

Folia conchyliologica

N° 71, Avril 2024



Phenacolimax major, montagne de la Frau, Montségur, novembre 2023© Alain Bertrand Thomas - Cuypers leg.

Sommaire

Mouthon, J., Audibert, C. & Le Goff, G. - Anormalités de la coquille observées chez les espèces d' <i>Euglesa</i> (Bivalvia, Sphaeriidae)	1-6
Pacaud, J. M. - Remarques taxonomiques et nomenclaturales sur l'espèce <i>Purpurina elegantula</i> (d'Orbigny, 1850) (Gastropoda : Neogastropoda : Purpurinidae) du Bajocien (Jurassique moyen) du Calvados	7-10
Pacaud, J. M. - <i>Corbicula belenus</i> nom. nov. (Mollusca, Bivalvia, Cyrenidae), un nouveau nom de remplacement pour <i>Cyrena fluminalis trigona</i> Tournouër, 1866 du Pléistocène Inférieur de Côte-d'Or	11-17
Breure, A.S.H., Meinecke, P., Richter-Harder, N., S.J. Groenenberg, D.J.S., Breugelmans, K & Backeljau, T. - From depressed to detached: extreme shell shape variation in some Peruvian <i>Bostryx</i> species (Gastropoda: Bulimulidae)	18-33

Ligne éditoriale

Folia Conchyliologica est une revue en ligne gratuite pour les auteurs et les lecteurs. Elle publie des articles originaux traitant de tous les aspects de la malacologie historique ou actuelle.

Sur le plan géographique, il n'est donné aucune limitation, les faunes des contrées les plus lointaines ayant ici autant leur place que les faunes de nos jardins.

Les articles peuvent concerner aussi bien des observations biologiques ou naturalistes, des inventaires faunistiques, des descriptions d'espèces, des travaux d'ethno-malacologie, d'archéo-malacologie ou de paléontologie ainsi que des recherches effectuées sur les collections anciennes ou sur les personnes qui les ont constituées.

Les descriptions de taxons nouveaux pour la science, ainsi que les nouvelles combinaisons doivent répondre aux exigences formulées par le Code International de Nomenclature zoologique. Si besoin nous consulter.

Les auteurs reçoivent une version PDF de leurs articles. Les N° publiés sont disponibles sur le site de la revue : [Cernuelle](#)

Folia Conchyliologica est archivé dans :

- [Archive ouverte Hal](#)
- [Internet Archive](#)

Des exemplaires papier sont également déposés à Lyon (Musée des Confluences et Société Linnéenne de Lyon) et à Mâcon (siège de Cernuelle) pour assurer une pérennité des documents publiés. Pour vos impressions papiers, nous pouvons vous fournir la version haute définition du fichier en PDF.

Rédacteurs

Alain BERTRAND

Philippe FERAY

Soumission d'articles

Les manuscrits sont rédigés au format texte (Word, OpenOffice, etc.) dans la langue souhaitée par l'auteur. Ils sont accompagnés d'un résumé et de mots clés en français et en anglais, lorsque la longueur de l'article le justifie ; des résumés dans d'autres langues sont également acceptés.

Pour les utilisateurs du système Apple et d'OpenOffice, l'exportation en fichier txt est indispensable pour éviter les problèmes de compatibilité/incompatibilité.

Ils sont à envoyer par mail aux rédacteurs :

- Philippe Feray : philippe.feray@inrap.fr
- Alain Bertrand : abela11@wanadoo.fr

Avant acceptation, ils seront soumis au moins à deux relecteurs du comité de lecture et éventuellement à des référents extérieurs.

La mise en forme et la mise en page sont soit celles des numéros récents de la revue, soit absente. Néanmoins, il est souhaitable de partir d'un article de la revue comme modèle, notamment pour la mise en forme des citations bibliographiques et la présentation des figures.

Les illustrations sont fournies sous la forme de fichiers séparés en format jpeg ou TIF en 300 dpi et au format souhaité pour la publication. La taille maximale des planches est de 16 cm de largeur et 24 cm de hauteur.

Les tableaux sont soit créés avec Word soit avec un tableur.

Nous vous demandons d'utiliser la nomenclature latine et de ne pas faire référence aux noms vernaculaires sauf exception comme dans une perspective historique par exemple.

Comité de lecture

Cédric AUDIBERT, Bram BREURE, Henri Nicolas BÜSCHER, Henri CAP, Laurent CHARLES, Sylvain CLANZIG, Michaël DIERKENS, Sandrine HEUSSER, Arnaud LENOBLE, Jacques MOUTHON, Jean Michel PACAUD, Daniel PAVON, Christophe PERRIER, Cédric ROY, Antoine WAGNER, Francisco WELTER-SCHULTES.

Coordonnées - contact :

Alain Bertrand, Abéla, 09320 Boussenac 07 86 72 06 53 abela11@wanadoo.fr

Anormalités de la coquille observées chez les espèces d'*Euglesa* (Bivalvia, Sphaeriidae)

Jacques MOUTHON¹, Cédric AUDIBERT² & Guillaume LE GOFF¹

¹ INRAE, UR Riverly, EcoFlowS, 5 rue de la Doua, CS 70077, 69626 Villeurbanne, France – e-mail (auteur correspondant) : [jmouhon@free.fr](mailto:jmouthon@free.fr)

² Musée des Confluences, centre Louis Lortet, 13A rue Bancel, 69007 Lyon, France

Résumé – Deux types d'anomalies sont présentées dans cet article. Le premier concerne la présence, au niveau de la bordure inférieure des valves de *Euglesa casertana* (Poli, 1791), de nombreux pores obliques, caractéristique d'une autre espèce *Euglesa interstitialis* (Bössneck, Groh & Richling, 2020). Dans le second type figurent différentes déformations de la coquille comme la diphyyodie, ou plus spécifiquement de la charnière (dents latérales postérieures) due à une altération de la coquille et de l'umbo dont l'aplatissement, caractéristique d'une espèce nord-américaine *Euglesa (Iridium) fallax* (Sterki, 1896), a été observé chez plusieurs espèces de pisidies du Rhône.

Mots-clés : Pisidies, porosité, pores obliques, diphyyodie, déformation de la coquille, sommet aplati

Shell abnormalities observed in *Euglesa* species (Bivalvia, Sphaeriidae)

Abstract – Two types of anomalies are presented in this paper. The first concerns the presence, at the lower edge of the valves of *Euglesa casertana* (Poli, 1791), of many oblique pores, characteristic of another species *Euglesa interstitialis* (Bössneck, Groh & Richling, 2020). In the second type are different deformations of the shell such as diphyyoidy, or more specifically hinge (posterior lateral teeth) due to alteration of the shell and umbo whose flattening, characteristic of a North American species *Euglesa (Iridium) fallax* (Sterki, 1896), has been observed in several Pisidiid species of Rhône River.

Key-words : *Pea* clams, porosity, oblique pores, diphyyoidy, shell malformation, flattened umbo

Introduction

La coquille des mollusques présente quelquefois de curieuses anomalies. PORRO (1838) est considéré comme le premier à s'y intéresser et à donner des exemples variés entrant dans le champ du mot « anomalie » défini par Geoffroy Saint-Hilaire en 1821 (GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, 1822 ; DUHAMEL, 1972). Mais c'est surtout MOQUIN-TANDON (1855) qui consacre un important chapitre à leur description et à leur classification et en donne de nombreux exemples, observant que parfois on a décrit une espèce sur une anomalie, tel le *Pisidium sinuatum* de Bourguignat, qu'il considère comme une « monstruosité » du *casertanum*. RECLUZ (1859) publie un mémoire très détaillé, propose une classification plus affinée et y ordonne toutes les anomalies qui ont été figurées dans les ouvrages plus anciens. Ces anomalies sont nombreuses et diversifiées, à l'image des classifications qui ont été proposées. Les plus connues appartiennent à trois catégories principales. La première concerne les coquilles présentant un déroulement partiel des tours de spire, ceux-ci pouvant rester contigus (forme semi-scalaire) ou se détacher complètement (forme scalaire) ; phénomène observé chez de nombreuses espèces de gastéropodes et particulièrement chez les Planorbidae (CAILLAUD, 1859 ; PIRÉ, 1871 ; De GERNE, 1883 ; TAYLOR, 1894-1900 ; PELSENEER, 1920 ; KUIPER, 1980). La seconde comprend les cas d'inversions d'enroulement de la coquille : des spécimens dextres sont sénestres, phénomène observé chez la plupart des espèces de gastéropodes, et des spécimens d'espèces sénestres (Physidae) sont dextres (TAYLOR, 1894-1900 ; DAUTZENBERG, 1914 ; PELSENEER, 1920 ; BOYCOTT, 1931). La troisième catégorie concerne l'inversion de dents chez les bivalves, principalement les Sphaeriidae, qui peut être totale : dents cardinales et latérales de la valve droite se retrouvant sur la valve gauche et vice versa, ou partielle sont alors concernées soit les seules dents latérales antérieures, soit ces dernières et les dents cardinales (PELSENEER, 1920 ; STERKI, 1922 ; KUIPER, 1943 ; EGGLETON & DAVIS, 1962 ; HEARD, 1969 ; STELFOX *et al.*, 1972). D'autres anomalies affectant les Sphaeriidae, peut-être moins connues comme la diphyyodie sont présentées dans cet article.

