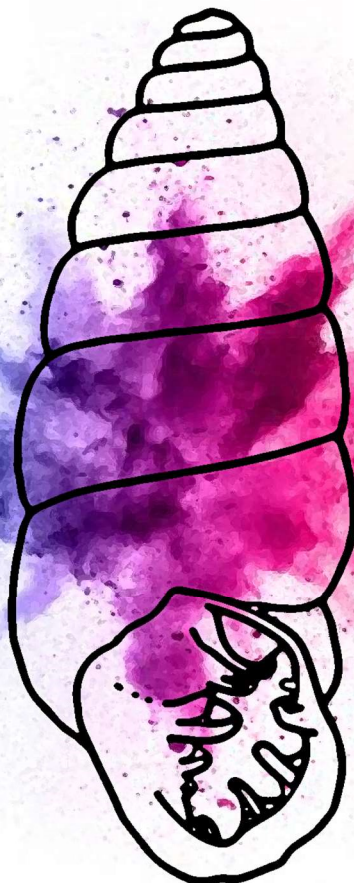


**Molecular systematics and taxonomic update of
the genus *Chondrina* Reichenbach, 1828
(Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae) in the
Iberian Peninsula**

**Sistemática molecular y actualización taxonómica del
género *Chondrina* Reichenbach, 1828 (Gastropoda,
Pulmonata, Chondrinidae) en la península ibérica**

Eder Somoza Valdeolmillos



eman la zabal zazu



Universidad del País Vasco Euskal Herriko Unibertsitatea

PhD Thesis

Vitoria-Gasteiz, 2021

**Molecular systematics and taxonomic update of
the genus *Chondrina* Reichenbach, 1828
(Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae) in the
Iberian Peninsula.**

**Sistemática molecular y actualización taxonómica
del género *Chondrina* Reichenbach, 1828
(Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae) en la
península ibérica.**

A thesis submitted by

Eder Somoza Valdeolmillos

For the degree of Doctor of Philosophy,

under the supervision of

Dr. Benjamín Juan Gómez-Moliner and Dr. María José Madeira García

University of the Basque Country, Vitoria-Gasteiz, 2021



Universidad del País Vasco
Euskal Herriko Unibertsitatea
The University of the Basque Country



Departamento de Zoología y Biología Celular Animal
Zoologia eta Animalia Zelulen Biologia Saila
Department of Zoology and Animal Cell Biology



CONTENIDOS.

Contenidos / Contents

1. AGRADECIMIENTOS / ACKNOWLEDGEMENTS	III
2. PREÁMBULO / PREAMBLE.....	V
3. RESUMEN / ABSTRACT	IX
4. INTRODUCCIÓN / INTRODUCTION.....	XI
4.1 Chondrinidae Steenberg, 1925.....	XIII
4.2 <i>Chondrina</i> Reichenbach, 1828	XIII
5. BIBLIOGRAFÍA / BIBLIOGRAPHY	XVIII

Capítulos / Chapters

1- *Corrigendum* to: “Waves of dispersal in island-hopping *Chondrina* species (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae)” [Zool. Anz. 249 (2010) 71–79] 1

1. Abstract	5
2. Background	5
3. Acknowledgements	9
4. References	9

2- Phylogenetic study and taxonomic update of *Chondrina* (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae) in the Cantabrian Mountain region (Iberian Peninsula) 11

1. Abstract	15
2. Introduction	15
3. Materials and methods	19
3.1 Taxon sampling, photography and type material preserving.....	19
3.2 DNA extraction, PCR amplification and sequencing.....	22
3.3 Phylogenetic analyses.....	22
4. Results and discussion	24
5. Systematics description	36
5.1 Description.....	37
5.2 Comparisons.....	38
6. Acknowledgements	40
7. Disclosure statement	40
8. Funding	40
9. ORCID	40
10. References	41

3- Molecular phylogeny of the genus *Chondrina* (Gastropoda, Panpulmonata, Chondrinidae) in the Iberian Peninsula 45

1. Abstract	49
2. Introduction	50
3. Materials and methods	54
3.1 Taxon sampling.....	54
3.2 DNA extraction, gene amplification and sequencing.....	54
3.3 Phylogenetic analyses.....	55
3.4 Species Delimitation analyses.....	56
4. Results	59
4.1 Dataset characteristics.....	59
4.2 Phylogenetic inference.....	60
4.3 Species delimitation.....	68
5. Discussion	72
6. Acknowledgements	79
7. Bibliography	79
8. Chapter 3. Supplementary Material	91

4- Actualización taxonómica del género *Chondrina* Reichenbach, 1828 en la península ibérica, con la descripción de 11 nuevas especies y reinterpretación de la especie politípica *C. farinesii* 105

1. Sistemática de las especies del género <i>Chondrina</i> de la península ibérica	111
1.1 Grupo <i>maginensis</i>	111
1.1.1 <i>Chondrina maginensis</i> Arrébola y Gómez, 1998	111
1.2 Grupo <i>farinesii</i>	113
1.2.1 <i>Chondrina farinesii farinesii</i> (Des Moulins, 1835)	115
1.2.2 <i>Chondrina farinesii ascendens</i> (Westerlund, 1878)	117
1.2.3 <i>Chondrina farinesii massotiana</i> (Bourguignat, 1863)	119
1.2.4 <i>Chondrina farinesii arigonis</i> (Rossmässler, 1859)	123
1.2.5 <i>Chondrina</i> spec. A	128
1.3 Grupo <i>aguilari</i>	129
1.3.1 <i>Chondrina soleri</i> Altimira, 1960	130
1.3.2 <i>Chondrina aguilari</i> Altimira, 1967	131
1.3.3 <i>Chondrina</i> spec. 2	133
1.4 Grupo <i>granatensis</i> + <i>gasulli</i>	135
1.4.1 <i>Chondrina granatensis</i> Alonso, 1974	137
1.4.2 <i>Chondrina guiraoensis</i> Pilsbry, 1918	139

1.4.3	<i>Chondrina</i> spec. 3	140
1.4.4	<i>Chondrina</i> spec. B	142
1.4.5	<i>Chondrina</i> non-spec. 4	144
1.4.6	<i>Chondrina</i> spec. C	146
1.4.7	<i>Chondrina arigonoides</i> Kokshoorn y Gittenberger, 2010	147
1.4.8	<i>Chondrina marjae</i> Kokshoorn y Gittenberger, 2010	148
1.4.9	<i>Chondrina pseudavenacea</i> Kokshoorn y Gittenberger, 2010	149
1.4.10	<i>Chondrina ingae</i> Kokshoorn y Gittenberger, 2010	151
1.4.11	<i>Chondrina gasulli</i> Gittenberger, 1973	152
1.4.12	<i>Chondrina</i> spec. D	154
1.4.13	<i>Chondrina</i> spec. E	156
1.4.14	<i>Chondrina</i> spec. F	158
1.4.15	<i>Chondrina</i> spec. G	160
1.4.16	<i>Chondrina</i> spec. H	162
1.5	Grupo <i>tenuimarginata</i>	165
1.5.1	<i>Chondrina altimirai</i> Gittenberger, 1973	166
1.5.2	<i>Chondrina bigorriensis</i> (Des Moulins, 1835)	167
1.5.3	<i>Chondrina centralis</i> (Fagot, 1891)	168
1.5.4	<i>Chondrina centralis centralis</i> (Fagot, 1891)	169
1.5.5	<i>Chondrina centralis ripkeni</i> Gittenberger, 1973	170
1.5.6	<i>Chondrina tenuimarginata</i> (Des Moulins, 1835)	171
1.6	Grupo <i>kobelti</i>	173
1.6.1	<i>Chondrina calpica</i> (Westerlund, 1872)	175
1.6.2	<i>Chondrina cliendentata</i> Gittenberger, 1973	177
1.6.3	<i>Chondrina cantabroccidentalis</i> Somoza-Valdeolmillos y Vázquez-Sanz, 2021	179
1.6.4	<i>Chondrina kobeltoides</i> Gittenberger, 1973	181
1.6.5	<i>Chondrina kobelti</i> (Westerlund, 1887)	183
1.6.6	<i>Chondrina kobelti ordunensis</i> Pilsbry, 1918	183
1.6.7	<i>Chondrina kobelti kobelti</i> (Westerlund, 1887)	185
1.7	Grupo <i>avenacea</i>	186
1.7.1	<i>Chondrina lusitanica</i> (Pfeiffer, 1848)	186
1.7.2	<i>Chondrina avenacea avenacea</i> (Bruguière, 1792)	187
2.	Bibliografía	189
3.	Capítulo 4. Láminas	193
5.	CONCLUSIONES / CONCLUSIONS	207
6.	OTHER SCIENTIFIC CONTRIBUTIONS	211

**La belleza del camino no es llegar rápido a la meta,
es cada paso que se da para alcanzarla.**

**The beauty of the trip is not getting to the goal quickly,
it is every step that is taken to achieve it.**

**A mi familia, pareja y amigos.
To my family, partner and friends.**

1. Agradecimientos / Acknowledgements

En primer lugar me gustaría agradecer a mis directores Benjamín Gómez-Moliner y María José Madeira García. A Benja, por otorgarme esta oportunidad de enfrentarme a la Tesis Doctoral y haber depositado su confianza en mí, así como, por su implicación, dedicación, conocimiento y consejos. A Marijo, por su experiencia transmitida, su trabajo incansable y por la confianza que hemos adquirido a lo largo de estos años. A ambos, no quiero dejar pasar la oportunidad de manifestar mi infinita gratitud por estar siempre dispuestos a resolverme las dudas con paciencia, apoyarme, alentarme y guiarme en este arduo camino.

A todas aquellas personas que han pasado por el Departamento, pero en concreto:

A las doctoras María Vergara Rosa y Oihana Razkin Aguirre que me ayudaron mucho en mis inicios en el laboratorio. Mostraron su interés por que tuviera una inolvidable experiencia en el laboratorio.

Al Dr. Luis Javier Chueca Simón por su profesionalidad y por estar siempre dispuesto a ayudarme en lo que necesite. Además, su humor y buen trato han hecho que los días fueran más agradables.

A la Dra. Amaia Caro Aramendia debido a que hemos compartido muchos buenos momentos. Hemos estado codo con codo con infinidad de proyectos y disfrutado de muchas aventuras. Gracias también por su ayuda inestimable, sus consejos, su calidad profesional y su destreza.

A Xabier Cabodevilla puesto que hemos caminado juntos en este proceso de creación de la Tesis doctoral. Me ha acompañado y hemos disfrutado del trabajo de una manera más agradable.

Many thanks to Thierry Backeljau for giving me the incredible opportunity to learn new molecular techniques at the Royal Belgian Institute of Natural Sciences, for all the help and advice provided, and also, for your human values. Thanks to Carl Vangestel for your friendship and help with the computation analyses, the lab work, all the suggestions and assistance. Thanks to Karin, Sophia, Severine, Gontran and the rest of the researchers from the museum

for your hospitality in Brussels and for making my stage there so nice, enjoyable and exciting.

Quiero agradecer también a todas las personas que, a título personal como a través de museos, nos han proporcionado las muestras necesarias para poder llevar esta investigación a cabo. En especial a R. Araújo, L. Bragado, V. Bros, M. Capdevilla, A. Martínez-Ortí, S. Torres-Alba, J. Corbella, e I. Donoso. Thank you very much to all the people who, both at personal and through the museums, have provided us with the necessary samples to be able to complete this work. In special to: R. Araújo, L. Bragado, V. Bros, M. Capdevilla, A. Martínez-Ortí, S. Torres-Alba, J. Corbella, and I. Donoso

A mi familia por ser mi apoyo y sustento además de permitirme llegar hasta aquí sabiendo que no sería fácil. Quiero darles unas GRACIAS sinceras, llenas de amor, respeto y profunda generosidad. Joseba, por confrontarme tanto. Aita, agradecer tu escucha y tu visión más centrada y certera de las cosas. Ama, agradecerte por ser como eres, por tu entusiasmo y por tu alegría de vivir. Muchísimas gracias a toda la familia por cuidarme y quererme como soy.

A Óscar Martín Fernández por ser mi compañero de vida. Por estar en las buenas y en las malas dándome los ánimos que necesito y aportándome tu visión más crítica de las circunstancias. Has conseguido hacerme las cosas mejores para que lleguen a buen puerto. Has estado acompañando este proceso de una manera que no te puedes imaginar el bien que me ha hecho.

Por último, quisiera agradecer a todas aquellas personas que no he mencionado, pero que me han acompañado para que esta Tesis sea posible. A los alumnos internos por escucharme, por su confianza y porque me han ayudado a crecer como investigador.

Vitoria-Gasteiz, 2021

La presente tesis ha sido realizada gracias a la financiación procedente del Programa Predoctoral de Formación de Personal Investigador (Ref. PIF15/232 - UPV/EHU 2015) y de la beca de movilidad para la estancia en Bélgica (RBINS) (Ref. EXP-2017-8267) concedidas por la UPV/EHU, así como a la financiación otorgada por el Gobierno Vasco a través del Grupo de Investigación "Systematics, Biogeography and Population Dynamics" (IT575-13 y IT1163-19).

2. Preámbulo / Preamble

Desde pequeño he tenido curiosidad por todo aquello que me rodea. En mi adolescencia comprendí que tenía la necesidad de preguntarme el porqué de las cosas, aunque por aquel entonces, tan solo fuera una parte de mi carácter. No fue hasta más adelante que decidí que ese sería mi camino profesional y que formara parte de mi futuro.

Tras terminar mis estudios universitarios en Ciencias Ambientales y el Máster en Biodiversidad, Funcionamiento y Gestión de Ecosistemas, pude obtener una Beca Leonardo Da Vinci en York (Inglaterra). Mi trabajo allí lo desarrollé en FERA (The Food and Environmental Research Agency). El objeto principal de mi estancia fue la extracción y secuenciación mediante técnicas moleculares de muestras de hongos infecciosos de árboles y plantas con interés económico. Desde aquel entonces y gracias a la convocatoria de Beca PREDOC 2015 he luchado por llegar hasta aquí: años de dedicación completa a la investigación y la resolución de preguntas en biología básica y avanzada. Esa oportunidad me ha permitido desde 2016 trabajar en la Universidad del País Vasco (UPV/EHU) en el Departamento de Zoología y Biología Celular Animal (Facultad de Farmacia de Álava).

La crisis de la extinción masiva de biodiversidad que estamos viviendo y fomentando con la actividad humana hace urgente estudios de investigación. Por tanto, es imprescindible tener una mayor comprensión de los procesos biológicos y en particular las especies presentes en nuestro entorno natural. De esta manera, podremos poner medidas para frenar su desaparición cuando sea necesario. Es por ello, que en el grupo de trabajo de SystBioGen se llevan años profundizando en el conocimiento de la fauna de nuestro entorno.

En mi caso y como actividad investigadora he abordado la taxonomía del género *Chondrina* Reichenbach, 1828 en la península ibérica. Esta tesis presenta 3 capítulos donde el género *Chondrina* es estudiado bajo el prisma de la Filogenética Molecular. Se completa con un capítulo donde se actualiza la Sistemática de las especies ibéricas del género.

En el primer capítulo de esta investigación, se presenta un *Corrigendum* (Somoza-Valdeolmillos et al., 2019) a un trabajo realizado en 2010 por los investigadores Kokshoorn, Gittenberger y su equipo (Kokshoorn et al., 2010). De esta manera se enmienda un error de acceso a las secuencias en el repositorio internacional *online*, GenBank *database*. Además, se prioriza la nomenclatura de la especie de *C. bigorriensis* (Des Moulins, 1835) frente a *C. pusilla* (Des Moulins 1835).

En el segundo, resolvemos con ayuda de la Filogenética, las relaciones entre las poblaciones de *Chondrina* en el norte de la Península Ibérica (Somoza-Valdeolmillos et al., 2021). Se incorporan al estudio todas las especies conocidas y poblaciones que presentan morfologías diferentes, incluyendo varias no estudiadas con anterioridad. Como resultado, se proponen dos subespecies dentro de *Chondrina kobelti*, se describe una nueva especie (*Chondrina cantabroccidentalis* Somoza-Valdeolmillos & Vázquez-Sanz, 2021), se delimita geográfica y filogenéticamente el resto de especies cantábricas y se ratifica el estrecho parentesco de la especie andaluza *C. calpica* con este grupo cantábrico.

En el tercer capítulo, se han incluido todas las especies conocidas de *Chondrina* de la península ibérica en los análisis genéticos (salvo *C. jumillensis* Rossmässler, 1859 y *C. spec. 4* sensu Kokshoorn and Gittenberger (2010)). Debido a este trabajo, se han podido determinar las relaciones filogenéticas de todas y cada una de las poblaciones incorporadas así como delimitar mediante técnicas moleculares las especies existentes. Los principales clados han sido agrupados en 7 complejos diferentes: *maginensis*, *farinesii*, *aguilari*, *granatensis*, *tenuimarginata*, *kobelti* y *avenacea*. El grupo *farinesii* tradicionalmente incluía 8 especies propias y en este trabajo se han aglutinado en una única especie con 5 taxones subespecíficos además de una nueva especie. El grupo más diverso desde el punto de vista de número de especies y linajes evolutivos es el clado *granatensis+gasulli*, donde se han reconocido un total de 16 especies, nueve de ellas nuevas para la ciencia.

Por último, se ha elaborado un cuarto capítulo a modo de discusión global de los resultados obtenidos, donde se actualiza la Sistemática de las especies de *Chondrina* de la península ibérica. Una parte muy importante de este último capítulo consiste en la reinterpretación que se ofrece sobre la especie politípica *C.*

farinesii. Por otro lado, se confirma la validez de 21 especies consideradas con tal rango por estudios previos. Finalmente, se propone la existencia de 11 especies nuevas, no descritas anteriormente, incluyendo dos especies que ya proponían Kokshoorn y Gittenberger (2010) como posibles especies pendientes de descripción. En las publicaciones que han dado lugar a esta Tesis Doctoral, únicamente se ha descrito *C. cantabroccidentalis* conforme a las normas del CINZ. Del resto de especies nuevas, la descripción completa está a la espera de dar nombre oficial a cada taxón en una próxima publicación científica.

El desarrollo de este trabajo ha hecho que pueda adentrarme en el fascinante mundo de la Biología Molecular y las herramientas de análisis genético. ¡Ha sido una satisfacción mayúscula! Las posibilidades que se han abierto frente a mí son inmensas. Además, he podido profundizar en el conocimiento de unas técnicas con las que ampliar el entendimiento de la biodiversidad.

El viaje emprendido para la consecución de la tesis doctoral no ha sido del todo sencillo. Sin embargo, gracias a mis compañeros, compañeras, directora y director, se ha hecho mucho mejor. Sin su inestimable ayuda jamás hubiera alcanzado tal hazaña. A todos ellos y todas ellas les debo un enorme y afectuoso agradecimiento.

3. Resumen / Abstract

This thesis presents the work carried out on the species from *Chondrina* genus in the Iberian Peninsula. It has been developed in the UPV/EHU within Zoology and Animal Cell Biology department from 2015 to 2021. *Chondrina* Reichenbach, 1828 is a highly diverse genus of terrestrial molluscs currently including 44 species with about 28 subspecific taxa. It is distributed through North Africa, central and southern Europe, from Portugal in the West to the Caucasus and Asia Minor in the East. Approximately 70% of species are endemic to the Iberian Peninsula constituting its main center of speciation with 30 species. This genus includes many microendemisms, some of them not yet described, confined to limestone habitats (being strictly rock-dwelling species). They are distributed along rocky outcrops up to 2000 m.a.s.l. It is a genus of conical-fusiform snails that differs mainly in shell characters and in the number and position of teeth in their aperture. So far, molecular studies on *Chondrina* have been based exclusively on the mitochondrial *COI* gene fragment. These studies gave a first view of the phylogeny of the genus but many inner nodes were not statistically supported.

Within the first chapter, we analyzed the bibliography concerning the genus *Chondrina*. Nevertheless, mtDNA *COI* sequences published in Kokshoorn et al. (2010) had some errors when uploaded into GenBank. As a result, many haplotypes had an incorrect GenBank accession number and did not correspond to the species that is indicated. The *corrigendum* provided the correct combination of data: taxon name, specimen and GenBank accession code, to avoid the propagation of errors. A short note concerning the nomenclature of *Chondrina bigorriensis* (Des Moulins, 1835) was also included.

In the second chapter, we have been deeply studied the taxonomy and species limits of *Chondrina* taxa living in the Cantabrian mountain region of N Spain, based mainly on molecular data but supplemented with morphological data. One new species *C. cantabroccidentalis* Somoza-Valdeolmillos & Vázquez-Sanz was described as the species of the genus living in the western Cantabrian Mountains. In addition, we proposed new subspecies divisions for *C. kobelti*, namely *C. k. kobelti* and *C. k. ordunensis*, living to the West and East of Picos de Europa,

respectively. Both subspecies were well distinguished according to their DNA profiles and morphology, and several hybrid populations had been identified in the contact zone. Finally, the species limits of *C. cliendentata* and *C. kobeltoides* were redefined and phylogenetic relationships among all these taxa and their closest relatives analysed by multilocus DNA sequencing.

The third chapter analyzed the genus *Chondrina* on the Iberian Peninsula to the better understanding of its taxonomy and phylogeny, using multilocus molecular analysis. The mitochondrial and nuclear DNA sequences of the Cytochrome Oxidase subunit I region (*COI*), 16S rRNA, Internal Transcribed Spacer 1 (5.8S-*ITS1*) and Internal Transcribed Spacer 2 (5.8S-*ITS2*-28S) were obtained from individuals of all the extant *Chondrina* species known in the Iberian Peninsula. In addition to this, the *COI* new sequences were combined with those previously published in the GenBank (Kokshoorn et al., 2010). Phylogenetic relationships were inferred using maximum likelihood and Bayesian methods. The reconstructed phylogenies showed high values of support for more recent branches and basal nodes. Moreover, molecular species delimitation allowed to better define the studied species and check the presence of new taxa.

And in the last chapter, as a discussion, we present the updated classification of the genus in the Iberian Peninsula, collecting the modifications contributed by recent molecular studies and identifying a total of 33 species, 11 of them as new species.

In addition, the main conclusions contained in the previous chapters are presented. They summarize the most relevant contributions of this work to the knowledge and conservation of the land gastropod species from *Chondrina*.

Finally, we present Other Scientific Contributions section includes other scientific works derived from the PhD formation and published on SCI journals but not directly related to this Thesis' framework.

4. Introducción / Introduction

El ser humano a través del tiempo ha tratado de dar significado a aquello que no comprende. Esto hace ineludible la búsqueda del conocimiento clasificando y categorizando cada estrato de la naturaleza y después, la transmisión del mismo. A lo largo de la historia, los grandes zoólogos como Carl Nilsson Linnæus o Charles Darwin han creado una clasificación natural de los seres vivos mediante el estudio de la taxonomía que intenta reflejar la evolución de las especies.

Las especies son las unidades fundamentales (Sites and Marshall, 2003) en los estudios de biogeografía, ecología, evolución y biología de la conservación. Además de preservar las diferentes especies y sus hábitats, la conservación de la biodiversidad también se esfuerza por mantener las poblaciones de una especie que difieren sustancialmente de otras poblaciones en términos genéticos o ecológicos (Crandall et al., 2000). A pesar de estas consideraciones, el término "especie" es enormemente ambiguo (Agapow et al., 2004) y hay más de veinte conceptos de especie en uso (Coyne and Orr, 2004). Aunque el concepto de especie biológica es el que domina de manera abrumadora (Mayr, 1942), la identificación de las barreras reproductivas de la mayoría de los organismos resulta difícil, larga y costosa. Por ello, desde el punto de vista de la conservación, se necesitan definiciones más prácticas (Agapow et al., 2004), como los dos conceptos de especie más utilizados en la actualidad, es decir, los conceptos de especie morfológica y filogenética. Siendo la taxonomía filogenética una disciplina esencial para alcanzar dicho objetivo. En los últimos años, la sistemática molecular ha adquirido un papel relevante, proporcionando un conjunto de datos, complementarios de los climáticos, paleográficos, paleontológicos, morfológicos, etc., con los que abordar estudios filogenéticos, biogeográficos y evolutivos.

La crisis de biodiversidad en la que estamos inmersos exige un esfuerzo más intenso dirigido al estudio, la descripción y la denominación de las especies (Dubois, 2010). Los estudios de biodiversidad y las estrategias de conservación deben centrarse en definir las distribuciones geográficas de los taxones (UICN, 2012). Por tanto, en términos de conservación, es crucial un conocimiento exhaustivo y una clasificación adecuada de los organismos. En este sentido, los datos moleculares son esenciales para poder obtener una aproximación adecuada

y entender los procesos que configuran la estructura genética a nivel intraespecífico.

Las prácticas generalizadas de *barcoding*, *tree of life* o de secuenciación genómica han tratado de completar las clasificaciones tradicionales, basadas sobre todo en caracteres morfológicos. A nivel de especies, los estudios moleculares y evolutivos han identificado muchos casos de especies crípticas, es decir, especies que no se pueden diferenciar a través de los métodos sistemáticos tradicionales (Johnson et al., 2015; Jörger and Schrödl, 2013; Knowlton, 1993; Pauly et al., 2019) y de unidades evolutivamente significativas dentro de las especies (ESU's) (Crandall et al., 2000; Moritz, 1994). En otros casos, el uso combinado de métodos morfológicos y genómicos ha permitido sinonimizar taxones que no son más que variedades morfológicas dentro de una misma especie así como revelar que la taxonomía no estaba completamente resuelta debido a análisis morfológicos inadecuados. Esto incluye la presencia de especies pseudocrípticas (Bickford et al., 2007; Horsáková et al., 2019; Lajus et al., 2015; Saez and Lozano, 2005; Westrop et al., 2018), que realmente pueden ser separadas por solo unos pocos y sutiles criterios morfológicos una vez que su existencia ha sido desvelada por otros métodos.

La región mediterránea es especialmente apropiada para el estudio de los procesos biogeográficos y evolutivos debido a su elevada diversidad de especies y a una compleja historia paleogeográfica, que ha configurado los actuales patrones de distribución de muchos taxones. Sin embargo, debido principalmente al incremento de la presión humana, la cuenca mediterránea ha experimentado un aumento significativo de los procesos de extinción, siendo necesario establecer medidas prioritarias de conservación. En concreto, es interesante el estudio de taxones en la península ibérica, puesto que es un *punto caliente* de biodiversidad y alberga un gran número de especies endémicas.

Las altas tasas de endemidad de los hábitats más aislados, como los afloramientos calizos, islas o ecosistemas fragmentados, los hacen especialmente útiles para abordar cuestiones relacionadas con la especiación (Clements et al., 2006; Hoekstra and Schilthuizen, 2011). En concreto, los hábitats calcáreos son de suma importancia para muchas especies de caracoles terrestres. Las elevadas concentraciones de calcio en esas zonas son favorables, si no obligatorias, para numerosas especies. Los suelos calcáreos, en su mayoría afloramientos rocosos,

tienen una distribución geográfica aislada; por tanto, el endemismo local también puede ser relativamente alto (Gittenberger, 2007) debido al proceso que se conoce como el *efecto isla*. En consecuencia, la diversidad de especies puede ser de 2 a 10 veces mayor que en zonas comparables no calcáreas.

Por todo ello, además de los criterios morfológicos, geográficos y taxonómicos tradicionales, el empleo de análisis moleculares y de delimitación de especies es imprescindible para resolver las relaciones dentro del género *Chondrina* (Gastropoda: Orthurethra: Chondrinidae), taxón objeto de este estudio.

4.1 Chondrinidae Steenberg, 1925

La familia Chondrinidae Steenberg, 1925, contiene siete géneros (Gittenberger et al., 2016) y junto con Truncatellinidae Steenberg, 1925 definen la superfamilia Chondrinoidea Steenberg, 1925 (Saadi et al., 2021). Chondrinidae está dividida en los géneros: *Abida* W. Turton, 1831, *Chondrina* Reichenbach, 1828, *Granaria* Held, 1838, *Graniberia* E. Gittenberger, Kokshoorn, Bössneck, Reijnen & Groenenberg, 2016, *Granopupa* O. Boettger, 1889, *Rupestrella* Monterosato, 1894 y *Solatopupa* Pilsbry, 1917. Posee actualmente 91 especies (Kokshoorn and Gittenberger, 2010; MolluscaBase eds., 2021), estando altamente diversificada en la región paleártica occidental. De todos ellos, *Chondrina* es el género más polítipico (Gittenberger, 1973; Kokshoorn and Gittenberger, 2010; Nordsieck, 1970, 1963).

4.2 Chondrina Reichenbach, 1828

El género *Chondrina* (Gastropoda: Orthurethra: Chondrinidae) engloba alrededor de 44 especies descritas, que están ampliamente distribuidas a lo largo de Europa central y meridional, desde Portugal en el oeste hasta el Cáucaso y Asia Menor por el este, estando también presente en el noroeste de África (Ahuir Galindo and Torres Alba, 2017; Bodon et al., 2015; Gittenberger, 1973; Nordsieck, 1970, 1962; Welter-Schultes, 2012). Aproximadamente, el 70% de las especies son endémicas de la península ibérica (Altonaga et al., 1994; Kokshoorn and Gittenberger, 2010) que constituye el principal centro de especiación, desde donde se han producido sucesivas olas de expansión hacia el norte y este de Europa y al norte de África (Kokshoorn et al., 2010). Dentro de los moluscos terrestres, el género *Chondrina* es el que mayor número de especies presenta en

la península ibérica (Cadevall and Orozco, 2016). En la tabla 1 se presentan la nomenclatura empleada hasta el momento tras los estudios morfológicos y de revisión taxonómica efectuada por Gittenberger, (1973) y las posteriores modificaciones basadas en estudios morfológicos y de secuenciación de ADN llevadas a cabo por Kokshoorn and Gittenberger (2010).

Tabla 1. Nomenclatura de las especies de *Chondrina* después de Gittenberger, (1973) y Kokshoorn and Gittenberger (2010).

Gittenberger 1973	Kokshoorn & Gittenberger 2010
	<i>C. aguilari</i> Altimira, 1967
<i>C. altimirai</i> Gittenberger, 1973	<i>C. altimirai</i> Gittenberger, 1973
<i>C. farinesii arigonis</i> (Rossmässler, 1859)	<i>C. arigonis</i> (Rossmässler, 1859)
	<i>C. arigonoides</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
<i>C. ascendens</i> (Westerlund, 1878)	<i>C. ascendens</i> (Westerlund, 1878)
<i>C. avenacea</i> (Bruguière, 1792)	<i>C. avenacea</i> (Bruguière, 1792)
<i>C. bigorriensis</i> (Des Moulins, 1835)	<i>C. bigorriensis</i> (Des Moulins, 1835)
<i>C. calpica</i> (Westerlund, 1872)	<i>C. calpica</i> (Westerlund, 1872)
<i>C. centralis</i> (Fagot, 1891)	<i>C. centralis</i> (Fagot, 1891)
	<i>C. dertosensis</i> (Bofill, 1886)
<i>C. farinesii farinesii</i> (Des Moulins, 1835)	<i>C. farinesii farinesii</i> (Des Moulins, 1835)
<i>C. gasulli</i> Gittenberger, 1973	<i>C. gasulli</i> Gittenberger, 1973
	<i>C. granatensis</i> Alonso, 1974
	<i>C. guiraoensis</i> Pilsbry, 1918
	<i>C. ingae</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
	<i>C. jumillensis</i> (L. Pfeiffer, 1853)
<i>C. kobelti cliendentata</i> Gittenberger, 1973	<i>C. cliendentata</i> Gittenberger, 1973
<i>C. kobelti kobelti</i> (Westerlund, 1887)	<i>C. kobelti</i> (Westerlund, 1887)
<i>C. kobeltoides</i> Gittenberger, 1973	<i>C. kobeltoides</i> Gittenberger, 1973
<i>C. lusitanica</i> (Pfeiffer, 1848)	<i>C. lusitanica</i> (Pfeiffer, 1848)
	<i>C. maginensis</i> Arrébola & Gómez, 1998
	<i>C. marjae</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
	<i>C. massotiana massotiana</i> (Bourguignat, 1863)
<i>C. farinesii sexplicata</i> (Bofill, 1886)	<i>C. massotiana sexplicata</i> (Bofill, 1886)
	<i>C. pseudavenacea</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
<i>C. ripkeni</i> Gittenberger, 1973	<i>C. ripkeni</i> Gittenberger, 1973
	<i>C. soleri</i> Altimira, 1960
<i>C. tenuimarginata</i> (Des Moulins, 1835)	<i>C. tenuimarginata</i> (Des Moulins, 1835)
	<i>Chondrina</i> spec. 1
	<i>Chondrina</i> spec. 2
	<i>Chondrina</i> spec. 3
	<i>Chondrina</i> spec. 4
	<i>Chondrina</i> spec. 5
	<i>Chondrina</i> spec. 6

Se trata de un género de caracoles terrestres estrictamente calcícola, que viven adheridos a las paredes verticales de roca caliza en zonas kársticas, ocupando un hábitat fuertemente xerófilo (Gittenberger, 1973; Kokshoorn et al., 2010). Este hábitat ha favorecido la especiación en varios géneros de moluscos terrestres (Pholyotha et al., 2021; Schilthuizen et al., 1999). El género *Chondrina* constituye otro ejemplo de caracoles terrestres donde se ha producido un importante proceso de radiación evolutiva. Algunas especies ocupan rangos de distribución amplios, como *C. avenacea*, que se extiende desde las penínsulas ibérica e itálica hasta el centro de Alemania y Países Bajos, o *C. arcadica* que está ampliamente distribuida por la península balcánica, Anatolia y Crimea, llegando por el norte hasta Escandinavia (Welter-Schultes, 2012). Pero otras muchas especies habitan en áreas geográficas muy restringidas constituyendo auténticos microendemismos (Kokshoorn and Gittenberger, 2010; Capítulo 3 de la presente Tesis: Somoza-Valdeolmillos et al., n.d.). Así, las especies del género *Chondrina* son de gran interés en los estudios de procesos de radiación no adaptativa (Gittenberger, 2004; Kokshoorn, 2008), donde la diversificación y consiguiente especiación parece ocurrir de forma alopátrica, aparentemente en ausencia de diferenciación del nicho que ocupan. No obstante, en muchas áreas geográficas es frecuente encontrar dos o más especies coexistiendo actualmente sobre las mismas rocas, viviendo de forma simpátrica (Gittenberger, 1973; Gomez and Rallo, 1988).

Kokshoorn and Gittenberger (2010) fundamentaron su estudio del género *Chondrina* en el empleo de un fragmento del gen mitocondrial codificante para la Citocromo Oxidasa I (*COI*). Sin embargo, una aproximación multilocus basado en el análisis de marcadores moleculares mitocondriales y nucleares es esencial para la concisa reconstrucción filogenética de los procesos evolutivos de las especies (Chueca et al., 2018). Además de esto, todavía quedan por estudiar molecularmente importantes áreas geográficas que este género ocupa. Por ello, estudios más extensos han sido necesarios para progresar en el conocimiento de la sistemática del género y así ser capaces de incluir más muestras de zonas geográficas infrarrepresentadas. Al incluir nuevas poblaciones y realizar estudios moleculares hemos podido inferir nuevos grupos monofiléticos dentro de los diferentes linajes evolutivos, permitiéndonos resolver las relaciones filogenéticas de los clados estrechamente relacionados. Por otro lado, la inclusión de nuevos genes mitocondriales y nucleares, nos han permitido obtener soportes más

robustos para las relaciones filogenéticas obtenidas. Todos estos hechos son fundamentales para la comprensión de los mecanismos y procesos que han regido su especiación.

Las especies de este género se caracterizan por poseer una concha alargada, desde fusiforme hasta cónica u ovalada. Las vueltas de espira están provistas generalmente de finas estrías o de finas cóstulas, aunque algunas especies presentan cóstulas gruesas. Su tamaño está generalmente comprendido entre 5 y 10 mm de altura. El peristoma puede ser simple o estar reflejado. Dentro de la boca aparecen varios pliegues (Figura 1), entre los que puede haber un angular, un parietal, uno o dos columelares y de 1 a 4 pliegues palatales. Además, puede existir un pliegue espiral y uno basal. Es muy frecuente que algunas especies tengan la dentición apertural muy reducida. Tradicionalmente, estos ejemplares de dentición reducida del sur de Francia y de la península ibérica han sido incluidos dentro de *Chondrina farinesii*. No obstante, los estudios moleculares (Kokshoorn et al., 2010; Capítulo 3: Somoza-Valdeolmillos et al., n.d.) han demostrado que la reducción de dichos pliegues ha ocurrido varias veces de forma independiente, constituyendo casos de homoplasias. El aparato reproductor (Figura, 2) presenta una gónada compacta. Parte femenina del espermooviducto muy desarrollada, formando en su parte superior fuertes repliegues y conteniendo un conducto ciego de gran longitud. Glándula prostática extendiéndose a lo largo de casi toda la longitud del espermooviducto. Glándula gametolítica alargada, relativamente larga y cuyo conducto es de grosor similar al oviducto. Los órganos distales masculinos (epifalo y pene) dan lugar a una estructura circular, donde la pared proximal del epifalo y su transición al vaso deferente está fusionada a la pared penial.

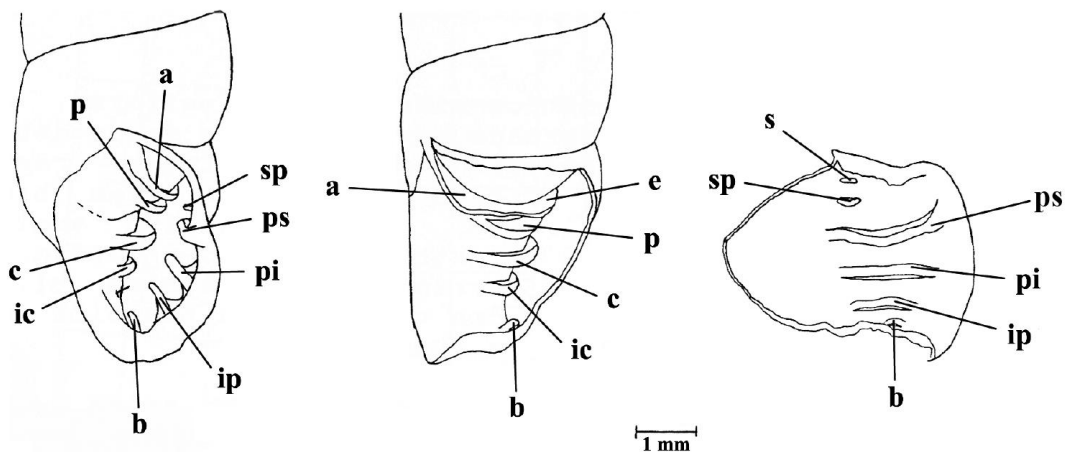


Figura 1. Esquema con los nombres y disposición de los pliegues de la apertura de la concha en *C. tenuimarginata*. a: angular; b: basal; c: columelar; e: espiral; ic: infracolumelar; ip: infrapalatal; p: parietal; pi: palatal inferior; ps: palatal superior; s: sutural; sp: suprapalatal.

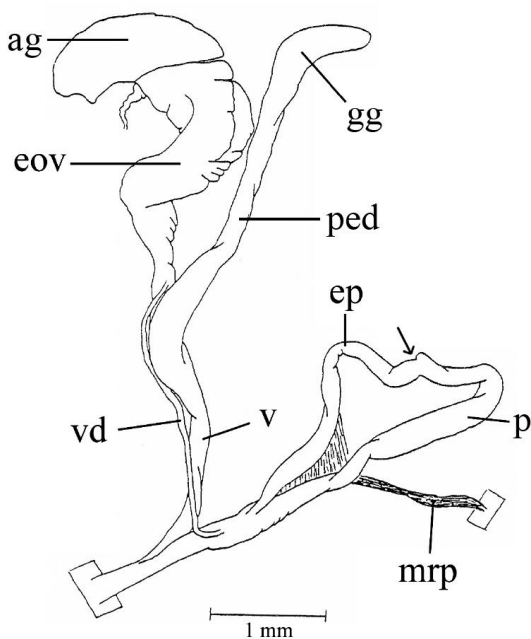


Figura 2. Aparato reproductor de *C. kobelti ordunensis*. La flecha indica la zona de transición entre pene y epifalo. ag: glándula del albumen; eov: espermoviducto; ep: epifalo; gg: glándula gametolítica; mrp: músculo retractor penial; p: pene; ped: pedúnculo; v: vagina; vd: vaso deferente.

La anatomía del aparato reproductor, que en otras familias de moluscos terrestres contiene caracteres de gran valor taxonómico, presenta una morfología muy simple en este género y está desprovisto de caracteres diagnósticos evidentes (Bodon et al., 2015), no siendo útil para la discriminación entre especies. Ello unido a la presencia de homoplasias en la morfología de la concha, ha hecho necesario la utilización de estudios de otra naturaleza para avanzar en la delimitación de especies. Así, los estudios efectuados estos últimos años, basados en secuencias de ADN, han permitido dar una reinterpretación de la clasificación de las especies de este género (Bodon et al., 2015; Kokshoorn et al., 2010; Somoza-Valdeolmillos et al., 2021, n.d.) y describir varias especies que los estudios morfológicos habían pasado por alto. A la hora de analizar la información de secuencias de ADN publicadas anteriormente, se ha tenido en cuenta el *corrigendum* de Somoza-Valdeolmillos et al. (2019) que completa el estudio realizado por Kokshoorn et al. (2010).

La presente Tesis tiene como objeto principal la ampliación del conocimiento existente sobre el género *Chondrina* en la península ibérica. Como resultado de este estudio se presenta una clasificación actualizada, recogiendo las modificaciones aportadas por los recientes estudios moleculares y se identifican un total de 11 nuevas especies.

5. Bibliografía / Bibliography

- Agapow, P., Bininda-Emonds, O.R.P., Crandall, K.A., Gittleman, J.L., Mace, G.M., Marshall, J.C., Purvis, A., 2004. The Impact of Species Concept on Biodiversity Studies. *Q. Rev. Biol.* 79, 161–179. <https://doi.org/10.1086/383542>
- Ahuir Galindo, J., Torres Alba, J.S., 2017. Six new terrestrial gastropod species from Morocco (Gastropoda: Chondrinidae, Trissexodontidae). *Malacol. Most. Mond.* 96, 8–12.
- Altonaga, K., Gómez Moliner, B.J., Martín, R., Prieto, C.E., Puente, A.I., Rallo, A.M., 1994. Estudio faunístico y biogeográfico de los moluscos terrestres del norte de la Península Ibérica. Eusko Legebiltzarra, Vitoria-Gasteiz.
- Bickford, D., Lohman, D.J., Sodhi, N.S., Ng, P.K.L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K.K., Das, I., 2007. Cryptic species as a window on diversity and

- conservation. Trends Ecol. Evol. 22, 148–155.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004>
- Bodon, M., Gianbattista, N., Cianfanelli, S., Kokshoorn, B., 2015. A new species of *Chondrina* (Gastropoda , Pulmonata , Chondrinidae) from Piedmont (Northern Italy). *Basteria* 79, 63–80.
- Cadevall, J., Orozco, A., 2016. Caracoles y babosas de la Península Ibérica y Baleares. Omega, Barcelona.
- Chueca, L.J., Gómez-Moliner, B.J., Madeira, J.M., Pfenninger, M., 2018. Molecular phylogeny of *Candidula* (Geomitridae) land snails inferred from mitochondrial and nuclear markers reveals the polyphyly of the genus. *Mol. Phylogenet. Evol.* 118, 357–368. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.10.022>
- Clements, R., Navjot, S.S., Schilthuizen, M., Ng, P.K.L., 2006. Limestone Karsts of Southeast Asia: Imperiled Arks of Biodiversity. *Bioscience* 56, 733. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[733:LKOSAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[733:LKOSAI]2.0.CO;2)
- Coyne, J.A., Orr, H.A., 2004. *Speciation*. Sinauer Associates, Inc. 580pp., Sunderland, Massachusetts.
- Crandall, K.A., Bininda-Emonds, O.R.P., Mace, G.M., Wayne, R.K., 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* 15, 290–295.
- Dubois, A., 2010. Taxonomy in the century of extinctions: taxonomic gap, taxonomic impediment, taxonomic urgency. *Taprobanica* 02, 1–5. <https://doi.org/10.4038/tapro.v2i1.2702>
- Gittenberger, E., 2007. The recent *Laminiferinae* (Gastropoda : Clausiliidae): The reproductive tract and the radula redescribed and illustrated. *Spira* 2 (3), 147–155.
- Gittenberger, E., 2004. Radiation and adaptation, evolutionary biology and semantics. *Org. Divers. Evol.* 4, 135–136. <https://doi.org/10.1016/j.ode.2004.04.002>
- Gittenberger, E., 1973. Beiträge zur Kenntnis der Pupillacea: III. Chondrininae. *Zool. Verh.* 127, 3–267.

- Gittenberger, E., Kokshoorn, B., Bößneck, U., Reijnen, B.T., Groenenberg, D.S.J., 2016. *Granopupa* in Iran, monophyly, and the fossil granariinae (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae). *Zookeys* 27–37. <https://doi.org/10.3897/zookeys.592.7907>
- Gomez, B.J., Rallo, A.M., 1988. Consideraciones biogeograficas de la subfamilia Chondrininae en las regiones de Pirineos-Occidentales, Cantabrico-Oriental, Valles Alto y Medio del Ebro y N del sistema Iberico. *Iberus* 8 (2), 103–109.
- Hoekstra, P., Schilthuizen, M., 2011. Phylogenetic relationships between isolated populations of the limestone-dwelling microsnail *Gyliotrachela hungerfordiana* (Gastropoda: Vertiginidae). *Zool. Syst. Evol.* 49, 266–272. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2011.00623.x>
- Horsáková, V., Nekola, C.N., Horsák, M., 2019. When is a “cryptic” species not a cryptic species: A consideration from the Holarctic micro-landsnail genus *Euconulus* (Gastropoda: Stylommatophora). *Mol. Phylogenet. Evol.* 132, 307–320. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.12.004>
- Johnson, S.B., Warén, A., Tunnicliffe, V., Dover, C. Van, Wheat, G., Schultz, T.F., Vrijenhoek, R.C., 2015. Molecular taxonomy and naming of five cryptic species of *Alviniconcha* snails (Gastropoda: Aabysochrysoidea) from hydrothermal vents. *Syst. Biodivers.* 13, 278–295. <https://doi.org/10.1080/14772000.2014.970673>
- Jörger, K.M., Schrödl, M., 2013. How to describe a cryptic species? Practical challenges of molecular taxonomy. *Front. Zool.* 10, 27. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-59>
- Knowlton, N., 1993. Sibling species in the sea*. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 24, 189–216. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001201>
- Kokshoorn, B., 2008. Resolving Riddles and Presenting New Puzzles in Chondrinidae Phylogenetics. Ph.D. Thesis, Leiden University.
- Kokshoorn, B., Gittenberger, E., 2010. Chondrinidae taxonomy revisited: New synonymies, new taxa, and a checklist of species and subspecies (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata), *Zootaxa*. Magnolia Press, Auckland, New Zealand.
- Kokshoorn, B., van Schoor, M., Erkelens, I., Gittenberger, E., 2010. Waves of dispersal in island-hopping *Chondrina* species (Gastropoda, Pulmonata,

- Chondrinidae). Zool. Anz. 249, 71–79.
<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2010.02.001>
- Lajus, D., Sukhikh, N., Alekseev, V., 2015. Cryptic or pseudocryptic: Can morphological methods inform copepod taxonomy? An analysis of publications and a case study of the *Eurytemora affinis* species complex. Ecol. Evol. 5, 2374–2385. <https://doi.org/10.1002/ece3.1521>
- Mayr, E., 1942. Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London.
- MolluscaBase eds., 2021. MolluscaBase. Accessed at <http://www.molluscabase.org>. 10/04/2021.
- Moritz, C., 1994. Defining ‘Evolutionarily Significant Units’. Trends Ecol. Evol. 9, 373–375. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90057-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90057-4)
- Nordsieck, H., 1970. Die *Chondrina*-Arten der dinarischen Länder. Ultraschall Der Medizin 100, 243–261. <https://doi.org/10.1055/s-2004-815600>
- Nordsieck, H., 1963. Die *Chondrinen* der Südalpen. Ultraschall Der Medizin 91, 1–20. <https://doi.org/10.1055/s-2004-815600>
- Nordsieck, H., 1962. Die *Chondrinen* der Südalpen. Arch. für Molluskenkd. 91, 1–20.
- Pauly, A., Noël, G., Sonet, G., Notton, D.G., Boevé, J., 2019. Integrative taxonomy resuscitates two species in the *Lasioglossum villosulum* complex (Kirby, 1802) (Hymenoptera: Apoidea: Halictidae). Eur. J. Taxon. 541, 1–43. <https://doi.org/https://doi.org/10.5852/ejt.2019.541>
- Pholyotha, A., Sutcharit, C., Tongkerd, P., Jeratthitikul, E., Panha, S., 2021. Integrative systematics reveals the new land-snail genus *Taphrenalla* (Eupulmonata: Ariophantidae) with a description of nine new species from Thailand. Contrib. to Zool. 90, 21–69. <https://doi.org/10.1163/18759866-BJA10013>
- Saadi, A.J., Mordan, P.B., Wade, C.M., 2021. Molecular phylogeny of the *Orthurethra* (Panpulmonata: Stylommatophora). Zool. J. Linn. Soc. 1–15. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa168>
- Saez, A.G., Lozano, E., 2005. Body doubles. Nature 433, 111.

- Schilthuizen, M., Vermeulen, J.J., Davison, G.W.H., Gittenberger, E., 1999. Population structure in a snail species from isolated Malaysian limestone hills, inferred from ribosomal DNA sequences. *Malacologia* 41, 283–296.
- Sites, J.W., Marshall, J.C., 2003. Delimiting species: A Renaissance issue in systematic biology. *Trends Ecol. Evol.* 18, 462–470. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00184-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00184-8)
- Somoza-Valdeolmillos, E., Gómez-moliner, B.J., Caro, A., Chueca, L.J., Martínez-Ortí, A., Puente, A.I., Madeira, M.J., n.d. Molecular phylogeny of the genus *Chondrina* (Gastropoda, Panpulmonata, Chondrinidae) in the Iberian Peninsula.
- Somoza-Valdeolmillos, E., Kokshoorn, B., Gittenberger, E., Gómez-Moliner, B., 2019. Corrigendum to: “Waves of dispersal in island-hopping *Chondrina* species (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae)” [*Zool. Anz.* 249 (2010) 71–79]. *Zool. Anz.* 280, 95–98. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2019.03.003>
- Somoza-Valdeolmillos, E., Vázquez-Sanz, J., Gómez-moliner, B.J., Caro, A., Madeira, M.J., 2021. Phylogenetic study and taxonomic update of *Chondrina* (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae) in the Cantabrian Mountain region (Iberian Peninsula). *Syst. Biodivers.* 19, 1–18. <https://doi.org/10.1080/14772000.2021.1877843>
- UICN, 2012. *Categorías y criterios de la lista roja de la UICN*, Segunda. ed. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido: UICN.
- Welter-Schultes, F., 2012. *European non-Marine Molluscs, a Guide for Species Identification.*, lanet Post. ed. Göttingen, Germany.
- Westrop, S.R., Landing, E., Dengler, A.A., 2018. Pseudocryptic species of the Middle Cambrian trilobite *Eodiscus* Hartt, in Walcott, 1884, from Avalonian and Laurentian Newfoundland. *Can. J. Earth Sci.* 55, 997–1019. <https://doi.org/dx.doi.org/10.1139/cjes-2018-0027>




CHAPTER I.



PAPER 1

***Corrigendum* to: “Waves of dispersal in island-hopping *Chondrina* species (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae)” [Zool. Anz. 249 (2010) 71–79]**



**Eder Somoza-Valdeolmillos, Bas Kokshoorn, Edmund Gittenberger,
Benjamín J. Gómez-Moliner**

Zoologischer Anzeiger 280 (2019) 95–98

1. Abstract

Mt DNA *COI* sequences published in Kokshoorn et al., (2010) had some errors when uploaded into GenBank. As a result, many haplotypes have an incorrect GenBank accession number and do not correspond to the species that is indicated. The present *corrigendum* provides the correct combination of data: taxon name, specimen and GenBank accession code, to avoid the propagation of errors. A short note concerning the nomenclature of *Chondrina bigorriensis* (Des Moulins, 1835) is also included.

2. Background

During our current studies, aimed at a better understanding of the taxonomy and phylogeny of the genus *Chondrina*, we compared newly acquired DNA sequences with those previously published. We made phylogeny reconstructions of this genus combining *COI* sequences downloaded from GenBank, with our new sequences for the same gene fragment. The sequences in GenBank had been deposited by Kokshoorn et al. (2010), with accession numbers: *Abida* sp. EU395325–EU395409 and *Chondrina* sp. FJ171530–FJ171618. The resulting phylogenies showed high incongruences for most species, placing haplotypes assigned to a single species within different haplogroups. When studying these incongruences we realised that there has been a clerical error when uploading the sequences into GenBank. This mistake apparently affected several haplotypes (GenBank accession numbers FJ171548 to FJ171606). As a result, many haplotypes had been incorrectly uploaded and do not correspond to the GenBank accession number that is indicated.

GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/GenBank/>) is a global database with DNA sequences that may be used by the scientific community to progress our knowledge about biodiversity, the environment and more. Using the NCBI-BLAST public access tool (Basic Local Alignment Search Tool) homology comparisons can be made between known and new

sequences (Altschul et al. 1990). Through this tool it is also possible to confirm or reject species identifications, to identify contaminations or to establish the presence of certain taxa in a study area (Stover & Cavalcanti 2017). These are just some of the examples of how powerful this application can be. This is why it is especially important that the information contained in the database be trustworthy, to avoid the propagation of errors. Incorrect information in GenBank has been proven to be a potential source of mistakes (Groenenberg et al. 2011).

Unfortunately, it is currently not possible to change obvious clerical errors in the GenBank database. We therefore present this *corrigendum* to indicate the differences between the information in (Kokshoorn 2008) and Kokshoorn et al. (2010), and the data in GenBank, as well as to highlight the right assignment of each haplotype. Kokshoorn (2008) and Kokshoorn et al. (2010) included a table with the GenBank accession number, the RMNH collection code (note that the locality and collector/collection year are associated with the collection code and should be corrected in similar fashion), and the species or subspecies for each haplotype. Table 1 of this *corrigendum* provides the correct combinations of data and is intended to be a replacement of the collection tables in Kokshoorn (2008, chapter 3, Table 1) and Kokshoorn et al. (2010, Table 1). Each row of Table 1 indicates the GenBank accession number of each *COI* sequence, Taxon name and Collection code uploaded to the GenBank, Taxon name that Kokshoorn et al. (2010) assigned for that same GenBank accession number and the currently valid name of each taxon. We detected two different types of error and, in Table 1, the corresponding cells are highlighted in grey. The first type of error took place when uploading information to the GenBank. *Chondrina burtscheri* samples (*Chondrina megacheilos burtscheri*) were uploaded after *C. megacheilos avenoides* instead of after *Chondrina bigorriensis* upsetting the GenBank accession number. As a consequence, all samples with GenBank accession numbers from FJ171548 to FJ171604 have changed the accession number in GenBank. For example, the GenBank sequence with accession number FJ171548 should had been properly assigned to *C. burtscheri* (5th column) instead of *Chondrina calpica altenai* (2nd column) and so on and so forth. On the other hand, in the second mistake

there is some misleading information related to the collection codes of some taxa. Apart from those affected by the other error, we have added in Table 1 arrows next to the samples involved in the second mistake.

We have included the current taxonomic status of the taxa in the last column of Table 1. We think a short note is required regarding the nomenclature of *C. bigorriensis*. Des Moulins (1835: 159) mentioned that the name *Pupa bigorriensis* cannot be used for a particular species, because Cristofori and Jan (1832), had already described and named that species as *Pupa megacheilos*. Des Moulin then listed the synonyms of *P. megacheilos*, with *P. bigorriensis* as the first synonym. No problem so far. When Des Moulins had considered this a case with two species, he had used the two names that he considered valid.

We no longer regard both nominal taxa as synonyms, but as separate species. Further on, in the same article (Des Moulins 1835: 163), listed the varieties of *P. megacheilos*. What is called the species *P. bigorriensis* on page 159, is referred to as var. *pusilla* of *P. megacheilos* on page 163. There is contradiction in the pages 159 and 163, as was clearly stated by (Pilsbry 1918: 29) in a monographic treatment of these taxa and by (Gittenberger 1973: 188) in a monograph of the Chondrininae. These authors, and many more (e.g. (Cadevall & Orozco 2016), in their *Caracoles y babosas de la Peninsula Ibérica y Baleares*) used *C. bigorriensis* for the species in question. By doing so, page 159 was given supremacy over page 163.

Welter-Schultes (2012: 165) calls this 'certainly a clear case of confusion' where 'the Commission must be asked for a ruling'. He deals with this species with two names in the heading, viz. *Chondrina pusilla* and *C. bigorriensis*, the former name in bold type, the latter name not in synonyms lettering. The ICZN offers no possibility for that approach.

To promote ongoing nomenclatorial stability, without offending against the ICZN, the name selected by (Pilsbry 1918), i.e. *C. bigorriensis*, should be used for the species in question.

Table 1. Samples used in the study of Kokshoorn et al. (2010) and information uploaded to the GenBank for the same haplotypes. From the left to the right, columns indicate: “GenBank accession number”; “Taxon name” and “Collection code” (as uploaded to GenBank and containing the errors); “Taxon name” and “Collection code” from Kokshoorn et al. (2010) (This column reveals the correct information for each taxon); “Current taxonomic status” of each taxon. Potentially misleading information is highlighted in grey. The column “Changes” indicates the different positions occupied by *C. megacheilos burtscheri* in GenBank or Kokshoorn (2008, chapter 3, Table 1) and Kokshoorn et al. (2010, Table 1) table; Uniand bidirectional arrows in this column point out changes in the order of collection codes.

GenBank	GenBank species name and codes		Changes	Sample info (Kokshoorn et al. 2010)		Current taxonomic status
Accession number	Taxon name	Coll. code		Taxon name	Coll. code	Should be read as
EJ395325	<i>Ab. secale ateni</i>	102414		<i>Ab. secale ateni</i>	102414	<i>Ab. secale ateni</i>
EJ395308	<i>Ab. bigerrensis</i>	103374B		<i>Ab. bigerrensis</i>	103374	<i>Ab. bigerrensis</i>
EJ395401	<i>Ab. secale secale</i>	102472		<i>Ab. secale secale</i>	102472	<i>Ab. secale secale</i>
EJ395409	<i>Ab. secale secale</i>	106691		<i>Ab. secale secale</i>	106691	<i>Ab. secale secale</i>
FJ171530	<i>C. altimirai</i>	102484		<i>C. altimirai</i>	102484	<i>C. altimirai</i>
FJ171531	<i>C. arcadica arcadica</i>	82103		<i>C. arcadica arcadica</i>	82103	<i>C. arcadica arcadica</i>
FJ171532	<i>C. arcadica bulgarica</i>	104434		<i>C. arcadica bulgarica</i>	104434	<i>C. arcadica bulgarica</i>
FJ171533	<i>C. arcadica caucasica</i>	WM9201		<i>C. arcadica caucasica</i>	WM9201	<i>C. arcadica caucasica</i>
FJ171534	<i>C. clienta</i>	GF9201A	†	<i>C. arcadica clienta</i>	107582	<i>C. clienta</i>
FJ171535	<i>C. clienta</i>	GF9201B		<i>C. arcadica clienta</i>	GF9201	<i>C. clienta</i>
FJ171536	<i>C. clienta</i>	GF902A		<i>C. arcadica clienta</i>	GF9201	<i>C. clienta</i>
FJ171537	<i>C. clienta</i>	107582		<i>C. arcadica clienta</i>	GF9202	<i>C. clienta</i>
FJ171538	<i>C. arigonis</i>	103231		<i>C. arigonis</i>	103231	<i>C. arigonis</i>
FJ171539	<i>C. arigonis</i>	103231C		<i>C. arigonis</i>	103231	<i>C. arigonis</i>
FJ171540	<i>C. arigonis</i>	103300		<i>C. arigonis</i>	103300	<i>C. arigonis</i>
FJ171541	<i>C. arigonis</i>	103300C		<i>C. arigonis</i>	103300	<i>C. arigonis</i>
FJ171542	<i>C. ascendens</i>	103407C		<i>C. ascendens</i>	103407	<i>C. ascendens</i>
FJ171543	<i>C. avenacea avenacea</i>	103275		<i>C. avenacea avenacea</i>	103275	<i>C. avenacea avenacea</i>
FJ171544	<i>C. avenacea avenacea</i>	103404		<i>C. avenacea avenacea</i>	103404	<i>C. avenacea avenacea</i>
FJ171545	<i>C. avenacea avenacea</i>	105217		<i>C. avenacea avenacea</i>	105217	<i>C. avenacea avenacea</i>
FJ171546	<i>C. bigorriensis</i>	103666	‡	<i>C. bigorriensis</i>	102487	<i>C. bigorriensis</i>
FJ171547	<i>C. bigorriensis</i>	102487		<i>C. bigorriensis</i>	103366	<i>C. bigorriensis</i>
FJ171548	<i>C. calpica altenai</i>	102344		<i>C. burtscheri</i>	GF0707	<i>C. burtscheri</i>
FJ171549	<i>C. calpica calpica</i>	103188		<i>C. burtscheri</i>	BK0714	<i>C. burtscheri</i>
FJ171550	<i>C. calpica calpica</i>	103214		<i>C. burtscheri</i>	BK0714	<i>C. burtscheri</i>
FJ171551	<i>C. calpica calpica</i>	103191A		<i>C. calpica altenai</i>	102344	<i>C. calpica calpica</i>
FJ171552	<i>C. centralis</i>	103374		<i>C. calpica calpica</i>	103188	<i>C. calpica calpica</i>
FJ171553	<i>C. farinesii farinesii</i>	102434		<i>C. calpica calpica</i>	103191	<i>C. calpica calpica</i>
FJ171554	<i>C. farinesii farinesii</i>	102444		<i>C. calpica calpica</i>	103214	<i>C. calpica calpica</i>
FJ171555	<i>C. farinesii farinesii</i>	102450		<i>C. centralis</i>	103374	<i>C. centralis</i>
FJ171556	<i>C. farinesii farinesii</i>	102472		<i>C. farinesii farinesii</i>	102434	<i>C. farinesii farinesii</i>
FJ171557	<i>C. farinesii farinesii</i>	102481		<i>C. spec. 2</i>	102444	<i>C. spec. 2</i>
FJ171558	<i>C. farinesii farinesii</i>	102485A		<i>C. farinesii farinesii</i>	102450	<i>C. farinesii farinesii</i>
FJ171559	<i>C. farinesii farinesii</i>	102486		<i>C. farinesii farinesii</i>	102472	<i>C. farinesii farinesii</i>
FJ171560	<i>C. farinesii farinesii</i>	103217		<i>C. farinesii farinesii</i>	102481	<i>C. farinesii farinesii</i>
FJ171561	<i>C. farinesii farinesii</i>	103220		<i>C. farinesii farinesii</i>	102485	<i>C. farinesii farinesii</i>
FJ171562	<i>C. farinesii farinesii</i>	103248		<i>C. farinesii farinesii</i>	102486	<i>C. massotiana sexplicata</i>
FJ171563	<i>C. farinesii farinesii</i>	103256		<i>C. spec. 3</i>	103217	<i>C. spec. 3</i>
FJ171564	<i>C. farinesii farinesii</i>	103259		<i>C. ingae</i>	103220	<i>C. ingae</i>
FJ171565	<i>C. farinesii farinesii</i>	103259C		<i>C. marjae</i>	103248	<i>C. marjae</i>
FJ171566	<i>C. farinesii farinesii</i>	103278		<i>C. farinesii farinesii</i>	103256	<i>C. farinesii farinesii</i>
FJ171567	<i>C. farinesii farinesii</i>	103297C		<i>C. spec. 1</i>	103259	<i>C. spec. 1</i>
FJ171568	<i>C. farinesii farinesii</i>	103317		<i>C. farinesii farinesii</i>	103259	<i>C. spec. 1</i>
FJ171569	<i>C. farinesii farinesii</i>	BK0748A2		<i>C. farinesii farinesii</i>	103278	<i>C. farinesii farinesii</i>
FJ171570	<i>C. farinesii farinesii</i>	BK0748A1		<i>C. farinesii farinesii</i>	103297	<i>C. farinesii farinesii</i>
FJ171571	<i>C. farinesii farinesii</i>	BK0750A		<i>C. spec. 2</i>	103317	<i>C. spec. 2</i>
FJ171572	<i>C. farinesii sexplicata</i>	99086		<i>C. aguilari</i>	BK0748	<i>C. aguilari</i>
FJ171573	<i>C. gasulli</i>	103222		<i>C. aguilari</i>	BK0748	<i>C. aguilari</i>
FJ171574	<i>C. gasulli</i>	103228		<i>C. farinesii farinesii</i>	BK0750	<i>C. farinesii farinesii</i>
FJ171575	<i>C. granatensis</i>	103208		<i>C. farinesii sexplicata</i>	99086	<i>C. massotiana sexplicata</i>
FJ171576	<i>C. granatensis</i>	103211		<i>C. gasulli</i>	103222	<i>C. gasulli</i>
FJ171577	<i>C. klemmi</i>	102331		<i>C. gasulli</i>	103228	<i>C. gasulli</i>
FJ171578	<i>C. kobeltoides cliendentata</i>	103422		<i>C. granatensis</i>	103208	<i>C. granatensis</i>
FJ171579	<i>C. kobeltoides cliendentata</i>	103425A		<i>C. granatensis</i>	103211	<i>C. granatensis</i>
FJ171580	<i>C. kobeltoides cliendentata</i>	103425B		<i>C. klemmi</i>	102331	<i>C. klemmi</i>
FJ171581	<i>C. kobeltoides cliendentata</i>	103425C		<i>C. kobelti cliendentata</i>	103419	<i>C. cliendentata</i>
FJ171582	<i>C. kobeltoides cliendentata</i>	103419		<i>C. kobelti cliendentata</i>	103422	<i>C. cliendentata</i>
FJ171583	<i>C. kobelti</i>	103413		<i>C. kobelti cliendentata</i>	103425	<i>C. cliendentata</i>
FJ171584	<i>C. kobelti</i>	103447		<i>C. kobelti cliendentata</i>	103425	<i>C. cliendentata</i>
FJ171585	<i>C. kobelti</i>	103433		<i>C. kobelti cliendentata</i>	103425	<i>C. cliendentata</i>

Table 1. (Continued)

GenBank	GenBank species name and codes		Changes	Sample info (Kokshoorn et al. 2010)		Current taxonomic status
Accession number	Taxon name	Coll. code		Taxon name	Coll. code	Should be read as
FJ171586	<i>C. kobelti</i>	103444		<i>C. kobelti kobelti</i>	103410	<i>C. kobelti</i>
FJ171587	<i>C. kobelti</i>	103410		<i>C. kobelti kobelti</i>	103413	<i>C. kobelti</i>
FJ171588	<i>C. kobelti</i>	103416C		<i>C. kobelti kobelti</i>	103416	<i>C. kobelti</i>
FJ171589	<i>C. kobeltoides</i>	103439B		<i>C. kobelti kobelti</i>	103433	<i>C. kobelti</i>
FJ171590	<i>C. kobeltoides</i>	103439A		<i>C. kobelti kobelti</i>	103444	<i>C. kobelti</i>
FJ171591	<i>C. kobeltoides</i>	103431A		<i>C. kobelti kobelti</i>	103447	<i>C. kobelti</i>
FJ171592	<i>C. kobeltoides</i>	103439C		<i>C. kobeltoides</i>	103431	<i>C. kobeltoides</i>
FJ171593	<i>C. lusitanica</i>	103459C		<i>C. kobeltoides</i>	103439	<i>C. kobeltoides</i>
FJ171594	<i>C. lusitanica</i>	103462		<i>C. kobeltoides</i>	103439	<i>C. kobeltoides</i>
FJ171595	<i>C. lusitanica</i>	103462C		<i>C. kobeltoides</i>	103439	<i>C. kobeltoides</i>
FJ171596	<i>C. maginensis</i>	103205		<i>C. lusitanica</i>	103459	<i>C. lusitanica</i>
FJ171597	<i>C. maginensis</i>	108829B		<i>C. lusitanica</i>	103462	<i>C. lusitanica</i>
FJ171598	<i>C. maginensis</i>	108829A		<i>C. lusitanica</i>	103462	<i>C. lusitanica</i>
FJ171599	<i>C. marmouchana</i>	102332		<i>C. maginensis</i>	103205	<i>C. maginensis</i>
FJ171600	<i>C. marmouchana</i>	102337		<i>C. maginensis</i>	108829	<i>C. maginensis</i>
FJ171601	<i>C. megacheilos avenoides</i>	102874		<i>C. maginensis</i>	108829	<i>C. maginensis</i>
FJ171602	<i>C. megacheilos burtscheri</i>	BK0714A		<i>C. marmouchana</i>	102332	<i>C. marmouchana</i>
FJ171603	<i>C. megacheilos burtscheri</i>	BK0714B		<i>C. marmouchana</i>	102337	<i>C. marmouchana</i>
FJ171604	<i>C. megacheilos burtscheri</i>	CF0707		<i>C. megacheilos avenoides</i>	102874	<i>C. megacheilos avenoides</i>
FJ171605	<i>C. multidentata grellleriana</i>	102859		<i>C. multidentata grellleriana</i>	72606	<i>C. multidentata grellleriana</i>
FJ171606	<i>C. multidentata grellleriana</i>	72606		<i>C. multidentata multidentata</i>	102859	<i>C. multidentata multidentata</i>
FJ171607	<i>C. ripkeni</i>	103394		<i>C. ripkeni</i>	103394	<i>C. ripkeni</i>
FJ171608	<i>C. sp.BK-2009</i>	103303		<i>C. pseudavenacea</i>	103303	<i>C. pseudavenacea</i>
FJ171609	<i>C. sp.BK-2009</i>	103286		<i>C. dertosensis</i>	103286	<i>C. dertosensis</i>
FJ171610	<i>C. sp.BK-2009</i>	103289		<i>C. dertosensis</i>	103289	<i>C. dertosensis</i>
FJ171611	<i>C. sp.BK-2009</i>	107583		<i>C. spelta spelta</i>	107583	<i>C. spelta spelta</i>
FJ171612	<i>C. spelta ventilatoris</i>	72717		<i>C. spelta ventilatoris</i>	72717	<i>C. spelta ventilatoris</i>
FJ171613	<i>C. tetrica</i>	JG001		<i>C. tetrica</i>	94838	<i>C. tetrica</i>
FJ171614	<i>C. tenuimarginata</i>	102428		<i>C. tenuimarginata</i>	102428	<i>C. tenuimarginata</i>
FJ171615	<i>C. tenuimarginata</i>	102453		<i>C. tenuimarginata</i>	102433	<i>C. tenuimarginata</i>
FJ171616	<i>C. tenuimarginata</i>	102443		<i>C. tenuimarginata</i>	102443	<i>C. tenuimarginata</i>
FJ171617	<i>C. tenuimarginata</i>	102433		<i>C. tenuimarginata</i>	102449	<i>C. tenuimarginata</i>
FJ171618	<i>C. tenuimarginata</i>	102449	†	<i>C. tenuimarginata</i>	102453	<i>C. tenuimarginata</i>

3. Acknowledgements

This work was partially funded by the Basque Government through the Research group on “Systematics, Biogeography and Population Dynamics” (IT575-13). E. Somoza Valdeolmillos was supported by a PhD fellowship awarded in 2015 by the University of the Basque Country (UPV/EHU).

