con rasgos morfológicos similares. La suma de evidencias sugiere que *I. serpentinae* no es una especie distinta a *I. m. marmoratus* y que *I. m. loxanus* es un taxón bien definido, separado filogenéticamente de *I. m. marmoratus*. Se propone renombrar el primero como *I. marmoratus serpentinae* y recuperar la denominación *I. loxanus* para el segundo.

Palabras clave. *Iberus*, Helicidae, Stylommatophora, taxonomía integrativa, morfometría, *loxanus*, Sierra Bermeja, Andalucía.

ABSTRACT

Contributions to the clarification of the distribution, phylogenetic position and taxonomy of *Iberus marmoratus* ssp. and *Iberus serpentinae* (Gastropoda, Stylommatophora, Helicidae) in southern Iberian Peninsula

Iberus serpentinae, *I. marmoratus marmoratus* and *I. marmoratus loxanus*, three taxa geographically close and morphologically similar, are reviewed through an integrative taxonomical approach (geography, morphology and phylogeny). The body of evidence suggests that *I. serpentinae* is not a different species from *I. m. marmoratus* and that *I. m. loxanus* is a well-defined taxon, separated phylogenetically from *I. m. marmoratus*. It is proposed to rename the first as *I. marmoratus serpentinae* and revert to the denomination *I. loxanus* for the second.

Keywords. *Iberus*, Helicidae, Stylommatophora, integrative taxonomy, morphometrics, *loxanus*, Sierra Bermeja, Andalusia.

Recibido/Received: 15/05/2024; **Aceptado/Accepted:** 06/11/2024; **Publicado en línea/Published online:** 20/12/2024

Cómo citar este artículo/Citation: Liétor, J., Tudela, A.R., Jódar, P.A., Pérez, I., Galán-Luque, I. & Jowers, M.J. 2024. Aportaciones a la clarificación de la distribución, posición filogenética y taxonomía de *Iberus marmoratus* ssp. e *Iberus serpentinae* (Gastropoda, Stylommatophora, Helicidae) en el sur de la Península Ibérica. *Graellsia*, 80 (1-2): e748. <https://doi.org/10.3989/graellsia.2024.v80.748>

Copyright: © 2024 SAM & CSIC. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International (CC BY 4.0) License.

Introducción

El género *Iberus* es endémico de la Península Ibérica, distribuyéndose la mayoría de sus especies entre las regiones de Andalucía y Murcia (Arrébola, 1995; Ruiz-Ruiz *et al.*, 2006; Liétor, 2014). *Iberus alonensis* (A. Férussac, 1821) es la única especie del género que expande su distribución hacia otras comunidades del litoral mediterráneo y se adentra en la mitad nororiental de la Península Ibérica (Robles & Martínez-Ortí, 2009; Chueca *et al.*, 2018; Cadevall *et al.*, 2020; Zaldívar-Ezquerro, 2022).

Hasta ahora, solo Elejalde *et al.* (2008a, 2008b) habían abordado el estudio de la filogenia del género *Iberus* al completo, aunando evidencias moleculares, geográficas y conculológicas. No obstante, la escasa representatividad de las poblaciones revisadas y la ausencia de una sólida evidencia morfológica, apoyada en el análisis de una cantidad significativa de ejemplares, provocó que el equipo de Elejalde no aclarase por completo la identidad de algunos taxones. El ejemplo más claro fue el hallazgo de dos unidades taxonómicas operativas (linajes en adelante) dentro de los clados A4 y A6, a las que denominaron provisionalmente *I. alonensis*-like 01 e *I. alonensis*-like 02, respectivamente (Elejalde *et al.*, 2008a).

Otro de los linajes que planteó interrogantes al equipo de Elejalde fue el representado por su clado 5 (el que más variabilidad presentaba en términos de morfología de la concha), que reunía hasta cuatro morfotipos diferentes asignables a *Iberus cobosi* Ibáñez & Alonso, 1978, *Iberus rositai* Fez, 1950, *I. marmoratus* (Férussac, 1821) e *Iberus loxanus* (Schmidt, 1853). En palabras textuales de Elejalde *et al.* (2008b) “en base en la evidencia disponible, no se puede inferir si [...] *I. loxanus* e *I. marmoratus* deberían considerarse como especies válidas o como [...] subespecies de una sola especie”. A pesar de esta afirmación, Bank & Luijten (2014) asignan a estos taxones, y al resto de los integrados dentro del clado 5 de Elejalde, el estatus taxonómico de subespecie (*I. m. marmoratus* e *I. m. loxanus*, en adelante). Desde entonces, estas denominaciones subespecíficas se emplean como válidas en foros malacológicos (e.g., Molluscabase) y en publicaciones científicas (e.g., Torres-Alba *et al.*, 2019; Ríos-Jiménez, 2021).

Iberus serpentinae Ahuir-Galindo, 2020, constituye la incorporación más reciente al grupo de taxones próximos geográficamente y con rasgos morfológicos similares a *I. marmoratus* ssp. Su autor describe esta nueva especie, endémica de Sierra Bermeja (Málaga), basándose en criterios exclusivamente conculológicos, apoyándose en la tesis de que su mayor tamaño, la ornamentación de su concha y su apetencia por litologías peridotíticas y serpentiniticas son evidencias suficientes para diferenciarlo taxonómicamente del *I. m. marmoratus* que habita las sierras calizas colindantes.

En el presente trabajo, se realiza una revisión taxonómica integrativa que aúna evidencias moleculares, geográficas y morfológicas con el objetivo de comprender y precisar la relación filogenética existente entre *I. m. marmoratus* y los taxones *I. m. loxanus* e *I. serpentinae*.

Material y métodos

MUESTREOS DE CAMPO

Se realizó un muestreo intensivo que cubrió sistemáticamente el área de distribución potencial de *I. m. loxanus*, *I. m. marmoratus* e *I. serpentinae* en la región andaluza. La dificultad para acceder con vehículo a motor, provocó que solo la parte central del macizo montañoso de Sierra Bermeja quedase fuera del programa de muestreos.

Con la información recabada, se elaboró una cartografía detallada de las áreas de distribución de los 3 taxones. Conocer con precisión la distribución geográfica de *I. m. loxanus* resultó de gran valor para evitar la tradicional confusión en la identificación de sus ejemplares y los subsiguientes desajustes en la posición filogenética de sus muestras.

ANÁLISIS MORFOMÉTRICO DE LA CONCHA

Se midió el siguiente número de conchas: 608 para *I. m. marmoratus*, 808 para *I. m. loxanus*, y 20 para *I. serpentinae*, procedentes de 36, 36 y 5 localidades de muestreo, respectivamente.

Los parámetros morfométricos de la concha se obtuvieron siguiendo a López-Alcántara *et al.* (1985) y Polo (2016). Las medidas se tomaron con un calibre digital (precisión de 0.01 mm): diámetro (Ø) mayor y menor de la concha, altura de la concha y Ø externo mayor y menor del peristoma (Fig. 1). De acuerdo con estos datos, estimamos el área de la concha y el peristoma (considerando que ambos pueden asimilarse a una elipse) aplicando la fórmula $\text{Área} = \pi \times [(\text{Ø mayor})/2] \times [(\text{Ø menor})/2]$. Sobre la base de estas mediciones, estimamos un conjunto adicional de indicadores morfológicos: i) altura de la concha/Ø mayor de la concha (como indicador de globosidad de la concha; las conchas más globosas exhiben una relación más elevada); ii) Ø mayor de la concha/Ø menor de la concha (como indicador de circularidad de la concha; cuanto más cerca esté esta relación de la unidad, mayor será el grado de circularidad de la concha); iii) Ø externo mayor del peristoma/Ø externo menor del peristoma (como indicador de la circularidad del peristoma); iv) porcentaje de la superficie total de la concha ocupada por el peristoma, calculado como (área del peristoma x 100)/área de la concha. Todas las mediciones fueron realizadas por el mismo investigador (JL).