Cas observés

Présence de nombreux pores obliques chez *Euglesa casertana*

La variabilité intraspécifique de la porosité des coquilles des Sphaeriidae est souvent très forte (DYDUCH-FALNIOWSKA, 1983 ; ADLER & FIECHTNER, 1992 ; ARAUJO & KORNIUSHIN, 1998). C'est particulièrement le cas chez *E. casertana* dont un exemple de spécimen avec un nombre de pores élevé est présenté (Fig. 1 A & B). La comparaison de la porosité de cet individu à celle d'un spécimen de *E. casertana*, récolté dans le lac des

Eissauprès, au débouché de sa principale afférence met clairement en évidence le côté atypique de ce dernier (Fig. 1 C & D). En effet, si la présence des pores s'interrompt au 4/5 de la hauteur des valves chez le spécimen témoin (Fig. 1 A & B), des pores sont en revanche présents en forte densité le long de la bordure inférieure des valves du spécimen du lac et ceux-ci ne sont plus verticaux mais obliques (Fig. 1 C & D), une des principales caractéristiques de *E. interstitialis*, (GROH *et al.*, 2020 ; voir aussi MOUTHON *et al.*, 2021 ; MOUTHON & AUDIBERT, 2022). Aucun des autres individus de *E. casertana* (n= 285) récoltés dans ce lac ne présentait cette anomalie. L'apparition de pores obliques à l'extrémité des valves i.e. au niveau de la partie la plus récente de la coquille suggère une probable influence de facteurs environnementaux. Parmi les autres espèces de Sphaeriidae de ce lac figurent *Euglesa nitida* (Jenyns, 1832) et *Euglesa hibernica* (Westerlund, 1894).

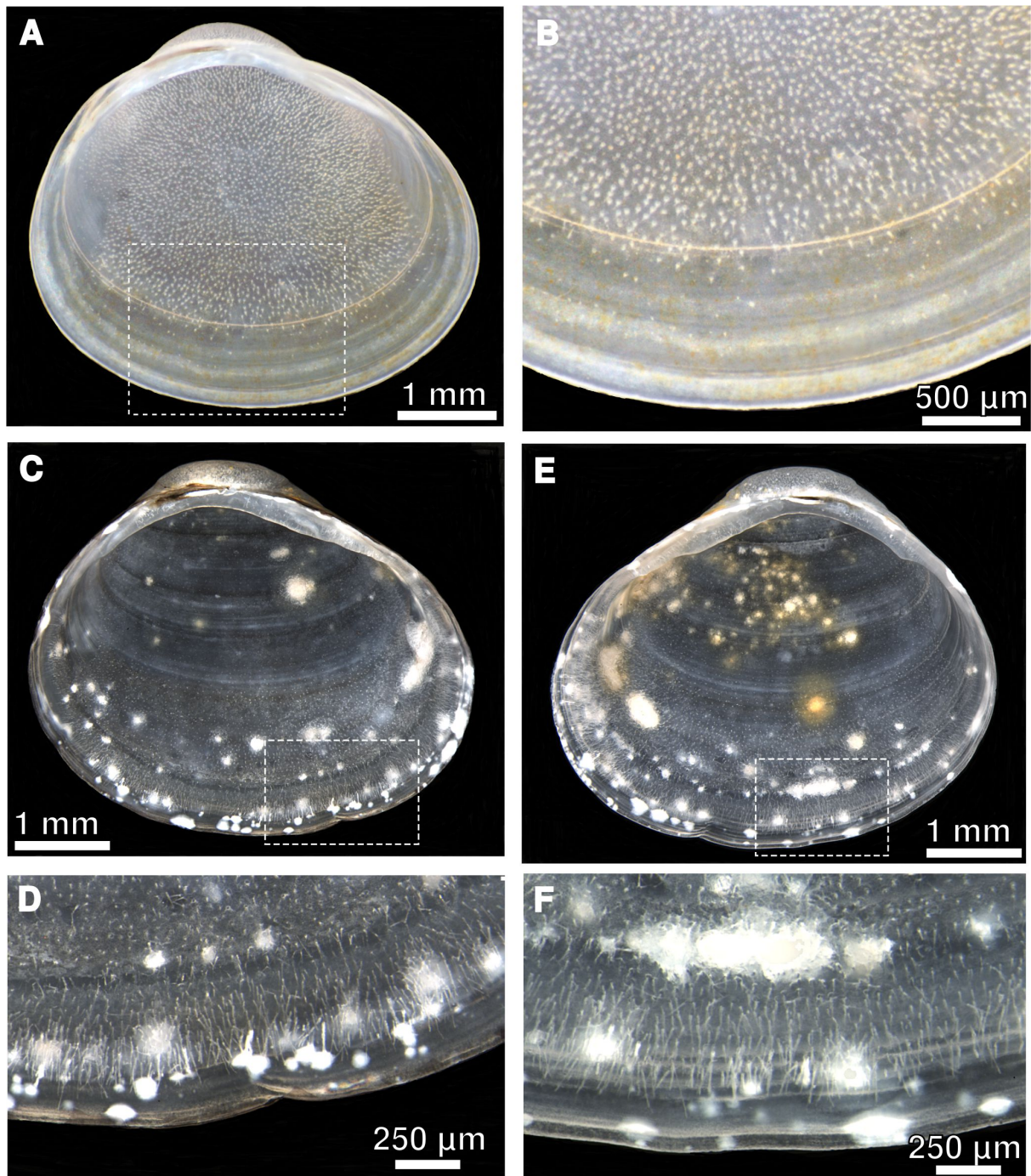


Fig. 1 - *Euglesa casertana*, A : forme avec de nombreux pores verticaux, zone marécageuse, bordure du lac d'Ambléon (01), vue interne de la valve gauche; B : détail du bord inférieur de la valve (encadré) montrant la disparition progressive des pores au 4/5 de la coquille © Cédric Audibert/Musée des Confluences ; *Euglesa casertana*, C & E : forme atypique, lac des Eissauprès (04), P. Clevenot *leg*, vues internes des valves gauche et droite, D & F : détail du bord inférieur des valves C & E (encadrés), respectivement montrant la présence de pores et tout particulièrement de nombreux pores obliques jusqu'à la bordure des valves © Guillaume Le Goff/INRAE

Déformations de la coquille

Diphyoidie

La diphyoidie se caractérise, chez les Bivalves, par la présence d'un sillon vertical plus ou moins médian, de longueur variable donnant l'impression que la coquille est divisée en deux ; les valves étant le plus souvent affectées de manière symétrique (Fig. 2 A). Dans les cas extrêmes, la diphyoidie s'accompagne d'une déformation importante de la coquille réduisant fortement son volume interne. (Fig 2 B). Aucun des embryons incubés dans les branchies des coquilles de ces spécimens ne présentait cette anomalie. Des lésions de la bordure du manteau à l'origine de la formation de la coquille ont fréquemment été évoquées comme cause de cette déformation (BAUDON, 1853 ; MOQUIN-TANDON, 1855 ; PELSENEER, 1920 ; GEYER, 1909 ; GITTENBERGER *et al.*, 1998).

La diphyoidie a été observée chez les Sphaeriidae, les Unionidae, les Gastéropodes Pulmonés (LAMARCK, 1819 ; BOURGUIGNAT, 1852 ; BAUDON, 1853 ; MOQUIN-TANDON, 1855 ; BROT, 1877 ; TAYLOR, 1894-1900 ; FAVRE, 1927 ; CHAIX, 1973), mais aussi chez les Brachiopodes qui possèdent également une coquille bivalve (CHAIX, 1973). Cette déformation, qui dans les peuplements actuels n'affecte que peu d'individus était semble-t-il plus répandu dans le passé. Dans les sédiments postglaciaires du Lac Léman, près de 30% des pisidies, principalement *Euglesa nitida* et *Euglesa milium* (Held, 1836), présentent "une ébauche de scissure dans la partie médiane de la coquille" (CHAIX, 1973).

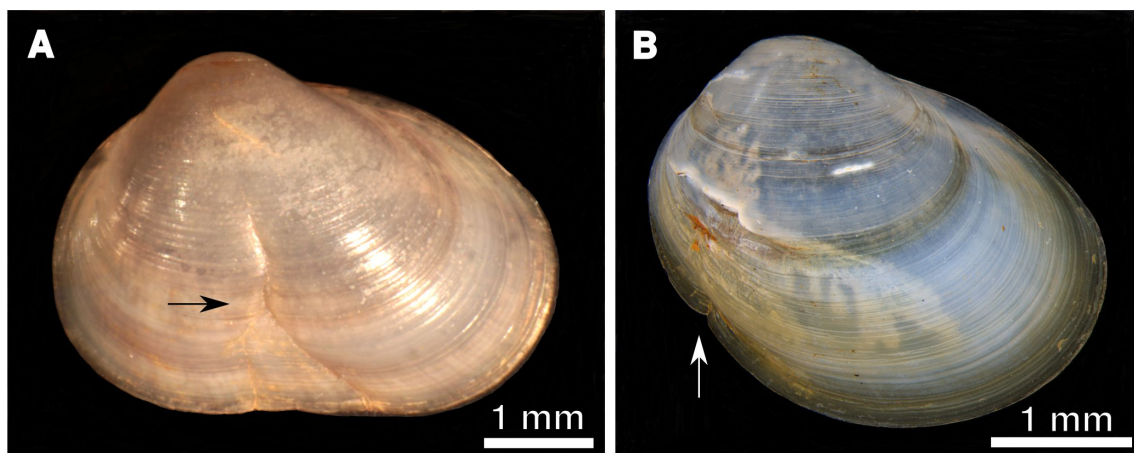


Fig. 2 - Spécimens de *Euglesa subtruncata* atteints de diphyoidie, A : zone marécageuse, Saint Benoit (01) © Cédric Audibert/Musée des Confluences, B : Ruisseau de l'Étang Neuf, Arbigny (01) © Guillaume Le Goff/ INRAE

Déformation des dents latérales postérieures due à une altération de la coquille

Bien que très marquée, cette déformation des dents latérales postérieures ne semble pas avoir fait obstacle à la fermeture hermétique des valves permettant à ce bivalve de résister temporairement à des conditions environnementales défavorables telles que les périodes d'anoxie susceptibles de survenir notamment dans certains milieux marécageux ou lacustres. Les embryons incubés dans les branchies de ce spécimen ne présentaient aucune déformation (Fig. 3 A, B).