4. References

- Altschul, S.F., Gish, W., Miller, W., Myers, E.W., Lipman, D.J., 1990. Basic local alignment search tool. *J. Mol. Biol.* 215, 403e410. [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(05\)80360-2](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2).
- Cadevall, J., Orozco, A., 2016. Caracoles y babosas de la Peninsula Ibérica y Baleares. Omega.
- Cristofori, G. de, Jan, G., 1832. Sectio II Conchyliologia. In: *Catalogus in Quatuor Sectiones Divisus Rerum Naturalium in Museo Exstantium*. *Catalogus in Quatuor Sectiones Divisus Rerum Naturalium in Museo Exstantium*. <https://doi.org/doi.org/10.5962/bhl.title.59812>.

- Des Moulins, C., 1835. Description de quelques mollusques terrestres et fluviatiles de la France, nouveaux ou peu connus. Actes Société Linnéenne Bordeaux. 7.
- Gittenberger, E., 1973. Beitrge zur Kenntnis der Pupillacea: III. Chondrininae. Zool. Verh. 127, 3–267.
- Groenenberg, D.S.J., Neubert, E., Gittenberger, E., 2011. Reappraisal of the “molecular phylogeny of Western Palaearctic Helicidae s.l. (Gastropoda: Stylommato- phora)”: when poor science meets GenBank. Mol. Phylogenet. Evol. 61, 914–923. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.08.024>.
- Kokshoorn, B., 2008. Resolving Riddles and Presenting New Puzzles in Chondrinidae Phylogenetics. Ph.D. Thesis. Leiden University.
- Kokshoorn, B., van Schoor, M., Erkelens, I., Gittenberger, E., 2010. Waves of dispersal in island-hopping *Chondrina* species (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae). Zool. Anz. 249, 71–79. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2010.02.001>.
- Pilsbry, H.A., 1918. Manual of Conchology (Second Series: Pulmonata). Pupillidae (Gastrocoptinae, Vertigininae), vol. 25, pp. 1–64.
- Stover, N.A., Cavalcanti, A.R.O., 2017. Using NCBI BLAST. Curr. Protoc. Essent. Lab. Tech. 11, 1.1-11.1.34. <https://doi.org/10.1002/cpet.8>.
- Welter-Schultes, F., 2012. In: European Non-Marine Molluscs, a Guide for Species Identification. Lanet Post. Ed. Göttingen, Germany.




CHAPTER II.



PAPER 2

**Phylogenetic study and taxonomic update of
Chondrina (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae)
in the Cantabrian Mountain region (Iberian Peninsula)**



**Eder Somoza-Valdeolmillos, Julen Vázquez-Sanz, Benjamín J. Gómez-
Moliner, Amaia Caro & María J. Madeira**

Systematics and Biodiversity (2021), 19(3): 218–23

1. Abstract

This study revises the taxonomy and species limits of *Chondrina* taxa living in the Cantabrian mountain region of N Spain, based mainly on molecular data but supplemented with morphological data. One new species *C. cantabroccidentalis* Somoza-Valdeolmillos & Vázquez-Sanz sp. nov. is here described as the species of the genus living in the western Cantabrian Mountains. In addition, we propose new subspecies divisions for *C. kobelti*, namely *C. k. kobelti* and *C. k. ordunensis*, living to the west and east of Picos de Europa, respectively. Both subspecies are well distinguished according to their DNA profiles and morphology, and several hybrid populations have been identified in the contact zone. Finally, the species limits of *C. cliendentata* and *C. kobeltoides* are redefined and phylogenetic relationships among all these taxa and their closest relatives analysed by multilocus DNA sequencing.

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:0E2652FE-39C2-4A70-B8D5-5F9E1114AAED>

Key words: Cantabrian Mountains, *Chondrina*, DNA-phylogeny, Iberian Peninsula, pseudo-cryptic species, systematics, taxonomy.

2. Introduction

In biogeography, ecology, evolution and conservation biology studies, species are the fundamental units (Sites & Marshall, 2003). Besides preserving the different species and their habitats, biodiversity conservation also strives to maintain populations of a species that differ substantially from other populations in genetic or ecological terms (Crandall et al., 2000). Biodiversity surveys and conservation strategies need to focus on defining the geographic distributions of taxa (IUCN, 2012). Only when species nomenclatures reflect patterns of biological diversity, will species-level conservation measures be truly effective.

The widespread practices of barcoding and genomic sequencing have sought to amend previous classifications based mostly on morphological characters. At the species level, molecular studies have identified many cases of cryptic species, i.e., species that cannot be differentiated via traditional systematics methods

(Johnson et al., 2015; Jörger & Schrödl, 2013; Knowlton, 1993; Pauly et al., 2019). In other cases, the combined use of morphological and genomic methods has revealed that taxonomy was not fully resolved because of inadequate morphological analyses. This includes the presence of pseudocryptic species (Bickford et al., 2007; Horsakova et al., 2019; Lajus et al., 2015; Saez & Lozano, 2005; Westrop et al., 2018), which can really be separated by only a few, subtle, morphological criteria once their existence has been unveiled by other methods.

Chondrina Reichenbach, 1828 is a genus of land snails widely distributed in the Palearctic region (Gittenberger, 1973; Nordsieck, 1962, 1970; Welter-Schultes, 2012). The main centre of speciation of the genus is the Iberian Peninsula. Its representative taxa exclusively inhabit karst limestone habitats, and show a preference for vertical, exposed calcareous rock faces. The genus is very polytypic comprising more than 70 species and subspecies (MolluscaBase, 2020), 40 of them living in the Iberian Peninsula (Gittenberger, 1973; Welter-Schultes, 2012). Their reproductive apparatus is simple and generally devoid of prominent diagnostic characters for species identification (Bodon et al., 2015). Thus, the taxonomy of this genus has been based on shell characters such as size, colour and general shape, shell sculpture, peristome morphology, and the number and position of teeth in the shell aperture. Recent molecular studies (Kokshoorn & Gittenberger, 2010; Kokshoorn et al., 2010) have nevertheless confirmed that the morphological delimitation of some species groups is deficient. One group of *Chondrina* that has been problematic from a taxonomic perspective is the complex formed by *Chondrina cliendentata* Gittenberger, 1973, *C. kobelti* (Westerlund, 1877) and *C. kobeltoides* Gittenberger, 1973. These taxa restricted to the Cantabrian mountain region of the NW Iberian Peninsula have been differently classified over the past decades.

Chondrina kobelti can be easily differentiated from *C. kobeltoides* and *C. cliendentata* by its oval shape and relative smaller size (height: 3.7–6.7 mm in *C. kobelti*; 5.3–8.3 mm in *C. cliendentata*; 5.6–8.5 mm in *C. kobeltoides*), with the first shell whorls enlarging quickly and with a comparatively larger body whorl. Palatal teeth occur directly in front of the parieto-columellar teeth. It is known along the northern slope of the Cantabrian Mountains, from the western limits of calcareous rocks in Asturias to Sierra de Aralar in the East (Gomez & Angulo, 1982; Raven, 1986). Type locality: Asturias province, near Oviedo.

Chondrina kobeltoides bears much resemblance to *C. kobelti*, especially in the V-shape of the aperture base. However, it differs in the more fusiform and slender shell shape of *C. kobeltoides*, whose apical whorls increase in size more gradually. In addition, *C. kobeltoides* is generally larger (height: 5.6–8.5 mm). According to the literature (Altonaga et al., 1994; Raven, 1986), the species is endemic to the northern Cantabrian mountain slope, its distribution spanning from the valley of Liebana in Picos de Europa in the east, to the western limits of calcareous rocks in Asturias (Fig. 1). *Chondrina kobeltoides* and *C. kobelti* are usually found in sympatry. Type locality: Lago Ercina, Covadonga, Oviedo, Spain.

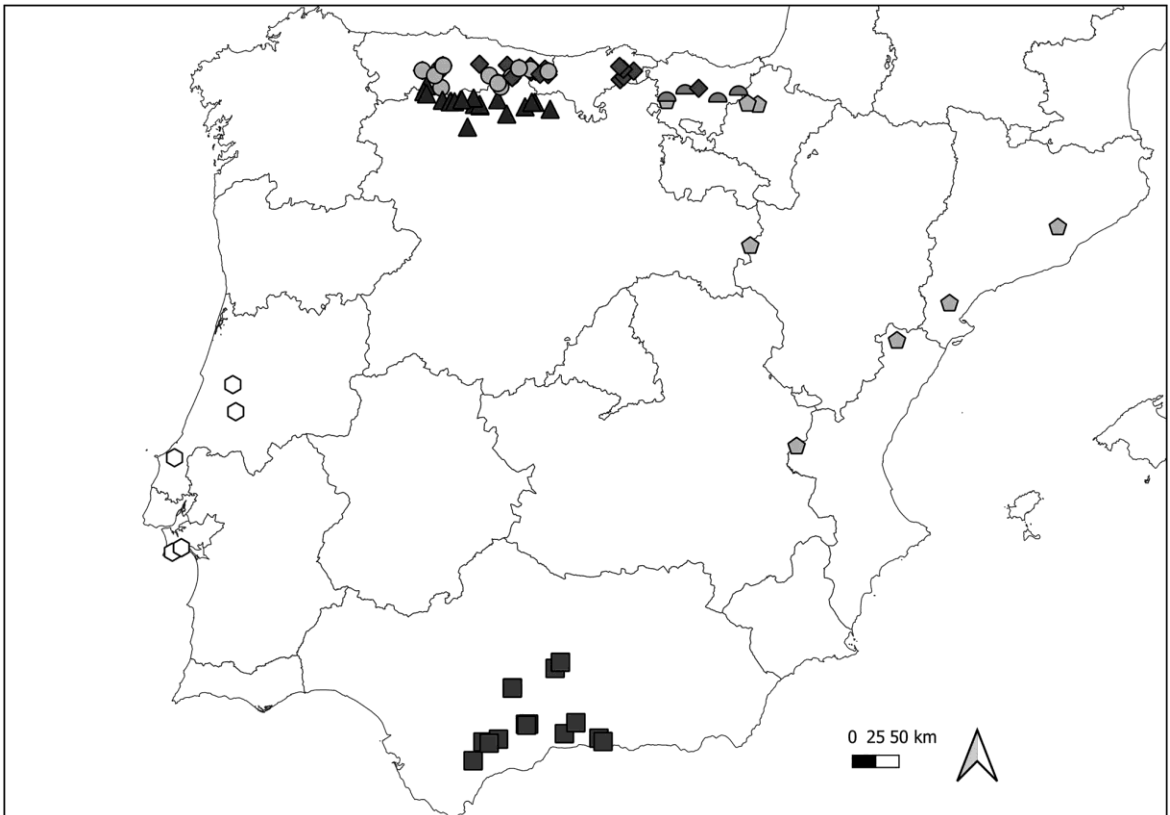


Fig. 1. Iberian Peninsula map showing the collection sites of studied specimens of *Chondrina*: *C. kobelti* (diamonds), *C. kobeltoides* (circles), *C. cliendentata* (triangles), *C. ripkeni* (semicircles), *C. avenacea* (pentagons), *C. lusitanica* (hexagons) and *C. calpica calpica* (squares). Scale bar represents 50 km.

Chondrina cliendentata is characterized by a dark corneous, rather slender shell, which has a conical apex and a stronger shell sculpture formed by coarse, irregular ribs. Generally, the base of the aperture is U-shaped and wide, with a thin lip (Raven, 1986). Palatal teeth are shifted downward in relation to the parieto-columellar teeth (cliendentate type). Although Gittenberger (1973) considered the cliendentate type a typical character of *C. cliendentata*, Raven (1986) indicated that cliendentate and non-cliendentate specimens may occur within a single population of the species. According to this author, *C. cliendentata* occurs on the southern slopes of the Cantabrian Mountains, from the western limits of the calcareous rocks in NW León to the northern region of the Burgos province.

Based on molecular data (Kokshoorn & Gittenberger, 2010; Kokshoorn et al., 2010), these three taxa have been given full species status. Further, the phylogenetic tree obtained by Kokshoorn et al. (2010) via DNA sequencing of the *COI* gene fragment distinguished two very divergent lineages within *C. kobelti*. In the present study, we extend the molecular analysis of all these taxa to: (1) better resolve phylogenetic relationships among the species living in the Cantabrian region; (2) resolve the taxonomy of the species here considered; and (3) show their distribution range. This was accomplished by increasing the number of populations examined and the number of loci sequenced per species.

In the phylogenetic trees, another two species living in the Cantabrian Mountains, *C. avenacea* (Bruguiere, 1792) and *C. ripkeni* Gittenberger, 1973, were included along with *C. lusitanica* (L. Pfeiffer, 1848), sister to *C. avenacea*, and *C. calpica* (Westerlund, 1872), sister to *C. cliendentata* after Kokshoorn et al. (2010), to fully explore the phylogeny of this group of species.

3. Materials and methods

3.1 Taxon sampling, photography and type material preserving

Snails were picked by hand from limestone rock surfaces. Figure 1 represents the Iberian Peninsula map with the sampling locations. Locations and GPS coordinates of samples are shown in Table 1. Species identification was based on the works of Gittenberger (1973) and Raven (1986). Dry shells were prepared to examine shell morphology and other individuals from the same location were preserved in 96% ethanol for DNA analysis. Shells were photographed using a digital camera mounted on a light stereomicroscope (S8APO from Leica Microsystems) and processed with the Leica software package LAS V3.7 which can be used to merge together multiple focal planes. Shell parameters (height, diameter and aperture height/width) were measured using the light stereomicroscope's software or a precision calliper. The number of whorls of the shell were counted according to Kerney and Cameron (1979).

Chondrina cantabroccidentalis sp. nov. 2021 samples are kept in the Museo Nacional de Ciencias Naturales of Madrid (MNCN). Additional material is kept in the University of the Basque Country Mollusc Collection (EHUMC). Collector abbreviations: L.C., Luis J. Chueca; B.G., Benjamín J. Gómez-Moliner.

Table 1. Samples used for phylogenetic reconstructions, indicating: Voucher, Tree Code, Location, Altitude (m) and UTM coordinate. Samples in bold indicate topotypes.

Voucher	Tree code	Location	Altitude (m)	UTM
FJ171543	<i>C. avenacea</i> <i>avenacea_FJ171543</i>	Morella, Valencia, España	981	30T 745182 4500407
FJ171544	<i>C. avenacea</i> <i>avenacea_FJ171544</i>	Puerto de Orduña, Castilla y León, España	591	30T 497899 4757308
EHUMC-2250	<i>C. avenacea</i> <i>avenacea-01</i>	Irurtzun, Dos Hermanas, Navarra, España	509	30T 595686 4753354
EHUMC-2251	<i>C. avenacea</i> <i>avenacea-02</i>	Aralar, Navarra, España	960	30T 584631 4754521
EHUMC-2252	<i>C. avenacea</i> <i>avenacea-03</i>	Dientes del Quijar, Camporrobles, Valencia, España	1028	30S 637376 4387083
EHUMC-2253	<i>C. avenacea</i> <i>avenacea-04</i>	Portell de Cosp, Cardó, Tarragona, España	648	31T 296590 4536947
EHUMC-2254	<i>C. avenacea</i> <i>avenacea-05</i>	Berdejo, Zaragoza, España	970	30T 587598 4602060
EHUMC-2255	<i>C. avenacea</i> <i>avenacea-06</i>	Castell Carlins, La Mola, Barcelona, España	1094	31T 418210 4610370
FJ171551	<i>C. calpica</i> <i>altenai_FJ171551</i>	Ceuta, Marruecos, Jebel Musa	785	30S 282291 3975298
FJ171552	<i>C. calpica</i> <i>calpica_FJ171552</i>	Ronda, Andalucía, España	741	30S 307052 4068895
FJ171553	<i>C. calpica</i> <i>calpica_FJ171553</i>	Ronda, Andalucía, España	741	30S 307052 4068895
FJ171554	<i>C. calpica</i> <i>calpica_FJ171554</i>	Ventas de Zafarraya, Málaga, Andalucía, España	911	30S 400286 4090730
EHUMC-2214	<i>C. calpica</i> <i>calpica-01</i>	Valle de Abdalajís, Málaga, España	484	30S 349500 4089200
EHUMC-2215	<i>C. calpica</i> <i>calpica-02</i>	Fuente de la Viuda, Valle de Abdalajís, Málaga, España	820	30S 346201 4089020
EHUMC-2216	<i>C. calpica</i> <i>calpica-03</i>	Tajo del Cuervo, Valle de Abdalajís, Málaga, España	595	30T 347385 4088175
EHUMC-2217	<i>C. calpica</i> <i>calpica-04</i>	Tajo Montero, Sierra de Becerro, Estepa, Sevilla, España	739	30S 332255 4128124
EHUMC-2218	<i>C. calpica</i> <i>calpica-05</i>	Estepa, Sevilla, España	727	30S 332003 4127813
EHUMC-2219	<i>C. calpica</i> <i>calpica-06</i>	Cueva del Humidero, Montejaque, Málaga, España	754	30S 300519 4070077
EHUMC-2221	<i>C. calpica</i> <i>calpica-07</i>	Virgen de la sierva, Córdoba, España	1004	30S 378000 4149000
EHUMC-2220	<i>C. calpica</i> <i>calpica-08</i>	Cañón del río Bailón, Zuheros, Córdoba, España	674	30S 383695 4155532
EHUMC-2224	<i>C. calpica</i> <i>calpica-09</i>	Puerto del Viento, Ronda, Málaga, España	1052	30S 317239 4073118
EHUMC-2225	<i>C. calpica</i> <i>calpica-10</i>	Comares, Málaga, España	682	30S 388000 4079000
EHUMC-2222	<i>C. calpica</i> <i>calpica-11</i>	Barranco de Los Cazadores, Nerja, Málaga, España	739	30S 425082 4074167
EHUMC-2223	<i>C. calpica</i> <i>calpica-12</i>	Río de Miel, Nerja, Málaga, España	261	30S 429484 4070578
EHUMC-2226	<i>C. calpica</i> <i>calpica-13</i>	Peñón de Benadalid, Málaga, España	421	30S 290000 4050000
FJ171581	<i>C. cliendentata</i> <i>FJ171581</i>	Ventanilla, Castilla y León, España	1059	30T 372662 4748637
FJ171582	<i>C. cliendentata</i> <i>FJ171582</i>	Santibáñez, Castilla y León, España	1098	30T 357452 4740272
FJ171583	<i>C. cliendentata</i> <i>FJ171583</i>	Espigüete, Castilla y León, España	2191	30T 353048 4756099
FJ171584	<i>C. cliendentata</i> <i>FJ171584</i>	Espigüete, Castilla y León, España	2191	30T 353048 4756099
FJ171585	<i>C. cliendentata</i> <i>FJ171585</i>	Espigüete, Castilla y León, España	2191	30T 353048 4756099
EHUMC-2227	<i>C. cliendentata-01</i>	Embalse de Vegamián, León, España	1101	30T 316390 4758908
EHUMC-2228	<i>C. cliendentata-02</i>	Besande, León, España	1308	30T 345729 4751231
EHUMC-2230	<i>C. cliendentata-03</i>	Cistierna, León, España	1094	30T 326006 4743483
EHUMC-2229	<i>C. cliendentata-04</i>	Cardaño de Abajo, Palencia, España	1328	30T 356175 4756136
EHUMC-2231	<i>C. cliendentata-05</i>	Valporquero de Torio, León, España	1393	30T 290648 4753767
EHUMC-2232	<i>C. cliendentata-06</i>	Pico Polvoredado, Correcillas, León, España	1970	30T 297356 4752402
EHUMC-2233	<i>C. cliendentata-07</i>	Pico Polvoredado, Correcillas, León, España	1633	30T 297023 4753751
EHUMC-2234	<i>C. cliendentata-08</i>	Pontedo, León, España	1178	30T 290509 4760642
EHUMC-2425	<i>C. cliendentata-09</i>	Pontedo, Castilla-León, España	1166	30T 290505 4760657
EHUMC-2410	<i>C. cliendentata-10</i>	Valle del Lago, Asturias, España	1617	29T 728253 4772607
EHUMC-2411	<i>C. cliendentata-11</i>	Puerto de Somiedo, Asturias, España	1425	29T 725979 4766223
EHUMC-2417	<i>C. cliendentata-12</i>	Villafeliz de Babia, Castilla-León, España	1139	30T 257019 4758374
EHUMC-2418	<i>C. cliendentata-13</i>	Villafeliz de Babia, Castilla-León, España	1139	30T 257019 4758374
EHUMC-2419	<i>C. cliendentata-14</i>	Caldas de la Luna, Castilla-León, España	1162	30T 265315 4756644
EHUMC-2420	<i>C. cliendentata-15</i>	Cubillas de Arbas, Castilla-León, España	1469	30T 270007 4756709
EHUMC-2421	<i>C. cliendentata-16</i>	Quejo (La Cueta), Castilla-León, España	1362	29T 729073 4764030
EHUMC-2422	<i>C. cliendentata-17</i>	Poladura de la Tercia, Castilla-León, España	1241	30T 277807 4758866

(continued)

Table 1. Continued.

Voucher	Tree code	Location	Altitude (m)	UTM
FJ171586	<i>C. kobelti</i> _FJ171586	Ramales de la Victoria, Cantabria, España	87	30T 462385 4789449
FJ171587	<i>C. kobelti</i> _FJ171587	Aredondo, Cantabria, España	163	30T 451293 4791437
FJ171588	<i>C. kobelti</i> _FJ171588	Puerto Alisas, Cantabria, España	637	30T 447248 4794465
FJ171589	<i>C. kobelti</i> _FJ171589	Desfiladero de la Hermida, Cantabria, España	617	30T 370661 4789119
FJ171590	<i>C. kobelti</i> _FJ171590	Desfiladero de los Beyos, Cantabria, España	1041	30T 331980 4782495
FJ171591	<i>C. kobelti</i> _FJ171591	Desfiladero de la Sella, Cantabria, España	1850	30T 361838 4786000
EHUMC-2237	<i>C. kobelti</i> -01	Tielve - Sotres, Asturias, España	854	30T 357232 4789049
EHUMC-2238	<i>C. kobelti</i> -02	Bulnes, Asturias, España	653	30T 352242 4788528
EHUMC-2239	<i>C. kobelti</i> -03	Portillo de Lunada, Burgos, España	1300	30T 447823 4780259
EHUMC-2240	<i>C. kobelti</i> -04	Collados del Asón, Cantabria, España	898	30T 451587 4783373
EHUMC-2241	<i>C. kobelti</i> -05	Urdon, Cantabria, España	169	30T 367185 4791575
EHUMC-2242	<i>C. kobelti</i> -06	Lebeña (Sta. M. ^a de Lebeña), Cantabria, España	209	30T 370501 4785607
EHUMC-2426	<i>C. kobelti</i> -07	Poncebos, Asturias, España	1072	30T 351452 4791257
EHUMC-2243	<i>C. kobelti</i> -08	Aiudi, Anboto, Vizcaya, España	1219	30T 532173 4770990
EHUMC-2244	<i>C. kobelti</i> -09	Peñamayor, Asturias, España	1036	30T 296849 4796838
EHUMC-2245	<i>C. kobelti</i> -10	Corigos, Asturias, España	377	30T 326623 4795685
EHUMC-2246	<i>C. kobelti</i> -11	Ruta de las Xanas 1, Asturias, España	355	30T 257550 4795401
EHUMC-2427	<i>C. kobelti</i> -12	Mirador Valle de Campón, Asturias, España	1851	30T 316809 4776739
EHUMC-2428	<i>C. kobelti</i> -13	Lago de La Ercina, Asturias, España	1123	30T 339411 4792638
EHUMC-2429	<i>C. kobelti</i> -14	Entrago, Desfiladero Valdecerezales, Asturias, España	450	29T 736466 4784350
EHUMC-2430	<i>C. kobelti</i> -15	Agüerina, Asturias, España	338	29T 722803 4788639
EHUMC-2431	<i>C. kobelti</i> -16	Arenas de Cabrales, Asturias, España	189	30T 351572 4794434
EHUMC-2432	<i>C. kobelti</i> -17	Arenas de Cabrales, Asturias, España	189	30T 351572 4794434
EHUMC-2433	<i>C. kobelti</i> -18	Valle del Campón, Asturias, España	937	30T 316687 4776480
EHUMC-2434	<i>C. kobelti</i> -19	Corigos (Sur de Cangas de Onís), Asturias, España	127	30T 326623 4795685
EHUMC-2435	<i>C. kobelti</i> -20	Los Beyos, Asturias, España	306	30T 330861 4784349
FJ171592	<i>C. kobeltoides</i> _FJ171592	Desfiladero de la Hermida, Cantabria, España	617	30T 370661 4789119
FJ171593	<i>C. kobeltoides</i>_FJ171593	Lago de Ercina, Cantabria, España	1114	30T 339231 4792450
FJ171594	<i>C. kobeltoides</i> _FJ171594	Lago de Ercina, Cantabria, España	1114	30T 339231 4792450
FJ171595	<i>C. kobeltoides</i>_FJ171595	Lago de Ercina, Cantabria, España	1114	30T 339231 4792450
EHUMC-2236	<i>C. kobeltoides</i> -01	Poncebos, Asturias, España	236	30T 351452 4791257
EHUMC-2436	<i>C. kobeltoides</i> -02	Los Beyos, Asturias, España	334	30T 331292 4783615
EHUMC-2437	<i>C. kobeltoides</i> -03	Arrobio, Asturias, España	1035	30T 307295 4784721
EHUMC-2438	<i>C. kobeltoides</i> -04	Puerto Tarna, Asturias, España	1500	30T 319498 4772572
EHUMC-2439	<i>C. kobeltoides</i> -05	Mirador Valle de Campón, Asturias, España	1851	30T 316809 4776739
EHUMC-2440	<i>C. kobeltoides</i> -06	Valle del Campón, Asturias, España	940	30T 316687 4776480
EHUMC-2412	<i>C. kobeltoides</i> -07	Agüerina, Asturias, España	338	29T 722803 4788639
EHUMC-2413	<i>C. kobeltoides</i> -08	Puerto de la Ventana, Castilla- León, España	1577	29T 744093 4771630
EHUMC-2414	<i>C. kobeltoides</i> -09	Proaza, Asturias, España	238	29T 740692 4790702
EHUMC-2415	<i>C. kobeltoides</i> -10	Ruta de las Xanas 1, Asturias, España	355	30T 257550 4795401
EHUMC-2416	<i>C. kobeltoides</i> -11	Ruta de las Xanas 3, Asturias, España	416	30T 257875 4795023
EHUMC-2423	<i>C. kobeltoides</i> -12	Entrago, Asturias, España	326	29T 736639 4784351
EHUMC-2424	<i>C. kobeltoides</i> -13	Entrago, Desfiladero Valdecerezales, Asturias, España	450	29T 736466 4784350
FJ171596	<i>C. lusitanica</i> _FJ171596	Óbidos, Estremadura, Portugal	60	29S 486371 4356786
FJ171597	<i>C. lusitanica</i>_FJ171597	Serra da Arrábida, Estremadura, Portugal	76	29S 500000 4261295
FJ171598	<i>C. lusitanica</i>_FJ171598	Serra da Arrábida, Estremadura, Portugal	76	29S 500000 4261295
EHUMC-2247	<i>C. lusitanica</i> -01	Ruinas de Conimbriga, Coimbra, Portugal	117	29T 543439 4438930
EHUMC-2248	<i>C. lusitanica</i> -02	Vale da Couda, Cruce Bouxinhas, Leiria, Portugal	257	29S 548461 4410278
EHUMC-2249	<i>C. lusitanica</i> -03	Sesimbra, Estremadura, Portugal	925	29S 490680 4255913
FJ171607	<i>C. ripkeni</i>_FJ171607	Puerto de Orduña, Castilla y León, España	591	30T 497900 4757308
EHUMC-2209	<i>C. ripkeni</i> -01	Gorbea, Álava, España	1333	30T 517626 4765103
EHUMC-2210	<i>C. ripkeni</i> -02	Campas de Urbía, Guipúzcoa, España	1171	30T 552763 4756442
EHUMC-2211	<i>C. ripkeni</i> -03	Txindoki, País Vasco, España	969	30T 575012 4763827

3.2 DNA extraction, PCR amplification and sequencing

Total genomic DNA was extracted from the whole body using the DNAeasy Blood and Tissue kit (Qiagen, Valencia, CA, USA) following the manufacturer's guidelines. During the extraction the shell aperture was preserved to allow a possible final check-up. Four different loci were selected: two mitochondrial genes (*COI* and *16S* ribosomal RNA gene) and two nuclear genes, the

ITS1 with the nuclear rRNA, including the 3' end of the 5.8S rRNA gene, and the complete *ITS2* region clustering the 5' end of the 5.8S rRNA gene and the 3' end of the 28S rRNA gene. Primers used and annealing temperature are given in Table 2.

Table 2. List of primers used for DNA amplification and sequencing.

Gene	Primer	Sequence	Reference	T (°C)
COI	LCO1490 (5')	5' GGTCACAACATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al. (1994)	55,5
	LCO2 (5')	5' TTCNACTAACCATAARGATATTGG 3'	Van Riel et al. (2005)	
	HCO2198 (3')	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al. (1994)	
16S rRNA	16Ses1 (5')	5'-AAACATACCTTTGCATAATGG-3'	Chiba (1999)	55,5
	16Ses2 (3')	5'-AGAAACTGACCTGGCTTACG-3'	Chiba (1999)	
ITS1	ITSIL (5')	5' TCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGAT 3'	Hillis and Dixon (1991)	55
	58C (3')	5' TGC GTTCAAGATATCGATGTTCAA 3'	Hillis and Dixon (1991)	
ITS2	LSU-1 (5')	5' CTAGCTGCGAGAATTAATGTGA 3'	Wade et al. (2006)	56
	LSU-3 (3')	5' ACTTCCCTCACGGTACTTG 3'	Wade et al. (2006)	

General PCR cycling conditions used for DNA amplification were 5 min at 96 °C, [30 s at 94 °C, 30 s at 55–56 °C, 1 min at 72 °C] 35 cycles, and 10 min at 72 °C. Amplicons were sequenced at Macrogen using an ABI3730XL or ABI3700 sequencer with the same primers as for PCR. The resulting forward and reverse sequences were assembled using Geneious 5.1.7 (Kearse et al., 2012). Following automatic assembly, each contig was checked for errors/ambiguities. Double peaks with equally high intensities in the chromatograms were assigned as heterozygous sites (SNPs), and coded as ambiguous nucleotides following IUPAC-IUB code. Sequences were deposited in GenBank and their accession numbers are: *COI* (MT495636–MT495705), *16S* (MT508844–MT508909), *ITS1-5.8S* (MT502863–MT502891) and *5.8S-ITS2-28S* (MT502796–MT502858).

3.3 Phylogenetic analyses

Three different data matrices were analysed: (i) the combined matrix of the 4 concatenated gene fragments *COI*, *16S* rRNA, *ITS1-5.8S* and *5.8S-ITS2-28S*; (ii) the nuclear *ITS1-5.8S* and *5.8S-ITS2-28S* fragments concatenated; and (iii) the

COI gene fragment data matrix including the GenBank COI sequences (see Table 3) published by Kokshoorn et al. (2010) for the Cantabrian species. Sequences were aligned with MAFFT 7 (Kato & Standley, 2013) using the 'auto' strategy for the COI gene fragments and the Q-INS-i algorithm (more appropriate for rRNA fragments) for the 16S rRNA, ITS1-5.8S and 5.8S-ITS2-28S fragments. COI sequences were amended according to the 'corrigendum' published by Somoza-Valdeolillos et al. (2019). For each codon position in COI, substitution saturation was assessed following the information method based on Xia's test (Xia et al., 2003) using DAMBE v.6.1.19 (Xia, 2013). Each gene partition was obtained using Partition Finder V1.1.1 (Lanfear et al., 2012). Partitions were calculated separately and without outgroups within the alignment. The evolutionary model for each gene partition was estimated prior to jModelTest 3.7 analysis (Darriba et al., 2012) conducted according to the Bayesian Information criterion (BIC) using the CIPRES supercomputer (Miller et al., 2010). For phylogenetic analyses of the different datasets, both Bayesian Inference (BI) and Maximum likelihood (ML) methods were used. A Bayesian search of tree space was conducted through MrBayes 3.2.2 (Ronquist et al., 2012) by the CIPRES supercomputing (Miller et al., 2010) cluster applying a partition scheme by genes. MrBayes was programmed to run according to Bayesian Information Criterion (BIC) for 50 million generations in two parallel runs, sampling every 1000 generations; the first 25% of trees were discarded as burn-in. Convergence between runs and the choice of an appropriate burn-in value were assessed by comparing the traces using Tracer v1.7.1 (Rambaut et al., 2018). Maximum likelihood analyses for a matrix partitioned by genes were conducted using RAxML 8.2.10 (Stamatakis, 2014) in the CIPRES Gateway under the GTRGAMMA model, with 1000 non-parametric bootstrap replicates to assess node support. For the different topologies obtained, we interpreted Posterior Probability (PP) values from the BI analysis above 0.95 and values above 70% for bootstrap support (BS) from ML analysis as meaningful support.

For alignment of all gene fragments, we used 75 *Chondrina* individuals and five outgroups: *Abida secale secale* (Draparnaud, 1801) (GenBank accession numbers: COI-EU395404.1, 16S-EU857443.1 and ITS1-EU395294.1), *Rupestrella rhodia* (J. R. Roth, 1839) (UTM: 33T 584097 4894309 and 33T 637091 4811872 GenBank: COI-MT495708/MT495709; 16S-MT508910/MT508911; ITS1-MT502894/MT502895; and ITS2-MT502861/MT502862) and *Rupestrella*

dupotetii (Terver, 1839) (UTM: 30S 337917 4127250 GenBank: COI-MT495706/MT495707; ITS1-MT502892/MT502893; and ITS2-MT502859/MT502860). For COI mtDNA tree reconstruction, 25 sequences (published by Kokshoorn & Gittenberger, 2010; Somoza-Valdeolmillos et al., 2019) were added, analysing 100 specimens in total. For COI phylogenetic reconstruction, we used as outgroups *Rupestrella dupoteti* (MT495706/MT495707), *Rupestrella occulta gibilfunnensis* (De Gregorio, 1895) (EU857468.1), *Pyramidula pusilla* (Vallot, 1801) (KP727147.1/KP727357.1), *Abida secale secale* (EU395404.1) and *Abida* spp. from Kokshoorn et al. (2010) (EU395308, EU395325, EU395401 and EU395409).

4. Results and discussion

Our phylogenetic reconstructions arising from analysis of the three datasets, concatenated-gene tree, COI gene tree, and nuclear gene tree are provided in Figs 2–4. The topologies obtained by ML and BI phylogenetic analyses of the dataset comprising all genes (Fig. 2) were nearly identical and differed only in support values. The larger DNA sequences included in the concatenated-gene tree offered higher support of clades. Phylogenetic interpretation was therefore based on this tree, with comments on the COI tree (Fig. 3) made when necessary. Finally, we presented the results of the nuclear gene tree (Fig. 4).

In Fig. 2, *Chondrina avenacea*, *C. lusitanica* and *C. ripkeni* constituted monophyletic groups, this relationship is also given in Figs 3 and 4. *Chondrina ripkeni* was recovered by BI analysis (PP = 0.99; BS = 44%) as the sister group of the remaining species analysed in this study. In agreement with previous molecular studies (Kokshoorn et al., 2010; Somoza-Valdeolmillos et al., 2019), *C. avenacea* and *C. lusitanica* emerged as sister groups (PP = 1; BS = 83%). All specimens belonging to *C. cliendentata*, *C. kobelti* and *C. kobeltoides* morphospecies after Raven (1986) appeared together within a large clade only supported by BI analysis (PP = 1; BS = 45%).

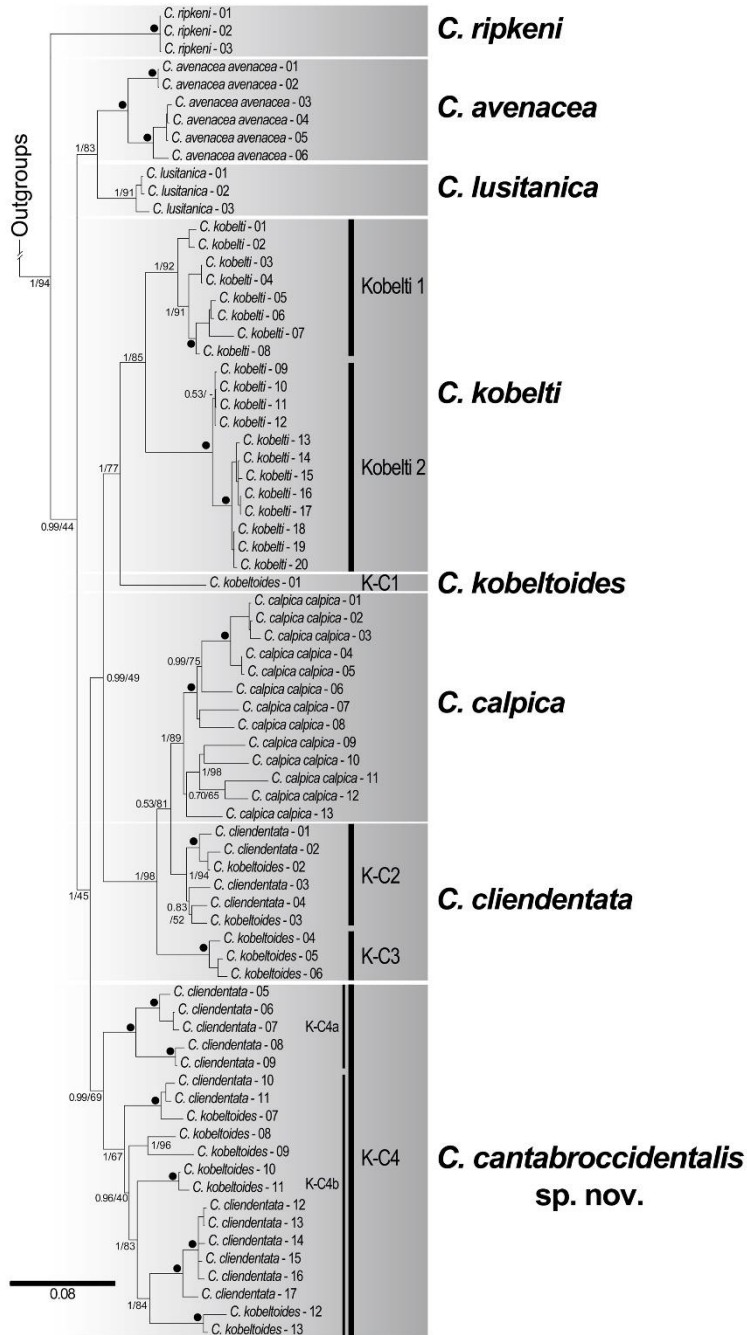


Fig. 2. Phylogenetic tree based on Bayesian inference (BI) analysis of the concatenated data set including *COI*, *16S* rRNA, *ITS1-5.8S* and *5.8S-ITS2-28S* gene sequences. Numbers correspond to BI posterior probabilities and ML bootstrap values, respectively. Dots represent 1/100 support values. The main groups are into dark-boxes.

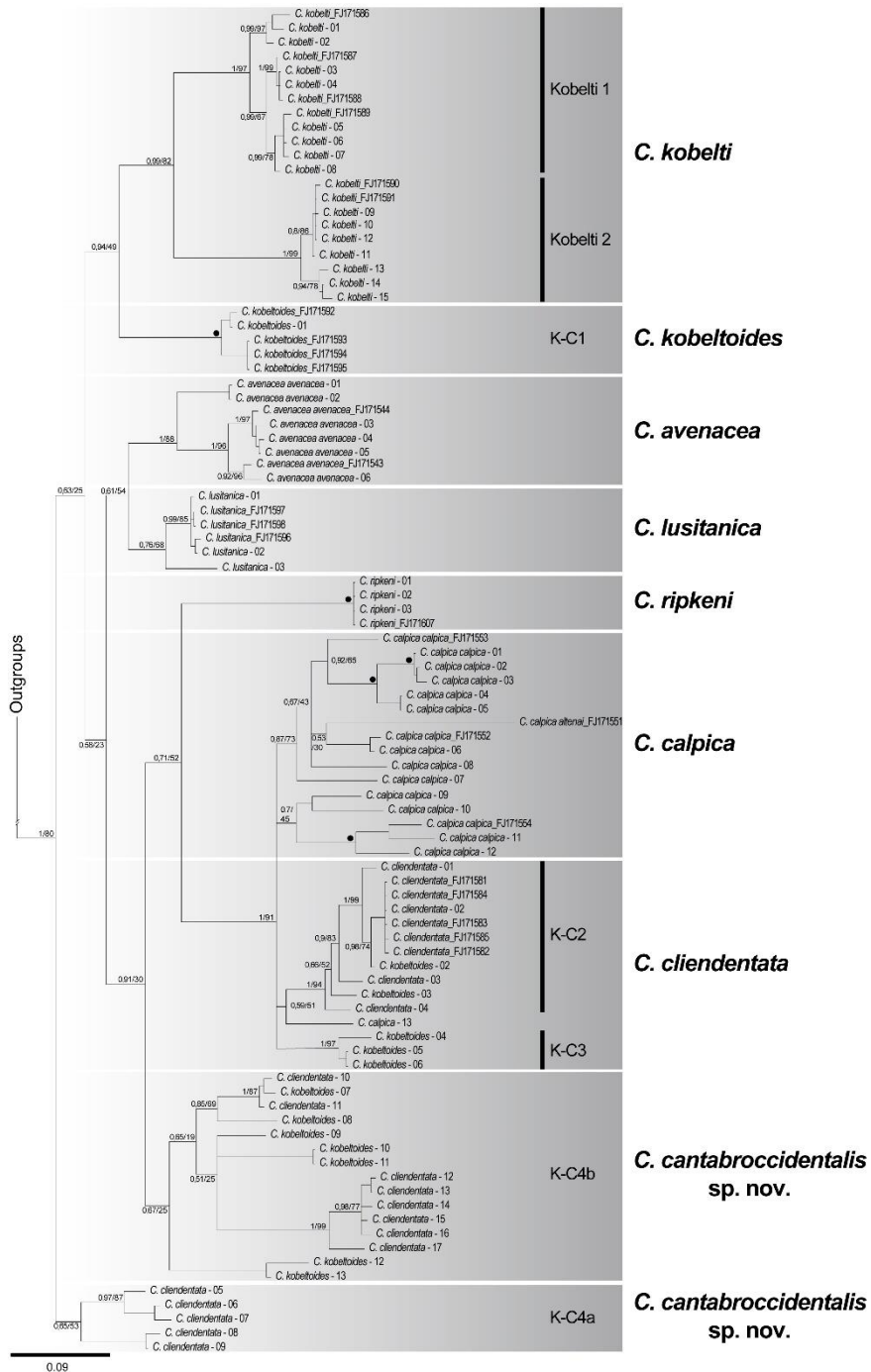


Fig. 3. Phylogenetic tree based on Bayesian inference (BI) analysis of COI sequences. Numbers correspond to BI posterior probabilities and ML bootstrap values, respectively. Dots represent 1/100 support values. The main groups are into dark-boxes.

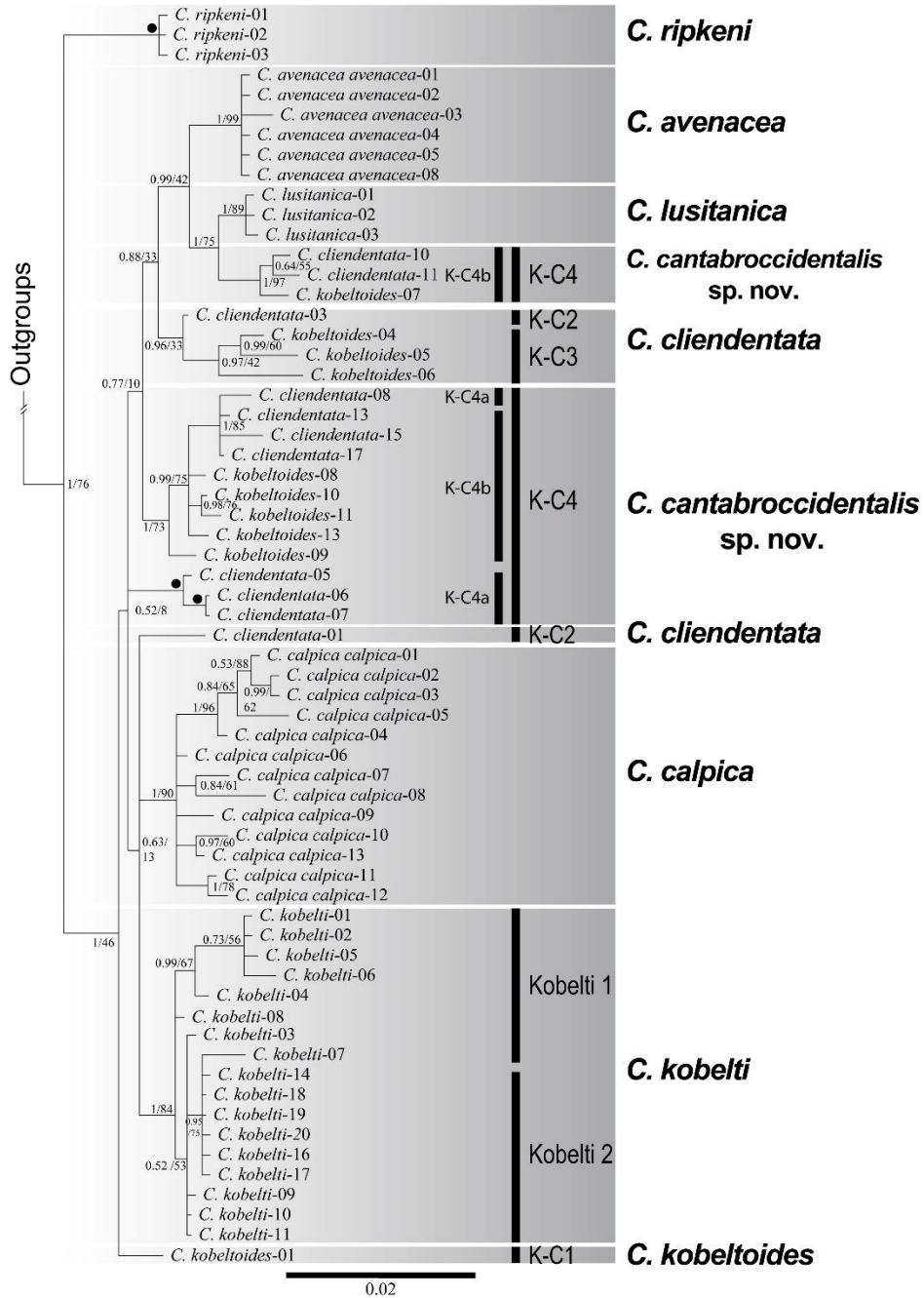


Fig. 4. Phylogenetic tree based on Bayesian inference (BI) analysis of the concatenated data set including *ITS1-5.8S* and *5.8S-ITS2-28S* gene sequences. Numbers correspond to BI posterior probabilities and ML bootstrap values, respectively. Dots represent 1/100 support values. The main groups are into dark-boxes.

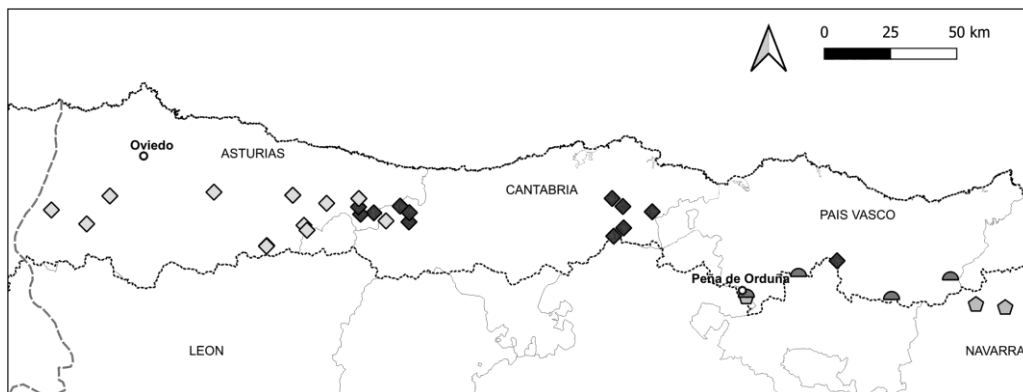


Fig. 5. Distribution map of samples identified as *C. kobelti kobelti* (light diamonds), *C. kobelti ordunensis* (dark diamonds), *C. ripkeni* (semicircles) and *C. avenacea* (pentagons). Dotted line represents the watershed. Dashed line in the left marks the western limits of limestone rocks in the Iberian Peninsula. Scale bar represents 50 km.

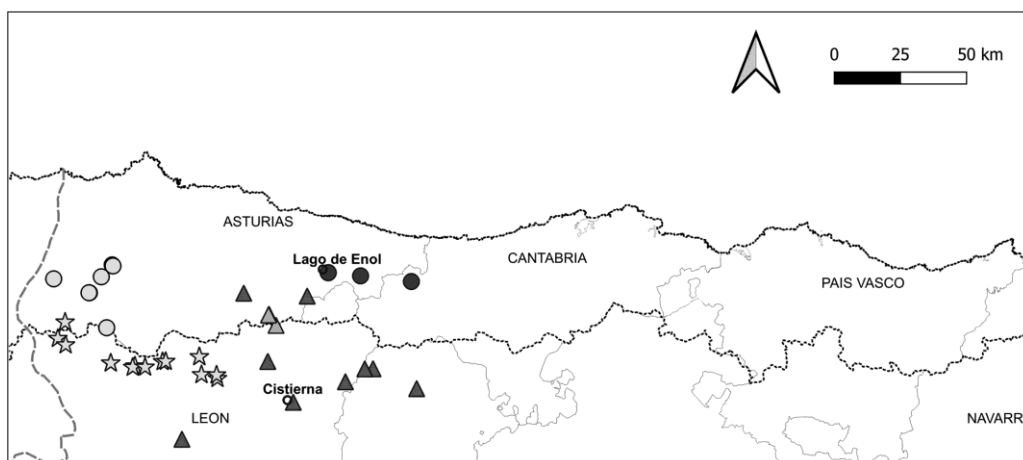


Fig. 6. Distribution map of samples identified as *C. cantabroccidentalis* sp. nov. (stars), *C. cliendentata* [K-C2 (dark triangles), K-C3 (light triangles)], *C. kobeltoides* (dark circles). Light circles represent samples belonging to clade K-C4 that have not been used in the description of the new species. Dotted line represents the watershed. Dashed line in the left marks the western limits of limestone rocks in the Iberian Peninsula. Scale bar represents 50 km.

Chondrina kobelti constituted a well-supported monophyletic group (PP = 1; BS = 85%) with two well-differentiated subclades within it, designated in Fig. 2 as Kobelti 1 (PP = 1; BS = 92%) and Kobelti 2 (PP = 1; BS = 100%). These two subclades were also evident in the COI tree (Fig. 3. PP = 0.99; BS = 82%), being

thus strongly supported by both analyses. In Figs 7 and 8 are shown shells of the groups kobelti 1 (Fig. 7C–D), kobelti 2 (Fig. 7E–H) and hybrid shells forms (Fig. 8A–D). Kobelti 1 comprised all the populations collected in the eastern Cantabrian Mountains, from Anboto (Bizkaia) to Picos de Europa in Asturias (Fig. 5). Kobelti 2 gathered all the populations living in the western Cantabrian Mountains, from Picos de Europa to the western limits of calcareous rocks (Fig. 5). In the Picos de Europa region, both lineages overlapped. Morphological analyses of the specimens living East and West of the Cantabrian Mountains revealed notable differences. Eastern populations had larger shells (height, $H > 5.3$ mm; diameter, $D > 2.1$ mm), which were broader and more oval; body whorl was comparatively large and the penultimate whorl had thin irregular striae on the shell surface; the aperture base was V-shaped. Western populations were smaller ($H: 3.7\text{--}5.3$ mm; $D: 1.8\text{--}2.3$ mm), slender, with regular and prominent striae; aperture base was more rounded. Populations living in the Picos de Europa and surroundings, at the border between Asturias and Cantabria, showed intermediate shell characters (Fig. 8A–D), suggesting both lineages interbreed in the contact zone.

Based on the genetic distances found between these two lineages, their different geographic distribution ranges and their morphological differences, they should be considered different taxa. The strong evidence of hybridization of both lineages giving rise to viable populations indicates they are not reproductively isolated, that is, two subspecies. The type locality of *Chondrina kobelti* is 'near Oviedo, in Asturias province' (Westerlund, 1877) (Fig. 5). According to analysis of the lectotype of *Pupa kobelti* Westerlund C.A., 1887 (Fig. 7E. Gothenburg Natural History Museum in Sweden. Collection number: C. A. Westelund, 2207) and the location of its type locality, we conclude that this type specimen belongs to the western group, Kobelti 2. Thus, considering two subspecies of *C. kobelti* we propose the name *C. kobelti kobelti* for the western populations (Fig. 7E–H). For the populations living in the east (here named Kobelti 1), we revalidate the name *C. kobelti ordunensis* Pilsbry, 1918 (Fig. 7C–D), a described taxon from Peña de Orduña in N Burgos (Fig. 5). The description and figures published by Pilsbry (1918) fit well with the morphology shown by the eastern populations of *C. kobelti*, including the marked V-shaped of the base aperture.

Chondrina kobeltoides and *C. cliendentata* did not constitute monophyletic entities. Populations of these species grouped into four clades in the concatenated-gene tree and, sometimes, appeared together within the same clade. We have named these four groups Kobeltoides-Cliendentata clades: K-C1 to K-C4 (Figs 2–4). In the COI analysis, the population of *C. kobeltoides* from Poncebos (*C. kobeltoides*-01) grouped with full support (Fig. 3. PP = 1; BS = 100%) with the samples sequenced by Kokshoorn et al. (2010), which included topotypes of *C. kobeltoides*, constituting the K-C1 group. Consequently, the name *C. kobeltoides* should be restricted to this monophyletic entity, which is not co-specific with other populations traditionally included within *C. kobeltoides s.l.* that live further west (Raven, 1986). Biogeographically, the species *C. kobeltoides s.str.* (Fig. 7A–B) is restricted to the Picos de Europa region (from Gorge 'Los Beyos' and Lake Ercina to Gorge 'La Hermida'). *C. kobeltoides s.str.* formed the sister group of Kobelti 1 and Kobelti 2. This relationship, weakly supported in the COI analysis (PP = 0.94; BS = 49%), appeared well supported by Bayesian tests in the 4-gene study (PP = 1; BS = 77%). The topotype of *C. cliendentata* (*C. cliendentata*-03, Fig. 8F) grouped with strong support (PP = 1; BS = 94%) within the K-C2 clade along with the specimens of *C. cliendentata* collected from the NE León and N Palencia provinces and with another two specimens classified as *C. kobeltoides* collected from the northern slope of the Cantabrian Mountains, in SE Asturias (Fig. 6). The five specimens of *C. cliendentata* sequenced by Kokshoorn et al. (2010) grouped with strong support (PP = 1; BS = 94%) within the K-C2 clade in the COI tree (Fig. 3). Based on these results, K-C2 is considered to belong to *C. cliendentata s.str.* (Fig. 8E–H). Another three specimens classified as *C. kobeltoides* from 'Valle de Campón' and 'Puerto de Tarna' in SE Asturias made up clade K-C3 (Figs. 2–4). Based on the shell morphology of specimens of the populations included within this clade K-C3 (Fig. 7G), we considered them co-specific with *C. cliendentata s.str.* While *C. cliendentata* has been described as restricted to the southern slopes of the Cantabrian Mountains (Gittenberger, 1973; Raven, 1986), our results indicate its presence also in some localities of the northern slopes in SE Asturias (Fig. 6). Thus, the classification of all the populations of the complex *Chondrina kobeltoides-cliendentata* living on the northern slopes of the Cantabrian Mountains under the name of *C. kobeltoides* requires revision through a detailed study of shell characters. In recent field surveys (September 2019), we were able to identify a contact zone between *C. cliendentata s.str.* and *C. kobeltoides s.str.* in the locality 'Desfiladero de los Beyos',

whereby *C. kobeltoides s.str.* occurs along almost the whole length of this narrow gorge and *C. cliendentata s.str.* is restricted to its southernmost zone. No mixed populations of both species were found.

Chondrina calpica and K-C2 were recovered as the sister clade of K-C3 (PP = 1; BS = 98%), endemic to the S Iberian Peninsula and North Africa. This close relationship between *C. cliendentata* and *C. calpica* was also recovered by Kokshoorn et al. (2010) and was also appreciable in our COI tree (PP = 1; BS = 91%). The monophyly of *C. calpica* was not recovered in the COI analysis but was strongly supported in the concatenated-gene tree (PP = 1; BS = 89%). Sister relationships within these three clades could not be fully established as we only obtained weak support for the sister relationship between K-C2 and *C. calpica* (PP = 0.53; ML = 81%). Additional studies are needed to establish whether *C. cliendentata s.str.* constitutes a monophyletic entity. In any case, our results indicate that *C. calpica* colonized the S Iberian Peninsula and North Africa from the Cantabrian mountain region (Fig. 1). This certainly occurred via passive transport as proposed for other land snails (Gittenberger, 2012; Korábek, Petrusek, & Juričková, 2018; Simonová et al., 2016). Two arguments support this notion: the existence of wide expanses without suitable habitats for *Chondrina* species in the central Iberian Peninsula, and the absence of species closely related to *C. calpica* elsewhere than in the Cantabrian mountain region (Kokshoorn et al., 2010; Somoza-Valdeolmillos et al., 2019). The long tree branches in the *C. calpica* clade suggest that colonization of the S Iberian Peninsula and North Africa was an ancient event and not the result of human transport.

The populations living in the westernmost region of the Cantabrian Mountains, traditionally classified as *C. cliendentata* and *C. kobeltoides* (Raven, 1986) (Fig. 6), grouped in the COI tree (Fig. 3) into two subclades: K-C4a and K-C4b, although they were not statistically supported. All the populations appearing within subclade K-C4a were distributed on the southern slopes of the Cantabrian Mountains, while subclade K-C4b included populations from both slopes. Both subclades constituted one monophyletic group (K-C4) in the BI concatenated-gene tree analysis (PP = 0.99; BS = 69%). Subclade K-C4a gathered with full support (PP = 1; BS = 100%) the populations of *C. cliendentata* from the southern Cantabrian mountain slopes between Porma dam and Caldas de Luna, in León province (Fig. 6). Subclade K-C4b joined together the populations located further

west (PP = 1; BS = 67%) and living on the northern (*C. kobeltoides s.l.*) and southern (*C. cliendentata s.l.*) slopes.

Clade support values were lower for nDNA (Fig. 4) than for the other two data matrices. *Chondrina ripkeni* was recovered as the sister group of the remaining species in the BI analysis (Fig. 2. PP = 1; BS = 45%). Basal relationships of these taxa were unresolved. *Chondrina avenacea*, *C. lusitanica*, *C. calpica* and *C. kobelti* constituted monophyletic groups statistically supported, although Kobelti 1 and Kobelti 2 clades were not recovered monophyletic. *Chondrina kobeltoides s.str.* (Clade K-C1) represented by only one population was recovered apart from the other three K-C clades. Four of the five haplotypes of *C. cliendentata s.str.* (K-C2 K- C3) containing specimens from both slopes of the Cantabrian Mountains were recovered monophyletic, but with weak support (PP = 0.96; BS = 33%). The other haplotype of K-C2 clade joined without support with *C. calpica* and *C. kobelti*. The close relationship between *C. cliendentata* and *C. calpica* recovered in concatenated-gene (Fig. 2) and *COI* (Fig. 3) trees could not be obtained in the nDNA tree (Fig. 4). K-C4 clade was recovered in three different groups in the nDNA tree. One of them was sister to *C. lusitanica* (PP = 1; BS = 75%), while the other two showed uncertain relationships as a result of the low support of basal nodes.

Although, K-C4 clade constituted three different clades in the nDNA, all these three groups were recovered monophyletic and statistically supported, and no evidence of hybridization with the closest taxa has been detected. All populations of clade K-C4 from the south of the mountain system were similar in shell shape and size (Fig. 9A–H), while populations living on the northern slopes showed high shell polymorphism. Clade K-C4 was recovered in the BI analysis of the concatenated gene tree (PP = 99%) as the sister group of the clade comprising *C. calpica*, *C. cliendentata s.str.*, *C. kobelti* and *C. kobeltoides s.str.* and should be considered a different taxon. As there is no name available for this taxon, a formal description of this undescribed new species is provided below. High differences in shell morphology and different geographic distribution of K-C4 clade populations living in the northern slopes of the Cantabrian Mountains makes it uncertain if they belong to the same species as populations living in the southern slopes. More studies using additional populations of *Chondrina* living on the north slopes should be done before concluding if they are co-specific with the



Fig. 7. Shell shape of *C. kobeltoides* (A–B), *C. kobelti ordunensis* (C–D) and *C. kobelti kobelti* (lectotype E, F–H). A, Los Beyos, Asturias. B, Poncebos, Asturias. C, Portillo de Lunada, Burgos. D, Collados del Asón, Sendero del Hondojoón, Cantabria. E, Asturias province, near Oviedo. F, Los Beyos Asturias. G, Valle del Campón, Asturias. H, Desfiladero de Valdecerezales, Entrago, Asturias.



Fig. 8. Shell shape of *C. kobelti* hybrid shell forms (A–D) and *C. cliidentata* (E–H): A, Lago de La Ercina, Asturias. B, Urdón, Cantabria. C, Sta M^a de Lebeña, Cantabria. D, Sotres, Asturias. (1) sample of clade Kobelti 2 with morphology of clade Kobelti 1; (2) specimen of the Kobelti 1 clade with morphology of the Kobelti 2 clade; (3) specimens with hybrid morphology. E, Los Beyos, Asturias. F, Cistierna, León. G, Besande, León. H, Arrobio, Asturias.



Fig. 9. Shell shape of *C. cantabroccidentalis* sp. nov. (A–H). A–B, Villafeliz de Babia, Castilla-León, Holotype. C, Villafeliz de Babia, Castilla-León, Paratype. D, La Cueta, Castilla-León. E, Poladura de la Tercia, León. F, Caldas de Luna, Castilla-León. G, Pontedo, Castilla-León. H, Valle del Lago, Asturias.

new species here described. For this reason, only the populations living on the southern slopes of the Cantabrian Mountains have been used for the description of the new species.

5. Systematics description

Family Chondrinidae Steenberg, 1925

Genus *Chondrina* Reichenbach, 1828

Chondrina cantabroccidentalis Somoza-Valdeolmillos & Vázquez-Sanz sp. nov.

ZOOBANK SPECIES REGISTRATION:

urn:lsid:zoobank.org:act:C090FB0E-B798-4F8B-85C1-94D9D605B3CD.

HOLOTYPE: MNCN 15.05/200120 (BG, 07.07.2018).

Shell of adult specimen (Fig. 9A–B. Height: 7.074 mm; width: 2.585 mm).

PARATYPES: MNCN 15.05/200120P1 (photographed paratype in Fig. 9C); MNCN 15.05/200120P2 (29 specimens preserved in 96% ethanol); and MNCN 15.05/ 92757 (6 specimens preserved in 70% ethanol and reproductive system of three specimens preserved in 70% ethanol) (BG, 07.07.2018).

TYPE LOCALITY: Villafeliz de Babia, Province of León, Spain (30T 257019 4758374. 1,137 m asl).

ADDITIONAL MATERIAL: León province: Pico Polvoreda top, 30T 297356 4752402, EHUMC-2232 (23; L.C., 01.06.2013); Pico Polvoreda, 30T 297023 4753751, EHUMC-2233 (15; L.C., 01.06.2013); Valporquero de Torio, 30T 290648 4753767, EHUMC- 2231 (30; L.C., 10.10.2016); Pontedo, 30T 290498 4760657, EHUMC-2425 (16; B.G., 07.07.2018); Pontedo, 30T 290500 4760642, EHUMC-2234 (30; L.C., 10.10.2016); Poladura de la Tercia, 30T 276612 4758797, EHUMC-2422 (9; B.G., 07.07.2018); Cubillas de Arbás, 30T 270007 4756709, EHUMC-2420 (30; L.C., 10.10.2016); Caldas de Luna, 30T 266022 4757215, EHUMC-2419 (35; B.G., 07.07.2018); Villafeliz de Babia, 30T 257019 4758374,

EHUMC- 2417 (2; B.G., 07.07.2018); Villafeliz de Babia, 30T 257019 4758374, EHUMC-2418 (2; B.G., 01.11.2011); Quejo, 29T 729073 4764030, EHUMC-2421 (30; B.G., 07.07.2018); Puerto de Somiedo, 29T 726061 4766175, EHUMC-2411 (6; B.G., 01.11.2011).

Asturias province: Valle del Lago, 29T 728253 4772607, EHUMC-2410 (25; B.G., 07.07.2018).

ETYMOLOGY: The name of the species refers to its geographic distribution range restricted to the western part of the Cantabrian region with habitats suitable for the genus *Chondrina*.

DIAGNOSIS: Shell up to 6.8 mm high, conical-elongated, surface finely to strongly ribbed-striated. Aperture U-shaped with 8–9 plicae, including at least angularis and spiralis, parietalis, columellaris, infracolumellaris, three palatal lamellae, and usually one small suprapalatalis.

5.1 Description

SHELL: Shell dextral, slender, conical-elongated, slightly cylindrical with an acute apex, from light to dark brown, semitranslucent. The $6\frac{1}{4}$ to $7\frac{1}{2}$ convex whorls increase regularly in size, last two whorls similar in size. Surface covered by rather coarse irregular riblets. Sutures deep. Base of the shell rounded. Cervical wall rounded or slightly flattened, not presenting a notch opposite the infrapalatalis. Peristome thickened, yellowish, not reflected. Aperture rounded basally, generally U-shaped, with 8–9 plicae: angularis forms a white callus to a well-formed lamella; spiralis present in the form of a small lamella or tooth that can be continuous or discontinuous with the angularis; parietalis strong and submerged, well-separated from the angularis; columellaris as strong as the parietalis; infracolumellaris always present, but smaller and sometimes barely visible in frontal view; three well-formed lamellae in the palatal wall, with the palatalis superior strong, progressing to the peristome; palatalis inferior same height but shorter; infrapalatalis somewhat smaller; sometimes there is a small suprapalatalis denticle. Palatal system directly opposite to the parieto-columellar system, although sometimes the former may be slightly displaced basally. Shell height 4.4–7.1 mm; diameter 2.2–2.8 mm.

5.2 Comparisons

The shell of *C. cantabroccidentalis* sp. nov. is quite constant in size, shape, striation and colour. The shell of *C. cliendentata* differs from that of *C. cantabroccidentalis* sp. nov. because in the new species striation is weaker and the aperture is more rounded. In addition, the development of the angular fold is stronger and well-separated from the parietal lamella in the new species than in *C. cliendentata*. *Chondrina cantabroccidentalis* sp. nov. has a spiral fold, although small and not visible in frontal view (Fig. 9E), which is absent in *C. cliendentata* (Fig. 8E). Furthermore, the palatal system is generally directly facing the parietocolumellar system. The new species has a more regularly distributed striation pattern, a smaller spiral fold and thinner peristome than *C. kobeltoides*. Further, the base of the shell in *C. cantabroccidentalis* sp. nov. is rounded, with a U-shaped aperture and without a notch in the infrapalatal position, differentiating it from both *C. cliendentata* and *C. kobeltoides*.

MALE GENITALIA: The reproductive apparatus is formed proximally by a small ovotestis followed by a convoluted hermaphrodite duct (Fig. 10). The albumen gland of the three dissected specimens is variable in size, followed by a convoluted spermooviduct, which continues as a quite long free oviduct, ending in the genital atrium. Duct of the bursa copulatrix long, without diverticulum; bursa copulatrix long, three times wider than its duct, with very thin wall, rounded at the apex and reaching albumen gland. Penis and epiphallus forming the loop typical of the family; penis cylindrical, longer and slightly thicker than epiphallus, without a flagellum; penis two times wider than vagina with a short muscle inserted in the transition between proximal and distal regions of penis; proximal portion of penis slightly narrower and longer than distal portion; vas deferens very thin, with the joining point of vas deferens and epiphallus covered by muscle fibres.

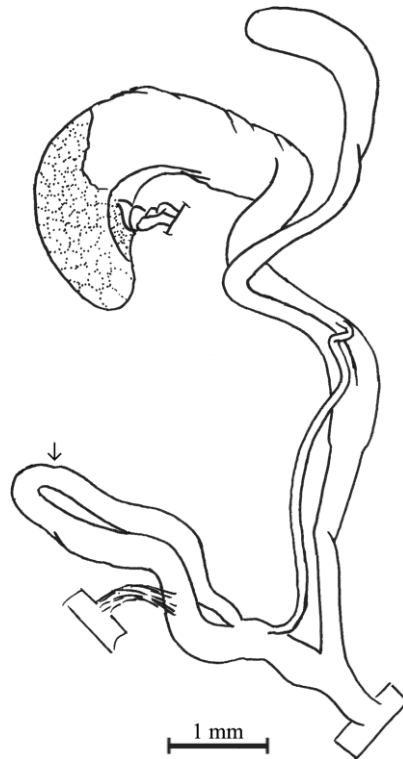


Fig. 10. Reproductive apparatus of *C. cantabroccidentalis* sp. nov. from the type locality. Arrow indicates the boundary of the penis and epiphallus.

HABITAT AND DISTRIBUTION: Specimens inhabit limestone rocks in rather open environments, usually forming quite large populations. The new species is distributed throughout the northern slope of the western area of the Cantabrian Mountains in the NW Iberian Peninsula (Fig. 6). Its distribution runs along the Montaña central of León, from the valley of the river Curueño, along the natural area of Hoces de Vegacervera, and the natural park of Babia y Luna, entering the western limits of the calcareous rocks of the NW Iberian Peninsula. To the north of the Cantabrian Mountains, it has only been collected from one locality (Valle del Lago, Somiedo Natural Park) that is placed very close to the slope barrier.

THREAT STATUS: We applied the IUCN criteria (IUCN, 2019) to assess the threat status. The geographic range of *C. cantabroccidentalis* sp. nov., expressed as either extent of occurrence (EOO = 567.56 km²) or area of occupancy (AOO = 349.86 km²), is beyond the limits defined for any threatened category of the IUCN red list (IUCN, 2012, 2019). Both parameters were measured with Qgis Desktop 3.4.13 (QGIS Development Team, 2018). No data are available regarding

its population size and population trends. Nevertheless, specimens are quite abundant at the locations sampled and there is no evidence of declines or extreme fluctuations in EOO, AOO, number of subpopulations or number of mature individuals. In effect, through non-intensive sampling efforts we were able to identify the presence of this species at 10 locations. Besides, some populations inhabit well-established protected areas. This means that according to IUCN criteria, the threat status of this species is considered of Least Concern.

