

**DISTRIBUCIÓN, ECOLOGÍA Y ORIGEN
DE LAS POBLACIONES DE VITRINA PELLUCIDA
(O. F. MÜLLER, 1774) Y CEPAEA NEMORALIS
(LINNAEUS, 1758) (GASTROPODA,
STYLOMMATOPHORA) EN LAS CORDILLERAS
BÉTICAS ORIENTALES (ANDALUCÍA, ESPAÑA)**

J. R. ARRÉBOLA*, J. A. GARRIDO** & M. BERTRAND***

* Dpto. de Fisiología y Biología Animal. Fac. de Biología. Univ. de Sevilla.
Avda. Reina Mercedes, 6. E-41012 Sevilla

**Padre Llanos Blq. 3, Bajo A. E-18500 Guadix (Granada)

*** Molinos, 13. E-18517 Graena (Granada).

SUMMARY.- The study of the chorology and ecology of the andalusian terrestrial malacofauna (South of the Iberian Peninsula), has showed the presence of a group of climatic relicts characteristics from the Eurosiberian region, in the Eastern Betics Mountains Chains. The ecology and distribution of two of these species (*Vitrina pellucida* O. F. Müller, 1774 and *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758) is exposed, being the main limiting factor the typical mediterranean summer drought. The adaptative response of these species against the scarcity of water depends on its different ecophysiologicals. *Vitrina pellucida* (eurithermic) lives in low-lands where the availability of water along the year is constant, as well as in dry soils of high mountains because of the cold weather. *Cepaea nemoralis* (stenothermic) lives only in habitats with wet soils and heavy vegetal cover placed below 1500 m. The absence of similar vegetation over this altitude and the extreme climate conditions of the High Mediterranean Mountains prevents its appearance, contrarily to the High Eurosiberian Mountains.

RÉSUMÉ.- L'étude de la chorologie et de l'écologie de la malacofaune terrestre d'Andalousie (sud de la Péninsule Ibérique), a permis de déterminer la présence, dans les cordillères Bétiques Orientales, d'un groupe de reliques climatiques propres à la région Euro-sibérienne. L'écologie et la distribution de deux de ces espèces (*Vitrina pellucida* O. F. Müller, 1774 et *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758) sont exposées ici, et on montre que le principal facteur limitant est la sécheresse estivale caractéristique du climat méditerranéen. La réponse adaptative de ces deux espèces

face à la rareté de l'eau durant l'été est déterminée par leurs écophysologies différentes, *Vitrina pellucida* (euritherme) utilise aussi bien les écosystèmes des terres basses là où la disponibilité en eau est constante tout au long de l'année (zones humides), que les écosystèmes secs de haute montagne, profitant de leur climat froid. En revanche, *Cepaea nemoralis* (sténotherme) occupe seulement les habitats de sols humides, de couverture végétale dense et constante, à une altitude inférieure à 1500 m. L'absence de ce type de végétation et les conditions climatiques dures de la haute montagne méditerranéenne empêchent sa présence à une plus haute altitude, contrairement à ce qui se passe dans la haute montagne euro-sibérienne.

RESUMEN.- A partir del estudio de la corología y ecología de la malacofauna terrestre de Andalucía (sur de la Península Ibérica) se determina la presencia en las cordilleras Béticas Orientales de dos relictos climáticos propios de la región Eurosiberiana: *Vitrina pellucida* (O. F. Müller, 1774) y *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758). Se expone su ecología y distribución y se muestra que el principal factor que las limita es la sequía estival característica del clima mediterráneo. Sus respuestas adaptativas ante la escasez de agua del verano están definidas por diferencias ecofisiológicas. *Vitrina pellucida* (euriterma) hace uso tanto de los ecosistemas de tierras bajas en los que la disponibilidad de agua es constante a lo largo del año (zonas húmedas) como de los secos de alta montaña, gracias al clima frío. *Cepaea nemoralis* (estenoterma) ocupa sólo hábitats de suelos húmedos y cobertura vegetal densa y constante situados por debajo de los 1500 m. La ausencia de este tipo de vegetación y la dureza del clima de la alta montaña mediterránea impiden su presencia a mayor altitud, al contrario de lo que ocurre en las montañas eurosiberianas.

Key words: *Vitrina pellucida*, *Cepaea nemoralis*, distribution, origin, ecology, eastern Betics Mountain Chains, Iberian Peninsula.

1. Introducción

La complicada orografía y elevada altitud de las cordilleras Béticas orientales (en el sureste de la península Ibérica) da lugar a una alta variabilidad ecológica que las convierten en una de las regiones europeas con una mayor biodiversidad. Al amparo de los distintos microclimas que se pueden encontrar en ellas, se han constituido refugios que permiten la supervivencia de numerosos taxones que, instalados en la región en situaciones climáticas muy distintas de las actuales, aparecen hoy acantonados en sectores en los que la topografía, la química del suelo y/o la altitud les permite competir con las que dominan en la región, adaptadas al clima mediterráneo. Este aspecto de la Historia Natural de estas montañas ha sido tratado extensamente en estudios botánicos o fitogeográficos (BENAVENTE, 1984; MARTÍNEZ & PEINADO, 1987; MOLERO & PÉREZ-RAYA 1988; BLANCA & MORALES, 1991; RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 1991; QUÉZEL, 1996).

La revisión e interpretación de los escasos trabajos malacológicos realizados en la región (HIDALGO, 1875; MADURGA, 1973; ALONSO, 1974, 1975a, 1975b y 1975c; ROBLES, 1980; ALTONAGA, 1988; ORTIZ DE ZÁRATE 1991; PAREJO *et al.*, 1992; PUENTE, 1994; ARRÉBOLA, 1995) demuestran que la mayoría de las especies son conocidas en el resto de Andalucía y que la distribución y ecología de sus poblaciones es bastante homogénea. Existe, sin embargo, un pequeño grupo de especies en el que se incluyen *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758), *Vitrina pellucida* (O. F. Müller, 1774), *Aegopinella minor* (Stabile, 1864), *Vertigo pygmaea* (Draparnaud, 1801), *Pupilla muscorum* (Linnaeus, 1758) y *Monacha cartusiana* (O. F. Müller, 1774), en las que confluyen una serie de características que las diferencian del resto:

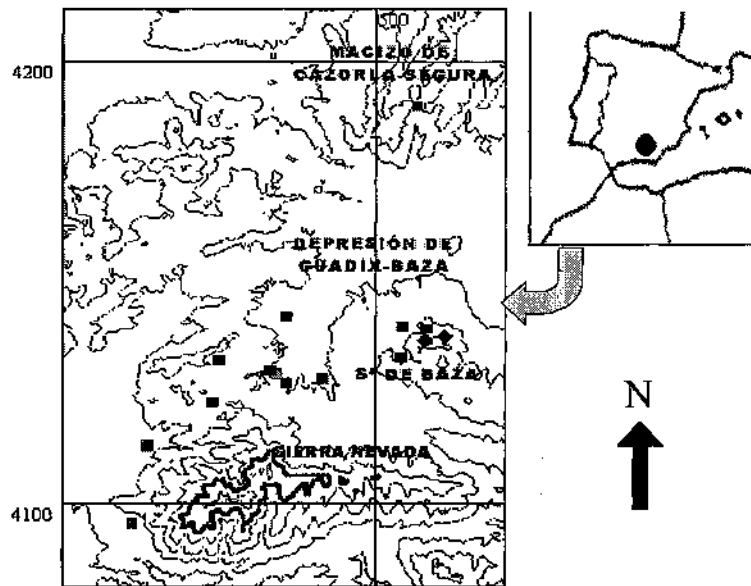
- Estando muy bien representadas en la región biogeográfica Eurosiberiana, se extienden a la Mediterránea ocupando sólo hábitats especialmente favorables. Por ello tienden a aparecer formando pequeños núcleos poblacionales aislados entre sí y con las poblaciones eurosiberianas (KERNEY *et al.*, 1983; PFLEGER, 1989; FECHTER & FALKNER, 1993)
- Su distribución en Andalucía se reduce a pequeñas áreas aisladas en las cordilleras Béticas orientales, alcanzando su límite meridional de distribución y encontrándose bajo condiciones climáticas muy diferentes a las que inciden sobre el resto de sus poblaciones, por lo que pueden calificarse como finícolas
- Su distribución en núcleos aislados y su preferencia por hábitats escasamente alterados, indicarían un área de distribución más extensa en el pasado, permaneciendo hoy sólo en aquellos enclaves que reúnen condiciones adecuadas (ARRÉBOLA, 1995).

El estudio se centra en *C. nemoralis* y *V. pellucida*, sobre las que se aportan datos de distribución y elección de hábitats, se exponen las estrategias que utilizan para sobrevivir en la región Mediterránea y se discute el origen y evolución de sus poblaciones. Para esto último, se toma como base el hecho de que la conformación de la actual biota mediterránea tiene su origen en la interacción de condicionantes paleogeográficos, paleoclimáticos y derivados del impacto de las actividades humanas, con las propias capacidades adaptativas de cada especie para aprovechar los nichos ecológicos disponibles en cada momento y lugar y para competir por ellos con el resto de las especies del entorno (BLONDEL, 1984; TELLERÍA, 1987; CHEYLAN, 1991; BLONDEL & VIGNE, 1993).

2. Material y métodos

El estudio forma parte de una de las líneas de investigación desarrolladas dentro del Proyecto de Investigación *Poblamiento y explotación del territorio de la Hoya de Guadix-Baza durante la Edad Media* (CNRS/Casa de Velázquez-Dirección General de Bienes Culturales de la Junta de Andalucía) centrada en la caracterización ecológica de los moluscos terrestres y dulceacuícolas del sureste ibérico, para su uso como bioindicadores en arqueozoología.

Además de la cuenca de Guadix-Baza, la investigación se ha extendido a territorios colindantes (Mapa 1) con las mismas características biogeográficas, (sectores biogeográficos Almijárense, Subbético, Guadiciano-Bacense, Alpujarreño-Gadoreense y Nevadense). Esta división territorial, aunque definida para la flora y vegetación (RIVAS-MARTÍNEZ, 1987) también se ha aplicado con éxito en zoobiogeografía (COCA, 1987).



Mapa 1. Localización del área de estudio y distribución de las poblaciones y registros arqueológicos de *C. nemoralis* y *V. pellucida* (■ poblaciones actuales de *C. nemoralis*, ▨ poblaciones desaparecidas de *C. nemoralis*, ◆ poblaciones actuales de *V. pellucida*). Base cartográfica del IGN.

Map 1. Situation of the studied area and distribution of the populations and archaeologic records of *C. nemoralis* and *V. pellucida* (■ actual populations of *C. nemoralis*, ▨ disappeared populations of *C. nemoralis*, ◆ actual populations of *V. pellucida*). Cartography from IGN.

En una primera fase se realizaron muestreos extensivos para conocer las características medioambientales y la malacofauna de la región. El descubrimiento de poblaciones de alguna de las dos especies y el estudio de los registros biogeográficos, permitieron la caracterización básica de sus hábitats y el paso a una fase posterior de prospecciones más específicas. En *C. nemoralis* se consideró indicio de la presencia de una población actual el hallazgo de animales vivos y/o conchas con el periostraco intacto.

Para la fijación y el estudio anatómico de los ejemplares capturados vivos, se siguieron las técnicas habituales en malacología terrestre. Además, se observó el polimorfismo de diseño y de la coloración de las conchas en los 82 ejemplares de *C. nemoralis* recogidos. También se estudiaron las conchas recogidas en la excavación del yacimiento bajomedieval de Sin Salida (Cortes y Graena, provincia de Granada). La datación temporal de las muestras obtenidas en estas excavaciones se ha realizado a partir de los restos cerámicos aparecidos en los mismos estratos que las conchas, teniéndose en cuenta las indicaciones de EVANS & JONES (1973) en lo referido al estudio de restos de malacofauna en yacimientos de este tipo. La determinación se realizó a través de la morfología, coloración y diseño de las conchas.

Por último, el estudio corológico para Andalucía Oriental y la búsqueda de datos zooarqueológicos y paleontológicos se llevó a cabo mediante revisión bibliográfica.

3. Resultados

3.1 *Vitrina (Vitrina) pellucida* (O. F. Müller, 1774)

Helix pellucida O. F. Müller, 1774, Verm. Terr. fluv., 2 p. 15

Citas previas en Andalucía

ALONSO (1975c): Fornes (VF28), Llanos de Buenavista (VG10). ALTONAGA (1988): Siles: Cortijo de Buenavista (WH34), Siles: La Tinada Chinchilla (WH33), Siles: Las Acebeas (WH34) (Mapa 2).