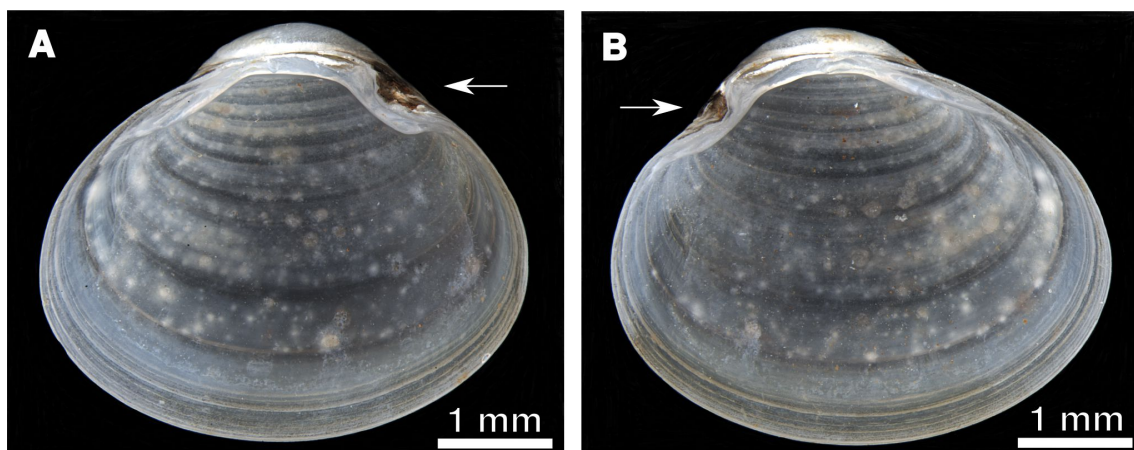


Fig. 3 - Déformation de la coquille au niveau des dents latérales postérieures due à une altération de la coquille chez *Euglesa casertana*, Lac des Eissauprès (04), P. Clevénat *leg.* A : valve droite, B : valve gauche © Guillaume Le Goff/ INRAE

Aplatissement de l'umbo (ou sommet de la coquille)

Cette anomalie observée chez quelques individus de *E. casertana*, *E. nitida* et *Euglesa subtruncata* (Malm, 1855) provenant de lônes du Haut-Rhône (Fig. 4 A, B, C, F) apparaît très tôt au cours du développement des individus puisqu'on l'observe déjà chez les juvéniles (Fig. 3 D, E). Mais son éventuelle présence chez les embryons n'a pas encore été vérifiée faute d'individus gravides dans nos échantillons. KUIPER (1982) mentionne l'existence de cette anomalie, qu'il n'avait jamais observée auparavant, affectant la totalité de la population de *Euglesa personata* (Malm, 1855) d'une source à Brescia (nord de l'Italie). A notre connaissance, c'est la première fois que cette déformation est signalée en France.

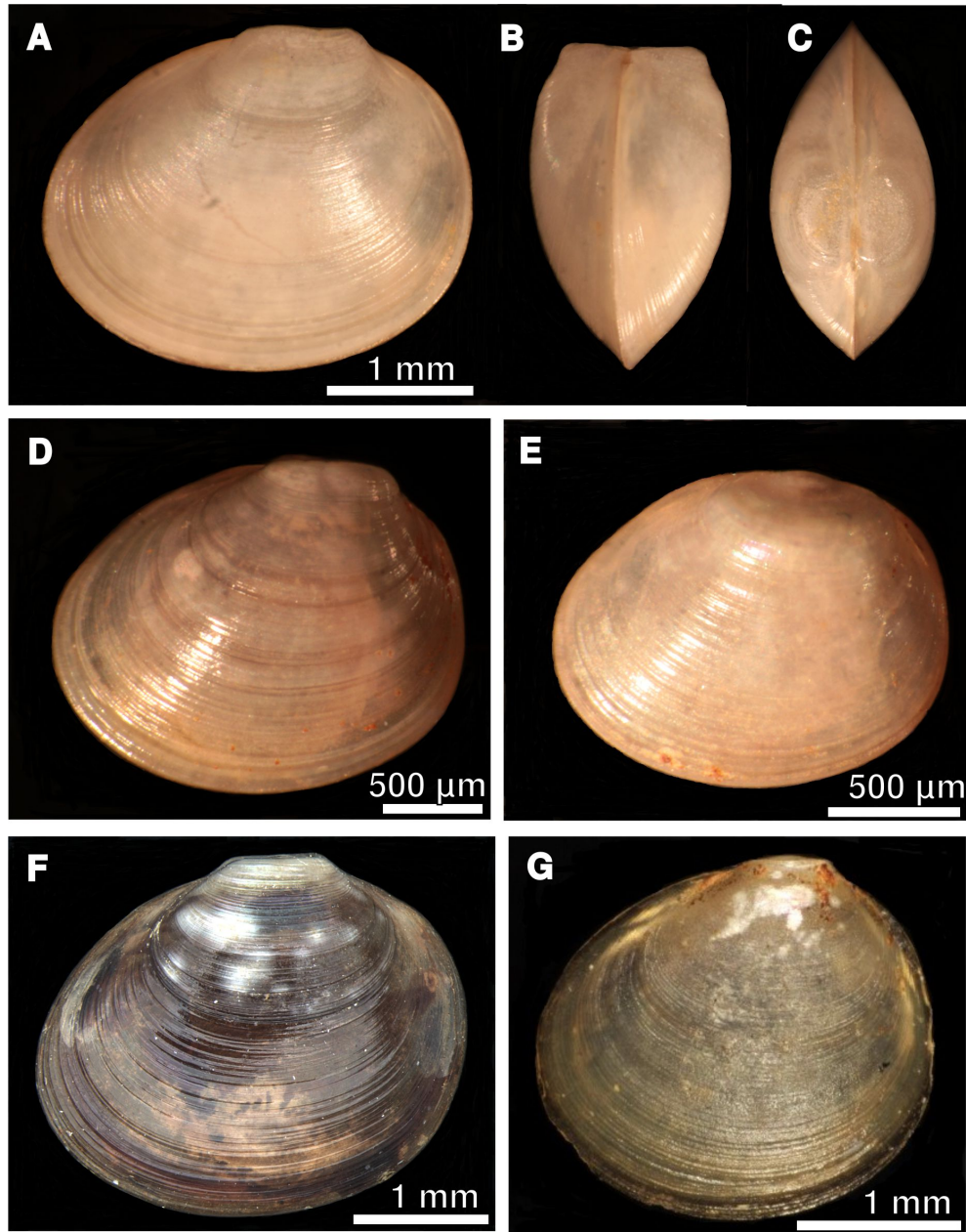


Fig. 4 Aplatissement de l'umbo, A : adulte de *Euglesa subtruncata*, B : vue transversale, C : vue de dessus, C & D : juvéniles d'*E. subtruncata*, lône Haut-Rhône, Belley (01), *E. Castella leg.* © Cédric Audibert/Musée des Confluences, F : *Euglesa nitida* © Guillaume Le Goff/ INRAE, E : *Pisidium (Euglesa) fallax*, espèce nord-américaine, syntype, origine Sterki V., MolluscaBase, modifié.

Une espèce de la faune nord-américaine *Euglesa (Pisidium) fallax* présente également cette particularité (Fig. 4 G). Chez cette dernière, le sommet habituellement aplati "as if tapped with a hammer" et "sometimes flattening is so great that a ridge is present around its perimeter" (MACKIE, 2007). On observe également cette dernière caractéristique chez les spécimens du Haut-Rhône (Fig. 4 A, B, C, F). Mais HERRINGTON (1962) précise que ce sont chez les individus vivant dans les substrats sableux que ce caractère est particulièrement marqué, habitat bien représenté dans les lônes où les individus à l'umbo aplati ont été observés. La texture

du sédiment dans lequel se développent ces pisidies jouerait donc un rôle majeur dans l'apparition précoce de cette déformation mais cela reste à préciser.

Remerciements - Merci à Emmanuel Castella (Université de Genève) pour les spécimens du Haut-Rhône et à Pierre Clévenot (Bureau d'étude TERE0, Gap) pour ceux du lac des Eissaurès.