6. Acknowledgements

We thank to Dr L.J. Chueca and Dr I. Donoso for their invaluable efforts in sampling material for this study. We wish to express our gratitude to Ted von Proschwitz (Senior Curator from Gothenburg Natural History Museum in Sweden) for providing the *Pupa kobelti* Westerlund, 1887 (*Chondrina kobelti*) lectotype. We also thank the CIPRES Scientific Gateway for access to computational resources.

7. Disclosure statement

The authors have no conflicts of interest to report.

8. Funding

This work was partially funded by the Basque Government through the Research group on 'Systematics, Biogeography and Population Dynamics' (IT575-13) and 'Systematics, Biogeography, Behavioural ecology and Evolution' (IT1163-19). E. Somoza Valdeolmillos was supported by a PhD fellowship awarded in 2015 by the University of the Basque Country (UPV/EHU).

9. ORCID

Eder Somoza-Valdeolmillos <http://orcid.org/0000-0002-0202-6808>

10. References

- Altonaga, K., Gómez Moliner, B. J., Martín, R., Prieto, C. E., Puente, A. I., & Rallo, A. M. (1994). Estudio faunístico y biogeográfico de los moluscos terrestres del norte de la Península Ibérica. Eusko Legebiltzarra.
- Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S., Ng, P. K. L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K. K., & Das, I. (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(3), 148–155. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004>
- Bodon, M., Gianbattista, N., Cianfanelli, S., & Kokshoorn, B. (2015). A new species of *Chondrina* (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae) from Piedmont (Northern Italy). *Basteria*, 79, 63–80. (July 2016),
- Chiba, S. (1999). Accelerated evolution of land snails *Mandarina* in the oceanic Bonin Islands: Evidence from mitochondrial DNA sequences. *Evolution*, 53, 460–471.
- Crandall, K. A., Bininda-Emonds, O. R. P., Mace, G. M., & Wayne, R. K. (2000). Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(7), 290–295. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(00\)01876-0](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(00)01876-0)
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R., & Posada, D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8), 772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., & Vrijenhoek, R. (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome C oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology & Biotechnology*, 3, 294–299.
- Gittenberger, E. (1973). Beiträge zur Kenntnis der Pupillacea: III. Chondrininae. *Zoologische Verhandlungen*, 127(1), 3–267.
- Gittenberger, E. (2012). Long-distance dispersal of molluscs: ‘Their distribution at first perplexed me much. *Journal of Biogeography*, 39(1), 10–11. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02638.x>
- Gómez, B. J., & Angulo, E. (1982). El genero *Chondrina* (Mollusca, Gastropoda) en el País Vasco. *Iberus*, 2, 29–40.
- Hillis, D. M., & Dixon, M.T. (1991). Ribosomal RNA: molecular evolution and phylogenetic inference. *Quarterly Review of Biology*, 66, 411–453.
- Horsáková, V., Nekola, C. N., & Horsák, M. (2019). When is a “cryptic” species not a cryptic species: A consideration from the Holarctic micro-landsnail genus *Euconulus* (Gastropoda a Stylommatophora)). *Mol Phylogenet Evol*, 132, 307–320. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.12.004>

IUCN. (2012). IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. (2nd ed.). IUCN. iv 32. pp.

IUCN. (2019). Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. (Standards and Petitions Committee, Ed.) (Vol. Version 14).

Johnson, S. B., Warén, A., Tunnicliffe, V., Dover, C. V., Wheat, G., Schultz, T. F., & Vrijenhoek, R. C. (2015). Molecular taxonomy and naming of five cryptic species of *Alviniconcha* snails (Gastropoda: Abyssochrysoidea) from hydrothermal vents. *Systematics and Biodiversity*, 13(3), 278–295. <https://doi.org/10.1080/14772000.2014.970673>

Jörger, K. M., & Schrödl, M. (2013). How to describe a cryptic species? Practical challenges of molecular taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 10(1), 59. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-59>

Katoh, K., & Standley, D. M. (2013). MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30(4), 772–780. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>

Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P., & Drummond, A. (2012). Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics (Oxford, England)*, 28(12), 1647–1649. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199>

Kerney, M. P., & Cameron, R. A. D. (1979). *A Field Guide to the Land Snails of Britain and North-West Europe*. Harper Collins Publishers.

Knowlton, N. (1993). Sibling species in the sea*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 189–216. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001201>

Kokshoorn, B., & Gittenberger, E. (2010). Chondrinidae taxonomy revisited: New synonymies, new taxa, and a checklist of species and subspecies (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata). *Zootaxa*, 2539(1), 1. Auckland, New Zealand: Magnolia Press. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2539.1.1>

Kokshoorn, B., van Schoor, M., Erkelens, I., & Gittenberger, E. (2010). Waves of dispersal in island-hopping *Chondrina* species (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae). *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 249(2), 71–79. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2010.02.001>

Korábek, O., Petrušek, A., & Juříčková, L. (2018). Glacial refugia and postglacial spread of an iconic large European land snail, *Helix pomatia* (Pulmonata: Helicidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 123(1), 218–234. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx135>

Lajus, D., Sukhikh, N., & Alekseev, V. (2015). Cryptic or pseudocryptic: Can morphological methods inform copepod taxonomy? An analysis of publications and a case study of the *Eurytemora affinis* species complex. *Ecology and Evolution*, 5(12), 2374–2385. <https://doi.org/10.1002/ece3.1521>

- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y. W., & Guindon, S. (2012). PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 29(6), 1695–1701. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss020>
- Miller, M. A., Pfeiffer, W., & Schwartz, T. (2010). Creating the CIPRES Science gateway. Creating the CIPRES Science Gateway for Inference of Large Phylogenetic Trees, GCE, 1–7. <http://dx.doi.org/10.1109/GCE.2010.5676129>
- MolluscaBase (Eds). (2020). MolluscaBase. Accessed at <http://www.molluscabase.org>.
- Nordsieck, H. (1962). Die *Chondrinen* der Südalpen. *Archiv Für Molluskenkunde*, 91, 1–20.
- Nordsieck, H. (1970). Die *Chondrina*-Arten der dinarischen Länder. *Ultraschall in Der Medizin*, 100(100/505-6/51), 243–261. <https://doi.org/10.1055/s-2004-815600>
- Pauly, A., Noël, G., Sonet, G., Notton, D. G., & Boevé, J. (2019). Integrative taxonomy resuscitates two species in the *Lasioglossum villosulum* complex (Kirby, 1802) (Hymenoptera: Apoidea: Halictidae). *European Journal of Taxonomy*, 541(541), 1–43. <https://doi.org/10.5852/ejt.2019.541>
- Pilsbry, H. A. (1918). vol. 25. In *Manual of Conchology (Second Series: Pulmonata)*. Pupillidae (Gastrocoptinae, Vertigininae) (pp. 1–64). Retrieved from <https://www.biodiversitylibrary.org/item/76601#page/9/mode/1up>
- QGIS Development Team. (2018). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Retrieved from <http://qgis.osgeo.org>
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M. A. (2018). Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1. 7. *Systematic Biology*, 00(May), 1–3. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032/4989127>
- Raven, J. G. M. (1986). Notes on Spanish Non-Marine Molluscs 3. Chondrinidae from the Cantabrian Mountains (Gastropoda: Pulmonata). *Zoologische Mededelingen*, 60(2), 27–37. Retrieved from <http://www.narcis.nl/publication/RecordID/oai:naturalis.nl:319080>
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., & Huelsenbeck, J. P. (2012). Mrbayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3), 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Saez, A. G., & Lozano, E. (2005). Body doubles. *Nature*, 433, 111.
- Simonová, J., Simon, O. P., Kapic, Š., Nehasil, L., & Horsák, M. (2016). Medium-sized forest snails survive passage through birds' digestive tract and adhere strongly to birds' legs: more evidence

- for passive dispersal mechanisms. *Journal of Molluscan Studies*, 82(3), 422–426. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyw005>
- Sites, J. W., & Marshall, J. C. (2003). Delimiting species: A Renaissance issue in systematic biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(9), 462–470. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00184-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00184-8)
- Somoza-Valdeolmillos, E., Kokshoorn, B., Gittenberger, E., & Gómez-Moliner, B. (2019). *Corrigendum* to: “Waves of dispersal in island-hopping *Chondrina* species (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae). *Zoologischer Anzeiger*, 280, 95–98. [*Zool. Anz.* 249 (2010) 71–79]. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2019.03.003>
- Stamatakis, A. (2014). RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* (Oxford, England), 30(9), 1312–1313. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- Van Riel, P., Jordaens, K., Van Houtte, N., Frias Martins, A.M., Verhagen, R., & Backeljau, T. (2005). Molecular systematics of the endemic *Leptaxini* (Gastropoda: Pulmonata) on the Azores islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37, 132–143. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.03.019>
- Wade, C.M., Mordan, P.B., & Naggs, F. (2006). Evolutionary relationships among the Pulmonate land snails and slugs (Pulmonata, Stylommatophora). *Biological Journal of the Linnean Society*, 87, 593–610. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00596.x>
- Welter-Schultes, F. (2012). *European non-Marine Molluscs, a Guide for Species Identification*. (lanet Post)Germany.
- Westerlund, C. A. (1887). Fauna der in der paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. III. Gen. *Buliminus*, *Sesteria*, *Pupa*, *Stenogyra* & *Cionella*. (pp. 1–183, 1–15, 1–26). (Håkan Ohlsson).
- Westrop, S. R., Landing, E., & Dengler, A. A. (2018). Pseudocryptic species of the Middle Cambrian trilobite *Eodiscus* Hartt, in Walcott, 1884, from Avalonian and Laurentian Newfoundland. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 55(9), 997–1019. <https://doi.org/10.1139/cjes-2018-0027>
- Xia, X. (2013). DAMBE5 : A Comprehensive Software Package for Data Analysis in Molecular Biology and evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 30(7), 1720–1728. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst064>
- Xia, X., Xie, Z., Salemi, M., Chen, L., & Wang, Y. (2003). An index of saturation and its application. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26(1), 1–7. In press, [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00326-3](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00326-3)




CHAPTER III.



PAPER 3

**Molecular phylogeny of the genus *Chondrina*
(Gastropoda, Panpulmonata, Chondrinidae) in the
Iberian Peninsula**



**Eder Somoza-Valdeolmillos, Benjamín J. Gómez-Moliner, Amaia Caro, Luis J.
Chueca, Alberto Martínez-Ortí, Ana I. Puente & María J. Madeira**

In press

1. Abstract

Chondrina Reichenbach, 1828 is a highly diverse genus of terrestrial molluscs currently including 44 species with about 28 subspecific taxa. It is distributed through North Africa, central and southern Europe, from Portugal in the West to the Caucasus and Asia Minor in the East. Approximately 70% of species are endemic to the Iberian Peninsula constituting its main center of speciation with 30 species. This genus includes many microendemisms, some of them not yet described, confined to limestone habitats (being strictly rock-dwelling species). They are distributed along rocky outcrops up to 2000 m.a.s.l. It is a genus of conical-fusiform snails that differs mainly in shell characters and in the number and position of teeth in their aperture. So far, molecular studies on *Chondrina* have been based exclusively on the mitochondrial *COI* gene fragment. These studies gave a first view of the phylogeny of the genus but many inner nodes were not statistically supported.

This study aims to the better understanding of taxonomy and phylogeny of the genus *Chondrina* on the Iberian Peninsula, using multilocus molecular analysis. The mitochondrial and nuclear DNA sequences of the Cytochrome Oxidase subunit I region (*COI*), 16S rRNA, Internal Transcribed Spacer 1 (5.8S-*ITS1*) and Internal Transcribed Spacer 2 (5.8S-*ITS2*-28S) were obtained from individuals of all the extant *Chondrina* species known in the Iberian Peninsula. In addition to this, the *COI* new sequences were combined with those previously published in the GenBank. Phylogenetic relationships were inferred using maximum likelihood and Bayesian methods. The reconstructed phylogenies showed high values of support for more recent branches and basal nodes. Moreover, molecular species delimitation allowed to better define the studied species and check the presence of new taxa.

Keywords: Mollusca; Pulmonata; Chondrinidae; *Chondrina*; Phylogeny; multilocus DNA; Iberian Peninsula; cryptic species.

2. Introduction

The two key role of systematics are delimiting species and reconstructing their phylogenetic relationships (Mayr and Ashlock, 1991; Agapow et al., 2004; Coyne, 1992; Dépraz et al., 2009; Mayden, 1997; Nixon and Wheeler, 1990). These tasks become of mayor relevance when considering that species are the fundamental units in studies focused on biogeography, ecology, evolution and conservation biology (Avisé, 2000; Frankham et al., 2012; Magurran, 1988; Pellens and Grandcolas, 2016; Sites and Marshall, 2003; Stanton et al., 2019; Weiss and Ferrand, 2007). However, delimitation of species can be hindered by the presence of cryptic species (Bickford et al., 2007; Dincă et al., 2015; Mayr, 1942), intraspecific phenotypic plasticity (Miner et al., 2005; Stearns, 1989; Via et al., 1995), and convergence phenomena (Bickford et al., 2007; Losos, 2011; Struck et al., 2018; Via et al., 1995).

These issues are especially widespread in molluscs, the second phylum in number of living species that includes poorly known groups, for which species delimitation and interspecific relationships are not fully resolved (Kocot et al., 2011; Smith et al., 2011; Wanninger and Wollesen, 2018, 2015). Within molluscs, terrestrial gastropods are an interesting group in terms of biodiversity (Bieler, 1992; Dayrat et al., 2011; Mason et al., 2020; Ponder and Lindberg, 2008, 1997; Wade et al., 2001), and are good models to study speciation, historical biogeography, radiation processes and mechanisms generating biodiversity (Chueca et al., 2021; Glaubrecht, 2009; Greve et al., 2010; Holland and Cowie, 2009; Neiber et al., 2018; Parent and Crespi, 2006; Sherpa et al., 2018). In the Western Palearctic region, the Iberian Peninsula constitutes one of their main hotspots, representing an important portion of the endemic fauna (Cadevall and Orozco, 2016; Cuttelod et al., 2011; Neubert et al. 2019). As in other organisms, the classification of molluscs has traditionally been based on morphological characters, with the shell used as the main structure to discriminate taxa at the species level (Ponder and Lindberg, 1997; Welter-Schultes, 2012). Nevertheless, several studies have questioned the usefulness of key shell characteristics to delimitate species and to infer interspecific phylogenetic relationships. Indeed, land snails shell variations could be the result of local adaptations to particular environmental conditions as a result of high phenotypic plasticity (Fiorentino et al., 2013; Hollander et al., 2006; Stankowski, 2011; Stankowski and Johnson, 2014;

Zajac et al., 2020). In addition, homoplasies including parallel and convergent evolutionary processes, are quite frequent in shell form (e.g. flattened versus rounded), composition of apertural barriers (lamellae, plicae and teeth) or presence of periostracal structures, such as hairs or shell microsculpture (Chueca et al., 2018; Cuezco et al., 2018; Motochin et al., 2017; Pfenninger et al., 2005; Pholyotha et al., 2021; Uit de Weerd and Gittenberger, 2013). Finally, it has also been found that in gastropods there is a high rate of cryptic species which may hide their diversity (Cole et al., 2019; Lajus et al., 2015; Matsuda and Gosliner, 2018; Raphalo et al., 2021; Rundell, 2008; Weiss et al., 2018). Thus, implementing molecular studies can help to delimit species (Agapow et al., 2004; Chueca et al., 2017; Cole et al., 2019; Hirano et al., 2014; Mayden, 1997; Zajac et al., 2020) and to further reconstruct their phylogenetic relationships (Criscione et al., 2017; Elejalde et al., 2009, 2008; Neiber et al., 2017; Neiber and Hausdorf, 2015; Xu and Hausdorf, 2021).

The family Chondrinidae Steenberg, 1925 includes seven genera (Gittenberger et al., 2016) and together with Truncatellinidae Steenberg, 1925 they constitute the superfamily Chondrinoidea Steenberg, 1925, which is included within Orthurethra along with Azecoidea and Pupilloidea (Saadi et al., 2021). In Chondrinidae 91 extant species are currently recognised (Kokshoorn and Gittenberger, 2010; MolluscaBase eds., 2021), being highly diversified in the Western Palearctic region. Nonetheless, *Chondrina* is by far the most polytypic genus of this family (Gittenberger, 1973; Kokshoorn and Gittenberger, 2010; Nordsieck, 1970, 1963). It is distributed in North Africa and through Central and Southern Europe, from Portugal in the west to the Caucasus and Asia Minor in the east (Gittenberger, 1973). Approximately 70% of species are endemic to the Iberian Peninsula constituting its main centre of speciation (Altonaga et al., 1994; Bodon et al., 2015; Gomez and Rallo, 1988; Kokshoorn et al., 2010; Kokshoorn and Gittenberger, 2010). All species of the genus own a strict rock-dwelling behaviour, show a strong xerophilous niche conservatism (Kokshoorn et al., 2010), and present a discontinuous distribution pattern, living exclusively in karstic areas (Gittenberger, 1973) up to 2000 m a.s.l. This habitat has favoured speciation mechanisms in terrestrial molluscs (Schilthuizen et al., 2005). *Chondrina* awakens great interest in evolutionary studies of non-adaptive radiation (Gittenberger, 2004; Kokshoorn, 2008; Solem and van Bruggen, 1984) because speciation events within the genus seem to occur in allopatry and there

is speciation in the absence of apparent niche differentiation (Gittenberger, 2004, 1991). As a result of these allopatric speciation processes, this genus includes a high number of microendemisms, particularly in the Iberian Peninsula. The genus is characterized by a conical-fusiform shell that differ mainly in some shell characters such as shell form, sculpture and in the number and position of teeth in their aperture (Gittenberger, 1973; Nordsieck, 1970, 1963). However, the reproductive system, that is of high taxonomic value in some land snail taxa, is rather simple in *Chondrina* and not informative for species identification (Bodon et al., 2015; Nardi, 2009). So that, traditionally, the different species (Table 1) were characterized by shell morphology.

The study of the phylogenetic relationships within the genus *Chondrina* is crucial to provide relevant data for the conservation of its huge biodiversity and to provide insight on the evolutionary complexity of its multiple speciation events. Studies performed by Kokshoorn et al. (2010) gave the first reconstruction of the phylogenetic relationships within *Chondrina* using molecular techniques. Based on these molecular results, Kokshoorn and Gittenberger (2010) updated the classification of the genus, validating most of the morphospecies previously considered by Gittenberger (1973), and assigning full species status to another seven species previously considered within the synonymy of *Chondrina farinesii*. These authors also described four new species (*Chondrina arigonoides*, *C. ingae*, *C. marjae* and *C. pseudavenacea*). Moreover, they suggested that another six undescribed putative new species (designated as *Chondrina* spec.1 to *Chondrina* spec. 6), could also be involved in the Iberian Peninsula. Therefore, as many as 34 species of *Chondrina*, some of them with several subspecies, have been reported for the Iberian Peninsula (Kokshoorn and Gittenberger, 2010). Although these two works highly contributed to solve the taxonomy and phylogeny of the genus *Chondrina*, the limited DNA sequence length used did not allow solving most inner nodes. Moreover, these studies relied solely on a single mitochondrial locus and it has been widely acknowledged that multilocus approaches based on both mitochondrial and nuclear markers is essential for concise reconstruction of the evolutionary processes (Chueca et al., 2018; Rubinoff and Holland, 2005). Therefore, further studies are needed to progress in the knowledge of the systematics of this genus.

Table 1. *Chondrina* species from the Iberian Peninsula included in this study. Nomenclature follows the proposal of Kokshoorn and Gittenberger (2010).

Species
<i>C. aguilar</i> Altimira, 1967
<i>C. altimirai</i> Gittenberger, 1973
<i>C. arigonis</i> (Rossmässler, 1859)
<i>C. arigonoides</i> Kokshoorn & E. Gittenberger, 2010
<i>C. ascendens</i> (Westerlund, 1878)
<i>C. avenacea</i> (Bruguère, 1792)
<i>C. bigorriensis</i> (Des Moulins, 1835)
<i>C. calpica</i> (Westerlund, 1872)
<i>C. cantabroccidentalis</i> Somoza-Valdeomillos & Vázquez-Sanz 2021
<i>C. centralis</i> (Fagot, 1891)
<i>C. dertosensis</i> (Bofill, 1886)
<i>C. farinesii</i> (Des Moulins, 1835)
<i>C. gasulli</i> Gittenberger, 1973
<i>C. granatensis</i> Alonso, 1974
<i>C. guiraoensis</i> Pilsbry, 1918
<i>C. ingae</i> Kokshoorn & E. Gittenberger, 2010
<i>C. cliendentata</i> Gittenberger, 1973
<i>C. kobelti kobelti</i> (Westerlund, 1887)
<i>C. kobelti ordunensis</i> Pilsbry, 1918
<i>C. kobeltoides</i> Gittenberger, 1973
<i>C. lusitanica</i> (Pfeiffer, 1848)
<i>C. maginensis</i> Arrébola & Gómez, 1998
<i>C. marjae</i> Kokshoorn & E. Gittenberger, 2010
<i>C. massotiana massotiana</i> (Bourguignat, 1863)
<i>C. massotiana sexplicata</i> (Bofill, 1886)
<i>C. pseudavenacea</i> Kokshoorn & E. Gittenberger, 2010
<i>C. ripkeni</i> Gittenberger, 1973
<i>C. soleri</i> Altimira, 1960
<i>C. tenuimarginata</i> (Des Moulins, 1835)
<i>C. spec. 1</i> Kokshoorn & E. Gittenberger, 2010
<i>C. spec. 2</i> Kokshoorn & E. Gittenberger, 2010
<i>C. spec. 3</i> Kokshoorn & E. Gittenberger, 2010
<i>C. spec. 4</i> Kokshoorn & E. Gittenberger, 2010
<i>C. spec. 5</i> Kokshoorn & E. Gittenberger, 2010
<i>C. spec. 6</i> Kokshoorn & E. Gittenberger, 2010

Thus, the present study aims to advance in the resolution of the taxonomy and phylogeny of the genus *Chondrina* within the Iberian Peninsula, using multilocus molecular analysis including substantially more populations and different methods of species delimitation. With this target, the specific goals of this study were thus to *i*) elucidate the phylogenetic relationships for the Iberian *Chondrina* species using a multilocus molecular phylogenetic approach, *ii*) investigate the diversity and species limits in this highly diverse land snail genus with conserved morphological characters and *iii*) explore the value of morphological characters for *Chondrina* systematics.

3. Materials and methods

3.1 Taxon sampling

We examined 175 *Chondrina* specimens covering all taxa listed in Table 1, with the exception of *Chondrina* spec. 4 and *C. jumillensis*, and including several samples of presumably new species (specimen data is provided in Supplementary Material S1). Shells and living specimens were collected by hand from rock walls. Whenever possible, they were collected from type localities. Specimens were preserved in 96% ethanol for DNA isolation and molecular analyses. Adults were classified by shell characters, focusing on the number and position of teeth in the aperture, following the descriptions of previous authors (Alonso Alonso, 1974; Arrébola and Gómez, 1998; Gittenberger, 1973; Kokshoorn and Gittenberger, 2010; Raven, 1986). In some cases, the geographical location of the specimens was also used for species assignment.

3.2 DNA extraction, gene amplification and sequencing

Total genomic DNA was extracted from the whole body using the DNAeasy Blood and Tissue kit (Qiagen, Valencia, CA, USA) following the manufacturer's guidelines. During DNA extraction, shell aperture was preserved to allow posterior morphological identifications.

For the multilocus analyses performed in this study, we selected two mitochondrial gene fragments, the cytochrome c oxidase subunit I (*COI*) and the 16S RNA ribosomal subunit (*16S*), together with the nuclear rDNA gene cluster

divided in two fragments: the 3' end of the *ITS1* region and the 5' end of 5.8S rRNA gene (*ITS1-5.8S*) and the 3' end of the 5.8S rRNA gene, the complete *ITS2* region and the 5' end of the large subunit 28S rRNA gene (*5.8S-ITS2-28S*). Employed primers are listed in Supplementary Material S2. General PCR conditions used for DNA amplification were as follows: an initial denaturation step at 96 °C for 5 min, 35 cycles of 30 s at 94 °C, 30 s at 55–56 °C (depending on the annealing temperature of the primer pairs, see Supplementary Material S2), and 1 min at 72 °C, and a final extension step at 72 °C for 10 min.

Amplicons were sequenced at Macrogen in The Netherlands and in Spain using an ABI3730XL or ABI3700 sequencer. The resulting forward and reverse sequences were assembled using Geneious 5.1.7 (Kearse et al., 2012). Following automatic assembly, each contig was checked for errors/ambiguities. Double peaks with equally high intensities in the chromatograms were assigned as heterozygous sites. These polymorphic sites were coded as ambiguous nucleotides following IUPAC-IUB code.

3.3 Phylogenetic analyses

We analysed two different datasets for phylogenetic reconstruction. On the one hand, in order to get strong support in phylogenetic inference, we analysed the concatenated matrix of the new sequences obtained in this work for *COI*, 16S rRNA, *ITS1-5.8S* and *5.8S-ITS2-28S loci* (hereafter *multilocus* dataset). This dataset consisted of 169 *Chondrina* specimens and three species were used as outgroups (GenBank accession numbers are in Supplementary Material S1): *Abida secale* (Draparnaud, 1801), *Rupestrella rhodia* (J. R. Roth, 1839) and *Rupestrella dupotetii* (Terver, 1839). On the other hand, we analysed a dataset combining the new *COI* sequences generated in this study with the *COI* sequences published by Kokshoorn et al. (2010) for the Iberian *Chondrina* specimens (hereafter *COI* dataset), taking into account the *corrigendum* of Somoza-Valdeolillos et al. (2019). These analyses allowed us to compare the results of that publication with our *COI* dataset information. The *COI* dataset included sequences of 234 *Chondrina* individuals with ten outgroup samples belonging to 5 species (Supplementary Material S1): *Rupestrella dupotetii*, *Rupestrella occulta* (Rossmässler, 1839), *Pyramidula pusilla* (Vallot, 1801), *Abida secale secale*, *Abida secale ateni* Gittenberger, 1973 and *Abida bigerrensis* (Moquin-Tandon, 1856).

Sequences were aligned with MAFFT 7.313 online version (Katoh et al., 2017) using L-INS-I strategy for *COI* gene fragments and the Q-INS-i algorithm for *16S rRNA*, *ITS1-5.8S* and *5.8S-ITS2-28S loci*. For each codon position in *COI*, substitution saturation was assessed following the entropy-based information method (Xia et al., 2003) as implemented in DAMBE v.6.1.19 (Xia, 2013). Gene partition scheme for the two datasets were obtained with Partition Finder V1.1.1 (Lanfear et al., 2012). The best evolutionary model for each gene partition was estimated with jModelTest 3.7 (Darriba et al., 2012) according to the Bayesian Information Criterion (BIC) employing the CIPRES Science Gateway (Miller et al., 2010). Molecular characters statistics including parsimony informative sites and base frequency were calculated with MEGA 7 (Kumar et al., 2016) for each gene partition.

Phylogenetic analyses on the different datasets were conducted using both Bayesian Inference (BI) and Maximum Likelihood (ML) methods and applying the partition schemes obtained with Partition Finder (see Supplementary Material S3). Bayesian search of tree space was performed with MrBayes 3.2.2 (Ronquist et al., 2012) at CIPRES Science Gateway cluster specifying for each partition the best evolutionary model obtained with jModelTest. MrBayes was programmed to run for 95 million generations in two parallel runs, sampling every 1.0E+3 generations with the first 25% of trees being discarded as burn-in. Convergence between runs was assessed by comparing the traces using Tracer v1.7.1 (Rambaut et al., 2018). Maximum Likelihood analysis, was conducted with RAxML 8.2.10 (Stamatakis, 2014) at CIPRES Science Gateway, under the GTRGAMMA model, with 1000 non-parametric bootstrap replicates to assess node support. For the different topologies obtained, we interpreted Posterior Probabilities (PP) values from the BI analysis above 0.95 as significant statistical support and values above 70% from bootstrapping procedures (BS) as meaningful support.

3.4 Species Delimitation analyses

Species boundaries were explored using different approaches employing three species delimitation methods: i) the Automatic Barcode Gap Discovery (ABGD) (Puillandre et al., 2012a), ii) the STACEY package v.1.2.5 (Jones, 2017) for BEAST2 v.2.5 (Bouckaert et al., 2014), and iii) BPP v.3.4 program (Yang, 2015; Yang and Flouri, 2018).

ABGD method should rely in a single locus and, since it was specifically developed for *COI* gene (Puillandre et al., 2012b), we applied it only to the *COI* sequence data from the *multilocus* dataset. This method is based on the fact that within the distribution of pairwise differences between sequences, a gap can be observed between intraspecific and interspecific diversity which can be used as a threshold for delimiting species under the assumption that individuals within species are more similar than between species (Roy et al., 2014). The data matrix used for ABGD analysis consisted of 162 *COI* sequences. The sequences were uploaded at <https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/abgd/abgdweb.html> and the method was run under the default settings (Pmin = 0.001, Pmax = 0.1, Steps = 10, Nb = 20) with Kimura 2-parameter distances calculated with TS/TV = 2.0 and a relative gap width of 0.4.

Both Stacey and BPP are multispecies coalescent species delimitation methods that accommodate lineage sorting due to ancestral polymorphism to estimate the probability of different species delimitation hypotheses in a Bayesian approach. These methods were used to explore species limits for the *multilocus* sequence data including *COI*, *16S rRNA* and *ITS2* sequences. For ease of analyses, we avoid using *ITS1* nuclear marker because of the low amount of sequences and *5.8S* and *28S* genes due to their low variability. Similarly, due to computation limitations and the differences in the composition of each of the clades, these analyses were conducted partitioning the data matrix into the main clades (C1–C5). Thus, the analyses were performed independently for each of the clades except for C1, which was not tested because it includes a single species, *C. maginensis*, with a great genetic divergence with respect to the other groups of the genus.

For STACEY analyses, it is not mandatory to assign individuals to species. However, we provided some information to the method by grouping some individuals by population or by their close relationship according to their geographical distribution and the phylogenetic tree (Supplementary Material S4). A single tree and a single relaxed log-normal molecular clock were specified for mitochondrial genes. For the nuclear marker, individual strict clock and tree were defined. The *collapseweight* (ω) values specified for each clade are shown in Table 2. Finally, a Yule speciation tree prior and a *collapseheight* of 1.0E-4 were set and two independent runs of 5.0E+7 generations were carried out using BEAST tool throughout CIPRES Science Gateway (Miller et al., 2010) with 10% burn-in for

C2 and C4 clades and 16% for C3 and C5 clades. To assess the statistical support of species delimitation, the posterior tree distribution was analysed using SpeciesDelimitationAnalyser v.1.8.0 (Jones et al., 2015), setting different *collapseheights* for each clade (Table 2).

BPP, on the other hand, requires *a priori* assigning samples to candidate species and, therefore, we used the information obtained from ABGD to define the species hypothesis for each of the main clades specified above. The specimen composition of the putative species tested with BPP are shown in Supplementary Material S5. The prior distributions of the ancestral population size (θ) and root age (τ_0) can affect models' posterior probabilities. To assess if the prior means of these parameters were reasonable for the data, we checked the posterior distribution created for the parameters under the coalescent model when the species phylogeny was fixed (A00 analysis). The final inverse gamma priors and their means for each of the main clades are summarised in Table 2. Since the datasets often contain more information about species delimitation than about their relationships (Yang, 2015), we carried out the BPP analysis that do not require a guide species tree so that both different species delimitation models and different species trees are explored (A11 analysis). Each species delimitation model was assigned equal prior probability, cleandata was set to 0, all finetune settings to 1.0E-2 and Γ to 3. For each of the rjMCMC algorithms (0 and 1) implemented in the program, running the rjMCMC analyses for 3.0E+5 generations (sampling interval of three) with a burn-in period of 3.0E+4, produced consistent results across separate analyses initiated with different starting seeds.

Table 2. ω and *collapseheights* values for C2, C3, C4 and C5 clades for Stacey and θ and τ values for each main clade for BPP.

Parameter	Clade			
	C2	C3	C4	C5
Stacey				
<i>collapseweight</i> (ω)	0.84	0.63	0.5	0.8
<i>collapseheights</i>	0.09	0.03	0.09	0.09
BPP				
θ mean	0.2	0.025	0.03	0.04
$\theta \sim \text{IG}(\alpha, \beta)$	(3, 0.4)	(3, 0.05)	(3, 0.06)	(3, 0.08)
τ mean	0.002	0.0175	0.0075	0.0075
$\tau \sim \text{IG}(\alpha, \beta)$	(3, 0.004)	(3, 0.035)	(3, 0.015)	(3, 0.015)

4. Results

4.1 Dataset characteristics

The information of both datasets concerning alignment length, parsimony informative sites and average base frequencies for each marker are listed in Supplementary Material S3. The *multilocus* dataset included 169 new *Chondrina* individuals and the *COI* dataset incorporated 175 sequences to the 68 GenBank sequences from Iberian Peninsula published by Kokshoorn et al. (2010). The best evolutionary models are also shown in Supplementary Material S3. All new sequences were deposited in GenBank and their accession numbers are provided in Supplementary Material S1.

No stop codons were detected in the *COI* sequences. Nor overall *COI* nor any codon position in *COI* showed signs of saturation, indicated by an Iss (index of substitution saturation based on 32 OTUs with 1.0E+3 replicates) significantly lower than the Iss.c (critical substitution saturation index).

4.2 Phylogenetic inference

The phylogenetic reconstructions obtained from the analyses on both datasets, *multilocus* and *COI*, are shown in Figures 1, 2, 3 and 4. For the *multilocus* dataset containing all genes (Figures 1 and 2, hereafter *multilocus* tree), the topologies obtained through ML and BI phylogenetic analyses were identical and differed only in support values, such that the topology of the phylogeny shown is based only on BI. The topology of the tree obtained from the *COI* dataset (Figures 3 and 4, hereafter *COI* tree) is also based on BI since the results of both ML and BI were congruent and differ only in weakly supported relationships. A tree relying on the mitochondrial information (*COI* + *16S* rRNA) and another one using nuclear *loci* (*ITS1*-*5.8S* + *5.8S*-*ITS2*-*28S*) of the *multilocus* dataset have been included as Supplementary Material S6 and S7, respectively.

The larger number of *loci* used in this work in the case of the *multilocus* tree gave a better resolved phylogeny for the genus compared to previous studies (Kokshoorn et al., 2010) and the *COI* tree of this study, obtaining clades with higher support and more robust phylogenetic relationships within *Chondrina*. Below we use the obtained *multilocus* tree to describe the phylogenetic relationships within the genus, with comments about the *COI* tree, when necessary.

Chondrina genus was recovered as monophyletic (PP = 1.00; BS = 89%) and the results yielded five well supported main phylogroups, named clades C1–C5 (Figures 1–4). The geographical distribution of the samples included in the *multilocus* tree are represented in Figures 5 (Clades C1, C2 and C4) and 6 (Clades C3 and C5).

The fully supported clade C1 (PP = 1.00; BS = 100%) included only *C. maginensis* specimens and was recovered as the sister group of the remaining species (PP = 1.00; BS = 64%). The sequences published by Kokshoorn et al. (2010) for *C. maginensis* joined within this clade in the *COI* tree.

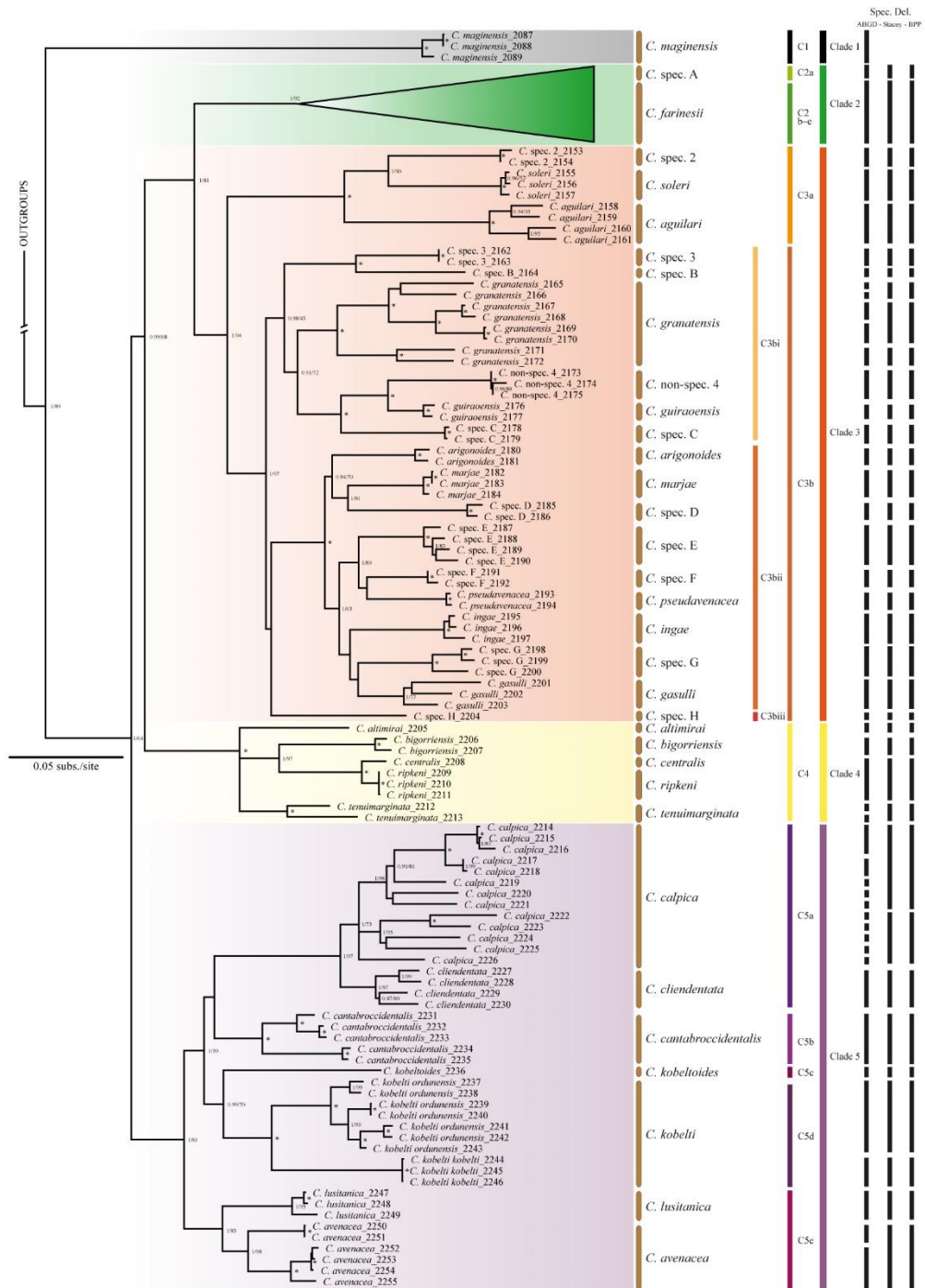


Figure 1. Phylogenetic reconstruction obtained from the *multilocus* dataset by Bayesian inference where clade C2 is collapsed. Numbers on the nodes correspond to BI posterior probabilities and ML bootstrap values, respectively. Fully supported nodes are marked with an asterisk. The tree is coloured to distinguish the five main

phylogroups. Brown bars correspond to specimens' assignment to nominal species and new putative species according to morphology. Coloured bars represent the main clades and their subclades. Black bars on the right summarized species delimitation results.

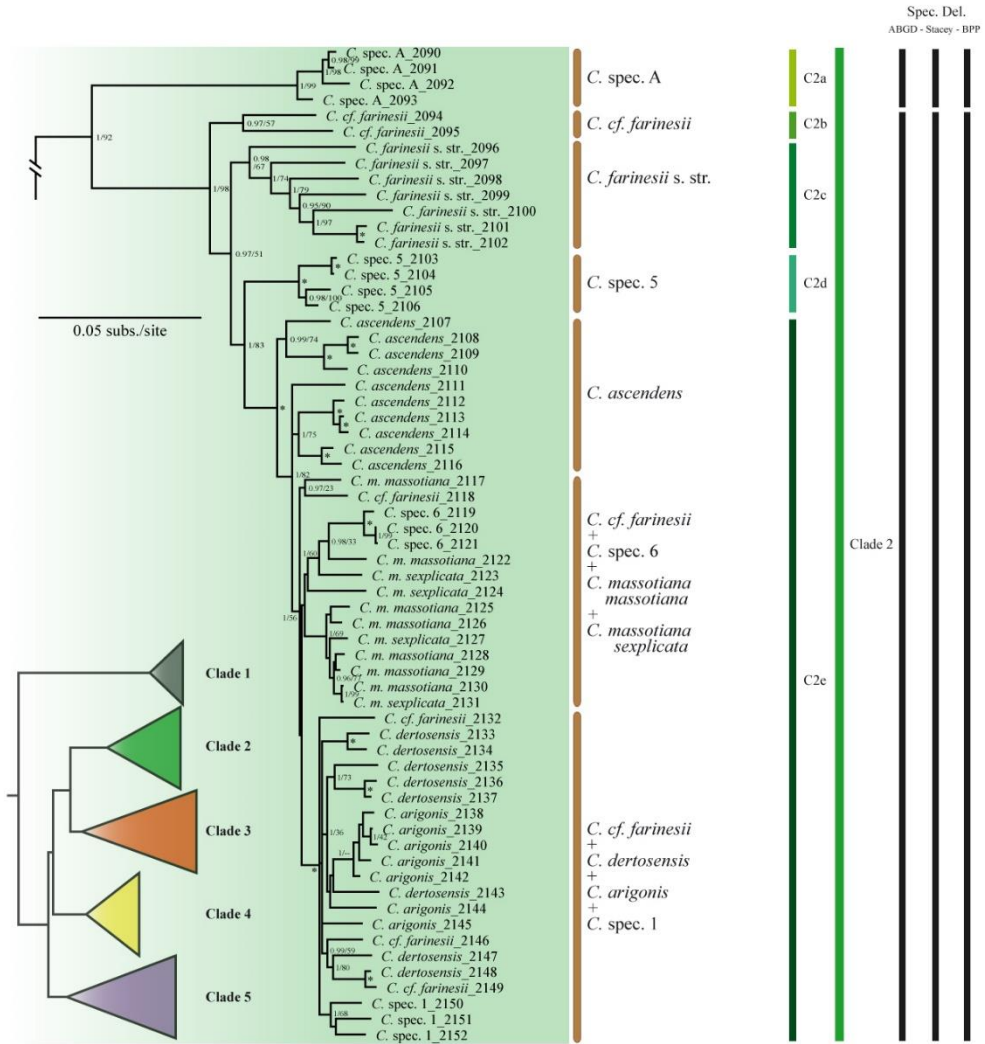


Figure 2. Phylogenetic reconstruction obtained from the *multilocus* dataset by Bayesian inference for C2. Numbers on the nodes correspond to BI posterior probabilities and ML bootstrap values, respectively. Fully supported nodes are marked with an asterisk. The collapse tree is coloured to distinguish the five main phylogroups. Brown bars correspond to specimens' assignment to nominal species and new putative species according to morphology. Green bars represent the subclades. Black bars on the right summarized species delimitation results.

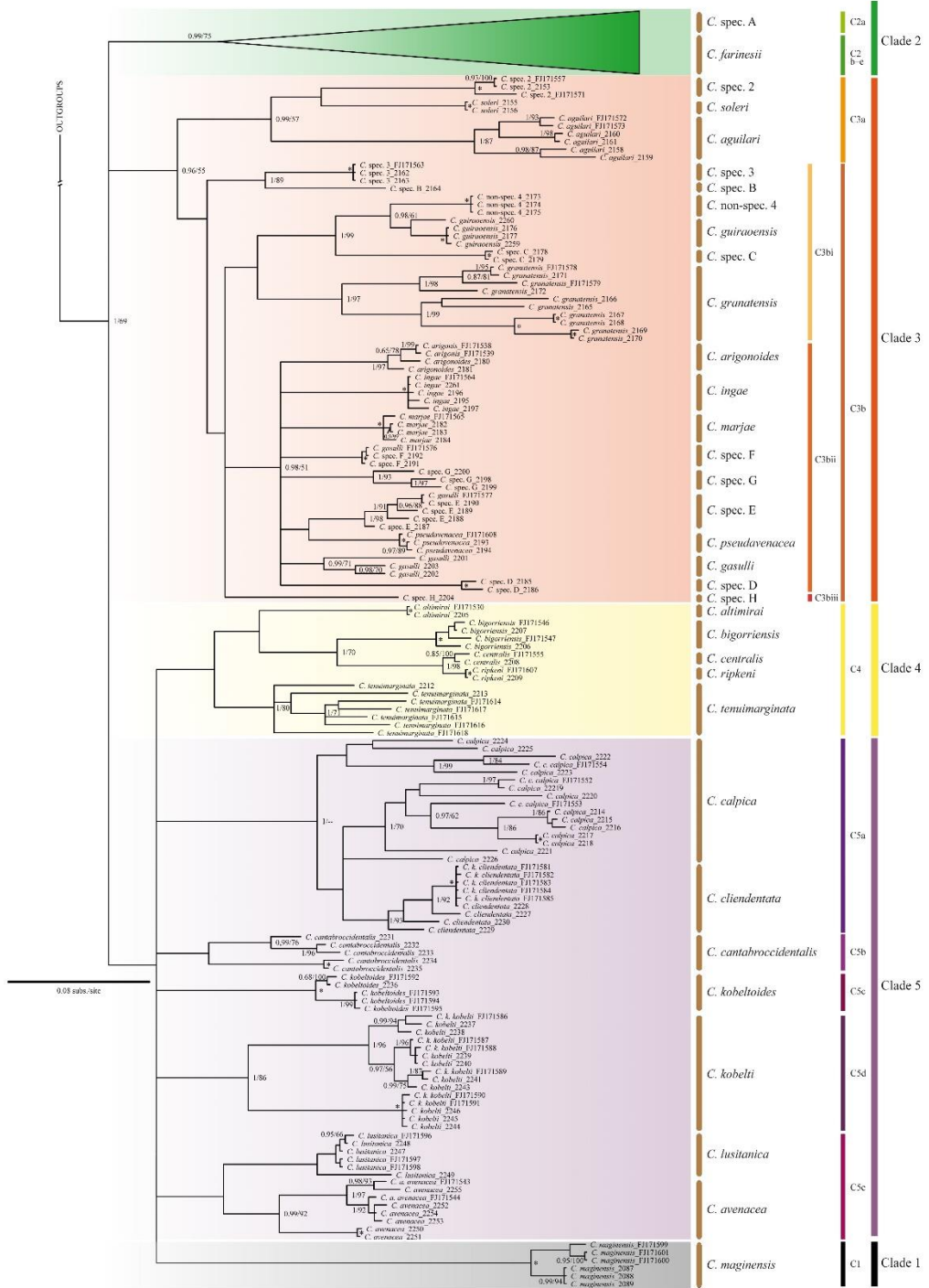


Figure 3. Phylogenetic reconstruction obtained from the COI dataset by Bayesian inference with clade C2 collapsed. Numbers on the nodes correspond to BI posterior probabilities and ML bootstrap values, respectively. Fully supported

nodes are marked with an asterisk. The tree is coloured to distinguish the five main phylogroups. Brown bars correspond to specimens' assignation to nominal species and new putative species according to morphology. Coloured bars represent the main clades and their subclades.

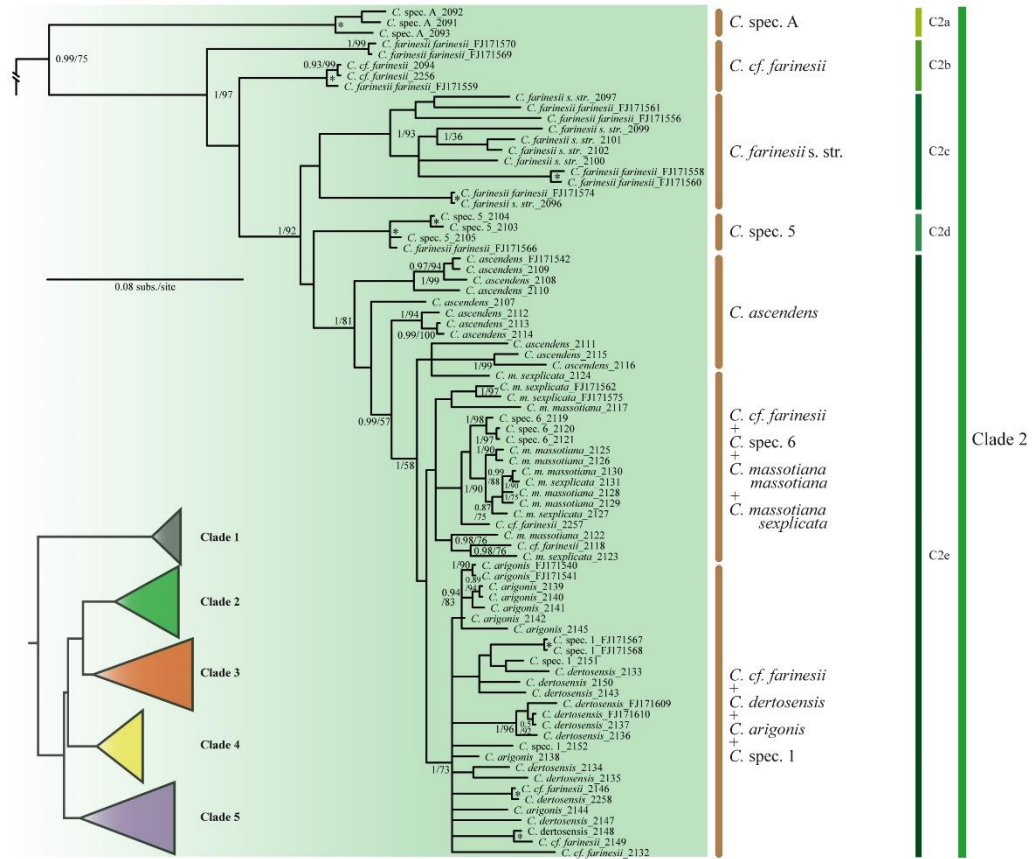


Figure 4. Phylogenetic reconstruction obtained from the COI dataset by Bayesian inference for C2. Numbers on the nodes correspond to BI posterior probabilities and ML bootstrap values, respectively. Fully supported nodes are marked with an asterisk. The collapse tree is coloured to distinguish the five main phylogroups. Brown bars correspond to specimens' assignation to nominal species and new putative species according to morphology. Coloured bars represent the main clades and their subclades.

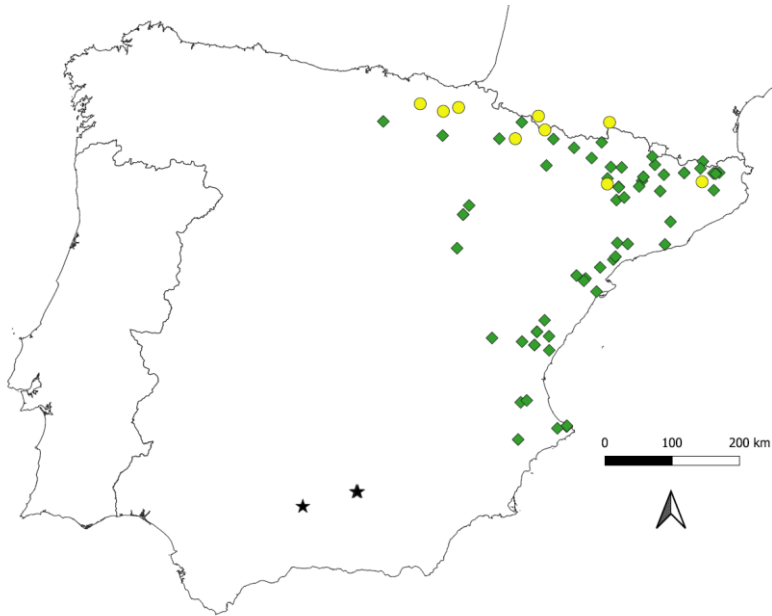


Figure 5. Distribution map of the samples assigned to the main phylogenetic clades C1 (black stars), C2 (green diamonds) and C4 (yellow circles).

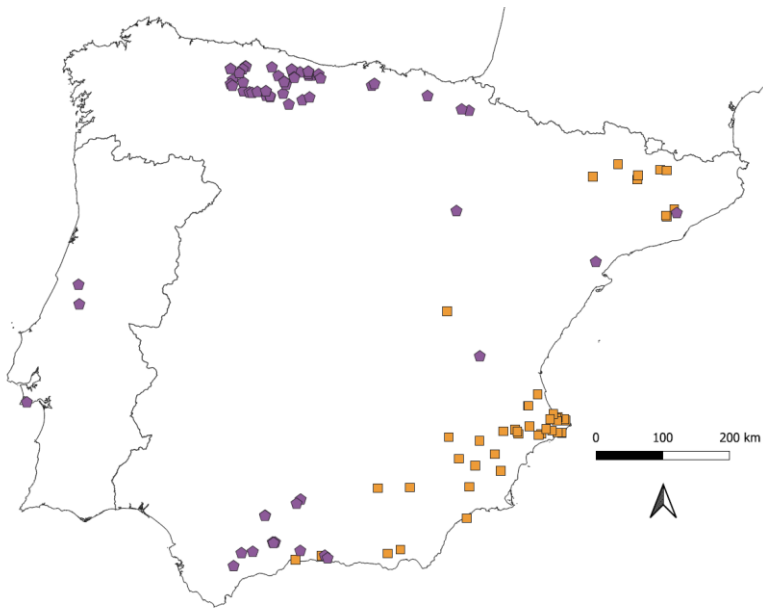


Figure 6. Distribution map of the samples assigned to the main phylogenetic clades C3 (orange squares) and C5 (purple pentagons).

Clade C2 joined with strong support (PP = 1.00; BS = 92%) several species distributed along the northeastern quarter of the Iberian Peninsula, from East Cantabrian Mountains in the west, to Alicante province in the south (Figure 3). It contained five subclades (subclades C2a–e). The most divergent group (subclade C2a) joined with strong support (PP = 1.00; BS = 99%) four specimens of the morphotype *C. farinesii* collected from the Central Iberian System (Soria, Zaragoza and Guadalajara provinces), here called as *Chondrina* spec. A. Subclade C2b (PP = 0.97; BS = 57%) grouped two specimens of *C. farinesii* morphotype from the northeast Iberian Peninsula. Subclade C2c (PP = 0.98; BS = 67%) joined other specimens of *C. farinesii* morphotype from the northeast Iberian Peninsula together with the topotypes collected in La Preste (Eastern Pyrenees, France). Consequently, subclade C2c corresponded to *C. farinesii* s.str. Subclade C2d joined with full support (PP = 1.00; BS = 100%) a few populations living in Castellón and Cuenca provinces, including specimens collected from Los Cloticos (Castellón). We have provisionally called these populations *Chondrina* spec. 5, the name proposed by Kokshoorn and Gittenberger (2010) for the specimens collected from Los Cloticos Bejis (Castellón) which were also placed within this subclade in the *COI* tree (Figure 2). Subclade C2d was recovered with full support as the sister group of the bigger subclade C2e. *Chondrina ascendens* was recovered as paraphyletic within subclade C2e. *C. massotiana massotiana* and *C. m. sexplicata* were also paraphyletic and intermingled with *Chondrina* spec. 6 sensu Kokshoorn and Gittenberger (2010). On the contrary, a clade joining *C. arigonis*, *C. dertosensis* and *Chondrina* spec. 1 sensu Kokshoorn and Gittenberger (2010) within subclade C2e was fully supported. Some specimens of the *C. farinesii* morphotype were also included within C2e subclade.

Clade C3 was strongly supported (PP = 1.00; BS = 94%) and recovered as the sister group of clade C2 (PP = 1.00; BS = 81%). C3 phylogroup was divided into two supported sister groups, C3a (PP = 1.00; BS = 100%) and C3b (PP = 1.00; BS = 97%). Subclade C3a joined the species *C. aguilari*, *C. soleri* and *Chondrina* spec. 2 sensu Kokshoorn and Gittenberger (2010), all of them strongly supported and with the latter two taxa recovered as sister groups (PP = 1.00; BS = 90%). These species are restricted to Catalonia and adjoining parts of Aragón (northeast Iberian Peninsula). The *COI* tree also grouped the sequences published by Kokshoorn et al. (2010) for *C. aguilari* and *Chondrina* spec. 2 within this group. *Chondrina soleri* was not included in the molecular study of Kokshoorn et al.

(2010). Subclade C3b was subdivided into three main lineages. Subclade C3bi was supported only by BI analysis (PP = 0.98; BS = 43%) and it joined *C. granatensis*, *C. guiraoensis*, *Chondrina* spec. 3 and *Chondrina* non-spec. 4 (specimens which were collected in the same locality as *Chondrina* spec. 4 of Kokshoorn and Gittenberger (2010)), all of them supported. Another two supported lineages, here called *Chondrina* spec. B from Alzira in Valencia (sister to *Chondrina* spec. 3 with full support) and *Chondrina* spec. C from Sierra Espuña in Murcia (sister to *C. guiraoensis* + *Chondrina* non-spec. 4 with full support) were also recovered within C3bi. High genetic divergences were observed within *C. granatensis*. Subclade C3bii grouped with full support *C. arigonoides*, *C. marjae*, *C. ingae*, *C. pseudavenacea* and *C. gasulli*, together with another four separate lineages here called *Chondrina* spec. D, E, F and G, all of them living in the south of Valencia and Alicante provinces. *Chondrina* spec. D was sister to *C. marjae* (PP = 1.00; BS = 81%). *Chondrina* spec. E, *Chondrina* spec. F and *C. pseudavenacea* were closely related (PP = 1.00; BS = 89%), but the relationships between them were not resolved. *Chondrina ingae*, *C. gasulli* and *Chondrina* spec. G were also grouped together, although without support. Finally, lineage C3biii consisted only of one specimen, collected from Cabo Cope in Murcia, that we called *Chondrina* spec. H. With the exception of *Chondrina* non-spec. 4, which is restricted to Cuenca (middle-east Iberian Peninsula), all the species grouped within C3b clade are distributed in the southeast Iberian Peninsula, from Serra de Corbera in Valencia to Cerro Juan in Málaga. In the COI tree, all sequences published by Kokshoorn et al. (2010) for *C. arigonoides*, *C. ingae*, *C. marjae* and *C. pseudavenacea* joined with our new sequences for the same species. Nevertheless, the two COI sequences ascribed by Kokshoorn et al. (2010) to *C. gasulli* did not group with our *C. gasulli* clade containing topotypes of this species. Instead, one of them grouped with *Chondrina* spec. E and the other with *Chondrina* spec. F (Figure 2).

Clade C4 was recovered as the sister group of C2 + C3 clades, although supported only by Bayesian analysis (PP = 0.99; BS = 68%). This clade grouped the species *C. altimirai*, *C. bigorriensis*, *C. centralis*, *C. ripkeni* and *C. tenuimarginata*, all of them fully supported. *C. ripkeni* and *C. centralis* were recovered as sister species (PP = 1.00; BS = 100%) closely related to *C. bigorriensis* with strong support (PP = 1.00; BS = 97%). However, the remaining relationships within this clade were not resolved. Sequences published by Kokshoorn et al. (2010) for each one of these species joined with our new sequences for the same species in the COI tree.

Clade C5 was recovered as the sister group of clades C2–C4 but this relationship was only supported by Bayesian analysis (PP = 1.00; BS = 64%). C5 phylogroup was divided into five main lineages, groups C5a–e. Subclade C5a (PP = 1.00; BS = 97%) joined the supported *C. calpica* from the south Iberian Peninsula with *C. cliendentata* living in the southern slope of the Cantabrian Mountains, including specimens from the type locality of the latter. Subclade C5b (PP = 1.00; BS = 100%) grouped several populations of the newly described *C. cantabroccidentalis* Somoza-Valdeolmillos & Vázquez-Sanz 2021, living also in the southern slope of the Cantabrian Mountains. *Chondrina kobeltoides* (lineage C5c) was recovered sister to *C. kobelti* (PP = 0.99; ML = 70%). *Chondrina kobelti*, living in the northern slope of the Cantabrian Mountains, constituted subclade C5d (PP = 1.00; BS = 100%) and included two very differentiated lineages. Finally, subclade C5e (PP = 1.00; BS = 83%) joined the supported *C. avenacea* and *C. lusitanica* as sister groups. In the COI dataset tree, there was a full correspondence between the new sequences and those published by Kokshoorn et al. (2010) for *C. avenacea*, *C. calpica*, *C. cliendentata* (= *C. kobelti cliendentata*), *C. kobelti* (= *C. kobelti kobelti*), *C. kobeltoides* and *C. lusitanica*.

4.3 Species delimitation

The results of the three species delimitation methods used to explore species limits are summarised in the three black columns within Figures 1 and 2. For ABGD, different prior maximal distances yielded different number of groups (Supplementary Material S8). We used geographical distribution and the inferred phylogenetic relationships as independent data to choose among the different partitions recovered by ABGD method and we considered the result with 49 groupings ($P = 2.15E-02$, K80 kimura Distance MinSlope = 0.4) as the most plausible. Table 3 lists the 5 best clustering obtained with Stacey for each of the main clades excluding C1, not included nor in these analyses nor in BPP analyses as stated above (in Supplementary Material S4 are listed the groups tested and 10 best clustering achieved with Stacey). For BPP, species posterior probabilities for the groupings tested in each main clades (excluding C1) are provided in Table 4. These two multispecies coalescent species delimitation methods recovered the same 36 species within clades C2–C5.

ABGD supported the validity of *C. maginensis*, the only species belonging to clade C1, which was not tested with BPP and Stacey precisely because it was

monospecific. All the three species delimitation methods recovered two species within Clade C2. *Chondrina* spec. A (subclade C2a) was strongly supported as a valid species and the remaining taxa, joined in subclades C2b–C2e, constituted a second species.

Within clade C3, Stacey and BPP yielded 21 species while ABGD recovered 23. The three species delimitation methods recovered as valid taxa the nominal species *C. soleri*, *C. aguilar*, *C. guiraoensis*, *C. arigonoides*, *C. marjae*, *C. pseudavenacea*, *C. ingae* and *C. gasulli*. *Chondrina* spec. B, C, D, E, F, G and H, as well as *Chondrina* spec. 2, *Chondrina* spec. 3 and *Chondrina* non-spec. 4 were also recovered as valid species by the three analyses. Regarding the nominal species *C. granatensis*, both Stacey and BPP analyses supported three species within the taxon, while ABGD suggested five.

BPP and Stacey analyses recovered *C. altimirai*, *C. bigorriensis* and *C. tenuimarginata* from clade C4 as valid species. ABGD supported *C. altimirai* and *C. bigorriensis*, but split *C. tenuimarginata* into two taxa. All the three analyses supported the species *C. centralis* and *C. ripkeni* from clade C4 as a single species.

Within clade C5, all the species delimitation methods recovered *C. cliendentata*, *C. kobeltoides* and *C. lusitanica* as valid species. The species status of the newly described *C. cantabroccidentalis* was also validated by the three analyses. *Chondrina avenacea* was recovered as one species by Stacey and BPP analyses, but ABGD divided it in two groups. *C. kobelti* was split into two species by all the delimitation methods. Finally, the results concerning *C. calpica* showed the greatest discrepancies between the analyses. ABGD yielded 10 groupings within this nominal species, while Stacey and BPP recovered two species. However, it must be highlighted that some of the BPP analyses supported the species status of two populations of *C. calpica* (*C. calpica*-a and *C. calpica*-b) (see Table 4), but within the same clade to which these populations belonged, the other groupings were not supported as species (*C. calpica*-c, *C. calpica*-d and *C. calpica*-e) and, according to the phylogeny obtained, it was not possible to create monophyletic groups leaving aside the two supported populations. So that, we finally tested the entire clade collapsed (*C. calpica*-a/b/c/d/e) and it was fully supported.

Table 3. Results obtained in the Stacey analysis in each main clades for: counts, Posterior Probabilities and the nclusters. The tested groups are presented in Supplementary Material S4.

Groups										
Clusters results assigned to multilocus dataset tree										
	C2					C3				
count	39525	24761	2121	410	270	1671	756	641	572	556
Posterior probability	0,5855	0,3668	0,0314	0,0061	0,0040	0,0265	0,0120	0,0102	0,0091	0,0088
nclusters	2	1	3	2	3	21	18	20	17	20
C. spec. A	C. spec. A + C. cf. farinesii s. str. + (C. cf. farinesii/C. spec. 6/C. m. massotiana/C. m. sexplicata) + (C. cf. farinesii/C. dertosisensis/C. arigonis/C. spec. 1)	C. spec. A + C. cf. farinesii s. str. + (C. cf. farinesii/C. spec. 6/C. m. massotiana/C. m. sexplicata) + (C. cf. farinesii/C. dertosisensis/C. arigonis/C. spec. 1)	C. spec. A + C. cf. farinesii s. str. + (C. cf. farinesii/C. spec. 6/C. m. massotiana/C. m. sexplicata) + (C. cf. farinesii/C. dertosisensis/C. arigonis/C. spec. 1)	C. spec. A + C. cf. farinesii s. str. + (C. cf. farinesii/C. spec. 6/C. m. massotiana/C. m. sexplicata) + (C. cf. farinesii/C. dertosisensis/C. arigonis/C. spec. 1)	C. spec. A + C. cf. farinesii s. str. + (C. cf. farinesii/C. spec. 6/C. m. massotiana/C. m. sexplicata) + (C. cf. farinesii/C. dertosisensis/C. arigonis/C. spec. 1)	C. spec. 2	C. spec. 2	C. spec. 2	C. spec. 2	C. spec. 2
C. cf. farinesii + C. farinesii s. str. + (C. cf. farinesii/C. spec. 6/C. m. massotiana/C. m. sexplicata) + (C. cf. farinesii/C. dertosisensis/C. arigonis/C. spec. 1)	C. cf. farinesii s. str. + (C. cf. farinesii/C. spec. 6/C. m. massotiana/C. m. sexplicata) + (C. cf. farinesii/C. dertosisensis/C. arigonis/C. spec. 1)	C. cf. farinesii s. str. + (C. cf. farinesii/C. spec. 6/C. m. massotiana/C. m. sexplicata) + (C. cf. farinesii/C. dertosisensis/C. arigonis/C. spec. 1)	C. cf. farinesii s. str. + (C. cf. farinesii/C. spec. 6/C. m. massotiana/C. m. sexplicata) + (C. cf. farinesii/C. dertosisensis/C. arigonis/C. spec. 1)	C. cf. farinesii s. str. + (C. cf. farinesii/C. spec. 6/C. m. massotiana/C. m. sexplicata) + (C. cf. farinesii/C. dertosisensis/C. arigonis/C. spec. 1)	C. cf. farinesii s. str. + (C. cf. farinesii/C. spec. 6/C. m. massotiana/C. m. sexplicata) + (C. cf. farinesii/C. dertosisensis/C. arigonis/C. spec. 1)	C. spec. 3	C. spec. 3	C. spec. 3	C. spec. 3	C. spec. 3
C. aguilari	C. aguilari	C. aguilari	C. aguilari	C. aguilari	C. aguilari	C. spec. 3	C. spec. 4	C. aguilari	C. arigonoides	C. aguilari
C. spec. B	C. arigonoides	C. arigonoides	C. arigonoides	C. arigonoides	C. arigonoides	C. spec. B	C. arigonoides	C. gasulli	C. granatensis-1	C. gasulli
C. granatensis-1	C. granatensis-1	C. granatensis-1	C. granatensis-1	C. granatensis-1	C. granatensis-1	C. granatensis-1	C. granatensis-1	C. granatensis-1	C. granatensis-1	C. granatensis-1
C. granatensis-2	C. granatensis-2	C. granatensis-2	C. granatensis-2	C. granatensis-2	C. granatensis-2	C. granatensis-2	C. granatensis-2	C. granatensis-2	C. granatensis-2	C. granatensis-2
C. granatensis-3	C. granatensis-3	C. granatensis-3	C. granatensis-3	C. granatensis-3	C. granatensis-3	C. granatensis-3	C. guiraoensis	C. guiraoensis	C. granatensis-3	C. granatensis-3
C. spec. 4	C. guiraoensis	C. ingae	C. ingae	C. ingae	C. guiraoensis	C. spec. 4	C. guiraoensis	C. ingae	C. guiraoensis	C. guiraoensis
C. guiraoensis	C. ingae	C. marjae	C. marjae	C. marjae	C. ingae	C. spec. C	C. marjae	C. pseudavenaceae	C. soleri	C. marjae
C. arigonoides	C. soleri	C. soleri	C. soleri	C. spec. B	C. pseudavenaceae	C. arigonoides	C. soleri	C. soleri	C. spec. B	C. pseudavenaceae
C. marjae	C. spec. B	C. spec. B	C. spec. B	C. spec. C	C. soleri	C. spec. D	C. spec. C	C. spec. C	C. spec. D	C. spec. B
C. spec. E	C. spec. D	C. spec. D	C. spec. D	C. spec. G	C. spec. C	C. spec. E	C. spec. D	C. spec. D	C. spec. G	C. spec. C
C. spec. F	C. spec. G	C. spec. E	C. spec. E	C. spec. H	C. spec. D	C. spec. F	C. spec. G	C. spec. H	C. spec. E	C. spec. G
C. pseudavenaceae	C. ingae	C. gasulli + C. pseudavenaceae	C. spec. H	C. pseudavenaceae	C. spec. H	C. spec. G	C. spec. H	C. pseudavenaceae	C. spec. E + C. spec. F	C. spec. H
C. spec. G	C. spec. E + C. spec. F	C. spec. 4 + C. guiraoensis	C. spec. F	C. spec. F	C. spec. F	C. spec. H	C. spec. F	C. spec. F	C. spec. E + C. spec. F	C. spec. H

Groups										
Clusters results assigned to multilocus dataset tree										
	C4					C5				
count	24338	15313	6337	5690	2954	2248	1771	1158	799	692
Posterior probability	0,3605	0,2268	0,0939	0,0843	0,0438	0,0357	0,0281	0,0184	0,0127	0,0110
nclusters	4	3	2	3	1	9	8	10	10	10
C. altimirai	C. altimirai	C. altimirai + C. tenuimarginata	C. altimirai + C. tenuimarginata	C. altimirai + C. tenuimarginata	C. altimirai + C. tenuimarginata	C. calpica-1	C. calpica-1	C. calpica-1*	C. calpica-1*	C. calpica-1*
C. bigorriensis	C. tenuimarginata	C. bigorriensis + C. centralis + C. ripkeni	C. bigorriensis + C. centralis + C. ripkeni	C. bigorriensis + C. centralis + C. ripkeni	C. bigorriensis + C. centralis + C. ripkeni	C. calpica-2	C. calpica-2	C. calpica-2*	C. calpica-2*	C. calpica-2*
C. centralis + C. ripkeni	C. bigorriensis + C. centralis + C. ripkeni	C. bigorriensis + C. centralis + C. ripkeni	C. bigorriensis + C. centralis + C. ripkeni	C. bigorriensis + C. centralis + C. ripkeni	C. bigorriensis + C. centralis + C. ripkeni	C. cliendentata	C. cliendentata	C. calpica-3*	C. calpica-3*	C. calpica-3*
C. tenuimarginata	C. centralis + C. ripkeni	C. bigorriensis + C. centralis + C. ripkeni	C. bigorriensis + C. centralis + C. ripkeni	C. bigorriensis + C. centralis + C. ripkeni	C. bigorriensis + C. centralis + C. ripkeni	C. cantabroccidentalis	C. cantabroccidentalis	C. cliendentata	C. cliendentata	C. cliendentata
C. kobeltoides	C. kobeltoides	C. kobeltoides	C. kobeltoides	C. kobeltoides	C. kobeltoides	C. kobeltoides	C. cantabroccidentalis	C. cantabroccidentalis	C. cantabroccidentalis	C. cantabroccidentalis
C. kobelti-1	C. kobelti-1	C. kobeltoides	C. kobeltoides	C. kobeltoides	C. kobeltoides	C. kobelti-1	C. kobeltoides	C. kobeltoides	C. kobeltoides	C. kobeltoides
C. kobelti-2	C. kobelti-2	C. kobelti-1	C. kobelti-1	C. kobelti-1	C. kobelti-1	C. kobelti-2	C. kobelti-1	C. kobelti-1	C. kobelti-1	C. kobelti-1
C. lusitanica	C. lusitanica	C. kobelti-2	C. kobelti-2	C. kobelti-2	C. kobelti-2	C. lusitanica	C. kobelti-2	C. kobelti-2	C. kobelti-2	C. kobelti-2
C. avenacea	C. lusitanica + C. avenacea	C. lusitanica	C. lusitanica	C. lusitanica	C. lusitanica	C. avenacea	C. lusitanica	C. lusitanica	C. lusitanica	C. lusitanica

*Calpica groups that Stacey delimits but with different internal relationships.

