

Selección de hábitat por dos subespecies de *Iberus gualtieranus* (Gastropoda, Helicidae) en Sierra Elvira (SE de España)

Habitat selection by two subspecies of *Iberus gualtieranus* (Gastropoda, Helicidae) in Sierra Elvira (SE Spain)

G. MORENO-RUEDA

Departamento de Biología Animal, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, E-18071, Granada (Spain). E-mail: gmr@ugr.es.

Recibido el 8 de febrero de 2006. Aceptado el 10 de junio de 2006.

ISSN: 1130-4251 (2006), vol. 17, 47-58

Palabras clave: selección de hábitat, medios semiáridos, morfotipos, *Iberus gualtieranus*.
Key words: habitat selection, semi-arid environments, shell morphs, *Iberus gualtieranus*.

RESUMEN

Iberus gualtieranus posee una gran variabilidad conchiológica, con dos morfotipos extremos que se corresponden con las subespecies *I. g. gualtieranus*, distribuido por medios semiáridos y kársticos, e *I. g. alonensis*, extendido por una variedad mayor de ambientes mediterráneos. Se ha propuesto que las diferencias morfológicas entre ambas subespecies son debidas a la adaptación a diferentes hábitats. En el presente trabajo se analiza la selección de hábitat por ambas subespecies en Sierra Elvira. Ambas subespecies seleccionaron zonas rocosas, pero *I. g. alonensis* prefirió zonas con mayor cobertura vegetal que las seleccionadas por *I. g. gualtieranus*. *Iberus g. alonensis* estuvo presente en la parte oriental de la sierra, con *I. g. gualtieranus* en la parte occidental. Esta distribución se correlaciona con un gradiente de mayor cobertura de vegetación hacia oriente. Para explicar estos patrones de selección de hábitat y distribución se propone que *I. g. gualtieranus* es competitivamente superior a *I. g. alonensis* en las zonas más secas (con menor cobertura vegetal), gracias a que su concha aplanada le permite un acceso más fácil a las grietas como refugio; pero *I. g. alonensis* es competitivamente superior a *I. g. gualtieranus* en las zonas más húmedas.

SUMMARY

Iberus gualtieranus has a great variability in shell morphology, with two extreme morphs, the subspecies *I. g. gualtieranus*, inhabiting semi-arid and karstic environments, and *I. g. alonensis*, occurring along many different Mediterranean environments. It has been proposed that differences between the two subspecies are due to a different habitat selection by each subspecies. In this work, we analyse whether each subspecies is adapted to different habitats studying habitat selection by the two subspecies at Sierra Elvira (Granada, SE Spain). Both subspecies selected rocky zones, but *I. g. alonensis* preferred zones with higher plant cover than those selected by *I. g. gualtieranus*. *Iberus g. alonensis* was distributed along the eastern part of the mountains, while *I. g. gualtieranus* occurred in the western part. This distribution was correlated with a gradient of plant cover, which increased towards the East. In order to explain these patterns of habitat selection and distribution, it is proposed that *I. g. gualtieranus* is a superior competitor than *I. g. alonensis* in dry zones (with lower plant cover), because of its flattened shell that allows an easier access into crevices; in contrast, *I. g. alonensis* is a better competitor than *I. g. gualtieranus* in moister zones.

INTRODUCCIÓN

Muchas especies de gasterópodos terrestres presentan un marcado polimorfismo en la morfología de su concha, y existe un gran interés por conocer las causas de esa variabilidad intraespecífica (Goodfriend, 1986). Las causas del polimorfismo conchológico pueden ser muy variadas y dependen de la especie en concreto (Richardson, 1974; Slotow *et al.*, 1993; Reed & Janzen, 1999; Welter-Schultes, 2000; Allen & Weale, 2005). Una de esas causas es la existencia de ecotipos con morfologías adaptadas a diferentes hábitats (p.e., Mylonas *et al.*, 1995).

Iberus gualtieranus L. es un caracol endémico de la Península Ibérica con una gran variabilidad conchológica, que oscila desde formas con conchas globosas en el morfotipo *alonensis*, hasta formas con conchas aplanadas y aquilladas en el morfotipo *gualtieranus* (López-Alcántara *et al.*, 1985). Recientes estudios genéticos sugieren que ambos morfotipos se corresponden con dos subespecies diferenciadas: *Iberus g. gualtieranus*, relegado a tres poblaciones aisladas entre sí en el sudeste de España (Sierra Elvira, Sierra de Gádor y Sierra de Jaén), e *I. g. alonensis*, la subespecie ancestral, que posee una distribución mucho más amplia en la Península Ibérica (Elejalde *et al.*, 2005).