Références

- ADLER, M. & FIECHTNER, S. 1992. *Shell pores in European pill clams (genus Pisidium)*. In: Abstracts. 10th International Malacological. C. Meier-Brook ed., Congress, Tubingen, Germany, 2: 599-600.
- ARAÚJO, R. & KORNIUSHIN, A.V., 1998. Microsculpture of *Pisidium casertanum* (Poli, 1791) and some related species and forms. *Malakologische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden*. 19(7): 59-69.
- BAUDON, A., 1853. Observation sur la valeur du *Pisidium sinuatum*, Bourg. *Journal de Conchyliologie*, Paris, 4 (3) : 277-279.
- BOURGUIGNAT, J. R., 1852. Description d'une nouvelle espèce de *Pisidium*. *Journal de Conchyliologie*, Paris, 3 (1) : 47-51.
- BOYCOTT, A.E, DIVER, C., GARSTANG, S.L., HARDY, A.C. & TURNER, F.M., 1931. The inheritance of sinistrality in *Lymnaea peregra*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Ser. B, 219: 51-131.
- BROT, A., 1877. Diverses anomalies observées chez certains Mollusques de la Suisse. *Bulletins de la Société Malacologique de Belgique*, Bruxelles, Bruxelles, 12 : 42-43.
- CAILLAUD, F., 1859. Des monstruosités chez divers mollusques. *Journal de Conchyliologie*, 7 (3) : 226-236.
- CHAIX, L., 1973. Quelques cas de diphyoidie observés sur des mollusques continentaux. *Malacologia*, 14(1-2) : 433-437.
- DAUTZENBERG, Ph., 1914. Sinistrosités et dextrosités tératologiques chez les mollusques gastéropodes. *Bulletin de la Société zoologique de France*, 39 : 50-60.
- DE GERNE, J., 1883. Note sur un cas de monstruosité scalaire du *Planorbis rotundatus*, Poiret. *Bulletin des séances de la Société royale malacologique de Belgique*, 18 : 8-10.
- DUHAMEL B., 1972. L'œuvre tératologique d'Etienne Geoffroy Saint-Hilaire. *Revue d'histoire des sciences*, 25 (4) : 337-346.
- DYDUCH-FALNIOWSKA, A., 1983. Shell microstructure and systematics of Sphaeriidae (Bivalvia, Eulamellibranchiata). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 26 : 251-296.
- EGGLETON, F.E. & DAVIS, G.M. 1962. Hinge tooth reversal in populations of Ohio Sphaeriidae *American Malacological Union, Annual Report*, 28: 19-20.
- FAVRE, J., 1927. Les mollusques post-glaciaires et actuels du Bassin de Genève. *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève*, Genève, 40 (3) : 1-434.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE E., 1822. *Philosophie anatomique. Des monstruosités humaines*. Paris, 551 pp.
- GEYER, D., 1909. *Die Weichtiere Deutschlands: eine biologische Darstellung der einheimischen Schnecken und Muscheln*. Naturwissenschaftliche Wegweiser, Verlag von Strecker & Schröder, Serie A, 6, 116 pp.
- GITTENBERGER, E., JANSSEN, A.W., KUIJPER, W.J., KUIPER, J.G.J., MEIJER, T., VAN DER VELDE, G. & DE VRIES, J.N., 1998. De Nederlandse Zoetwatermollusken. Recente en fossiele weekdieren uit zoet en brak water [Mollusques dulcicoles des Pays Bas. Mollusques récents et fossiles des eaux douces et saumâtres]. *Nederlandse Fauna* 2, Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & EIS Nederland, Leiden, 288 pp.
- GROH, K., BÖSSNECK, U., CLEWING, C., ALBRECHT, C. & RICHLING, I., 2020. A new pill clam from an unusual habitat: the interstitial *Pisidium interstitialis* n. sp. (Bivalvia: Sphaeriidae) from southwestern and Central Germany. *Journal of Molluscan Studies*, 86: 104-119.
- HEARD, W. H., 1969. Hinge tooth reversals in sphaeriid clams. *Nautilus*, 84(4) : 137-144.
- HERRINGTON, H.B., 1962. *A revision of the Sphaeriidae of North America (Mollusca: Pelecypoda)*. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, N° 18, 74 pp.

- KUIPER, J.G.J., 1943. Over inversodontie bij Cycladen (A propos de l'inversion des dents chez les Cyclades). *Basteria*, 7 : 53-71.
- KUIPER, J.G.J., 1980. Een collectie monstrueuze *Planorbis Leucostoma*. *Correspondentieblad van de Nederlandse Malacologische Vereniging*, 193 : 997-999.
- KUIPER, J.G.J., 1982. Zur Frage der geographischen Unterarten bei Pisidien, insbesondere bei *Pisidium personatum* Malm. *Archiv für Molluskenkunde*, 112 (1/6) : 9-19.
- LAMARCK, J.-B., 1819. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. Tome 6, partie 1, Imprimerie A. Belin, rue des Mathurins-S. -Jacques, hôtel Cluny, Paris, 343 pp.
- MACKIE, G.L., 2007. Biology of freshwater Corbiculid and Sphaeriid clams of North America. *Ohio biological Survey, new series*, 15(3) : 1-436.
- MOQUIN-TANDON, A., 1855. *Histoire Naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*. Chez J.-B. Baillière, Libraire de l'Académie Impériale de Médecine, rue Hautefeuille 19, Paris, 416 pp.
- MOUTHON, J., BERTRAND, B. & AUDIBERT, C., 2021. A propos de la nouvelle espèce *Pisidium interstitialis* (Bivalvia : Sphaeriidae) et de sa présence en France. *Folia Conchyliologica*, 62 : 3-8.
- MOUTHON, J. & AUDIBERT, C., 2022. *Euglesa interstitialis* (Bössneck, Groh & Richling, 2020), vs *Euglesa personata* (Malm, 1855) (Bivalvia : Sphaeriidae) : variabilité de la répartition et de la densité des pores obliques. *Folia Conchyliologica*, 65 : 9-15.
- PELSENEER, P., 1920. Les variations et leur hérédité chez les mollusques. *Mémoires de l'Académie royale de Belgique (Classe des Sciences)*, 2^{ième} série, 5 : 13-826.
- PIRÉ, L., 1871. Notice sur la *Planorbis complanatus* (forme scalaire). *Mémoire de la Société malacologique de Belgique*, Bruxelles, 6 : 23-27.
- PORRO, C. 1838. *Malacologia terrestre e fluviale della Provincia Comasca*. 132 pp., 2 pl.
- RECLUZ C., 1859. Des anomalies chez les mollusques. *Journal de Conchyliologie*, 7 (3) : 209-225.
- STELFOX, A.W., KUIPER, J.G.J., MCMILLAN, N.F. & MITCHELL, G.F., 1972. The late glacial and post-glacial Mollusca of the White Bog, Co. Down. *Proceeding of the Royal Irish Academy*, 72B: 185-207.
- STERKI, V., 1922. Some notes on the hinge of the Sphaeriidae. *Nautilus*, 35: 104-117.
- TAYLOR, J.W., 1894-1900. *Monograph of the land and freshwater Mollusca of the British Isles. Structural and general volume*. Taylor Brothers Publishers, Leeds, 454 pp.

Remarques taxonomiques et nomenclaturales sur l'espèce *Purpurina elegantula* (d'Orbigny, 1850) (Gastropoda : Neogastropoda : Purpurinidae) du Bajocien (Jurassique moyen) du Calvados

Jean-Michel PACAUD ¹

<https://zoobank.org/References/473C3F0B-5597-4EAB-BD86-61C64DF7FB59>

¹CR2P Centre de Recherche en Paléontologie – Paris ; Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Université, CNRS ; 57 rue Cuvier, CP 38, 75005 Paris (France) E-mail : pacaud@mnhn.fr

Résumé. *Purpurina elegantula* d'Orbigny, 1850 est un rare et distinct Purpurinidae (Gastropoda, Neogastropoda) du Bajocien (Jurassique moyen) du Calvados (France). THEVENIN (1909) a signalé l'absence de spécimen de cette espèce dans la collection d'Orbigny et que le matériel type n'avait pas été retrouvé. Pour cette raison, BOUCHET & ROCROI (2017) ont désigné le lectotype de *Turbo bellona* d'Orbigny, 1850 comme néotype de *Purpurina elegantula* pour établir leur synonymie objective. Cependant, le spécimen type porte-nom de *P. elegantula* a été retrouvé dans les collections de Paléontologie du Muséum et il s'avère que les deux taxons ne sont pas synonymes. Conformément à l'Article 75.8 de l'ICZN (1999), le néotype désigné par Bouchet & Rocroi est destitué et le matériel redécouvert est réhabilité et devient de nouveau le type porte-nom.

Mots clés. Nomenclature, Purpurinidae, Bajocien, Calvados, Taxonomie, Nomenclature, Lectotype.

Abstract. *Purpurina elegantula* d'Orbigny, 1850 is a rare and distinct Purpurinidae (Gastropoda, Neogastropoda) from the Bajocian (Middle Jurassic) of Calvados (France). THEVENIN (1909) reported the absence of specimen of this species in Orbigny's collection and that the type material had not been found. For this reason, BOUCHET & ROCROI (2017) designated the lectotype of *Turbo bellona* d'Orbigny, 1850 as the neotype of *Purpurina elegantula* to establish their objective synonymy. However, the type specimen bearing the name of *P. elegantula* has been found in the Museum's Palaeontology collections and it turns out that the two taxa are not synonymous. In accordance with Article 75.8 of the ICZN (1999), the neotype designated by Bouchet & Rocroi is set aside and the rediscovered material again becomes the name-bearing type.

Key words. Nomenclature, Purpurinidae, Bajocian, Calvados, Taxonomy, Nomenclature, Lectotype.

Introduction

Considérant le matériel type de *Purpurina elegantula* d'Orbigny, 1850 comme perdu, BOUCHET & ROCROI (2017) ont désigné un néotype provenant du Bajocien (Jurassique moyen) de Bayeux (Calvados). Cependant, le type porte-nom de *P. elegantula* de la collection d'Orbigny [MNHN.FA04109] est encore conservé dans les collections de Paléontologie du Muséum. Conformément à l'Art. 75.8 de l'ICZN (1999), le néotype désigné par ces auteurs est destitué et le spécimen signalé ici est réhabilité et devient de nouveau le type porte-nom.