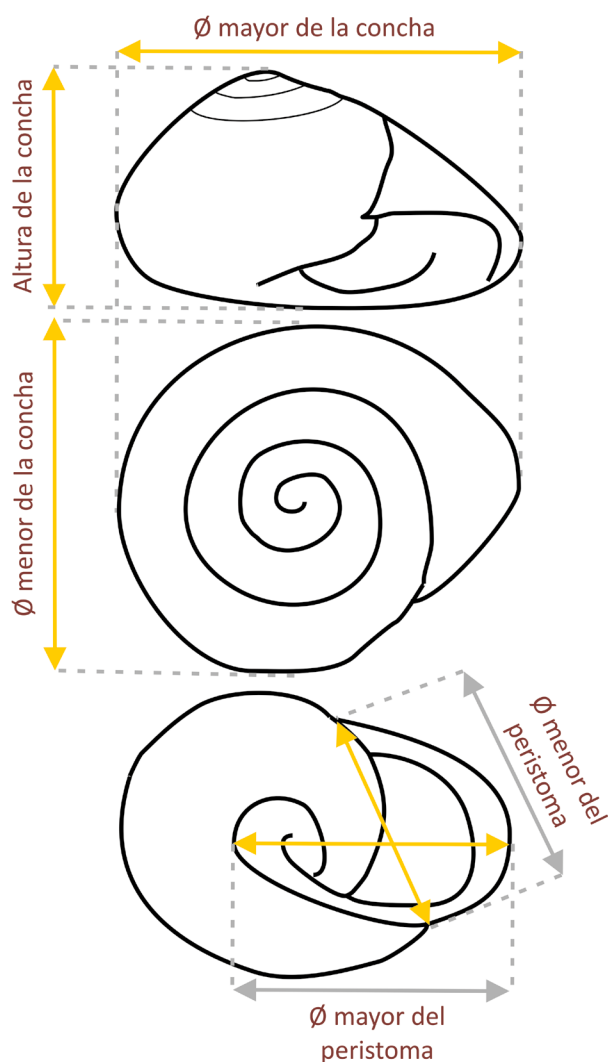


Fig. 1. Esquema descriptivo de los parámetros morfométricos considerados para la caracterización morfológica de las conchas muestreadas.

Fig. 1. Descriptive diagram of the morphometric parameters considered for the morphological characterization of the sampled shells.

Las comparaciones estadísticas entre medidas morfométricas se realizaron con pruebas ANOVA cuando las variables eran homocedásticas y normalmente distribuidas; en caso contrario se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Además, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) para determinar el agrupamiento de las poblaciones de los taxones a lo largo del morfoespacio determinado por el conjunto de los 11 indicadores morfométricos.

ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

Entre todos los especímenes recolectados vivos en el campo, se seleccionaron aquellos de ubicaciones clave para el análisis genético. Consideramos como localizaciones clave para cada taxón aquellas que,

estando lo más alejadas posible, permitían cubrir el área de distribución de forma representativa y, por tanto, abarcar una amplia diversidad genética intraespecífica. Una vez en el laboratorio, se extrajo una muestra de tejido de cada espécimen para análisis moleculares.

Para este estudio, muestras pertenecientes a 14 individuos fueron almacenadas en etanol absoluto a -20°C . Se asignaron códigos con letra M a los ejemplares de *I. m. loxanus* (M2, M6, M8, M13); para *I. m. marmoratus* se emplearon los códigos P4, P5, P9, P12, P15, V1, X1, Z2; los códigos AY1 y AY2 fueron los escogidos para los ejemplares de *I. serpentinae* (Tabla Suplementaria 1).

Se utilizaron los siguientes tres marcadores moleculares: la subunidad ribosomal grande (LSU) como gen nuclear, y tanto el ARN ribosomal 16S (16S rARN) como la enzima citocromo oxidasa I (COI) como genes mitocondriales (siguiendo a Jowers *et al.*, 2024).

El ADN genómico se extrajo utilizando el kit 'QIAGEN DNeasy Blood and Tissue' (Qiagen, Hilden, Alemania) de acuerdo con el protocolo del fabricante. La alineación total comprendió todas las muestras de *Iberus* de GenBank asignables a los linajes sometidos a estudio, así como el resto de muestras de GenBank para el género *Iberus* (Tabla suplementaria 2).

Las secuencias se editaron con Sequencher v5.4.6 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI, EE. UU.) y se verificaron posibles contaminaciones utilizando la búsqueda BLASTn de GenBank (Altschul *et al.*, 1990). Las secuencias se alinearon en Seaview v.4.2.11 (Gouy *et al.*, 2010) con MAFFT (Kato *et al.*, 2002).

Las reconstrucciones de árboles filogenéticos para los tres fragmentos de genes concatenados (longitud total de 1984 pb) se realizaron utilizando máxima verosimilitud e inferencia bayesiana de acuerdo a la metodología recogida en Jowers *et al.* (2024). Los modelos y particiones resultantes fueron GTR+G (COI pos1), F81+I (COI pos2), GTR+I+G (COI pos3), GTR+I+G (16S rARN) y HKY+G (LSU).

Todos los análisis filogenéticos se realizaron en la plataforma CIPRES (Miller *et al.*, 2010). El árbol de consenso se visualizó y enraizó usando FigTree v1.4.4 (Rambaut, 2018), y finalmente se representó de forma gráfica con el software Inkscape v1.0.1 (<http://www.inkscape.org>).

Resultados

EVIDENCIA GEOGRÁFICA

En este trabajo se ofrecen las cartografías de *I. m. loxanus* e *I. m. marmoratus* más exhaustivas realizadas hasta la fecha, con 78 y 133 localidades de muestreo, respectivamente (Fig. 2). Considerando la literatura disponible, *I. m. marmoratus* es la tercera especie del género *Iberus* con la distribución más

amplia (unos 8000 km² según nuestras estimaciones) después de *I. alonensis* e *I. globulosus*. Su distribución tiene carácter metapoblacional, con un núcleo principal de unos 6000 km² en la provincia de Málaga (que se extiende por la costa gaditana hasta Gibraltar), y otros dos núcleos disyuntos mucho más reducidos, al sur de la provincia de Córdoba (Liétor et al., 2024a) y al oeste de la provincia de Cádiz (Ríos-Jiménez, 2021). Por su parte, *I. m. loxanus* se extiende desde Darrical (Almería) hasta Estepa (Sevilla), con un área estimada de 6500 km², siendo las poblaciones almerienses las únicas que se hallan desconectadas del grueso de la distribución. El área habitada por *I. m. loxanus* se sitúa al este de la ocupada por *I. m. marmoratus*, con la excepción de un número reducido de poblaciones más septentrionales que avanzan desde el sur de Córdoba hasta la Sierra Sur de Sevilla. A pesar de la amplia franja de contacto potencial entre *I. m. loxanus* e *I. m. marmoratus*, los autores solo han encontrado una localidad (Gileña, Sevilla) donde ambos coinciden (Vázquez-Toro et al., 2015).