De Bartolomé (1982) sugirió que las formas aplanadas de esta especie podían haber evolucionado en zonas de clima semiárido con suelo calizo, donde esta morfología permite un acceso más fácil a los refugios que proporcionan las grietas kársticas, más húmedas y frescas. Efectivamente, la distribución de

I. g. gualtieranus se limita a sierras del sudeste ibérico con climas semiáridos y erosión kárstica (Alonso *et al.*, 1985). El uso de estos refugios permitiría a los caracoles sobrevivir al calor de esas regiones con mayor facilidad. En base a esto, López-Alcántara *et al.* (1983) propusieron que los morfotipos *alonensis* y *gualtieranus* eran ecotipos, con *Iberus g. gualtieranus* adaptado a zonas kársticas y semiáridas, y con *I. g. alonensis* adaptado a medios menos xéricos con poca o ninguna erosión kárstica.

Según esta hipótesis sobre la evolución de la morfología de ambas subespecies, cuando ambas subespecies coexisten en una misma sierra, es predecible que (1) *I. g. alonensis* debe estar en zonas menos secas que *I. g. gualtieranus*, ya que al no poder usar las grietas como refugios con la misma efectividad que *I. g. gualtieranus*, tendría una menor supervivencia en las zonas más secas. Y (2) *I. g. gualtieranus* debe estar presente en zonas más rocosas, donde están las grietas que usa como refugio, mientras que *I. g. alonensis* debe preferir zonas con un suelo más desarrollado (más terroso), donde desplazaría competitivamente a *I. g. gualtieranus*. Alonso *et al.* (1985) examinaron este hecho y concluyeron que *I. g. gualtieranus* se encontraba en zonas más secas, con menor cobertura vegetal y con un suelo más rocoso y erosionado que *I. g. alonensis*. En el presente trabajo se repite el estudio realizado por estos autores en la población de *Iberus gualtieranus* de Sierra Elvira, empleando una metodología de muestreo y técnicas estadísticas que permiten una comprobación más robusta de la hipótesis.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se realizó en Sierra Elvira (sureste de España; 37° 15' N, 3° 40' W), una pequeña serranía calizo-dolomítica de unos 16 Km² y 600-1100 metros de rango de altitud, situada en la Vega de Granada. El clima de esta sierra es mesomediterráneo seco según Rivas-Martínez (1981) o mesomediterráneo acentuado según la UNESCO (1963), con 600-1000 mm. de precipitación al año y 5 meses de sequía en la cara sur, donde habita *Iberus gualtieranus* (Alonso *et al.*, 1985). La sierra está cubierta por un mosaico de hábitats naturales o naturalizados formado por zonas arbustivas dominadas por *Quercus coccifera*, *Juniperus oxycedrus*, *Stipa tenacissima*, *Cistus* ssp. o *Rosmarinus officinalis*, según el lugar, que alternan con zonas arboladas de *Pinus* ssp. o *Quercus* ssp., y con zonas de pastizal y zonas desnudas de vegetación. Entre estas zonas de hábitat natural o naturalizado se encuentran cultivos de almendros (*Prunus dulcis*) y olivos (*Olea europaea*).

El muestreo se realizó entre los años 2002-2004, durante el otoño. Esta población está activa desde otoño a primavera, por lo que no se muestreó

en épocas del año cuando los ejemplares no estaban activos, ya que entonces se refugian en las profundidades de las grietas, donde es muy difícil localizarlos (Moreno-Rueda, 2007). Se seleccionaron aleatoriamente 100 puntos sobre un mapa de Sierra Elvira. Se eliminaron aquellos puntos que cayeron sobre cultivos, reforestaciones de pino y bosque de encinar, ya que prospecciones preliminares confirmaron que este caracol no habita en zonas arboladas. Esto disminuyó el tamaño de muestra a 70 puntos situados en zonas de Sierra Elvira con hábitat que, en principio, podía albergar a *Iberus gualtieranus*.