Discussion

Le genre *Purpurina* a été établi par D'ORBIGNY (1850a : 270) dans son *Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle* pour des espèces du Jurassique appartenant aux Purpurinidae Zittel, 1895. Cette famille de gastéropodes est considérée comme un groupe sœur possible ou un groupe ancestral des Neogastropoda. Les premiers membres confirmés de la famille sont connus du Carnien (Trias supérieur) de la Formation de San-Cassiano (Dolomites, Italie), tandis que le dernier s'est éteint avant la fin du Crétacé inférieur. Près de 30 genres ont été attribués à la famille lors de leur première description. La plupart d'entre eux varient considérablement en termes de forme de coquille et de caractéristiques morphologiques et sont désormais attribués à d'autres gastéropodes (BAKAYEVA *et al.*, 2022).

D'Orbigny introduit le genre *Purpurina* par une courte diagnose : « Ouverture large, pourvue seulement en avant d'un très-étroit sillon qui remplace l'échancrure des *Purpura*. Bord columellaire non aplati ». COSSMANN (1913 : 160) en a donné une description plus importante en faisant ressortir « que le principal critérium distinctif consiste dans la forme de l'ouverture qui est versante en avant, où la columelle se termine par une sorte d'oreillette arrondie, reliée au contour supérieur par une sinuosité peu visible ». Dix espèces sont assignées dans ce genre par d'Orbigny : *P. thorenti* (d'Archiac, 1843) et *P. unilineata* (Sowerby J. De C., 1825) du Bathonien (1850a : 302, n° 111 et 112), *P. pumila* (Sowerby J. De C. in Grant, 1837) du Callovien (1850a : 334, n° 100), *P. lapierrea* (Buvignier, 1843), *P. moreausia* (Buvignier, 1843) et *P. turbinoides* (Buvignier, 1843) de l'Oxfordien (1850a : 357, n° 158 et 159 ; 1850b : 10, n° 164, 165 et 166) ; trois sont nouvelles : *P. elegantula* et *P. pulchella* (1850a : 270, n° 169 et 170) du Bajocien et *P. brevis* (1850a : 334, n° 99) du Callovien [une espèce du Bajocien, *Fusus nassoides* Eudes-Deslongchamps, 1843, est également incluse avec doute].

D'Orbigny, en accord avec les usages de son temps, introduit le genre *Purpurina* sans désignation d'espèce type. Il était toutefois acquis que la désignation de l'espèce type du genre *Purpurina* avait été fixée subséquemment par EUDES-DESLONGCHAMPS (1860 : 136) en désignant le taxon *Turbo bellona* d'Orbigny, 1850 (HEBERT & EUDES-DESLONGCHAMPS, 1860 : 176 ; FISCHER, P., 1885 : 711, non fig. 480 ; COSSMANN, 1906 : 206, pl. 7, fig. 19, COSSMANN, 1913 : 161, pl. 8, fig. 31-32 ; FERRARI *et al.*, 2016 : 336). Cependant, et comme le feront remarquer BOUCHET & ROCROI (2007 : 210), *T. bellona* n'est pas une espèce incluse à l'origine dans le genre *Purpurina* (D'ORBIGNY, 1850a : 266, n° 98) et ne peut être désignée comme espèce type de ce genre.

Pour stabiliser la nomenclature, *P. elegantula* a été désignée par BOUCHET & ROCROI (2017 : 210) comme espèce type de *Purpurina*. THEVENIN (1909 : 72), dans l'étude sur les types du *Prodrome*, signalait l'absence de spécimen de cette espèce dans la collection d'Orbigny et écrivait : « D'après la description de d'Orbigny, c'est probablement une variété un peu allongée d'*Amberleya orbignyana* Hudleston ». Le matériel de *Purpurina elegantula* étant alors considéré comme perdu (information communiquée à P. Bouchet lors de l'élaboration du manuscrit de son travail publié en 2017), le lectotype de *Turbo bellona* d'Orbigny, 1850 [MNHN.FR09158], tel que fixé par THEVENIN (1909 : 71-72, pl. 16, fig. 13) et refiguré par FISCHER, J.-C. & WEBER (1997 : pl. 23, fig. 26a-b), a été désigné comme néotype de *P. elegantula*, de façon à établir leur synonymie objective. [On notera que la mention par FISCHER, J.-C. & WEBER (1997 : 138) d'un holotype de *Turbo bellona* est non fondée et abusive (ICZN, 1999 : Art. 74.6) ; THEVENIN (1909 : 71-72) ayant ailleurs déjà désigné pour cette espèce un lectotype avant l'année 2000 (ICZN, 1999 : Art. 74.5).

Ceci étant dit, non seulement nous avons retrouvé le matériel type porte-nom de *Purpurina elegantula* (MNHN.FA04109 – n° 2265 du catalogue de la collection d'Orbigny) tout récemment, mais nous ne considérons pas les deux taxons *Purpurina elegantula* et *Turbo bellona* comme des synonymes subjectifs, loin s'en faut ; le galbe et l'ornementation des deux espèces étant radicalement différents (**Fig. 1-3**). Par ailleurs, l'espèce *Amberleya orbignyana* Hudleston, 1892 du Bajocien d'Angleterre, citée par Thévenin, est actuellement assignée à la famille des Eucycloscalidae Gründel, 2007 dans le genre *Ambercycclus* Ferrari, Kaim & Damborenea, 2014 dont c'est l'espèce type et ne peut être rapprochée de *P. elegantula*. De fait, le matériel type porte-nom de *T. bellona* ne pouvait être désigné comme néotype de *P. elegantula*.

Conclusion

Le spécimen type de *Purpurina elegantula* d'Orbigny, 1850 [MNHN.FA04109 (coll. d'Orbigny)] est conservé dans les collections de Paléontologie du MNHN. De fait et conformément à l'Art. 75.8 du *Code International de Nomenclature Zoologique* (1999 : 217-218) la publication ici de la présence dans une institution du type porte-nom antérieurement désigné par d'ORBIGNY (1850), réhabilite automatiquement ce matériel comme type porte-nom et destitue le néotype désigné par BOUCHET & ROCROI (2007). Par ailleurs, nous le désignons ici comme lectotype (**Fig. 1**) pour stabiliser la nomenclature.



1



2



3

Figures 1-3. 1. *Purpurina elegantula* d'Orbigny, 1850. Lectotype MNHN.FA04109 (coll. d'Orbigny) du Bajocien (Jurassique inférieur) de Bayeux (Calvados). – 2. *Purpurina bellona* (d'Orbigny, 1850). Lectotype MNHN.FR09158 (coll. d'Orbigny) du Bajocien (Jurassique inférieur) de Bayeux (Calvados). – 3. *Purpurina bellona* (d'Orbigny, 1850). MNHN.FR00053 (coll. de Vibraye) du Bajocien (Jurassique inférieur) de Saint-Vigor-le-Grand (Calvados).

Références

- BAKAYEVA, S., KAIM, A. & NÜTZEL, A., 2022. Purpurinidae: new outlook towards the family composition. *Spixiana*, supplement 30A : 94.
- BOUCHET, P., ROCROI, J.-P., HAUSDORF, B., KAIM, A., KANO, Y., NÜTZEL, A., PARKHAEV, P., SCHRÖDL, M. & STRONG, E., 2017. Revised classification, nomenclator and typification of Gastropods and Monoplacophoran families. *Malacologia*, 61 (1-2) : 1-526.
- COSSMANN, M., 1906. *Essais de Paléoconchologie comparée. 7^{ème} livraison*, l'Auteur & Rudeval, Paris, 261 p., 14 pls., 22 fig.
- COSSMANN, M., 1913. Contribution à la paléontologie française des terrains jurassiques. 3. Cerithiacea et Loxonematacea. *Mémoire de la Société Géologique de France*, 20 (15), 46 : 5-263, pl. 12-18.
- EUDES-DESLONGCHAMPS, E., 1860. Observations concernant quelques gastéropodes fossiles des terrains jurassiques. *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, 5 : 119-148, pl. 10-11.
- FERRARI, M., BINAZADEH, T. & KAIM, A., 2016. A Bajocian (Middle Jurassic) marine gastropod assemblage from the Badamu Formation, Central Iran. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 86 : 329-340.

FISCHER, J.-C. & WEBER, C., 1997. *Révision critique de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny. Volume II : Gastropodes jurassiques*, Masson, Paris, Milan, Barcelone, Paris, 300 p.

FISCHER, P., 1885. *Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique ou Histoire naturelle des Mollusques vivants et fossiles suivi d'un appendice sur les Brachiopodes par D. OEHLERT*, Savy, Paris, Fascicule 8 : 689-784.

HEBERT, E. & EUDES-DESLONGCHAMPS, E., 1860. Mémoire sur les fossiles de Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire). *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, 5 : 153-240.

I.C.Z.N., 1999. *International Code of Zoological Nomenclature (Fourth edition)*. The Natural History Museum. Cromwell Road, London, 306 p.

ORBIGNY, A., D' 1850a. *Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des Animaux mollusques et rayonnés faisant suite au cours élémentaire de Paléontologie et de géologie stratigraphiques*, vol. 1, Masson, Paris, LX + 394 p.

ORBIGNY, A., D' 1850b. *Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des Animaux mollusques et rayonnés faisant suite au cours élémentaire de Paléontologie et de géologie stratigraphiques*, vol. 2, Masson, Paris, 428 p.

THEVENIN, A., 1909. Types du Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle d'Alcide d'Orbigny. Tome 1 : Silurien - Bathonien. *Annales de Paléontologie*, 4 : 65-92.