Table 4. BPP results obtained without guide species tree for the candidate species recovered in mtDNA delimitation analyses (ABGD), before and after collapsing unsupported candidate species (supported candidate species PP > 0.97).

Candidate species	Posterior probabilities				Candidate species	Posterior probabilities								
	Algorithm 0		Algorithm 1			Algorithm 0		Algorithm 1						
C2														
1st run					2nd run									
<i>C. spec. A</i>	1,000	1,000	1,000	1,000										
<i>C. farinesii</i>	1,000	1,000	1,000	1,000										
C3														
1st run					2nd run									
<i>C. spec. 2</i>	0,999	1,000	0,999	1,000	<i>C. spec. 2</i>	0,999	0,999	0,999	0,999					
<i>C. soleri</i>	0,999	1,000	0,999	1,000	<i>C. soleri</i>	0,999	0,999	0,999	0,999					
<i>C. aguilar</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	<i>C. aguilar</i>	1,000	1,000	1,000	1,000					
<i>C. spec. 3</i>	0,986	0,986	0,983	0,985	<i>C. spec. 3</i>	0,982	0,984	0,984	0,982					
<i>C. spec. B</i>	1,000	0,999	1,000	1,000	<i>C. spec. B</i>	1,000	1,000	1,000	1,000					
<i>C. granatensis-a</i>	0,901	0,895	0,899	0,898	<i>C. granatensis-1(a/b)</i>	0,992	0,996	0,997	0,997					
<i>C. granatensis-b</i>	0,899	0,894	0,896	0,898										
<i>C. granatensis-c</i>	0,933	0,935	0,933	0,936	<i>C. granatensis-2(c/d)</i>	0,976	0,974	0,976	0,982					
<i>C. granatensis-d</i>	0,940	0,940	0,940	0,940										
<i>C. granatensis-e</i>	0,996	0,996	0,998	0,997	<i>C. granatensis-3(e)</i>	0,981	0,976	0,977	0,983					
<i>C. spec. 4</i>	0,999	1,000	1,000	1,000	<i>C. spec. 4</i>	0,999	1,000	0,999	0,999					
<i>C. guiraoensis</i>	0,997	0,997	0,998	0,998	<i>C. guiraoensis</i>	0,997	0,998	0,998	0,997					
<i>C. spec. C</i>	0,984	0,984	0,981	0,984	<i>C. spec. C</i>	0,980	0,981	0,982	0,980					
<i>C. arigonoides</i>	0,996	0,996	0,996	0,996	<i>C. arigonoides</i>	0,996	0,995	0,996	0,995					
<i>C. marjae</i>	0,999	0,999	0,999	0,999	<i>C. marjae</i>	0,999	0,999	0,998	0,999					
<i>C. spec. D</i>	0,997	0,996	0,997	0,997	<i>C. spec. D</i>	0,997	0,997	0,997	0,997					
<i>C. spec. E</i>	0,981	0,982	0,983	0,984	<i>C. spec. E</i>	0,982	0,981	0,983	0,982					
<i>C. spec. F</i>	0,990	0,989	0,990	0,989	<i>C. spec. F</i>	0,988	0,989	0,989	0,987					
<i>C. pseudavenacea</i>	0,974	0,974	0,975	0,975	<i>C. pseudavenacea</i>	0,973	0,973	0,976	0,972					
<i>C. ingae</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	<i>C. ingae</i>	1,000	1,000	1,000	1,000					
<i>C. spec. G</i>	1,000	0,998	0,999	1,000	<i>C. spec. G</i>	0,999	0,999	1,000	1,000					
<i>C. gasulli</i>	0,999	0,998	0,998	0,999	<i>C. gasulli</i>	0,998	0,998	0,999	0,999					
<i>C. spec. H</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	<i>C. spec. H</i>	1,000	0,999	1,000	1,000					
C4														
1st run					2nd run									
<i>C. altimirai</i>	0,998	0,998	0,997	0,998	<i>C. altimirai</i>	0,989	0,990	0,990	0,989					
<i>C. bigorriensis</i>	1,000	1,000	0,999	1,000	<i>C. bigorriensis</i>	0,999	0,999	0,999	0,999					
<i>C. centralis & C. ripkeni</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	<i>C. centralis & C. ripkeni</i>	1,000	1,000	1,000	1,000					
<i>C. tenuimarginata-a</i>	0,963	0,963	0,963	0,966	<i>C. tenuimarginata (a/b)</i>	0,989	0,990	0,990	0,989					
<i>C. tenuimarginata-b</i>	0,964	0,963	0,963	0,966										
C5														
1st run					2nd run					3rd run				
<i>C. calpica-a</i>	0,989	0,987	0,987	0,988	<i>C. calpica-a</i>	0,984	0,985	0,984	0,984	<i>C. calpica-1(a/b/c/d/e)</i>	1,000	1,000	1,000	1,000
<i>C. calpica-b</i>	0,987	0,985	0,987	0,986	<i>C. calpica-b</i>	0,982	0,983	0,984	0,983					
<i>C. calpica-c</i>	0,973	0,972	0,974	0,973	<i>C. calpica-c</i>	0,963	0,969	0,969	0,974					
<i>C. calpica-d</i>	0,944	0,946	0,946	0,946	<i>C. calpica-d</i>	0,965	0,971	0,971	0,976					
<i>C. calpica-e</i>	0,947	0,945	0,949	0,947										
<i>C. calpica-f</i>	0,707	0,701	0,692	0,698										
<i>C. calpica-g</i>	0,707	0,701	0,692	0,699										
<i>C. calpica-h</i>	0,940	0,938	0,936	0,941	<i>C. calpica-fg/h/ij</i>	1,000	1,000	1,000	1,000					
<i>C. calpica-i</i>	0,898	0,898	0,903	0,902										
<i>C. calpica-j</i>	0,922	0,920	0,927	0,924										
<i>C. cliendentata</i>	0,999	1,000	0,998	0,999	<i>C. cliendentata</i>	1,000	0,999	0,999	1,000	<i>C. cliendentata</i>	1,000	1,000	0,999	1,000
<i>C. cantabroccidentalis</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	<i>C. cantabroccidentalis</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	<i>C. cantabroccidentalis</i>	1,000	1,000	1,000	1,000
<i>C. kobeltoides</i>	1,000	1,000	0,999	0,999	<i>C. kobeltoides</i>	1,000	0,999	0,999	1,000	<i>C. kobeltoides</i>	1,000	1,000	1,000	1,000
<i>C. kobelti-a</i>	1,000	0,999	1,000	0,999	<i>C. kobelti-a</i>	0,999	0,999	0,999	0,999	<i>C. kobelti-1(a)</i>	0,999	0,999	0,999	0,999
<i>C. kobelti-b</i>	1,000	0,999	1,000	0,999	<i>C. kobelti-b</i>	0,999	0,999	0,999	0,999	<i>C. kobelti-2(b)</i>	0,999	0,999	0,999	0,999
<i>C. lusitanica</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	<i>C. lusitanica</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	<i>C. lusitanica</i>	1,000	1,000	1,000	1,000
<i>C. avenacea-a</i>	0,938	0,935	0,935	0,934						<i>C. avenacea (a/b)</i>	1,000	1,000	1,000	1,000
<i>C. avenacea-b</i>	0,938	0,935	0,935	0,934	<i>C. avenacea (a/b)</i>	1,000	1,000	1,000	1,000					

5. Discussion

It is widely agreed that species are the fundamental units in biology (Birky et al., 2010) and the base of many scientific studies (Agapow et al., 2004; Fraser and Bernatchez, 2001). Consequently, identifying all the taxa within a genus is essential to estimate biodiversity in conservation biology (Terlizzi et al., 2003). Here, we have addressed the systematics of *Chondrina* genus in the Iberian Peninsula (western Mediterranean) by carrying out the most extensive molecular phylogeny for the genus to date.

Previous works on the genus *Chondrina* have already reviewed the number of existing species in the Iberian Peninsula (Gittenberger, 1973; Kokshoorn and Gittenberger, 2010) and their phylogenetic relationships (Kokshoorn et al., 2010; Somoza-Valdeolmillos et al., 2021). Our results are consistent with those reported by Kokshoorn et al. (2010), but the addition of new molecular markers as well as the extended number of populations included in our work, have allowed us to deepen our knowledge of the systematics of this group (Supplementary Material S9 summarized the classifications of *Chondrina* taxa living in the Iberian Peninsula given by Gittenberger (1973) and Kokshoorn and Gittenberger (2010) compared with our proposal).

As in Kokshoorn et al. (2010), our results also recovered *C. maginensis* as the sister group to all remaining *Chondrina* species living in the Iberian Peninsula. All known localities where *C. maginensis* was previously cited (Arrébola and Gómez, 1998; Kokshoorn and Gittenberger, 2010) are placed in the north flank of Sierra Mágina (Jaén), and this species was considered a microendemism. Nevertheless, one population coming from Zueros (Córdoba), and included in our analyses also belongs to this species, enlarging its extension area 90 km to the West.

There was a full correspondence between our clade C2 and clade B obtained by Kokshoorn et al. (2010). Kokshoorn et al. (2010) and Kokshoorn and Gittenberger (2010) considered six species within this clade, four of them traditionally classified within *C. farinesii* s.l. (Gittenberger, 1973): *C. arigonis*, *C. dertosensis*, *C. farinesii* and *C. massotiana* (including *C. massotiana massotiana* and *C. m. sexplicata*). Besides, they considered *C. ascendens* and the undescribed *Chondrina* spec. 1 with full species status. Our results indicate that the taxa

mentioned by Kokshoorn and Gittenberger (2010) under the names *Chondrina* spec. 5 and *Chondrina* spec. 6, that were not included in their molecular analysis, also belong to this clade. However, the species delimitation approaches used in the present study, upon many more sequences of all these taxa, indicated that only two species should be considered in this clade. One of them, named *Chondrina* spec. A is an undescribed species living in the Iberian System, separated from the rest of species of this group by the whole middle Ebro Valley. Speciation processes at both sides of the Ebro Valley are quite common in land snails living in rocky substrates (Caro et al., 2019; Puente et al., 1998)(Puente et al., 1998) The remaining taxa should be included within *C. farinesii* s.l. Thus, the putative species *Chondrina* spec. 1 and *Chondrina* spec. 6 proposed by Kokshoorn and Gittenberger (2010) should no longer be considered as valid taxa, as they belong to the groups *C. arigonis* + *C. dertosensis*, and *C. massotiana* + *C. sexplicata*, respectively. On the contrary, *Chondrina* spec. 5 really constitute a very different lineage within *C. farinesii* s.l., and a subspecific name could be created to name this taxon according to genetic differences, morphology and geographic distribution. *Chondrina* species have traditionally been recognized on the basis of shell characters and particularly on the number of apertural teeth (Alonso-Alonso, 1974; Arrébola and Gómez, 1998; Gittenberger, 1973; Gómez and Angulo, 1982; Haas, 1926; Raven, 1986). Nevertheless, molecular results indicated that shell morphology can be very different in populations phylogenetically very closely related. Surprisingly, within subclade C2e, for which the molecular data and species delimitation methods found no big genetic discontinuities, there is a high polymorphism in shell characters. Within subclade C2e populations of *C. arigonis* morphotype, characterised by a thickened peristome and two conspicuous palatal teeth (Kokshoorn and Gittenberger, 2010), grouped within *C. dertosensis* with very weak or without teeth in the palatal wall (Cadevall and Orozco, 2016). Some populations of the morphotype *C. farinesii*, without palatal teeth and with a tiny peristome, are also grouped within this same subclade. The incorporation of topotypes of *Chondrina jumillensis unidentata* described by Altimira (1960) from Llaberia, Cueva del Ramé (Tarragona), and considered by Kokshoorn and Gittenberger (2010) within *C. farinesii*, are also grouped within subclade C2e, despite it is a form of *C. dertosensis* with extreme shell teeth reduction. The same can be said regarding the morphospecies *C. sexplicata* characterised by six strong teeth into the shell aperture and *C. massotiana* with reduced apertural teeth (Cadevall and Orozco,

2016), joined also in the same subclade C2e and constituting no monophyletic entities.

The clade C3 of the present work corresponded to clade C of Kokshoorn et al. (2010). In this work, the species status of *C. aguilari* and *C. soleri*, included in the synonymy of *C. farinesii* and *C. guiraoensis* respectively by Gittenberger (1973), as well as *C. gasulli*, are validated within this clade. Our results also confirmed the validity of four new species described by Kokshoorn and Gittenberger (2010), named *C. arigonoides*, *C. marjae*, *C. ingae*, and *C. pseudavenacea*. Besides, the putative new species provisionally named by Kokshoorn and Gittenberger (2010) under the names *Chondrina* spec. 2 and *Chondrina* spec. 3 were also confirmed. Finally, another eight monophyletic and very divergent lineages have been identified (here named *Chondrina* spec. B to *Chondrina* spec. H and *Chondrina* non-spec. 4) and constitute eight undescribed species as indicated by ABGD, Stacey and BPP analyses. These results indicate that the genus has extensively radiated within Alicante province. The addition of more *Chondrina* populations in the molecular analyses allowed us to identify several microendemisms within clade C3. This is just the opposite situation to clade C2, where the incorporation of more populations shortened branch length between lineages, grouping within the same species several morphospecies currently considered with full species status (Kokshoorn and Gittenberger, 2020). *C. granatensis*, included also in this clade, showed high genetic divergences, indicating that more studies are needed within this species that occupies a widespread distribution range throughout the south Iberian Peninsula (Alonso, 1977; Arrébola and Gómez, 1998) to fully identify the genetic lineages and their phylogenetic relationships, as well as the presence of putative microendemisms. For example, a recent work concerning the molecular phylogeny of the species of *Chondrina* living in the Cantabrian Mountains incorporating some more populations living in this region allowed us to progress in the resolution of the taxonomy and phylogeny of the species, with the description of new taxa, as well as to better delimitate their geographic ranges (Somoza-Valdeolmillos et al., 2021).

Our clade C4 fully corresponded with clade D of Kokshoorn et al. (2010). This clade is mainly a Pyrenean group, with most species living in the Pyrenean region, although *C. tenuimarginata* is also extended to Castellón province (Gittenberger, 1973; Cadevall and Orozco, 2016) and *C. ripkeni* is endemic to the East

Cantabrian mountains (Altonaga et al., 1994). According to Kokshoorn et al. (2010) all these species are characterised by having a more or less reflexed apertural lip of the shell. Within this clade, BPP and Stacey supported the validity of *C. tenuimarginata* as a single species, but ABGD split it into two. ABGD analysis is known to be specially sensitive to population structuring and to consider population structuring as different species when structuring is present even it is not very pronounced (Dellicour and Flot, 2018; Lohse, 2009; Puillandre et al., 2012a). Consequently, in this case we prioritised BPP and Stacey results, considering *C. tenuimarginata* as monospecific taxa. On the contrary, *C. altimirai* and *C. bigorriensis* were recovered with full species status by all the analyses. The phylogenetic relationships of *C. altimirai* and *C. tenuimarginata* were not resolved, but the high similarity of the shell morphology of both species (Gittenberger, 1973) indicated that they could constitute sister species. *Chondrina centralis* and *C. ripkeni* are two taxa very closely related, and all the three species delimitation analyses joined them in a single species. The former is restricted to the Pyrenees (Bertrand, 2020; Gittenberger, 1973), while the latter is endemic to the East-Cantabrian Mountains (Altonaga et al., 1994). Based on their geographic isolation and shell differences (Gittenberger, 1973) we propose to classify them as two subspecies of *C. centralis*.

Finally, clade C5 corresponded with clades E (= clade C5a), F (=clades C5c + C5d), and G (= clade C5e) obtained by Kokshoorn et al. (2010). The incorporation of more DNA sequences including additional gene fragments and more populations of the species joined within these clades, allowed us to recover all these groups in a monophyletic clade. Within clade C5, we recovered the populations of *C. avenacea* from east of the Baetic System as the sister group of this species' populations living in the north Iberian Peninsula and Portugal (Altonaga et al., 1994; Gittenberger, 1973). As in *C. tenuimarginata*, ABDG suggested two species for *C. avenacea* matching these groupings, while Stacey and BPP supported it as a single species. This discrepancy is probably due to a certain population structuring between the two groups (Dellicour and Flot, 2018; Lohse, 2009; Puillandre et al., 2012a) and, therefore, we propose to consider *C. avenacea* as monospecific taxa. *C. kobelti* formed two very divergent clades that occupy different geographic ranges, one living to the East and the other to the West Cantabrian Mountains. Somoza-Valdeolmillos et al. (2021) already noted that they hybridize in the contact zone and concluded that they constituted two

different taxa of subspecific entity after the Biological Species Concept (Aldhebiani, 2018; de Queiroz, 2005; De Queiroz, 2007) and named them as *C. kobelti kobelti* (Westerlund, 1887) and *C. kobelti ordunensis* Pilsbry, 1918. *C. cantabroccidentalis* was recovered as valid species too, as concluded Somoza-Valdeolmillos et al. (2021). *C. cliendentata*, *C. kobeltoides* and *C. lusitanica* were supported with full species status in all the three analyses of species delimitation, revalidating the data obtained by Kokshoorn et al. (2010). Finally, in the case of *C. calpica*, which has a wide distribution range, we did not obtain fully conclusive results regarding species delimitation. ABGD results largely dissented with BPP and Stacey results and even within BPP the results were blurred. It seems that at least two species may be involved, but it would be needed to analyse more populations of this species to fully understand its systematics.

The extensive sampling of this study has made it possible to include in our analyses almost all species described in the Iberian Peninsula until now, increasing the number of known localities for many of them. In spite of this, two nominal taxa mentioned in the review published by Kokshoorn and Gittenberger (2010) could not be included in our work. One of them was *C. jumillensis* (Pfeiffer, 1853). Figures of the type of *C. jumillensis* have been published by Haas (1926: pl. 27 fig. 8) and by Kokshoorn and Gittenberger, (2010: pl. 11 fig. G1-2) and it is characterised by the presence of two palatal folds. The original label of this species indicated two localities, Orihuela in Alicante and Jumilla in Murcia (Gittenberger, 1973; Haas, 1926). However, Kokshoorn and Gittenberger (2010) concluded that this species does not occur near Jumilla and restricted the type locality to Orihuela. We intensively sampled Orihuela Mountains looking for this species, but only specimens with reduced dentition were found and, despite they turned to be a new species here named as *Chondrina* spec. D, they did not resemble the specimens described for *C. jumillensis*. As a result, *C. jumillensis* is still one enigmatic species and no locality could be ascribed to it.

The second species mentioned in Kokshoorn and Gittenberger (2010) and not included in our study was *Chondrina* spec. 4. These authors did not give any description of this species and no molecular data were included for it. They only figured one shell under the name *Chondrina* spec. 4 coming from Cuenca, Ciudad Encantada, collected by Vilella and Tejedo (Kokshoorn and Gittenberger, 2010: plate 12: I1-2). *Chondrina* spec. 4 resembles a conical *C. farinesii* s.l. with

reduced dentition and without palatal teeth. We extensively sampled the surroundings of Cuenca, Ciudad Encantada, looking for specimens with reduced dentition, but we only found two morphs and they did not match with the original figure of *Chondrina* spec. 4. One of them was the typical *C. avenacea* characterized by four palatal teeth (Gittenberger, 1973). The other specimens found in Ciudad Encantada had as many as five teeth, including always two evident palatal teeth. These individuals were supported as a valid species by our analyses and we provisionally called it *Chondrina* non-spec. 4, to highlight that although the specimens came from the cited locality, they did not correspond morphologically with the figured specimen. In our opinion, the species labelled as *Chondrina* spec. 4 in Kokshoorn and Gittenberger (2010) could belong by shell sculpture, apertural lip and apertural teeth to the nominal species *C. dertosensis* placed within *C. farinesii* s.l., but this species does not extend to Cuenca so we suspect that the locality of the figured specimen may be misplaced.

Many studies have demonstrated that molecular studies combined with automated methods for species delineation are essential to fully understand the speciation processes existing within a group of organisms (Cunha and Giribet, 2019; Hebert et al., 2004; Hirano et al., 2015; Pfenninger and Schwenk, 2007; Smith and Dunn, 2008). Molecular analyses have documented both, under- and over-estimated species diversity within a genus (Horsáková et al., 2019; Sukumaran and Knowles, 2017). The former occurs when several highly supported monophyletic clades are classified within one species and referred to as cryptic species (Bickford et al., 2007). The latter can occur when various shell forms are joined together within a given species-level clade (Horsáková et al., 2019). Underestimation of species diversity in *Chondrina* is especially evident within Clade C3, containing as many as ten undescribed species. On the other hand, Clade C2 represents a good example of over-estimated species diversity, indicating that *C. arigonis*, *C. dertosensis*, *C. farinesii* s.str., *C. massotiana* and *C. sexplicata* (and also the undescribed *Chondrina* spec. 1, *Chondrina* spec. 5 and *Chondrina* spec. 6) should be included within one species, named *Chondrina farinesii* s.l.. As a result, the genus *Chondrina* illustrates very well the limits of morphology alone to delimit species owing to the few diagnostic characters, limited to shell morphology. Kokshoorn et al. (2010) and Kokshoorn and Gittenberger (2010) described four new species and proposed another 6 putative taxa based on their COI phylogenetic results. Somoza-Valdeolmillos et al. (2021),

based on a *multilocus* molecular phylogeny, described another new species and revalidated one subspecies. The present work shows that at least nine species (*Chondrina* spec. A to *Chondrina* spec. H and *Chondrina* non-spec. 4) should be described. Besides, we confirm that another two species named *Chondrina* spec. 2 and *Chondrina* spec. 3 by Kokshoorn and Gittenberger (2010), need a formal description, too. More studies are needed before considering further subdivision within *C. granatensis* and *C. calpica*, two taxa where more than one species could be involved, as suggested by the species delimitation methods. In short, this makes a total amount of 16 new species delimited by DNA sequencing out of 33 species living in the Iberian Peninsula (considering *C. farinesii* as only one species). Thus, 46% of the species of this genus living in the Iberian Peninsula (MolluscaBase eds., 2021) were not recognized by previous morphological studies. High (28%) under-estimated biological diversity has also been reported to butterflies within the Iberian Peninsula (Dincă et al., 2015), a group deeply studied by taxonomists. The new species identified within *Chondrina* magnified the importance of the Iberian Peninsula as the main centre of radiation of this genus. Most undescribed species are placed in the southeast Iberian Peninsula, enlarging the known importance of the Mediterranean region (Gómez and Lunt, 2007; Myers et al., 2000), and particularly that of the Baetic region (Médail and Quézel, 1999; Molina-Venegas et al., 2013), as a hot spot of biodiversity. Although the limits of the distribution ranges of many undescribed species of *Chondrina* are not fully known, some of them might show very restricted geographic ranges, as is prevailing in rock-dwelling snails (Hoekstra and Schilthuizen, 2011; Rundell, 2008; Schilthuizen et al., 2005; Tongkerd et al., 2004), characterised by high calcium requirements and scarce dispersal abilities. Some *Chondrina* species live in one mountain system or in a few adjacent mountain areas, indicating the role of alluvial deposits in valleys as barriers to gene flow, favouring allopatric speciation. This patchy distribution is particularly evident in southeast Iberian Peninsula.

Most cryptic species in *Chondrina* corresponded to species with reduced shell teeth, fine radial shell sculpture and non-thickened apertural lip, previously classified within *C. farinesii* s.l. These characters make difficult to find diagnostic characters to describe them. This is true for *C. ingae* and *C. marjae*, but also for the following undescribed species: *Chondrina* spec. 2, *Chondrina* spec. A, *Chondrina* spec. D, and *Chondrina* spec. G. Some other undescribed species are

similar in shell morphology to *C. gasulli* (*Chondrina* spec. E and *Chondrina* spec. F) or to *C. granatensis* (*Chondrina* spec. 3, *Chondrina* non-spec. 4, *Chondrina* spec. B, *Chondrina* spec. C and *Chondrina* spec. H) and many of them have reduced teeth in the aperture, too. All these cryptic and pseudocryptic species, in the sense of (Bickford et al., 2007; Lajus et al., 2015) are under study and a full description will be published in the near future.

6. Acknowledgements

We thanks to R. Araújo, L. Bragado, V. Bros, M. Capdevilla, S. Torres-Alba, J. Corbella, and Dr. I. Donoso for their invaluable efforts in sampling and loading material for this study.

This work was partially funded by the Basque Government through the Research group on “Systematics, Biogeography and Population Dynamics” (IT575-13) and “Systematics, Biogeography, Behavioural ecology and Evolution” (IT1163-19). E. Somoza Valdeolmillos was supported by a PhD fellowship awarded in 2015 by the University of the Basque Country (UPV/EHU). We also thank the CIPRES Scientific Gateway for access to computational resources.

7. Bibliography

- Agapow, P., Bininda-Emonds, O.R.P., Crandall, K.A., Gittleman, J.L., Mace, G.M., Marshall, J.C., Purvis, A., 2004. The Impact of Species Concept on Biodiversity Studies. *Q. Rev. Biol.* 79, 161–179. <https://doi.org/10.1086/383542>
- Aldhebani, A.Y., 2018. Species concept and speciation. *Saudi J. Biol. Sci.* 25, 437–440. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2017.04.013>
- Alonso-Alonso, M. del R., 1974. Un nuevo chondrinido de la provincia de Granada: *Chondrina farinesii granatensis*, n. ssp. (Mollusca, Pulmonata, Chondrininae). *Cuad. Ciencias Biol.* 3, 87–90.
- Alonso Alonso, M. del R., 1977. A description of the lectotype of *Chondrina farinesii granatensis*. *Arch. für Molluskenkd.* 107, 271–272.
- Altimira, C., 1960. Notas malacológicas. Contribución al conocimiento de los moluscos terrestres y de agua dulce de Cataluña. *Miscelánea Zoológica* 1, 9–15.

- Altonaga, K., Gómez Moliner, B.J., Martín, R., Prieto, C.E., Puente, A.I., Rallo, A.M., 1994. Estudio faunístico y biogeográfico de los moluscos terrestres del norte de la Península Ibérica. Eusko Legebiltzarra, Vitoria-Gasteiz.
- Arrébola, J.R., Gómez, B.J., 1998. Nuevas aportaciones al conocimiento del género *Chondrina* (Gastropoda, Pulmonata) en el sur de la Península Ibérica, incluyendo la descripción de *Chondrina maginensis* spec. nov. *Iberus* 16, 109–116.
- Avice, J.C., 2000. *Phylogeography The History and Formation of Species*, 2nd ed. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Bertrand, A., 2020. Mollusques terrestres et d'eau douce des Pyrénées-Atlantiques: catalogue commenté des espèces, espèces patrimoniales, enjeux de connaissances et de conservation, bibliographie. *Folia Conchyliol.* 55, 1–76. <https://doi.org/ISSN 2107-7010>
- Bickford, D., Lohman, D.J., Sodhi, N.S., Ng, P.K.L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K.K., Das, I., 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends Ecol. Evol.* 22, 148–155. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004>
- Bieler, R., 1992. Gastropod Phylogeny and Systematics. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 23, 311–338. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.23.1.311>
- Birky, C.W., Adams, J., Gemmel, M., Perry, J., 2010. Using Population Genetic Theory and DNA Sequences for Species Detection and Identification in Asexual Organisms. *PLoS One* 5, 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010609>
- Bodon, M., Gianbattista, N., Cianfanelli, S., Kokshoorn, B., 2015. A new species of *Chondrina* (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae) from Piedmont (Northern Italy). *Basteria* 79, 63–80.
- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C.H., Xie, D., Suchard, M.A., Rambaut, A., Drummond, A.J., 2014. BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS Comput. Biol.* 10, 1–6. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003537>
- Cadevall, J., Orozco, A., 2016. *Caracoles y babosas de la Península Ibérica y Baleares*. Omega, Barcelona.
- Caro, A., Gómez-Moliner, B.J., Madeira, M.J., 2019. Integrating multilocus DNA data and 3D geometric morphometrics to elucidate species boundaries in the case of *Pyrenaearia* (Pulmonata: Hygromiidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 132, 194–206. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.12.007>
- Chueca, L.J., Gómez-Moliner, B.J., Forés, M., Madeira, M.J., 2017. Biogeography and radiation of the land snail genus *Xerocrassa* (Geomitridae) in the Balearic Islands. *J. Biogeogr.* 44, 760–772. <https://doi.org/10.1111/jbi.12923>
- Chueca, L.J., Gómez-Moliner, B.J., Madeira, J.M., Pfenninger, M., 2018. Molecular phylogeny of *Candidula* (Geomitridae) land snails inferred from mitochondrial and nuclear markers reveals the polyphyly of the genus. *Mol. Phylogenet. Evol.* 118, 357–368. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.10.022>

- Chueca, L.J., Schell, T., Pfenninger, M., 2021. Whole-genome re-sequencing data to infer historical demography and speciation processes in land snails: the study of two *Candidula* sister species. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* <https://doi.org/https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0156>
- Cole, M.L., Raheem, D.C., Villet, M.H., 2019. Molecular phylogeny of *Chondrocyclus* (Gastropoda: Cyclophoridae), a widespread genus of sedentary, restricted-range snails. *Mol. Phylogenet. Evol.* 131, 193–210. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.09.018>
- Coyne, J.A., 1992. Genetics and speciation. *Nature* 355, 511–515. <https://doi.org/10.1038/355511a0>
- Coyne, J.A., Orr, H.A., 2004. *Speciation*. Sinauer Associates, Inc. 580pp., Sunderland, Massachusetts.
- Criscione, F., Ponder, W.F., Köhler, F., Takano, T., Kano, Y., 2017. A molecular phylogeny of *Rissoiidae* (Caenogastropoda: Rissooidea) allows testing the diagnostic utility of morphological traits. *Zool. J. Linn. Soc.* 179, 23–40. <https://doi.org/10.1111/zoj.12447>
- Cuezzo, M.G., Miranda, M.J., Vogler, R.E., Beltramino, A.A., 2018. From morphology to molecules: a combined source approach to untangle the taxonomy of *Clessinia* (Gastropoda, Odontostomidae), endemic land snails from the Dry Chaco ecoregion. *PeerJ* 6:e5986. <https://doi.org/10.7717/peerj.5986>
- Cunha, T.J., Giribet, G., 2019. A congruent topology for deep gastropod relationships. *Proc. R. Soc. B* 286, 20182776.
- Cuttelod, A., Seddon, M., Neubert, E., 2011. European Red List of Non-marine Molluscs. Luxembourg. <https://doi.org/10.2779/84538>
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R., Posada, D., 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat. Methods* 9, 772.
- Dayrat, B., Conrad, M., Balayan, S., White, T.R., Albrecht, C., Golding, R., Gomes, S.R., Harasewych, M.G., de Frias Martins, A.M., 2011. Phylogenetic relationships and evolution of pulmonate gastropods (Mollusca): New insights from increased taxon sampling. *Mol. Phylogenet. Evol.* 59, 425–437. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.02.014>
- de Queiroz, K., 2005. Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102, 6600–6607. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502030102>
- De Queiroz, K., 2007. Species concepts and species delimitation. *Syst. Biol.* 56, 879–886. <https://doi.org/10.1080/10635150701701083>
- Dellicour, S., Flot, J.F., 2018. The hitchhiker’s guide to single-locus species delimitation. *Mol. Ecol. Resour.* 18, 1234–1246. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12908>
- Dépraz, A., Hausser, J., Pfenninger, M., 2009. A species delimitation approach in the *Trochulus sericeus/hispidus* complex reveals two cryptic species within a sharp contact zone. *BMC Evol. Biol.* 9, 1–10. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-171>

- Dincă, V., Montagud, S., Talavera, G., Hernández-Roldán, J., Munguira, M.L., García-Barros, E., Hebert, P.D.N., Vila, R., 2015. DNA barcode reference library for Iberian butterflies enables a continental-scale preview of potential cryptic diversity. *Sci. Rep.* 5, 12395. <https://doi.org/10.1038/srep12395>
- Elejalde, M.A., Madeira, M.J., Arrébola, J.R., Muñoz, B., Gómez-Moliner, B.J., 2008. Molecular phylogeny, taxonomy and evolution of the land snail genus *Iberus* (Pulmonata: Helicidae). *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 46, 193–202. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2008.00468.x>
- Elejalde, M.A., Madeira, M.J., Prieto, C.E., Backeljau, T., Gómez-Moliner, B.J., 2009. Molecular phylogeny, taxonomy and evolution of the land snail genus *Pyrenaearia* (Gastropoda: Helicoidea). *Am. Malacol. Bull.* 27, 69–81.
- Fiorentino, V., Manganelli, G., Giusti, F., Tiedemann, R., Ketmaier, V., 2013. A question of time: The land snail *Murella muralis* (Gastropoda: Pulmonata) reveals constraints on past ecological speciation. *Mol. Ecol.* 22, 170–186. <https://doi.org/10.1111/mec.12107>
- Frankham, R., Ballou, J.D., Dudash, M.R., Eldridge, M.D.B., Fenster, C.B., Lacy, R.C., Mendelson, J.R., Porton, I.J., Ralls, K., Ryder, O.A., 2012. Implications of different species concepts for conserving biodiversity. *Biol. Conserv.* 153, 25–31. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.04.034>
- Fraser, D.J., Bernatchez, L., 2001. Adaptive evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservation units. *Mol. Ecol.* 10, 2741–2752.
- Gittenberger, E., 2004. Radiation and adaptation, evolutionary biology and semantics. *Org. Divers. Evol.* 4, 135–136. <https://doi.org/10.1016/j.ode.2004.04.002>
- Gittenberger, E., 2002. Two more sibling *Chondrina* species, endemic for France (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae).
- Gittenberger, E., 1991. What about non adaptive radiation? *Biol. J. Linn. Soc.* 43, 263–272. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00598.x>
- Gittenberger, E., 1973. Beiträge zur Kenntnis der Pupillacea: III. Chondrininae. *Zool. Verh.* 127, 3–267.
- Gittenberger, E., Kokshoorn, B., Bößneck, U., Reijnen, B.T., Groenenberg, D.S.J., 2016. *Granopupa* in Iran, monophyly, and the fossil Granariinae (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae). *Zookeys* 27–37. <https://doi.org/10.3897/zookeys.592.7907>
- Glaubrecht, M., 2009. On “Darwinian Mysteries” or Molluscs as Models in Evolutionary Biology: From Local Speciation to Global Radiation*. *Am. Malacol. Bull.* 27, 3–23. <https://doi.org/10.4003/006.027.0202>
- Gómez, Á., Lunt, D.H., 2007. Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula, in: *Phylogeography of Southern European Refugia*. pp. 155–188.
- Gómez, B.J., Angulo, E., 1982. El genero *Chondrina* (Mollusca, Gastropoda) en el País Vasco. *Iberus* 2, 29–40.

- Gomez, B.J., Rallo, A.M., 1988. Consideraciones biogeograficas de la subfamilia Chondrininae en las regiones de Pirineos-Occidentales, Cantabrico-Oriental, Valles Alto y Medio del Ebro y N del sistema Iberico. *Iberus* 8 (2), 103–109.
- Greve, C., Hutterer, R., Groh, K., Haase, M., Misof, B., 2010. Evolutionary diversification of the genus *Theba* (Gastropoda: Helicidae) in space and time: A land snail conquering islands and continents. *Mol. Phylogenet. Evol.* 57, 572–584. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.08.021>
- Haas, F., 1926. The Abidas and *Chondrinas* of the Pyrenees and the Iberian Peninsula. *Man. Conchol.* 27, 267–315.
- Hebert, P.D.N., Penton, E.H., Burns, J.M., Janzen, D.H., Hallwachs, W., 2004. Ten species in one : DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *PNAS* 101, 14812–14817. <https://doi.org/10.1073/pnas.0406166101>
- Hirano, T., Kameda, Y., Kimura, K., Chiba, S., 2015. Divergence in the shell morphology of the land snail genus *Aegista* (Pulmonata : Bradybaenidae) under phylogenetic constraints. *Biol. J. Linn. Soc.* 114, 229–241.
- Hirano, T., Kameda, Y., Kimura, K., Chiba, S., 2014. Substantial incongruence among the morphology, taxonomy, and molecular phylogeny of the land snails *Aegista*, *Landouria*, *Trishoplita*, and *Pseudobuliminus* (Pulmonata: Bradybaenidae) occurring in East Asia. *Mol. Phylogenet. Evol.* 70, 171–181. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.09.020>
- Hoekstra, P., Schilthuizen, M., 2011. Phylogenetic relationships between isolated populations of the limestone-dwelling microsnail *Gyliotrachela hungerfordiana* (Gastropoda: Vertiginidae). *Zool. Syst. Evol.* 49, 266–272. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2011.00623.x>
- Holland, B.S., Cowie, R.H., 2009. Land Snail Models in Island Biogeography: A Tale of Two Snails. *Am. Malacol. Bull.* 27, 59–68. <https://doi.org/10.4003/006.027.0205>
- Hollander, J., Collyer, M.L., Adams, D.C., Johannesson, K., 2006. Phenotypic plasticity in two marine snails: Constraints superseding life history. *J. Evol. Biol.* 19, 1861–1872. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01171.x>
- Horsáková, V., Nekola, C.N., Horsák, M., 2019. When is a “cryptic” species not a cryptic species: A consideration from the Holarctic micro-landsnail genus *Euconulus* (Gastropoda: Stylommatophora). *Mol. Phylogenet. Evol.* 132, 307–320. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.12.004>
- Jones, G., 2017. Algorithmic improvements to species delimitation and phylogeny estimation under the multispecies coalescent. *J. Math. Biol.* 74, 447–467. <https://doi.org/10.1007/s00285-016-1034-0>
- Jones, G., Aydin, Z., Oxelman, B., 2015. DISSECT: An assignment-free Bayesian discovery method for species delimitation under the multispecies coalescent. *Bioinformatics* 31, 991–998. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu770>
- Katoh, K., Rozewicki, J., Yamada, K.D., 2017. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Brief. Bioinform.* 1–7.

<https://doi.org/10.1093/bib/bbx108>

- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P., Drummond, A., 2012. Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28, 1647–1649. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199>
- Kocot, K.M., Cannon, J.T., Todt, C., Citarella, M.R., Kohn, A.B., Meyer, A., Santos, S.R., Schander, C., Moroz, L.L., Lieb, B., Halanych, K.M., 2011. Phylogenomics reveals deep molluscan relationships. *Nature* 477, 452–456. <https://doi.org/10.1038/nature10382>
- Kokshoorn, B., 2008. Resolving Riddles and Presenting New Puzzles in Chondrinidae Phylogenetics. Ph.D. Thesis, Leiden University.
- Kokshoorn, B., Gittenberger, E., 2010. Chondrinidae taxonomy revisited: New synonymies, new taxa, and a checklist of species and subspecies (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata), *Zootaxa*. Magnolia Press, Auckland, New Zealand.
- Kokshoorn, B., van Schoor, M., Erkelens, I., Gittenberger, E., 2010. Waves of dispersal in island-hopping *Chondrina* species (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae). *Zool. Anz.* 249, 71–79. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2010.02.001>
- Kumar, S., Stecher, G., Tamura, K., 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7 . 0 for Bigger Datasets Brief communication. *Mol. Biol. Evol.* 33, 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Lajus, D., Sukhikh, N., Alekseev, V., 2015. Cryptic or pseudocryptic: Can morphological methods inform copepod taxonomy? An analysis of publications and a case study of the *Eurytemora affinis* species complex. *Ecol. Evol.* 5, 2374–2385. <https://doi.org/10.1002/ece3.1521>
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S.Y.W., Guindon, S., 2012. PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Mol. Biol. Evol.* 29, 1695–1701. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss020>
- Lohse, K., 2009. Can mtDNA barcodes be used to delimit species? A response to pons et al. (2006). *Syst. Biol.* 58, 439–442. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syp039>
- Losos, J.B., 2011. Convergence, adaptation, and constraint. *Evolution* (N. Y.). 65, 1827–1840. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01289.x>
- Magurran, A.E., 1988. Why diversity? *Ecol. Divers. Its Meas.* 1–5. https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0_1
- Mason, K., Sattmann, H., Eschner, A., Duda, M., Harl, J., Kruckenhauser, L., Leeb, C., Haring, E., 2020. Variation in mitochondrial sequences and shell morphology of *Clausilia dubia* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Clausiliidae) in eastern Austria. *Arianta* 8, 38 – 57.
- Matsuda, S.B., Gosliner, T.M., 2018. Molecular phylogeny of *Glossodoris* (Ehrenberg, 1831) nudibranchs and related genera reveals cryptic and pseudocryptic species complexes.

- Cladistics 34, 41–56. <https://doi.org/10.1111/cla.12194>
- Mayden, R.L., 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. *Species. The units of biodiversity.* 381–423. [https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)85758-8](https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(97)85758-8)
- Mayr, E., 1942. *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist.* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London.
- Mayr, E., Ashlock, P.D., 1991. *Principles of systematic zoology*, 2nd ed. McGraw-Hill, New York.
- Médail, F., Quézel, P., 1999. Biodiversity Hotspots in the Mediterranean Basin: Setting Global Conservation Priorities. *Conserv. Biol.* 13, 1510–1513.
- Miller, M. a., Pfeiffer, W., Schwartz, T., 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. 2010 *Gatew. Comput. Environ. Work. GCE* 2010. <https://doi.org/10.1109/GCE.2010.5676129>
- Miner, B.G., Sultan, S.E., Morgan, S.G., Padilla, D.K., Relyea, R.A., 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 20, 685–692. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.08.002>
- Molina-Venegas, R., Aparicio, A., Pina, F.J., Valdés, B., Arroyo, J., 2013. Disentangling environmental correlates of vascular plant biodiversity in a Mediterranean hotspot. *Ecol. Evol.* 3, 3879–3894. <https://doi.org/10.1002/ece3.762>
- MolluscaBase eds., 2021. MolluscaBase. Accessed at <http://www.molluscabase.org>. 10/04/2021.
- Motochin, R., Wang, M.I.N., Ueshima, R.E.I., 2017. Molecular phylogeny, frequent parallel evolution and new system of Japanese clausiliid land snails (Gastropoda: Stylommatophora). *Zool. J. Linn. Soc.* 181, 798–845.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Nardi, G., 2009. Una nuova sottospecie di *Chondrina megacheilos* (De Cristofori & Jan, 1832) per le Prealpi Bresciane (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae) 45, 83–93.
- Neiber, M.T., Hausdorf, B., 2015. Molecular phylogeny reveals the polyphyly of the snail genus *Cepaea* (Gastropoda: Helicidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 93, 143–149. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.07.022>
- Neiber, M.T., Razkin, O., Hausdorf, B., 2017. Molecular phylogeny and biogeography of the land snail family Hygromiidae (Gastropoda: Helicoidea). *Mol. Phylogenet. Evol.* 111, 169–184. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.04.002>
- Neiber, M.T., Walther, F., Hausdorf, B., 2018. Phylogeny and reclassification of the Caucasigenini radiation from the Caucasus region (Gastropoda, Hygromiidae). *Zool. Scr.* 47, 54–62. <https://doi.org/10.1111/zsc.12259>
- Neubert, E., al., et, 2019. *European Red List of Terrestrial Molluscs.* IUCN: Cambridge, UK and

Brussels, Belgium.

- Nixon, K.C., Wheeler, Q.D., 1990. An Amplification of the Phylogenetic Species Concept. *Cladistics* 6, 211–223. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1990.tb00541.x>
- Nordsieck, H., 1970. Die *Chondrina*-Arten der dinarischen Länder. *Ultraschall Der Medizin* 100, 243–261. <https://doi.org/10.1055/s-2004-815600>
- Nordsieck, H., 1963. Die *Chondrinen* der Südalpen. *Ultraschall Der Medizin* 91, 1–20. <https://doi.org/10.1055/s-2004-815600>
- Parent, C.E., Crespi, B.J., 2006. Sequential Colonization and Diversification of Galápagos Endemic Land Snail Genus *Bulimulus* (Gastropoda, Stylommatophora). *Evolution* (N. Y.) 60, 2311–2328. <https://doi.org/10.1554/06-366.1>
- Pellens, R., Grandcolas, P., 2016. Biodiversity Conservation and Phylogenetic Systematics: Preserving our evolutionary heritage in an extinction crisis, *Biodiversity Conservation and Phylogenetic Systematics*. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-22461-9>
- Pfeiffer, L., 1853. *Monographia Heliceorum Viventium*. Sistens descriptiones systematicas et criticas omnium huius familiae generum et specierum hodie cognitarum, 3. F.A. Brockhaus, Leipzig.
- Pfenninger, M., Hrabáková, M., Steinke, D., Dèpraz, A., 2005. Why do snails have hairs? A Bayesian inference of character evolution. *BMC Evol. Biol.* 5, 1–11. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-5-59>
- Pfenninger, M., Schwenk, K., 2007. Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. *BMC Evol. Biol.* 7, 1–6. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-121>
- Pholyotha, A., Sutcharit, C., Tongkerd, P., Jeratthitikul, E., Panha, S., 2021. Integrative systematics reveals the new land-snail genus *Taphrenalla* (Eupulmonata: Ariophantidae) with a description of nine new species from Thailand. *Contrib. to Zool.* 90, 21–69. <https://doi.org/10.1163/18759866-BJA10013>
- Ponder, W., Lindberg, D.R.R., 2008. *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. University of California Press, Berkeley.
- Ponder, W.F., Lindberg, D.R., 1997. Towards a phylogeny of gastropod mollusc: An analysis using morphological characters. *Zool. J. Linn. Soc.* 119, 83–265.
- Puente, A.I., Altonaga, K., Prieto, C.E., Rallo, A., 1998. Delimitation of biogeographical areas in the Iberian Peninsula on the basis of *Helicoidea* species (Pulmonata: Stylommatophora). *Glob. Ecol. Biogeogr. Lett.* 7, 97–113. <https://doi.org/10.2307/2997813>
- Puillandre, N., Lambert, A., Brouillet, S., Achaz, G., 2012a. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. *Mol. Ecol.* 21, 1864–1877. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05239.x>
- Puillandre, N., Modica, M. V., Zhang, Y., Sirovich, L., Boisselier, M.C., Cruaud, C., Holford, M.,

- Samadi, S., 2012b. Large-scale species delimitation method for hyperdiverse groups. *Mol. Ecol.* 21, 2671–2691. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05559.x>
- Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G., Suchard, M.A., 2018. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1 . 7. *Syst. Biol.* 00, 1–3. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032/4989127>
- Raphalo, E.M., Cole, M.L., Daniels, S.R., 2021. Climatic oscillations during the Mio/Pliocene epochs induced cladogenesis in the terrestrial snail genus *Gittenedouardia* (Mollusca: Gastropoda: Cerastidae) from South Africa. *Mol. Phylogenet. Evol.* 155. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.107000>
- Raven, J.G.M., 1986. Notes on Spanish Non-Marine Molluscs 3. Chondrinidae from the Cantabrian Mountains (Gastropoda: Pulmonata). *Zool. Meded.* 60 (2), 27–37.
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. a., Huelsenbeck, J.P., 2012. MrBayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst. Biol.* 61, 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Roy, V., Constantino, R., Chassany, V., Giusti-Miller, S., Diouf, M., Mora, P., Harry, M., 2014. Species delimitation and phylogeny in the genus *Nasutitermes* (Termitidae: Nasutitermitinae) in French Guiana. *Mol. Ecol.* 23, 902–920. <https://doi.org/10.1111/mec.12641>
- Rubinoff, D., Holland, B.S., 2005. Between two extremes: mitochondrial DNA is neither the panacea nor the nemesis of phylogenetic and taxonomic inference. *Syst. Biol.* 54, 952–961. <https://doi.org/10.1080/10635150500234674>
- Rundell, R.J., 2008. Cryptic diversity, molecular phylogeny and biogeography of the rock- and leaf litter-dwelling land snails of Belau (Republic of Palau, Oceania). *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363, 3401–3412. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0110>
- Saadi, A.J., Mordan, P.B., Wade, C.M., 2021. Molecular phylogeny of the *Orthurethra* (Panpulmonata: Stylommatophora). *Zool. J. Linn. Soc.* 1–15. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa168>
- Schilthuizen, M., Liew, T.S., Elahan, B. Bin, Lackman-Ancrenaz, I., 2005. Effects of karst forest degradation on pulmonate and prosobranch land snail communities in Sabah, Malaysian Borneo. *Conserv. Biol.* 19, 949–954. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00209.x>
- Sherpa, S., Ansart, A., Madec, L., Martin, M.C., Dréano, S., Guiller, A., 2018. Refining the biogeographical scenario of the land snail *Cornu aspersum aspersum*: Natural spatial expansion and human-mediated dispersal in the Mediterranean basin. *Mol. Phylogenet. Evol.* 120, 218–232. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.12.018>
- Sites, J.W., Marshall, J.C., 2003. Delimiting species: A Renaissance issue in systematic biology. *Trends Ecol. Evol.* 18, 462–470. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00184-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00184-8)
- Smith, S.A., Dunn, C.W., 2008. Phyutility: a phyloinformatics tool for trees, alignments and molecular data. *Bioinformatics* 24, 715–716. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm619>

- Smith, S.A., Wilson, N.G., Goetz, F.E., Feehery, C., Andrade, S.C.S., Rouse, G.W., Giribet, G., Dunn, C.W., 2011. Resolving the evolutionary relationships of molluscs with phylogenomic tools. *Nature* 480, 364–367. <https://doi.org/10.1038/nature10526>
- Solem, A., van Bruggen, A.C., 1984. A world model of land snail diversity and abundance, in: E. J. Brill, D.W.B. (Ed.), *World-Wide Snails: Biogeographical Studies on Non-Marine Mollusca*. pp. 6–22.
- Somoza-Valdeolillos, E., Kokshoorn, B., Gittenberger, E., Gómez-Moliner, B., 2019. *Corrigendum* to: “Waves of dispersal in island-hopping *Chondrina* species (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae)” [*Zool. Anz.* 249 (2010) 71–79]. *Zool. Anz.* 280, 95–98. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2019.03.003>
- Somoza-Valdeolillos, E., Vázquez-Sanz, J., Gómez-moliner, B.J., Caro, A., Madeira, M.J., 2021. Phylogenetic study and taxonomic update of *Chondrina* (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae) in the Cantabrian Mountain region (Iberian Peninsula). *Syst. Biodivers.* 19, 1–18. <https://doi.org/10.1080/14772000.2021.1877843>
- Stamatakis, A., 2014. RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30, 1312–1313. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- Stankowski, S., 2011. Extreme, continuous variation in an island snail: Local diversification and association of shell form with the current environment. *Biol. J. Linn. Soc.* 104, 756–769. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01748.x>
- Stankowski, S., Johnson, M.S., 2014. Biogeographic discordance of molecular phylogenetic and phenotypic variation in a continental archipelago radiation of land snails. *BMC Evol. Biol.* 14, 1–12. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-2>
- Stanton, D.W.G., Frandsen, P., Waples, R.K., Heller, R., Russo, I.R.M., Orozco-terWengel, P.A., Pedersen, C.E.T., Siegismund, H.R., Bruford, M.W., 2019. More grist for the mill? Species delimitation in the genomic era and its implications for conservation. *Conserv. Genet.* 20, 101–113. <https://doi.org/10.1007/s10592-019-01149-5>
- Stearns, S.C., 1989. of Evolutionary Significanc described by developmental switches and reaction norms. *Bioscience* 39, 436–445.
- Struck, T.H., Feder, J.L., Bendiksbj, M., Birkeland, S., Cerca, J., Gusarov, V.I., Kistenich, S., Larsson, K.H., Liow, L.H., Nowak, M.D., Stedje, B., Bachmann, L., Dimitrov, D., 2018. Cryptic Species – More Than Terminological Chaos: A Reply to Heethoff. *Trends Ecol. Evol.* 33, 310–312. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.02.008>
- Sukumaran, J., Knowles, L.L., 2017. Multispecies coalescent delimits structure, not species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 114, 1607–1612. <https://doi.org/10.1073/pnas.1607921114>
- Terlizzi, A., Bevilacqua, S., Frascchetti, S., Boero, F., 2003. Taxonomic sufficiency and the increasing insufficiency of taxonomic expertise. *Mar. Pollut. Bull.* 46, 556–561. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(03\)00066-3](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(03)00066-3)
- Tongkerd, P., Lee, T., Panha, S., Burch, J.B., Foighil, D.Ó., 2004. Molecular phylogeny of certain

- thai gastrocoptine micro land snails (Stylommatophora: Pupillidae) inferred from mitochondrial and nuclear ribosomal DNA sequences. *J. Moll. Stud.* 70, 139–147.
- Uit de Weerd, D.R., Gittenberger, E., 2013. Phylogeny of the land snail family *Clausiliidae* (Gastropoda: Pulmonata). *Mol. Phylogenet. Evol.* 67, 201–216. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.01.011>
- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S.M., Schlichting, C.D., Van Tienderen, P.H., 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends Ecol. Evol.* 10, 212–217. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89061-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89061-8)
- Wade, C.M., Mordan, P.B., Clarke, B., 2001. A phylogeny of the land snails (Gastropoda: Pulmonata). *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 268, 413–422. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1372>
- Wanninger, A., Wollesen, T., 2018. The evolution of molluscs. *Biol. Rev.* 1–14. <https://doi.org/10.1111/brv.12439>
- Wanninger, A., Wollesen, T., 2015. Evolutionary developmental biology of invertebrates 2: Lophotrochozoa (spiralia), *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 2: Lophotrochozoa Spiralia*. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1871-9>
- Weiss, M., Weigand, H., Weigand, A.M., Leese, F., 2018. Genome-wide single-nucleotide polymorphism data reveal cryptic species within cryptic freshwater snail species—The case of the *Ancylus fluviatilis* species complex. *Ecol. Evol.* 8, 1063–1072. <https://doi.org/10.1002/ece3.3706>
- Weiss, S., Ferrand, N., 2007. Current perspectives in phylogeography and the significance of South European refugia in the creation and maintenance of European biodiversity, in: *Phylogeography of Southern European Refugia*. pp. 341–357.
- Welter-Schultes, F., 2012. *European non-Marine Molluscs, a Guide for Species Identification*, lanet Post. ed. Göttingen, Germany.
- Xia, X., 2013. DAMBE5: A Comprehensive Software Package for Data Analysis in Molecular Biology and Evolution. *Mol. Biol. Evol.* 30, 1720–1728. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst064>
- Xia, X., Xie, Z., Salemi, M., Chen, L., Wang, Y., 2003. An index of substitution saturation and its application. *Mol. Phylogenet. Evol.* 26, 1–7. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00326-3](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00326-3)
- Xu, J., Hausdorf, B., 2021. Repeated hybridization increased diversity in the door snail complex *Charpentieria itala* in the Southern Alps. *Mol. Phylogenet. Evol.* 155. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106982>
- Yang, Z., 2015. The BPP program for species tree estimation and species delimitation. *Curr. Zool.* 61, 854–865.
- Yang, Z., Flouri, T., 2018. BP&P Versions 3.4 & 4.0 1–27.
- 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. *Org. Divers. Evol.* 20, 747–762. <https://doi.org/10.1007/s13127-020-00464-x>

Chapter 3.
Supplementary Material

Supplementary Material S1. List of specimens included in this study with voucher code, tree code, locality information (province, country, UTM, height (m) and collection date) and GenBank accession numbers (COI, 16S rRNA, ITS1-5.8S and 5.8S-ITS2-28S).

Voucher Code	Tree Code	Locality	Province	Country	UTM	H (m)	Date	Accessions numbers			
								COI	16S rRNA	ITS1-5.8S	5.8S-ITS2-28S
EHUMC-2087	<i>C. maginensis_2087</i>	Cuadros, Sierra Mágina (paratype)	Jaén	Spain	30S 462000 4182300	950	19/06/1997	MW517857	MW522819		MW522697
EHUMC-2088	<i>C. maginensis_2088</i>	Torre de Cuadros, Sierra Mágina	Jaén	Spain	30S 465934 4182528	670	14/11/2005	MW517858	MW522820		MW522698
EHUMC-2089	<i>C. maginensis_2089</i>	La Atalaya, Zuheros	Córdoba	Spain	30S 383790 4155543	761	01/11/2015	MW517859	MW522821		MW522699
EHUMC-2090	<i>C. spec. A_2090</i>	Múela de Beratón	Soria	Spain	30T 601004 4619117	1548	26/08/2013		MW522842		
EHUMC-2091	<i>C. spec. A_2091</i>	Alto de la Cucuta, Malanquilla	Zaragoza	Spain	30T 593056 4605070	1227	13/08/2015	MW517866	MW522844		MW522721
EHUMC-2092	<i>C. spec. A_2092</i>	Alto de la Cucuta, Malanquilla	Zaragoza	Spain	30T 593056 4605070	1227	13/08/2015	MW517865	MW522843		MW522720
EHUMC-2093	<i>C. spec. A_2093</i>	Río Mesa, Algar de Mesa	Guadalajara	Spain	30T 587556 4554383	888	05/05/2005	MW517864	MW522841	MW530990	MW522719
EHUMC-2094	<i>C. cf. farinesii_2094</i>	Gombreny-Montgrony	Girona	Spain	31T 423230 4678144	977	07/08/2012	MW517867	MW522793	MW530966	MW522670
EHUMC-2095	<i>C. cf. farinesii_2095</i>	Ermita de Santa Brígida, Amer	Girona	Spain	31T 467648 4652224	412	08/11/2012		MW522796		MW522673
EHUMC-2096	<i>C. farinesii s. str._2096</i>	La Preste (topotype)	Pirineos Orientales	France	31T 451173 4695210	1115	07/08/2012	MW517874	MW522792	MW530965	MW522669
EHUMC-2097	<i>C. farinesii s. str._2097</i>	Monasterio Mont Mare de Deu, Beuda	Girona	Spain	31T 475704 4678551	1093	24/05/2015	MW517869	MW522800	MW530971	MW522677
EHUMC-2098	<i>C. farinesii s. str._2098</i>	Camprodrón	Girona	Spain	31T 447682 4684799	943	05/2016		MW522803		MW522680
EHUMC-2099	<i>C. farinesii s. str._2099</i>	La Bauma del Serrat del Pont, Sadernes	Girona	Spain	31T 467317 4677331	215	08/11/2012	MW517871	MW522794	MW530967	MW522671
EHUMC-2100	<i>C. farinesii s. str._2100</i>	Tortellà	Girona	Spain	31T 470734 4677951	431	21/05/2015	MW517870	MW522799	MW530970	MW522676
EHUMC-2101	<i>C. farinesii s. str._2101</i>	Montagut-Sadernes	Girona	Spain	31T 467044 4677801	252	08/11/2012	MW517872	MW522795	MW530968	MW522672
EHUMC-2102	<i>C. farinesii s. str._2102</i>	Pont de Llierca, Tortellà, Garrotxa	Girona	Spain	31T 470400 4676900	373	08/2011		MW522861		MW522738
EHUMC-2103	<i>C. spec. 5_2103</i>	Navajas	Castellón	Spain	30S 712568 4418213	379	06/04/2015	MW517876	MW522750	MW530950	MW522628
EHUMC-2104	<i>C. spec. 5_2104</i>	Navajas	Castellón	Spain	30S 712568 4418213	379	07/04/2015	MW517877	MW522751	MW530951	MW522629
EHUMC-2105	<i>C. spec. 5_2105</i>	Los Cloticos, Bejis	Castellón	Spain	30S 693730 4421886	824	06/04/2015	MW517875	MW522752	MW530952	MW522630
EHUMC-2106	<i>C. spec. 5_2106</i>	Santa Cruz de Moyá	Cuenca	Spain	30S 648757 4424366	753	06/04/2015		MW522753		MW522631
EHUMC-2107	<i>C. ascendens_2107</i>	Pantano Arguis	Huesca	Spain	30T 711970 4686760	975	31/10/2012	MW517887	MW522771		MW522648
EHUMC-2108	<i>C. ascendens_2108</i>	Puente románico, Isaba	Navarra	Spain	30T 670760 4748509	812	21/05/2013	MW517879	MW522774		MW522651
EHUMC-2109	<i>C. ascendens_2109</i>	La Horadada	Burgos	Spain	30T 464603 4735039	557	10/2013	MW517880	MW522775	MW530959	MW522652
EHUMC-2110	<i>C. ascendens_2110</i>	Desfiladero de Cambras	Huesca	Spain	31T 258718 4715637	977	03/07/2013	MW517878	MW522777		MW522654
EHUMC-2111	<i>C. ascendens_2111</i>	Escalles	Huesca	Spain	31T 313798 4686946	741	01/11/2012	MW517873	MW522772	MW530958	MW522649
EHUMC-2112	<i>C. ascendens_2112</i>	Sierra de Kodes	Navarra	Spain	30T 554231 4720274	1086	30/04/2011	MW517888	MW522770		MW522647
EHUMC-2113	<i>C. ascendens_2113</i>	Valliberna, Senarta	Huesca	Spain	31T 300019 4723803	1367	26/08/2015	MW517890	MW522778		MW522655
EHUMC-2114	<i>C. ascendens_2114</i>	La Foz de Lumbier	Navarra	Spain	30T 638961 4721759	437	21/05/2013	MW517889	MW522773		MW522650
EHUMC-2115	<i>C. ascendens_2115</i>	Santa Elena, Biescas	Huesca	Spain	30T 719573 4726857	1077	28/08/2013	MW517881	MW522776	MW530960	MW522653
EHUMC-2116	<i>C. ascendens_2116</i>	Campo	Huesca	Spain	31T 285069 4700378	683	26/08/2015	MW517882	MW522779		MW522656
EHUMC-2117	<i>C. m. massotiana_2117</i>	Cami Grosolat, Saldes, Bergadà	Barcelona	Spain	31T 393000 4675400	1557	08/2011	MW517894	MW522826	MW530982	MW522704
EHUMC-2118	<i>C. cf. farinesii_2118</i>	Montserrat	Barcelona	Spain	31T 402911 4605186	733	24/10/2015	MW517893	MW522801		MW522678
EHUMC-2119	<i>C. spec. 6_2119</i>	Pas de Terradets, Cellers (Castell de Mur), Pallars Jussà, Camarassa	Lleida	Spain	31T 325500 4657400	449	08/2011	MW517900	MW522754		MW522632
EHUMC-2120	<i>C. spec. 6_2120</i>	Pas de Terradets, Cellers (Castell de Mur), Pallars Jussà, Camarassa	Lleida	Spain	31T 325564 4657007	360	01/11/2012	MW517901	MW522755		
EHUMC-2121	<i>C. spec. 6_2121</i>	Pas de Terradets, Cellers (Castell de Mur), Pallars Jussà, Camarassa	Lleida	Spain	31T 325483 4656730	362	25/07/2013	MW517902	MW522756	MW530953	MW522633
EHUMC-2122	<i>C. m. massotiana_2122</i>	Sant Llorenç de Montgai, Camarassa, Noguera	Lleida	Spain	31T 322200 4637700	292	08/2011	MW517891	MW522825		MW522703
EHUMC-2123	<i>C. m. sexiplicata_2123</i>	Santa Maria de Salgot, Artesa de Segre, Noguera	Lleida	Spain	31T 333600 4641500	315	08/2011	MW517892	MW522835	MW530987	MW522713
EHUMC-2124	<i>C. m. sexiplicata_2124</i>	La Seo d'Urgell - Alàs	Lleida	Spain	31T 329900 4686400	711	08/2011	MW517885	MW522834	MW530986	MW522712
EHUMC-2125	<i>C. m. massotiana_2125</i>	La Seo d'Urgell - Alàs	Lleida	Spain	31T 329931 4690442	740	08/08/2012	MW517903	MW522827		MW522705
EHUMC-2126	<i>C. m. massotiana_2126</i>	Sant Julià de Lòria (locus typicus)	Andorra	Andorra	31T 378838 4702653	950	23/07/2011	MW517904	MW522830	MW530983	MW522708
EHUMC-2127	<i>C. m. sexiplicata_2127</i>	Montañana	Huesca	Spain	31T 308817 4669844	563	01/11/2012	MW517905	MW522837	MW530988	MW522715
EHUMC-2128	<i>C. m. massotiana_2128</i>	Congost dels Espluvins	Lleida	Spain	31T 360321 4666174	527	08/08/2012	MW517907	MW522829		MW522707
EHUMC-2129	<i>C. m. massotiana_2129</i>	Paredes calcàrees, Perarnola	Lleida	Spain	31T 356079 4657890	615	03/07/2013	MW517906	MW522831		MW522709
EHUMC-2130	<i>C. m. massotiana_2130</i>	Figols i Alinyà	Lleida	Spain	31T 362376 4672079	531	08/08/2012	MW517908	MW522828		MW522706
EHUMC-2131	<i>C. m. sexiplicata_2131</i>	Figols i Alinyà	Lleida	Spain	31T 362376 4672079	531	08/08/2012	MW517909	MW522836		MW522714
EHUMC-2132	<i>C. cf. farinesii_2132</i>	Penyagolosa, Villahermosa del Río	Castellón	Spain	30T 725193 4456026	1672	30/05/2015	MW517886	MW522802		MW522679
EHUMC-2133	<i>C. dertosensis_2133</i>	Ermita Mare Deu, Montsant	Tarragona	Spain	31T 323458 4573598	1026	20/05/2012	MW517914	MW522785	MW530963	MW522662
EHUMC-2134	<i>C. dertosensis_2134</i>	La Forada, Montral	Lleida	Spain	31T 338945 4572178	976	01/06/2012	MW517920	MW522787		MW522664
EHUMC-2135	<i>C. dertosensis_2135</i>	Vora-Sitges	Tarragona	Spain	31T 394644 4571401	92	08/2010	MW517918	MW522783		MW522660
EHUMC-2136	<i>C. dertosensis_2136</i>	Font del Teix posada, Cardó	Tarragona	Spain	31T 297740 4537002	660	09/06/2012	MW517911	MW522786	MW530964	MW522663

EHUMC-2205	<i>C. altimirai_2205</i>	Mare de Deu de les Olletes, Sant Privat d'en Bas, Garrotra (topotype)	Girona	Spain	31T 45010 4664900	1131	08/2011	MW517930	MW522761	MW530955	MW522638
EHUMC-2206	<i>C. bigorriensis_2206</i>	Pont d'Esquit	Pyrenées-Atlantiques	France	30T 694914 4759475	458	20/08/2013	MW517927	MW522780		MW522657
EHUMC-2207	<i>C. bigorriensis_2207</i>	Saint Beas	Hautes Pyrénées	France	31T 311790 4753665	506	26/08/2015	MW517928	MW522781	MW530961	MW522658
EHUMC-2208	<i>C. centralis_2208</i>	Candanchú	Huesca	Spain	30T 705908 4739572	1996	07/07/2016	MW517926	MW522782	MW530962	MW522659
EHUMC-2209	<i>C. ripheii_2209</i>	Monte Gorbea	Alava	Spain	30T 517626 4765103	1333	05/06/2013	MT495703	MT508907		MT502856
EHUMC-2210	<i>C. ripheii_2210</i>	Ermida de Urbia	Gipuzkoa	Spain	30T 552763 4756442	1171	04/07/2005	MT495704	MT508908	MT502891	MT502857
EHUMC-2211	<i>C. ripheii_2211</i>	Monte Trindoki	Pais Vasco	Spain	30T 575012 4763827	969	04/09/2016	MT495705	MT508909		MT502858
EHUMC-2212	<i>C. tenuimarginata_2212</i>	Sigüés	Zaragoza	Spain	30T 662857 4723236	589	31/10/2012	MW517931	MW522862		MW522739
EHUMC-2213	<i>C. tenuimarginata_2213</i>	Congost Mont-Rabei	Lleida	Spain	31T 308425 4661571	557	03/04/2013	MW517932	MW522863	MW531005	MW522740
EHUMC-2214	<i>C. calpica_2214</i>	Valle de Abdalajís	Málaga	Spain	30S 349500 4089200	605	26/06/2010	MT495642	MT508850		MT502802
EHUMC-2215	<i>C. calpica_2215</i>	Fuente de la Viuda, Valle de Abdalajís	Málaga	Spain	30S 346201 4089020	823	01/10/2015	MT495643	MT508851		MT502803
EHUMC-2216	<i>C. calpica_2216</i>	Tajo del Cuervo, Valle de Abdalajís	Málaga	Spain	30T 347385 4088175	595	01/09/2015	MT495644	MT508852		MT502804
EHUMC-2217	<i>C. calpica_2217</i>	Tajo Montero, Sierra de Becerro, Estepa	Sevilla	Spain	30S 332255 4128124	667	01/11/2014	MT495645	MT508853	MT502864	MT502805
EHUMC-2218	<i>C. calpica_2218</i>	Estepa	Sevilla	Spain	30S 332003 4127813	726	27/03/2016	MT495646	MT508854		MT502806
EHUMC-2219	<i>C. calpica_2219</i>	Cueva del Humidero, Montejaque	Málaga	Spain	30S 300519 4070077	754	01/07/2015	MT495647	MT508855	MT502865	MT502807
EHUMC-2220	<i>C. calpica_2220</i>	Cañón del río Bailón, Zuheros	Córdoba	Spain	30S 383695 4155532	666	01/11/2015	MT495649	MT508857		MT502809
EHUMC-2221	<i>C. calpica_2221</i>	Ermida de la Virgen de la sierva, Cabra	Córdoba	Spain	30S 378000 4149000	999	18/06/2016	MT495648	MT508856		MT502810
EHUMC-2222	<i>C. calpica_2222</i>	Barranco de Los Cazadores, Nerja	Málaga	Spain	30S 425082 4074167	740	01/06/2015	MT495652	MT508860		MT502808
EHUMC-2223	<i>C. calpica_2223</i>	Río de Miel, Nerja	Málaga	Spain	30S 429484 4070578	262	04/12/2015	MT495653	MT508861		MT502813
EHUMC-2224	<i>C. calpica_2224</i>	Puerto del Viento, Ronda	Málaga	Spain	30S 317239 4073118	1051	01/10/2014	MT495650	MT508858		MT502810
EHUMC-2225	<i>C. calpica_2225</i>	Puerto gorda, Comares	Málaga	Spain	30S 388000 4079000	682	16/05/2016	MT495651	MT508859		MT502811
EHUMC-2226	<i>C. calpica_2226</i>	Peñón de Benadali	Málaga	Spain	30S 290000 4050000	425	11/03/2017	MT495654	MT508862		MT502814
EHUMC-2227	<i>C. cliensdentata_2227</i>	Embalse de Vegamián	León	Spain	30T 316390 4758908	1102	01/11/2011	MT495655	MT508863		MT502815
EHUMC-2228	<i>C. cliensdentata_2228</i>	Besande	León	Spain	30T 345729 4751231	1309	29/06/2013	MT495656	MT508864		MT502816
EHUMC-2229	<i>C. cliensdentata_2229</i>	Fuentes Carrionas, Cardaño de Abajo	Palencia	Spain	30T 356175 4756136	1327	01/11/2011	MT495658	MT508866		MT502817
EHUMC-2230	<i>C. cliensdentata_2230</i>	Cistierna	León	Spain	30T 326006 4743483	1094	01/11/2015	MT495657	MT508865	MT502866	MT502816
EHUMC-2231	<i>C. cantabroccidentalis_2231</i>	Valporquero de Torio	León	Spain	30T 291320 4753858	1394	10/10/2016	MT495659	MT508867		MT502817
EHUMC-2232	<i>C. cantabroccidentalis_2232</i>	Pico Polvoredo, Correcillas	León	Spain	30T 297356 4752402	1971	01/06/2013	MT495660	MT508868	MT502867	MT502818
EHUMC-2233	<i>C. cantabroccidentalis_2233</i>	Pico Polvoredo, Correcillas	León	Spain	30T 297023 4753751	1633	01/06/2013	MT495661	MT508869	MT502868	MT502819
EHUMC-2234	<i>C. cantabroccidentalis_2234</i>	Pontedo	León	Spain	30T 290500 4760642	1178	10/10/2016	MT495662	MT508870		MT502820
EHUMC-2235	<i>C. cantabroccidentalis_2235</i>	Caldas de Luna	León	Spain	30T 266143 4757154	1240	10/10/2016	MW517929	MW522860		MW522737
EHUMC-2236	<i>C. kobeltioides_2236</i>	Poncebos	Asturias	Spain	30T 351452 4791257	254	10/06/2017	MT495687	MT508894	MT502881	MT502843
EHUMC-2237	<i>C. kobelti ordanensis_2237</i>	Tielve - Sotres	Asturias	Spain	30T 357232 4789049	853	20/09/2008	MT495672	MT508876		MT502826
EHUMC-2238	<i>C. kobelti ordanensis_2238</i>	Bulnes	Asturias	Spain	30T 352242 4788528	653	22/04/2014	MT495673	MT508877		MT502827
EHUMC-2239	<i>C. kobelti ordanensis_2239</i>	Portillo de Lunada	Burgos	Spain	30T 447823 4780259	1300	4/05/2011	MT495674	MT508878		MT502828
EHUMC-2240	<i>C. kobelti ordanensis_2240</i>	Collados de Asón, Hondojoán	Cantabria	Spain	30T 451587 4783373	898	16/09/2013	MT495675	MT508879	MT502873	MT502829
EHUMC-2241	<i>C. kobelti ordanensis_2241</i>	Urdón	Cantabria	Spain	30T 367185 4791575	170	31/10/2011	MT495676	MT508880	MT502874	MT502830
EHUMC-2242	<i>C. kobelti ordanensis_2242</i>	Lebeña	Cantabria	Spain	30T 370501 4785607	209	31/10/2011	MT495677	MT508881	MT502875	MT502831
EHUMC-2243	<i>C. kobelti ordanensis_2243</i>	Anboto	Bizkaia	Spain	30T 532173 4770990	1219	31/10/2015	MT495679	MT508883	MT502876	MT502833
EHUMC-2244	<i>C. kobelti kobelti_2244</i>	Peñamayor	Asturias	Spain	30T 296849 4796838	1037	13/05/2013	MT495680	MT508884		MT502834
EHUMC-2245	<i>C. kobelti kobelti_2245</i>	Corigos, Cangas de Onís	Asturias	Spain	30T 326623 4795685	126	31/10/2011	MT495681	MT508885	MT502877	MT502835
EHUMC-2246	<i>C. kobelti kobelti_2246</i>	Ruta de las Xanas	Asturias	Spain	30T 257550 4795401	355	22/06/2013	MT495682	MT508886	MT502878	MT502836
EHUMC-2247	<i>C. lusitanica_2247</i>	Ruínas de Conimbriga	Coimbra	Portugal	29T 543439 4438930	117	24/06/2013	MT495700	MT508904		MT502853
EHUMC-2248	<i>C. lusitanica_2248</i>	Vale da Couda, Bouxinhas	Leiria	Portugal	29S 548461 4410278	257	24/06/2013	MT495701	MT508905	MT502889	MT502854
EHUMC-2249	<i>C. lusitanica_2249</i>	Sesimbra	Estremadura	Portugal	29S 490680 4255913	218	01/02/2002	MT495702	MT508906	MT502890	MT502855
EHUMC-2250	<i>C. avenacea_2250</i>	Inurzun	Navarra	Spain	30T 595686 4753354	483	31/10/2012	MT495636	MT508844		MT502796
EHUMC-2251	<i>C. avenacea_2251</i>	Aralar	Navarra	Spain	30T 584631 4754521	960	04/07/2015	MT495637	MT508845		MT502797
EHUMC-2252	<i>C. avenacea_2252</i>	Dientes del Quijar, Camporrobles	Valencia	Spain	30S 637376 4387083	986	15/06/2012	MT495638	MT508846		MT502798
EHUMC-2253	<i>C. avenacea_2253</i>	Portell de Cosp, Cardó	Tarragona	Spain	31T 296590 4536947	648	09/06/2012	MT495639	MT508847		MT502799
EHUMC-2254	<i>C. avenacea_2254</i>	Berdejo	Zaragoza	Spain	30T 587598 4602060	970	31/10/2012	MT495640	MT508848		MT502800
EHUMC-2255	<i>C. avenacea_2255</i>	Castell Carlins, La Mola	Barcelona	Spain	31T 418210 4610370	1093	11/05/2012	MT495641	MT508849	MT502863	MT502801
EHUMC-2256	<i>C. cf. farinesti_2256</i>	Gombreny-Montgrony	Girona	Spain	31T 423320 4678144	977	07/08/2012	MW517868			
EHUMC-2257	<i>C. cf. farinesti_2257</i>	Navès	Lleida	Spain	31T 387489 4651020	594	09/10/2011	MW517899			
EHUMC-2258	<i>C. dertaeusensis_2258</i>	Canal de Mij, La Mola	Lleida	Spain	31T 320692 4553150	758	11/05/2012	MW517916			
EHUMC-2259	<i>C. guiraoensis_2259</i>	Embalse de Talave	Albacete	Spain	30S 598914 4262899	516	20/10/2004	MW517978			
EHUMC-2260	<i>C. guiraoensis_2260</i>	Calasparra	Murcia	Spain	30S 616359 4231963	390	19/04/2005	MW517975			
EHUMC-2261	<i>C. ingae_2261</i>	Barranco del Tormo, Onil	Alicante	Spain	30S 701178 4278290	817	20/12/2011	MW517951			

Supplementary Material S2. List of primers used for each *locus* including primer sequences, bibliographic references and annealing temperatures (°C).