Los puntos seleccionados fueron localizados sobre el terreno con ayuda de un GPS y mapas, y en ellos se estableció una parcela de muestreo de 9 m² (3 × 3 m). Cada parcela fue subdividida en 225 cuadrantes de 20 × 20 cm. En un dibujo de la parcela subdividida se anotó el tipo de suelo predominante en cada cuadrante (es decir, que cubrió más del 50% del cuadrante), distinguiéndose entre suelo cubierto por roca madre desnuda, suelo cubierto por piedras, y suelo cubierto de tierra (sin piedras o roca aparente). Con estos datos se calculó el porcentaje de suelo de la parcela cubierto por roca y/o piedras frente al cubierto por tierra. Se consideró conjuntamente el suelo cubierto por roca y piedras ya que *Iberus gualtieranus* selecciona positivamente este tipo de suelo, mientras que selecciona negativamente el suelo cubierto de tierra (Moreno-Rueda, 2002). La cobertura vegetal se midió de forma similar: Se anotó si cada uno de los 225 cuadrantes estaba cubierto por vegetación (herbácea o matorral) o descubierto de vegetación (cuando menos del 50% del cuadrante estaba cubierto de vegetación). Con estos datos se calculó el porcentaje de la parcela descubierto de vegetación. En los análisis se utiliza el arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción de superficie descubierta de vegetación para que la variable se ajuste a una distribución normal (Sokal & Rohlf, 1995). Se eligieron estas dos variables ya que son las variables ambientales que afectan a la distribución de *Iberus g. gualtieranus* en Sierra Elvira (Moreno-Rueda, 2006b).

Posteriormente, la parcela fue prospectada concienzudamente en busca de conchas vacías de *Iberus gualtieranus* o ejemplares vivos, buscando especialmente bajo piedras, entre la vegetación y dentro de las grietas en las rocas. Los ejemplares encontrados fueron asignados a la subespecie *I. g. gualtieranus* o *I. g. alonensis* según su morfología (véanse López-Alcántara *et al.*, 1985; Fechter & Falkner, 1993). En función de la subespecie encontrada en la parcela se consideró que el hábitat de la parcela era adecuado para *I. g. gualtieranus*, para *I. g. alonensis*, o para ninguna de las dos subespecies cuando no se encontraron ejemplares de *Iberus gualtieranus*. En ninguna parcela se encontraron simultáneamente ambas subespecies. Se consideraron las conchas vacías porque la densidad de esta especie es muy

baja (Moreno-Rueda & Cabrera Coronas, 2000), y puede ser difícil localizar vivo a este caracol si está refugiado profundamente en las grietas, lo que puede propiciar falsas ausencias en caso de incluir solamente los ejemplares vivos. La presencia de conchas vacías en una parcela sugiere que ese lugar es adecuado para que habite en él la especie, y, de hecho, hubo una correlación positiva entre el número de ejemplares vivos y el número de conchas vacías encontradas en las parcelas ($r_s = 0,48$; $p < 0,001$; $n = 70$). Podrían encontrarse conchas en zonas inadecuadas si son arrastradas por la lluvia, pero esto es improbable, ya que la mayoría de las conchas se encuentran dentro de grietas en las rocas (Moreno-Rueda, 2002), de donde difícilmente podrían ser arrastradas por la lluvia u otros medios. Además, la correlación entre el número de conchas vacías y la pendiente de la parcela no fue significativa ($r_s = 0,18$; $p = 0,13$; $n = 70$), y fue muy similar a la correlación entre la pendiente de la parcela y el número de ejemplares vivos ($r_s = 0,14$; $p = 0,27$; $n = 70$), lo que sugiere una ausencia de movimiento *post-mortem* hacia zonas llanas por arrastre. Dentro de las parcelas no se detectó ninguna acumulación de conchas producida por depredadores, que, no obstante, sí fueron detectadas fuera de las parcelas.

Las variables utilizadas siguieron una distribución normal según la prueba de Kolmogorov-Smirnov. En los análisis se utilizan Análisis de Varianza (ANOVA) para comprobar si las variables ambientales medidas difirieron entre las parcelas con presencia de *Iberus g. gualtieranus*, de *I. g. alonensis* o con ausencia de *Iberus gualtieranus*. *Iberus gualtieranus* selecciona positivamente las laderas sur (Moreno-Rueda, 2002), por lo que se repitieron los análisis introduciendo la latitud a la que estaban situadas las parcelas como covariable en un Análisis de Covarianza (ANCOVA), de forma que se controló estadísticamente el efecto de la orientación de las laderas (Goldberg & Scheiner, 2001). Las pruebas *post hoc* entre parejas de categorías se realizaron con el test LSD de Fisher.

RESULTADOS

Iberus g. gualtieranus estuvo presente en 29 parcelas (41,4%) e *I. g. alonensis* en 9 parcelas (12,9%), mientras que en las restantes 32 parcelas (45,7%) no se encontró ningún ejemplar de *Iberus gualtieranus* (Fig. 1). *Iberus g. gualtieranus* se distribuye por la zona occidental de la sierra, e *I. g. alonensis* por la zona oriental, sin aparente solapamiento entre ambos (Fig. 1), aunque existe una estrecha franja de hibridación que separa las poblaciones de ambas subespecies.