Ejemplares estudiados (depositados en las colecciones particulares de los dos primeros autores)

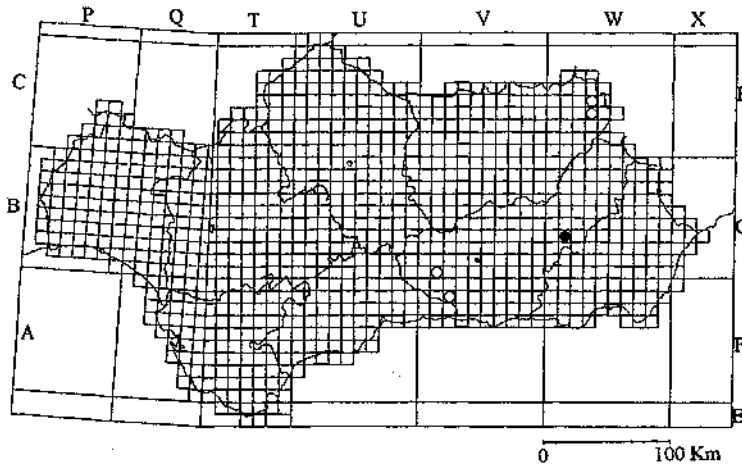
Entre los Prados del Rey y el Collado del Mayoral (Baza), 16-10-97, WG1037, 1950 m de altitud: 2 ejemplares adultos. *Fuente de la Fonfría* (Baza), 16-10-97, WG1135, a 2050 m de altitud: 17 conchas y 1 ejemplar adulto (Mapa 2).

Concha y sistema reproductor

En ambos casos nuestras observaciones no difieren de las aportadas por otros autores (GITTENBERGER *et al.*, 1970; ALONSO, 1975c; ALTONAGA, 1988; OUTEIRO, 1988).

Distribución geográfica, hábitat y características ambientales

Las dos poblaciones localizadas son las únicas conocidas en la Sierra de Baza y suponen su límite altitudinal en Andalucía (1950-2050 m). Se encontraron bajo o junto a piedras en la primera localidad mencionada (donde además se observaron otros 23 individuos sobre la hierba y la hojarasca de pino en un transecto de 10 m) y entre la hojarasca acumulada en una grieta de una roca situada encima de la fuente que da nombre a la segunda localidad. Las características ambientales de ambas localidades se resumen en la Tabla 1.



Mapa 2. Distribución de *Vitrina (Vitrina) pellucida* (O. F. Müller, 1774) en Andalucía (círculo lleno: localidades aportadas en el presente estudio; círculos vacíos: localidades citadas en la bibliografía).
 Map 2. Distribution of *Vitrina (Vitrina) pellucida* (O. F. Müller, 1774) in Andalucía (black circles: sites showed in the present work; white circles: sites refered in the literature).

DISTRIBUCIÓN, ECOLOGÍA Y ORIGEN DE LAS POBLACIONES...

Area	Bioclima	Litología	Medio
Prados del Rey	Oromediterráneo Subhúmedo	Caliza-dolomía	Pinar-pastizal
Fonfría	Oromediterráneo Subhúmedo	Caliza-dolomía	Pinar-pastizal
Reventones	Mesomediterráneo Seco	Caliza-dolomía	Fuente
Potrera	Mesomediterráneo Seco	Caliza-marga	Fuente
Lopera	Mesomediterráneo Semiárido	Conglomerado calizo	Fuente
Fuente Grande	Mesomediterráneo Seco	Conglomerado calizo	Fuente
Cortijo Nacimiento	Mesomediterráneo Subhúmedo	Caliza	Fondo de valle
Canamaya	Mesomediterráneo Seco	Caliza-dolomía	Fuente
Quintana	Mesomediterráneo Seco	Caliza-dolomía	Fuente

Tabla 1. Características ambientales de las localidades mencionadas en el texto.

Datos geológicos de IGME (1979-1980).

Table 1: Environmental characteristics of the sites referred in the text.

Geological data's from IGME (1979 - 1980).

3.2 *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758)

Helix nemoralis Linnaeus, 1758. Syst. Nat. ed. 10, p. 773.

Citas previas en Andalucía¹

HIDALGO (1875): Venta del Baúl en la Sierra de Gor, cerca de Baza (WG24). MADURGA (1973): Padul (VF49) (fósil). ROBLES (1980): Padul (VF49) (fósil). ORTIZ DE ZÁRATE (1991): Sierra de Sor [Gor] (WG03 y WG13)² y Venta del Baúl, cerca de Baza (WG04)². PUENTE (1994): Orcera: La Tinada Chinchilla (WH33), Siles (WH34), Siles: Cortijo Buena Vista (WH34), Siles: La Junta de los Arroyos (WH34), Siles: Las Acebeas (WH34). ARRÉBOLA (1995): Siles (WH34), Cercanías de La Fresnedilla (WH34), Campamento «La Moringa» (WH33).

¹ No se incluyen las citas de WESTERLUND (1892) y ORTIZ DE ZÁRATE (1991) para Sevilla (TG34), ni la de PAREJO *et al.* (1992) para el Puerto de Bolonia (Tarifa, TE59), consideradas como producto de introducciones antrópicas accidentales (ARRÉBOLA, 1995). Tampoco se recoge una cita de Schilder en Baza indicada por uno de los revisores del trabajo ya que no ha podido ser localizada, a pesar de las indicaciones recibidas.

² Las coordenadas UTM originales de Ortiz de Zárate para estas localidades (WG24) son incorrectas, por lo que han sido corregidas.

Ejemplares estudiados (depositados en las colecciones particulares de los dos primeros autores)

Fuente de los Reventones (Quéntar), 20-9-97, 17-4-98, VG6820, 1320 m de altitud: 17 conchas y 1 adulto en la junquera-zarzal que crece junto a la fuente y a lo largo del camino que la une con el río Aguas Blancas. *Fuente Alta de Potrera* (Cortes y Graena), 7-9-97, VG7828, 920 m de altitud: 23 conchas en un zarzal denso de unos 10 m². *Fuente de la Umbría de Lopera* (Cortes y Graena), 8 y 9-8-97, VG7931, 880 m de altitud: 16 conchas subactuales en vegetación de ribera junto a una fuente en terreno muy rocoso. *Fuente Grande de Huélago o de Godoy* (Huélago), 10-6-99, VG7740, 980 m de altitud: 1 concha subactual. *Cortijo del Nacimiento* (Castril), 21-11-98, WG2294, 1170 m de altitud: 6 conchas en un herbazal denso situado junto al río. *Fuente de Canamaya* (La Peza), 15-6-99, VG6532, 1400 m de altitud: 3 ejemplares vivos y 9 conchas. *Fuente de Quintana* (Baza), 23-5-99, WG1139, 1500 m de altitud: 4 conchas, dos de ellas con el periostraco intacto.