Gene	Primer	Sequence	Reference	T (°C)
<i>COI</i>	LCO1490 (5')	5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3'	Folmer <i>et al.</i> (1994)	55.5
	LCO2 (5')	5'-TTTCNACTAACCATAAARGATATTGG-3'	Van Riel <i>et al.</i> (2005)	
	HCO2198 (3')	5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3'	Folmer <i>et al.</i> (1994)	
<i>16S</i> rRNA	16Scs1 (5')	5'-AAACATAACCTTTTGCATAATGG-3'	Chiba (1999)	55.5
	16Scs2 (3')	5'-AGAAACTGACCTGGCTTACG-3'	Chiba (1999)	
<i>ITS1</i>	ITS1L (5')	5'-TCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGAT-3'	Hillis and Dixon (1991)	55.0
	58C (3')	5'-TCCGTTCAAGATATCGATGTTCAA-3'	Hillis and Dixon (1991)	
<i>ITS2</i>	LSU-1 (5')	5'-CTAGCTGCGAGAATTAATGTGA-3'	Wade <i>et al.</i> (2006)	56.0
	LSU-3 (3')	5'-ACTTTCCTCACCAGTACTTG-3'	Wade <i>et al.</i> (2006)	

Supplementary Material S3. Gen partition determined for each dataset including alignment length, number of taxa, selected evolutionary model, base frequencies and parsimony informative sites for each gene fragment.

Dataset	Gen partition	Length	Taxa	Evolutionary model	Base frequencies				Parsimony informative sites
					T	C	A	G	
<i>COI</i>	<i>COI</i> codon 1	1-570/3	243	TrN + G	38	18	25	19	250
	<i>COI</i> codon 2	2-570/3		TPM1uf + I	31	13	30	26	
	<i>COI</i> codon 3	3-570/3		GTR + G	19	9	36	36	
<i>Multilocus</i>	<i>COI</i> codon 1	1-621/3	169	TrN + G	30	14	28	28	258
	<i>COI</i> codon 2	2-621/3		TPM1uf + I	45	22	13	20	
	<i>COI</i> codon 3	3-621/3		GTR + G	45	8	33	13	
	<i>16S</i>	1050	167	HKY + I + G	35	12	37	16	527
	<i>ITS1 / ITS2</i>	752 / 590	76/163	HKY + G	21	30	18	31	268
	<i>5.8S-3' / 5.8S-5'</i>	57 / 54	76/163	JC	17	33	13	37	11
<i>28S</i>	323	163	JC	19	26	24	31	5	

Supplementary Material S4. Information on Stacey's analyses: a) initial groupings used for each main clade and b) delimitation results for the 10 best schemes obtained for each main clade.

a) Initial groupings

Samples	Group
C2	
<i>C. spec. 1_2151 / C. spec. 1_2152</i>	G1
<i>C. spec. 5_2105</i>	G2
<i>C. spec. 5_2103 / C. spec. 5_2104</i>	G3
<i>C. spec. 6_2120 / C. spec. 6_2119 / C. spec. 6_2121</i>	G4
<i>C. arigonis_2138</i>	G5
<i>C. arigonis_2140 / C. arigonis_2139</i>	G6
<i>C. arigonis_2144</i>	G7
<i>C. arigonis_2141 / C. arigonis_2142</i>	G8
<i>C. arigonis_2145</i>	G9
<i>C. ascendens_2114 / C. ascendens_2112 / C. ascendens_2113</i>	G10
<i>C. ascendens_2116 / C. ascendens_2115</i>	G11
<i>C. ascendens_2110</i>	G12
<i>C. ascendens_2107</i>	G13
<i>C. ascendens_2111</i>	G14
<i>C. ascendens_2108 / C. ascendens_2109</i>	G15
<i>C. ascendens_2111</i>	G16
<i>C. dertosensis_2143</i>	G17
<i>C. dertosensis_2137 / C. dertosensis_2136</i>	G18
<i>C. dertosensis_2134 / C. dertosensis_2133</i>	G19
<i>C. dertosensis_2150</i>	G20
<i>C. dertosensis_2148 / C. cf. farinesii_2149</i>	G21
<i>C. dertosensis_2147</i>	G22
<i>C. farinesii s. str._2101 / C. farinesii s. str._2102</i>	G23
<i>C. farinesii s. str._2096</i>	G24
<i>C. farinesii s. str._2099</i>	G25
<i>C. cf. farinesii_2146</i>	G26
<i>C. farinesii s. str._2100</i>	G27
<i>C. farinesii s. str._2097</i>	G28
<i>C. cf. farinesii_2118</i>	G29
<i>C. cf. farinesii_2132</i>	G30
<i>C. cf. farinesii_2094</i>	G31
<i>C. m. massotiana_2125</i>	G32
<i>C. m. massotiana_2130 / C. m. sexplicata_2131 / C. m. m._2128 / C. m. m._2129</i>	G33
<i>C. m. sexplicata_2127 / C. m. massotiana_2126</i>	G34
<i>C. m. massotiana_2122 / C. m. sexplicata_2123</i>	G35
<i>C. m. massotiana_2117</i>	G36
<i>C. m. sexplicata_2124</i>	G37
<i>C. spec. A_2093</i>	G38
<i>C. spec. A_2091 / C. spec. A_2092</i>	G39
C3	
<i>C. spec. 2_2154 / C. spec. 2_2153</i>	G1
<i>C. spec. 3_2162 / C. spec. 3_2163</i>	G2
<i>C. spec. 4_2174 / C. spec. 4_2173 / C. spec. 4_2175</i>	G3
<i>C. aguilari_2158</i>	G4
<i>C. aguilari_2161 / C. aguilari_2160</i>	G5
<i>C. aguilari_2159</i>	G6
<i>C. arigonoides_2181 / C. arigonoides_2180</i>	G7
<i>C. gasulli_2201</i>	G8
<i>C. gasulli_2202</i>	G9
<i>C. gasulli_2203</i>	G10

<i>C. granatensis_2172</i> / <i>C. granatensis_2171</i>	G11
<i>C. granatensis_2165</i> / <i>C. granatensis_2166</i>	G12
<i>C. granatensis_2168</i> / <i>C. granatensis_2167</i>	G13
<i>C. granatensis_2170</i> / <i>C. granatensis_2169</i>	G14
<i>C. guiraoensis_2176</i> / <i>C. guiraoensis_2177</i>	G15
<i>C. ingae_2195</i> / <i>C. ingae_2197</i> / <i>C. ingae_2196</i>	G16
<i>C. marjae_2183</i> / <i>C. marjae_2182</i> / <i>C. marjae_2184</i>	G17
<i>C. pseudavenacea_2194</i> / <i>C. pseudavenacea_2193</i>	G18
<i>C. soleri_2157</i> / <i>C. soleri_2155</i> / <i>C. soleri_2156</i>	G19
<i>C. spec. C_2179</i> / <i>C. spec. C_2178</i>	G20
<i>C. spec. B_2164</i>	G21
<i>C. spec. D_2186</i> / <i>C. spec. D_2185</i>	G22
<i>C. spec. E_2188</i> / <i>C. spec. E_2189</i> / <i>C. spec. E_2187</i> / <i>C. spec. E_2190</i>	G23
<i>C. spec. F_2191</i> / <i>C. spec. F_2192</i>	G24
<i>C. spec. G_2199</i> / <i>C. spec. G_2198</i>	G25
<i>C. spec. G_2200</i>	G26
<i>C. spec. H_2204</i>	G27

C4

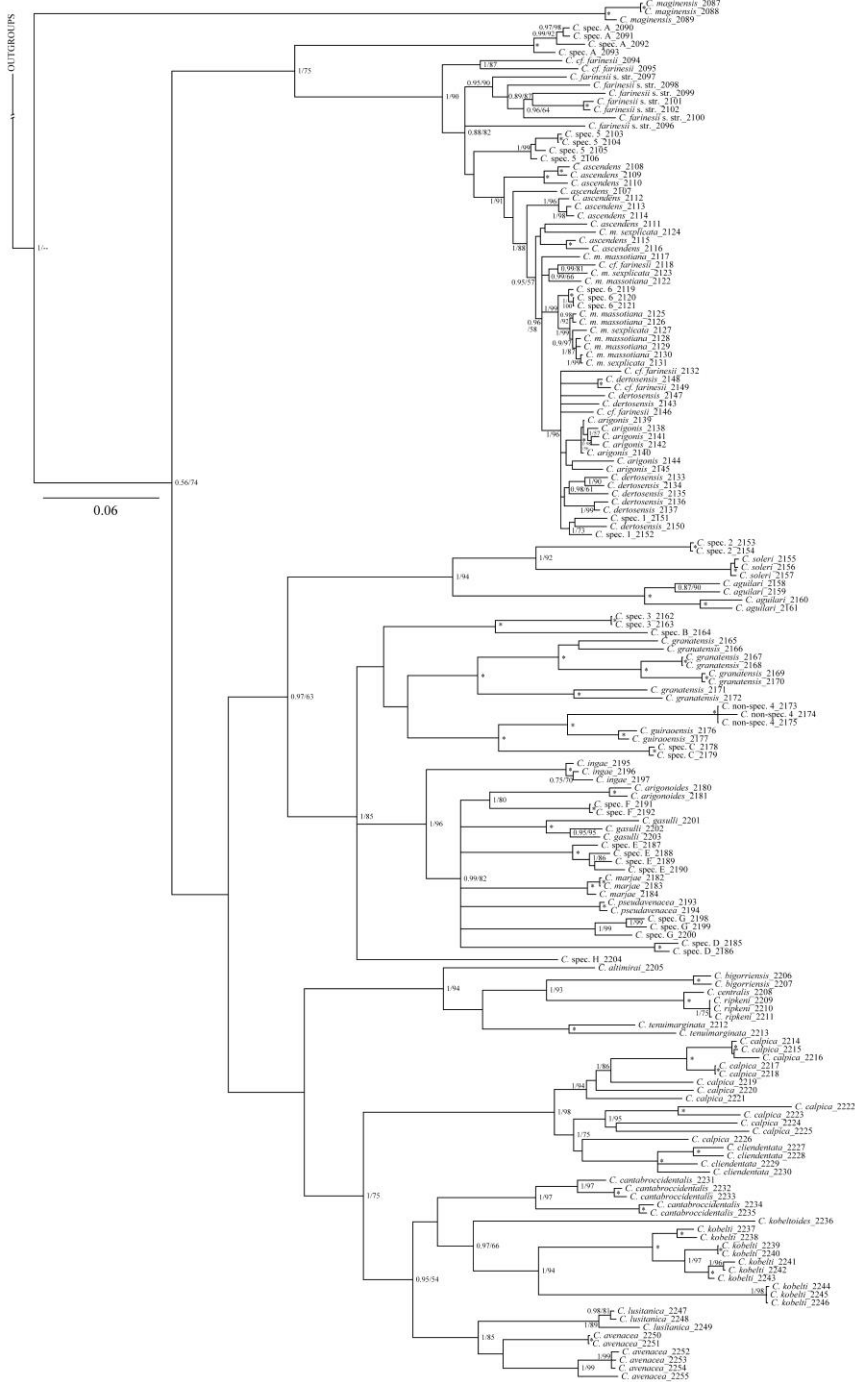
<i>C. altimirai_2205</i>	G1
<i>C. bigorriensis_2206</i>	G2
<i>C. bigorriensis_2207</i>	G3
<i>C. centralis_2208</i>	G4
<i>C. ripkeni_2209</i>	G5
<i>C. ripkeni_2210</i>	G6
<i>C. ripkeni_2211</i>	G7
<i>C. tenuimarginata_2212</i>	G8
<i>C. tenuimarginata_2213</i>	G9

C5

<i>C. avenacea_2250</i> / <i>C. avenacea_2251</i>	G1
<i>C. avenacea_2252</i>	G2
<i>C. avenacea_2255</i>	G3
<i>C. avenacea_2254</i>	G4
<i>C. avenacea_2253</i>	G5
<i>C. calpica_2216</i> / <i>C. calpica_2214</i> / <i>C. calpica_2215</i>	G6
<i>C. calpica_2219</i>	G7
<i>C. calpica_2220</i>	G8
<i>C. calpica_2217</i> / <i>C. calpica_2218</i>	G9
<i>C. calpica_2222</i> / <i>C. calpica_2223</i>	G10
<i>C. calpica_2224</i>	G11
<i>C. calpica_2221</i>	G12
<i>C. calpica_2225</i>	G13
<i>C. calpica_2226</i>	G14
<i>C. cliendentata_2230</i> / <i>C. cliendentata_2229</i>	G15
<i>C. cliendentata_2228</i> / <i>C. cliendentata_2227</i>	G16
<i>C. kobeltoides_2236</i>	G17
<i>C. kobelti_2237</i> / <i>C. kobelti_2243</i>	G18
<i>C. kobelti_2240</i> / <i>C. kobelti_2239</i>	G19
<i>C. kobelti_2241</i>	G20
<i>C. kobelti_2244</i>	G21
<i>C. kobelti_2238</i>	G22
<i>C. kobelti_2245</i> / <i>C. kobelti_2246</i>	G23
<i>C. lusitanica_2247</i> / <i>C. lusitanica_2248</i>	G24
<i>C. kobelti_2242</i>	G25
<i>C. lusitanica_2249</i>	G26
<i>C. spec. I_2231</i>	G27
<i>C. spec. I_2235</i> / <i>C. spec. I_2234</i>	G28
<i>C. spec. I_2232</i> / <i>C. spec. I_2233</i>	G29

Supplementary Material S5. Specimen composition of the putative species tested with BPP.

C3		C1		C4		C5	
Initial groupings	Specimens	Initial groupings	Specimens	Initial groupings	Specimens	Initial groupings	Specimens
C. <i>formica</i>	C. spec. 3 2099	C. spec. 2 2153	C. <i>formica</i>	C. <i>formica</i>	C. <i>formica</i>	C. <i>calpica</i>	C. <i>calpica</i> 2311
	C. spec. A 2091	C. spec. A 2154	C. <i>formica</i>	C. <i>formica</i>	C. <i>calpica</i> a	C. <i>calpica</i> 2315	C. <i>calpica</i> 2316
	C. spec. A 2092	C. <i>calpica</i> 2154	C. <i>formica</i>	C. <i>formica</i>	C. <i>calpica</i> b	C. <i>calpica</i> 2317	C. <i>calpica</i> 2318
	C. spec. A 2093	C. <i>calpica</i> 2157	C. <i>formica</i>	C. <i>formica</i>	C. <i>calpica</i> c	C. <i>calpica</i> 2319	C. <i>calpica</i> 2320
	C. <i>formica</i> s. str. 2094	C. <i>apollari</i> 2158	C. <i>centralis</i> s. C. <i>repleti</i>	C. <i>centralis</i> s. C. <i>repleti</i>	C. <i>calpica</i> d	C. <i>calpica</i> 2321	C. <i>calpica</i> 2322
	C. <i>formica</i> s. str. 2096	C. <i>apollari</i> 2159	C. <i>transmarginata</i> a	C. <i>transmarginata</i> 2160	C. <i>calpica</i> e	C. <i>calpica</i> 2323	C. <i>calpica</i> 2324
	C. <i>formica</i> s. str. 2097	C. <i>apollari</i> 2160	C. <i>transmarginata</i> b	C. <i>transmarginata</i> 2161	C. <i>calpica</i> f	C. <i>calpica</i> 2325	C. <i>calpica</i> 2326
	C. <i>formica</i> s. str. 2098	C. <i>apollari</i> 2161	C. <i>transmarginata</i> a	C. <i>transmarginata</i> 2162	C. <i>calpica</i> g	C. <i>calpica</i> 2327	C. <i>calpica</i> 2328
	C. <i>formica</i> s. str. 2099	C. spec. 3 2162	C. spec. 3 2163	C. spec. 3 2163	C. <i>calpica</i> h	C. <i>calpica</i> 2329	C. <i>calpica</i> 2330
	C. <i>formica</i> s. str. 2100	C. spec. B 2164	C. spec. B 2164	C. spec. B 2164	C. <i>calpica</i> i	C. <i>calpica</i> 2331	C. <i>calpica</i> 2332
	C. <i>formica</i> s. str. 2101	C. <i>grammatris</i> a	C. <i>grammatris</i> 2165	C. <i>grammatris</i> 2165	C. <i>calpica</i> j	C. <i>calpica</i> 2333	C. <i>calpica</i> 2334
	C. <i>formica</i> s. str. 2102	C. <i>grammatris</i> b	C. <i>grammatris</i> 2166	C. <i>grammatris</i> 2166	C. <i>calpica</i> k	C. <i>calpica</i> 2335	C. <i>calpica</i> 2336
C. spec. 5 2103	C. <i>grammatris</i> c	C. <i>grammatris</i> 2167	C. <i>grammatris</i> 2167	C. <i>clendaniata</i>	C. <i>clendaniata</i> 2337	C. <i>clendaniata</i> 2338	
C. spec. 5 2104	C. <i>grammatris</i> d	C. <i>grammatris</i> 2168	C. <i>grammatris</i> 2168	C. <i>clendaniata</i>	C. <i>clendaniata</i> 2339	C. <i>clendaniata</i> 2340	
C. spec. 5 2105	C. <i>grammatris</i> e	C. <i>grammatris</i> 2170	C. <i>grammatris</i> 2170	C. <i>cantharoccidentalis</i>	C. <i>cantharoccidentalis</i> 2341	C. <i>cantharoccidentalis</i> 2342	
C. <i>acandena</i> 3107	C. <i>grammatris</i> f	C. <i>grammatris</i> 2172	C. <i>grammatris</i> 2172	C. <i>cantharoccidentalis</i>	C. <i>cantharoccidentalis</i> 2343	C. <i>cantharoccidentalis</i> 2344	
C. <i>acandena</i> 3108	C. spec. 4	C. spec. 4 2173	C. spec. 4 2173	C. <i>labellata</i>	C. <i>labellata</i> 2345	C. <i>labellata</i> 2346	
C. <i>acandena</i> 3109	C. spec. B	C. spec. 4 2174	C. spec. 4 2174	C. <i>labellata</i> a	C. <i>labellata</i> 2347	C. <i>labellata</i> 2348	
C. <i>acandena</i> 3110	C. <i>gurnosensis</i>	C. spec. 4 2175	C. spec. 4 2175	C. <i>labellata</i> b	C. <i>labellata</i> 2349	C. <i>labellata</i> 2350	
C. <i>acandena</i> 3111	C. <i>gurnosensis</i>	C. <i>gurnosensis</i> 2176	C. <i>gurnosensis</i> 2176	C. <i>labellata</i> c	C. <i>labellata</i> 2351	C. <i>labellata</i> 2352	
C. <i>acandena</i> 3112	C. spec. C	C. spec. C 2178	C. spec. C 2178	C. <i>labellata</i> d	C. <i>labellata</i> 2353	C. <i>labellata</i> 2354	
C. <i>acandena</i> 3113	C. <i>argemoides</i>	C. <i>argemoides</i> 2180	C. <i>argemoides</i> 2180	C. <i>labellata</i> e	C. <i>labellata</i> 2355	C. <i>labellata</i> 2356	
C. <i>acandena</i> 3114	C. <i>argemoides</i>	C. <i>argemoides</i> 2181	C. <i>argemoides</i> 2181	C. <i>labellata</i> f	C. <i>labellata</i> 2357	C. <i>labellata</i> 2358	
C. <i>acandena</i> 3115	C. <i>marjiae</i>	C. <i>marjiae</i> 2183	C. <i>marjiae</i> 2183	C. <i>labellata</i> g	C. <i>labellata</i> 2359	C. <i>labellata</i> 2360	
C. <i>acandena</i> 3116	C. <i>marjiae</i>	C. <i>marjiae</i> 2184	C. <i>marjiae</i> 2184	C. <i>labellata</i> h	C. <i>labellata</i> 2361	C. <i>labellata</i> 2362	
C. <i>acandena</i> 3117	C. spec. D	C. spec. D 2185	C. spec. D 2185	C. <i>labellata</i> i	C. <i>labellata</i> 2363	C. <i>labellata</i> 2364	
C. <i>acandena</i> 3118	C. spec. D	C. spec. D 2186	C. spec. D 2186	C. <i>labellata</i> j	C. <i>labellata</i> 2365	C. <i>labellata</i> 2366	
C. <i>acandena</i> 3119	C. spec. E	C. spec. E 2187	C. spec. E 2187	C. <i>labellata</i> k	C. <i>labellata</i> 2367	C. <i>labellata</i> 2368	
C. <i>acandena</i> 3120	C. spec. E	C. spec. E 2188	C. spec. E 2188	C. <i>labellata</i> l	C. <i>labellata</i> 2369	C. <i>labellata</i> 2370	
C. <i>acandena</i> 3121	C. spec. F	C. spec. F 2189	C. spec. F 2189	C. <i>labellata</i> m	C. <i>labellata</i> 2371	C. <i>labellata</i> 2372	
C. <i>acandena</i> 3122	C. spec. F	C. spec. F 2190	C. spec. F 2190	C. <i>labellata</i> n	C. <i>labellata</i> 2373	C. <i>labellata</i> 2374	
C. <i>acandena</i> 3123	C. spec. F	C. spec. F 2191	C. spec. F 2191	C. <i>labellata</i> o	C. <i>labellata</i> 2375	C. <i>labellata</i> 2376	
C. <i>acandena</i> 3124	C. <i>paradavonca</i>	C. <i>paradavonca</i> 2193	C. <i>paradavonca</i> 2193	C. <i>labellata</i> p	C. <i>labellata</i> 2377	C. <i>labellata</i> 2378	
C. <i>acandena</i> 3125	C. <i>paradavonca</i>	C. <i>paradavonca</i> 2194	C. <i>paradavonca</i> 2194	C. <i>labellata</i> q	C. <i>labellata</i> 2379	C. <i>labellata</i> 2380	
C. <i>acandena</i> 3126	C. <i>roque</i>	C. <i>roque</i> 2195	C. <i>roque</i> 2195	C. <i>labellata</i> r	C. <i>labellata</i> 2381	C. <i>labellata</i> 2382	
C. <i>acandena</i> 3127	C. <i>roque</i>	C. <i>roque</i> 2196	C. <i>roque</i> 2196	C. <i>labellata</i> s	C. <i>labellata</i> 2383	C. <i>labellata</i> 2384	
C. <i>acandena</i> 3128	C. <i>roque</i>	C. <i>roque</i> 2197	C. <i>roque</i> 2197	C. <i>labellata</i> t	C. <i>labellata</i> 2385	C. <i>labellata</i> 2386	
C. <i>acandena</i> 3129	C. spec. G	C. spec. G 2198	C. spec. G 2198	C. <i>labellata</i> u	C. <i>labellata</i> 2387	C. <i>labellata</i> 2388	
C. <i>acandena</i> 3130	C. spec. G	C. spec. G 2199	C. spec. G 2199	C. <i>labellata</i> v	C. <i>labellata</i> 2389	C. <i>labellata</i> 2390	
C. <i>acandena</i> 3131	C. <i>geraldi</i>	C. <i>geraldi</i> 2201	C. <i>geraldi</i> 2201	C. <i>labellata</i> w	C. <i>labellata</i> 2391	C. <i>labellata</i> 2392	
C. <i>acandena</i> 3132	C. <i>geraldi</i>	C. <i>geraldi</i> 2202	C. <i>geraldi</i> 2202	C. <i>labellata</i> x	C. <i>labellata</i> 2393	C. <i>labellata</i> 2394	
C. <i>acandena</i> 3133	C. spec. H	C. spec. H 2203	C. spec. H 2203	C. <i>labellata</i> y	C. <i>labellata</i> 2395	C. <i>labellata</i> 2396	
C. <i>acandena</i> 3134	C. spec. H	C. spec. H 2204	C. spec. H 2204	C. <i>labellata</i> z	C. <i>labellata</i> 2397	C. <i>labellata</i> 2398	
C. <i>acandena</i> 3135							
C. <i>acandena</i> 3136							
C. <i>acandena</i> 3137							
C. <i>acandena</i> 3138							
C. <i>acandena</i> 3139							
C. <i>acandena</i> 3140							
C. <i>acandena</i> 3141							
C. <i>acandena</i> 3142							
C. <i>acandena</i> 3143							
C. <i>acandena</i> 3144							
C. <i>acandena</i> 3145							
C. <i>acandena</i> 3146							
C. <i>acandena</i> 3147							
C. <i>acandena</i> 3148							
C. <i>acandena</i> 3149							
C. <i>acandena</i> 3150							
C. <i>acandena</i> 3151							
C. <i>acandena</i> 3152							



Supplementary Material S6. Phylogenetic reconstruction obtained from the Mitochondrial Phylogenetic tree (*COI* + *16S* gene fragments). Numbers on the nodes correspond to BI posterior probabilities and ML bootstrap values, respectively. Fully supported nodes are marked with an asterisk.



Supplementary Material S7. Phylogenetic reconstruction obtained from the Nuclear Phylogenetic tree (5.8S-ITS1 + 5.8S-ITS2-28S gene fragments). Numbers on the nodes correspond to BI posterior probabilities and ML bootstrap values, respectively. Fully supported nodes are marked with an asterisk.

Supplementary Material S8. Number of groups obtained for different prior maximal distances (P) in ABGD. Selected result is highlighted in grey.

P	Groups
0.0010	115
0.0017	115
0.0027	115
0.0046	115
0.0077	114
0.0129	90
0.0215	49
0.0359	23
0.0599	1

Supplementary Material S9. *Chondrina* species names after Gittenberger (1973) and Kokshoorn and Gittenberger (2010). The new proposal based on the current study is also included.

Gittenberger 1973	Kokshoorn & Gittenberger 2010	Current study and Somoza-Valdeomillos <i>et al.</i> 2021
	<i>C. agulari</i> Altimira, 1967	<i>C. agulari</i> Altimira, 1967
<i>C. altimirai</i> Gittenberger, 1973	<i>C. altimirai</i> Gittenberger, 1973	<i>C. altimirai</i> Gittenberger, 1973
<i>C. farinesii arigonis</i> (Rossmässler, 1859)	<i>C. arigonis</i> (Rossmässler, 1859)	<i>C. farinesii arigonis</i> (Rossmässler, 1859)
	<i>C. arigonoides</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010	<i>C. arigonoides</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
<i>C. ascendens</i> (Westerlund, 1878)	<i>C. ascendens</i> (Westerlund, 1878)	<i>C. farinesii ascendens</i> (Westerlund, 1878)
<i>C. avenacea</i> (Bruguière, 1792)	<i>C. avenacea</i> (Bruguière, 1792)	<i>C. avenacea</i> (Bruguière, 1792)
<i>C. bigorriensis</i> (Des Moulins, 1835)	<i>C. bigorriensis</i> (Des Moulins, 1835)	<i>C. bigorriensis</i> (Des Moulins, 1835)
<i>C. calpica</i> (Westerlund, 1872)	<i>C. calpica</i> (Westerlund, 1872)	<i>C. calpica</i> (Westerlund, 1872)
		<i>C. cantabroccidentalis</i> Somoza-Valdeomillos & Vázquez-Sanz 2021
<i>C. centralis</i> (Fagot, 1891)	<i>C. centralis</i> (Fagot, 1891)	<i>C. centralis</i> (Fagot, 1891)
	<i>C. dertosensis</i> (Bofill, 1886)	<i>C. farinesii arigonis</i> (Rossmässler, 1859)
<i>C. farinesii</i> (Des Moulins, 1835)	<i>C. farinesii</i> (Des Moulins, 1835)	<i>C. farinesii</i> (Des Moulins, 1835)
<i>C. gasulli</i> Gittenberger, 1973	<i>C. gasulli</i> Gittenberger, 1973	<i>C. gasulli</i> Gittenberger, 1973
	<i>C. granatensis</i> Alonso, 1974	<i>C. granatensis</i> Alonso, 1974
	<i>C. guiraoensis</i> Pilsbry, 1918	<i>C. guiraoensis</i> Pilsbry, 1918
	<i>C. ingae</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010	<i>C. ingae</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
	<i>C. jumillensis</i> (L. Pfeiffer, 1853)	*
<i>C. kobelti cliendentata</i> Gittenberger, 1973	<i>C. cliendentata</i> Gittenberger, 1973	<i>C. cliendentata</i> Gittenberger, 1973
<i>C. kobelti</i> (Westerlund, 1887)	<i>C. kobelti</i> (Westerlund, 1887)	<i>C. kobelti</i> (Westerlund, 1887)
		<i>C. kobelti ordanensis</i> Pilsbry, 1918
<i>C. kobeltoides</i> Gittenberger, 1973	<i>C. kobeltoides</i> Gittenberger, 1973	<i>C. kobeltoides</i> Gittenberger, 1973
<i>C. lusitanica</i> (Pfeiffer, 1848)	<i>C. lusitanica</i> (Pfeiffer, 1848)	<i>C. lusitanica</i> (Pfeiffer, 1848)
	<i>C. maginensis</i> Arrébola & Gómez, 1998	<i>C. maginensis</i> Arrébola & Gómez, 1998
	<i>C. marjae</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010	<i>C. marjae</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
	<i>C. massotiana</i> (Bourguignat, 1863)	<i>C. farinesii massotiana</i> (Bourguignat, 1863)
<i>C. farinesii sexplicata</i> (Bofill, 1886)	<i>C. massotiana sexplicata</i> (Bofill, 1886)	
	<i>C. pseudavenacea</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010	<i>C. pseudavenacea</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
<i>C. ripkeni</i> Gittenberger, 1973	<i>C. ripkeni</i> Gittenberger, 1973	<i>C. centralis ripkeni</i> Gittenberger, 1973
	<i>C. soleri</i> Altimira, 1960	<i>C. soleri</i> Altimira, 1960
<i>C. tenuimarginata</i> (Des Moulins, 1835)	<i>C. tenuimarginata</i> (Des Moulins, 1835)	<i>C. tenuimarginata</i> (Des Moulins, 1835)
	<i>Chondrina</i> spec. 1	<i>C. farinesii</i> (Des Moulins, 1835)
	<i>Chondrina</i> spec. 2	<i>Chondrina</i> spec. 2
	<i>Chondrina</i> spec. 3	<i>Chondrina</i> spec. 3
	<i>Chondrina</i> spec. 4	<i>Chondrina</i> spec. 4?
	<i>Chondrina</i> spec. 5	<i>C. farinesii</i> (Des Moulins, 1835)
	<i>Chondrina</i> spec. 6	<i>C. farinesii massotiana</i> (Bourguignat, 1863)
		<i>Chondrina</i> spec. A
		<i>Chondrina</i> spec. B
		<i>Chondrina</i> spec. C
		<i>Chondrina</i> spec. D
		<i>Chondrina</i> spec. E
		<i>Chondrina</i> spec. F
		<i>Chondrina</i> spec. G
		<i>Chondrina</i> spec. H

* Not included in this study



CHAPTER IV. Discussion

Actualización taxonómica del género *Chondrina* Reichenbach, 1828 en la península ibérica, con la descripción de 11 nuevas especies y reinterpretación de la especie politípica *C. farinesii*

La propuesta de ordenación taxonómica que hemos seguido en este capítulo y las relaciones filogenéticas entre taxones, se han basado en los capítulos previos 1–3. Además, a la hora de delimitar los taxones con rango de especie y de subespecie, nos hemos basado en los resultados de los análisis de delimitación de especies de los capítulos 2 y 3. La metodología empleada para la obtención de las relaciones filogenéticas, basada en dos genes mitocondriales y dos nucleares, así como los distintos métodos de delimitación de especies (ABGD, Stacey, BPP) están extensamente expuestos en dichos capítulos. La Fig. 1 resume las relaciones filogenéticas obtenidas en el capítulo 3 de la presente Tesis para los 4 loci concatenados, colapsado para los siete grupos principales de *Chondrina*, y que denominamos: *maginensis*, *farinesii*, *soleri*, *granatensis* + *gasulli*, *tenuimarginata*, *kobelti* y *avenacea*. Los números que aparecen en los nodos reflejan las probabilidades a posteriori para los análisis de Inferencia Bayesiana (Bayesian Inference, BI) y los valores de soporte de los análisis de Máxima Verosimilitud (Maximum Likelihood, ML).

The proposed taxonomic arrangement followed in this chapter and the phylogenetic relationships between taxa are based on previous chapters 1–3. The methodology used to obtain the phylogenetic relationships, based on two mitochondrial and two nuclear genes, as well as the different methods of species delimitation (ABGD, Stacey, BPP) are extensively described in these chapters. Fig. 1 summarizes the phylogenetic relationships obtained in chapter 3 of the present Thesis for the 4 concatenated loci, collapsed for the seven main groups of *Chondrina*, and which we named: *maginensis*, *farinesii*, *soleri*, *granatensis* + *gasulli*, *tenuimarginata*, *kobelti* and *avenacea*. The numbers appearing at the nodes reflect the a posteriori probabilities for Bayesian Inference (BI) analyses and the support values for Maximum Likelihood (ML) analyses.

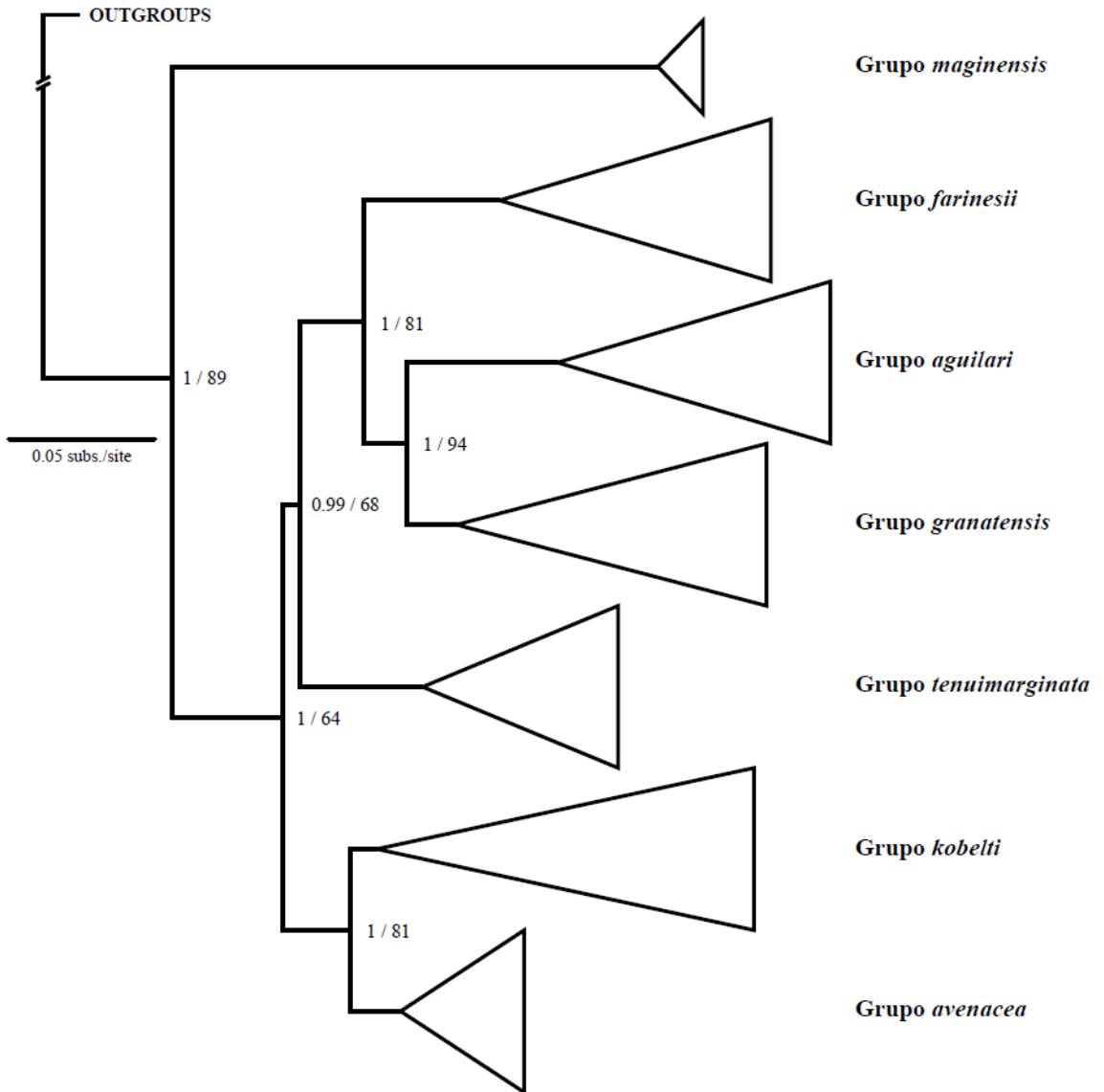


Figura 1. Reconstrucción filogenética modificada del capítulo 3 de la presente Tesis, para el árbol *multilocus* y obtenida por inferencia bayesiana. Los principales grupos se presentan colapsados. Los números en los nodos corresponden a las probabilidades a posteriori de BI y los valores de soporte de ML, respectivamente.

Para cada taxón se indican sus sinónimos, siempre que se hayan producido cambios con respecto a la obra de revisión de los Chondrinidae efectuada por Gittenberger (1973), que ha sido tomada como obra de referencia. En los casos en que la sinonimia se ajusta a la publicada por Gittenberger (1973) nos hemos limitado a indicarlo, evitando su repetición. Se expone una descripción de la concha, destacando las diferencias y semejanzas con especies similares y se define su área de distribución. De todas las especies tratadas, su descripción se acompaña de alguna fotografía de la concha.

Las conchas se fotografiaron utilizando una cámara digital acoplada a un microscopio estereoscópico de luz (S8APO de Leica Microsystems) y se procesaron con el paquete informático Leica LAS V3.7, que se utiliza para fusionar diversos planos focales. Los parámetros de la concha (altura, anchura y altura/anchura de apertura) se midieron utilizando el software del propio microscopio estereoscópico o un calibre de precisión.

El material utilizado proviene de las colecciones de moluscos terrestres conservadas en el Laboratorio de Zoología de la Universidad del País Vasco (UPV/EHU). Esta colección se ha ido enriqueciendo desde 2010 hasta 2021 con la recolección de nuevos ejemplares que han sido conservados en etanol al 96% para su utilización en estudios de secuenciación de ADN. Además, se ha contado con la colección de moluscos de *Chondrina* del Museu Valencià d'Història Natural de Valencia. Por otro lado, se han consultado las colecciones de moluscos terrestres del Museu de Ciències Naturals de Barcelona y del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid.

En la tabla 1 se presenta la nomenclatura utilizada en este trabajo, basada en los resultados discutidos en los capítulos 2 y 3. De todas las especies nuevas pendientes de descripción se ha seleccionado material tipo (holotipo y paratipos). Los códigos asignados por los museos para dicho material está pendiente de obtenerse a expensas de que la información de este capítulo esté aceptada para su publicación.

Tabla 1. Nomenclatura de las especies y subespecies de *Chondrina* utilizada en este trabajo.

Especies
<i>C. aguilar</i> Altimira, 1967
<i>C. altimirai</i> Gittenberger, 1973
<i>C. arigonoides</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
<i>C. avenacea</i> (Bruguère, 1792)
<i>C. bigorriensis</i> (Des Moulins, 1835)
<i>C. calpica</i> (Westerlund, 1872)
<i>C. cantabroccidentalis</i> Somoza-Valdeomillos & Vázquez-Sanz 2021
<i>C. centralis centralis</i> (Fagot, 1891)
<i>C. centralis ripkeni</i> Gittenberger, 1973
<i>C. cliendentata</i> Gittenberger, 1973
<i>C. farinesii arigonis</i> (Rossmässler, 1859)
<i>C. farinesii ascendens</i> (Westerlund, 1878)
<i>C. farinesii farinesii</i> (Des Moulins, 1835)
<i>C. farinesii massotiana</i> (Bourguignat, 1863)
<i>C. gasulli</i> Gittenberger, 1973
<i>C. granatensis</i> Alonso, 1974
<i>C. guiraoensis</i> Pilsbry, 1918
<i>C. ingae</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
<i>C. kobelti kobelti</i> (Westerlund, 1887)
<i>C. kobelti ordunensis</i> Pilsbry, 1918
<i>C. kobeltoides</i> Gittenberger, 1973
<i>C. lusitanica</i> (Pfeiffer, 1848)
<i>C. maginensis</i> Arrébola & Gómez, 1998
<i>C. marjae</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
<i>C. pseudavenacea</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
<i>C. soleri</i> Altimira, 1960
<i>C. tenuimarginata</i> (Des Moulins, 1835)
<i>C. spec. 1 sensu</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
<i>C. spec. 2 sensu</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
<i>C. spec. 3 sensu</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
<i>C. non-spec. 4</i>
<i>C. spec. 5 sensu</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
<i>C. spec. 6 sensu</i> Kokshoorn & Gittenberger, 2010
<i>C. spec. A</i>
<i>C. spec. B</i>
<i>C. spec. C</i>
<i>C. spec. D</i>
<i>C. spec. E</i>
<i>C. spec. F</i>
<i>C. spec. G</i>
<i>C. spec. H</i>

1. Sistemática de las especies del género *Chondrina* de la península ibérica

1.1 Grupo *maginensis*

Este grupo contiene únicamente a *C. maginensis*. La morfología de su concha se asemeja, en ciertos caracteres, a la de las especies de *Rupestrella* Monterosato, 1894 y, en ocasiones, se ha clasificado dentro de este género. Sin embargo, tras los estudios genéticos se ha ratificado su pertenencia al género *Chondrina* siendo el grupo hermano (Fig. 1) del resto de especies del género.

1.1.1 *Chondrina maginensis* Arrébola y Gómez, 1998

Chondrina maginensis J. Arrébola y B.J. Gómez, 1998, *Iberus*, 16 (2): 110; Figs. 1D, 2B.

Descripción (Figs. 6A-B): Concha muy esbelta, cónico-alargada no fusiforme, de color pardo claro. De 5,5 a 7,0 mm de altura y entre 1,8 y 2,0 mm de diámetro. Espira formada por vueltas muy convexas y provistas de cóstulas finas y regularmente distribuidas. Pared cervical ligeramente cóncava en su zona media. Ombligo relativamente ancho. Base de la concha redondeada. Desembocadura, en vista lateral, apenas oblicua al eje longitudinal de la concha.

Abertura ovalado-cuadrangular, en forma de U, con los bordes palatal y columelar sub-paralelos. Borde peristomal blanco, no engrosado, reflejado sólo de forma muy débil en las zonas palatal y basal y algo más ampliamente en la zona columelar. Borde palatal ligeramente cóncavo. Base de la boca redondeada. De los seis pliegues aperturales, únicamente el angular llega al borde peristomal. Pliegue angular corto y poco elevado, que puede dar lugar a un pequeño engrosamiento en su unión con el borde derecho de la abertura. Lamela parietal alta y sumergida, finalizando por debajo del extremo interno del pliegue angular. Lamela columelar de la misma altura que la parietal. Infracolumelar muy poco elevada. Ninguno de los pliegues columelares sobrepasa la columela hacia el

exterior. Palatal superior y palatal inferior cortos y muy separados entre sí. Sistema palatal fuertemente desplazado basalmente, de forma que el palatal inferior aparece en posición casi infrapalatal, enfrentado al infracolumelar. En ejemplares de dentición muy reducida, los pliegues palatales y el infracolumelar pueden ser muy débiles o incluso inexistentes.

Sus principales caracteres distintivos son, su forma cónico-alargada no fusiforme, sus cóstulas finas y regulares, y su abertura estrecha, ovalado-cuadrangular con el borde palatal ligeramente cóncavo. Los pliegues palatales están poco desarrollados y desplazados basalmente. También destaca lo reducido de su diámetro, ya que conchas con hasta 8 ½ vueltas no superan los 2,0 mm de diámetro; esto hace que la relación H/D sea la mayor de todo el género, con valores comprendidos entre 3,0 y 3,5. Las especies más cercanas morfológicamente son *Chondrina granatensis* y *Chondrina calpica calpica*, que son igualmente las más cercanas geográficamente. Comparte con ellas la fuerte escultura de la concha, la débil reflexión del peristoma y el desplazamiento basal de la dentición palatal, pero se diferencia fácilmente por la forma general de la concha.

Distribución geográfica. Especie endémica de Andalucía oriental, que presenta un área de distribución muy restringida. Habita en Sierra Mágina y sus estribaciones, en la provincia de Jaén (Arrébola and Gómez, 1998). Además, en el capítulo 3 de la presente Tesis se citan del mirador de La Atalaya, Zuheros, en Córdoba, a partir de ejemplares cedidos por J. S. Torres-Alba y F. Vázquez. Ambas poblaciones están separadas por una distancia de unos 90 km (Fig. 2). Las localidades donde ha sido encontrada están situadas a 600-800 m de altitud.

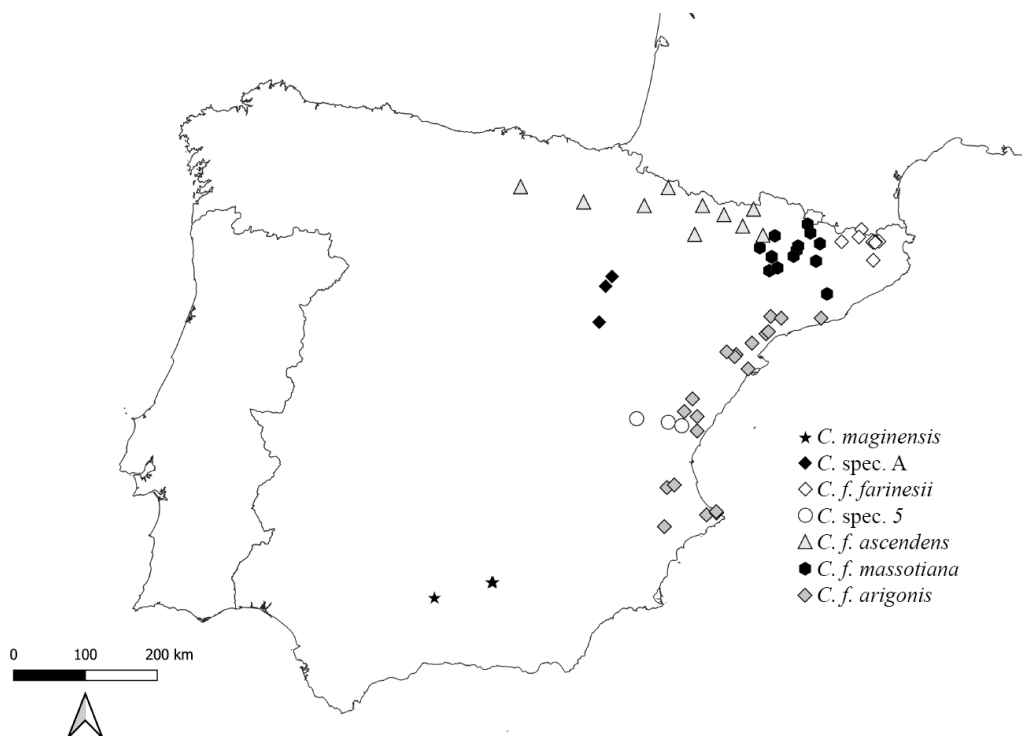


Figura 2. Mapa indicando la procedencia de los especímenes analizados de los grupos *maginensis* y *farinesii*.

1.2 Grupo *farinesii*

En la revisión de la familia Chondrinidae realizada por Gittenberger (1973), *C. farinesii* es considerada una especie polítipica, conteniendo tres subespecies: *C. f. arigonis*, *C. f. farinesii* y *C. f. sexplicata*. Posteriormente, (Alonso-Alonso, 1974) incorpora una cuarta subespecie: *C. f. granatensis*. Tradicionalmente, dentro de *C. f. farinesii* se han clasificado las poblaciones de *Chondrina* de dentición reducida. Tras los recientes estudios moleculares del género (Kokshoorn et al., 2010; capítulo 3 de la presente Tesis) queda patente que la reducción de los pliegues aperturales es un fenómeno que ha ocurrido varias veces en diferentes linajes en *Chondrina*, por lo que no debe usarse por sí sólo para la clasificación de las especies. Estos mismos estudios moleculares demuestran, además, que *Chondrina granatensis* no está relacionada con *C. farinesii*. Los estudios de

secuenciación del *COI* (Kokshoorn et al., 2010) recogen a *C. farinesii* como un grupo parafilético, relacionado muy estrechamente con *C. ascendens*, *C. massotiana sexplicata*, *C. dertosensis*, *C. arigonis* y *Chondrina* spec.1 (siguiendo la nomenclatura de Kokshoorn and Gittenberger, 2010). En el capítulo 3 de la presente Tesis, se incluyen poblaciones adicionales y nuevos genes mitocondriales y nucleares, obteniéndose tanto para el *COI* como para el estudio *multilocus* esta misma agrupación, en la que quedarían también recogidos los ejemplares analizados de *C. massotiana massotiana*. Por último, *Chondrina* spec. 5 y *Chondrina* spec. 6, caracterizadas únicamente por la morfología de la concha en Kokshoorn and Gittenberger (2010) quedan también incluidas dentro de esta gran agrupación monofilética.

Los diferentes análisis de delimitación de especies realizados en el capítulo 3 de la presente Tesis recogen a todos estos taxones como una única especie, por lo que no parece justificado seguir considerando a *C. arigonis*, *C. ascendens*, *C. dertosensis*, *C. farinesii* y *C. massotiana*, como especies distintas. En función de los nuevos datos genéticos, unidos a criterios morfológicos y biogeográficos, proponemos volver a la clasificación tradicional de considerar *C. farinesii* como una especie politípica, conteniendo varias subespecies, que pasarían a denominarse: *C. farinesii arigonis*, *C. f. ascendens*, *C. f. massotiana* y *C. f. farinesii*. Estos cuatro taxones presentan rangos de distribución propios (Fig. 2), si bien varios de ellos son altamente polimórficos en lo correspondiente a la morfología de la concha. Las escasas distancias genéticas existentes entre ellos, son un indicador de una reciente especiación, lo cual quedaría nomenclaturalmente resaltado por esta designación como subespecies. Por otro lado, En el capítulo 3 de la presente Tesis se identifica un quinto linaje bien diferenciado dentro de *C. farinesii*, que reúne ejemplares procedentes de Navajas en Castellón y de Sta. Cruz de Moyá en Cuenca, junto a ejemplares de *Chondrina* spec. 5 (siguiendo la nomenclatura de Kokshoorn and Gittenberger, 2010) de Bejís, en Castellón (Figs. 7A–D). Creemos necesario tener datos de más poblaciones de *C. farinesii* antes de crear nuevos taxones dentro de este complejo, pero estos ejemplares podrían constituir una subespecie diferente de las 4 aquí mencionadas. Sería también importante estudiar su relación con *C. f. arigonis* (forma *dertosensis*) con la que existe en localidades muy cercanas a las aquí mencionadas. La posible consideración de *C. f. dertosensis* y de *C. f. sexplicata* como subespecies propias, se discute en *C. f. arigonis* y *C. f. massotiana*, respectivamente.

Las poblaciones del morfo *farinesii*, situadas al sur del Valle medio del Ebro, en el Sistema Ibérico (Fig. 2), constituyen una especie diferente, tal y como lo demuestran los estudios genéticos y de delimitación de especies realizados en el capítulo 3 de la presente Tesis. Ha sido denominada como *C. spec. A* y se encuentra en proceso de publicación.

1.2.1 *Chondrina farinesii farinesii* (Des Moulins, 1835)

Pupa farinesii Des Moulins, 1835: 156. (*Locus typicus*: La Preste, Pyrénées-Orientales, Francia).

Pupa farinesii b *dentiens* Moquin-Tandon, 1856: 359. (*Locus typicus*: La Preste, Pyrénées Orientales, Francia).

? *Pupa microdon* Westerlund, 1887: 104. (*Locus typicus*: Montserrat, Barcelona, España).

Chondrina farinesii farinesii; Gittenberger, 1973 [part.]: 213.

Chondrina farinesii; Kokshoorn and Gittenberger, 2010 [part.]: 31.

Descripción (Figs. 6I-K): Concha cónica, ligeramente fusiforme, de color pardo claro u oscuro. Entre 4,2 a 7,9 mm de altura y con 1,8 a 3,0 mm de anchura. Espira formada por 5 $\frac{3}{4}$ a 8 $\frac{1}{4}$ vueltas fuertemente convexas y con estrías de distribución regular, o irregular. Última vuelta ligeramente aplanada o curvada, con la base no aquillada.

Abertura oval o redondeada, con el borde palatal ligeramente convexo o aplanado. Base de la concha redondeada, con el borde columelar dando paso de forma progresiva al borde basal. Peristoma blanco, ligeramente engrosado, no reflejado. Bordes superiores ligeramente convergentes. La armadura apertural consiste generalmente en un pequeño pliegue angular, poco elevado, con forma de pequeño callo blanquecino que se une al borde superior derecho del peristoma. Además, generalmente, aparece un diente columelar y, menos frecuentemente, uno parietal, estando ambos sumergidos y siendo de poca

envergadura, con el diente columelar algo más desarrollado. Menos comunes son los ejemplares totalmente desprovistos de pliegues aperturales.

Se diferencia de otras especies por presentar un peristoma poco o nada reflejado y apenas engrosado, y por poseer únicamente un pequeño pliegue angular y un columelar, que no siempre está presente. Se distingue de *C. f. ascendens* por tener una concha en promedio más pequeña y porque su boca es menos ancha y más redondeada, con el borde palatal más arqueado. *C. f. massotiana* presenta una concha cónico-alargada, mucho más esbelta y, generalmente, presenta pliegues angular, parietal y columelar. De las formas con peristoma engrosado y dentición apertural desarrollada (morfo *arigonis*) es muy fácilmente diferenciable. De las formas con dentición más reducida y peristoma menos engrosado de *C. f. arigonis* (morfo *dertosensis*) se distingue por la presencia en éstas de una estriación más notoria y regular y porque el peristoma siempre está algo engrosado. No obstante, *C. f. farinesii* es muy difícil de diferenciar morfológicamente de algunos ejemplares de dentición muy reducida y peristoma no engrosado de *C. f. arigonis*, recolectados en las provincias de Tarragona, Castellón y SE de Teruel.

Distribución geográfica: Esta subespecie se distribuye por el SE de Francia y NW de la península ibérica (Fig. 2). Según la filogenia mostrada en el capítulo 3 de la presente Tesis, las poblaciones de *C. f. farinesii* situadas en el norte de Girona, entre Beuda (comarca de La Garrotxa) y Camprodón (comarca de Ripollés), constituyen junto con los topotipos de La Preste en el sur de Francia una agrupación monofilética. Otras poblaciones de las comarcas catalanas de La Selva y Berguedá también pertenecen a esta subespecie, aunque los estudios moleculares no han podido recoger su monofilia. La distribución geográfica de este taxón puede estar más extendida por el interior de Cataluña y de esta forma consideramos, aunque con dudas, que el taxón nominal *Pupa microdon*, descrito del macizo de Montserrat podría pertenecer a esta subespecie, según se desprende del estudio morfológico del lectotipo. Hacia el norte se extiende ampliamente por el SE de Francia. Así, los ejemplares de Gorges de Galamús (Aude, Francia) quedan agrupados dentro del clado de *C. f. farinesii* en los estudios del COI (Kokshoorn and Gittenberger, 2010; capítulo 3 de la presente Tesis).

Comentarios: Kokshoorn and Gittenberger (2010) restringen el nombre *Chondrina farinesii* a las poblaciones de dentición reducida englobadas dentro

del filogrupo de *C. farinesii* y que se corresponden con las características conquiológicas expuestas aquí para este taxón. En el capítulo 3 de la presente Tesis se restringe aún más el nombre de *C. farinesii farinesii*. En ambas reconstrucciones filogenéticas, *C. f. farinesii* constituye un grupo parafilético.

1.2.2 *Chondrina farinesii ascendens* (Westerlund, 1878)

Pupa jumillensis var. *ascendens* Westerlund, 1878: 179. (*Locus typicus*: St. Béat, Haute Garonne, Francia).

Chondrina spec. 1; Gittenberger, 1973: 228.

Chondrina falkneri Gittenberger, 2002: 41. (*Locus typicus*: Gorge du Quiers Mort, 5 km SE de St. Laurent-du-Pont, cerca del Pic de Óeillette, Isère, Francia).

El resto de la sinonimia aparece recogida en Gittenberger (1973) para *C. ascendens*.

Descripción (Figs. 8A–D): Concha cónico-alargada, a veces ligeramente fusiforme, de color pardo oscuro. Entre 5,6 y 9,5 mm de altura y de 2,3 a 3,1 mm de diámetro. Espira formada por vueltas muy convexas, de estriación fina e irregular, pudiendo aparecer también conchas prácticamente lisas. Pared cervical bien curvada. Base de la concha no aquillada.

Abertura cuadrangular, con los bordes palatal y columelar sub-paralelos y la base bien redondeada. Peristoma engrosado de débil a fuertemente, aplanado, no reflejado. Armadura bucal muy fuertemente reducida, de forma que generalmente no existen más que un pequeño pliegue angular y otro columelar, pequeño y muy sumergido. En algunos ejemplares puede existir, además, un pliegue parietal. Los ejemplares de algunas poblaciones del norte de Huesca, (alto valle del Essera, Benasque y Escalles de Sopeira, en Nogueira Ribagorçana) presentan un peristoma muy engrosado y una dentición más desarrollada (Fagot, 1888; Gittenberger, 1973: fig 137; presente trabajo: Figs. 8A–B), donde además de unos pliegues angular, parietal y columelar prominentes, contienen un diente

infracolumelar, y dos pliegues palatales, palatal superior y palatal inferior con forma de lamelas bien desarrolladas o como débiles impresiones blanquecinas. Algunos ejemplares de *Escales de Sopeira* presentan también un infrapalatal y, menos frecuentemente, un suprapalatal.

Se distingue de otras especies ibéricas por lo reducido de su armadura bucal. De *C. f. farinesii*, se diferencia por su mayor tamaño y por su abertura menos redondeada, con los bordes palatal y columelar subparalelos, así como por tener los bordes superiores del peristoma menos convergentes. Además, en *C. f. farinesii*, el peristoma nunca está tan engrosado. *C. f. massotiana* y *C. f. arigonis* (morfo *dertosensis*) presentan generalmente un pliegue parietal, siendo la primera especie siempre más esbelta y la segunda teniendo una estriación de la concha más marcada y más regularmente distribuida.

Distribución geográfica. Especie ampliamente distribuida por la región pirenaico-cantábrica, habitando en ambas vertientes de Pirineos. En la norte se extiende desde el Valle de Aspe en Pyrénées Atlantiques hasta Ussat-les-Bains en Ariège (Gittenberger, 1973). En la vertiente sur está más extendida, teniendo su límite oriental en el Valle del Noguera Pallaresa, en Lleida (Bofill and Haas, 1920), y llegando a través de los valles pirenaicos y pre-pirenaicos de Huesca y Navarra hasta los Montes Vascos y La Rioja, por el oeste (Altonaga et al., 1994), con su extremo occidental situado en la Sierra de La Tesla, en el norte de Burgos. Desde el extremo oriental de Navarra, hasta el límite occidental de su área de distribución, aparece restringida a la vertiente mediterránea, estando por tanto ausente de la vertiente cantábrica (Fig. 2). No hemos encontrado esta especie en las Sierras de Gorbea, Urbía y Aralar (Montes Vascos), donde parece estar sustituida por *Chondrina centralis ripkeni*. Fuera de la península ibérica existen algunos núcleos poblacionales en la región de Grenoble y de Vercors, en Francia, separados de las poblaciones pirenaicas por más de 350km.

Comentarios: En la revisión del género *Chondrina* efectuada por Gittenberger (1973), este taxón ha sido considerado como una especie propia. Kokshoorn and Gittenberger (2010) llegan a la misma consideración en virtud de los estudios moleculares efectuados por Kokshoorn et al. (2010). Los análisis de secuenciación de un mayor número de muestras del complejo *C. farinesii*, junto con los diferentes análisis de delimitación de especies efectuados y mostrados en el

capítulo 3 de la presente Tesis, indican que este taxón debe quedar incluido dentro de *C. farinesii*. En función de las diferencias morfológicas, de su rango de distribución y de los resultados moleculares, se justifica su consideración como subespecie dentro de este complejo. En estudios genéticos en realización, hemos incluido topotipos de *C. falkneri*, los cuales quedan dentro de *C. ascendens* (datos no publicados), lo que nos lleva a proponer, de acuerdo con Welter-Schultes (2012) el nombre de *C. falkneri* dentro de la sinonimia de *C. ascendens*.

Dentro de su área de distribución habita simpátricamente con *C. avenacea*, *C. bigorriensis* y *C. tenuimarginata*. Por el contrario, parece mostrar vicarianza con *C. centralis ripkeni*. En Gorge du Quiers (Alpes franceses), coexiste con *C. avenacea*.

1.2.3 *Chondrina farinesii massotiana* (Bourguignat, 1863)

Pupa massotiana Bourguignat, 1863: 61 (*Locus typicus*: Sant Julià de Lòria, Andorra).

Pupa penchinatiana Bourguignat, 1863: 62 (*Locus Typicus*: Sant Julià de Lòria, Andorra).

Pupa penchinatiana Bourguignat, 1863: 62 (*Locus typicus*: Sant Julià de Lòria, Andorra).

Pupa farinesii var. *obesa* Bourguignat, 1863: 59 (*Locus typicus*: Sant Julià de Lòria, Andorra).

Pupa farinesii var. *subcarinata* Bourguignat, 1863: 59 (*Locus typicus*: Sant Julià de Lòria, Andorra).

Pupa jumillensis var. *biplicata* Bourguignat, 1863: 60 (*Locus typicus*: Sant Julià de Lòria, Andorra).

Pupa pulchella Bofill, 1886: 161 (*Locus typicus*: Entre Pont de Montanyana y Ca'n Quinquilla (Montsech), Huesca, España). Non *Pupa pulchella* Moquin-Tandon, 1856.

Pupa penchinatiana var. *sexplicata* Bofill, 1886: 160. (*Locus typicus*: Pont de Montanyana, valle del Noguera Ribagorçana, Huesca, España).

Pupa ilerdensis Fagot, 1888: 128. (*Locus typicus*: Figuerola d'Orcau, Lleida, Spain).

Pupa sexplicata var. *minor* Haas, 1926: 292. (*Locus typicus*: Ager, Lleida, España).

Chondrina (s.s.) *pulchella agerensis* Altimira, 1967:24 (*Locus typicus*: Port d'Ager, Lleida, España).

Chondrina (s.s.) *pulchella bofilliana* Altimira, 1967:24 (*Locus typicus*: Congost d'Erinyà, Lleida, España).

Chondrina (s.s.) *pulchella montsiana* Altimira, 1967:24 (*Locus typicus*: Port d'Ager, Lleida, España).

Chondrina farinesii farinesii; Gittenberger, 1973 [part]: 213. Not Des Moulins, 1835.

Chondrina farinesii sexplicata; Gittenberger, 1973: 221.

Chondrina massotiana massotiana; Kokshoorn and Gittenberger, 2010: 31.

Chondrina massotiana sexplicata; Kokshoorn and Gittenberger, 2010: 32.

Chondrina spec. 6; Kokshoorn and Gittenberger, 2010: 40. (28 km NNE de Artesa de Segre, 4 km SSW de Santa Lis, Lleida, España).

Descripción (Figs. 7E–L): Concha cónico alargada, esbelta o muy esbelta, cónico-alargada apenas fusiforme, con la última vuelta más ancha que la penúltima, de color pardo oscuro. De 4,3 a 7,2 mm de altura y entre 1,7 y 2,6 mm de diámetro. Espira formada por vueltas convexas, provistas de finas estrías transversales, de distribución irregular. Pared cervical aplanada o ligeramente convexa. Base de la concha redondeada. Abertura ovalada, con el borde palatal curvado. Peristoma discontinuo, de bordes muy convergentes. Borde del peristoma blanquecino, frágil, ligeramente engrosado, ligeramente reflejado. Abertura presentando generalmente tres pliegues (morfo *massotiana*). Pliegue angular con forma de lamela desde

prominente hasta con forma de una débil impresión blanquecina. Pliegue parietal pequeño y sumergido. Columela generalmente con un nítido diente columelar, de desarrollo similar al parietal. En algunas poblaciones, los ejemplares muestran uno o dos pequeños pliegues palatales, apenas insinuados, con el palatal superior algo más largo que el palatal inferior y desplazados basalmente con respecto al sistema parieto-columelar; no obstante, lo más frecuente es que no existan pliegues palatales (Figs. 7E–H).