El porcentaje de superficie cubierto por rocas y piedras no difirió significativamente entre las parcelas con *Iberus g. gualtieranus* y aquéllas con

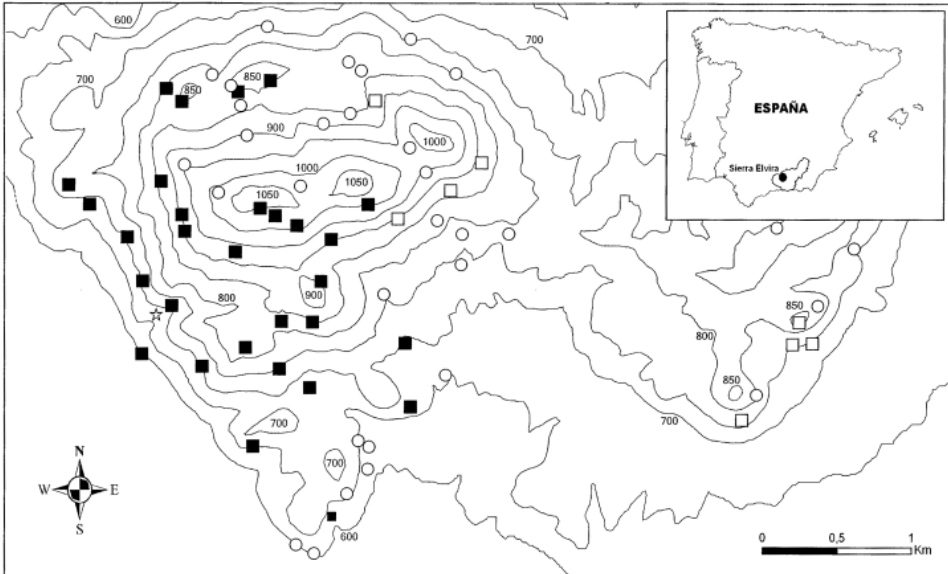


Fig. 1.—Mapa de Sierra Elvira. Cuadrados negros: parcelas donde estuvo presente *Iberus g. gualtieranus*; cuadrados blancos: parcelas donde estuvo presente *I. g. alonensis*; círculos blancos: parcelas donde no estuvo presente *Iberus gualtieranus*. La estrella indica el lugar donde se encontraron tres conchas de *I. g. alonensis* enterradas.

Fig. 1.—Map of Sierra Elvira. Black squares: parcels where *Iberus g. gualtieranus* was present; white squares: parcels where *I. g. alonensis* was present; white circles: parcels where the *Iberus gualtieranus* was not found. The star signals where three empty shells of *I. g. alonensis* were found.

I. g. alonensis (ANOVA; $F_{2,67} = 5,44$; $p < 0,01$; *post hoc*, $p = 0,91$; Fig. 2). En cambio, la superficie cubierta por roca y piedras fue significativamente menor en las parcelas sin *Iberus* que en las parcelas con *I. g. gualtieranus* ($p < 0,003$), y con *I. g. alonensis* ($p < 0,05$). Controlando estadísticamente por la latitud se obtuvieron, prácticamente, los mismos resultados estadísticos (ANCOVA; $F_{2,66} = 5,97$; $p < 0,005$). El porcentaje de superficie cubierta por roca y piedras no varió significativamente con la latitud ($F_{1,66} = 1,83$; $p = 0,18$). Estos resultados sugieren que ambas subespecies evitan el suelo terroso y seleccionan positivamente zonas con suelos rocoso o pedregoso.

La superficie descubierta de vegetación fue significativamente menor en las parcelas sin *Iberus* que en las parcelas con *I. g. gualtieranus* ($F_{2,67} = 4,65$; $p = 0,01$; *post hoc*, $p < 0,01$; Fig. 3). Sin embargo, la superficie descubierta de vegetación en las parcelas con *I. g. alonensis* fue significativamente menor que la existente en las parcelas con *I. g. gualtieranus* (*post hoc*, $p < 0,05$; Fig. 3), y no difirió significativamente de la superficie