Concha y sistema reproductor

El sistema reproductor no difiere del conocido para la especie (RAMOS y APARICIO, 1984; PRIETO, 1986; OUTEIRO, 1988; PUENTE, 1994; ARRÉBOLA, 1995). De acuerdo con los resultados obtenidos para otras poblaciones finícolas estudiadas en la Iberia mediterránea (RAMOS & APARICIO, 1984; RAMOS, 1985), no aparecen formas con líneas hialinas o labio blanco. El polimorfismo se reduce a la presencia de coloración rosada o amarilla. Estas últimas formas predominan en las sierras (Canamaya: 9 conchas, 75,0%; Quéntar: 11 conchas, 60,1%; Quintana: 2 conchas, 50%; Castril: 5 conchas, 80,3%), aunque han aparecido también en la depresión de Guadix (Potrera: 4 conchas, 15,1%). La forma rosa y rayada predomina en la depresión, siendo la única encontrada en las fuentes Umbría y Grande de Huélago.

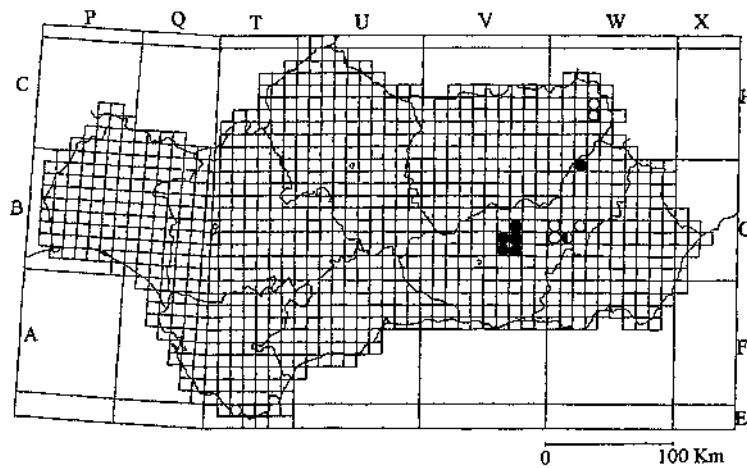
Distribución geográfica, hábitat y características ambientales

Las localidades aportadas constituyen el límite meridional de distribución de la especie, incluyéndose entre ellas las únicas conocidas fuera de un área montañosa en Andalucía (fuentes Grande de Huélago, de la Umbría de Lopera y Alta de Potrera). Por otra parte, la cita obtenida a 1500 m de altitud (Fuente de Quintana, S^a de Baza), supone un nuevo límite altitudinal en la región (frente a los 1350 m citados para el macizo de Cazorla-Segura por PUENTE, 1994). Ha sido encontrada siempre en herbazales y matorrales que crecen en torno a las fuentes (*Rubus ulmifolii-Loniceraetum biflorae*, *Elymo-*

Brachypodium phoenicoidis y *Cirsio monspessulani-Holoschoenetum vulgaris*). Las principales características ambientales de las localidades mencionadas en el texto aparecen resumidas en la Tabla 1.

Datos arqueozoológicos y paleontológicos

MADURGA (1973) y ROBLES (1980) la citan como fósil en depósitos holocenos de las turberas del Padul (Granada). MARTÍN (1993 y 1995) también la señala entre los restos obtenidos en las excavaciones de la muralla del Albaicín (Granada) y en la calle San Miguel (Guadix). Han sido datadas para niveles Romanos altoimperiales (Ss. I-II EC / 1800-1900 AP) en la primera localidad, y entre Romano bajoimperial y Moderno (Ss. III-XVIII EC / 1800-200 AP) en la segunda. También han sido encontradas 16 conchas en el yacimiento bajomedieval de Sin Salida (Cortes y Graena) en estratos datados mediante cerámica asociada entre el siglo XII y comienzos del XIV EC (800-600 AP).



Mapa 3. Mapa de distribución actual de *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) en Andalucía (círculos llenos: localidades aportadas en el presente estudio; círculos vacíos: localidades citadas en la bibliografía).

Map 3. Actual distribution of *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) in Andalucía (black circles: sites showed in the present work; white circles: sites referred in the literature).

4. Discusión

4.1 Condicionantes ecológicos y estrategias de supervivencia de los moluscos relictos eurosiberianos

La coincidencia en el clima mediterráneo del periodo más seco y cálido en el verano, ha propiciado el desarrollo de estrategias ecofisiológicas en la biota de la región que limitan el impacto de la falta de agua, bien con estructuras y mecanismos fisiológicos que eviten su pérdida y/o bien mediante ciclos biológicos que eluden la estación seca (GÓMEZ, 1998).

Las especies con centro de distribución euro-siberiano, carentes de estas adaptaciones, se ven obligadas a refugiarse en ecosistemas en los que se mantiene la humedad durante la estación seca. Los medios ribereños, con suelos permanentemente húmedos, humedad ambiental superior a la del entorno y temperaturas máximas atenuadas, dan lugar a condiciones que se aproximan a las de los ambientes euro-siberianos (GÓMEZ & VALLE, 1988). En las áreas de montaña, el aumento de las precipitaciones estivales y el descenso de las temperaturas máximas dan lugar a una reducción significativa del estrés hídrico y la duración del periodo seco (RIVAS-MARTÍNEZ, 1987). Así, en el área estudiada se pasan de 4 a 5 meses secos en la depresión de Guadix-Baza a 2 en las cumbres de las sierras (LAUTENSACH, 1971; GÓMEZ & VALLE, 1988; PLEGUEZUELOS, 1992). Además, el relieve accidentado propicia la existencia de áreas umbrías en las que la incidencia de la radiación solar se reduce.

El que una especie eurosiberiana pueda aprovechar la presencia de estos hábitats-refugio va a depender de que cuente con las posibilidades adaptativas necesarias para ello. En su revisión, ROUSSEAU (1989) pone de manifiesto que uno de los factores limitantes que más afecta a los moluscos terrestres es la temperatura, influyendo en la cantidad de energía que se utiliza para mantener el equilibrio osmótico. Se distingue así entre una mayoría de especies estenotermas, que sobreviven sólo bajo un rango estrecho de temperaturas, frente a un grupo más reducido (euritermas) que sobreviven a rangos de temperatura más amplios gracias a cambios ecofenológicos. Las dos especies aquí tratadas muestran como un representante de cada uno de estos grupos se adapta al clima mediterráneo.