Sierra Bermeja es parte de una solución de continuidad de macizos montañosos habitados por otros taxones del género *Iberus*. Por un lado, *I. m. marmoratus* habita la Sierra de las Nieves y los Montes de Málaga, al norte y este de Sierra Bermeja, respectivamente, mientras que *I. cilbanus* (Altaba & Ríos-Jiménez, 2021; sensu Jowers et al., 2024) habita la Sierra de Grazalema, al oeste de Sierra Bermeja. *I. serpentinae* se extiende ampliamente a lo largo de

Sierra Bermeja, abarcando un territorio que estimamos en unos 230 km², siendo las localidades más extremas prospectadas, las siguientes: al norte: Fuente de las Tejas, Vereda de la Refriega, Istán (36°38'7.1" N, -5°00'41.2" W); al sur: Arroyo de Marimacho, Estepona (36°26'39.8" N, -5°08'42.2" W); al este: Real de la Quinta, Benahavís (36°32'3.8" N, -4° 59'23.1" W); al oeste: Arroyo del Infierno, La Gaspara, Estepona (36°27'02" N, -5°12'31" W).

Se muestrearon ejemplares de *I. serpentinae* en los dos extremos de Sierra Bermeja, tanto al este como al oeste (Fig. 2). En ninguno de los 17 puntos muestreados se encontraron signos de la presencia de *I. m. marmoratus* o *I. cilbanus*. Por tanto, *I. serpentinae* es el único representante del género *Iberus* que habita las peridotitas de Sierra Bermeja.

EVIDENCIA MORFOLÓGICA

Las conchas de *I. m. loxanus* e *I. m. marmoratus* suelen mostrar patrones similares de ornamentación, si bien el labio se muestra más reflejado en el primero mientras que el grado de marmoración es más intenso en el segundo (Fig. 3A). Los análisis morfométricos practicados muestran notables diferencias entre las conchas de ambos taxones. Concha y peristoma son más grandes en *I. m. loxanus* que en *I. m. marmoratus*, que por su parte exhibe una concha más globosa y un peristoma más circular. El único parámetro que no mostró diferencias significativas entre ambos taxones fue el grado de circularidad de la concha (Tabla 1A).

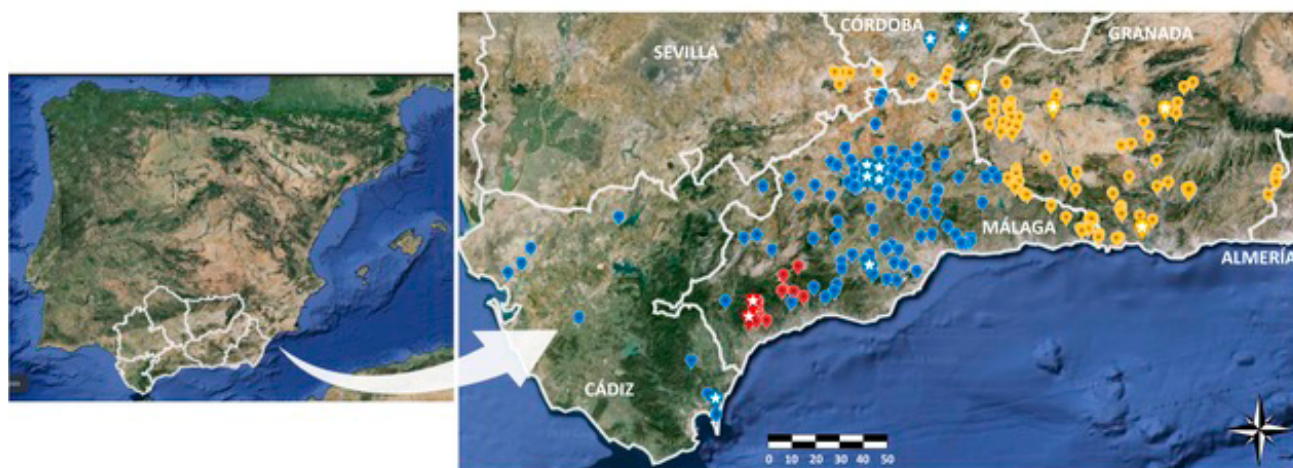


Fig. 2. Mapa de distribución de los 3 taxones estudiados en la región andaluza (sur de la Península Ibérica): *I. m. loxanus* en naranja claro, *I. m. marmoratus* en azul, e *I. serpentinae* en rojo. Cada punto representa una localidad de muestreo para el taxón en cuestión. Los puntos marcados con una estrella representan las localidades de muestreo donde se recogieron las muestras de tejido para los análisis genéticos. Todo el territorio se muestreó intensamente; los espacios de más de 20 km² que no aparecen marcados en este mapa pertenecen a localidades donde no se registró la presencia de ninguno de los 3 taxones cartografiados. No se han incluido las localidades con ejemplares de características conculológicas intermedias (probablemente sometidos a procesos de hibridación). Escala en kilómetros.

Fig. 2. Distribution map of the three taxa studied in the Andalusian region (southern Iberian Peninsula): *I. m. loxanus* in light orange, *I. m. marmoratus* in blue, and *I. serpentinae* in red. Each point represents a sampling location for the corresponding taxon. Points marked with a star indicate sampling locations where tissue samples were collected for genetic analysis. The entire territory was extensively sampled; areas larger than 20 km² that are not marked on this map represent locations where none of the three taxa were recorded. Locations with specimens exhibiting intermediate shell characteristics (likely undergoing hybridization processes) were not included. Scale in kilometers.

Tabla 1. Comparaciones morfométricas entre los taxones sujetos a estudio. A. Comparaciones entre *I. m. marmoratus* e *I. m. loxanus*. B. Comparaciones entre *I. m. marmoratus* e *I. serpentinae*. Letras diferentes en los superíndices indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según ANOVA de una vía (A) seguida de prueba post hoc HSD de Tukey o Kruskal Wallis (K) más prueba H de comparación múltiple de dos colas; ns significa 'no significativo'.

Table 1. Morphometric comparisons among the taxa studied. A. Comparisons between *I. m. marmoratus* and *I. m. loxanus*. B. Comparisons between *I. m. marmoratus* and *I. serpentinae*. Different letters indicate significant differences ($p < 0.05$) according to one-way ANOVA (A) followed by Tukey's HSD post hoc test or Kruskal-Wallis (K) with two-tailed multiple comparison H test; ns means 'not significant'.