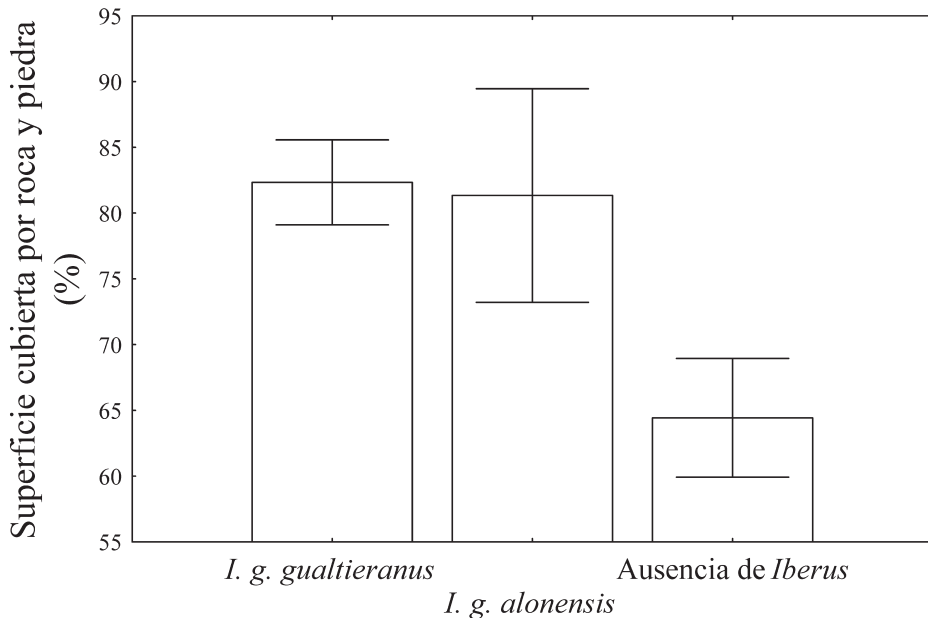


Fig. 2.— Porcentaje promedio de suelo cubierto por roca y piedras en las parcelas con *Iberus g. gualtieranus* (n = 29), *I. g. alonensis* (n = 9) y sin presencia de *Iberus gualtieranus* (n = 32). Las líneas señalan el error estándar.

Fig. 2.—Average percentage of soil covered by rocks and stones in the parcels of the *Iberus g. gualtieranus* (n = 29), the *I. g. alonensis* (n = 9) and without the presence of *Iberus gualtieranus* (n = 32). Lines show the standard error.

descubierta de vegetación en las parcelas sin *Iberus* ($p = 0,76$). Al controlar estadísticamente por la latitud las diferencias siguieron siendo significativas (ANCOVA; $F_{2, 66} = 5,54$; $p < 0,01$). En este caso, la cobertura vegetal sí varió significativamente con la latitud ($F_{1, 66} = 54,77$; $p < 0,001$), pero al controlar por la latitud no se alteró la significación de las pruebas *post hoc* (*I. g. gualtieranus* × ausencia de *Iberus*: $p < 0,001$; *I. g. gualtieranus* × *I. g. alonensis*: $p < 0,01$; *I. g. alonensis* × ausencia de *Iberus*: $p = 0,68$). Por tanto, estos resultados sugieren que *I. g. gualtieranus* selecciona zonas con escasa cobertura vegetal, mientras que *I. g. alonensis* prefiere zonas con mayor cobertura vegetal.

Según Alonso *et al.* (1985), la cobertura vegetal y la abundancia de suelo terroso incrementan desde el Oeste al Este en Sierra Elvira, provocando el patrón de distribución de ambas subespecies encontrado a lo largo del eje X (la longitud) en la sierra (Fig. 1). Considerando sólo las parcelas donde