Vitrina pellucida es un excelente ejemplo de especie euriterma de extensa distribución geográfica (ocupa casi todo el reino Holártico y muestra amplio rango altitudinal, alcanzando los 3100 m de altitud en los Alpes) (KERNEY *et al.*, 1983; PFLEGER & CHATFIELD, 1983). Por ello es considerada como ubiquista (EVANS & JONES, 1973; OJEA *et al.*, 1987; PFLEGER, 1989) viviendo en terrenos húmedos de tierras bajas (KERNEY & CAMERON, 1979; SACCHI, 1979; OJEA *et al.*, 1987; MUÑOZ, 1992) y en ecosistemas secos de alta monta-

ña (ALONSO, 1975c; OJEA *et al.*, 1987). Esta plasticidad ecológica le permite aprovechar todos los posibles tipos de hábitats-refugio presentes en las cordilleras Béticas orientales, asociados a suelos húmedos en el piso bioclimático Mesomediterráneo (valle del río Genil, sierras de Cazorla y Segura; T media anual= 13-17 °C) (ALONSO, 1975c; ALTONAGA, 1988), o en hábitats secos del piso bioclimático Oromediterráneo, tal y como se ha constatado en este trabajo para la S^a de Baza (T media anual= 4-8 °C, 800 l/m²) (GÓMEZ & VALLE, 1988). Por otra parte, parece mostrar la misma adaptación ecofenológica que ROUSSEAU (1989) señala para *Pupilla muscorum*, según la cual los ejemplares de climas fríos alcanzan mayores dimensiones. Así lo indica alguna de las conchas recogidas en la S^a de Baza con 5.25 mm de diámetro máximo ($x = 4.77$; $n = 15$), frente a las de la depresión de Granada (600-800 m de altitud) que medían 4 mm (ALONSO, 1975c).

Cepaea nemoralis es estenoterma, mostrando un área de distribución más reducida y restringida a Europa occidental (KERNEY *et al.*, 1983; PFLEGER, 1989; FECHTER & FALKNER, 1993) al tiempo que su límite altitudinal es inferior (1400 m en los Alpes según PFLEGER, 1989 y 2200 m en los Pirineos de acuerdo con PUENTE, 1994). Al igual que la especie anterior, en la región mediterránea ibérica sus poblaciones se asocian con hábitats higrófilos (ALONSO, 1975a; RAMOS, 1984; RAMOS & APARICIO, 1984; ALTONAGA, 1988; ORTIZ DE ZÁRATE, 1991; PAREJO *et al.*, 1992; PUENTE, 1994; ARRÉBOLA, 1995). De hecho, las escasas poblaciones andaluzas conocidas aparecen ligadas a formaciones arbustivas y herbáceas higrófilas de los pisos bioclimáticos Mesomediterráneo y Supramediterráneo (por debajo de los 1500 m de altitud; T media anual= 8-17 °C) caracterizadas por su gran densidad y carácter perenne. En estas condiciones se aseguran la humedad necesaria y la protección contra la desecación y las temperaturas extremas. El hecho de que el límite altitudinal superior sea menor al que presenta la especie en los Pirineos, resulta llamativo si se tiene en cuenta que el clima de las laderas orientadas al sur y la posición de estas tierras en el borde sur del Paleártico, favorece a muchas otras especies que alcanzan aquí las altitudes máximas de su área de distribución (más de la mitad de las 147 especies de aves que se reproducen en la región tienen en estas montañas su límite altitudinal superior peninsular, europeo occidental o paleártico occidental (PLEGUEZUELOS, 1992). Para *C. nemoralis*, la fisionomía y fenología de la vegetación higrófila en las altas montañas béticas (céspedes cortos y herbazales anuales) provocaría una falta y/o discontinuidad temporal de la protección ofrecida por la cobertura vegetal. Aunque esta situación es semejante a lo que ocurre en la región Eurosiberiana (con hábitats similares y mayor altitud), en las montañas andaluzas el clima es mucho más duro: sequía estival que aun siendo temporalmente más corta, va acompañada de una fuerte insolación,

alta incidencia de rayos ultravioleta e intensa acción desecante del viento (DEMANGEOT, 1989), todo ello unido a largos e intensos inviernos.

Por otra parte, dentro de la aparente uniformidad que preside a las poblaciones andaluzas de esta especie, se puede observar una cierta gradación norte-sur a lo largo de la cual van a tener que adaptar su comportamiento y elección de hábitat a una sequía estival cada vez más intensa:

- En el macizo de Cazorla-Segura, las precipitaciones superan los 1000 l/m² (VALLE *et al.*, 1988) y existen valles angostos en los que tienden a acumularse masas de aire frío y húmedo, aunque la sequía estival es ya patente. En estas condiciones, aparecen en herbazales de las riberas de los ríos y arroyos o junto a fuentes, aunque al igual que en la región Eurosiberiana, forma poblaciones numerosas y el comportamiento de los individuos los hace muy visibles en terrenos despejados (ARRÉBOLA, 1995). Se trata de poblaciones muy similares a las descritas por RAMOS (1984) y RAMOS & APARICIO (1984) para el sur del Sistema Ibérico
- Hacia el sur (S^a Nevada, S^a de Baza) la situación es más precaria. Las lluvias no superan los 800 l/m² (GÓMEZ & VALLE, 1988) y la sequía estival es más prolongada. Sus poblaciones son pequeñas y acantonadas en matorrales y herbazales densos junto a fuentes. Aún así, resulta posible la recolección de conchas y, ocasionalmente, de animales vivos, ya que en periodos lluviosos salen de sus refugios
- Las poblaciones de la depresión de Guadix constituyen el caso extremo. Las lluvias son muy escasas (300-400 l/m²) y la sequía muy prolongada e intensa (4-5 meses). Nunca abandonaban sus reducidas áreas-refugio, por lo que la localización de conchas o animales vivos exigió una intensa búsqueda en el interior de las manchas de vegetación.

La distribución de los colores y formas de conchas en las distintas poblaciones están en consonancia con la estructura de sus hábitats y resulta coherente con los resultados obtenidos en otras áreas ibéricas (RAMOS, 1984, 1985; RAMOS & APARICIO, 1984). Las conchas amarillas predominan en las poblaciones de montaña, en las que la especie está presente en pastizales húmedos con escasa protección frente a la radiación solar. Por el contrario, las poblaciones de la depresión de Guadix, acantonadas en el interior de matorrales densos, están dominadas por formas rosas rayadas.