A. Parámetros y relaciones	P	<i>I. m. marmoratus</i> (n = 608)	<i>I. m. loxanus</i> (n = 808)
Ø mayor de la concha (mm) K	<0.001	20.71 ± 1.83b	22.42 ± 2.54a
Ø menor de la concha (mm) K	<0.001	17.43 ± 1.54b	18.85 ± 2.16a
Altura de la concha (mm) A	0.002	11.84 ± 1.19a	11.59 ± 1.59b
Ø externo mayor del peristoma (mm) K	<0.001	12.20 ± 1.32b	13.39 ± 1.65a
Ø externo menor del peristoma (mm) K	<0.001	10.07 ± 1.18b	10.86 ± 1.37a
Altura de la concha/Ø mayor de la concha K	<0.001	0.57 ± 0.03a	0.52 ± 0.03b
Área de la concha (mm ²) K	<0.001	283.68 ± 53.00b	336.22 ± 77.57a
Área del peristoma (mm ²) K	<0.001	97.46 ± 21.95b	115.82 ± 28.92a
Ø mayor/Ø menor de la concha K	0.093ns	1.20 ± 0.10a	1.19 ± 0.03a
Ø mayor/Ø menor del peristoma A	0.00003	1.21 ± 0.08b	1.24 ± 0.08a
Área del peristoma ×100/área de la concha (%) K	0.032	34.38 ± 4.07b	34.47 ± 3.05a
B. Parámetros y relaciones	P	<i>I. m. marmoratus</i> (n = 608)	<i>I. serpentinae</i> (n = 20)
Ø mayor de la concha (mm) A	0.00003	20.71 ± 1.83b	22.75 ± 1.86a
Ø menor de la concha (mm) A	0.00001	17.43 ± 1.54b	19.27 ± 1.53a
Altura de la concha (mm) A	0.00001	11.84 ± 1.19b	13.71 ± 1.06a
Ø externo mayor del peristoma (mm) A	0.00031	12.20 ± 1.32b	13.43 ± 1.18a
Ø externo menor del peristoma (mm) A	0.00001	10.07 ± 1.18b	11.53 ± 1.21a
Altura de la concha/Ø mayor de la concha A	0.00004	0.57 ± 0.03b	0.60 ± 0.04a
Área de la concha (mm ²) A	0.00001	283.68 ± 53.00b	346.22 ± 55.44a
Área del peristoma (mm ²) K	0.00005	97.46 ± 21.95b	122.42 ± 22.11a
Ø mayor/Ø menor de la concha K	0.2767ns	1.20 ± 0.10a	1.18 ± 0.02a
Ø mayor/Ø menor del peristoma A	0.02716	1.21 ± 0.08a	1.17 ± 0.09b
Área del peristoma ×100/área de la concha (%) K	0.0598ns	34.38 ± 4.07a	35.32 ± 2.13a

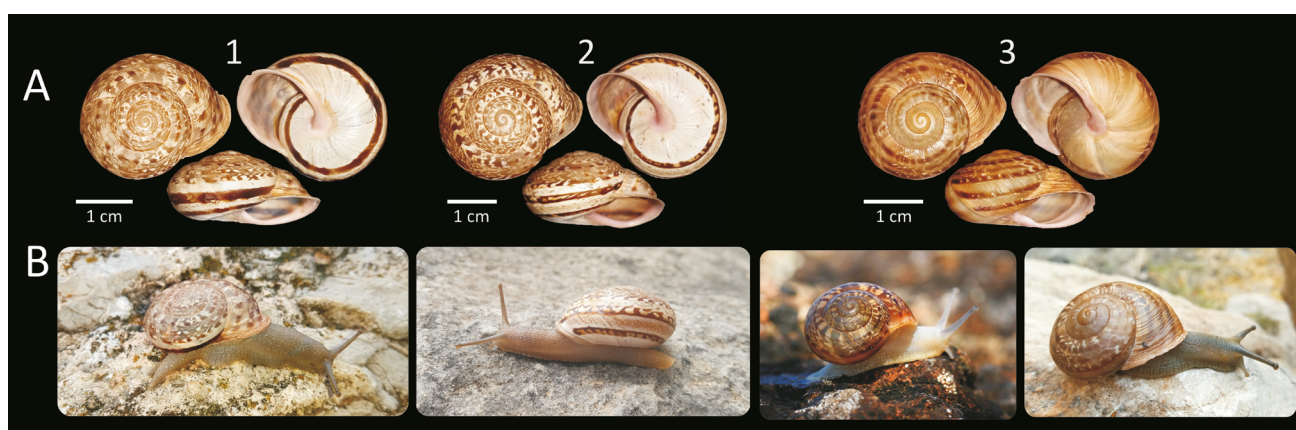


Fig. 3. Fotografías de conchas (A) y ejemplares vivos (B) representativos de: (1) *I. m. loxanus* (mirador de Otívar, Granada; 36°49'24" N, -3°40'48" W); (2) *I. m. marmoratus* (cantera abandonada junto a N-331, Antequera, Málaga; 37°01'35" N, -4°31'08" W); (3) *I. serpentinae* (Puerto de Peñas Blancas, Sierra Bermeja, Genalguacil, Málaga; 36°30'12.8" N, -5°11'29.9" W; en el caso de los ejemplares vivos, se muestra un individuo juvenil a la izquierda y otro adulto a la derecha). Las conchas fotografiadas pertenecen a los ejemplares vivos situados debajo de ellas, excepto para el ejemplar juvenil de *I. serpentinae*.

Fig. 3. Photographs of shells (A) and live specimens (B) representing: (1) *I. m. loxanus* (viewpoint of Otívar, Granada; 36°49'24" N, -3°40'48" W); (2) *I. m. marmoratus* (abandoned quarry along N-331, Antequera, Málaga; 37°01'35" N, -4°31'08" W); (3) *I. serpentinae* (Puerto de Peñas Blancas, Sierra Bermeja, Genalguacil, Málaga; 36°30'12.8" N, -5°11'29.9" W; for the live specimens, a juvenile is shown on the left and an adult on the right). The photographed shells belong to the live specimens below them, except for the juvenile *I. serpentinae* specimen.

Iberus serpentinae muestra claras diferencias morfológicas con *I. m. marmoratus*, tanto a nivel de concha como de partes blandas. En promedio, su concha es más grande y globosa que la de *I. m. marmoratus* (Tabla 1B), y sus partes blandas, de un tono gris claro durante la fase inicial de desarrollo (como en *I. m. marmoratus*), tornan a un gris mucho más oscuro en la fase adulta (Fig. 3B).

El primer componente principal (CP1) del ACP explicó mucho mejor el clustering poblacional que el segundo componente principal (CP2), ya que absorbió 3.5 veces más varianza de los datos. El CP1 ordenaba las poblaciones de *Iberus* de acuerdo al tamaño de la concha, mientras que el CP2 estaba relacionado con su morfología (circularidad y globosidad). Tal y como se aprecia en la Figura 4, las nubes de dispersión de los 3 taxones estudiados están bien separadas en el morfoespacio, con un grado de solapamiento muy discreto para el rango de variabilidad conchológica esperable en taxones con una extensa distribución geográfica, como es el caso de *I. m. loxanus* e *I. m. marmoratus* (Fig. 2). El centroide de las poblaciones

de *I. m. marmoratus* se sitúa en el cuadrante inferior izquierdo del ACP, aplicable a conchas de menor tamaño y mayor índice de globosidad; el centroide de las poblaciones de *I. m. loxanus* (cuadrante superior derecho del ACP) representa a conchas de mayor tamaño y mayor índice de circularidad; por último, el centroide de las poblaciones de *I. serpentinae* (cuadrante inferior derecho), representa a conchas de mayor tamaño y mayor índice de globosidad.

EVIDENCIA MOLECULAR

Los 3 taxones estudiados en este trabajo se enmarcan en un clado formado por 5 linajes (Fig. 5), uno de ellos definido recientemente (Altaba & Ríos-Jiménez, 2021) y asignable a *I. cilbanus* (Jowers et al., 2024).