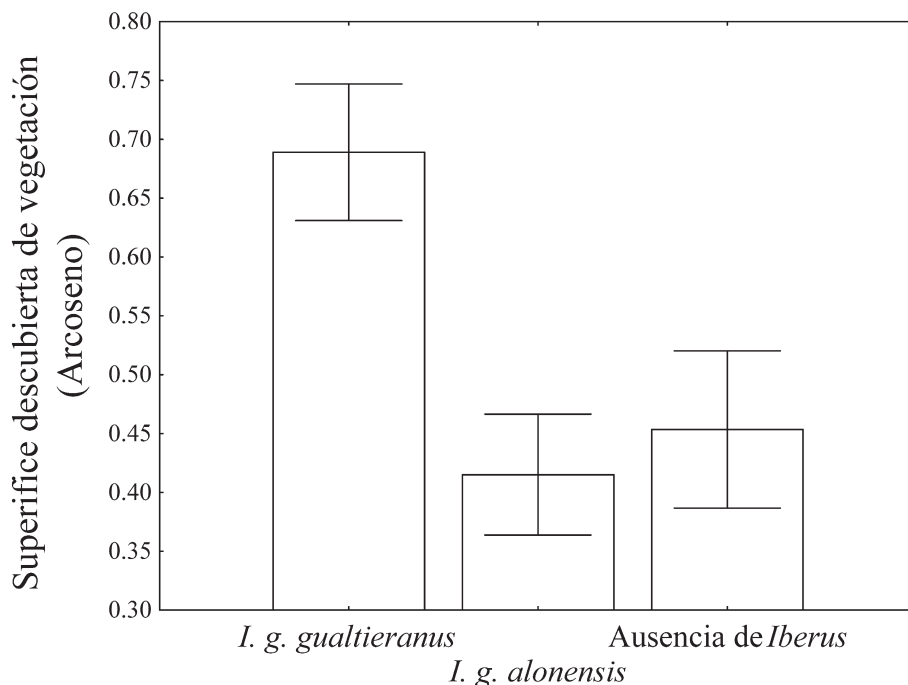


Fig. 3.— Porcentaje promedio de suelo descubierto de vegetación (transformado por el arcoseno de la raíz cuadrada) en las parcelas con *Iberus g. gualtieranus* (n = 29), *I. g. alonensis* (n = 9) y sin presencia de *Iberus gualtieranus* (n = 32). Las líneas señalan el error estándar.

Fig. 3.— Average percentage of soil without vegetation (arcsin-transformed) in the parcels of *Iberus g. gualtieranus* (n = 29), *I. g. alonensis* (n = 9) and without the presence of *Iberus gualtieranus* (n = 32). Lines show the standard error.

estuvo presente *Iberus gualtieranus*, el porcentaje de suelo descubierto de vegetación disminuyó con la coordenada X significativamente ($r = -0,33$; $p < 0,05$; $n = 38$), pero no hubo variación en el porcentaje de suelo cubierto por roca y piedras ($r = 0,08$; $p = 0,63$; $n = 38$).

DISCUSIÓN

Los resultados sugieren que *Iberus g. gualtieranus* e *I. g. alonensis* poseen hábitats disimilares en Sierra Elvira: ambas subespecies se distribuyen por zonas rocosas o pedregosas, pero *I. g. alonensis* habita en zonas con mayor cobertura vegetal que *I. g. gualtieranus*. Por tanto, sólo una de

las dos predicciones de este trabajo se ha cumplido. Las diferencias en el hábitat usado por ambas subespecies se centran en la cobertura vegetal, como encontraron Alonso *et al.* (1985), pero no en el tipo de suelo, lo que contrasta con el resultado encontrado por estos autores.

En las hipótesis de trabajo se predecía que *I. g. alonensis*, al no tener concha aplanada y usar las grietas como refugio de forma menos eficaz (Moreno-Rueda, enviado), sería desplazado de las zonas rocosas por *I. g. gualtieranus* (ver Introducción), pero este no fue el caso. De hecho, *Iberus g. alonensis* usa las grietas como refugio en Sierra Elvira (observaciones personales). Por contra, es la cobertura vegetal lo que caracteriza las diferencias de hábitat y probablemente provoca la diferente distribución de ambas subespecies. Es difícil encontrar un motivo por el que *I. g. gualtieranus* no puede vivir en las zonas donde habita *I. g. alonensis*, por lo que es más plausible que en las zonas más húmedas (con mayor cobertura vegetal) *I. g. alonensis* sea competitivamente superior a *I. g. gualtieranus*, mientras que en las zonas más secas la situación es la contraria, o *I. g. alonensis* no pueda habitar en ellas por su xericidad. Probablemente, esta relación entre humedad y la distribución de ambas subespecies está mediada por la morfología de la concha, que es la diferencia más acusada entre ambos morfotipos.

La morfología aplanada de la concha de *I. g. gualtieranus* favorece el acceso a las grietas kársticas como refugio. En un estudio anterior (Moreno-Rueda, en revisión) se encontró que los ejemplares que se refugiaban en las grietas tenían una morfología más aplanada que los que usaban otros refugios como plantas o piedras, lo que sugiere que una concha más plana favorece el acceso a las grietas. Es presumible que las grietas ofrezcan un buen refugio en los ambientes áridos, pues es más fácil que en su interior se mantenga un microclima húmedo. Debe tenerse en cuenta que los caracoles son muy sensibles a la deshidratación (Prior, 1985; Luchtel & Deyrup-Olsen, 2001). Esto ofrecería una ventaja competitiva a *I. g. gualtieranus* sobre *I. g. alonensis* en las zonas más secas de Sierra Elvira. Sin embargo, el valor protector contra la desecación de las grietas disminuye conforme mayor es la humedad ambiental, por lo que la relativa ventaja de *I. g. gualtieranus* sobre *I. g. alonensis* debe disminuir conforme nos desplazamos hacia el este en Sierra Elvira. Por otro lado, la morfología de la concha es muy importante para la capacidad de desplazamiento en los caracoles (Cain, 1977; Cain & Cowie, 1978; Cameron, 1978). La morfología aplanada de *I. g. gualtieranus* puede incrementar el coste de desplazamiento desde sus refugios hasta sus zonas de forrajeo (Moreno-Rueda, 2006a). El desplazamiento es muy costoso para los caracoles, tanto energéticamente como al hacerles vulnerables a los depredadores y la deshidratación (e.g., Denny, 1980; Cook, 2001). Esto