Corbicula belenus nom. nov. (Mollusca, Bivalvia, Cyrenidae), un nouveau nom de remplacement pour *Cyrena fluminalis trigona* Tournouër, 1866 du Pléistocène Inférieur de Côte-d'Or

Jean-Michel PACAUD ¹

¹CR2P Centre de Recherche en Paléontologie – Paris ; Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Université, CNRS ; 57 rue Cuvier, CP 38, 75005 Paris (France) E-mail : pacaud@mnhn.fr

<https://zoobank.org/References/8BE657B7-057B-440D-92A6-4215D6BE3F1BZoobank>

Résumé : Le nom *Corbicula belenus* nom. nov. est ici proposé pour corriger l'homonymie primaire *Cyrena fluminalis trigona* Tournouër, 1866 une espèce du Gélasién (Pléistocène Inférieur) de Bligny-lès-Beaune (Côte-d'Or), *non* *Cyrena trigona* Deshayes, 1825, *nec* *Cyrena trigona* Roemer, 1836. Une liste des espèces de Bligny-lès-Beaune signalées par TOURNOUËR (1866), par LOCARD (1883) et par DELAFOND & DEPERET (1894) est fournie.

Mots clés : Cyrenidae, Bivalvia, Pléistocène, Homonymie primaire, nouveau nom de remplacement, nomenclature.

Abstract: *Corbicula belenus* nom. nov. is proposed here to correct the primary homonymy *Cyrena fluminalis trigona* Tournouër, 1866 a species from Gelasian (Early Pleistocene) of Bligny-lès-Beaune (Côte-d'Or, France), *non* *Cyrena trigona* Deshayes, 1825, *nec* *Cyrena trigona* Roemer, 1836. A list of the species from Bligny-lès-Beaune reported by TOURNOUËR (1866), by LOCARD (1883) and by DELAFOND & DEPERET (1894) is provided.

Key words: Cyrenidae, Bivalvia, Pleistocene, Primary homonymy, new replacement name, nomenclature.

Introduction

Les couches à *Viviparus burgundinus* (Tournouër, 1866) [syntypes MNHN.F.B37430] et *Pyrgula nodotiana* Tournouër, 1866 [Syntypes MNHN.F.B35309, B35310, B37434, A86900 et B35311] (**Fig. 1**) des marnes fossilifères du Gélasién (Pléistocène Inférieur) de Bligny-lès-Beaune (Côte-d'Or), atteintes par des forages de puits à 6 ou 7 mètres de profondeur, sont connues depuis plus de 150 ans et ont été décrites pour la première fois par TOURNOUËR en 1866 et en 1869, puis ont été étudiées par LOCARD (1883), DELAFOND & DEPERET (1894), CHAPUT (1941) et PUISSEUR (1976).

Tournouër signale dans ces marnes une quinzaine d'espèces que nous avons retrouvé parmi les spécimens de la collection de l'auteur et dont nous donnons une liste en annexe. Certains de ces taxons sont décrits très succinctement, dont la *Cyrena fluminalis trigona* qui diffère de l'espèce nominale par une coquille « *plus solide et plus trigone* » (**Fig. 2**). Outre le fait que l'auteur ne donne qu'une indication, bien plus qu'une description, la proposition d'un nouveau nom [variété *trigona*] en association avec une illustration de l'espèce nommée suffit pour valider le nouveau taxon, conformément à l'Art. 12.2.7 de l'ICZN (1999) concernant la disponibilité des noms proposés avant 1931.

Le Cyrenidae *Corbicula fluminalis* (Müller O.F., 1774) est assez répandu au Pliocène Supérieur d'Angleterre, de France et dans le sud de l'Europe. Au Quaternaire, il est signalé également en Belgique, au Danemark et en Allemagne centrale. Hormis l'est de la Russie et la région de la mer Noire, il s'est éteint en Europe et se limite à l'Afrique du Nord et à l'Asie Mineure (MÜLLER O.F., 1774 : 2, 205 ; SCHLICKUM & PUISSEUR, 1978 : 14) (**Fig. 3**). Le taxon introduit par Tournouër, considéré comme une espèce à part entière, ne présente aucune forme de passage avec *Corbicula fluminalis* (Müller O.F., 1774) et en diffère essentiellement par sa forme triangulaire accentuée, aux bords latéraux arrondis et par ses dents latérales plus fortes.



Figure 1. 1. *Viviparus burgundinus* (Tournouër, 1866). Syntype MNHN.F.B37430. – 2. *Pyrgula nodotiana* Tournouër, 1866. Syntype MNHN.F.B35310. Gélasién (Pléistocène Inférieur) de Bligny-lès-Beaune (Côte-d'Or).

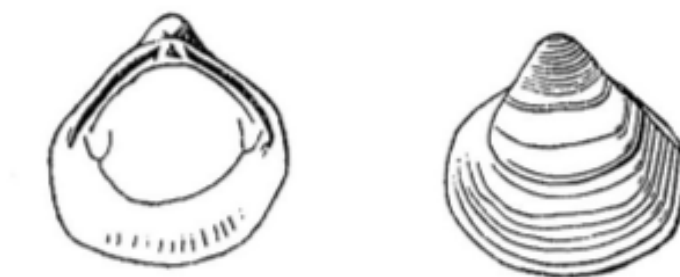


Fig. 2. Figures originales de *Cyrena fluminalis trigona* Tournouër, 1866, renommé ici *Corbicula belenus* nom. nov., du Gélasién (Pléistocène Inférieur) de Bligny-lès-Beaune (Côte-d'Or).

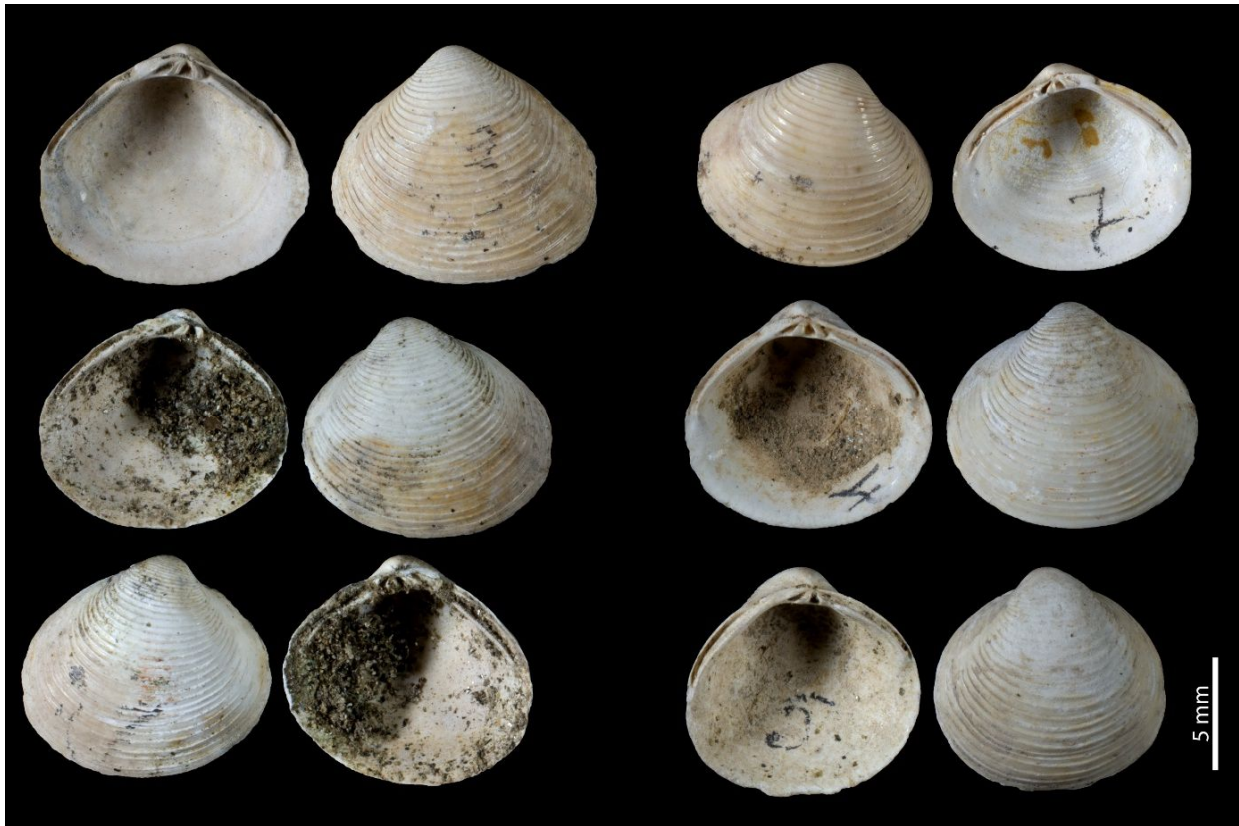


Figure 3. *Corbicula fluminalis* (Müller O.F., 1774). Spécimens fossiles du Quaternaire du Ravin de Lokibuk, Lac Turkana (Kenya). MNHN.FR05526 (coll. Arambourg).

Abréviation.

MNHN.F Muséum National d'Histoire Naturelle, Collection de Paléontologie, Paris, France.

Systématique

Classe Bivalvia Linnaeus, 1758
 Sous-classe Autobranchia Gobben, 1894
 Ordre Venerida Gray, 1854
 Famille Cyrenidae Gray, 1840
 Genre *Corbicula* Megerle von Mühlfeld, 1811
 Espèce type : *Tellina fluminalis* Müller O.F., 1774 par monotypie
 Origine : Moyen-Orient, Actuel

Corbicula belenus nom. nov.