En la zona pre-pirenaica comprendida entre los ríos Segre y Noguera Ribagorçana, las poblaciones de *C. f. massotiana* presentan una dentición apertural notablemente más desarrollada (morfo *sexplicata*), con 6 pliegues prominentes: angular, parietal, columelar, infracolumelar, palatal superior y palatal inferior, con el palatal superior que puede estar curvado hacia arriba hasta alcanzar el peristoma. Además, el peristoma puede estar más fuertemente engrosado (Figs. 7J–K).

Se diferencia de otras especies de *Chondrina* de dentición reducida por su concha cónica-alargada, de esbelta a muy esbelta, apenas fusiforme. Aunque su dentición es muy variable, siempre presenta un diente angular, un parietal y un columelar.

Distribución geográfica: Esta subespecie es un endemismo de la zona pirenaica y prepirenaica de Huesca, Lleida, Andorra y extremo noroccidental de Barcelona (Fig. 2). Se extiende desde el macizo de Pedraforca y Sierra del Cadí hasta el valle del Essera entre Huesca y Lleida. La cita más occidental es la indicada por Kokshoorn and Gittenberger (2010, lám. 9, figs. E1, E2) en Linás de Broto, al Oeste del río Ara, en Huesca. El morfo *sexplicata* ocupa una zona muy concreta dentro de este rango de distribución (Gittenberger, 1973), entre el río Segre, antes de su confluencia con el Noguera Pallaresa por el Este, y el río Noguera Ribagorçana por el Oeste, siendo abundante en las zonas medias y bajas del Noguera Pallaresa. Las zonas más altas de este último valle y del Segre están ocupadas por el morfo *massotiana*.

Comentarios: Gittenberger (1973) situaba *C. f. massotiana* dentro de la sinonimia de *C. f. farinesii* y separaba a las poblaciones de dentición muy desarrollada bajo el nombre de *C. farinesii sexplicata*. No obstante, Kokshoorn and Gittenberger (2010), separan *C. massotiana* como especie propia, dentro de la cual consideran dos subespecies, diferenciadas morfológica y geográficamente: *C. m. massotiana*

y *C. m. sexplicata*, si bien no incluyen ejemplares del primer taxón en su estudio molecular. Los estudios de secuenciación de ADN del capítulo 3 de la presente Tesis recogen el estrecho parentesco entre *C. m. massotiana* y *C. m. sexplicata*, junto con *Chondrina* spec. 6, según la nomenclatura de Kokshoorn and Gittenberger (2010), grupo que constituye una entidad monofilética dentro de *C. farinesii*. Sin embargo, estos estudios no recogen a ambos taxones como dos entidades monofiléticas, no mostrando tampoco diferencias genéticas importantes entre las poblaciones estudiadas de ambos morfos. En función de los resultados filogenéticos hemos optado por englobarlos dentro una única subespecie. No obstante, las diferencias morfológicas entre ambos morfos son evidentes y existe una notoria, aunque no total separación geográfica entre ellos, de forma que tampoco excluimos la posibilidad de considerar ambos como subespecies distintas, basándose en criterios morfológicos y biogeográficos. Si se desea darle rango de subespecie, deberían denominarse como *C. f. massotiana* y *C. f. sexplicata*.

Por otro lado, los ejemplares denominados por Kokshoorn and Gittenberger (2010) como *Chondrina* spec. 6 (procedentes de la localidad 28 km NNW de Artesa de Segre, 4 km SSW de Santa Lis), se agrupan dentro de *C. f. massotiana*, tal y como demuestran los resultados del capítulo 3 de la presente Tesis mediante el estudio molecular de individuos procedentes del Pas de Terradets, en Camarassa. Por la forma general de la concha (Fig. 7I), muy esbelta, y por la presencia de tres pequeños pliegues aperturales (angular, parietal y columelar), los ejemplares denominados como *Chondrina* spec. 6 (Kokshoorn and Gittenberger, 2010, lám. 12, figs K1, K2), se corresponden con *C. f. massotiana* de dentición reducida, aunque quedan situados dentro del área de distribución del morfo *sexplicata*, y no se justifica considerar esta forma como un taxón diferente. No obstante, en algunas localidades del valle del río Segre, antes de la confluencia con el Noguera Ribagorçana, aparecen poblaciones conteniendo ejemplares de ambos morfos y formas intermedias (Figs. 7G, J).

De acuerdo con Cadevall and Orozco (2016), las citas asignadas por diferentes autores a *C. farinesii*, dentro de la provincia de Lleida, deben asignarse a *C. f. massotiana*.

Las citas recogidas en Gittenberger (1973) para *C. f. farinesii* en la provincia de Huesca (Valle del Essera, Congost de Ventamillo, El Run) y Linás de Broto (Kokshoorn and Gittenberger, 2010), quedan dentro del rango de distribución de *C. f. ascendens*. Sería conveniente hacer un estudio de estas poblaciones de *C. f. massotiana* situadas al Oeste del Noguera Ribagorçana, ya que en varias de ellas es muy difícil adscribir los ejemplares a *C. f. ascendens* o a *C. f. massotiana*.

Convive con *C. aguilari* y con *C. tenuimarginata*.

1.2.4 *Chondrina farinesii arigonis* (Rossmässler, 1859)

Pupa arigonis Rossmässler, 1859: 105. (*Locus typicus*: Pego, Alicante, España).

Pupa dertosensis Bofill, 1886:162. (*Locus typicus*: Sierra de Cardó, Tarragona, España).

*Pupa arigo*i Westerlund, 1887: 101. Emendación injustificada.

Pupa jumillensis var. *triplicata* Fagot, 1888: 129. (*Locus typicus*: Sitges, Barcelona, España).

Pupa tarraconensis Fagot, 1888: 129. (*Locus typicus*: Sitges, Barcelona, España).

Pupa (Modicella) arigonis f. isodon Bofill y Aguilar-Amat, 1924: 12. (*Locus typicus*: Sierra de Montgó, Alicante, España).

Chondrina (s.s.) dertosensis microstoma Altimira, 1961: 24. (*Locus typicus*: base del monte Montsiá cerca de Sant Carles de la Ràpita, Tarragona, España).

Chondrina (Modicella) jumillensis montrealensis Altimira, 1959: 92 (*Locus typicus*: Mont-ral, Tarragona, España).

Chondrina (Modicella) jumillensis unidentata Altimira, 1960: 12. (*Locus typicus*: Entrada a la cueva del Ramé, cerca de Llavería, Tarragona, España).

Chondrina (s.s.) *dertosensis* f. *bidens*, f. *españolii*, f. *nosae*, f. *brandti*, f. *cornudellae*, f. *klemmi*, *triplicata* Altimira, 1961: 21-24. Nombres infrasubespecíficos posteriores a 1960. No disponibles por Art. 15 CINZ.

Chondrina (*Modicella*) *jumillensis* f. *toscari*, f. *alfarae* Altimira, 1961: 26. Nombres infrasubespecíficos posteriores a 1960. No disponibles por Art. 15 CINZ.

Chondrina farinesii arigonis; Gittenberger, 1973: 225.

Chondrina farinesii farinesii; Gittenberger, 1973 [part.]: 213. Not Des Moulins, 1835.

Chondrina arigonis; Kokshoorn and Gittenberger, 2010: 32.

Chondrina spec. 1; Kokshoorn and Gittenberger, 2010: 32 (carretera CV20 de Onda a Montanejos, Castellón, España).

Chondrina dertosensis; Kokshoorn and Gittenberger, 2010: 32.

Descripción (Figs. 8E–M): La subespecie *C. f. arigonis* reúne ejemplares de dos formas muy diferentes, particularmente en lo concerniente al engrosamiento del peristoma y al desarrollo de los pliegues existentes en la boca de la concha, más desarrollados en el morfo *arigonis* (Figs. 8E–F) que en el morfo *dertosensis* (Figs. 8I–M). Por ello, la descripción de los detalles de la abertura de la concha se ofrece por separado para ambos morfos. La fig. 8G representa un ejemplar del morfo *farinesii* (topotipo de *Chondrina jumillensis unidentata*) y la fig. 8H un ejemplar de la población designada como *C. spec. 1* por Kokshoorn y Gittenberger (2010). Ambas poblaciones quedan englobadas dentro del clado *C. f. arigonis*.

Concha cónico-fusiforme, con el ápice casi puramente cónico, de color pardo claro u oscuro. De 5,0 a 9,2 mm de altura y de 2,2 a 3,4 mm de diámetro (desde 4,6 mm de altura en el morfo *dertosensis*). Espira formada por vueltas fuertemente convexas, esculpidas por fuertes estrías o cóstulas finas, muy próximas entre sí y dispuestas regularmente; no obstante, en algunos ejemplares,

la superficie puede ser lisa. Pared cervical de la última vuelta ligeramente aplanada. Base de la concha redondeada.

Morfo *arigonis* (Figs. 8E–F): Peristoma discontinuo, desde ligera a muy fuertemente engrosado por el interior, no reflejado, de color blanco. Armadura bucal constituida por seis pliegues. Pliegue angular siempre bien formado. Lamelas parietal y columelar muy fuertes y altas. Infracolumelar considerablemente más pequeña que la columelar. Pliegues palatal superior e inferior bien formados y prácticamente de la misma altura, si bien el primero es más largo. Muy rara vez aparece un pequeño diente infrapalatal. El columelar y el palatal superior pueden alcanzar el peristoma. Sistema palatal generalmente desplazado basalmente con respecto al parieto-columelar.

Morfo *dertosensis* (Figs. 8I–M): Abertura ovalado-alargada, con los bordes muy convergentes. Bordes palatal y columelar sub-paralelos. Peristoma generalmente engrosado internamente, no reflejado. Armadura bucal variable, consistente la mayor parte de las veces en un pliegue angular, uno parietal y uno columelar. Pliegue angular generalmente débil, pero claramente visible por su coloración blanca, situado en posición externa; en ocasiones puede ser más fuerte o estar ausente. Pliegues parietal y columelar de posición sumergida, siendo el último de ellos el de mayor envergadura. Pliegue parietal de grosor variable, generalmente fuerte, aunque en algunos ejemplares aparece sólo débilmente indicado. En algunos ejemplares con dentición más desarrollada, pueden existir adicionalmente, uno o dos pliegues palatales y un infracolumelar. En otras poblaciones, los ejemplares poseen conchas con dentición aún más reducida, con sólo dos obsoletos pliegues columelar y parietal, e incluso este último puede no existir.

El morfo *arigonis* se distingue de otras especies de su género por tener pocos pliegues palatales, pero de gran envergadura, así como por el gran desarrollo del parietal y columelar. También es característico el engrosamiento interno del peristoma. Estos caracteres la asemejan a *C. calpica calpica*, pero en ésta la escultura es mucho más fuerte y la concha es de forma más ovalada; además, su lamela columelar es más sumergida, el angular más débil, y frecuentemente aparecen pliegues palatales adicionales. De *C. gasulli* se diferencia claramente por los pliegues palatales, que en esta última sólo existen ocasionalmente.

Los caracteres diferenciadores del morfo *dertosensis* con respecto a otras especies de dentición apertural reducida son la existencia simultánea de unas estrías muy desarrolladas y regulares, junto con el engrosamiento interno del peristoma. No obstante, algunos ejemplares pueden presentar una estriación más débil, asemejándose a *C. f. farinesii*.

Distribución geográfica: Presenta una amplia distribución por el este de la península ibérica, habitando en dos áreas disjuntas, separadas por una extensión de más de 80 km en la que no se han encontrado ejemplares de esta subespecie (Fig. 2). La zona más meridional está restringida a la zona suroriental de la provincia de Valencia y norte de Alicante (Gasull, 1975; Gittenberger, 1973; Martínez-Ortí, 2013), extendiéndose desde los roquedos litorales del Cabo de La Nao, Cabo de San Antonio y Cullera, hasta el Col de Tous y Port de Bihar en el interior (Martínez-Ortí, 1999; Robles F., 1991). La zona septentrional abarca desde La Vall d' Uixó, Ribesalbes y Arañuel en el sur de Castellón, hasta la sierra del Garraf en Cataluña, estando ampliamente extendida por todo Tarragona y alcanzando por el interior hasta Beceite en Teruel (capítulo 3 de la presente Tesis). En altitudes de hasta 1.350 m s.n.m.

Comentarios: *C. f. arigonis* fue considerada especie válida por varios autores (Aguilar-Amat, 1932; Altimira, 1961; Bofill and Aguilar-Amat, 1924; Haas, 1926). En la revisión realizada por Gittenberger (1973) sobre los Chondrinidae, ésta es considerada subespecie de *C. farinesii*. Este autor dice que, al menos en el norte de su área de distribución, ambas subespecies (*C. farinesii farinesii* y *C. farinesii arigonis*) están unidas por formas de tránsito, si bien poco después rectificó su opinión tras haber estudiado más material (Gittenberger *in* Gasull (1975)). Martínez-Ortí (1999) asigna a *C. farinesii s.l.* los ejemplares que se han citado como *C. arigonis* procedentes del norte de Castellón, entre Traiguera y La Cenia. Cadevall and Orozco (2016) destacan que los ejemplares de Tarragona (Sierra del Montsià) de dentición más desarrollada (morfo *arigonis*) son de pequeño tamaño (menores de 6 mm) y que en muchos ejemplares el pliegue palatal inferior es más rudimentario y que incluso ambos palatales pueden faltar. En la reconstrucción filogenética obtenida por Kokshoorn et al. (2010), *C. arigonis* aparece agrupada con *C. dertosensis* y *Chondrina spec.1* (siguiendo la nomenclatura de la obra citada). En el capítulo 3 de la presente Tesis se incluyen varias poblaciones de todos los taxones aquí mencionados, que quedan agrupados en un mismo

filogrupo, con escasas distancias genéticas entre ellos y donde los ejemplares analizados de *C. arigonis*, quedan recogidos junto a *C. dertosensis*, *Chondrina* spec. 1 (siguiendo la nomenclatura de Kokshoorn and Gittenberger, 2010) y junto a alguna poblaciones del morfo *farinesii*, sin constituir entidades monofiléticas.

En función de estos resultados, consideramos que todos estos taxones nominales deben quedar incluidos dentro de *C. f. arigonis*, de manera que *C. dertosensis* debe ser interpretada como una forma de dentición reducida y peristoma sólo levemente engrosado de una polimórfica *C. f. arigonis*. Los ejemplares de dentición muy reducida (morfo *farinesii*), de Castellón (*Chondrina* spec. 1 según Kokshoorn and Gittenberger, 2010), así como de Tarragona y de la Sierra del Garraf al sur de Barcelona, también pertenecen a *C. f. arigonis*. Confirmando esta afirmación, en el capítulo 3 de la presente Tesis se incluyen topotipos de *Chondrina jumillensis unidentata* Altimira, (morfo *farinesii*, Fig. 8G) de la Mola de Llavería, que quedan agrupados dentro de *C. f. arigonis*. El topotipo de *Pupa montrealensis*, secuenciado en el capítulo 3 de la presente Tesis, también queda agrupado dentro de este mismo clado y los ejemplares secuenciados de Beceite (Teruel) del morfo *farinesii* también pertenecen a este grupo.

Basándonos en los resultados moleculares, hemos optado por la consideración de englobar ambos morfos dentro de una única subespecie. No obstante, si se quiere priorizar los conceptos morfológico y biogeográfico de especie sobre el filogenético, se podría justificar la separación del morfo *dertosensis* como subespecie propia, que debería denominarse *Chondrina farinesii dertosensis* (Bofill, 1886). Pero en este caso, en nuestra opinión, la subespecie *C. f. arigonis* debería restringirse a las poblaciones de Alicante y Valencia, quedando *C. f. dertosensis* distribuida desde el sur de Castellón hasta la provincia de Barcelona como una subespecie muy polimórfica, conteniendo a las poblaciones de los morfos *dertosensis* y *farinesii* de estas regiones y a los ejemplares de dentición más desarrollada localizados en poblaciones cercanas a los límites entre Castellón y Tarragona. Los comentarios de Cadevall and Orozco (2016), así como las indicaciones de Martínez-Ortí (1999) reflejan que morfológicamente, estos ejemplares del morfo *arigonis* muestran diferencias con las poblaciones situadas más al sur, y pueden ser entendidos como ejemplares de dentición más desarrollada y muy localizados geográficamente, dentro de esa posible subespecie

C. f. dertosensis, de la misma forma que ocurre en *C. f. ascendens* y en *C. f. massotiana*.

En varias localidades es simpátrica con *Chondrina gasulli* y *C. pseudavenacea*. También aparece coexistiendo con *C. spec. G*.

1.2.5 *Chondrina spec. A*

Holotipo (Figs. 6E–F): Concha de un ejemplar adulto, depositado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX). Recogido por J. Corbella y G. Guillén el 13/08/2015.

Paratipos: Todos recogidos con el holotipo y depositados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX; 2 conchas, 9 ejemplares en etanol de 96% y 6 ejemplares en etanol de 60%).

Localidad tipo: Malanquilla, Alto de La Cucuta, provincia de Zaragoza, España. UTM: 30T 5930 46050. Altitud: 1200 m. Roquedos calcáreos.

Material adicional: Provincia de Guadalajara: Río Mesa, Algar de Mesa. UTM: 30T 5875 45543. Altitud: 888 m. Provincia de Soria: Al pie de la Muela de Beratón. UTM: 30T 6010 46191. Altitud: 1550 m; Cascada de la Fuentona, Cabrejas del Pinar. UTM: 30T 5112 46207. Altitud: 1055 m; Barranco del Celorio, Ciria. UTM: 30T 5855 46083. Altitud: 1025 m. Provincia de Zaragoza: Muela de Purujosa. UTM: 30T 6026 46194. Altitud: 1510 m.

Etimología: El epíteto hace referencia a la similitud de esta especie con *C. farinesii farinesii*, en lo relativo a los caracteres de la apertura de la concha.

Descripción (Figs. 6C–H): Concha cónico-alargada, esbelta, apenas fusiforme, de crecimiento regular hasta la penúltima vuelta, con la última vuelta ligeramente más ancha que la penúltima o, menos frecuentemente, de la misma anchura, de color pardo claro. De 5,3 a 7,2 mm altura y entre 2,1 y 3,0 mm de diámetro. Las vueltas de espira son moderadamente convexas y esculpidas con estrías fuertes,

sobre todo en las últimas vueltas y distribuidas de forma relativamente uniforme. Pared cervical ligeramente aplanada. Base redondeada.

Abertura blanquecina, con forma de U, con la zona basal bien redondeada y borde palatal arqueado o ligeramente aplanado; en este último caso, los bordes palatal y columelar son subparalelos. Peristoma débilmente engrosado, no reflejado. Dentición apertural fuertemente reducida. Sólo existe un diente columelar, pequeño, sumergido y generalmente sólo visible en vista lateral. También existen ejemplares sin ningún pliegue apertural. En algunos ejemplares puede aparecer una muy débil impresión blanquecina en posición angular.

Distribución geográfica: Endemismo del centro-noreste de la península ibérica (Fig. 2). Se extiende por el sistema ibérico, desde los afloramientos calcáreos situados al sur del Moncayo, en las zonas limítrofes entre Soria y Zaragoza, hasta el norte de Guadalajara por el sur, y llegando por el oeste hasta la sierra de Cabrejas, situada más allá de Soria capital. Geográficamente, está separada de *C. farinesii* por todo el valle del Ebro.

Comentarios: Se trata de una especie de dentición muy reducida, del morfo *farinesii*, con sólo un diente columelar y con una estriación de la concha fuerte y de distribución bastante regular. Los estudios moleculares del capítulo 3 de la presente Tesis sitúan a esta especie dentro del filogrupo *farinesii*, como el grupo hermano de *C. farinesii*. Los estudios de delimitación de especies efectuados en el trabajo mencionado, coinciden en considerar a este taxón con rango de especie.

Las fotografías publicadas por (García-Meseguer et al., 2017, pág. 129) para ejemplares de *Chondrina* procedentes de Jaraba (Zaragoza), se corresponden morfológica y geográficamente con esta especie. Posiblemente las citas de Guadalajara de (Bragado et al., 2010) puedan también pertenecer a esta especie.

1.3 Grupo *aguilari*

Los estudios genéticos realizados en el capítulo 3 de la presente Tesis, recogen tres especies dentro de este grupo: *C. aguilari*, *C. soleri* y *Chondrina* spec. 2 según Kokshoorn and Gittenberger (2010). Los diferentes análisis de delimitación de especies realizados en el capítulo 3 de la presente Tesis recogen a estos tres

taxones como especies distintas. Se trata de un filogrupo muy localizado geográficamente, limitado a las regiones del norte de Cataluña y zona nororiental de Huesca (Fig. 3a). No obstante, está más cercano filogenéticamente a las especies del levante ibérico que a otras especies presentes en Cataluña.

1.3.1 *Chondrina soleri* Altimira, 1960

Chondrina (Modicella) farinesi soleri Altimira, 1960: 12 (*Locus typicus*: Entrada de la cueva Simanya, Sant Llorenç del Munt, Barcelona, España).

Chondrina soleri; Kokshoorn and Gittenberger, 2010: 38.

Descripción (Figs. 9E–G): Concha cónico alargada, ligeramente fusiforme, de color pardo oscuro. De 4,6 a 5,8 mm de altura y entre 2,1 y 2,4 mm de diámetro. Espira formada por vueltas moderadamente convexas, provistas de finas estrías de crecimiento, de distribución irregular. Pared cervical aplanada o ligeramente convexa. Base de la concha redondeada.

Abertura ovalado-cuadrangular, con forma de U, con los bordes palatal y columelar subparalelos. Peristoma discontinuo, de bordes muy convergentes. Borde del peristoma blanquecino, engrosado, ligeramente reflejado. Diente angular pequeño, puntiforme, que puede continuarse por una callosidad blanquecina hasta el borde del peristoma; dicho pliegue angular puede faltar. Diente parietal pequeño y sumergido. Diente columelar de desarrollo similar al parietal; frecuentemente, ambos dientes, parietal y columelar, apenas son visibles en vista frontal. Existen dos pliegues palatales, cortos, pero prominentes, que no alcanzan el peristoma, con forma de dientes conspicuos y blanquecinos, donde el palatal superior es ligeramente más grande que el palatal inferior; ambos pliegues palatales están sumergidos, no extendiéndose hacia el peristoma. Ocasionalmente, puede existir un pequeño diente infrapalatal. La población del macizo de Montserrat contiene ejemplares de dentición desarrollada junto con otros en los que los pliegues palatales son más débiles e incluso pueden faltar.

Por la forma de la concha es muy similar a *C. aguilar*, de la que se diferencia por tener una concha más ancha y dentición apertural algo menos desarrollada, con

los pliegues parietal y columelar más débiles y que frecuentemente no se aprecian en vista frontal. Además, el palatal superior es algo mayor que el palatal interior. La abertura de la concha es, generalmente, de mayores dimensiones en *C. soleri* que en *C. aguilari*.

Distribución geográfica: Endemismo ibérico, restringido al interior de la provincia de Barcelona (Fig. 3). Conocida únicamente de dos sistemas montañosos, las sierras de Sant Llorenç del Munt (Altimira, 1960; Kokshoorn and Gittenberger, 2010; capítulo 3 de la presente Tesis) y Montserrat.

Comentarios: Este taxón no fue recogido en la monografía de Gittenberger (1973). Tampoco fue incluido en los estudios moleculares de Kokshoorn et al. (2010). No obstante, Kokshoorn and Gittenberger (2010) ya destacan el gran parecido morfológico entre *C. aguilari* y *C. soleri*.

Coexiste con *C. farinesii* en la montaña de Montserrat.

1.3.2 *Chondrina aguilari* Altimira, 1967

Chondrina (s.s.) *pulchela aguilari* Altimira, 1967: 24 (*Locus typicus*: Congost d'Erinyà, Lleida, España).

Chondrina farinesii farinesii; Gittenberger, 1973 [part.]: 213. Not Des Moulins, 1835.

Chondrina aguilari; Kokshoorn y Gittenberger, 2010: 32.

Descripción (Figs. 9H–J): Concha cónico alargada, delgada, pequeña, ligeramente fusiforme, de color pardo oscuro. De 4,4 a 5,7 mm de altura y entre 1,7 y 2,1 mm de diámetro. Espira formada por vueltas moderadamente convexas, provistas de finas estrías de crecimiento, de distribución irregular. Pared cervical aplanada o ligeramente convexa. Base de la concha redondeada.

Abertura ovalada, alargada hacia la base, con forma de U, con los bordes palatal y columelar subparalelos. Peristoma discontinuo, de bordes muy convergentes.

Borde del peristoma blanquecino, frágil, ligeramente engrosado, ligeramente reflejado. Pliegue angular con forma de pequeño diente puntiforme, que generalmente llega a unirse con el borde parietal del peristoma formando aquí una callosidad blanquecina; este pliegue angular puede faltar. Pliegue parietal pequeño y sumergido. Columela generalmente con un nítido diente columelar, de desarrollo similar al parietal; a veces existe otro pequeño diente infracolumelar. En la mayor parte de las poblaciones, los ejemplares muestran dos conspicuos pero cortos dientes palatales, sumergidos, que no se prolongan hacia el peristoma, y de similar tamaño, aunque el palatal inferior es algo mayor que el palatal superior; a veces puede existir también un pequeño diente infrapalatal. No obstante, hay poblaciones (Camarasa, Oliana, Alinyà) en los que la mayor parte de los ejemplares no poseen pliegues palatales, o están reducidos a simples impresiones blanquecinas (Fig. 9H). Los dientes palatales están enfrentados o ligeramente desplazados respecto al sistema parieto-columelar.

Se diferencia de otras especies de *Chondrina* por los característicos pliegues palatales, cortos y sumergidos, con el palatal inferior algo más desarrollado que el palatal superior. *C. soleri* tiene unos pliegues palatales muy similares, pero con el palatal superior algo más grande que el palatal inferior. Además, los pliegues columelar y parietal son más pequeños en *C. soleri*. *Chondrina* spec. 2, presenta un menor desarrollo de los pliegues aperturales. De *C. f. massotiana* se diferencia por las menores dimensiones de la concha, por el reducido pliegue angular y por los característicos pliegues palatales. Además, en *C. aguilari* la abertura de la concha tiene una forma más cuadrangular y el peristoma está algo más reflejado, sobre todo en el borde palatal.

Distribución geográfica: Endemismo de la península ibérica. Especie restringida a la región pre-pirenaica de Huesca y Lleida (Fig. 3a), entre los valles de los ríos Esera y Segre (Altimira, 1967; Cadevall and Orozco, 2016; capítulo 3 de la presente Tesis).

Comentarios: En la monografía de Gittenberger (1973) *C. aguilari* fue incluida en la sinonimia de *C. farinesii sexplicata*. No obstante, los estudios posteriores han permitido observar que *C. aguilari* coexiste con *C. f. massotiana* (morfos *massotiana* y *sexplicata*), sin formas de tránsito entre ellas. Los estudios moleculares (Kokshoorn et al., 2010; capítulo 3 de la presente Tesis) la sitúan

como especie próxima a *C. soleri* y, junto a *Chondrina* spec. 2, constituyen un grupo monofilético bien diferenciado del resto de *Chondrinas* ibéricas y filogenéticamente alejado de *C. farinesii*.

Convive con *C. farinesii massotiana* y con *C. tenuimarginata*.

1.3.3 *Chondrina* spec. 2

Chondrina spec. 2; Kokshoorn y Gittenberger, 2010: 34 (1,5 km N de Saldes, Barcelona; La Pobla de Lillet – Castellar de N’hug, Lleida, España).

Holotipo (Figs. 9C–D): Concha de un ejemplar adulto, depositado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX). Recogido por V. Bros en agosto de 2015.

Paratipos: Todos recogidos con el holotipo y depositados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX; 6 conchas y 58 ejemplares en etanol de 96%).

Localidad tipo: Camí Gresolet, Saldes, Berguedà, provincia de Barcelona, España. UTM: 31T 3930 46753. Altitud: 1541 m. Roquedos calcáreos.

Material adicional: Provincia de Barcelona: Guardiola de Berga – Maçaners. UTM: 30T 4033 46743. Altitud: 944 m. Etimología: Pendiente de designación.

Descripción (Figs. 9A–D): Concha cónico-alargada, de color pardo oscuro. De 4,0 a 5,6 mm de altura y entre 1,8 y 2,3 mm de diámetro. Las vueltas de espira son fuertemente convexas y provistas de estrías fuertes e irregulares. Pared cervical ligeramente aplanada. Base de la concha redondeada.

Abertura en forma de U, con la base bien redondeada y los bordes palatal y columelar subparalelos; borde superior derecho convergiendo fuertemente hacia el borde parieto-columelar. Peristoma no engrosado o ligeramente engrosado, no reflejado. Dentición apertural muy reducida. Generalmente, sólo existe un pequeño diente columelar, sumergido y que incluso falta en algunos ejemplares.

Excepcionalmente se aprecia una débil impresión blanquecina en la zona del angular, pero parece más bien consecuencia de la unión del borde palatal, que un diente verdadero. A veces puede aparecer un muy pequeño y sumergido diente parietal y, esporádicamente (< 5% de la población), pueden existir dos pequeños pliegues palatales, casi imperceptibles, en posición palatal superior y palatal inferior.

Los ejemplares de la población de Guardiola de Berga-Maçaners (Fig. 9A) son algo más grandes que los de Saldes (Figs. 9B–D).

Por la forma de la concha y de la abertura, se asemeja a *C. soleri* y *C. aguilari*, de las que se diferencia por el marcadamente menor desarrollo de los pliegues aperturales. En los escasos ejemplares donde aparecen unos muy débiles pliegues palatales, por su posición y extensión se asemejan notablemente a los presentes en estas dos especies. La forma general de la concha es más estilizada que en *C. soleri*. Se distingue de otras especies del género de dentición reducida, por la forma de la abertura y por la ausencia de pliegue angular y parietal.

Distribución geográfica: Conocida únicamente de una estrecha franja del prepirineo de la provincia de Barcelona, al sur de la Sierra del Cadí, entre el macizo de Pedraforca y Guardiola de Berga (Fig. 3). Probablemente, se extienda hasta Castellar de n'Hug, de donde es citada por Kokshoorn et al (2010). Se necesitan más estudios para delimitar de forma más precisa el rango de distribución de esta especie.

Comentarios: La singularidad de este taxón fue puesta de manifiesto por Kokshoorn et al. (2010) gracias a la reconstrucción filogenética efectuada mediante la secuenciación de un fragmento del gen mitocondrial *COI*, donde aparecía estrechamente emparentado con *C. aguilari* y al que denominaron provisionalmente como *Chondrina* spec. 2. Los estudios moleculares del capítulo 3 de la presente Tesis recogen a este taxón como especie hermana de *C. soleri*.

Kokshoorn and Gittenberger (2010, lám. 12, figs. C, D) asignan a esta especie ejemplares de Oliana y Alinyà (Alina) en el valle del río Segre. Los ejemplares que nosotros hemos podido ver de esas localidades (además de *C. f. massotiana*), pertenecen a *C. aguilari*. De hecho, en el capítulo 3 de esta Tesis se ha incluido uno de estos ejemplares de dentición reducida de Oliana y se agrupa con otros

ejemplares de *C. aguilari*. Pensamos que esos ejemplares del valle del Segre corresponden igualmente a formas de dentición reducida de *C. aguilari*. Por otro lado, Kokshoorn et al. (2010) secuencian un ejemplar procedente de Castellar de n'Hug, y los análisis filogenéticos lo agrupan con el procedente de Saldes, si bien especifican que morfológicamente los ejemplares de ambas poblaciones guardan ciertas diferencias morfológicas (Kokshoorn and Gittenberger (2010, lám. 12, figs. A, B). Nosotros hemos secuenciado un ejemplar del complejo *farinesii* procedente de Castellar de n'Hug y otro procedente de Gombreny-Montgrony, pero se agrupan con *C. farinesii*. No descartamos que ambas especies puedan coexistir en esta zona geográfica.

Ha sido encontrada en Saldes en compañía de *C. f. massotiana*.

1.4 Grupo *granatensis* + *gasulli*

Este gran grupo reúne a varias especies localizadas en el SE-Ibérico y zona de Levante (Figs. 3a, 3b). Contiene dos subgrupos. Uno que hemos denominado subgrupo *granatensis* y otro que denominamos subgrupo *gasulli*. Además, contiene otra especie que se incluye en este trabajo bajo el nombre de *C. spec. H* y cuyas relaciones filogenéticas con estos dos grupos no están resueltas, formando una politomía en las reconstrucciones filogenéticas obtenidas en el capítulo 3 de la presente Tesis. Este conjunto de especies constituye el linaje hermano del grupo *aguilari*.

El subgrupo *granatensis* reúne a *Chondrina granatensis* junto a *C. guiraoensis* y *Chondrina spec. 3* según Kokshoorn and Gittenberger (2010). Además, dentro de este grupo aparecen otras tres especies no identificadas previamente y que se mencionan aquí como *Chondrina non-spec. 4*, *C. spec. C* y *C. spec. B*. En el caso de *C. granatensis*, las distancias genéticas intraespecíficas encontradas por los análisis del capítulo 3 de la presente Tesis son muy elevadas para lo que es habitual dentro de las especies ibéricas del género *Chondrina*. Los diferentes análisis de delimitación de especies ofrecen resultados dispares, recogiendo entre cinco y tres especies dentro de *Chondrina granatensis*. Sería necesario realizar un estudio genético y morfológico más extenso de esta especie que se distribuye ampliamente por Andalucía oriental, para dilucidar si *C. granatensis* puede

contener más de una especie. Con esta salvedad, el resto de especies agrupadas en este subgrupo *granatensis* son recogidas como especies propias en todos los análisis de delimitación de especies realizados en el capítulo 3 de la presente Tesis.

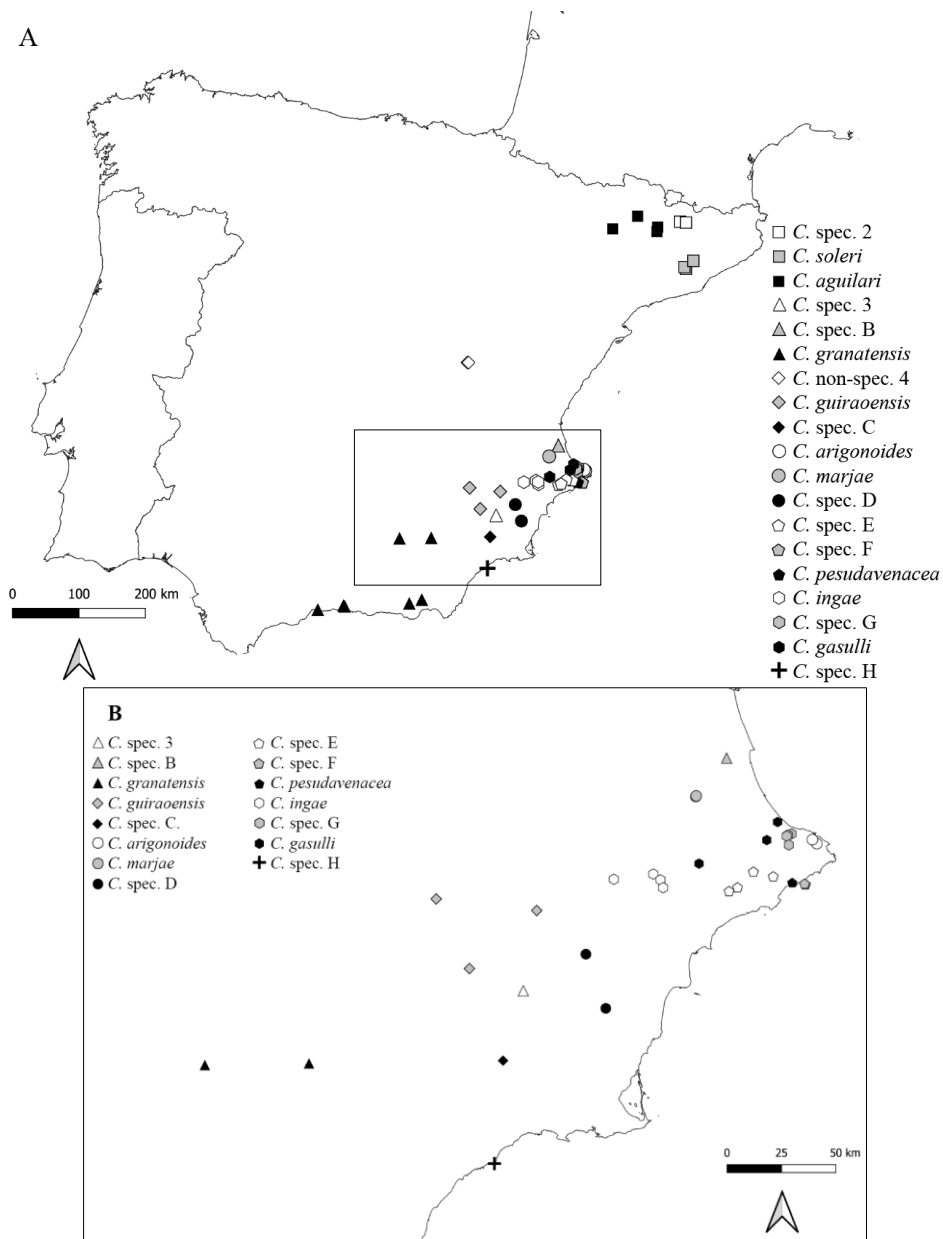


Figure 3. 3a) Mapa indicando la procedencia de los especímenes analizados del grupo *aguilaris* y grupo *granatensis* + *gasulli*. 3b) Ampliación del SE-Ibérico, que contiene mayor número de especies y poblaciones.

El subgrupo *gasulli* recoge la estrecha relación filogenética entre *Chondrina gasulli*, *C. arigonoides*, *C. ingae*, *C. marjae* y *C. pseudavenacea*, junto con otras cuatro especies no identificadas con antelación y que son denominadas como *Chondrina* spec. D, *C. spec. E*, *C. spec. F* y *C. spec. G*. Todas estas especies son reconocidas como tales por los tres análisis de delimitación de especies analizados en el capítulo 3 de la presente Tesis y se encuentran en proceso de publicación.

1.4.1 *Chondrina granatensis* Alonso, 1974

Chondrina farinesii granatensis Alonso, 1974: 87. (*Locus typicus*: Cueva del Agua, Sierra Harana. Granada, España).

Chondrina granatensis; Arrébola y Gómez, 1998: 109.

Descripción (Figs. 11A–C): Concha cónico alargada, ligeramente fusiforme, de color pardo violáceo. De 5,1 a 7,9 mm de altura y entre 2,0 y 2,7 mm de diámetro. Espira formada por vueltas de moderada a fuertemente convexas, provistas de cóstulas finas, distribuidas de forma regular. Pared cervical convexa, apenas aplanada. Base de la concha redondeada.

Abertura ovalada, relativamente pequeña, con los bordes palatal y columelar netamente convergentes hacia la base, confiriéndole forma de V, pero con las zonas palatal y basal bien redondeadas; menos frecuentemente, la boca tiene forma de U. Peristoma discontinuo, de bordes convergentes. Borde del peristoma blanco, frágil, apenas engrosado, ligeramente reflejado. Generalmente, de cinco a seis pliegues aperturales, de los que únicamente el angular alcanza el peristoma. Pliegue angular bien desarrollado, aunque generalmente de poca altura. Parietal muy sumergido, a veces difícilmente perceptible en vista frontal; en ejemplares de dentición reducida aparece únicamente como una fina línea blanca, sin elevación. Pliegue columelar fuerte, el más desarrollado de toda la abertura. Infracolumelar ausente o muy pequeño y sumergido, apenas visible frontalmente. Los pliegues columelares apenas sobrepasan la columela hacia delante. En la pared palatal únicamente aparecen un palatal superior y un palatal inferior; su construcción varía desde dos finas impresiones blancas, sin apenas elevación,

hasta dos lamelas alargadas y esbeltas. Sistema palatal ligeramente desplazado hacia la base con respecto al parieto-columelar. Alguno o varios pliegues aperturales, salvo el columelar, pueden faltar.

Se diferencia de *C. calpica* por ser menos fusiforme, por la presencia de un pliegue angular bien desarrollado y por el menor desarrollo de sus pliegues palatales que no alcanzan el peristoma, así como por no presentar un peristoma engrosado y por tener las cóstulas menos prominentes y más próximas entre sí. De las especies de dentición reducida se diferencia por su fuerte escultura, por la presencia generalmente de cinco a seis pliegues aperturales, incluyendo dos pliegues palatales bien formados y esbeltos, así como por poseer un peristoma ligeramente reflejado.

Distribución geográfica: Endemismo del sur de la península ibérica, que se extiende desde Sierra Elvira y Sierra Harana en Granada, a lo largo de las Sierras de Cazorla y Segura, hasta la Sierra de Alcaraz en Albacete (Alonso-Alonso, 1974; Arrébola, 2013; Arrébola and Gómez, 1998) y región de Moratalla en Murcia (García-Meseguer et al., 2017). Hacia el sur se extiende hasta las sierras del litoral desde Málaga capital y Nerja, hasta la sierra de Gádor y Alhama de Almería. Habita en localidades situadas entre 150 y 1760 m de altitud.

Comentarios: Los estudios de secuenciación de ADN (Kokshoorn et al., 2010; capítulo 3 de la presente Tesis) sitúan a *C. granatensis* dentro de un filogrupo en el que también quedan incorporadas *C. guiraoensis*, *Chondrina* spec. 3, y otras tres especies (pendientes de descripción) de Sierra Espuña en Murcia, de Alzira en Valencia, y de la Ciudad Encantada de Cuenca. Salvo de la última especie mencionada, se diferencia por tener los pliegues aperturales más desarrollados y por su boca más angulosa. No obstante, existen localmente poblaciones de *C. granatensis* de dentición reducida, como una procedente de Alhama de Almería, donde sólo existe un único diente, situado en la columela, si bien los estudios de ADN del capítulo 3 de la presente Tesis indican que pertenece a la especie *C. granatensis*. Kokshoorn and Gittenberger (2010) también mencionan una población al sur de la Sierra de Cazorla, con una concha que morfológicamente corresponde a *C. granatensis*, pero donde sólo el pliegue columelar está bien desarrollado.

La sierra de Los Tajos, en Málaga, (30SUF89) es la única localidad en que ha sido observada conviviendo de forma simpátrica con *C. calpica calpica* (J.S. Torres, com. pers.).

1.4.2 *Chondrina guiraoensis* Pilsbry, 1918

Pupa jumillensis Rossmässler, 1859: 110. (*Locus typicus*: Jumilla, Murcia, España u Orihuela. Alicante, España). Spain, Murcia, Jumilla. Not *Pupa jumillensis* Pfeiffer, 1853.

Chondrina guiraoensis Pilsbry, 1918: 372. (*Locus typicus*: Jumilla, Murcia, España).

Chondrina jumillensis guiraoensis Pilsbry, 1918: 51. Emendación injustificada.

Morfología (Figs. 12A-C): Concha cónico alargada, ligeramente fusiforme, con la parte superior más cónica y las últimas vueltas creciendo más lentamente en anchura, de color pardo. De 4,5 a 5,3 mm de altura y entre 2,1 y 2,5 mm de diámetro. Espira formada por vueltas de moderada a fuertemente convexas, provistas de cóstulas finas, muy próximas entre sí y de distribución uniforme. Pared cervical convexa, apenas aplanada. Base de la concha redondeada.

Abertura ovalada, relativamente pequeña, con forma de U, con los bordes palatal y columelar subparalelos, con las zonas palatal y basal bien redondeadas; en algunas ocasiones, el borde palatal es más recto. Peristoma discontinuo, de bordes convergentes. Borde del peristoma blanquecino, frágil, apenas engrosado, ligeramente reflejado. Sólo hay dos pliegues claramente perceptibles. Angular con forma de pequeño diente, generalmente poco elevado. Diente columelar sumergido y pequeño, que no sobrepasa la columela, pero nítidamente visible al girar la concha. En ocasiones puede haber un obsoleto pliegue parietal.

Se diferencia de otras especies del subgrupo *granatensis* de dentición reducida, por su pequeño tamaño y por la presencia de dos pequeños pliegues aperturales, uno columelar y otro angular. *Chondrina* spec. C presenta también una concha

de pequeñas dimensiones, pero su abertura está completamente desprovista de pliegues aperturales.

Distribución geográfica: Endemismo del sudeste peninsular. En función de las cuatro localidades donde se conoce, su área de extensión queda limitada a una pequeña región, comprendida entre la Sierra del Carche, Jumilla y Calasparra, al NW de Murcia y el embalse de Talave situado en el SE de Albacete (García-Meseguer et al., 2017; Kokshoorn and Gittenberger, 2010; capítulo 3 de la presente Tesis).

Comentarios: Aunque *C. guiraoensis* no fue incluida en el trabajo molecular de Kokshoorn et al. (2010), Kokshoorn and Gittenberger (2010), basándose en las características conquiológicas revalidan esta especie que estaba previamente situada dentro de la sinonimia de *C. f. farinesii* (Gittenberger, 1973). Los estudios de secuenciación realizados del capítulo 3 de la presente Tesis incluyen topotipos de *C. guiraoensis* y confirman la validez de esta especie y su pertenencia al subgrupo *granatensis*, quedando separada del grupo *farinesii*.

La cita en la sierra de Quibas en Murcia, bajo el nombre de *C. guiraoensis* (Kokshoorn and Gittenberger, 2010) no corresponde a esta especie y se debe asignar a *C. spec. D*.

1.4.3 *Chondrina spec. 3*

Chondrina spec. 3; Kokshoorn y Gittenberger, 2010: 34 (Sierra de Ricote, c. 2,5 km a lo largo de la carretera al oeste de Ricote, Murcia, España).

Holotipo (Figs. 10D-E): Concha de un ejemplar adulto, depositado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX). Recogido por B.J. Gómez-Moliner el 13/04/2015.

Paratipos: Todos recogidos con el holotipo y depositados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX; 6 conchas y 86 ejemplares en etanol de 96%).

Localidad tipo: Sierra de Ricote, unos 2,5 km a lo largo de la carretera al oeste de Ricote, Murcia, España. UTM: 30S 6415 42233. Altitud: 425 m. Roquedos calcáreos a ambos lados de puente sobre barranco.

Material adicional: Sierra de Ricote, unos 2,5 km a lo largo de la carretera al oeste de Ricote, Murcia, España. UTM: 30S 6415 42233. Altitud: 430 m. Recogido por A. Martínez-Ortí el 18/04/2009.

Etimología: Pendiente de denominación.

Descripción (Figs. 10A–E): Concha cónico-alargada, con la última vuelta apenas más ancha que la penúltima, de color pardo claro. De 5,7 a 6,1 mm de altura y entre 2,3 y 2,7 mm de diámetro. Las vueltas de espira son de moderada a fuertemente convexas, provistas de cóstulas finas, dispuestas de forma regular o irregular, y próximas entre sí. Pared cervical convexa. Base de la boca redondeada.

Abertura ovalada, con los bordes columelar y palatal divergentes hacia la parte superior, confiriéndole ligeramente forma de V, pero con las zonas basal y palatal bien redondeadas; en algunos ejemplares, la boca tiene más forma de U. Peristoma discontinuo, de bordes convergentes. Borde del peristoma ligeramente blanquecino, apenas engrosado, frágil, no reflejado, o reflejado muy ligeramente. Cuatro pliegues aperturales, de los que únicamente el angular llega hasta el peristoma, el resto muy sumergidos. Pliegue angular bien visible, corto y de poca altura. Parietal muy sumergido, de envergadura moderada. Pliegue columelar tan fuerte como el parietal o de mayor tamaño, siendo ambos los pliegues más desarrollados; Infracolumelar algo menos fuerte que el columelar, pero bien formado, con progresión descendente hacia la abertura; se extiende hacia el peristoma tanto o algo más que el columelar, pero sin sobrepasar la columela. Generalmente no existen pliegues palatales, aunque en algunos ejemplares (menos del 10% de la población) puede aparecer una línea blanca o un denticulo obsoleto en posición palatal superior (Fig. 10A).

La morfología de la especie nos permite asignarla al grupo de *C. granatensis*. Se diferencia de ésta por el menor desarrollo de los pliegues de la abertura, no presentando pliegues palatales evidentes. De *C. guiraoensis* se diferencia por el mayor desarrollo del angular, la presencia de un diente parietal bien desarrollado

y por el infracolumelar. También es muy similar a *C. spec. B*, de la que se diferencia por el mayor tamaño de la concha, por tener los pliegues aperturales más desarrollados, con presencia de un diente parietal y un infracolumelar, ausentes en *C. spec. B* y por tener una concha de crecimiento más lento en anchura, con las dos últimas vueltas casi de la misma anchura. Además, la base de la abertura en *C. spec. B* es más redondeada.

Distribución geográfica: Sólo se conoce de la localidad tipo.

Comentarios: Los estudios de secuenciación de ADN (Kokshoorn et al., 2010; capítulo 3 de la presente Tesis) corroboran su adscripción al filogrupo *granatensis*, siendo una de las especies filogenéticamente más divergente de dicho clado (capítulo 3 de la presente Tesis).

No ha sido encontrada junto a ninguna otra especie del género.

1.4.4 *Chondrina spec. B*

Holotipo (Figs. 10I–J): Concha de un ejemplar adulto, depositado en el Museu Valencià d’Història Natural (MVHN XXXX). Recogido por A. Martínez-Ortí el 28/02/2009.

Paratipos: Todos recogidos en la localidad tipo y depositados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX; 4 conchas y 1 ejemplar en etanol 96%) y en el Museu Valencià d’Història Natural (MVHN XXXX; 4 conchas).

Localidad tipo: Pared Este del Barranco de les Fontanelles, Alzira, Valencia, España. UTM: 30S 7279 43360. Altitud: 200 m.

Etimología: Pendiente de denominación.

Descripción (Figs. 10F–J): Concha cónica, con la última vuelta bastante más ancha que la penúltima, de color pardo claro. De 5,2 a 5,6 mm de altura y entre 2,3 y 2,7 mm de diámetro. Las vueltas de espira son de fuertemente convexas,

provistas de cóstulas finas, dispuestas de forma regular o irregular, estando bien espaciadas unas de otras. Pared cervical convexa o ligeramente aplanada. Ombligo ancho. Base de la boca redondeada. Abertura, en vista lateral, oblicua respecto al eje longitudinal de la concha.

Abertura ovalada, con los bordes columelar y palatal casi paralelos, lo que confiere a la boca una forma de U. Peristoma discontinuo, de bordes convergentes. Borde del peristoma ligeramente blanquecino, apenas engrosado, frágil, ligeramente reflejado. De ninguno a dos pliegues aperturales. Angular, cuando existe, tiene forma de una débil impresión blanquecina, sin relieve. Columelar generalmente presente, pero de pequeño tamaño y muy sumergido, bien visible con la concha girada.

Por la forma de la concha y las finas cóstulas, pertenece al grupo al grupo de *C. granatensis*. Se diferencia de ésta por el menor desarrollo de los pliegues de la abertura. De otras especies del filogrupo *granatensis* se distingue por presentar sólo dos pliegues aperturales de pequeño tamaño. Además, la boca tiene forma de U, con los bordes palatal y columelar casi paralelos, no convergentes hacia la base. *C. guiraoensis* es muy similar a esta especie, pero en aquella, los pliegues angular y columelar están más desarrollados; además, *C. guiraoensis* es ligeramente menor en tamaño y las paredes columelar y palatal de la abertura son ligeramente convergentes hacia la base, siendo esta base de la abertura más redondeada en *C. spec. B*. La diferenciación con *C. spec. 3* se detalla en esa especie.

Distribución geográfica: Sólo se conoce de la localidad tipo.

Comentarios: Los estudios de ADN del capítulo 3 de la presente Tesis corroboran su pertenencia al filogrupo *granatensis*.

Coexiste con *C. arigonis*.

1.4.5 *Chondrina non-spec. 4*

Holotipo (Figs. 11G–H): Concha de un ejemplar adulto, depositado en el Museu Valencià d'Història Natural (MVHN XXXX). Recogido por A. Martínez-Ortí el 27/04/2013.

Paratipos: Todos recogidos en la localidad tipo y depositados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX; 1 conchas y 2 ejemplares en etanol 96%) y Museu Valencià d'Història Natural (MVHN XXXX; 2 conchas y 2 ejemplares en etanol 96%).

Localidad tipo: Ciudad Encantada, provincia de Cuenca, España. UTM: 30S 5841 44510. Altitud: 1406 m. Roquedos calcáreos.

Etimología: Pendiente de denominación.

Descripción (Figs. 11D–I): Concha cónico-cilíndrico alargada, de color pardo claro. De 6,2 a 7,2 mm de altura y entre 2,5 a 2,7 mm de diámetro. Espira formada por vueltas de moderada a fuertemente convexas, provistas de cóstulas finas, irregularmente distribuidas. Pared cervical convexa, apenas aplanada. Base de la concha redondeada. Desembocadura, en vista lateral, ligeramente oblicua al eje longitudinal de la concha.

Abertura ovalada, relativamente pequeña, con los bordes palatal y columelar ligeramente convergentes hacia la base, con la boca ligeramente en forma de V. Peristoma discontinuo, de bordes convergentes. Borde del peristoma blanquecino, frágil, apenas engrosado, apenas reflejado. Existen hasta 5 pliegues aperturales. Pliegue angular con forma de una lamela de color blanquecino. Diente parietal muy sumergido, a veces difícilmente perceptible en vista frontal, generalmente de pequeña altura. Pliegue columelar fuerte, el más desarrollado de toda la abertura. Pliegue infracolumelar generalmente ausente, aunque si aparece está poco desarrollado. En la pared palatal aparecen siempre un palatal superior y un palatal inferior, cortos, sumergidos, pero con forma siempre de dos dientes esbeltos. Sistema palatal enfrentado o ligeramente desplazado hacia la base con respecto al parieto-columelar.

Por la morfología de la concha, se trata de una especie perteneciente al complejo *C. granatensis*, especie de la que no se diferencia con claridad, constituyendo especies pseudocrípticas. Comparten una forma y escultura de la concha muy similares y los mismos pliegues aperturales, aunque en *C. granatensis*, generalmente, tienen mayor desarrollo. *C. spec. 3* presenta pliegues angular e infracolumelar menos formados, mientras que el parietal está algo más sumergido. Por otro lado, el sistema palatal no está tan desplazado hacia la base con respecto al sistema parieto-columelar. La boca, generalmente no tiene forma de V tan marcada como en *C. granatensis*.

Distribución geográfica: Conocida únicamente de la localidad tipo.

Comentarios: Kokshoorn and Gittenberger (2010, Lám. 12, Figs. I1, I2) no dan descripción alguna de la especie denominada *Chondrina spec. 4*, pero figuran bajo tal denominación una concha procedente de la Ciudad Encantada de Cuenca, cedida por Vilella y Tejedo. Dicha concha presenta una superficie casi lisa y con una dentición reducida a 3 pliegues: angular, parietal y columelar. Nosotros hemos efectuado varios muestreos en la Ciudad Encantada de Cuenca en busca de ejemplares sin pliegues palatales, pero todo el material que hemos podido ver y recoger presenta pliegues palatales bien formados. Las diferencias morfológicas entre los ejemplares denominados *Chondrina spec. 4* por Kokshoorn and Gittenberger (2010) y los recogidos por nosotros en la Ciudad Encantada de Cuenca nos crearon una incertidumbre acerca de la identidad de nuestro material. No obstante, estas evidentes diferencias morfológicas nos llevan a considerar que se trata de dos taxones completamente diferentes, quedando el enigma de la identidad de los ejemplares representados por Kokshoorn and Gittenberger (2010) como procedentes de la Ciudad Encantada de Cuenca, que a nuestro entender guardan mucha similitud con *C. farinesii massotiana*, taxón que no existe en Cuenca. Los ejemplares recogidos por nosotros en dicha localidad son muy semejantes a *C. granatensis*, nombre bajo el que inicialmente los clasificamos. No obstante, estos ejemplares constituyen un linaje bien diferenciado y representan una especie no descrita. Los estudios de secuenciación de ADN del capítulo 3 de la presente Tesis sitúan a esta especie dentro del complejo *granatensis*, estrechamente emparentada con *C. guiraoensis* y *C. spec. C*, distinguiéndose de ambas por la presencia de un mayor número de pliegues en la abertura de la concha.

Ha sido encontrada en compañía de *C. avenacea*.

1.4.6 *Chondrina spec. C*

Chondrina sp. 2; García-Meseguer et al. (2017): 134 (Sierra Espuña, Mula, Murcia, España).

Holotipo (Figs. 12L–M): Concha de un ejemplar adulto, depositado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX). Recogido por B.J. Gómez-Moliner el 08/04/2015.

Paratipos: Recogidos en la localidad tipo y depositados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX; 2 conchas y 14 ejemplares en etanol al 96%) y en el Museu Valencià d'Història Natural (MVHN XXXX; 14 ejemplares en etanol al 96%); El Estrecho, Sierra Espuña, Murcia. UTM: 30S 6330 41910. Altitud: 613 m (MNHN XXXX; 2 ejemplares en etanol al 96%).

Localidad tipo: Barranco Moriana, Sierra Espuña, Alhama de Murcia, provincia de Murcia, España. UTM: 30S 6344 41908. Altitud: 438 m. Roquedos calcáreos.

Etimología: Pendiente de denominación.

Descripción (Figs. 12J–M): Concha cónica, no ovalada, de crecimiento rápido y regular en anchura, con la última vuelta más ancha que la penúltima, de color pardo claro. De 4,1 a 5,5 mm de altura y entre 2,2 y 2,7 mm de diámetro. Espira formada por vueltas fuertemente convexas, provistas de cóstulas finas, poco separadas unas de otras, generalmente de distribución regular. Pared cervical muy convexa. Base de la concha redondeada. Desembocadura, en vista lateral, ligeramente oblicua respecto al eje longitudinal de la concha, con la base más retrasada.

Abertura redondeada, relativamente pequeña, con los bordes palatal y basal bien redondeados. Peristoma discontinuo, de bordes muy convergentes. Borde del peristoma del mismo color que el resto de la concha, muy frágil, no engrosado ni

reflejado. No existe ningún pliegue en la abertura. Como máximo, lo único que se observa es una muy débil impresión blanquecina en posición columelar.

Se diferencia de otras especies del subgrupo *granatensis* por su pequeño tamaño y estar completamente desprovista de dientes aperturales, así como por su concha cónica, de crecimiento regular y por tener una boca más redondeada, no engrosada ni reflejada.

Distribución geográfica: Endemismo del SE-Ibérico. Conocida únicamente de Sierra Espuña, sistema montañoso perteneciente al municipio de Alhama de Murcia.

Comentarios: Por la morfología de la concha y por los estudios de secuenciación de ADN, esta especie queda englobada dentro del complejo de *C. granatensis*. Los ejemplares representados por García-Meseguer et al. (2017) bajo el nombre de *Chondrina* sp. 2 procedentes de Sierra Espuña, Mula, corresponden a esta especie.

No ha sido encontrada cohabitando con otras especies del género.

1.4.7 *Chondrina arigonoides* Kokshoorn y Gittenberger, 2010

Chondrina arigonoides Kokshoorn y Gittenberger, 2010 (*Locus typicus*: a lo largo del camino dentro de la reserva natural de Montgó, 170 m.s.m., SW de Marquesa, Denia, Alicante, España; UTM BD4600).

Descripción (Figs. 13A–B): Concha cónico alargada, con la parte superior más cónica y las últimas vueltas creciendo más lentamente en anchura, de color pardo; última vuelta nítidamente más ancha que la penúltima. De 4,6 a 6,4 mm de altura y entre 2,5 y 2,7 mm de diámetro. Espira formada por vueltas de moderada a fuertemente convexas, provistas de cóstulas finas, muy próximas entre sí y de distribución bastante uniforme. Pared cervical convexa, ligeramente aplanada. Ombligo ancho. Base de la concha redondeada. Abertura ovalada, con forma de U, con el borde palatal ligeramente arqueado. Peristoma discontinuo, de bordes convergentes. Borde del peristoma blanquecino, frágil, ligeramente engrosado, ligeramente reflejado, no aplanado. Angular formado como una nítida impresión blanquecina. Lamela parietal muy

prominente, siendo el mayor pliegue de toda la abertura. Lamelas columelar e infracolumelar fuertes, con la columelar casi tan fuerte como la parietal. Palatal superior, palatal inferior e infrapalatal con forma de largas lamelas, si bien el pliegue infrapalatal es algo menor y, a veces, es vestigial. Los dientes palatales están enfrentados a los del sistema parieto-columelar, aunque a veces, algún pliegue puede estar girado hacia arriba o hacia abajo.

La forma de la abertura y los pliegues aperturales recuerdan mucho a *C. f. arigonis*, pero la concha es de dimensiones menores y la escultura está más marcada. El peristoma está menos fuertemente engrosado y menos reflejado. Además, en *C. arigonoides* aparece un infrapalatal bien desarrollado y los pliegues palatales están enfrentados al sistema parieto-columelar. La población de *C. arigonoides* estudiada por nosotros tiene un crecimiento en anchura muy rápido en las primeras vueltas, con la última vuelta considerablemente más voluminosa que la penúltima, lo que le proporciona a la concha una forma más ensanchada.

Distribución geográfica: Sólo se han certificado genéticamente dos poblaciones de esta especie, situadas ambas en las estribaciones norte de la Sierra del Mongó, en Denia, Alicante, entre 100 y 170 m de altitud.

En la única localidad de la que tenemos material no ha sido encontrada en compañía de otras especies del género.

1.4.8 *Chondrina marjae* Kokshoorn y Gittenberger, 2010

Chondrina marjae Kokshoorn y Gittenberger, 2010: 35. (*Locus typicus*: Ladera sur de Xátiva, 160 m.s.m., Valencia, España; UTM YJ1317).

Descripción (Figs. 12D–I): Concha cónico alargada, desde estrecha a más ensanchada, de color pardo oscuro; última vuelta ligeramente más ancha que la penúltima. De 5,2 a 6,5 mm de altura y entre 2,4 y 3 mm de diámetro. Espira formada por vueltas de moderada a fuertemente convexas, provistas de cóstulas muy finas, próximas entre sí y de distribución bastante uniforme. Pared cervical convexa, ligeramente aplanada. Base de la concha redondeada.

Abertura ovalada, con forma de U, casi tan ancha como larga, con la base ampliamente arqueada; borde palatal curvado. Peristoma discontinuo, de bordes convergentes. Borde del peristoma blanquecino, frágil, ligeramente engrosado, no reflejado, ni aplanado. Abertura desprovista completamente de pliegues aperturales o, poco frecuentemente (<10% de los ejemplares analizados), con únicamente un pequeño denticulo en posición columelar, sumergido y sólo visible con la concha girada. Ocasionalmente, puede aparecer, además, un obsoleto infracolumelar (Fig. 12G).

Por la forma de la concha, se asemeja notablemente a *C. farinesii farinesii*, de la que se distingue por la escultura de la concha más marcada. Los estudios genéticos (Kokshoorn et al., 2010; capítulo 3 de la presente Tesis) demuestran que *C. marjae* pertenece al subgrupo *gasulli*, diferenciándose de las especies de este grupo por no presentar pliegues angular ni parietal y por la forma de la boca, casi tan ancha como alta, con la base bien ensanchada. Los ejemplares recogidos en las rocas que rodean el castillo de Xàtiva son los únicos que pueden tener denticulos en la columela; los recogidos en las rocas más debajo de la montaña no contienen pliegue alguno.

Distribución geográfica: Conocida únicamente de la montaña sobre la que se asienta el Castillo de Xàtiva (Serra el Castell), desde 160 hasta 290 m de altitud.

Comentarios: No ha sido encontrada coexistiendo con otras especies del género. Es necesario hacer muestreos por las sierras colindantes a Xàtiva para conocer el rango de distribución de esta especie.

1.4.9 *Chondrina pseudavenacea* Kokshoorn y Gittenberger, 2010

Chondrina pseudavenacea Kokshoorn y Gittenberger, 2010: 35. [part.] (*Locus typicus*: Barranco de Mascarat, 7 km NE de Altea, Alicante, España; UTM YH6080).

Descripción (Figs. 13C–D): Concha cónico alargada, algo ensanchada, de color pardo; última vuelta ligeramente más ancha que la penúltima. De 5,8 a 6,9 mm de altura y entre

2,7 y 3,0 mm de diámetro. Espira formada por vueltas de moderada a fuertemente convexas, provistas de estrías transversales de distribución bastante irregular. Pared cervical convexa o ligeramente aplanada. Base de la concha redondeada.

Abertura ovalada, con forma de U, más larga que ancha, algo más estrecha en la zona inferior. Bordes palatal y basal curvados. Peristoma discontinuo, de bordes convergentes. Borde del peristoma blanquecino, frágil, ligeramente engrosado y ligeramente reflejado en la mitad basal, no aplanado. Pliegue angular generalmente con forma desde débil impresión blanquecina hasta forma de delgada lamela. No existe pliegue espiral. Parietal muy fuerte, formado por una lamela muy alta y recurvada en el interior; es la lamela de mayor tamaño de la abertura. Columela con dos lamelas fuertes, de las que la infracolumelar es de menor tamaño que la columelar. Pared palatal con tres lamelas muy evidentes, alargadas y de gran altura, con el pliegue palatal inferior tan grande o más que el palatal superior; el pliegue infrapalatal es claramente menor que los otros dos y, a veces, es muy corto, con forma de diente. Más raramente aparece un pequeño diente suprapalatal. Sistema palatal directamente enfrentado al parieto-columelar.

Se diferencia de otras especies por la presencia de 6 pliegues muy desarrollados, de los que la lamela parietal es la de mayor envergadura. La especie más similar conquiológicamente es *C. arigonoides*, de la que se distingue por tener el peristoma menos engrosado y por el menor desarrollo de la escultura de la concha, así como por la curvatura de la lamela parietal. Se diferencia de *C. avenacea* por la ausencia habitualmente de suprapalatal y por no tener un pliegue espiral. De *C. farinesii arigonis*, con la que coexiste en algunas localidades, se distingue por presentar tres pliegues palatales y por no tener el peristoma tan fuertemente engrosado.

Distribución geográfica: Conocida únicamente de una estrecha franja de roquedos calcáreos situados al sur de Calpe (Alicante) entre el Morro de Toix, el Castellet de Calpe (= Castell de Mascarat) y el barranco de Mascarat. Se necesita realizar muestreos por los sistemas montañosos cercanos para delimitar mejor su rango de distribución.

Comentarios: Los ejemplares de la población “2 km ESE Callosa de Ensarria, near Cascada El Argar”, considerados paratipos de *C. pseudavenacea* por Kokshoorn and Gittenberger (2010) corresponden a una especie nueva que se comenta en el

presente trabajo (ver *C. spec. E*). Kokshoorn and Gittenberger (2010, Lám. 13, Figs. H1, H2) publican una fotografía de *C. pseudavenacea* procedente del Morro de Toix e indicado como holotipo. No obstante, la localidad tipo elegida por estos autores es el Barranco de Mascarat.

Coexiste con *C. farinesii arigonis*.

1.4.10 *Chondrina ingae* Kokshoorn y Gittenberger, 2010

Chondrina ingae Kokshoorn y Gittenberger, 2010: 35. (*Locus typicus*: Sur de Biar, a lo largo de la carretera hacia la Sierra de Biar, 960m s.n.m, Alicante, España; UTM XH9475).

Descripción (Figs. 14E–G): Concha cónico alargada, algo ensanchada, de color pardo oscuro; última vuelta ligeramente más ancha que la penúltima. De 5,7 a 6,1 mm de altura y entre 2,6 y 2,8 mm de diámetro. Espira formada por vueltas de moderada a fuertemente convexas, provistas de cóstulas irregulares en tamaño y distribución, bien espaciadas entre sí. Pared cervical convexa, ligeramente aplanada. Base de la concha redondeada.

Abertura ovalada, con forma de U, más alta que ancha. Bordes palatal y basal curvados. Peristoma discontinuo, de bordes convergentes. Borde del peristoma blanquecino, frágil, muy débilmente engrosado, no reflejado, ni aplanado. Abertura desprovista completamente de pliegues aperturales o, como mucho, mostrando una débil impresión blanquecina en posición angular, corta en extensión.

Se diferencia de otras especies del género por presentar de forma conjunta una concha de color marrón oscuro, desprovista de pliegues aperturales, con sólo indicios de un angular y por tener una costulación débil e irregular. De *C. marjae*, otra especie del subgrupo *gasulli* de dentición extremadamente reducida, se distingue por su escultura más tosca e irregular, por poseer una boca más alta que ancha y por no tener nunca pliegues columelares, pudiendo aparecer un obsoleto angular.

Distribución geográfica: Endemismo ibérico, conocido de una reducida zona geográfica, situada entre Castalla, Onil y Villena, al oeste de Alcoy (provincia de Alicante). Habita entre 650 y 960 m de altitud.

Comentarios: *Chondrina ingae* pertenece filogenéticamente al subgrupo *gasulli*, si bien sus relaciones filogenéticas con el resto de representantes integrados dentro de este grupo no están soportadas, siendo inciertas (capítulo 3 de la presente Tesis).

No ha sido encontrada coexistiendo con otras especies del género.

1.4.11 *Chondrina gasulli* Gittenberger, 1973

Chondrina gasulli Gittenberger, 1973: 246. (*Locus typicus*: Pego-Val de Ebo. Alicante, España).

Descripción (Figs. 15A–C): Concha cónico-alargada, ancha, de color pardo claro. De 5,7 a 7,8 mm altura y entre 2,6 y 3,4 mm de diámetro. Las vueltas de espira son fuertemente convexas y esculpidas con cóstulas finas y regulares, las cuales pueden ser menos regulares y más difuminadas en la última vuelta. Pared cervical ligeramente aplanada. Base no aquillada.

Abertura con la zona basal bien redondeada y los bordes palatal y columelar sub-paralelos, lo que le confiere forma de U; borde superior derecho convergiendo fuertemente hacia el borde parieto-columelar. Peristoma débilmente engrosado, no reflejado. Abertura conteniendo cuatro pliegues. Angular generalmente con forma de delgada lamela blanca que llega hasta el peristoma, aunque también puede tener forma de un pequeño diente. Pliegues parietal y columelar fuertes y sumergidos; infracolumelar más pequeño, no sobrepasando la columela. No existen pliegues palatales. El ejemplar de la población de Alcoy (Fig. 15B) posee un angular pequeño, un obsoleto parietal y dos pequeños dientes columelares.

C. gasulli se diferencia fácilmente de las especies del grupo *farinesii* por la fuerte escultura de la concha y por su forma cónico-alagada. De las especies del

subgrupo *granatensis* se distingue por su forma cónica-alargada, con las últimas vueltas más ensanchadas y por tener el peristoma más engrosado y resistente. Además, en *C. gasulli* existen dos pliegues columelares bien formados, sin que existan pliegues palatales. De *C. arigonoides* y *C. pseudavenacea* se distingue por la ausencia de pliegues palatales. De *C. ingae* y *C. marjae*, dos especies del subgrupo *gasulli* de dentición muy reducida, se diferencia por conservar los pliegues angular, parietal y columelar, generalmente muy desarrollados, además de presentar un infracolumelar.