Las muestras identificadas como *I. m. marmoratus* e *I. serpentinae* se situaron dentro del linaje 1. Nuestras muestras AY1 y AY2 junto con las muestras codificadas como *I. marmoratus* 01/02/03/04/05 e *I. marmoratus*EHUMC2263, configuran un sublinaje dentro del linaje 1, asignable a *I. serpentinae*. La

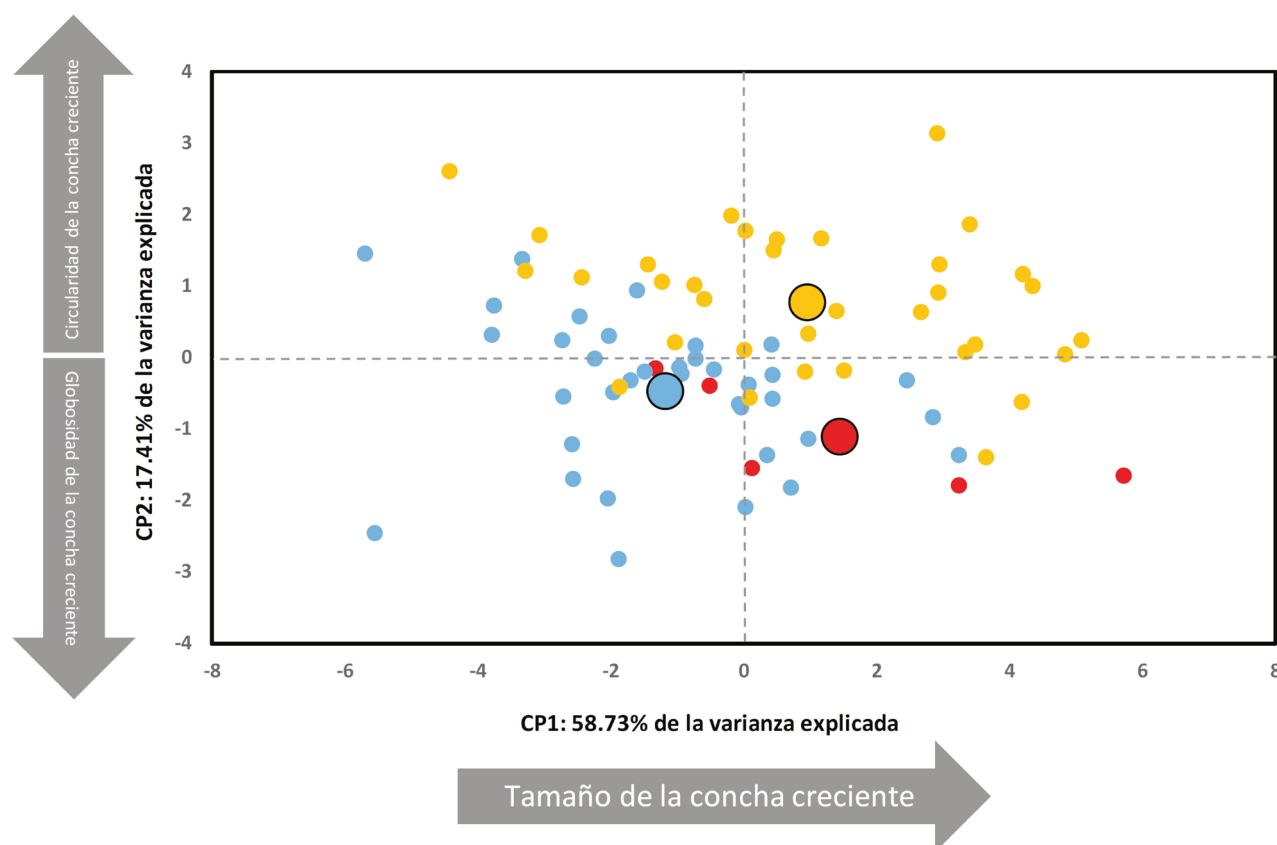


Fig. 4. Distribución de *I. m. loxanus* (36 localidades, color naranja claro), *I. m. marmoratus* (36 localidades, color azul), e *I. serpentinae* (5 localidades, color rojo) en el morfoespacio bidimensional generado por los dos primeros CPs de un ACP. Cada punto del gráfico representa una localidad de muestreo. Las coordenadas de los centroides para cada taxón (puntos más grandes) se calcularon como los promedios de las coordenadas X e Y de los puntos incluidos en las nubes correspondientes.

Fig. 4. Distribution of *I. m. loxanus* (36 locations, light orange), *I. m. marmoratus* (36 locations, blue), and *I. serpentinae* (5 locations, red) in the two-dimensional morphospace generated by the first two principal components (PCs) of a PCA. Each point on the graph represents a sampling location. The centroid coordinates for each taxon (larger points) were calculated as the averages of the X and Y coordinates of the points within the corresponding clusters.

revisión de las coordenadas de estas últimas muestras (información disponible en GenBank) constata su ubicación dentro del territorio de Sierra Bermeja.

Por su parte, las muestras determinadas como *I. m. loxanus* se enclavan dentro del linaje 5, que es divergente con todos los demás *Iberus* de su clado. Es preciso aclarar que lo que denominamos ‘linaje 5’, probablemente sea un complejo formado por varios linajes, lo que requerirá un estudio posterior. A efectos de simplificación, utilizaremos en adelante la denominación ‘linaje 5’ para referirnos a dicho complejo.

Las distancias genéticas obtenidas para el gen COI fueron: 11.35% entre *I. m. loxanus* e *I. m. marmoratus*; 10.04% entre *I. m. loxanus* e *I. serpentinae*; 4.29% entre *I. m. marmoratus* e *I. serpentinae*. Las distancias intraespecíficas para el COI fueron del 4.17% y el 2.97% en *I. m. marmoratus* e *I. m. loxanus*, respectivamente. Es decir, la divergencia genética para el COI que cabe esperar entre individuos de *I. m. marmoratus*, es casi la misma que entre individuos de *I. m. marmoratus* e *I. serpentinae*. En contraste, la

divergencia para el COI entre *I. m. loxanus* e *I. m. marmoratus* es hasta 2.5 veces superior a la que *I. m. marmoratus* muestra con respecto a *I. serpentinae*.

Discusión

Se ha sugerido que entre el 10% y el 20% de las especies definidas morfológicamente pueden representar dos o más especies crípticas (Janzen *et al.*, 2017). Mientras que Bickford *et al.* (2006) opinan que este fenómeno podría estar restringido tanto taxonómica como geográficamente, Pfenninger & Schwenk (2007) ofrecen argumentos a favor de que las especies crípticas se encuentran en proporciones similares en todo el reino animal y en todas las regiones biogeográficas. En el caso del género *Iberus*, es bien sabido que existen varios linajes genéticamente divergentes pero morfológicamente crípticos (Elejalde *et al.*, 2008b; Moreno-Rueda, 2012; Liétor *et al.*, 2024a, 2024b), lo cual representa una tendencia común en los helícidos (Chueca *et al.*, 2015; Zajac