4.2 Origen y evolución de sus poblaciones en el SE ibérico

Los cambios climáticos del Cuaternario (BORZENKOVA & ZUBAKOV, 1990) son uno de los factores que más han influido en la conformación de la

actual biota europea. Los procesos de expansión-contracción de áreas de distribución, o la especiación por aislamiento de poblaciones han sido puestos de manifiesto en numerosos estudios (CHEYLAN, 1991; BLONDEL & VIGNE, 1993; TABERLET *et al.*, 1998). Los estudios paleomalacológicos de MANIA (1995) en Europa central muestran como los moluscos terrestres y dulceacuícolas responden también a esos cambios climáticos: las especies termófilas se extendían hacia el norte durante los periodos interglaciares, mientras que las propias de estepas y tundras ocupaban su lugar durante las fases climáticas frías. Este tipo de estudios escasea en nuestro país debido a la poca atención que han prestado a sus restos tanto paleontólogos como arqueozoólogos (MADURGA, 1973; ROBLES, 1980; MARTÍN, 1993 y 1995).

Las diferencias ecofisiológicas entre las dos especies tratadas han de implicar a su vez distintas respuestas a los cambios climáticos. La adaptabilidad de *V. pellucida* le permitiría responder con cierta facilidad a dichos cambios. Según la reconstrucción paleoclimática de PEYRON *et al.* (1998), las condiciones ambientales de la mayor parte del SE ibérico eran durante el último periodo glacial muy similares a las existentes en el actual piso Oromediterráneo, lo que permitiría que esta especie estuviera extendida por la región. La posterior evolución del clima provocaría su acantonamiento en los hábitats que hoy ocupa.

C. nemoralis sería uno de los componentes típicos de la biota de las áreas-refugio termófilas durante las glaciaciones. La sistemática y distribución del género en Europa muestra claros indicios de diversificación taxonómica por aislamiento entre poblaciones en las distintas penínsulas mediterráneas. Siguiendo las indicaciones de TABERLET *et al.* (1988) para otros taxones de biogeografía similar, una de las especies del género (o su antecesor común) quedaría dividida en varias poblaciones aisladas durante las glaciaciones cuaternarias. *C. nemoralis* muestra una distribución típica de una especie cuya área-refugio se hubiera situado en las penínsulas Ibérica e Itálica. La separación entre ambas sería el origen de las diferencias observables en las poblaciones italianas (ssp. *lucifuga* Rossmässler, 1835). De igual modo, *Cepaea sylvatica* (Draparnaud, 1801) y *C. hortensis* (O. F. Müller, 1774) evolucionarían en otras áreas-refugio de Europa sudoccidental (FECHTER & FALKNER, 1993) y otra población, aislada en los Balcanes o Próximo Oriente, daría lugar a *C. vindobonensis* (Férussac, 1821). Las áreas de distribución de *C. hortensis*, *C. nemoralis* y *C. vindobonensis* se extendieron hacia el norte durante el Holoceno.

Las condiciones climáticas en el área de estudio durante la última glaciación (hace 18.000 años) (PEYRON *et al.*, 1988) eran excesivamente frías para la especie. Su llegada coincidiría con el periodo climático Atlántico u Óptimo Climático Holoceno (hace entre 8.200-3.990 años) más cálido y húmedo que el actual (BORZENKOVA & ZUBAKOV, 1990). Circunstancias parecidas ya fue-

ron aprovechadas por esta especie para extender su área de distribución en Europa central durante el interglaciar Eemiense (MANIA, 1995).

La climatología durante este periodo propició en el sur ibérico la expansión de formaciones vegetales de climas templado-húmedos en detrimento de los bosques de coníferas que, hasta entonces, habían dominado el paisaje. Los datos paleopalinológicos (LÓPEZ & LÓPEZ, 1994) muestran que en las montañas de Andalucía Oriental se dejó sentir con fuerza la influencia euro-siberiana (BENAVENTE, 1984; MOLERO & PÉREZ-RAYA, 1988; VALLE *et al.*, 1988; BLANCA & MORALES, 1991). Este conjunto florístico se ha de considerar como la «punta del iceberg» de un cambio en la biota de la región en el que estuvo implicada una variedad de taxones más amplia, entre los que se contaría *C. nemoralis*, que aprovecharía el clima reinante para comportarse como hoy lo hace en la región Euro-siberiana: ubiquista y con un área de distribución más o menos continua.

Al finalizar el Optimo Climático, la disminución de las precipitaciones reduciría el área de distribución de la especie, provocando su dependencia respecto a ecosistemas de suelos húmedos (riberas y fuentes). La aparición periódica de fuertes sequías (FONT, 1988) acabaría progresivamente con las poblaciones ribereñas situadas en ecosistemas más sensibles a estas catástrofes climáticas que los fontinales, donde el agua subterránea permite una mayor independencia respecto de la distribución temporal de las lluvias.

4.3 La influencia humana

Las poblaciones supervivientes de *C. nemoralis* han sufrido posteriormente la destrucción de algunas de sus áreas-refugio por roturación y urbanización. Es el caso de los núcleos poblacionales, hoy extinguidos, evidenciados por las excavaciones arqueológicas de Guadix y Granada.

En la actualidad, su área de distribución restringida, el pequeño tamaño de sus poblaciones y la intensa presión antrópica a la que están sometidos sus últimos reductos (intensificación en el uso del agua, quemadas, roturaciones y/o exceso de presión ganadera) hacen que la supervivencia de este molusco en Andalucía esté seriamente amenazada. Como ejemplo, el sobrepastoreo transforma los herbazales de *Elymo-Brachypodium phoenicoidis* en juncales abiertos que ya no ofrecen la protección necesaria para estos moluscos, ni para otros relictos eurosiberianos (*Primula elatior* ssp. *lofthousei* W. W. Sm. & Fletcher o *P. vulgaris* Hudson) y paleoendemismos ibéricos (*Microtus cabreræ* Miller) (GARRIDO, 1999) que comparten su hábitat. Por el contrario, *Vitrina pellucida* ha contado con la ventaja de su adaptabilidad a los ecosistemas húmedos artificiales creados a lo largo de los canales de riego, ya pre-

sententes en la región, al menos, desde época musulmana. Un ejemplo de ello son algunas de las poblaciones encontradas por ALONSO (1975c) en la depresión de Granada.