Distribución geográfica: Endemismo del Levante Ibérico (Figs. 3a, 3b). Está restringida a los montes de los alrededores de Pego y Denia, entre las provincias de Valencia y Alicante (Gasull, 1981; Martínez-Ortí, 1999). En el capítulo 3 de la presente Tesis también se asigna a esta especie una población de los alrededores de Alcoy, alargando hacia el oeste su rango de distribución. Siguiendo a Martínez-Ortí (1999) no se ha considerado válida la cita para esta especie en la Vall d'Uixó, en el sur de Castellón (Gasull, 1981), localidad alejada del área de distribución comprobada. Recogida entre 260 y 750 m de altitud. Las montañas situadas entre Pego y Val de Ebo han sufrido un incendio muy extenso. Una visita efectuada en 2015 nos permitió ver algunos enclaves donde sobrevive la especie, pero ha desaparecido de casi todo el territorio incendiado.

Comentarios: Kokshoorn and Gittenberger (2010) señalan que el filogrupo formado por *C. arigonoides*, *C. marjae*, *C. ingae*, *C. pseudoavenacea* y *C. gasulli* es muy problemático, debido a que sólo se pudieron incluir ejemplares de la localidad tipo de las cuatro especies nuevas descritas por estos autores, e indican que podría haber más especies implicadas. Los análisis desarrollados en el capítulo 3 de la presente Tesis incluyen ejemplares de más localidades. Esto ha contribuido a progresar en la resolución taxonómica de este filogrupo, identificando otras 4 especies adicionales que se comentan en este capítulo y restringiendo el nombre *C. gasulli* a las poblaciones que se agrupan filogenéticamente con los topotipos de esta especie. Debemos remarcar que los dos ejemplares designados por Kokshoorn et al. (2010) como *C. gasulli*, procedentes de Calpe y de Guadalest, no son *C. gasull s. str.* sino que se corresponden con *C. spec. E* y *C. spec. F*, respectivamente, conclusión obtenida en el capítulo 3 de la presente Tesis al incluir topotipos de *C. gasulli* recolectados en las montañas entre Pego y Vall de Ebo, junto con ejemplares de *Chondrina*

recolectados de Calpe y de Castell de Guadalest. En consecuencia, *C. gasulli* s. str. no fue analizada molecularmente en el trabajo mencionado de Kokshoorn et al. (2010).

Convive con *C. f. arigonis*.

1.4.12 *Chondrina* spec. D

Chondrina farinesii; Montoya et al., 1999: 131. Not Des Moulins, 1835.

Chondrina guiraoensis; Kokshoorn y Gittenberger, 2010 [part.]: 160, lám. 11, Fig. J1, J2. Not Pilsbry, 1918.

Chondrina jumillensis; Cadevall y Orozco, 2016. Not Pfeiffer, 1853.

Holotipo (Figs. 13G–H): Concha de un ejemplar adulto, depositado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX). Recogido por B.J. Gómez-Moliner el 19/01/2013.

Paratipos: Recogidos con el holotipo y depositados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX; 3 conchas y 33 ejemplares en etanol al 96%); Monte S. Miguel, Orihuela, vertiente norte. UTM: 30S 6800 42181. Altitud: 130 m. (MNCN XXXX; 11 ejemplares en etanol al 96%); Monte S. Miguel, Orihuela, vertiente suroeste. UTM: 30S 6798 42178. Altitud: 100 m. (MVHN XXXX; 5 ejemplares en etanol al 96%); Monte S. Miguel, Orihuela, vertiente suroeste. UTM: 30S 6799 42178. Altitud 165 m. (MVHN XXXX; 4 ejemplares en etanol al 96%).

Localidad tipo: Monte de San Miguel, Orihuela, provincia de Alicante, España. UTM: 30S 6801 42181. Altitud: 100 m. Roquedos calcáreos.

Material adicional: Carretera Pinoso-Fortuna: camino a la derecha antes de San Fernando y desvío a Cañada Leña, Sierra de Quibas, provincia de Murcia. UTM: 30S 6692 42419. Altitud: 540 m.

Etimología: El epíteto deriva del nombre en valenciano de la localidad tipo: Oriola.

Descripción (Figs. 13E–H): Concha cónico-alargada, de crecimiento regular, con la última vuelta más ancha que la anterior, de color pardo oscuro. De 5,2 a 6,2 mm altura y entre 2,3 y 2,8 mm de diámetro. Las vueltas de espira son fuertemente convexas y esculpidas con cóstulas toscas, bastante irregulares en tamaño y distribución. Pared cervical bien curvada o ligeramente aplanada. Base no aquillada.

Abertura blanquecina, con la zona basal bien redondeada, con las paredes palatal y parieto-columelar subparalelas o ligeramente convergentes hacia la base, aportando a la boca una ligera forma de V. Borde palatal arqueado o ligeramente aplanado. Peristoma débilmente engrosado, no reflejado. Dentición apertural fuertemente reducida. Sólo existe un diente columelar, pequeño, sumergido y generalmente visible en vista frontal, pero claramente perceptible en vista lateral.

Se diferencia de otras especies del subgrupo *gasulli*, por tener una dentición apertural muy reducida, donde únicamente hay un denticulo columelar. En *C. marjae* las cóstulas son más finas, más juntas entre sí y distribuidas de forma más regular. En *C. ingae* la escultura de la concha es menos definida, con las cóstulas más irregulares. De ambas especies de dentición reducida, se diferencia por poseer un pliegue columelar bien desarrollado, visible en posición frontal. De *C. guiraoensis* se diferencia por no presentar pliegue angular.

Distribución geográfica: Parece tratarse de un endemismo del noreste de Murcia (Sierra de Quibas) y zonas próximas del sureste de Alicante, en Orihuela (Figs. 3a, 3b). Es necesario realizar muestreos por las áreas limítrofes a ambas localidades para precisar el rango de distribución de esta especie.

Comentarios: Los distintos análisis de delimitación de especies efectuados en el capítulo 3 de la presente Tesis recogen a *C. spec. D* como un taxón con entidad de especie. Estos mismos estudios la sitúan filogenéticamente como la especie hermana de *C. marjae*, en una agrupación monofilética en la que ambas quedan agrupadas con *C. arigonoides*.

La única especie del género que se ha citado de Orihuela es *C. jumillensis* (L. Pfeiffer, 1853), que presenta una dentición apertural mucho más desarrollada, según se puede observar en el lectotipo figurado por Kokshoorn and Gittenberger (2010: Pl. 11, Figs. G1-2). Las fotografías publicadas por Kokshoorn and Gittenberger (2010: Pl. 11, Figs. J1-2) procedentes de la Sierra de Quibas y por Cadevall and Orozco (2016) de Orihuela, corresponden a *C. spec. D.*

1.4.13 *Chondrina spec. E*

Chondrina cf. gasulli; Kokshoorn y Gittenberger 2010 [part.]: 55, lám. 11, Fig. F1-2. Not Pilsbry, 1918.

Holotipo (Figs. 14C–D): Concha de un ejemplar adulto, depositado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX). Recogido por B.J. Gómez-Moliner el 01/07/2015.

Paratipos: Recogidos con el holotipo y depositados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX; 4 conchas y 9 ejemplares en etanol al 96%); Sella, Font la Mayor, Alicante. UTM: 30S 7368 42770. Altitud: 400m. (MVHN XXXX; 2 ejemplares en etanol al 96%).

Localidad tipo: Castell de Guadalest, Alicante, España. UTM: 30S 7438 42846. Altitud: 560 m. Roquedos calcáreos.

Material adicional: Fuentes del Algar, Callosa d'En Sarrià, Alicante. UTM: 30S 7527 42830. Altitud: 120 m. Rellu junto río Amadorio, km 1 carretera a Torremanzanas, Alicante. UTM: 30S 7330 42749. Altitud: 420 m.

Etimología: Pendiente de denominación.

Descripción (Figs. 14A–D): Concha cónico-alargada, ancha, con la última vuelta más ancha que la anterior, de color pardo claro. De 5,7 a 7,0 mm altura y entre 2,6 y 3,0 mm de diámetro. Las vueltas de espira son fuertemente convexas y esculpidas con cóstulas muy finas y regulares, las cuales pueden ser menos

regulares en la última vuelta. Pared cervical bien curvada o ligeramente aplanada. Base no aquillada.

Abertura con la zona basal bien redondeada, con forma de U, con el borde palatal arqueado o ligeramente aplanado. Borde superior derecho convergiendo fuertemente hacia el borde parieto-columelar. Peristoma débilmente engrosado, ligeramente reflejado. Pliegue angular de desarrollo variable, desde una lamela bien desarrollada a diente corto y generalmente poco desarrollado; frecuentemente, falta. Pliegue parietal muy pequeño y sumergido, que en muchas ocasiones es obsoleto, o incluso puede no existir. El pliegue columelar es el más desarrollado de toda la abertura, sumergido, no sobrepasando la columela hacia delante. A veces existe un pequeño dentículo infracolumelar. Pueden existir uno o dos pliegues palatales, muy pequeños y cortos en extensión, ligeramente desplazados basalmente con respecto al sistema parieto-columelar, aunque es habitual que no exista ningún pliegue palatal.

Morfológicamente es muy similar a *C. gasulli*, de la que se diferencia principalmente por el menor desarrollo de los pliegues angular y parietal y por la ausencia generalmente de infracolumelar, así como por la más fina costulación de la concha. De *C. pseudavenacea* se diferencia por tener una escultura más prominente y regular, y por no presentar pliegues palatales o, si existen, están poco desarrollados, faltando un infrapalatal. De *C. arigonoides* se diferencia por el menor grosor del peristoma y menor desarrollo de los pliegues palatales. De otras especies del subgrupo *gasulli*, se diferencia por presentar mayor número de pliegues aperturales.

Distribución geográfica: Endemismo alicantino. Conocida únicamente de tres localidades, situadas entre el Castell de Guadalest al este y la Serra de l'Aguilar en Relleu y Sella por el oeste. Se necesita realizar más muestreos para delimitar de forma más precisa su rango de distribución.

Comentarios: Kokshoorn et al. (2010) secuenciaron dos ejemplares del grupo de *Chondrina gasulli* s.l., pero ninguno procedente de la localidad tipo. La secuenciación realizada y presentada en el capítulo 3 de la presente Tesis, incluyendo topotipos de *C. gasulli*, indica que ninguno de los dos ejemplares denominados como *C. gasulli* por Kokshoorn et al. (2010) corresponde realmente a dicha especie. Uno de ellos, procedente de Calpe, se corresponde

morfológicamente y por la secuencia del *COI* con *C. spec. F* (ver comentarios de dicha especie). La otra, procedente de “Guadalest”, se corresponde morfológica y biogeográficamente con esta nueva especie. La secuencia del *COI* publicada por Kokshoorn et al. (2010) para el ejemplar de Guadalest es idéntica a la obtenida por nosotros para otro ejemplar del Castell de Guadalest. La figura ilustrada para *C. gasulli* por Kokshoorn and Gittenberger (2010: lám 11, F1-2) procedentes de Guadalest, corresponden también a esta nueva especie. Por otra parte, Kokshoorn and Gittenberger (2010) incluyen dentro de *C. pseudavenacea*, una población de *Chondrina* procedente de “2 km ESE Callosa de Ensarria, near Cascada El Argar”. Los ejemplares de las fuentes del Algar (Callosa d’En Sarrià) analizados en el capítulo 3 de la presente Tesis corresponden morfológicamente por la dentición apertural a *C. pseudavenacea*, si bien presentan una escultura más marcada, pero el ADN mitocondrial y nuclear corresponde a *C. spec. E*. Esta población, situada aproximadamente equidistante entre Castell de Guadalest y Mascarat, podría constituir una población híbrida entre ambas especies. Sería interesante muestrear intensivamente otras localidades de estas regiones para ver las relaciones existentes entre ambas especies y poder determinar si son especies válidas bajo el concepto biológico de especie. Los análisis ABGD, Stacey y BPP de delimitación de especies utilizados en el capítulo 3 de la presente Tesis, separan *C. spec. E* como especie propia y que se encuentra en proceso de publicación.

Frecuentemente encontrada en compañía de *C. farinesii arigonis*.

1.4.14 *Chondrina spec. F*

Chondrina cf. gasulli; Kokshoorn y Gittenberger 2010 [part.]: 55, lám. 11, Fig. E. Not Pilsbry, 1918.

Holotipo (Figs. 13K-L): Concha de un ejemplar adulto, depositado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX). Recogido por B.J. Gómez-Moliner el 13/04/2015.

Paratipos: Recogidos con el holotipo y depositados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN XXXX; 2 concha y 14 ejemplares en etanol

al 96%); Penyal d'Ifach, Calpe, Alicante. UTM: 31S 2455 42802. Altitud: 223 m (MVHN XXXX; 4 ejemplares en etanol al 96%).

Localidad tipo: Penyal d'Ifach, Calpe, Alicante. UTM: 31S 2453 42804. Altitud: 166 m

Etimología: Pendiente de denominación.

Descripción (Figs. 13I–L): Concha cónico-alargada, muy ancha en relación con la altura, con la última vuelta más ancha que la anterior, de color pardo claro. De 6,3 a 7,0 mm altura y entre 3,0 y 3,3 mm de diámetro. Las vueltas de espira son fuertemente convexas y esculpidas con cóstulas gruesas y regulares, las cuales pueden ser menos regulares en la última vuelta. Vueltas de espira de crecimiento muy rápido, de forma que la parte superior de la concha va ganando en anchura muy rápidamente y las dos últimas vueltas de espira son notablemente más altas que las vueltas previas. Pared cervical bien curvada o ligeramente aplanada. Base no aquillada.

Abertura blanquecina, con la zona basal bien redondeada, con forma de U, con el borde palatal arqueado o ligeramente aplanado. Borde superior derecho convergiendo fuertemente hacia el borde parieto-columelar. Peristoma ligeramente engrosado, no reflejado o ligeramente reflejado hacia la base. Presenta generalmente 6 pliegues aperturales. Pliegue angular corto y poco elevado, que generalmente sólo aparece como una impresión blanquecina; a veces puede faltar. Pliegue parietal fuerte sumergido, casi tan desarrollado como el columelar. El pliegue columelar es el más desarrollado de toda la abertura, sumergido, no sobrepasando la columela hacia delante. Puede existir un pequeño pliegue infracolumelar, en forma de denticulo o de pequeño abultamiento; a veces no perceptible. Existen dos pliegues palatales bien formados, constituidos por dos pequeños dientes, cortos o más alargados, pero siempre con una altura evidente; ambos dientes son divergentes hacia el exterior y están ligeramente desplazados basalmente con respecto al sistema parieto-columelar.

Morfológicamente es muy similar a *C. gasulli*, de la que se diferencia principalmente por el gran desarrollo de los dos pliegues palatales y de los pliegues angular y parietal. De *C. spec. E* se diferencia, además, por la más fuerte costulación de la concha. En *C. pseudavenacea* la escultura de la concha es menos

marcada y existen tres pliegues palatales bien formados en la abertura, estando enfrentados al sistema parieto-columelar. Otra característica que la diferencia de estas especies es la gran anchura de las dos últimas vueltas de espira, que confieren a la concha un perfil más ovoide. Además, la boca es de mayor tamaño y notablemente más alta que ancha.

Distribución geográfica: Especie restringida al Peñón de Ifach, pequeño saliente rocoso situado frente a Calpe (Alicante) (Figs. 3a, 3b).

Comentarios: Kokshoorn et al. (2010) secuenciaron dos ejemplares identificados como *Chondrina gasulli*, pero ninguno procedente de la localidad tipo. La secuenciación realizada en el capítulo 3 de la presente Tesis de topotipos de *C. gasulli*, indica que ninguno de los dos ejemplares denominados como *C. gasulli* por estos autores corresponde realmente a dicha especie. La secuencia del *COI* obtenida por estos autores para el ejemplar procedente de Calpe, es idéntica a la del ejemplar EHUMC-2192 del Peñón de Ifach de Calpe, secuenciado por nosotros, lo que indica que corresponde a esta misma especie. El ejemplar representado por estos mismos autores (Pl. 11, Fig. E) también se ajusta a la morfología observada para los animales de *C. spec. F* que hemos analizado procedentes del Peñón de Ifach.

Chondrina spec. F aparece agrupada junto a *C. pseudavenacea* y *C. spec. E* en una agrupación monofilética fuertemente soportada en árbol filogenético del capítulo 3 de la presente Tesis, si bien las relaciones filogenéticas entre estas tres especies no queda resuelta en el trabajo mencionado.

No ha sido encontrada en compañía de otras especies del género.

1.4.15 *Chondrina spec. G*

Holotipo (Fig. 14H): Concha de un ejemplar adulto, depositado en el Museu Valencià d'Història Natural (MVHN XXXX). Recogido por A. Martínez-Ortí el 26/07/2013.

Paratipos: Recogidos con el holotipo y depositados en el Museu Valencià d'Història Natural (MVHN XXXX; 1 concha y 18 ejemplares en etanol al 96%).

Beniarbeig, Serra de Segària. Cueva a 300 m al W de Cueva Bolumini. UTM: 30S 7577 43021. Altitud: 300 m. (MVHN XXXX; 6 ejemplares en etanol al 96%).
Beniarbeig – El Vergel. UTM: 30S 7600 43034. Altitud: 64 m (MVHN XXXX; 10 ejemplares en etanol al 96%).

Localidad tipo: Alrededores Cueva Bolumini, Beniarbeig, Serra de Segària, provincia de Alicante, España. UTM: 30S 7580 43023. Altitud: 275 m. Roquedos calcáreos.

Material adicional: Provincia de Alicante: Benidoleig, alrededores de la cueva de les Calaveres. UTM: 30S 7590 42980.

Etimología: Pendiente de denominación.

Descripción (Figs. 14H–K): Concha cónico-alargada, de crecimiento regular, con la última vuelta más ancha que la anterior, de color pardo claro. De 6,0 a 7,0 mm altura y entre 2,5 y 3,0 mm de diámetro. Las vueltas de espira son fuertemente convexas y esculpidas con cóstulas fuertes y regulares. Pared cervical bien curvada o ligeramente aplanada. Base no aquillada.

Abertura blanquecina, con la zona basal bien redondeada, con forma de U, con el borde palatal arqueado o ligeramente aplanado. Peristoma débilmente engrosado, no reflejado. Dentición apertural fuertemente reducida. Sólo presenta un diente columelar, pequeño y generalmente sólo visible en vista lateral. Además, puede haber en ocasiones una débil impresión blanquecina en posición angular.

Se diferencia de otras especies del subgrupo *gasulli*, por tener una dentición apertural muy reducida, donde únicamente hay un dentículo columelar y, a veces, indicios de un angular, no existiendo pliegues parietales ni palatales. Más difícil es distinguirla de las especies del subgrupo *gasulli* de dentición reducida. De *C. marjae* se diferencia por las cóstulas más prominentes y por la presencia generalizada del pliegue columelar. Por la escultura de la concha y dentición apertural se asemeja mucho a *C. spec. D.*, de la que se diferencia por tener la boca con forma de U, con las paredes palatal y columelar paralelas y la base bien redondeada. En *C. ingae* la escultura de la concha es más tosca e irregular y no existe pliegue columelar.

Distribución geográfica: Endemismo de la provincia de Alicante. Conocida únicamente de la Sierra de Segària, al norte de Beniarbeig y de Benidoleig (Figs. 3a, 3b). Habita desde 60 m hasta 500 m de altitud.

Comentarios: Los estudios de secuenciación del capítulo 3 de la presente Tesis incluyen esta especie dentro del subgrupo *gasulli*, donde parece estar más estrechamente relacionada con *C. ingae* y *C. gasulli*, si bien estas relaciones de parentesco no están estadísticamente soportadas.

Coexiste con *C. f. arigonis*.

1.4.16 *Chondrina spec. H*

Chondrina sp. 1; García-Meseguer et al. (2017): 134 (Chuecos, Águilas, Murcia, España).

Holotipo (Figs. 15D–E): Concha de un ejemplar adulto, depositado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN XXXX). Recogido por B. J. Gómez-Moliner el 12/04/2015.

Paratipos: Recogidos con el holotipo y depositados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN XXXX; 10 conchas y 36 ejemplares en etanol al 96%). Cabo Cope, Águilas, Murcia, UTM: 30S 6333 41434. Altitud: 200 m. (MVHN XXXX; 3 ejemplares en etanol al 96%).

Localidad tipo: Cabo Cope, Águilas, provincia de Murcia, España. UTM: 30S 6340 41443. Altitud: 145 m. Roquedos calcáreos.

Material adicional: La Azohía, paredes rocosas al sur del pueblo, Este de Cartagena, Murcia. UTM: 30S 6617 41574. Altitud: 78 m. Punta del río Cuervo, Águilas, Murcia. UTM: 30S 6274 41408. Altitud: 26 m.

Etimología: Pendiente de denominación.

Descripción (Figs. 15D–G): Concha cónico-oval alargada, con la última vuelta apenas más ancha que la penúltima, de color pardo claro. De 5,6 a 6,1 mm de altura y entre 2,3

y 2,6 mm de diámetro. Espira formada por vueltas de moderada a fuertemente convexas, provistas de cóstulas finas, poco separadas unas de otras, de distribución bastante regular. Pared cervical convexa, apenas aplanada. Base de la concha redondeada. Desembocadura, en vista lateral, ligeramente oblicua respecto al eje longitudinal de la concha, con la base más retrasada.

Abertura ovalada, relativamente pequeña, con los bordes palatal y basal bien redondeados, generalmente con forma de U, algo más estrecha en la mitad basal que en la mitad superior. Peristoma discontinuo, de bordes convergentes. Borde del peristoma blanco, frágil, apenas engrosado, ligeramente reflejado. Como máximo, existen dos pliegues en la abertura. Pliegue columelar pequeño, muy sumergido, con forma de un pequeño diente que no sobrepasa la columela, pero bien visible cuando se gira ligeramente la concha. En la mayor parte de los ejemplares existe, además, un muy pequeño denticulo en posición infracolumelar. A veces, ambos pliegues columelares tienen forma de un pequeño punto blanco sobre la columela e incluso pueden faltar completamente. En posición angular no existe un diente, pero sí puede aparecer una débil impresión blanquecina.

Por la morfología de la concha y por la escultura, esta especie se asemeja notablemente a *C. granatensis*. Se diferencia de otras especies de este grupo por la presencia de denticulos sólo en la pared columelar, con el diente columelar estando casi siempre bien formado y el infracolumelar, generalmente presente. Además, se distingue de *C. spec. C* y *C. spec. B* porque en estas la última vuelta de espira es notablemente más ancha que la penúltima. En *C. guiraoensis*, la concha es de forma similar, aunque de menor tamaño, y el pliegue angular siempre aparece bien formado. *C. spec. H* se distingue, además, por las pequeñas dimensiones de su abertura, siendo bastante más estrecha en la mitad inferior.

Distribución geográfica: Todas las localidades de las que se conoce la especie están situadas en las zonas cercanas a la costa de la provincia de Murcia, entre Cartagena y Águilas. Es necesario ampliar los muestreos para delimitar más exactamente su rango de distribución. Además de la localidad tipo, de donde proceden los ejemplares secuenciados, la hemos recogido de Águilas y la Azohía.

Comentarios: Todos los análisis de delimitación de especies realizados en el capítulo 3 de la presente Tesis reconocen a *C. spec. H* como una especie propia (en proceso de publicación). Estos estudios moleculares la sitúan dentro del

grupo *granatensis* + *gasulli*, si bien sus relaciones filogenéticas con ambos grupos no aparecen resueltas. Los ejemplares designados por García-Meseguer et al. (2017) como *Chondrina* spec.1, procedentes de Chuecos (Águilas) los asignamos a esta especie, en función de la morfología de la concha fotografiada en dicha obra.

Las conchas aparecen densamente cubiertas de líquenes blancos, lo que parece protegerlas de la insolación y dotarlas de camuflaje. No ha sido encontrada en compañía de otras especies del género.

1.5 Grupo *tenuimarginata*

Este grupo reúne a cuatro especies, todas ellas presentes en la cadena pirenaica y estribaciones cercanas (Fig. 4). Todos los análisis de delimitación de especies realizados en el capítulo 3 de la presente Tesis recogen a *Chondrina tenuimarginata*, *C. altimirai* y *C. bigorriensis* como especies propias. Por otro lado, estos mismos análisis agrupan en todos los casos a *C. centralis* y *C. ripkeni* dentro de una única especie en función de las escasas distancias genéticas que las separan.

Los análisis filogenéticos del capítulo 3 de la presente Tesis sitúan a este grupo de especies como el linaje hermano del conjunto formado por los tres grupos anteriores: *farinesii*, *aguilari* y *granatensis* + *gasulli* (Fig. 1). Estos estudios recogen a *C. bigorriensis* como la especie hermana de *C. centralis*, mientras que las relaciones de parentesco de ambas con respecto a *C. tenuimarginata* y *C. altimirai* no han podido ser resueltas (ver análisis filogenéticos del capítulo 3 de la presente Tesis).

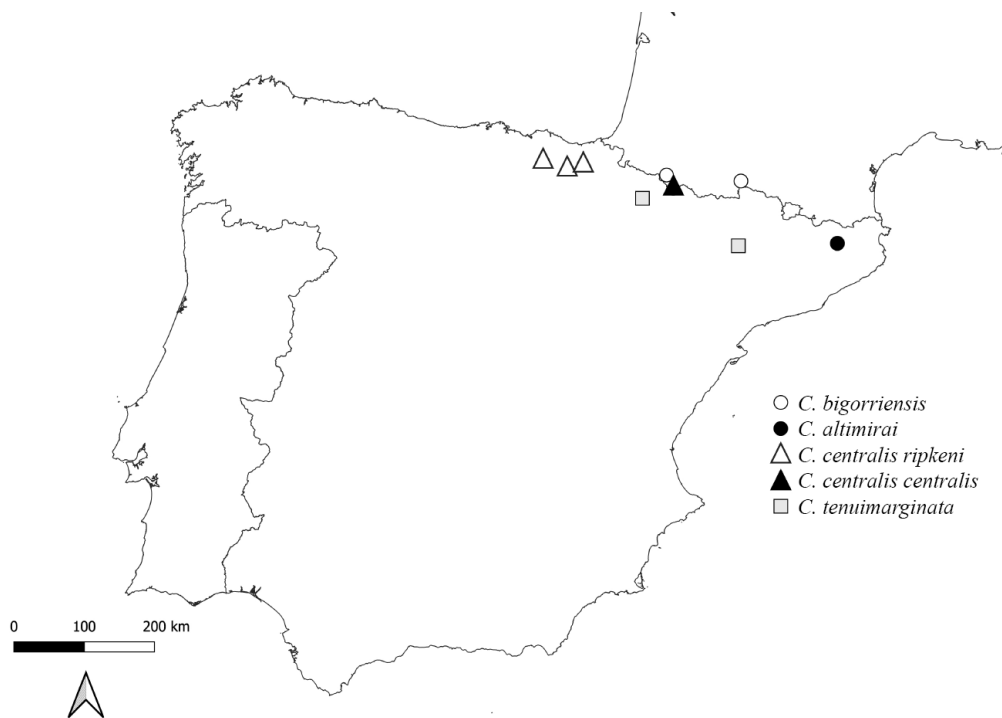


Figura 4. Mapa indicando la procedencia de los especímenes analizados del grupo *tenuimarginata*.

1.5.1 *Chondrina altimirai* Gittenberger, 1973

Chondrina altimirai Gittenberger, 1973: 200. (*Locus typicus*: Ermita de les Olletes, Puig Se-Calm, al sur de Sant Privat d'en Bas, Girona, España).

Descripción (Fig. 15H): Concha cónico-alargada, de color pardo. De 6,4 a 10,2 mm de altura y entre 2,6 y 3,3 mm de diámetro. Espira formada por vueltas moderadamente convexas, provistas de finas estrías muy próximas entre sí y dispuestas de forma regular; sobre ellas sobresalen estrías de crecimiento más toscas. Pared cervical ligeramente aplanada, mostrando frecuentemente una muesca en posición infrapalatal. Base de la concha ligeramente aquillada.

Peristoma engrosado, de color blanco, reflejado. Base de la boca redondeada o ligeramente angulosa. Dentición apertural reducida, con un pliegue angular, un columelar y dos palatales. El angular y el columelar pueden ser de fuertes a débiles; el palatal superior y el palatal inferior son dos cortos pliegues de pequeña envergadura. Ocasionalmente pueden aparecer algún muy débil pliegue adicional, en posición parietal, infracolumelar o infrapalatal.

Por la forma general de la concha y del peristoma, se asemeja considerablemente a *C. tenuimarginata*, de la que se distingue por lo reducido de su armadura bucal. Gittenberger (1973) indica que ambas especies podrían estar estrechamente emparentadas debido a su similitud conquiológica. No debe confundirse *C. altimirai* con ejemplares de reducida dentición (no completamente maduros) de *C. tenuimarginata*. De otras especies se diferencia por su concha relativamente grande, esbelta, cónica y por la posesión de una quilla en su base.

Distribución geográfica: Especie endémica del extremo nororiental de la península ibérica, donde ocupa un área muy reducida (Fig. 4). Está restringida a las zonas montañosas de las comarcas de La Garrotxa y Ripollès, en Girona (Bech, 1990; Cadevall and Orozco, 2016; Gittenberger, 1973). Habita entre 500 y 1500 m de altitud.

1.5.2 *Chondrina bigorriensis* (Des Moulins, 1835)

Pupa megacheilos var *d pusilla* Des Moulins, 1835: 163. (*Locus typicus*: Bagnères de Bigorre. Hautes Pyrénées. Francia).

Pupa bigorriensis Des Moulins, 1835: 159,163.

Para resto de sinonimia, consultar *C. bigorriensis* en Gittenberger (1973).

Descripción (Fig. 15I): Concha cónico-fusiforme alargada, de color pardo-oscuro. Entre 5,7 y 9,0 mm de altura y de 2,2 a 2,8 mm de diámetro. Espira con vueltas de mediana a muy convexas, cubiertas de finas cóstulas, muy próximas entre sí y de distribución regular. Última vuelta de anchura similar a la penúltima. Pared cervical mostrando una muesca en posición infrapalatal. Base de la concha aquillada. Ombliigo estrecho.

Abertura oval-alargada, ligeramente angulosa en la base. Peristoma discontinuo, con los bordes muy próximos y convergentes, de moderada a fuertemente engrosado y reflejado, pero no aplanado. El borde angular del peristoma se funde con la pared de la última vuelta después de sobrepasar al pliegue angular, que es esbelto y se une internamente al espiral. Lamela parietal corta y sumergida, pero de altura similar al angular. Columelar más largo y alto que el infracolumelar, sin alcanzar ninguno el peristoma. Palatal superior ligeramente sinuoso y más largo que el palatal inferior, que a su vez es más largo que el infrapalatal; los dos primeros se extienden generalmente hasta el peristoma. Frecuentemente aparecen dos pequeños dientes en posición suprapalatal y basal. Sistema palatal enfrentado al parieto-columelar o ligeramente desplazado basalmente.

Se diferencia de *C. tenuimarginata* por tener el ápice de la concha más grueso, el peristoma menos reflejado y no aplanado, así como por la ausencia de pliegue sutural. De *C. avenacea* se diferencia por su boca más alargada y angulosa y por su escultura más fuerte. Además, en *C. avenacea*, el sistema palatal no está desplazado basalmente. *C. kobeltoides*, tiene una concha más ancha, las vueltas son más convexas, la boca más angulosa y su peristoma está menos reflejado.

Distribución geográfica: Especie endémica de Pirineos. Aparece prácticamente restringida a la vertiente norte de Pirineos (Gittenberger, 1973), alejándose ligeramente de la cadena pirenaica sólo por el este de su área de distribución, por donde alcanza hasta el macizo de Corbières en el Departamento de Aude. Hacia el oeste, llega hasta el valle del río Bidouze, en el País Vasco francés. Por la vertiente sur únicamente aparece en las cabeceras de los valles de los ríos Aragón, Esera y Cinca, en la zona oriental de la provincia de Huesca (Bofill et al., 1918; Faci, 1991; Gittenberger, 1973) y en la zona alta de Belagua, Navarra (Altonaga et al., 1994), no alejándose de la línea divisoria de aguas. Presente también en el Valle de Arán (Bofill and Haas, 1921).

Habita en altitudes comprendidas entre 200 y 2000 m

Comentarios: Welter-Schultes (2012) propone la designación de esta especie como *C. pusilla*. No obstante, siguiendo las recomendaciones de Somoza-Valdeolmillos et al. (2019), y con el fin de promover la estabilidad nomenclatural, utilizamos el nombre *C. bigorriensis* elegido por Pilsbry (1918).

Convive con *C. ascendens* y *C. centralis centralis*.

1.5.3 *Chondrina centralis* (Fagot, 1891)

En la revisión del género *Chondrina* efectuada por Gittenberger (1973), *Chondrina centralis* y *C. ripkeni* son tratadas como dos especies distintas, consideración que ha sido seguida hasta la fecha actual por todos los autores que han estudiado estos taxones. No obstante, los recientes estudios moleculares indican un estrecho parentesco entre ambos. Así, la reconstrucción filogenética publicada por Kokshoorn et al. (2010) basada en el gen mitocondrial *COI* ya los recoge como grupos hermanos, estrechamente asociados a *C. bigorriensis*. Del mismo modo, los estudios moleculares efectuados en el capítulo 3 de la presente Tesis incluyendo genes mitocondriales y nucleares recogen esta misma relación de parentesco entre estos tres taxones, donde *C. centralis* y *C. ripkeni* aparecen separadas por escasas distancias genéticas. Todos los estudios de delimitación de especies efectuados en el capítulo 3 de la presente Tesis coinciden en agrupar a *C. centralis* y *C. ripkeni* dentro de una única especie. Debido a las diferencias

morfológicas existentes entre estos dos taxones y a que ambos presentan rangos de distribución separados, en este trabajo son considerados como subespecies de *C. centralis*.

1.5.4 *Chondrina centralis centralis* (Fagot, 1891)

Pupa centralis Fagot, 1891:132. (*Locus typicus*: Plateau de Lourdes, valle del gave d'Ossou, Hautes Pyrénées, Francia).

La sinonimia puede consultarse en Gittenberger (1973).

Descripción (Fig. 15J): Concha cónico-alargada, con la última vuelta más ancha que la penúltima, de color pardo oscuro. De 5,3 a 7,1 mm de altura y entre 2,3 y 2,7 mm de anchura. Las vueltas de espira son fuertemente convexas, esculpidas de gruesas cóstulas espaciadas y dispuestas de forma regular. Pared cervical aplanada oblicuamente. Base de la concha redondeada o ligeramente angulosa. Ombligo estrecho pero bien visible.

Peristoma blanquecino, de moderada a fuertemente engrosado y débilmente reflejado. Base de la boca redondeada o ligeramente angulosa. Lamela angular delgada, generalmente poco elevada, y unida a un pliegue espiral de mayor altura. Lamela parietal delgada y sumergida. Pliegue columelar más desarrollado que el infracolumelar, sin extenderse ninguno de ellos hasta el peristoma. Palatal superior y palatal inferior muy desarrollados, con el primero alcanzando el peristoma; además existe un pequeño diente suprapalatal y menos frecuentemente otro infrapalatal. Sistema palatal desplazado basalmente respecto al parieto-columelar.

Se distingue fácilmente de otras especies por su forma cónica y por sus gruesas cóstulas, así como por tener únicamente dos pliegues palatales fuertes. *Chondrina calpica calpica* es más fusiforme, con la abertura más ovalada y de armadura bucal más reducida. Otros taxones de concha fuertemente costulada como *C. centralis ripkeni* y *C. lusitanica* tienen una dentición palatal más desarrollada.

Distribución geográfica: Endemismo centro-pirenaico, distribuido por los departamentos de Pirineos Atlánticos y Altos Pirineos y por las provincias de Huesca y Navarra, ocupando una estrecha área desde Gavarnie por el este (Gittenberger, 1973) hasta el bosque de Sansanet por el oeste (Altonaga et al., 1994; Bertrand, 2016). Durante los últimos años la hemos recogido al sur de la Pierre de St. Martin, en las estribaciones occidentales del macizo del Anie (UTM: 30TXN8259) y en el Barranco de Belabarce (30TXN7749). Bertrand (2020) también cita el pico de Ori entre Francia y Navarra. Estas últimas localidades, situadas en el Pirineo navarro, parecen marcar su límite occidental de distribución. Habita en alturas comprendidas entre 1000 y 1700 m.

Comentarios: Hemos observado a esta especie conviviendo sobre las mismas rocas con *C. f. ascendes* y, ocasionalmente, con *C. bigorriensis*.

1.5.5 *Chondrina centralis ripkeni* Gittenberger, 1973

Chondrina ripkeni Gittenberger, 1973: 203. (*Locus typicus*: 1,5 km al Norte del Puerto de Orduña, Burgos, España).

Descripción (Fig. 15K): Concha cónico-alargada, ligeramente fusiforme, de color pardo oscuro. De 6 a 8 mm de altura y entre 2,5 y 3,0 mm de diámetro. Sus vueltas de espira son fuertemente convexas y esculpidas por gruesas cóstulas transversales regularmente espaciadas. Pared cervical ligeramente aplanada, mostrando, a veces, una pequeña muesca en posición infrapalatal. Base angulosa.

Peristoma fuertemente engrosado, aplanado y reflejado. Base de la boca redondeada o ligeramente angulosa. Pliegue angular fuerte, internamente unido al espiral. Pliegue parietal sumergido, de altura similar al angular. Pliegue columelar fuerte, más alto que el infracolumelar. Palatal superior más largo que el palatal inferior, ambos con altura similar; infrapalatal más corto y más bajo que los anteriores, pero con forma de fuerte lamela; generalmente existe un pequeño pliegue suprapalatal, que puede ser una pequeña lamela discontinua o aparecer como un pequeño diente. Sistema palatal ligeramente desplazado basalmente respecto al parieto-columelar.

Se diferencia fácilmente de *Chondrina centralis centralis* por el menor desarrollo en esta de los pliegues palatales. De *Chondrina avenacea* se diferencia por la fuerte escultura transversal. De *C. bigorriensis* por su porte menos esbelto y el mayor grosor de las cóstulas. De otras especies del género con cóstulas muy fuertes, se diferencia por poseer tres pliegues palatales bien desarrollados; así, *C. calpica* tiene la armadura bucal menos desarrollada, mientras en *C. lusitanica* el sistema palatal, no desplazado basalmente, está más desarrollado, incluyendo, además, un pliegue basal.

Distribución geográfica: Especie endémica de la región oriental de la Cordillera Cantábrica, en la que aparece restringida a los Montes Vascos. Su límite occidental está situado en la Sierra Salvada y el oriental en la Sierra de Aralar (Altonaga et al., 1994; Gómez and Angulo, 1982). Únicamente aparece en zonas de montaña, entre 900 y 1300 m de altitud.

Comentarios: Vive de forma simpátrica con *Chondrina avenacea*. Al parecer, se comporta como especie vicaria respecto a *C. farinesii ascendens*.

1.5.6 *Chondrina tenuimarginata* (Des Moulins, 1835)

Pupa megacheilos var. *tenuimarginata* Des Moulins, 1835: 163. *Locus typicus*: La Preste, Pyrénées Orientales, Francia.

La sinonimia de esta especie aparece recogida en Gitteneberger (1973)

Descripción (Fig. 15L): Concha cónico-alargada, o, más generalmente, cónico-fusiforme, de color pardo, con el ápice puntiagudo. De 7 a 14 mm de altura y entre 2,6 y 4,1 mm de diámetro. Vueltas de espira desde débil a fuertemente convexas, esculpidas por finas cóstulas o estrías. Pared cervical aplanada, presentando una muesca desde débil a fuerte en posición infrapalatal. Base aquillada.

Peristoma blanquecino, fuertemente engrosado, ampliamente reflejado y aplanado. Base de la boca desde redondeada hasta fuertemente angulosa. Pliegue

angular alto y profundo, uniéndose al pliegue espiral. Lamela parietal sumergida, delgada y alta. Lamela columelar más alta y más larga que la infracolumelar. Pared palatal con cinco pliegues, de los que sólo el parietal superior alcanza el peristoma; estos pliegues se ordenan de la siguiente forma según su tamaño: palatal superior, palatal inferior, infrapalatal, suprapalatal y sutural; sólo excepcionalmente falta este último. Además, en algunas ocasiones puede existir un pliegue basal. Sistema palatal directamente enfrentado al parieto-columelar o ligeramente desplazado basalmente.

Chondrina tenuimarginata se diferencia de *C. bigorriensis* por tener un ápice más agudo, un porte más cónico, un peristoma ampliamente reflejado y aplanado, así como por sus mayores dimensiones y por tener de forma casi constante un pliegue sutural. De *C. altimirai*, se diferencia claramente por el gran desarrollo de los pliegues aperturales.

Distribución geográfica: Endemismo ibérico, de distribución predominantemente pirenaica. Se extiende ampliamente a todo lo largo de la vertiente sur de Pirineos y sistemas sur-pirenaicos de Navarra, Aragón y Cataluña (Gittenberger, 1973). No obstante, parece estar ausente de amplias zonas del Pirineo de Lleida (Gómez, 1988). También citada de Andorra y del Pirineo francés. En la vertiente nor-pirenaica (Altonaga et al., 1994; Gittenberger, 1973) está prácticamente reemplazada por *C. bigorriensis*. Su límite occidental está situado en la Sierra de Izco en Navarra (Altonaga et al., 1994). Está ampliamente extendida por las regiones del interior de Aragón y Cataluña al norte del valle del Ebro (Bech, 1990; Faci, 1991), siendo menos frecuente por las sierras litorales y pre-litorales de Cataluña. Hacia el sur se extiende hasta la Mola de Colldejou en las sierras pre-litorales de Tarragona (Altimira, 1959; Gittenberger, 1973). Además, ha sido señalada de Penyagolosa, en la comarca castellonense de L'Alcatén (Martínez-Ortí, 1999), única localidad al sur del Ebro en que ha sido constatada su presencia y que constituye la localidad más meridional.

Comentarios: Altitudinalmente vive entre 200 y 2000 m. Convive con *Chondrina ascendens*, *C. avenacea*, *C. centralis*, *C. farinesii farinesii* y *C. f. massotiana*. Con *C. bigorriensis* se comporta prácticamente como especie vicaria, habiendo muy pocos lugares en los que sus áreas de distribución se superponen (valle del Essera, Gave de Pau, Pirineo navarro, Gorges de Kakouetta).

1.6 Grupo *kobelti*

Este grupo reúne a cuatro especies endémicas de la cordillera cantábrica (Figs. 5a, 5b): *C. cantabroccidentalis*, *C. cliendentata*, *C. kobelti* y *C. kobeltoides*, junto con *C. calpica*, especie endémica del sur de la península ibérica y norte de África. Los análisis filogenéticos (Somoza-Valdeolmillos et al., 2021, capítulo 3 de la presente Tesis) sitúan a *C. kobelti* y *C. kobeltoides* como especies hermanas, mientras *C. calpica* aparece situada como la especie hermana de *C. cliendentata*. Las relaciones filogenéticas de *C. cantabroccidentalis* con ambos grupos no aparecen resueltas en los estudios citados. Con excepción de *C. calpica*, donde los estudios de delimitación de especies del capítulo 3 de la presente Tesis no han dado resultados concluyentes, todas las especies aquí referidas han sido reconocidas por Somoza-Valdeolmillos et al. (2021) y el capítulo 3 de la presente Tesis como especies con entidad propia. Este grupo *kobelti* (Fig. 1) conforma el grupo hermano del constituido por *C. avenacea* y *C. lusitanica*.

Chondrina kobelti fue considerada en la monografía de Gittenberger (1973) como una especie que contenía dos subespecies, *C. kobelti kobelti* y *C. kobelti cliendentata*. Raven (1986) separa *C. kobelti* como especie propia y sitúa a *C. cliendentata* como subespecie de *C. kobeltoides*. Los estudios filogenéticos (Kokshoorn et al., 2010; Somoza-Valdeolmillos et al., 2021, capítulo 3 de la presente Tesis) demuestran que estos tres taxones son especies distintas. Tanto el árbol filogenético publicado por Kokshoorn and Gittenberger (2010) como los resultados obtenidos por Somoza-Valdeolmillos et al. (2021) y el análisis filogenético mostrado en el capítulo 3 de la presente Tesis, reflejan la existencia de dos filogrupos diferentes dentro de *C. kobelti s.str.*, distribuidos al Este y Oeste de Picos de Europa. Los tres análisis de delimitación de especies efectuados en el capítulo 3 de la presente Tesis concuerdan en reconocer ambos filogrupos como especies diferentes. No obstante, la existencia probada de poblaciones híbridas viables en las zonas de contacto entre ambos filogrupos en Picos de Europa (Somoza-Valdeolmillos et al., 2021), llevan a estos autores a considerarlos como subespecies, que pasan a denominarse *Chondrina kobelti kobelti* y *C. kobelti ordunensis*, clasificación que adoptamos también en el presente trabajo.

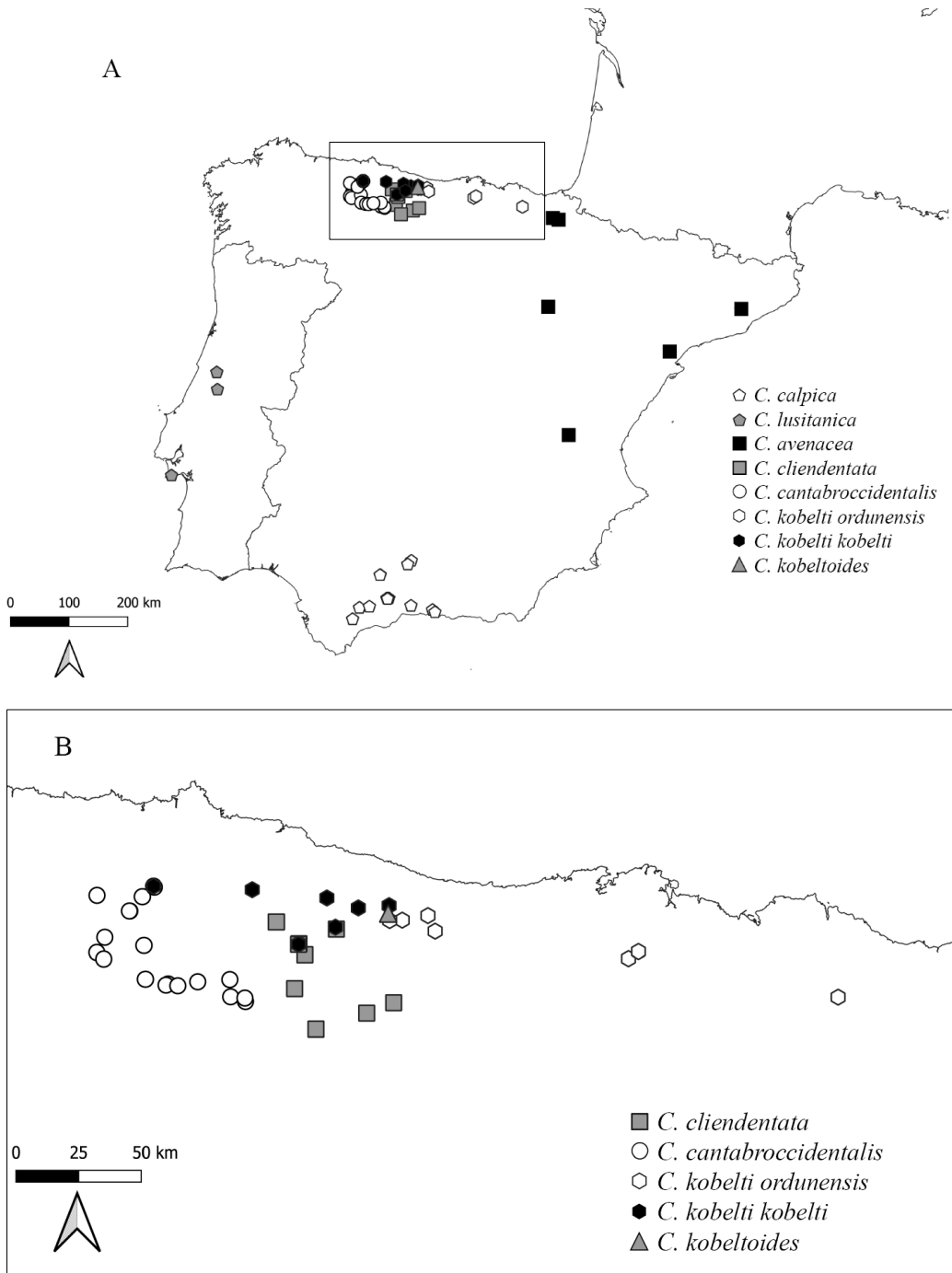


Figura 5. 5a) Mapa indicando la procedencia de los especímenes analizados de los grupos *kobelti* y *avenacea*. 5b) Ampliación de la cordillera Cantábrica conteniendo mayor número de especies y poblaciones del grupo *kobelti*. En ambos se incluyen las citas aportadas por Somoza-Valdeolmillos et al. (2021).

1.6.1 *Chondrina calpica* (Westerlund, 1872)

Pupa calpica Westerlund, 1872: 27. (*Locus typicus*: Gibraltar, España).

La sinonimia puede consultarse en Gittenberger (1973).

Descripción (Fig. 16A): Concha cónico-ovalada, desde esbelta hasta rechoncha, de color pardo claro u oscuro. De 5,4 a 7,9 mm de altura y entre 2,3 y 3,1 mm de diámetro. Espira formada por vueltas fuertemente convexas, provistas de gruesas cóstulas dispuestas regularmente y en número de 4 a 11 por milímetro en la última vuelta, aunque frecuentemente su número se sitúa en torno a las 6 – 8 por milímetro; estas cóstulas aparecen frecuentemente bordeadas de una coloración blanquecina. Pared cervical aplanada, pudiendo aparecer una muesca en posición palatal inferior, lo que da origen a la formación de una quilla en la base de la concha; en caso contrario la base es redondeada.

Abertura ovalada. Peristoma discontinuo, blanquecino o el mismo color que el resto de la concha, desde fuerte a muy fuertemente engrosado, apenas reflejado. Bordes de la boca muy convergentes. En el interior de la boca, casi siempre existen, al menos, un pliegue parietal, un columelar, un palatal superior y un palatal inferior. Las lamelas parietal y columelar son generalmente las más desarrolladas, si bien ambas se encuentran sumergidas. La lamela columelar apenas sobrepasa la columela hacia delante. Las palatales superior e inferior también son fuertes, apareciendo más desarrolladas en el interior, donde originan una gibosidad muy aparente; la palatal superior es la única que se extiende hasta el peristoma. Pueden aparecer también, aunque poco desarrollados o apenas indicados, un diente angular, un infracolumelar, un suprapalatal y un infrapalatal. En ejemplares de dentición apertural muy fuerte puede existir, adicionalmente, un espiral. Cuando la dentición está reducida, los pliegues son más cortos en extensión y más delgados, pero conservan una elevación considerable. Sistema palatal desplazado basalmente con respecto al sistema parieto-columelar.

Se distingue de otras especies de *Chondrina* por la fuerte costulación de su concha. De otras especies costuladas como *Chondrina centralis* y *C. lusitanica* se diferencia por la reducción de su armadura bucal, donde generalmente sólo hay

dos pliegues palatales. De las especies geográficamente más cercanas, *C. granatensis* y *C. maginensis*, se diferencia por sus cóstulas, que son mucho más fuertes y generalmente más separadas entre sí, por poseer una dentición apertural más desarrollada, con el pliegue palatal superior largo, extendiéndose hasta el peristoma, así como por la generalmente débil construcción del pliegue angular. Con *C. calpica* comparte la escultura muy marcada de la concha, el desplazamiento basal del sistema parieto-columelar y la ausencia de pliegue espiral. No obstante, *C. cliendentata* tiene una abertura más angulosa y un pliegue angular más desarrollado.

Distribución geográfica. *Chondrina calpica* es un endemismo ibero-marroquí que engloba dos subespecies: *C. calpica calpica* (Westerlund, 1872) y *C. calpica altenai* Gittenberger, 1973. La última es conocida únicamente de los alrededores de Ceuta (Gittenberger, 1973). *C. calpica calpica* se extiende por el norte de Marruecos y el extremo sur de la península ibérica (Gittenberger, 1973), donde se extiende desde Gibraltar y El Berrueco (al este de Cádiz) y a lo largo de la Serranía de Ronda y de Antequera, hasta la Sierra de Loja en el extremo occidental de Granada (Arrébola and Gómez, 1998; Gittenberger, 1973). Citas previas de esta especie en Cazorla, han sido asignadas a *C. granatensis* (Arrébola and Gómez, 1998). La cita aportada por Gittenberger (1973) para *C. calpica calpica* en el cerro de San Antón (UTM: 30SUF76), junto a Málaga capital, y reproducida en Arrébola and Gómez (1998) debe ser asignada a *C. granatensis* (J.S. Torres, com. pers.). Presente también en la Sierra Sur de Sevilla (Vázquez Toro et al., 2015). Recogida desde el nivel del mar hasta 1000 m de altitud.

Comentarios. Los análisis de delimitación de especies del capítulo 3 de la presente Tesis reflejan resultados desiguales, separando a *C. calpica calpica* en dos especies. El análisis de ABGD muestra como resultado 10 grupos dentro de *C. calpica calpica*. Esto es atribuido, en el capítulo 3 de la presente Tesis, a que ABGD tiende a tratar la estructuración poblacional como especies. Sin embargo, los análisis BPP y Stacey, hacen únicamente dos grupos de *C. calpica calpica*. El análisis de un mayor número de poblaciones podrá, seguramente, aclarar si existe más de un taxón dentro de *C. calpica calpica*. Kokshoorn and Gittenberger (2010) y Somoza-Valdeolmillos et al. (2021) confirman el estrecho parentesco entre *C. calpica calpica* y *C. c. altenai*.

Los análisis filogenéticos (Somoza-Valdeolmillos et al., 2021, capítulo 3 de la presente Tesis) sitúan a la especie Bético-Marroquí *C. calpica* como la especie hermana de *C. cliendentata*, dentro del grupo *kobelti*, conformado por especies endémicas de la Cordillera Cantábrica. De acuerdo con (Somoza-Valdeolmillos et al., 2021) esto indica que el origen de *C. calpica* puede ser el resultado de un transporte pasivo desde algún enclave cantábrico hasta Andalucía, donde posteriormente se expandió por la región Bética y norte de África.

Parece comportarse en gran parte de su área de distribución como especie vicaria con respecto a *C. granatensis*. Sólo se ha podido observar en compañía de *C. granatensis* en alguna localidad de la provincia de Málaga (J.S. Torres, com. pers.).

1.6.2 *Chondrina cliendentata* Gittenberger, 1973

Chondrina kobelti cliendentata Gittenberger, 1973: 173. [*Locus typicus*: Sahelices de Sabero, León, España. (Originalmente indicado como Sallices de Sabero)].

Chondrina kobeltoides cliendentata; Raven, 1986 [part.]: 32.

Chondrina cliendentata; Kokshoorn y Gittenberger, 2010: 159.

Descripción (Fig. 16B): Concha cónico-fusiforme, de color marrón violáceo. De 5,3 a 8,3 mm de altura y con 2,3 - 2,8 mm de diámetro. Vueltas fuertemente convexas, provistas de gruesas cóstulas, distribuidas uniformemente y espaciadas entre sí. Pared cervical fuertemente aplanada, presentando una muesca en posición infrapalatal. Base de la concha ligeramente aquillada.

Abertura con la base en forma de V, rara vez redondeada. Peristoma fuertemente engrosado, no reflejado. Pliegue angular formado por una nítida impresión blanquecina que llega hasta el peristoma y que hacia el interior adquiere forma de pequeño diente de pequeño tamaño, que hacia el interior converge hacia el pliegue parietal llegando a contactar con este; ocasionalmente, el angular puede faltar. No existe pliegue espiral. Parietal fuerte y sumergido, casi contactando con la parte interior del angular. Pliegue columelar fuerte, infracolumelar menos

desarrollado. Palatal superior fuerte, progresando hasta el peristoma; palatal inferior de la misma altura, pero más corto; infrapalatal presente o no, pero cuando existe, tiene forma de lamela y, a veces, ocupa una posición basal; ocasionalmente, puede existir también un pequeño diente suprapalatal. Sistema palatal desplazado basalmente con respecto al parieto-columelar.

Se diferencia de *C. cantabroccidentalis*, la otra especie que habita al sur de la cordillera cantábrica, por presentar una base de la concha angulosa, con una muesca cervical en posición infrapalatal, por tener una boca más angulosa en su base, por el menor desarrollo del pliegue angular, que converge hacia el parietal en el interior de la abertura, y por la ausencia de pliegue espiral. Además, el sistema palatal está notablemente desplazado basalmente. Con *C. calpica*, su especie hermana, comparte la posesión de unas cóstulas toscas y muy marcadas en la superficie de la concha, el desplazamiento basal del sistema palatal, así como la ausencia de pliegue espiral, pero se diferencia por la presencia de un pliegue angular bien formado que converge hacia el parietal. De otras especies cantábricas se distingue por la fuerte escultura de la concha.

Distribución geográfica. Endemismo de la Cordillera Cantábrica, distribuida principalmente por la vertiente sur (Fig. 5a, 5b). Su límite oriental lo constituyen Peña Amaya (Burgos) y la Sierra de Peña Labra (Cantabria/Palencia), extendiéndose por el oeste a lo largo de la montaña norte palentina hasta el valle del río Porma en León (Somoza-Valdeolmillos et al., 2021). En el valle del río Nalón, situado en la vertiente norte de la Cordillera Cantábrica ha sido comprobada su presencia entre el Puerto de Tarna y Arrobio (Asturias), mientras en el Desfiladero de Los Beyos ha sido identificado un punto de contacto entre *C. cliendentata* y *C. kobeltoides*, con la primera habitando en la entrada sur del desfiladero y la segunda ocupando el resto del desfiladero (Somoza-Valdeolmillos et al., 2021). Habita en altitudes desde 420 m hasta 1850 m.

Comentarios: *C. cliendentata* fue originalmente considerada subespecie de *C. kobelti* por Gittenberger (1973), pero posteriormente, Raven (1986) pasa a considerarla subespecie de *C. kobeltoides*. No obstante, los estudios moleculares realizados por Kokshoorn et al. (2010) indican que se trata de una especie válida. Filogenéticamente, las especies más relacionadas con ella son *C. calpica* y *C.*

klemmi que habitan en el sur de la península ibérica y norte de África (Kokshoorn et al., 2010; Somoza-Valdeolmillos et al., 2021; capítulo 3 de la presente Tesis).

Raven (1986) ofrece una extensa lista de localidades asignadas a *C. cliendentata*, todas ellas repartidas a lo largo de la vertiente sur de la cordillera cantábrica o, si en la vertiente norte, situadas muy cerca de la divisoria de aguas, hasta Babia y Somiedo en León. No obstante, todas las poblaciones asignadas a *C. cliendentata*, situadas al oeste del río Curueño deben ser asignadas a *C. cantabroccidentalis*.

No ha sido encontrada en compañía de otras especies del género.

1.6.3 *Chondrina cantabroccidentalis* Somoza-Valdeolmillos y Vázquez-Sanz, 2021

Chondrina kobelti kobelti; Gittenberger, 1973 [part.]: 174. Fig. 89.

Chondrina kobeltoides cliendentata; Raven, 1986 [part.]: 32. Not Gittenberger, 1973.

Descripción (Fig. 16H). Concha cónico-alargada, semitraslúcida, de color marrón desde claro a oscuro. De 4,4 a 7,1 mm de altura y con 2,2 – 2,8 mm de diámetro. Vueltas de espira convexas, provistas de estrías fuertes y distribuidas de forma bastante regular. Pared cervical bien redondeada, no presentando una muesca en posición infrapalatal. Base redondeada.

Abertura con la base en forma de U, no angulosa en la base. Peristoma fuertemente engrosado, no reflejado. Pared parietal con el pliegue angular desde débil a fuerte; pliegue espiral generalmente presente, con forma de pequeña lamela o diente que puede ser continuo o discontinuo con el angular, muy raramente ausente; pliegue angular fuerte. Pliegue columelar muy fuerte, infracolumelar menos desarrollado. Parietal fuerte y sumergido, bien separado del angular. Palatal superior fuerte, progresando hasta el peristoma; palatal inferior de la misma altura, pero más corto; infrapalatal aún más débil, pero con forma de lamela; puede existir también un pequeño pliegue suprapalatal, corto,

sumergido y con forma de pequeño dentículo. Sistema palatal directamente enfrentado al parieto-columelar, aunque ocasionalmente puede estar ligeramente desplazado basalmente.

Se diferencia de *C. cliendentata*, la otra especie que habita al sur de la cordillera cantábrica, por presentar una estriación más débil y por su boca más redondeada en la base, así como por el mayor desarrollo del pliegue angular, bien separado del parietal, y por presentar un pliegue espiral, aunque generalmente no es visible en vista frontal. Además, el sistema palatal está directamente enfrentado al parieto-columelar. De *C. kobelti ordunensis* y *C. kobeltoides* se diferencia por su menor tamaño, por presentar una estriación más fuerte y distribuida de forma regular, y por la menor envergadura del pliegue espiral, así como por no tener el peristoma tan fuertemente engrosado. Por otro lado, la base de la concha en *C. cantabroccidentalis* es redondeada, con la boca en forma de U y no presentando una muesca en posición infrapalatal, lo que la diferencia también de *C. cliendentata*. De *C. kobelti kobelti* se diferencia por el mayor tamaño y de la concha y por su forma cónica no ovalada y más ancha, así como por tener la base de la boca bien redondeada. Además, en *C. kobelti kobelti* el pliegue espiral es más fuerte.

Distribución geográfica: Endemismo de la región cantábrica, restringido a la zona occidental de la cordillera cantábrica y habitando casi exclusivamente en su vertiente sur. Se extiende desde las montañas situadas al oeste del río Curueño en el este, a lo largo de los espacios naturales de Hoces de Vegacervera, Babia y Luna (abarcando los espacios naturales Montaña Central de León y Valle de San Emiliano), hasta el límite occidental de las rocas calcáreas de la península ibérica. También presente en las zonas más altas del valle de Somiedo (Valle del Lago), única localidad conocida situada en la vertiente norte, pero muy próxima a la separación de vertientes.

Comentarios: Los ejemplares de Felmín-Vegacervera (provincia de León), son considerados por Gittenberger (1973) como formas de tránsito entre *C. kobelti* y *C. cliendentata*, situándolos dentro de *C. kobelti*. No obstante, Raven (1986) considera a esta población dentro de *C. kobeltoides cliendentata* (= *C. cliendentata*). La figura publicada por Gittenberger (1973: Fig. 89) de un ejemplar de Felmín-Vegacervera, unido a su localización geográfica, nos permiten concluir

que esta población pertenece a *C. cantabroccidentalis*. Todas las citas aportadas por Raven (1986) para *C. cliendentata* al oeste del río Curueño deben ser asignadas a *C. cantabroccidentalis*.

Somoza-Valdeolmillos et al. (2021) analizan varias poblaciones de *Chondrina* cf. *kobeltoides* de la vertiente norte de la Cordillera Cantábrica, situadas al oeste del Desfiladero de Los Beyos. Esos ejemplares no son coespecíficos con *C. kobeltoides*, quedando más relacionados con *C. cantabroccidentalis* en el estudio filogenético citado. Estas poblaciones de la vertiente cantábrica no fueron incluidas en el estudio del capítulo 3 de la presente Tesis y son morfológicamente bastante diferentes de *C. cantabroccidentalis*, siendo necesario ampliar los estudios sobre las relaciones existentes aquí para poder determinar si son coespecíficas con *C. cantabroccidentalis* o constituyen un taxón diferente. Provisionalmente, y a la espera de futuros estudios, incluimos estas poblaciones dentro de *C. cantabroccidentalis*.

No ha sido observada en compañía de otras especies el género.

1.6.4 *Chondrina kobeltoides* Gittenberger, 1973

Chondrina kobeltoides Gittenberger, 1973 [part.]: 175. (*Locus typicus*: Sudeste del Lago de la Ercina, Asturias, España).

Chondrina kobeltoides kobeltoides; Raven, 1986 [part.]: 32.

Descripción (Fig. 16D): Concha cónico-fusiforme, de color marrón violáceo. De 5,6 a 8,5 mm de altura, aunque generalmente la altura sobrepasa los 7,0 mm, y con 2,3 - 3,1 mm de diámetro. Espira formada por vueltas fuertemente convexas, provistas de finas estrías distribuidas de forma regular. Pared cervical fuertemente aplanada, presentando una muesca en posición infrapalatal. Base aquillada.

Abertura con la base en forma de V, menos frecuentemente redondeada. Peristoma fuertemente engrosado, no reflejado. Pared parietal con el pliegue

angular bien formado y unido al espiral que es más fuerte; pliegue parietal también fuerte. Pliegue columelar muy fuerte, siendo el de mayor desarrollo de todos; infracolumelar menos desarrollado. Palatal superior fuerte, progresando hasta el peristoma; palatal inferior de la misma altura, pero más corto; infrapalatal aún más débil, pero con forma de lamela; puede existir también un pequeño pliegue suprapalatal, corto y con forma de pequeño denticulo. Sistema palatal enfrentado al parieto-columelar.

C. kobeltoides presenta muchas similitudes con *Chondrina kobelti ordunensis*, principalmente en lo referente a la forma de la abertura. No obstante, se diferencia de ésta por su porte más fusiforme y esbelto, con las primeras vueltas de espira creciendo más lentamente, lo que hace que estas primeras vueltas tengan una forma cónico-alargada, frente a la forma más ovalada de *C. kobelti ordunensis*. En *C. kobelti kobelti* la base de la boca es más redondeada y la escultura más desarrollada y regular. Además, el tamaño de la concha es mayor en *C. kobeltoides* que en cualquiera de las formas de *C. kobelti*. De las otras especies cantábricas, se diferencia fácilmente por el conjunto de caracteres morfológicos anteriormente definidos.

Distribución geográfica: Especie restringida al macizo de Picos de Europa y zonas aledañas (Somoza-Valdeolmillos et al., 2021) habitando desde el valle de Liébana en Picos de Europa hasta el desfiladero de Los Beyos. Habita en altitudes desde 250 a 1100 m (Altonaga et al., 1994; Raven, 1986). Ver Fig. 5 del presente trabajo.

Comentarios: Los trabajos de Gittenberger (1973) y Raven (1986) han considerado para *C. kobeltoides* una región geográfica más amplia de la aquí definida, extendiendo la misma hacia el oeste hasta los límites occidentales de los roquedos calcáreos, situados más al oeste de Avilés y Mieres, pero siempre restringida a la vertiente norte de la Cordillera Cantábrica. Somoza-Valdeolmillos et al. (2021) incluyen varias poblaciones de *Chondrina cf. kobeltoides* situadas al oeste del Desfiladero de Los Beyos, desde Arrobio y el Puerto de Tarna hasta Entrago, todas ellas situadas en la vertiente norte de la Cordillera Cantábrica. Todas estas poblaciones no se agrupan con el filogrupo que contiene los topotipos de *C. kobeltoides*, constituyendo linajes que se asocian a *Chondrina cantabroccidentalis* (ver comentarios en esta última especie). En consecuencia, el rango de distribución de *C. kobeltoides* se ha reducido a aquella

zona geográfica cuya presencia sí ha podido ser confirmada mediante estudios genéticos y morfológicos. Un carácter morfológico que permite diferenciar a *C. kobeltoides* de estas poblaciones situadas más al oeste, y que presentan un notable polimorfismo conquiológico, es el gran desarrollo del pliegue espiral.

Convive con *C. kobelti* en las mismas rocas, habitando generalmente las zonas más sombrías.

1.6.5 *Chondrina kobelti* (Westerlund, 1887)

En la revisión del género *Chondrina* efectuada por Gittenberger (1973), *Chondrina kobelti* se considera que está formada por dos subespecies: *Chondrina kobelti kobelti* y *Chondrina kobelti cliendentata*. Esta última es actualmente considerada una especie propia (Kokshoorn and Gittenberger, 2010). Los estudios moleculares efectuados por Somoza-Valdeolmillos et al. (2021, Figs. 3–4), identifican dos linajes bien diferenciados genética y morfológicamente, que se hibridan en la zona de contacto entre Asturias y Cantabria. Todos los análisis de delimitación de especies efectuados en el capítulo 3 de la presente Tesis coincidieron en separar ambos linajes como especies separadas. No obstante, las evidencias de que no constituyen especies separadas bajo el concepto biológico de especie, hace que deban ser consideradas como subespecies: *Chondrina kobelti kobelti* y *C. kobelti ordunensis*.

1.6.6 *Chondrina kobelti ordunensis* Pilsbry, 1918

Chondrina kobelti ordunensis Pilsbry, 1918: 39. (*Locus typicus*: Peña de Orduña, Burgos, España).

Chondrina kobelti kobelti; Gittenberger, 1973 [part.]: 169.

Chondrina kobelti; Raven 1986 [part.]: 28.

Descripción (Fig. 16E): Concha muy sólida, cónico-ovalada, ensanchada, de color pardo-violáceo oscuro. Altura de 5,3 a 6,7 mm y diámetro de 2,1 a 2,6 mm. Entre

vueltas fuerte o muy fuertemente convexas, mostrando finas estrías transversales. Pared cervical aplanada, pudiendo llegar a ser cóncava en casos extremos, mostrando a veces una muesca en posición infrapalatal. Base de la concha fuertemente angulosa.

Abertura generalmente angulosa en la base, con forma de V, subtriangular. Peristoma fuertemente engrosado, no reflejado. Pliegue angular de poca altura en el exterior, haciéndose más fuerte hacia el interior, donde se une al espiral cuando este último existe. Parietal corto pero alto, ligeramente sumergido. En la columela existe un fuerte columelar y un infracolumelar de menor tamaño, apenas apreciable en vista frontal. Palatal superior y palatal inferior de altura similar, aunque sólo el primero llega hasta las proximidades del peristoma; infrapalatal ligeramente más pequeño que los anteriores; generalmente también existe un pequeño diente suprapalatal. A veces aparece, adicionalmente un pequeño pliegue basal.

Se diferencia de *C. k. kobelti* por tener una concha más sólida y por su mayor tamaño, presentando una escultura más débil. Además, el crecimiento de las primeras vueltas de espira es más rápido, con lo que la espira gana antes en anchura y la forma de la concha es más ancha y ovalada. Otros criterios que las separan es su boca con forma de V, de perfil casi triangular, así como la mayor anchura de las dos últimas vueltas de espira. De *C. kobeltoides* se distingue fundamentalmente por su forma ovalada y su menor tamaño, con las primeras vueltas ganando anchura muy rápidamente. Del resto de especies cantábricas se diferencia por la forma de la concha, por la composición de los pliegues aperturales y la forma de la boca.

Distribución geográfica: Endemismo de la zona oriental de la Cordillera Cantábrica, restringido a la vertiente norte, en la que habita desde la zona de separación de vertientes hasta las zonas costeras, salvo en el extremo oriental de su rango (Fig. 5a, 5b). Se extiende desde Picos de Europa en el Este hasta la Sierra de Aralar, en Navarra (Larraz and Jordana, 1984; Raven, 1986).