haría que, en igualdad de condiciones, *I. g. alonensis* sea competitivamente superior a *I. g. gualtieranus*. Esta igualdad de condiciones se da en las zonas más húmedas de Sierra Elvira, donde la ventaja de usar un refugio más protector contra la desecación se cancela.

Una implicación de esta hipótesis sobre la distribución de ambas subespecies es que la distribución de las mismas está determinada por una interacción entre factores ambientales (humedad) y la presencia de la otra subespecie. La competición con otros organismos es uno de los principales factores que determina la distribución de las especies (Pulliam, 2000). De hecho, es muy probable que *I. g. alonensis* estuviera antaño distribuido por toda Sierra Elvira (se localizaron tres subfósiles de esta subespecie en la zona actualmente ocupada por *I. g. gualtieranus*, estrella en la Fig. 1). Además, existen evidencias de que *I. g. gualtieranus* ha sido introducido en Sierra Elvira en tiempos relativamente recientes y probablemente por vía antrópica (Elejalde *et al.*, 2005). En este caso, *I. g. gualtieranus* habría desplazado competitivamente a *I. g. alonensis* de las zonas más secas de la sierra, relegándolo a las zonas donde este último es ya competitivamente superior. Sin embargo, puesto que la Tierra está sufriendo un calentamiento global (e.g., Huang *et al.*, 2000), esta situación es predecible que esté cambiando, y que *I. g. gualtieranus* esté incrementando lentamente su distribución en detrimento de *I. g. alonensis*.

En conclusión, *Iberus g. gualtieranus* e *I. g. alonensis* no difieren en su selección del tipo de substrato, pero la última subespecie habita en zonas relativamente más húmedas (con mayor cobertura vegetal) que *I. g. gualtieranus*. Se propone que la competición entre ambas subespecies es un factor primordial en la determinación de su distribución en Sierra Elvira.