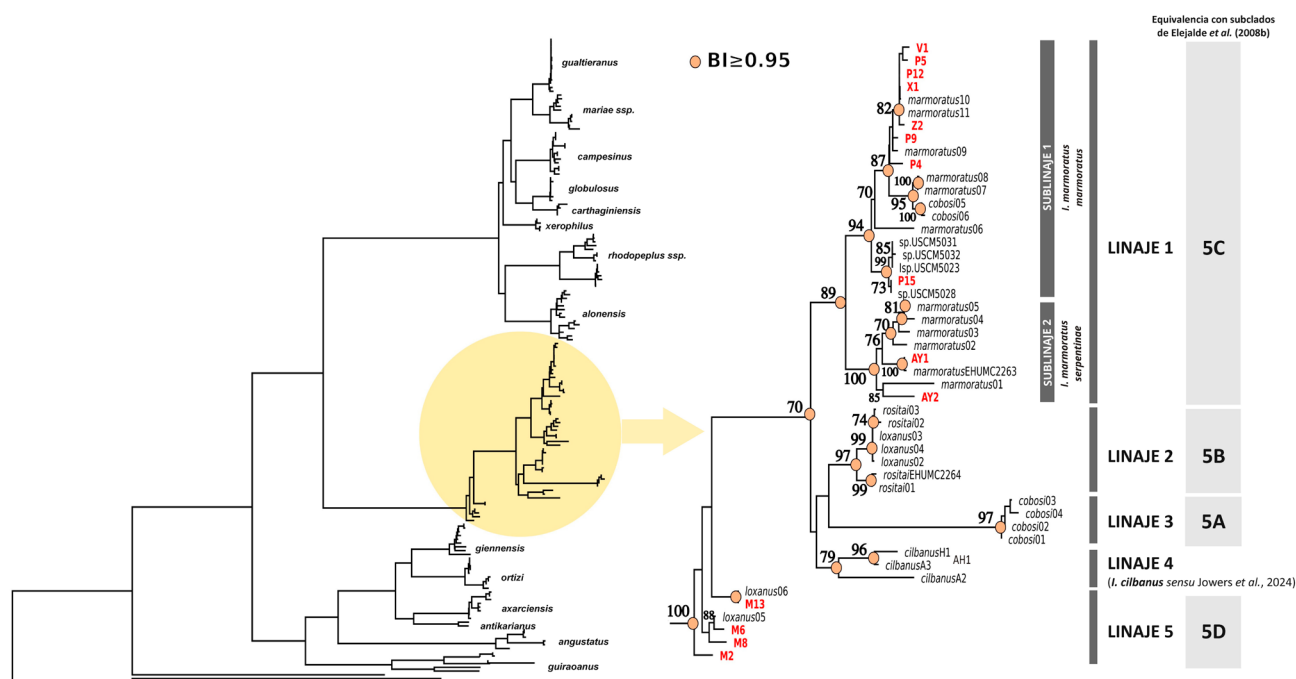


Fig. 5. Árbol de máxima verosimilitud (MV) del género *Iberus* que integra las 14 muestras biológicas aportadas por el presente trabajo (códigos resaltados en rojo). Para los análisis de inferencia bayesiana, se indican los valores de los nodos (≥ 0.95) con círculos anaranjados, y para MV se presentan los valores de los ‘bootstraps’ por encima del 70%. Para facilitar la comprensión por parte del lector de los paralelismos que se mencionan en el texto entre nuestro cladograma y el publicado por Elejalde *et al.* (2008b), se ha incluido una columna a la derecha con las denominaciones de los subclados propuestos por dichos autores. Hemos de aclarar que la posición polifilética de *I. cobosi* en el linaje 1 se debe a un proceso de hibridación con *I. m. marmoratus* en la zona de contacto entre los dos taxones (Valle de Abdalajís, Málaga), donde aparecen abundantes conchas intermedias entre ambos (Elejalde *et al.*, 2008b).

Fig. 5. Maximum likelihood (ML) tree of the genus *Iberus* incorporating the 14 biological samples contributed by this study (codes highlighted in red). For Bayesian inference analysis, node values (≥ 0.95) are indicated with orange circles, and for ML, bootstrap values above 70% are presented. To enhance the reader's understanding of the parallels outlined in the text between our cladogram and that published by Elejalde *et al.* (2008b), a column on the right includes the subclades names proposed by those authors. Note that the polyphyletic placement of *I. cobosi* within lineage 1 results from a hybridization process with *I. m. marmoratus* in the contact zone between the two taxa (Valle de Abdalajís, Málaga), where numerous intermediate shells between both are observed (Elejalde *et al.*, 2008b).

et al., 2020). Por tanto, definir especies del género *Iberus* a partir únicamente de rasgos conculológicos no parece apropiado.

SOBRE EL ESTATUS TAXONÓMICO DE *I. SERPENTINAE*

Hasta su descripción en 2020, *I. serpentinae* había pasado desapercibido para la comunidad científica a pesar de habitar un territorio amplio, salpicado de núcleos de población densamente poblados y bien comunicados. De hecho, las muestras que aparecen en el linaje 1 (Fig. 5) junto a nuestros ejemplares de *I. serpentinae* (codificadas en GenBank como *I. marmoratus*EHUMC2263, e *I. marmoratus* 01/02/03/04/05) no levantaron sospecha entre los investigadores, en tanto que candidatas a nueva especie. Tanto es así que Elejalde et al. (2008b) agrupaban los ejemplares *I. m. marmoratus* e *I. serpentinae* dentro del mismo subclado, el 5C.

No existen barreras geográficas que nos lleven a pensar que *I. serpentinae* sea producto de un proceso de especiación acorde a la teoría biogeográfica de islas (Holland & Cowie, 2009; Parent, 2012). Más bien, podría tratarse de un ecotipo de *I. m. marmoratus* especialmente adaptado a una litología hostil para la mayoría de gasterópodos terrestres. La peridotita es una roca ígnea ultrabásica de grano grueso que se erosiona hasta convertirse en serpentinita. Está compuesta principalmente por el mineral olivino, un ortosilicato de magnesio. Sus niveles de calcio suelen ser bajos, por lo que los suelos desarrollados sobre peridotitas o serpentinitas albergan pocos caracoles a menos que haya un aporte de arena o limo calcáreo arrastrado por el viento (Torres-Alba et al., 2018).

En efecto, las diferencias en la morfometría de la concha y la tonalidad de las partes blandas entre *I. m. marmoratus* e *I. serpentinae* halladas en este trabajo podrían apuntar a una incipiente diferenciación ecotípica entre ambos taxones, aunque no la suficiente como para delimitar especies distintas, ya que nuestros resultados moleculares determinan que ambos taxones ocupan posiciones filogenéticas contiguas y que, entre ellos, la divergencia genética para el COI es solo del 4.29%, prácticamente igual a la hallada entre ejemplares de *I. m. marmoratus*. En conclusión, proponemos renombrar este taxón como *Iberus marmoratus serpentinae* stat. nov., un endemismo singular asociado exclusivamente a peridotitas y serpentinitas.

La escasa cantidad de conchas encontradas, a pesar de la intensidad de las prospecciones realizadas (cuantificadas en aproximadamente 80 horas de muestreo distribuidas entre 4 avezados investigadores durante 4 jornadas completas), atestigua que la densidad de las poblaciones de *I. marmoratus serpentinae* stat. nov. es sumamente reducida, posiblemente la menor de entre todas las especies conocidas del género *Iberus*. Este hecho convierte a *I. marmoratus serpentinae* stat. nov. en el miembro más raro del género *Iberus*, tal y como

sugiere su autor (Ahuir-Galindo, 2020). Será necesario investigar el área más inaccesible de Sierra Bermeja y ahondar en los aspectos de la biología de un taxón tan singular de la malacofauna ibérica. Un mayor conocimiento permitirá inferir si las administraciones competentes debieran salvaguardar a *I. marmoratus serpentinae* stat. nov. bajo régimen de protección especial, máxime dada la vulnerabilidad de la sierra que habita, sometida a incendios recurrentes.

SOBRE EL ESTATUS TAXONÓMICO DE *I. m. LOXANUS*

En ocasiones, se ha recurrido a la denominación *I. loxanus* para clasificar morfotipos con algún rasgo conculológico común con esta especie. Prueba de ello es que 3 de los 5 ejemplares identificados en GenBank como *I. m. loxanus* se ubican en una posición filogenética distinta a la establecida por nuestro linaje 5. Mientras que dichos ejemplares son emplazados en el linaje 2 de nuestro árbol filogenético, el equipo de Elejalde los sitúa dentro de su subclado 5B, al mismo tiempo que reconocen que es el subclado 5D el que reúne los topotipos de este taxón (Fig. 5).