Fig. 2, 4

<https://zoobank.org/NomenclaturalActs/4FD89389-EBB0-4C7E-9E46-302C2FC03C0F>

Synonymie

Cyrena fluminalis trigona Tournouër, 1866 : 791, 792, 2 figures [*non Cyrena trigona* Deshayes, 1825, *nec* Roemer, 1836].

Cyrena (Corbicula) consobrina sensu Sandberger, 1874 : pl. 33, fig. 2b [*non Cyrena consobrina* Olivier in Cailliaud, 1823].

Cyrena (Corbicula) fluminalis sensu Sandberger, 1875 : 735. – sensu Tournouër, 1878 : 86 [*non Tellina fluminalis* Müller O.F., 1774].

Corbicula fluminalis trigonula sensu Dollfus, 1884 : 43 [non *Cyrena trigonula* Wood, 1834].

Corbicula fluminalis cor sensu Delafond & Depéret, 1894 : 155, pl. 9, fig. 3-6 [non *Cyrena cor* Lamarck, 1818].

Autres références

Corbicula trigona (Tournouër). – Puisségur, 1976 : 231. – Schlickum & Puisségur, 1978 : 14, pl. 3, fig. 40. – Meijer & Preece, 2000 : 244 [non *Corbicula trigona* Deshayes, 1855].

Matériel type : Lectotype MNHN.F.B35269 (coll. Tournouër) désigné ici (**Fig. 4.1a-b**). Paralectotypes, 17 ex., MNHN.F.A91632 et A91923 (coll. Tournouër).

Localité type : Bligny-lès-Beaune (Côte-d'Or), Gélasien (Pléistocène Inférieur).

Étymologie : De sa localité type. Ce toponyme provient du nom « Bélénos », Belenus en Latin, un dieu solaire gaulois qui éclairait, vivifiait et qui guérissait par l'eau. Nom donné en apposition.

Autre matériel examiné : Bligny-lès-Beaune (Côte-d'Or), 8 ex., MNHN.F.B35271 (coll. Changarnier)

Observations : Le nom *Cyrena fluminalis trigona* introduit par TOURNOUËR (1866 : 791, 792, 2 fig.) pour cette espèce du Gélasien (Pléistocène Inférieur) des marnes de Bligny-lès-Beaune (Côte-d'Or) ne peut conserver ce nom ; c'est en effet un homonyme primaire plus récent de *Cyrena trigona* Deshayes, 1825 du Sparnacien (Yprésien, Éocène inférieur) du bassin de Paris, actuellement considéré comme un synonyme de *Corbicula (Loxoptychodon) cuneiformis* (Sowerby J., 1817) (DESHAYES, 1825 : 118, pl. 19, fig. 16, 17 ; GLIBERT & VAN DE POEL, 1966 : 13) et de *Cyrena trigona* Roemer, 1836 du Jurassique d'Ohse, près d'Osnabrück (Basse-Saxe, Allemagne), dont DUNKER (1846 : 41) a introduit le nom de remplacement *Cyrena roemeri* ; c'est probablement un synonyme de *Neomiodon mactroides* (Roemer, 1836) (ROEMER, 1836 : 116, pl. 9, fig. 2 ; pl. 9, fig. 7a). De surcroît, assignée au genre *Corbicula* Megerle von Mühlfeld, 1811 (PUISSEGUR, 1976 : 231 ; SCHLICKUM & PUISSEGUR, 1978 : 14, pl. 3, fig. 40 ; MEIJER & PREECE, 2000 : 244), l'espèce du Gélasien de Bligny-lès-Beaune ne peut également conserver ce nom ; c'est en effet un homonyme secondaire de *Corbicula trigona* Deshayes, 1855 de l'actuel de Pondicherry (Inde).

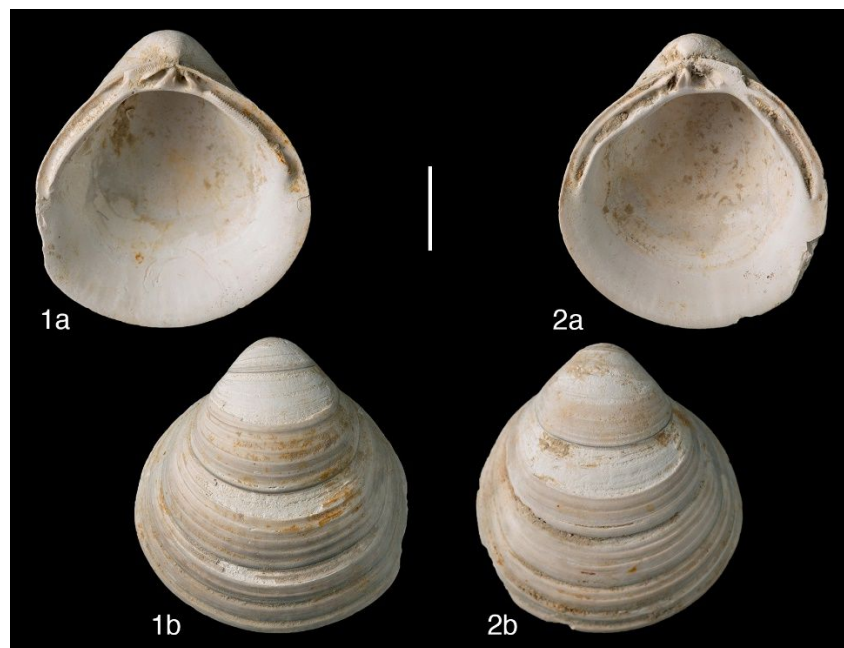


Figure 4. *Cyrena fluminalis trigona* Tournouër, 1866, renommé ici *Corbicula belenus* nom. nov., du Gélasien (Pléistocène Inférieur) de Bligny-lès-Beaune (Côte-d'Or). 1a-b. Lectotype MNHN.F.B35269. – 2a-b. Paralectotype MNHN.F.A91632. Echelle = 5 mm.

Cyrena consobrina Olivier in Cailliaud, 1823 est un synonyme de *Corbicula fluminalis* (Müller O.F., 1774) (CAILLIAUD, 1823 : [15], pl. 61, fig. 10-11 ; 1827 : 263 ; SANDBERGER, 1874 : pl. 33, fig. 2b ; 1875 : 735 ; GERMAIN, 1918 : 452-453). Le nom *Cyrena fluminalis trigona* (WOODWARD, 1864 : 19, ADAMS, 1870 : 63 ; 1872 : 281) attribué à une coquille fossile d'Égypte est un *nomen nudum*. DELAFOND & DEPERET (1894 : 155-156, pl. 9, fig. 3-6) assignent l'espèce de Bligny-lès-Beaune à *Corbicula fluminalis cor* (Lamarck, 1818) qui est en fait un synonyme subjectif plus récent de l'espèce nominale *Corbicula fluminalis* (Müller O.F., 1774). Dans ces

conditions, nous proposons pour la coquille fossile du Gélasién (Pléistocène Inférieur) de Bligny-lès-Beaune (Côte-d'Or) le nouveau nom ***Corbicula belenus*** nom. nov.

Annexe.

Espèces signalées par TOURNOÛER (1866), par LOCARD (1883) et par DELAFOND & DEPERET (1894) dans les marnes du Gélasién (Pléistocène Inférieur) de Bligny-lès-Beaune (Côte-d'Or). Entre [=] nous avons donné le nom qu'elles portent usuellement dans la nomenclature actuelle (*en italiques gras*).

Pyrgula nodotiana Tournouër, 1866 ⁽¹⁾. Syntypes, 31 ex., MNHN.F.A86900, B35309, B35310 et B37434.

Bithynia tentaculata (Linnaeus, 1758). 35 ex., MNHN.F.B35291 et B37433.

Bithynia (Neumayria) labiata sensu Delafond & Depéret, 1894, *non* Neumayr, 1875 [= ***Neumayria neumayri*** Girotti, 1972].

Planorbis belnensis Tournouër, 1866. Syntypes, 3 ex., MNHN.F.B35315 [= ***Planorbarius belnensis*** (Tournouër, 1866)].

Planorbis (Gyraulus) albus Müller O.F., 1774. 40 ex., MNHN.F.B35327 [= ***Gyraulus albus*** (Müller O.F., 1774)].

Planorbis (Anisus) umbilicatus Müller O.F., 1774 [= ***Planorbis planorbis*** (Linnaeus, 1758)].

Planorbis (Gyrorbis) mariae Michaud, 1862 [= ***Anisus mariae*** (Michaud, 1862)].

Paludina burgundina Tournouër, 1866. Syntypes, 7 ex., MNHN.F.B37430 [= ***Viviparus burgundinus*** (Tournouër, 1866)].

Nematurella lugdunensis belnensis Delafond & Depéret, 1894. Syntypes, 20 ex., MNHN.F.B35297 [= ***Tournouerina belnensis*** (Delafond & Depéret, 1894)].

Nematurella ovata sensu Delafond & Depéret, 1894, *non* (Bronn, 1831) [= ***Tournouerina quarta*** Schlickum, 1978].

Hydrobia slavonica Brusina, 1874 [= ***Prososthenia slavonica*** (Brusina, 1874)].

Valvata inflata subpiscinalis Delafond & Depéret, 1894. Syntypes, 8 ex., MNHN.F.B35300.

Valvata inflata curta Delafond & Depéret, 1894. Syntypes, 19 ex., MNHN.F.B35301.

Valvata interposita De Stefani, 1880.

Valvata piscinalis (Müller O.F., 1774). 52 ex., MNHN.F.B35303 et B35304.

Valvata cf. *debilis* Fuchs, 1870.

Valvata (Aphanotylus) chalinei Schlickum & Puisségur, 1978. Espèce mentionnée comme *Valvata kupensis* Fuchs, 1870 par DELAFOND & DEPERET (1894). [= ***Valvata chalinei*** Schlickum & Puisségur, 1978].