AGRADECIMIENTOS

En el trabajo de campo colaboraron José Manuel Gómez Ros, José Manuel Herrera Vega, Rocío Márquez Ferrando y Rubén Rabaneda Bueno. Este trabajo forma parte de un proyecto de la Sociedad Granatense de Historia Natural financiado por el Área de Medio Ambiente del Ayuntamiento de Albolote. Manuel Pizarro realizó la Figura 1. Los comentarios de revisores anónimos y de Paco Sánchez-Piñero contribuyeron a mejorar enormemente el trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLEN, J. A. & WEALE, M. E. 2005. Anti-apostatic selection by wild birds on quasi-natural morphs of the land snail *Cepaea hortensis*: a generalised linear mixed models approach. *Oikos*, 108: 335-343.
- ALONSO, M. R., LÓPEZ-ALCÁNTARA, A., RIVAS, P. & IBÁÑEZ, M. 1985. A biogeographic study of *Iberus gualtierianus* (L.) (Pulmonata: Helicidae). *Soosiana*, 13: 1-10.
- CAIN, A. J. 1977. Variation in the spire index of some coiled gastropod shells, and its evolutionary significance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B-Biological Sciences*, 277: 377-428.
- CAIN, A. J. & COWIE, R. H. 1978. Activity of different species of land-snail on surfaces of different inclinations. *Journal of Conchology*, 29: 267-272.
- CAMERON, R. A. D. 1978. Differences in the sites of activity of coexisting species of land mollusc. *Journal of Conchology*, 29: 273-278.
- COOK, A. 2001. Behavioural Ecology: On doing the right thing, in the right place at the right time. En: BARKER, G.M. (editor). *The biology of terrestrial molluscs*, 447-487. CAB International, Wallingford. 560 pp.
- DE BARTOLOMÉ, J. F. M. 1982. Comments on some mediterranean rockdwelling helicids. *Journal of Conchology*, 31: 1-6.
- DENNY, M. 1980. Locomotion: the cost of Gastropod crawling. *Science*, 208: 1288-1290.
- FECHESTER, R. & FALKNER, G. 1993. *Moluscos*. Blume. Barcelona. 287 pp.
- ELEJALDE, M. A., MUÑOZ, B., ARRÉBOLA, J. R. & GÓMEZ-MOLINER, B. J. 2005. Phylogenetic relationships of *Iberus gualtierianus* and *I. alonensis* (Gastropoda: Helicidae) based on partial mitochondrial 16S rRNA and COI gene sequences. *Journal of Molluscan Studies*, 71: 349-355.
- GOLDBERG, D. E. & SCHEINER, S. M., 2001. ANOVA and ANCOVA: Field competition experiments. En: SCHEINER, S. M. & GUREVITCH, J. (editores). *Design and analysis of ecological experiments*, 2ª edición: 77-98. Oxford University Press. Nueva York. 415 pp.
- GOODFRIEND, G. A. 1986. Variation in land snail shell form and size and its causes: A review. *Systematic Zoology*, 35: 204-233.
- HUANG, S., POLLACK, H. N. & SHEN, P. Y. 2000. Temperature trends over the past five centuries reconstructed from bore-hole temperatures. *Nature*, 403: 756-758.
- LÓPEZ-ALCÁNTARA, A., RIVAS, P., ALONSO, M. R. & IBÁÑEZ, M., 1983. Origen de *Iberus gualtierianus*. Modelo evolutivo. *Haliotis*, 13: 145-154.
- LÓPEZ-ALCÁNTARA, A., RIVAS, P., ALONSO, M. R. & IBÁÑEZ, M. 1985. Variabilidad de *Iberus gualtierianus* (Linneo, 1758) (Pulmonata, Helicidae). *Iberus*, 5: 83-112.
- LUCHTEL, D. L. & DEYRUP-OLSEN, I. 2001. Body wall: form and function. En: BARKER, G.M. (editor). *The biology of terrestrial molluscs*, 147-178. CAB International, Wallingford. 560 pp.
- MORENO-RUEDA, G. 2002. Selección de hábitat por *Iberus gualtierianus*, *Rumina decollata* y *Sphincterochila candidissima* (Gastropoda: Pulmonata) en una sierra del sureste español. *Iberus*, 20: 55-62.
- 2006a. Habitat use by the arid-dwelling land snail *Iberus g. gualtierianus*. *Journal of Arid Environments*, 67: 336-342.
- 2006b. Selección de hábitat y conservación del caracol en peligro de extinción *Iberus gualtierianus gualtierianus*. *Acta Granatense*, 4/5: 45-56.
- 2007. Refuge selection by two sympatric species of arid-dwelling land snails: different adaptative strategies to achieve the same objective. *Journal of Arid Environments*, 68: 588-598.

- MORENO-RUEDA, G. & CABRERA CORONAS, P. 2000. La situación de *Iberus gualtieranus* morfotipo *gualtieranus* (Gastropoda: Stylomathophora: Helicidae) en Sierra Elvira (Granada, España). *I Jornadas de Fauna Andaluza*. Víznar (Granada).
- MYLONAS, M., BOTSARIS, J., SOURDIS, J. & VALAKOS, E. 1995. On the development, habitat selection and taxonomy of *Helix (Jacosta) siphnica* Kobelt (Gastropoda, Helicellinae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 115: 347-357.
- PRIOR, D. J. 1985. Water-regulatory behaviour in terrestrial gastropods. *Biological Reviews*, 60: 403-424.
- PULLIAM, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3: 349-361.
- REED, W. L. & JANZEN, F. J. 1999. Natural selection by avian predators on size and colour of a freshwater snail (*Pomacea flagellata*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 67: 331-342.
- RICHARDSON, A. M. M. 1974. Differential climatic selection in natural population of land snail *Cepaea nemoralis*. *Nature*, 247: 572-573.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1981. Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Iberique. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 37: 251-268.
- SLOTOW, R., GOODFRIEND, W. & WARD, D. 1993. Shell colour polymorphism of the Negev desert landsnail, *Trochoidea seetzeni*: the importance of temperature and predation. *Journal of Arid Environments*, 24: 47-61.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1995. *Biometry*, 3ª edición. Freeman. Nueva York. 832 pp.
- UNESCO. 1963. *Recherches sur la zone aride. Etude écologique de la zone méditerranéenne. Carte bioclimatique de la zone méditerranéenne*. Notice explicative. UNESCO. París. 47 pp.
- WELTER-SCHULTES, F. W. 2000. The pattern of geographical and altitudinal variation in the land snail *Albinaria idaea* from Crete (Gastropoda: Clausiliidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 71: 237-250.