Un conocimiento más profundo sobre la distribución, ecología y polimorfismo de las poblaciones andaluzas de estos relictos supondría ofrecer una imagen más completa sobre los mecanismos adaptativos de la especie y de la biogeografía e historia ambiental de las cordilleras Béticas. Sin embargo, resulta imprescindible una mayor atención por parte de arqueozoólogos y paleontólogos a la malacofauna que aparece en los yacimientos (que ni siquiera es recogida en la mayoría de los casos), lo que permitiría contrastar nuestras hipótesis sobre el origen de este grupo de moluscos y profundizar aún más en el estudio de la malacofauna andaluza y la influencia que los cambios ecológicos y/o de origen antrópico han tenido en su actual distribución y composición.

Por último, conviene destacar la importancia de la gran variedad de ecosistemas presentes en esta región montañosa, que permite la convivencia en un reducido espacio geográfico de grupos de especies con requerimientos ecológicos y origen biogeográfico muy diferentes. Esto facilita la existencia de numerosas áreas-refugio, a partir de las cuales ciertas especies pueden recolonizar el resto del territorio tras la aparición de condiciones ecológicas favorables. La localización, caracterización y protección de estas áreas (fuentes, barrancos umbríos, ecosistemas semiáridos naturales) debería de considerarse una pieza fundamental en las estrategias de protección del Medio Natural de la región, labor que se vería facilitada por la reducida extensión y nula relevancia económica de muchos de estos enclaves.

Referencias

- ALONSO, M. R. (1974). Un nuevo chondrínido de la provincia de Granada *Chondrina farinesii granatensis*, n. ssp. (Mollusca, Pulmonata, Chondrininae). *Cuad. C. Biol. (Granada)*, 3: 87-90.
- ALONSO, M. R. (1975a). Moluscos terrestres y dulceacuícolas de la depresión de Granada (España) y sus alrededores. *Cuad. C. Biol. (Granada)*, 4(2): 125-157.
- ALONSO, M. R. (1975b). Moluscos terrestres y dulceacuícolas de la depresión de Granada (España) II. El género *Helicella* Férussac, 1821. *Cuad. C. Biol. (Granada)*, 4(1): 11-28.
- ALONSO, M. R. (1975c). Fauna malacológica terrestre de la Depresión de Granada I. Pulmonados desnudos. *Cuad. Cienc. Biol. (Granada)*, 4 (1): 71-88.

- ALTONAGA, K. (1988). *Estudio taxonómico y biogeográfico de las familias Endodontidae, Euconulidae, Zonitidae y Vitrinidae (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) de la Península Ibérica, con especial referencia al País Vasco y zonas adyacentes*. Tesis Doctoral Univ. del País Vasco. 549 pp. Bilbao.
- ARRÉBOLA, J. R. (1995). *Caracoles terrestres (Gastropoda, Stylommatophora) de Andalucía, con especial referencia a las provincias de Sevilla y Cádiz*. Tesis Doctoral Univ. de Sevilla. 590 pp. + 16 lám.
- BENAVENTE, A. (1984). Catálogo de las fanerógamas del Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas. *Bol. Ecología del Taller de Ecología*, 19: 1-56.
- BLANCA, G. & MORALES, C. (1991). *Flora del Parque Natural de la Sierra de Baza*. Univ. Granada. 381 pp.
- BLONDEL, J. (1984). Avifaunes forestières méditerranéennes: histoire des peuplements. *Aves*, 21: 209-226.
- BLONDEL, J. & VIGNE, J. D. (1993). Space, time, and man as determinants of diversity of birds and mammals in the mediterranean Region. En R. E. RICKLEFS & SCHLUTER, D. (Eds.): *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*, 135-146. University Chicago Press. Chicago.
- BORZENKOVA, I. I. & ZUBAKOV, V. A. (1990). *Global paleoclimate of the late Cenozoic*. 450 pp. Elsevier. Londres.
- CHEYLAN, G. (1991). Patterns of Pleistocene turnover, current distribution and speciation among Mediterranean mammals. En R. H. GROVES & F. di CASTRI (Eds.): *Biogeography of mediterranean invasions*, 277-262. Cambridge University Press. Cambridge.
- COCA, M. M. (1987). *Taxonomía, filogenia y biogeografía del género Rhizotrogus (Coleoptera, Melolonthidae) en el Mediterráneo Occidental*. Tesis Doctoral Univ. Complutense. 500 pp. Madrid
- DEMANGEOT, J. (1989): *Los medios «naturales» del globo*. Masson. 251 pp. Barcelona.
- EVANS, J. G. & JONES, H. (1973). Subfossil and modern land snail faunas from rock-rubble habitats. *J. of Conch.*, 28: 103-129.
- FECHTER, R. & FALKNER, G. (1993). *Moluscos*. Ed. Blume. 288 pp. Barcelona.
- FONT, I. (1988). *Historia del clima en España. Cambios climáticos y sus causas*. Instituto Nacional de Meteorología. 297 pp.
- GARRIDO, J. A. (1999). Nuevas localidades para *Microtus cabreræ* Thomas, 1906 (Mammalia, Arvicolidae) en Andalucía Oriental. *Zoologica Baetica* 10: 219-221.
- GITTENBERGER, E.; BACKHUYS, W. & RIPKEN, T. E. (1970). *De landslakken van Nederland*. Ed. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging. Amsterdam. 177 pp.
- GÓMEZ, F. (1998) (Coord.): *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Planeta. 598 pp. Barcelona.