Nuestros resultados muestran que *I. m. marmoratus* e *I. m. loxanus* se sitúan en linajes bien diferenciados. En consecuencia, ambos taxones muestran una notable divergencia genética para el COI (11.35%). Las distancias genéticas típicas para el COI consideradas para definir especies de gasterópodos terrestres oscilan entre el 4 y el 8% (Hebert et al., 2003; Davison et al., 2009; Köhler & Johnson, 2012). En el caso de la familia Helicidae, Colomba et al. (2015) fijaron entre un 4 y un 7.5% las diferencias para el COI a la hora de discriminar entre especies del género *Ercella*; Holyoak et al. (2018) establecieron un rango entre el 8.2 y el 12.1% para delimitar especies dentro del género *Eremina*.

La separación genética entre *I. m. marmoratus* e *I. m. loxanus*, junto a las diferencias conculológicas aportadas y la separación geográfica, sugieren que la denominación *I. marmoratus loxanus* debe ser descartada, recuperándose como válida la denominación *I. loxanus*, tal y como establecían en su estudio de referencia Elejalde et al. (2008b).

No disponemos de suficiente evidencia molecular para asegurar que nuestro linaje 5 lo conformen una o varias especies distintas, como sugiere su carácter parafilético. Por tanto, la conclusión de este trabajo es que la base del clado objeto de estudio está probablemente constituida por un complejo poliespecífico, al que sugerimos denominar provisionalmente *I. loxanus*. Futuros estudios, guiados por las muestras aquí presentadas, podrán aclarar este particular.

Igualmente, serán necesarios más estudios para determinar si el resto de taxones asumidos por Bank & Luijten (2014) como subespecies de *I. marmoratus* (*cobosi* y *rositai*) deben mantener dicho estatus taxonómico.

Agradecimientos

Nuestro más sincero agradecimiento a Carlos Rubí Ruiz y al área de divulgación de la Asociación Libres para Vivir (Alhaurín el Grande, Málaga) por la aportación de ejemplares de *I. marmoratus serpentinae* stat. nov. e *I. m. marmoratus* de la provincia de Málaga, así como a Félix Ríos Jiménez por la aportación de información sobre algunas poblaciones gaditanas de *I. m. marmoratus*. Michael J. Jowers contó con el apoyo de una beca postdoctoral “María Zambrano”. Gregorio Moreno-Rueda financió las secuencias genéticas. Mohammed Bakkali proporcionó las instalaciones para los análisis genéticos. Este estudio se ha desarrollado de acuerdo con las legislaciones española y andaluza de conservación y protección de la fauna y la flora silvestres aplicables a animales invertebrados (Ley 8/2003; Real Decreto 139/2011; Decreto 23/2012). La recogida de ejemplares vivos y conchas fue autorizada por la Dirección General de Política Forestal y Biodiversidad de la Consejería de Sostenibilidad, Medio Ambiente y Economía Azul de la Junta de Andalucía.

Declaración de conflictos de intereses

Los autores de este artículo declaran no tener conflictos de intereses económicos, profesionales o personales que pudieran haber influido de forma inapropiada en este trabajo.

Declaración de contribución de autoría

José Liétor Gallego primer autor: Conceptualización, Curación de datos, Análisis formal, Investigación, Metodología, Administración de proyecto, Recursos, Redacción – borrador original, Redacción – revisión y edición. Antonio Ramón Tudela Cárdenas segundo autor y autor de correspondencia: Conceptualización, Curación de datos, Análisis formal, Investigación, Metodología, Recursos, Redacción – revisión y edición. Pedro Antonio Jódar de la Casa tercer autor: Investigación, Metodología, Recursos, Redacción – revisión y edición. Ismael Pérez Muñoz cuarto autor: Investigación, Recursos, Redacción – revisión y edición. Inés Galán Luque quinta autora: Investigación, Redacción – revisión del proyecto. Michael Joseph Jowers sexto autor: Análisis formal, Investigación, Metodología, Recursos, Redacción – revisión y edición.

Referencias

Ahuir-Galindo, J., 2020. New *Iberus* from Spain. *Malacologia Mostra Mondiale*, 108: 22-23.

- Altaba, C.R. & Ríos-Jiménez, F., 2021. An enigmatic rock-dwelling land snail from southernmost Iberia (Mollusca, Gastropoda, Helicidae). *Folia Conchylologica*, 60: 35–43.
- Altschul, S.F., Gish, W., Miller, W., Myers, E.W. & Lipman, D.J., 1990. Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 215: 403–410. [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(05\)80360-2](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2)
- Arrébola, J.R., 1995. *Caracoles terrestres (Gastropoda, Stylommatophora) de Andalucía, con especial referencia a las provincias de Sevilla y Cádiz*. PhD. Thesis. Universidad de Sevilla. Sevilla. 579 pp.
- Bank, R. & Luijten, L., 2014. Nomenclator of the taxa belonging to the genus *Iberus* Montfort, 1810 (Gastropoda: Pulmonata, Helicidae). *Basteria*, 78 (4/6): 89-98.
- Bickford, D., Lohman, D.J., Sodhi, N.S., Ng, P.K.L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K.K. & Das, I., 2006. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 22 (3): 148–155. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004>
- Cadevall, J., Corbella, J., Bros, V., Orozco, A., Guillén, G., Prats, L. & Capdevila, M., 2020. Els molluscs continentals de Catalunya i Andorra (Península Ibèrica). Llista comentada. *Spira*, 7 (3-4): 117-159.
- Chueca, I.J., Madeira, M.J. & Gómez-Moliner, B.J., 2015. Biogeography of the land snail genus *Allognathus* (Helicidae): middle Miocene colonization of the Balearic Islands. *Journal of Biogeography*, 42 (10): 1845-1857. <https://doi.org/10.1111/jbi.12549>
- Chueca, L.J., Caro, A. & Gómez-Moliner, B., 2018. Situación actual de las especies de caracoles terrestres presentes en Bardenas Reales de Navarra con notas sobre su recolección y consumo. *Revista del Centro de Estudios Merindad de Tudela*, 26: 167-195.
- Colomba, M.S., Gregorini M., Liberto, F., Reitano, A., Giglio, S. & Sparacio, I., 2015. The genus *Ercella* Monterosato, 1894: new molecular evidence (Pulmonata Stylommatophora Helicidae). *Biodiversity Journal*, 6 (1): 401-411.
- Davison, A., Blackie, R.L.E. & Scothern, G.P., 2009. DNA barcoding of stylommatophoran land snails: a test of existing sequences. *Molecular Ecology Resources*, 9: 1092-1101. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02559.x>
- Elejalde, M.A., Madeira, M.J., Muñoz, B., Arrébola, J.R. & Gómez-Moliner, B.J., 2008a. Mitochondrial DNA diversity and taxa delineation in the land snails of the *Iberus gualtieranus* (Pulmonata,