Comentarios: Convive con *C. avenacea* en las zonas costeras de Cantabria, mientras que ambas especies no coexisten en las regiones interiores.

1.6.7 *Chondrina kobelti kobelti* (Westerlund, 1887)

Pupa kobelti Westerlund, 1887: 102. (*Locus typicus*: Asturias, cerca de Oviedo, España).

Chondrina kobelti kobelti; Gittenberger, 1973 [part.]: 169.

Chondrina kobelti; Raven 1986 [part.]: 28.

Descripción (Figs. 16F–G): Concha cónico-ovalada estrecha, de color pardo-violáceo oscuro. Altura de 3,7 a 5,3 mm y diámetro de 1,8 a 2,3 mm. Entre vueltas convexas, mostrando fuertes estrías transversales de distribución regular. Pared cervical aplanada. Base de la concha generalmente angulosa.

Abertura generalmente redondeada en la base, con forma de U. Peristoma fuertemente engrosado, no reflejado. Pliegue angular bien desarrollado, unido al espiral. Parietal corto pero alto, ligeramente sumergido. En la columela existe un fuerte columelar y un infracolumelar de menor tamaño, a veces ausente. Palatal superior y palatal inferior de altura similar, infrapalatal ligeramente más pequeño; puede existir un pequeño diente suprapalatal. Palatal superior enfrentado al parietal, mientras los dos pliegues inferiores de la pared palatal pueden aparecer ligeramente desplazados basalmente.

Chondrina kobelti kobelti se diferencia de *C. kobeltoides* fundamentalmente por su tamaño considerablemente menor, muy llamativo en las poblaciones donde coexisten. De otras especies se distingue, además, por su escultura y por la construcción de los pliegues aperturales, con el sistema palatal enfrentado al parieto-columelar.

Distribución geográfica: Endemismo de la zona occidental de la Cordillera Cantábrica, restringido a su vertiente norte, desde Picos de Europa en el Este hasta el límite de los roquedos calcáreos en el Oeste (Fig. 5a, 5b).

Comentarios: Habita en compañía de *C. kobeltoides*, si bien en estos casos *C. k. kobelti* tiende a situarse en los lugares más expuestos al sol (Gittenberger, 1973).

1.7 Grupo *avenacea*

El linaje *avenacea* engloba únicamente dos especies presentes en la península ibérica, *Chondrina avenacea* y *C. lusitanica* (Fig. 5a). La primera de ellas es una especie de distribución centro-sur-europea (Boato et al., 1985), que se extiende por el sur y este de Francia, sur de Bélgica, Luxemburgo, centro y sur de Alemania, Suiza, Austria, Chequia y Eslovaquia (Kerney et al., 1983). Se extiende también por todos los países euro-mediterráneos, desde la península ibérica y el este de Francia, hasta los Balcanes, Crimea y el Cáucaso. Existen varias subespecies de las que *C. avenacea avenacea* es la única presente en la península ibérica, y está extendida hasta la región de los Alpes (Gittenberger, 1973; Nordsieck, 1963). El grupo *avenacea* constituye el clado hermano el grupo *kobelti* (Somoza-Valdeolmillos et al., 2021) Los estudios de Kokshoorn et al. (2010) que incluyen especies de otras regiones europeas también recogen dentro de este filogrupo a *C. arcadica* (= *C. clienta*). Ver el árbol filogenético del capítulo 3 de la presente Tesis.

1.7.1 *Chondrina lusitanica* (Pfeiffer, 1848)

Pupa lusitanica Pfeiffer, 1848: 347. (*Locus typicus*: Serra da Arrabida, Oeste de Setúbal, Portugal).

La sinonimia puede verse en Gittenberger (1973).

Descripción (Fig. 16C): Concha cónico-fusiforame, de color pardo oscuro, pudiendo mostrar tonos blanquecinos cuando está seca. Entre 6,1 y 8,0 mm de altura y de 2,4 a 2,9 mm de diámetro. Posee vueltas de espiras moderadamente convexas, provistas de gruesas cóstulas muy fuertes, espaciadas y distribuidas de forma regular. Pared cervical convexa, no mostrando muesca alguna.

Abertura con la base redondeada o ligeramente angulosa, con los bordes superiores muy convergentes. Peristoma fuertemente engrosado, blanquecino, ligeramente reflejado; a veces puede aparecer débilmente aplanado. Pliegue angular muy fuerte, progresando hacia el interior donde se une al espiral. Dicho

pliegue angular puede presentar la apariencia de un fuerte callo que se extiende hasta el peristoma, o puede ser una lamela fuerte, que puede aparecer acompañada de un pliegue subangular. Pliegue parietal alto y sumergido. Pliegue columelar muy fuerte, considerablemente más desarrollado que el infracolumelar, también de gran tamaño. Pliegues palatales también muy fuertes, incluyendo un palatal superior que se extiende hasta el peristoma, un palatal inferior y un infrapalatal alargados y altos, y un pequeño dentículo suprapalatal bien evidente. Además, puede existir un pliegue basal, alargado, ligeramente más pequeño que el infrapalatal. Sistema palatal directamente enfrentado al parietocolumelar.

Se distingue fácilmente de otras especies del género por su marcada escultura transversal de la concha, conjuntamente con el fuerte desarrollo de los pliegues aperturales.

Distribución geográfica: Endemismo ibero-atlántico (Fig. 5a). Habita únicamente en Portugal, donde se extiende a lo largo de toda la zona calcárea del extremo occidental, desde la Sierra de Arrábida en el sur, hasta Braga en el norte (Gittenberger, 1973). Es la única especie del género que vive en Portugal. Hasta 800 m de altitud.

1.7.2 *Chondrina avenacea* (Bruguière, 1792)

Bulimus avenaceus Bruguière, 1792: 355. (*Locus typicus*: alrededores de París, Francia).

Chondrina spec. 2; Gittenberger, 1973: 230, fig.129.

Chondrina gerhardi Gittenberger, 2002: 42. (*Locus typicus*: right slope of the Valley Combe de Queyras, Gordes du Guil, 1100m, Hautes-Alpes, France)

Para el resto de la sinonimia, consultar Gittenberger (1973).

Descripción (Fig. 16I): Concha cónico-alargada cilíndrica, de color pardo oscuro. De 5,6 a 8,0 mm de altura y de 2,3 a 2,7 mm de diámetro. Espira formada por

vueltas muy convexas, fina e irregularmente estriadas. Pared cervical aplanada, mostrando varias impresiones correspondientes a los principales pliegues palatales. Base de la concha ligeramente angulosa.

Abertura ovalada, bien redondeada en su base. Peristoma engrosado y poco reflejado, blanquecino. Lamela angular bien desarrollada y larga, unida internamente a un diente espiral. Parietal más alta que la angular y ligeramente sumergida. Pliegue columelar más fuerte que el infracolumelar, no alcanzando ninguno de ellos el peristoma. Pared palatal con cuatro pliegues, de los cuales sólo el palatal superior se extiende hasta el peristoma; el palatal inferior e infrapalatal están ligeramente menos desarrollados que el palatal superior; el suprapalatal aparece como un pequeño dentículo o como una lamela discontinua. Sistema palatal directamente enfrentado al parieto-columelar.

Se diferencia de *Chondrina ripkeni* y de *C. lusitanica* por no presentar cóstulas en la concha. De *C. bigorriensis* se distingue por sus estrías menos marcadas y por tener el sistema palatal no desplazado basalmente. *C. pseudavenacea* tiene una concha menos cilíndrica y no presenta pliegues espiral ni suprapalatal. De otras especies del género se diferencia por la composición de los pliegues aperturales, y por la forma de la concha y del peristoma.

Distribución geográfica: Dentro de la península ibérica es común en las zonas calizas de todo el cuadrante nor-oriental ibérico (Fig. 5a), llegando por el oeste hasta Picos de Europa (Gittenberger, 1973; Gomez and Rallo, 1988). Es una especie común a lo largo de la vertiente norte de la región cantábrica, al igual que en las sierras pre-litorales de Cataluña, desde el norte de Girona hasta el sur de Tarragona. No obstante, está ausente de amplias zonas del Pirineo y pre-Pirineo oscense y leridano (Faci, 1991; Gomez and Rallo, 1988). También es común a lo largo del Sistema Ibérico, desde la Sierra de la Demanda y Peñas de Cervera, en La Rioja y Burgos, hasta la Sierra de Albarracín y Serranía de Cuenca, alcanzando hacia el sureste hasta el Maestrazgo, la Sierra de Gúdar, Camporrobles y el Camp de Turia (Faci, 1991; Martínez-Ortí, 1999). Presente también en el alto valle del Duero y norte de Guadalajara (Altonaga et al., 1994; Gittenberger, 1973).

Comentarios: Convive con *Chondrina ascendens*, *C. bigorriensis*, *C. centralis centralis*, *C. centralis ripkeni* y *C. tenuimarginata*. En la provincia de Cantabria también hemos encontrado a *C. avenacea* junto a *C. kobelti* en unas pocas

localidades costeras, si bien *C. kobelti* parece comportarse como especie vicaria de *C. avenacea* en las regiones del interior. En estudios genéticos en realización, hemos incluido topotipos de *C. gerhardi* Gittenberger, 2002, los cuales quedan dentro de *C. avenacea* (datos no publicados), lo que nos lleva a proponer, de acuerdo con Welter-Schultes (2012) el nombre de *C. gerhardi* dentro de la sinonimia de *C. avenacea*, constituyendo una forma de dentición reducida de esta última especie.

2. Bibliografía

- Aguilar-Amat, J.B., 1932. Catàleg dels Pupillidae s.l. Treballs del Mus. Ciències Nat. Barcelona X, 50.
- Alonso-Alonso, M. del R., 1974. Un nuevo chondrinido de la provincia de Granada: *Chondrina farinesii granatensis*, n. ssp. (Mollusca, Pulmonata, Chondrininae). Cuad. Ciencias Biol. 3, 87–90.
- Altamira, C., 1967. Notas malacológicas. Contribución al conocimiento de *Chondrina pulchella* (Bofill). Misc. Zool 2, 23–25.
- Altamira, C., 1961. Notas malacológicas. Contribución al conocimiento de la Fauna Malacológica terrestre y de agua dulce de Tarragona. Miscel·lània Zoològica 1, 19–28.
- Altamira, C., 1960. Notas malacológicas. Contribución al conocimiento de los moluscos terrestres y de agua dulce de Cataluña. Miscelánea Zoológica 1, 9–15.
- Altamira, C., 1959. Contribución al conocimiento de la Fauna Malacológica de la provincia de Tarragona. Miscelánea Zoológica 1, 89–95.
- Altonaga, K., Gómez Moliner, B.J., Martín, R., Prieto, C.E., Puente, A.I., Rallo, A.M., 1994. Estudio faunístico y biogeográfico de los moluscos terrestres del norte de la Península Ibérica. Eusko Legebiltzarra, Vitoria-Gasteiz.
- Arrébola, J., 2013. *Chondrina granatensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T189722A8766064. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-1.RLTS.T189722A8766064.en>
- Arrébola, J.R., Gómez, B.J., 1998. Nuevas aportaciones al conocimiento del género *Chondrina* (Gastropoda, Pulmonata) en el sur de la Península Ibérica, incluyendo la descripción de *Chondrina maginensis* spec. nov. Iberus 16, 109–116.
- Bech, M., 1990. Fauna malacològica de Catalunya. Mollusc terrestres I d'aigua dolça. Treballs la Inst. Catalana d'Historia Nat. 12, 1–229.

- Bertrand, A., 2020. Mollusques terrestres et d'eau douce des Pyrénées-Atlantiques: catalogue commenté des espèces, espèces patrimoniales, enjeux de connaissances et de conservation, bibliographie. *Folia Conchyliol.* 55, 1–76. <https://doi.org/ISSN 2107-7010>
- Bertrand, A., 2016. *Chondrina centralis* (Fagot 1891) en France, in: *Folia Conchyliologica*. pp. 11–13.
- Boato, A., Bodon, M., Giusti, F., 1985. Molluschi terrestri e d'acqua dolce delle Alpi Liguri. *Biogeogr. – J. Integr. Biogeogr.* 9, 237–371. <https://doi.org/10.21426/b69110170>
- Bofill, A., Aguilar-Amat, J.B., 1924. Contribució a la malacología del regne de Valencia. *Trab. Mus. Cienc. Nat. Barcelona* 10 (1), 1–18.
- Bofill, A., Haas, F., 1921. Estudi sobre la malacología de les Valls pirenaiques. Vall d' Aran. *Trab. Mus. Cienc. Nat. Barcelona* 3 (15), 1247-1350 + 1 pl.
- Bofill, A., Haas, F., 1920. Estudi sobre la malacología de les Valls pirenaiques. Vall del Noguera Pallaresa. *Trab. Mus. Cienc. Nat. Barcelona* 3 (10), 105-220 + 3 pl.
- Bofill, A., Haas, F., Aguilar-Amat, J.B., 1918. Estudi sobre la malacología de les Valls pirenaiques. Estudio sobre la fauna malacológica del Vall de l'Essera. *Trab. Ins. Cat. Hist. Nat. Barcelona* 1, 9-110 + 4pl.
- 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.
- Cadevall, J., Orozco, A., 2016. Caracoles y babosas de la Península Ibérica y Baleares. Omega, Barcelona.
- Des Moulins, C., 1835. Description de quelques mollusques terrestres et fluviatiles de la France, nouveaux ou peu connus. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux* 7.
- Faci, G., 1991. Contribución al conocimiento de diversos moluscos terrestres y su distribución en la Comunidad Autónoma Aragonesa. Tesis doctoral. Universidad de Zaragoza. 787 pp.
- Fagot, P., 1888. Contribuciones a la fauna malacológica de Aragón. Catálogo razonado de los Moluscos del Valle del Éssera. *Crónica Científica* 10–11, 31–198 [p. 105].
- García-Meseguer, A.J., Esteve, M.A., Robledano, F., Miñano, J., 2017. Atlas y Libro Rojo de los Moluscos Continentales de la Región de Murcia. Oficina de Impulso Socioeconómico del Medio Ambiente. Consejería de Agua, Agricultura y Medio Ambiente. Comunidad Autónoma de la Región de Murcia.
- Gasull, L., 1981. Fauna malacológica terrestre y de agua dulce de la provincia de Castellón de la Plana. *Bolletí la Soc. d'Història Nat. les Balear.* 25, 55–102.
- Gasull, L., 1975. Fauna malacológica terrestre del sudeste ibérico. *Bolletí la Soc. d'Història Nat. les Balear.* 20, 5–155.

- Gittenberger, E., 1973. Beiträge zur Kenntnis der Pupillacea: III. Chondrininae. Zool. Verh. 127, 3–267.
- Gómez, B.J., 1988. Estudio sistemático y biogeográfico de los moluscos terrestres del suborden *Orthurethra* (Gastropoda: Pulmonata, Stylommatophora) del País Vasco y regiones adyacentes, y catálogo de las especies ibéricas. Tesis doctoral. Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea. 424 pp.
- Gómez, B.J., Angulo, E., 1982. El genero *Chondrina* (Mollusca, Gastropoda) en el País Vasco. *Iberus* 2, 29–40.
- Gomez, B.J., Rallo, A.M., 1988. Consideraciones biogeograficas de la subfamilia Chondrininae en las regiones de Pirineos-Occidentales, Cantabrico-Oriental, Valles Alto y Medio del Ebro y N del sistema Iberico. *Iberus* 8 (2), 103–109.
- Haas, F., 1926. The *Abidas* and *Chondrinas* of the Pyrenees and the Iberian Peninsula. *Man. Conchol.* 27, 267–315.
- Kerney, M.P., Cameron, R.A.D., Jungbluth, J.H., 1983. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. Paul Parey Ed., Hamburg & Berlin.
- Kokshoorn, B., Gittenberger, E., 2010. Chondrinidae taxonomy revisited: New synonymies, new taxa, and a checklist of species and subspecies (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata), *Zootaxa*. Magnolia Press, Auckland, New Zealand.
- Kokshoorn, B., van Schoor, M., Erkelens, I., Gittenberger, E., 2010. Waves of dispersal in island-hopping *Chondrina* species (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae). *Zool. Anz.* 249, 71–79. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2010.02.001>
- Larraz, M.L., Jordana, R., 1984. Moluscos terrestres de Navarra (Mollusca: Gastropoda) y descripción de *Xeroplexa blancae* n. sp. (F. Helicidae), in: *Publ. Biol. Univ. Navarra, Ser. Zool.*, 11. Eurograf, S.L., Barañain, Pamplona, pp. 1–65.
- Martínez-Ortí, A., 2013. *Chondrina arigonis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T156804A5000053. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-1.RLTS.T156804A5000053.en>
- Martínez-Ortí, A., 1999. Moluscos terrestres testáceos de la Comunidad Valenciana. Universitat de València.
- Nordsieck, H., 1963. Die *Chondrinen* der Südalpen. *Ultraschall Der Medizin* 91, 1–20. <https://doi.org/10.1055/s-2004-815600>
- Pilsbry, H.A., 1918. vol. 24, in: *Manual of Conchology (Second Series: Pulmonata). Pupillidae (Gastrocoptinae, Vertigininae).* pp. 1–64.
- Raven, J.G.M., 1986. Notes on Spanish Non-Marine Molluscs 3. Chondrinidae from the Cantabrian Mountains (Gastropoda: Pulmonata). *Zool. Meded.* 60 (2), 27–37.

- Robles F., 1991. Gasterópodos terrestres de la provincia de valencia. Revisión bibliográfica y lista de especies. *Iberus* 9 (1–2), 467–481.
- Somoza-Valdeolmillos, E., Kokshoorn, B., Gittenberger, E., Gómez-Moliner, B., 2019. *Corrigendum* to: “Waves of dispersal in island-hopping *Chondrina* species (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae)” [*Zool. Anz.* 249 (2010) 71–79]. *Zool. Anz.* 280, 95–98. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2019.03.003>
- Somoza-Valdeolmillos, E., Vázquez-Sanz, J., Gómez-moliner, B.J., Caro, A., Madeira, M.J., 2021. Phylogenetic study and taxonomic update of *Chondrina* (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae) in the Cantabrian Mountain region (Iberian Peninsula). *Syst. Biodivers.* 19, 1–18. <https://doi.org/10.1080/14772000.2021.1877843>
- Vázquez Toro, F.E., Sebastián Torres Alba, J., Ripoll, J., 2015. Nuevas citas de gasterópodos terrestres (Mollusca: Gastropoda) para la provincia de Sevilla (España). *Spira* 5, 181–185.
- Welter-Schultes, F., 2012. *European non-Marine Molluscs, a Guide for Species Identification.*, lanet Post. ed. Göttingen, Germany.
- Westerlund, C.A., 1887. Fauna der in der paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. III. Gen. *Buliminus*, *Sesteria*, *Pupa*, *Stenogyra* & *Cionella*. Lund. (Håkan Ohlsson), pp. 1–183, 1–15, 1-26.

Capítulo 4.

Láminas

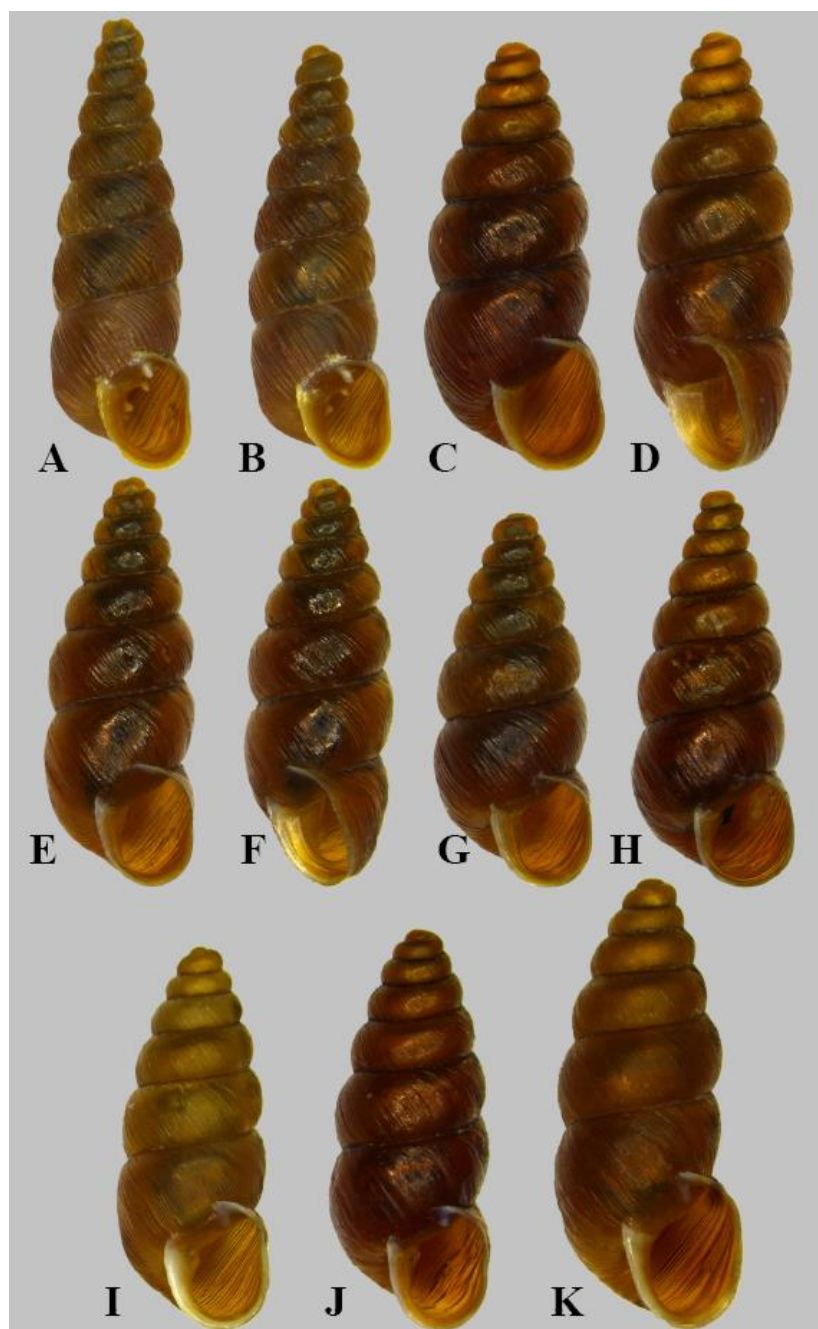


Figura 6. A–B: *C. maginensis*, Sierra Magina, Jaén. C–H: *C. spec.* A, C–D: Cascada de la Fuentona, Cabrejas del Pinar, Soria; E–H: Alto de la Cucuta, Malanquilla, Zaragoza. I–K: *C. f. farinesii*, I: Sadernes, Girona; J: Beuda, Girona; K: La Preste, Pyrénées Orientales (*locus typicus* de *Pupa farinesii*). A: 6,45 mm, B: 6,05 mm, C: 6,10 mm, D: 6,25 mm, E–F (holotipo): 5,85 mm, G: 5,35 mm, H: 5,64 mm, I: 5,53 mm, J: 5,71 mm, K: 6,46 mm.

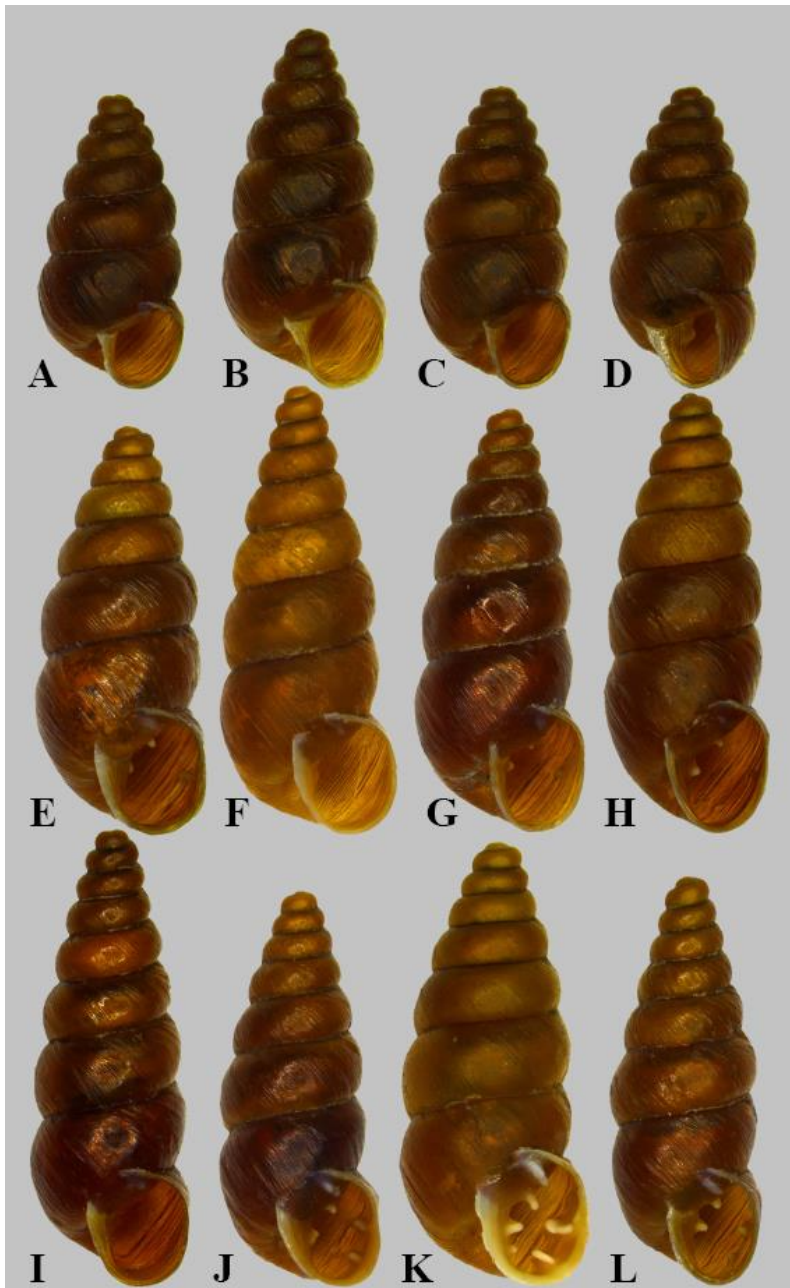


Figura 7. A–D: *C. spec. 5*, Los Cloticos, Bejís, Castellón. E–L: *C. f. massotiana*, E: Sant Llorenç de Montgai, Camarasa, Noguera, Lleida; F: La Seo d’Urgell-Allás, Lleida; G: Figols i Alinyà, Lleida; H: Sant Julià de Lòria, Andorra (*locus typicus* de *Pupa massotiana*); I (*C. spec. 6 sensu* Kokshoorn and Gittenberger (2010)): Pas de Terradets, Cellers, Lleida; J: Figols i Alinyà, Lleida; K: Montañana, Huesca (cerca del *locus typicus* de *Pupa sexplicata*); L: Mont Rebei, Congost, Lleida. A: 4,33 mm, B: 5,18 mm, C: 4,37mm, D: 4,37 mm, E: 5,74 mm, F: 6,46 mm, G: 6,10 mm, H: 6,32 mm, I: 6,56 mm, J: 5,77 mm, K: 6,37 mm, L: 5,92 mm.

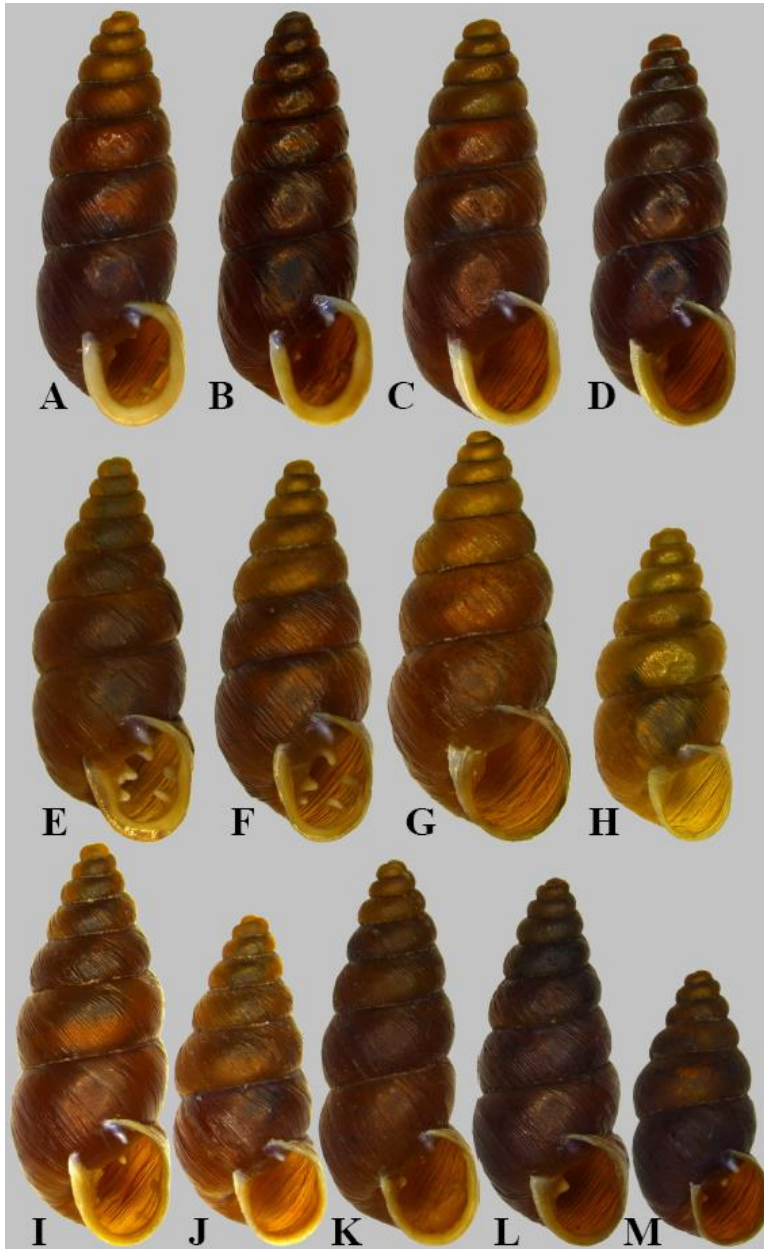


Figura 8. A–D: *C. f. ascendens*, A: Escales, Huesca; B: Senarta, Valliberna, Huesca; C: La Horadada, Burgos; D: Santa Elena, Biescas, Huesca. E–M: *C. f. arigonis*, E: Montgó, Alicante; F: Pantano de Tous, Valencia; G: Cova del Ramé, Tarragona (topotipo de *Chondrina jumillensis unidentata*); H (*C. spec. 1 sensu* Kokshoorn and Gittenberger (2010)): Navajas, Castellón; I–J: Cardó, Tarragona (*locus typicus* de *Pupa dertosensis*); K: La Foradada, Montsiá, Tarragona; L: Canal de Mig, La Mola, Tarragona; M: Mola de Boix, Roquetas, Tarragona. A: 7,18 mm, B: 7,20 mm, C: 7,03 mm, D: 6,79 mm, E: 6,65 mm, F: 6,60 mm, G: 7,08 mm, H: 5,45 mm, I: 6,98 mm, J: 5,77 mm, K: 6,69 mm, L: 6,53 mm, M: 4,81 mm.

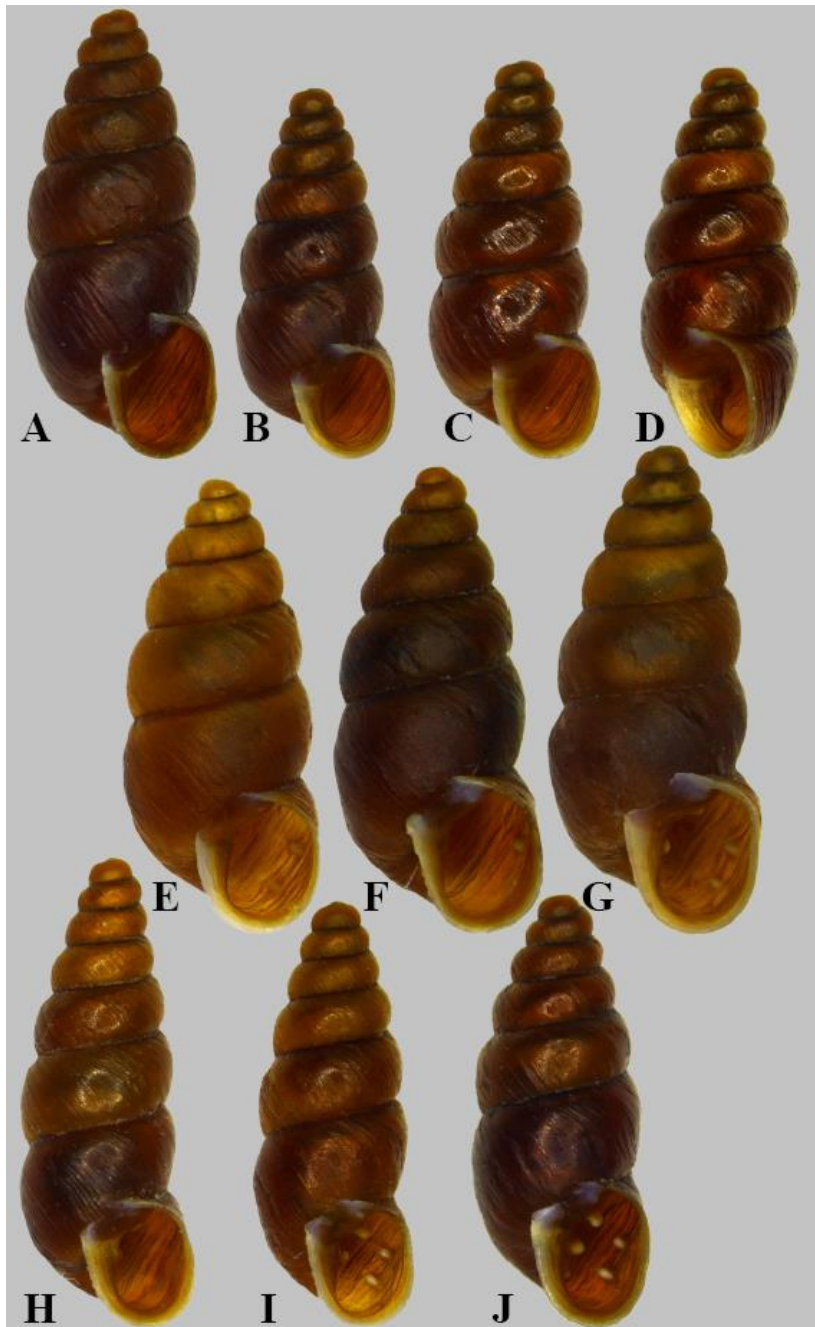


Figura 9. A–D: *C. spec. 2*, A: Guardiola de Berguedá, Maçaners, Barcelona; B–D: Camí Gresolet, Saldes, Berguedá, Barcelona. E–G: *C. soleri*, E: Canal del Moro, Marganell, Bages, Barcelona; F: Camí de Saint Jeromi, Barcelona; G: Montcau, Mura, Bagés, Barcelona (*locus typicus*). H–J: *C. aguilari*, H: Oliana, Lleida; I: Congost de Erinya, Lleida (*locus typicus*); J: Benabarre, Huesca. A: 5,32 mm, B: 4,40 mm, C–D (holotipo): 4,71 mm, E: 5,43 mm, F: 5,52 mm, G: 5,76 mm, H: 5,54 mm, I: 5,02 mm, J: 5,10 mm.

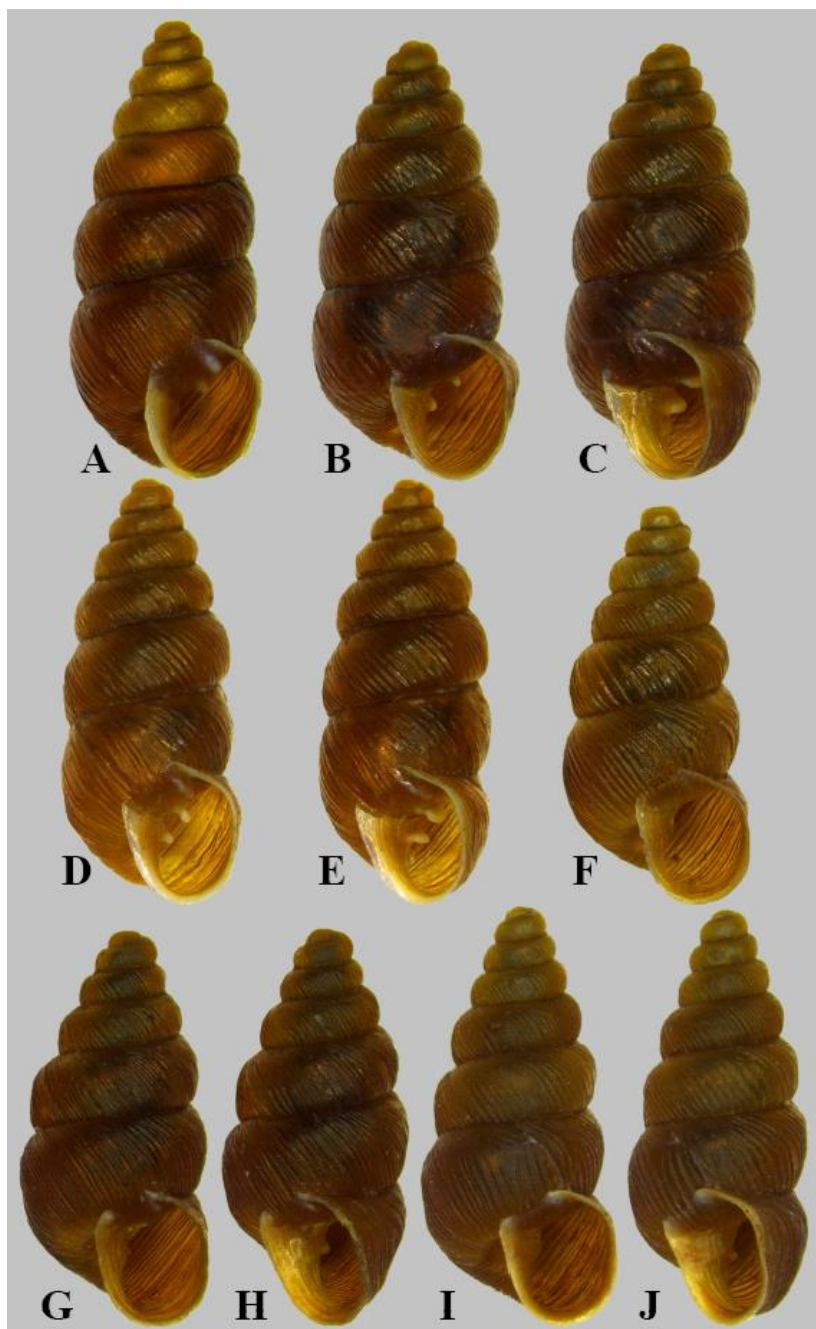


Figura 10. A–E: *C. spec. 3*, Ricote, Murcia (*locus typicus*). F–J: *C. spec. B* (Barranco Fontanelles, Alzira, Valencia (*locus typicus*). A: 6,07 mm, B: 5,85 mm, C: 8,85 mm, D–E (holotipo): 5,66 mm, F: 5,30 mm, G: 5,27 mm, H: 5,27 mm, I–J (holotipo): 5,56 mm.

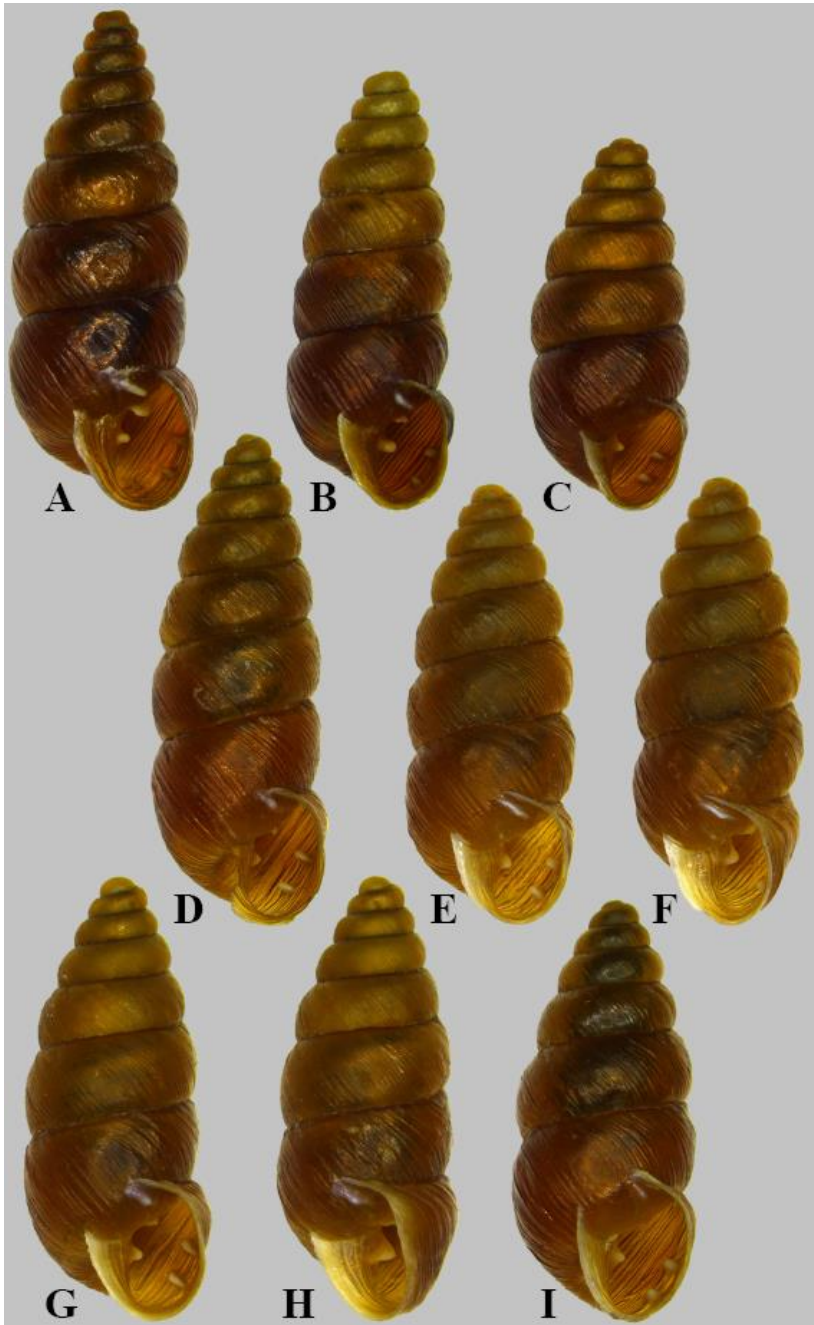


Figura 11. A–C: *C. granatensis*, A: Tíscar, Granada; B: Río Higueroón, Frigiliana, Málaga; C: Sierra de Alcaraz, Albacete. D–I: *C. non-spec. 4*, Ciudad Encantada, Cuenca (*locus typicus*). A: 7,36 mm, B: 6,46 mm, C: 5,46 mm, D: 7,20 mm, E: 6,46 mm, F: 6,46 mm, G, H (holotipo): 6,53 mm, I: 6,19 mm.

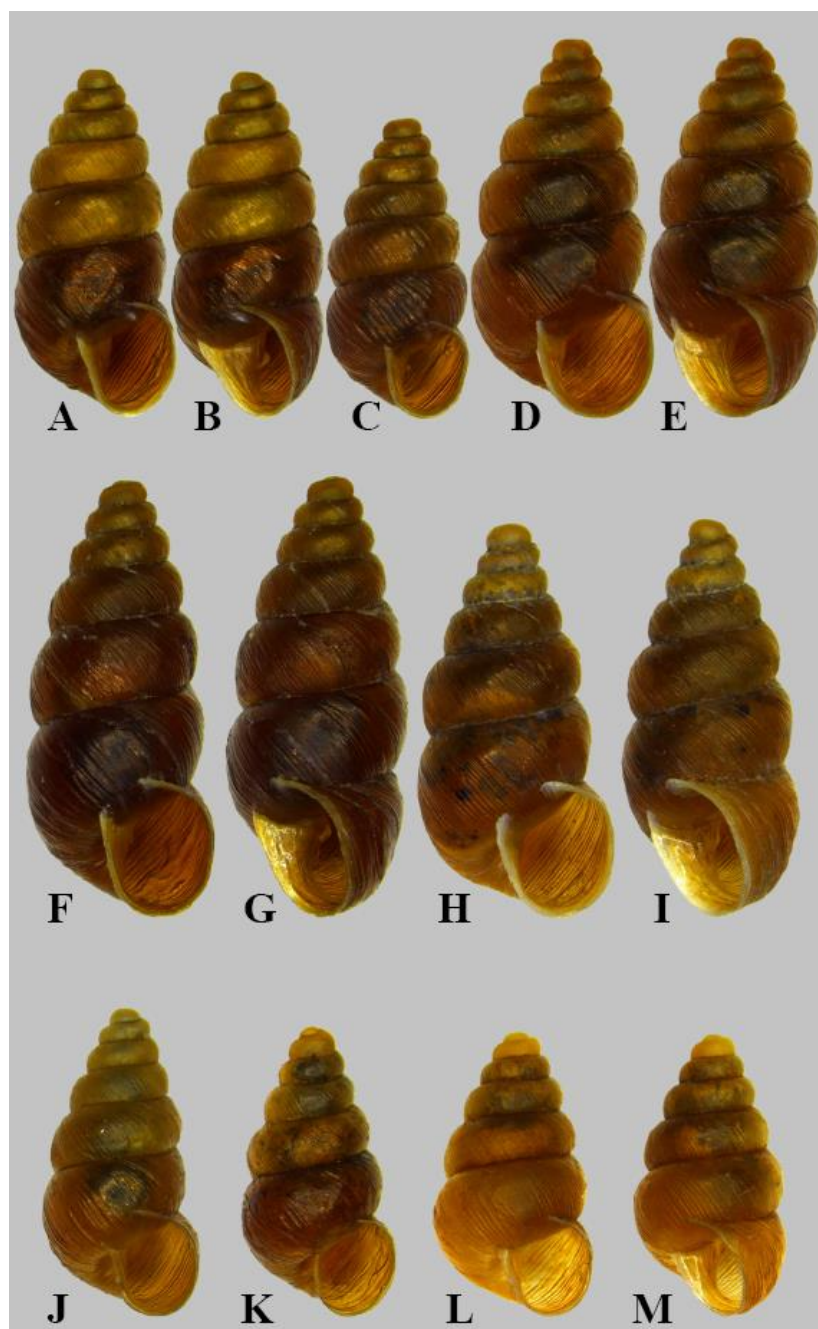


Figura 12. A–C: *C. guiraoensis*, A–B: Castillo de Jumilla, Murcia (*locus typicus*); C: Embalse de Talave, Albacete. D–I: *C. marjae*, D–E: ladera sur de la Sierra del Castillo de Xátiva, Valencia (*locus typicus*); F–I: Castillo de Xátiva, Valencia. J–M: *C. spec. C.*, Barranco Moriana, Sierra Espuña, Murcia (*locus typicus*). A–B: 5,20 mm, C: 4,52 mm, D–E: 5,68 mm, F–G: 5,57 mm, H–I: 5,92 mm, J: 4,63 mm, K: 4,29 mm, L–M (holotipo): 4,28 mm.

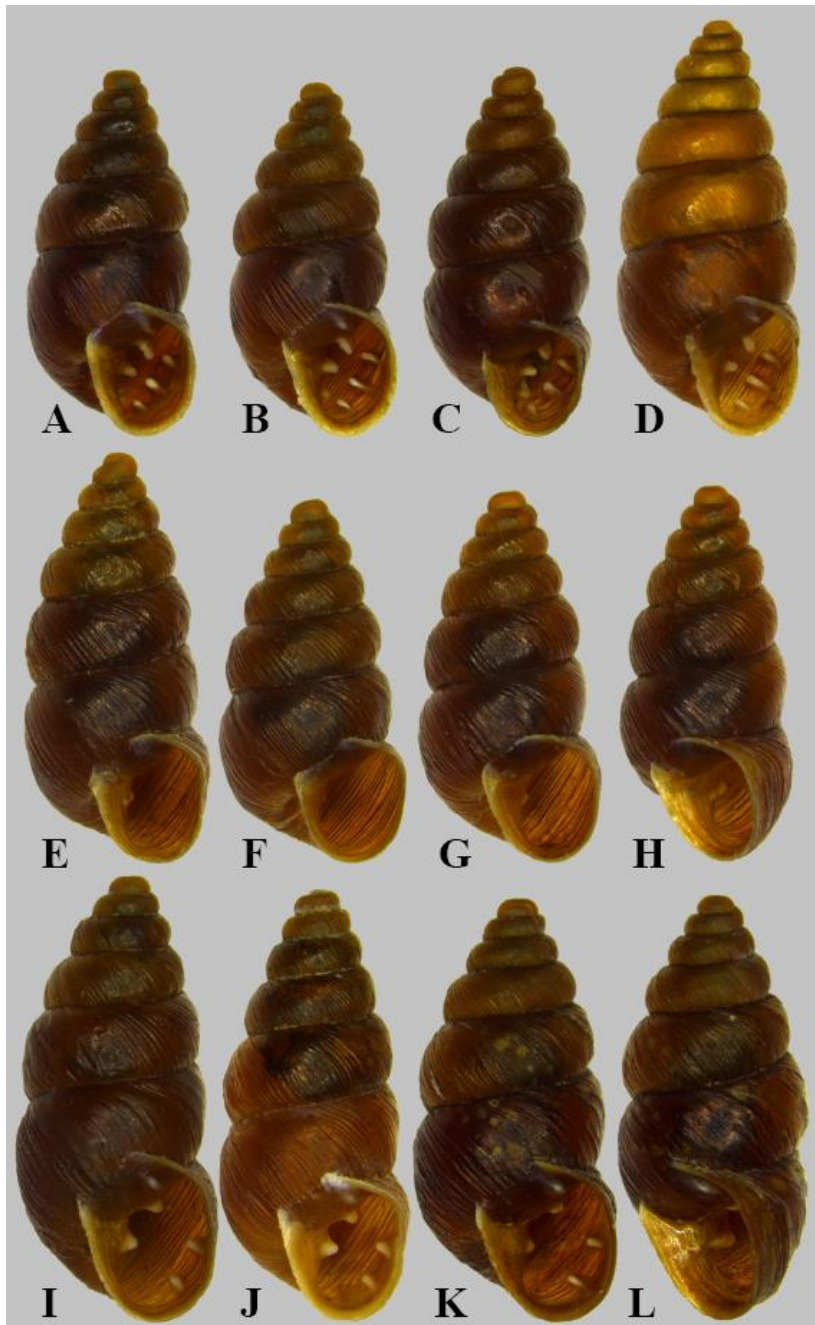


Figura 13. A–B: *C. arigonoides*, Ermita de Sant Pere, Montgó, Denia, Alicante (cerca del *locus typicus*). C–D: *C. pseudavenacea*, C: Castellet de Calpe, Alicante; D: Barranco Mascarat, Altea, Alicante (*locus typicus*); E–H: *C. spec. D*, Orihuela, Alicante (*locus typicus*). I–L: *C. spec. F*, Penyal d’Ifach, Alicante (*locus typicus*). A: 5,45 mm, B: 5,28 mm, C: 5,51 mm, D: 6,20 mm, E: 6,11 mm, F: 5,40 mm, G–H: (holotipo): 5,53 mm, I: 6,65 mm, J: 6,44 mm, K–L (holotipo): 6,30 mm.

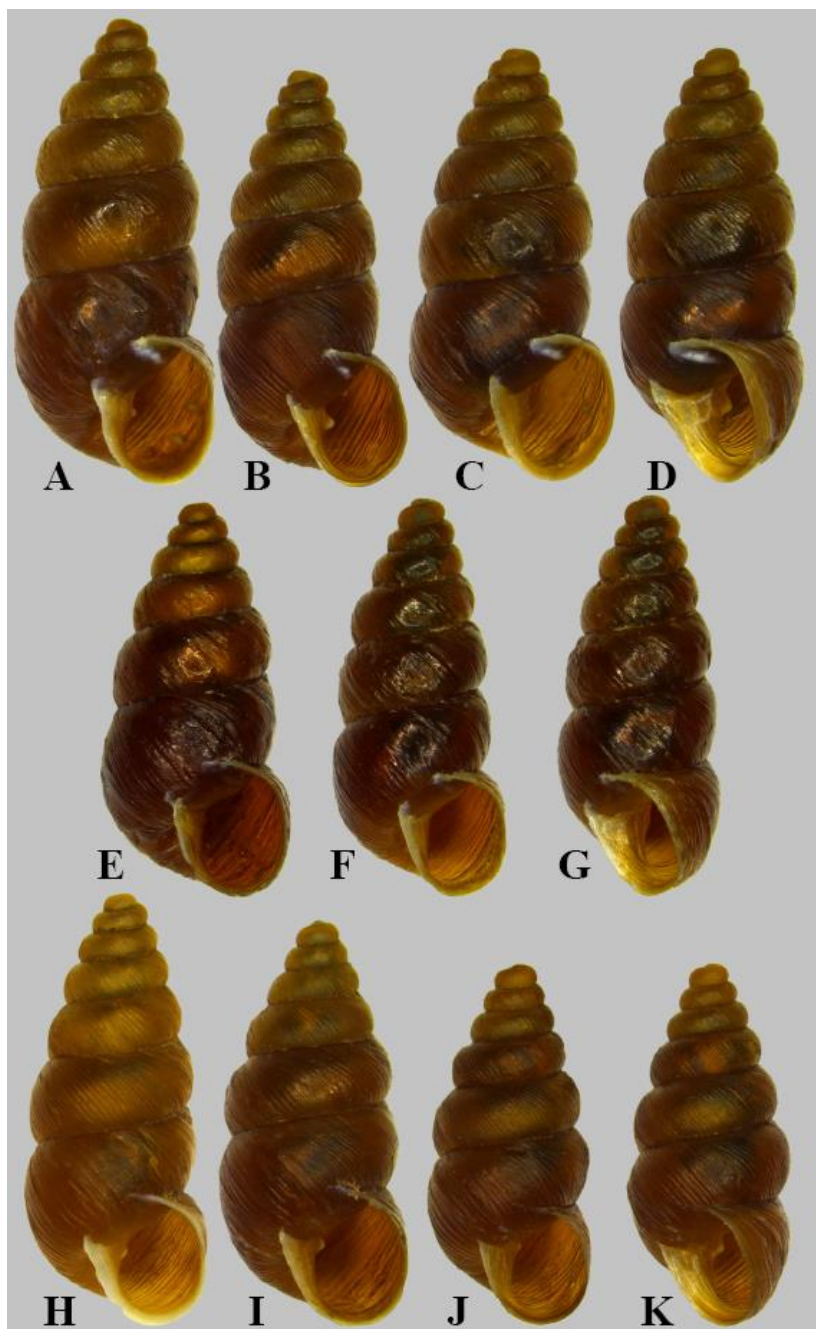


Figura 14. A–D: *C. spec. E*, A: Rellu, Alicante; B: Sella Font la Mayor, Alicante; C–D: Castell de Guadalest, Alicante (*locus typicus*). E–G: *C. ingae*, E: Castillo de Castalla, Alicante; F–G: Sierra de Biar, Alicante (*locus typicus*). H–K: *C. spec. G*, Sierra de Segària, Beniarbeig, Alicante (*locus typicus*). A: 7,03 mm, B: 6,30 mm, C–D (holotipo): 6,57 mm, E: 5,97 mm, F: 6,07 mm, G: 6,07 mm, H (holotipo): 6,55 mm, I: 6,19 mm, J–K: 5,57 mm.

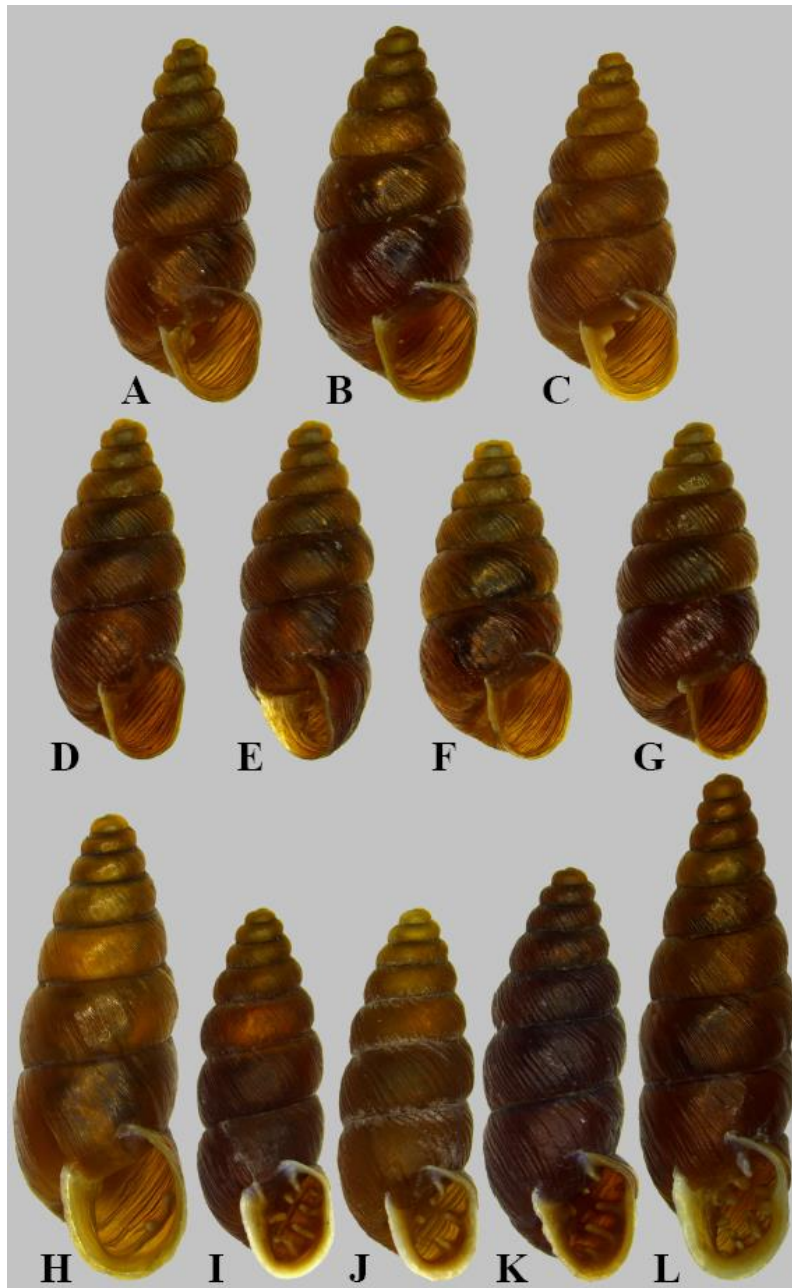


Figura 15. A–C: *C. gasulli*, A: Font Salá, La Oliva, Valencia; B: El Castellar, Alcoi, Alicante; C: entre Pego y Vall de Ebo, Alicante (*locus typicus*). D–G: *C. spec.* H, Cabo Cope, Murcia (*locus typicus*). H: *C. altimirai*, Mare de Deu de les Olletes, Garrotxa, Girona (*locus typicus*). I: *C. bigorriensis*, Saint Beat, Hautes Pyrénées. J: *C. centralis centralis*, Candanchú, Huesca. K: *C. centralis ripkeni*, Campos de Urbía, Guipúzcoa. L: *C. tenuimarginata*, Congost de Mont-Rebei, Lleida. A: 6,35 mm, B: 6,43 mm, C: 6,09 mm, D–E (holotipo): 5,92 mm, F: 5,62 mm, G: 5,89 mm, H: 8,54 mm, I: 6,83 mm, J: 6,85 mm, K: 7,62 mm, L: 9,28 mm.

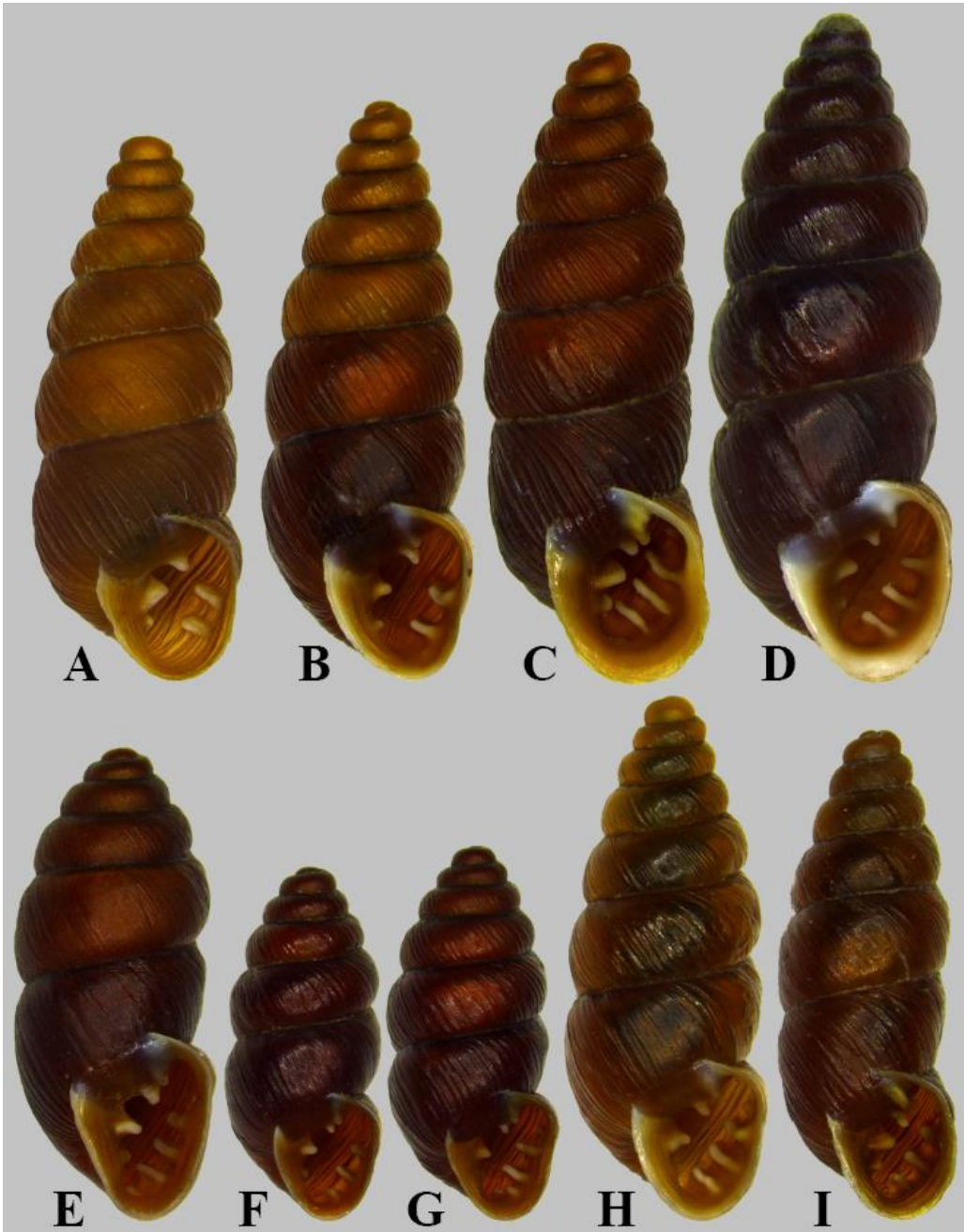


Figura 16. **A:** *C. calpica*, Los Alazores, Sierra Río Frío, Granada. **B:** *C. cliendentata*, Cistierna, León. **C:** *C. lusitanica*, Arrimal, Leiria. **D:** *C. kobeltoides*, Poncebos, Asturias. **E:** *C. kobelti ordunensis*, Valle del Asón, Cantabria. **F–G:** *C. kobelti kobelti*, **F:** Entrago, Asturias. **G:** Peñamayor, Asturias. **H:** *C. cantabroccidentalis*, Pontedo, León. **I:** *C. avenacea*, camino al Castell Carlins, La Mola, Barcelona. **A:** 6,81 mm, **B:** 7,27 mm, **C:** 8,01 mm, **D:** 8,36 mm, **E:** 5,92 mm, **F:** 4,42 mm, **G:** 4,72 mm, **H:** 6,57 mm, **I:** 6,15 mm.



CONCLUSIONS.

5. Conclusiones / Conclusions

1. This work allowed to obtain some DNA sequences for two mitochondrial (*COI* and *16S rRNA*) and two nuclear (*5.8S-ITS1* and *5.8S-ITS2-28S*) gene fragments of many populations of the species of the genus *Chondrina* living in the Iberian Peninsula. The combination of the new sequences of the *COI* gene fragment together with those previously published in the GenBank database allowed finding many incongruences, which were highlighted and amended.
2. The phylogenetic reconstructions based on mitochondrial and nuclear DNA sequences allowed us to obtain robust phylogenetic trees showing the phylogenetic relationships of the species of the genus *Chondrina* living in the Iberian Peninsula, that were grouped into seven major groups. Molecular species delimitation methods led to a better understanding of the studied taxa, allowing better delimiting species, to propose new synonymies and to check the presence of undescribed new taxa.
3. The group *maginensis* is monospecific for *Chondrina maginensis*, which was recovered as the sister group of all the remaining phylogroups of the genus.
4. The group *farinesii* joined *C. arigonis*, *C. ascendens*, *C. dertosensis*, *C. farinesii*, *C. massotiana*, and *C. sexplicata*, together with *Chondrina* spec. 1, *C. spec. 5*, and *C. spec. 6* after Kokshoorn and Gittenberger (2010). Species delimitation analyses grouped all these nominal taxa within a polytypic *C. farinesii*. Some populations of the morfo *farinesii* living in the Iberian System, S-Ebro Valley constituted an undescribed species, sister to *C. farinesii*.
5. The group *aguilari* clustered *C. aguilari*, *C. soleri* and *Chondrina spec. 2 sensu* Kokshoorn and Gittenberger (2010), all the three recovered with full species status.
6. The group *granatensis* + *gasulli*, distributed through the SE-Iberian Peninsula is the most diversified group, containing 16 species, 9 of them new to science. The validity of the recently described species: *C. arigonoides*, *C. ingae*, *C. marjae*, *C. pseudavenacea*, as well as the specific differentiation of *C. gasulli*, *C. granatensis* and *C. pseudavenacea* were corroborated. High genetic structure has been found

within *C. granatensis*, while species delimitation analyses indicated that more than one species could here be involved.

7. The fifth group joined several species distributed along de Pyrenees and E-Cantabrian Mountains, very well characterized by shell characteristics: *C. altimirai*, *C. bigorriensis*, *C. centralis*, *C. ripkeni* and *C. tenuimarginata*. *Chondrina ripkeni* was recovered co-specific to *C. centralis*.

8. The group *kobelti* clustered the taxa distributed along the Cantabrian Mountains: *C. cliendentata*, *C. kobelti*, *C. kobeltoides* and a new species, which we described under the name of *C. cantabroccidentalis*. *Chondrina calpica*, living in Andalusia and N-Africa also belong to this group, being closely related to *C. cliendentata*. Two well differentiated entities were recognized phylogenetically, morphologically and biogeographically within *C. kobelti*, which widely hybridize in the contact zone. It is proposed to divide it into two subspecies: *C. kobelti kobelti* and *C. kobelti ordunensis*.

9. The last phylogenetic group joined as sister species *C. avenacea* and *C. lusitanica*.

10. The combined used of phylogenetical, morphological, biogeographical and biological data allowed us to give an updated synthesis of the Systematics of the genus *Chondrina* in the Iberian Peninsula. New, unnamed species, will be described in a forthcoming publication.

11. Taking into account the molecular study of Kokshoorn et al. (2010) and the current study, we can conclude that as many as 45% of the species of the genus *Chondrina* living in the Iberian Peninsula were not previously identified by morphological studies.



**OTHER SCIENTIFIC
CONTRIBUTIONS.**

6. Other Scientific Contributions

- Cianfanelli, S.**, Bodon, M., Somoza, E., Moliner, B.J.G., 2018. A new azecid from the Carnic Pre-Alps: *Hypnocarnica micaelae* gen . et sp . nov . (Gastropoda: Eupulmonata: Azecidae). *Arch. für Molluskenkd.* 147, 87–100. <https://doi.org/https://doi.org/10.1127/arch.moll/147/087-100>
Introduction
- Gómez, H.L.**, Valdeolmillos, E.S., Perkins, K., Henderson, D., Barnes, A. V, Woodhall, J.W., 2015. First report of *Rhizoctonia solani* AG2-1 on *Matthiola incana* in the United Kingdom. *New Dis. Reports* 32, 11.
- Muñoz, R.M.**, Lerma, M.L., Castillo, P., Armengol, J., Somoza, E., Woodhall, J.W., 2020. First Report of *Stromatinia gladioli* Causing Neck and Corm Rot of *Crocus sativus* in Spain . *Plant Dis.* 104, 282. <https://doi.org/10.1094/pdis-02-19-0294-pdn>
- Noble, R.**, Woodhall, J.W., Dobrovin-Pennington, A., Perkins, K., Somoza-Valdeolmillos, E., Gómez, H.L., Lu, Y., Macarthur, R., Henry, C.M., 2019. Control of *Hymenoscyphus fraxineus*, the causal agent of ash dieback, using composting. *For. Pathol.* 49, 1–8. <https://doi.org/10.1111/efp.12568>
- Woodhall, J.W.**, Brown, M.J., Perkins, K., Valdeolmillos, E.S., Boonham, N., Ray, R. V., 2017. A TaqMan real-time PCR assay for *Rhizoctonia cerealis* and its use in wheat and soil. *Eur. J. Plant Pathol.* 148, 237–245. <https://doi.org/10.1007/s10658-016-1083-7>
- Woodhall, J.W.**, Somoza Valdeolmillos, E., Perkins, K., Barnes, A., Misawa, T., 2021. *Rhizoctonia solani* AG2-1 Causing Root Rot of Wasabi (*Eutrema japonica*) in the United Kingdom. *Plant Dis.* PDIS-10-20-2170. <https://doi.org/10.1094/pdis-10-20-2170-pdn>

Thesis contents:

Chapter I: Corrigendum to: “Waves of dispersal in island-hopping *Chondrina* species (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae)” [Zool. Anz. 249 (2010) 71–79]

Chapter II: Phylogenetic study and taxonomic update of *Chondrina* (Gastropoda, Pulmonata, Chondrinidae) in the Cantabrian Mountain region (Iberian Peninsula)

Chapter III: Molecular phylogeny of the genus *Chondrina* (Gastropoda, Panpulmonata, Chondrinidae) in the Iberian Peninsula

Chapter IV: Actualización taxonómica del género *Chondrina* Reichenbach, 1828 en la península ibérica, con la descripción de 11 nuevas especies y reinterpretación de la especie politípica *C. farinesii*