- GÓMEZ, F. & VALLE, F. (1988). *Mapa de vegetación de la Sierra de Baza*. Univ. Granada. 240 pp. + mapa. Granada.
- HIDALGO, J. G. (1875). *Catálogo iconográfico y descriptivo de los moluscos terrestres de España, Portugal y las Baleares*. Ed. Segundo Martínez. Madrid. I-IV + 244 pp + 24 lám.
- IGME (1979-1980). *Mapa Geológico de España Escala 1:50 000. Serie Magna*. Hojas 990, 992, 993, 994, 1010 y 1011.
- KERNEY, M. P. & CAMERON, R. A. D. (1979). *A field guide to the lands snails of Britain and North - West Europe*. Ed. W. M. Collins Sons & Co. Ltd. Glasgow 288 pp.
- KERNEY, M. P.; CAMERON, R. A. D. & JUNGBLUTH, J. H. (1983). *Die landschnecken Nord und Mitteleuropas*. Ed. Paul Parey. Hamburgo-Munich. 384 pp.
- LAUTENSACH, H. (1971). *Geografía de España y Portugal*. Ed. Vicens-Vives. 700 pp. + Atlas temático. Barcelona.
- LÓPEZ, P. & LÓPEZ, J. A. (1994). El paisaje andaluz en la prehistoria. Datos paleo-palinológicos. *Rev. Nac. de Micropaleontología*, 26(2): 49-59.
- MADURGA, M. C. (1973). Los gasterópodos dulceacuícolas y terrestres del cuaternario español. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Geol.)*, 71: 43-165.
- MANIA, D. (1995). The influence of Quaternary climatic development on the Central European mollusc fauna. *Acta Zoologica Cracoviensia* 38 (1): 17-34.
- MARTÍN, J. M. (1993). Análisis malacofaunístico de las intervenciones arqueológicas en Guadix, 1: Calle de San Miguel, 1991. *Florea Iliberritana*. 6: 331-337.
- MARTÍN, J. M. (1995). Informe del análisis del material malacológico de la campaña de excavación de 1991 en el Carmen de la Muralla, Albaicín, Granada. *Anuario Arqueológico de Andalucía, 1992. Tomo II: Actividades Sistemáticas*: 193-195.
- MARTÍNEZ, J. M. & PEINADO, M. (1987). Andalucía Oriental. En PEINADO LORCA, M. & RIVAS MARTÍNEZ, S. (Eds.). *La vegetación de España*: 231-256. Univ. Alcalá de Henares, Madrid.
- MOLERO, J. & PÉREZ-RAYA, F. (1988). *La flora de S^a Nevada. Avance del catálogo florístico nevadense*. Univ. de Granada. Dip. Prov. Granada. 397 pp.
- MUÑOZ, B. (1992). *Gasterópodos terrestres (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) de Cáceres, Badajoz y Huelva*. Tesis Doctoral Univ. Complutense de Madrid. 304 pp.
- OJEA, M.; RALLO, A. & ITURRONDOBEITA, J. C. (1987). Estudio de las comunidades de gasterópodos en varios ecosistemas del País Vasco. *Kobie (Serie Ciencias Naturales)*, 16: 223-244.
- ORTIZ DE ZÁRATE, A. (1991): *Descripción de los moluscos terrestres del valle del Najerilla*. Ed. Gobierno de La Rioja. Logroño. 400 pp.

- OUTEIRO, A. (1988). *Gasterópodos de O Courel (Lugo)*. Tesis doctoral. Universidad de Santiago de Compostela. 628 pp.
- PAREJO, C.; MUÑOZ, B.; ALMODÓVAR, A. & REFOYO, P. (1992). Nueva cita de *Cepaea nemoralis* en el Puerto de Bolonia, Tarifa (Cádiz). *Resum. IX Congr. Nac. Malac. Cuad. Invest. Biol. Bilbao*, 17: 85.
- PEYRON, O.; GUIOT, J.; CHEDDANI, R.; TARASOV, P.; REYLLE, M.; de BEAUILEU, J. L.; BOTTEMA, S. & ANDRIEU, V. (1998). Climatic reconstruction in Europe for 18000 yr B. P. from pollen data. *Quaternary Research*, 49: 183-196.
- PFLEGER, V. (1989). *Guide des coquillages et mollusques*. Hatier, Fribourg. 191 pp.
- PFLEGER, V. & CHATFIELD, J. (1983). *A guide to snails of Britain and Europe*. Hamlyn Publishing Group Ltd. Londres, 216 pp.
- PLEGUEZUELOS, J. M. (1992). *Avifauna nidificante de las sierras Béticas Orientales y depresiones de Guadix, Baza y Granada. Su cartografiado*. Junta de Andalucía-Universidad de Granada. 365 pp. Granada.
- PRIETO, J. (1986). *Estudio sistemático y biogeográfico de los Helicidae sensu Zülch, 1959-60 (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) del País Vasco y regiones adyacentes*. Tesis doctoral. Universidad del País Vasco. 393 pp. + 10 lám. Bilbao.
- PUENTE, A. I. (1994). *Estudio taxonómico y biogeográfico de la Superfamilia Helicoidea Rafinesque 1815. (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Tesis Doctoral Univ. del País Vasco. 970 pp. + 142 lám. Bilbao.
- QUÉZEL, P. (1996). La S^a Nevada, centre majeur de diversification des habitats sur le pourtour méditerranéen occidental. *Actas 1^a Conferencia Internacional sobre S^a Nevada*. Tomo II: 235-243. Granada.
- RAMOS, M. A. (1984). Polymorphism of *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae) in the Spanish Occidental Pyrenees. *Malacologia*, 25 (2): 325 – 341.
- RAMOS, M. A. (1985). Shell polymorphism in a southern peripheral population of *Cepaea nemoralis* (L) (Pulmonata, Helicidae) in Spain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 25: 197-208.
- RAMOS, M. A. & APARICIO, M. T. (1984). La variabilidad de *Cepaea nemoralis* (L.) y *Cepaea hortensis* (Müll.) en poblaciones mixtas de la región central de España. *Iberus*, 4: 105-123.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1987). Introducción: Nociones sobre fitosociología, biogeografía y bioclimatología. En PEINADO LORCA, M. & RIVAS-MARTÍNEZ, S. (Eds.). *La vegetación de España*: 17-46. Univ. Alcalá de Henares, Madrid.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S.; ASENSI, A.; MOLERO MESA, J. & VALLE, F. (1991). Endemismos vasculares de Andalucía. *Rivasgodaia* 6: 5 – 76.

- ROBLES, F. (1980). Los moluscos del pleistoceno medio de Aridos – I (Arganda, Madrid). pp. 81-91. En *Ocupaciones Achelenses en el Valle del Jarama*. Ed. Publicaciones de la Excelentísima Diputación Provincial de Madrid.
- ROUSSEAU, D. D. (1989). Réponses des malacofaunes terrestres quaternaires aux contraintes climatiques en Europe septentrionale. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 69: 113-124.
- SACCHI, C. F. (1979). Note ecologica sulla malacofauna dell'Aragona settentrionale (Spagne). *Boll. Mus. Civ. Venezia*, 30: 67-99.
- TABERLET, P.; FUMAGALLI, L.; WUST-SAUCY, A. G. & COSSONS, J. F. (1998). Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7: 453-464.
- TELLERÍA, J. L. (1987). *Zoogeografía. Zoología evolutiva de los vertebrados terrestres*. Ed. Síntesis. Madrid. 170 pp.
- VALLE, F.; GÓMEZ, F. & MOTA, J. F. (1988). Los robledales de la S^a de Segura y otras comunidades relacionadas con ellos. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 45 (1): 247-257.
- WESTERLUND, C. A. (1892): Faunula molluscorum hispalensis. *An. Hist. Nat.*, 1 (21): 381-390.