- Helicidae) complex. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 154: 722-737. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00427.x>
- Elejalde, M.A., Madeira, M.J., Arrébola, J.R., Muñoz, B. & Gómez-Moliner, B.J., 2008b. Molecular phylogeny, taxonomy and evolution of the land snail genus *Iberus* (Pulmonata: Helicidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 46: 193-202. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2008.00468.x>
- Férussac, A.É.J.P.J.F. d'Audebard de, 1821–1822. *Tableaux systématique des animaux mollusques suivis d'un Prodrôme général pour tous les mollusques terrestres ou fluviatiles vivantes ou fossiles*. J.-B. Baillière. Paris. 110 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.10558>
- Fez, S. de, 1950. *Iberus rositai*. Nueva especie del grupo de la *H. gualtierana*. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 48 (2): 159-162.
- Gouy, M., Guindon, S. & Gascuel, O., 2010. SeaView version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular Biology and Evolution*, 27: 221-224. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp259>
- Hebert, P.D.N., Ratnasingham, S. & deWaard, J.R., 2003. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270: S96-S99. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0025>
- Holland, B.S. & Cowie, R.H., 2009. Land snail models in island biogeography: a tale of two snails. *American Malacological Bulletin*, 27: 59-68. <https://doi.org/10.4003/006.027.0205>
- Holyoak, D.T., Holyoak, G.A., Chueca, L.J. & Gómez-Moliner, B.J., 2018. Evolution and taxonomy of the populations of *Eremina* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) in Morocco. *Journal of Conchology*, 43 (1): 17-57.
- Ibáñez, M. & Alonso, M.R., 1978. El género *Iberus* Montfort, 1810 (Pulmonata: Helicidae). 2 *Iberus cobosi* n sp. *Archiv für Molluskenkunde*, 108: 193–200.
- Janzen, D.H., Burns, J.M., Cong, Q., Hallwachs, W., Dapkey, T., Manjunath, R., Hajibabaei, M., Hebert, P.D.N. & Grishin, N.V., 2017. Nuclear genomes distinguish cryptic species suggested by their DNA barcodes and ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114 (31): 8313-8318. <https://doi.org/10.1073/pnas.1621504114>
- Jowers, M.J., Liétor, J., Tudela, A.R., Jódar, P.A., Galán-Luque, I. & Moreno-Rueda, G., 2024. Phylogenetic evidence suggests the non-validity of the Iberian land snail genus *Tartessiberus*, and synonymy with *Iberus* (Helicidae). *Zookeys*, 1201: 219-231. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1201.117318>
- Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K.I. & Miyata, T., 2002. MAFFT: A novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*, 30 (14): 3059–3066. <https://doi.org/10.1093/nar/gkf436>
- Köhler, F. & Johnson, M.S., 2012. Species limits in molecular phylogenies: a cautionary tale from Australian land snails (Camaenidae: *Amplirhagada* Iredale, 1933). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 165: 337-362. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00810.x>
- Liétor, J., 2014. *Variabilidad intraespecífica de las conchas del género Iberus Montfort, 1810 del sur de la Península Ibérica*. Guía iconográfica. ConchBooks. Harxheim. 29 pp.
- Liétor, J., Jowers, M.J., Jódar, P.A., Galán-Luque, I. & Tudela, A.R., 2024a. A new cryptic rock-dwelling species of the genus *Iberus* Montfort, 1810 (Gastropoda: Stylommatophora: Helicidae) from southern Iberian Peninsula. *Animal Biodiversity and Conservation*, 47(2): 197-208. <https://doi.org/10.32800/abc.2024.47.0197>
- Liétor, J., Tudela, A.R., Jódar, P.A., Jowers, M.J. & Moreno-Rueda, G., 2024b. Slow and steady saves the race: molecular and morphological analysis of three new cryptic species of *Iberus* land snails from the Iberian Peninsula. *Organisms Diversity and Evolution*. <https://doi.org/10.1007/s13127-024-00640-3>
- López-Alcántara, A., Rivas, P., Alonso, M.R. & Ibáñez, M., 1985. Variabilidad de *Iberus gualtieranus* (Linneo, 1758) (Pulmonata, Helicidae). *Iberus*, 5: 83-112.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T., 2010. *Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees*. Gateway Computing Environments Workshop (GCE). New Orleans: 1-8. <https://doi.org/10.1109/GCE.2010.5676129>
- Moreno-Rueda, G., 2012. The importance of moisture in the activity patterns of the arid-dwelling land snail *Iberus gualtieranus*. In: Hämäläinen, E.M., Järvinen, S. (Eds.), *Snails: Biology, Ecology and Conservation*. Nova Science Publishers. New York: 137-149.
- Parent, C.E., 2012. Biogeographical and ecological determinants of land snail diversification on

- islands. *American Malacological Bulletin*, 30 (1): 207-215. <https://doi.org/10.4003/006.030.0118>
- Pfenniger, M. & Schwenk, K., 2007. Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. *BMC Evolutionary Biology*, 7 (1): 121. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-121>
- Polo, I., 2016. *Dinámica poblacional, taxonomía y conservación de algunas especies del género "Iberus"*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid. 168 pp.
- Rambaut, A., 2018. FigTree-version 1.4.4, a graphical viewer of phylogenetic trees. Disponible en <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree> [consultado Feb. 2024].
- Ríos-Jiménez, F., 2021. Catálogo comentado de los moluscos continentales de la provincia de Cádiz, Andalucía, España. *Revista de la Sociedad Gaditana de Historia Natural*, 15: 11-25.
- Robles, F. & Martínez-Ortí, A., 2009. Moluscos continentales de los alrededores de Molina de Aragón (Guadalajara, España), con notas sobre *Orculella bulgarica* (Hesse, 1915) (Gastropoda, Orculidae). *Iberus*, 27 (2): 99-105.
- Ruiz-Ruiz, A., Cárcaba, A., Porras, A. & Arrébola, J.R., 2006. *Caracoles terrestres de Andalucía. Guía y manual de identificación*. Fundación Gypaetus. Sevilla. 302 pp.
- Torres-Alba, J.S., Holyoak, D.T., Holyoak, G.A., Vázquez-Toro, F.E. & Ripoll, J., 2018. An undescribed genus and species of Geomitridae (Gastropoda: Helicacea) from peridotite hills in Málaga Province, Spain. *Iberus*, 36 (2): 111-123.
- Torres-Alba, J.S., López-García, J.C., Vázquez-Toro, F.E. & Ripoll, J., 2019. Malacofauna del Jardín Botánico Histórico La Concepción (Málaga, España). *Elona, revista de malacología ibérica*, 1: 34-44.
- Vázquez-Toro, F.E., Torres-Alba, J.S. & Ripoll, J., 2015. Nuevas citas de gasterópodos terrestres (Mollusca: Gastropoda) para la provincia de Sevilla (España). *Spira*, 5 (4): 181-185.
- Zajac, K.S., Proćków, M., Zajac, K., Stec, D. & Lachowska-Cierlik, D., 2020. Phylogeography and potential glacial refugia of terrestrial gastropod *Faustina faustina* (Rossmässler, 1835) (Gastropoda: Eupulmonata: Helicidae) inferred from molecular data and species distribution models. *Organisms Diversity and Evolution*, 20:747–762. <https://doi.org/10.1007/s13127-020-00464-x>
- Zaldivar Ezquerro, C., 2022. Aportaciones al estudio de los gasterópodos (Mollusca: Gastropoda) de la Comunidad Autónoma de La Rioja (España). *Zubía*, 40: 127-176.

Material suplementario

Tabla suplementaria 1. Lista de especímenes secuenciados, denominaciones taxonómicas, códigos, localidades, coordenadas y números de adhesión de GenBank para los tres marcadores utilizados en el estudio. La especie *marmoratus* se ha abreviado con la letra ‘m’.

Tabla suplementaria 2. Códigos de especímenes/ vouchers, especies, coordenadas y números de adhesión de GenBank.