Pisidium amnicum sensu Tournouër, 1866, *non* (Müller O.F., 1774 : *Tellina*) ⁽²⁾. 7 ex., MNHN.F.B35273 [= ***Pisidium propinquum*** (Neumayr, 1875)].

Pisidium clessini (Neumayr, 1875) ⁽³⁾. 16 ex., MNHN.F.B35276.

Sphaerium lortetianum Locard, 1883 ⁽⁴⁾. 1 ex., MNHN.F.B35280.

Note 1 : Dans la description originale, TOURNOÛER (1866) a utilisé les deux noms *nodoti* et *nodotiana*. SCHLICKUM & PUISSEUR (1977 : 275, 277, note 2) ont considéré *nodotiana* comme le nom valide en écrivant que TOURNOÛER (1869 : 86-87) avait lui-même révisé la question du nom. En effet, Tournouër n'a utilisé que le nom *nodotiana* lorsqu'il a désigné ce taxon comme espèce type de son nouveau genre *Pyrgidium*. Il est donc censé être le premier réviseur conformément à l'Art. 24.2.4 de l'ICZN (1999). L'orthographe *nodoti* est incorrecte et indisponible (ICZN, 1999 : Art. 32.4).

Note 2 : Le nom *Pisidium aumicum* TOURNOÛER (1866 : 791) est une orthographe subséquente incorrecte de *Pisidium amnicum* (Müller O.F., 1774).

Note 3 : Le nom *Pisidium laticostatum* Tournouër, signalé par DELAFOND & DEPERET (1894 : 156) n'a pas été publié.

Note 4 : Le nom *Sphaerium lorteti* DELAFOND & DEPERET (1894 : 157) est une émendation injustifiée de *Sphaerium lortetianum* Locard, 1883.

Remerciements. Nous remercions Philippe Loubry (MNHN/CNRS) pour les photographies et pour l'infographie des figures.

Références

- ADAMS, L., 1870. *Notes of a Naturalist in the Nile Valley and Malta: A Narrative of Exploration and Research in Connection with the Natural History, Geology, and Archæology of the Lower Nile and Maltese Islands*, Edmonston & Douglas, Edinburgh, xvi + 295 p., 11 pls.
- ADAMS, L., 1872. The Natural history of Egypt and Malta. *Nature, a weekly Illustrated Journal of Science*, 5 : 280-281.
- CAILLIAUD, F., 1823. *Voyage à Méroé, au fleuve Blanc : au-delà de Fâzoql dans le midi du royaume de Sennâr, à Syouah et dans cinq autres oasis, fait dans les années 1819, 1820, 1821 et 1822*, l'Auteur, Paris, Atlas 2, 26 p. non numérotées, 75 pls.
- CAILLIAUD, F., 1827. *Voyage à Méroé, au fleuve Blanc : au-delà de Fâzoql dans le midi du royaume de Sennâr, à Syouah et dans cinq autres oasis, fait dans les années 1819, 1820, 1821 et 1822*, Tome quatrième, l'Auteur, Paris, 416 p.
- CHAPUT, E., 1941. Pliocène et Quaternaire entre Bligny-sous-Beaune, Pommard et Volnay (Côte d'Or). *Bulletin scientifique de Bourgogne*, 9 : 119-120.
- DELAFOND, F.D. & DEPERET, C., 1894. *Les terrains tertiaires de la Bresse et leurs gîtes de lignites et de minerais de fer*, Imprimerie Nationale, Paris, 332 p. (publié le 28 février)
- DESHAYES, G.-P., 1825. *Description des coquilles fossiles des environs de Paris*. Tome 2. Livraisons 8, 10 et 12, l'auteur, Béchét Jeune, Baudouin frères, Treuttel & Wurtz, Paris, pp. 81-146. Atlas 2, Levrault, Paris, pl. 9-17.
- DESHAYES, G.-P., 1855. Descriptions of new shells from the collection of Hugh Cumming, Esq. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 22 : 317-371.
- DOLLFUS, G.F., 1884. Le terrain quaternaire d'Ostende et le *Corbicula fluminalis*. *Mémoire de la Société Malacologique de Belgique*, 19 (3), 4 : 28-54, pl. 1-2.
- DUNKER, W., 1846. *Monographie der norddeutschen Wealdenbildung. Ein Beitrag zur Geognosie und Naturgeschichte der Vorwelt*, Oehme & Müller, Braunschweig, xxxii + 86 p.
- GERMAIN, L., 1918. Contributions à la Faune Malacologique de l'Afrique équatoriale. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*, 24 (6) : 433-454.
- GIROTTI, O., 1972. Il genere *Neumayria* Stefani 1877 (Gastropoda, Prosobranchia). *Geologica Romana*. 11 : 115-136.
- GLIBERT, M. & VAN DE POEL, L., 1966. Les Bivalvia fossiles du Cénozoïque étranger des collections de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. IV. Heteroconchia. 2 ème partie : Corbiculidae à Petricolidae (fin). *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, (2) 82 : 1-108.
- I.C.Z.N., 1999. *International Code of Zoological Nomenclature (Fourth edition)*. The Natural History Museum. Cromwell Road, London, 306 p.
- MEIJER, T. & PREECE, R.C., 2000. A review of the occurrence of *Corbicula* in the Pleistocene of North-West Europe. *Geologie en Mijnbouw / Netherlands Journal of Geosciences*, 79 (2-3) : 241-255, fig. 1-3.
- MÜLLER, O.F., 1774. *Vermium terrestrium et fluviatilium, seu animalium infusoriorum, helminthicorum, et testaceorum, non marinorum, succincta historia. Havniæ et Lipsiæ*. Vol. 1, Pars Altera : 1-72 + index 8 pp. Havniæ (Copenhagen) & Lipsiæ (Leipzig), Heineck & Faber.
- PUISSEGUR, J.-J., 1976. Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. *Mémoires géologiques de l'Université de Dijon*, 3 : 1-241.
- ROEMER, F.A. 1836. *Die Versteinerungen des Norddeutschen Oolithen-Gebirges*, Hahn, Hannover, p. 75-218, pl. 13-16.
- SANDBERGER, C.L.F., 1874. *Die Land-und Süßwasser-Conchylien der Vorwelt*, Kreidel, Wiesbaden, p. i-viii + 353-616.
- SANDBERGER, C.L.F., 1875. *Die Land-und Süßwasser-Conchylien der Vorwelt*, Kreidel, Wiesbaden, p. 617-1000.
- SCHLICKUM, W.R., 1978. Die Gattung *Tournouerina* Schlickum. *Archiv für Molluskenkunde*, 108 (4-6) : 237-243.

SCHLICKUM, W.R. & PUISSEUR, J.-J., 1978. Die Molluskenfauna der Schichten mit *Viviparus burgundinus* und *Pyrgula nodotiana* von Montagny-les-Beaune (Dep. Cote-d'Or). *Archiv für Molluskenkunde*, 109 (1-3) : 1-26, fig. 1-2, pl. 1-3.

TOURNOUËR, R., 1866. Sur les terrains tertiaires de la vallée supérieure de la Saône. *Bulletin de la Société Géologique de France, deuxième série*, 2 (23) : 769-804, 12 figures.

TOURNOUËR, R., 1869. Description du nouveau genre *Pyrgidium* et de deux espèces fossiles des terrains d'eau douce du département de Côte-d'Or. *Journal de Conchyliologie*, 3, (9) 1 : 86-95.

TOURNOUËR, R., 1878. Description d'une nouvelle espèce fossile de *Corbicula* des terrains tertiaires récents de la Grèce. *Journal de Conchyliologie*, 26 (1) : 81-87, pl. 2.

WOODWARD, S.P., 1864. Note of the Freshwater shells collected in Nubia by Dr. Leith Adams. *The Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 20 : 19.

From depressed to detached: extreme shell shape variation in some Peruvian *Bostryx* species (Gastropoda: Bulimulidae)

Abraham S.H. BREURE ¹, Philipp MEINECKE ², Nora RICHTER-HARDER ², Dick S.J. GROENENBERG ³, Karin BREUGELMANS ⁴, Thierry BACKELJAU ⁵

¹ Natural History Museum, London SW7 5BD, United Kingdom ; Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Vautierstraat 29, 1000 Brussels, Belgium; Naturalis Biodiversity Center, P.O.Box 9517, 2300 RA Leiden, the Netherlands; ashbreure@protonmail.com [corresponding author]

² Dorfstraße 20, 23829 Kükels, Germany

² Dorfstraße 20, 23829 Kükels, Germany

³ Naturalis Biodiversity Center, P.O.Box 9517, 2300 RA Leiden, the Netherlands

⁴ Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Vautierstraat 29, 1000 Bruxelles, Belgium

⁵ Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Vautierstraat 29, 1000 Brussels, Belgium University of Antwerp, Evolutionary Ecology Group, Universiteitsplein 1, 2610 Antwerp, Belgium

Abstract: This paper investigates *Bostryx* species from Peru, which show variation in shells shape and are partly carinated, using both ecological and molecular data. The study area is situated in a valley at the western side of the Andes, with a total length of 25 km and an altitudinal range of almost 1,140 m, but focuses on two localities: El Infernillo at ca. 3,350 m and Tambo de Viso at ca. 2,700 m. The morphological variation of the species presents a rather complex picture that cannot completely be resolved by ecological data alone. Molecular data points to three taxa, two of which are variable in shell shape and each restricted to one of the localities mentioned; the third taxon is constant in shell shape and occurs over a large range of the study area. The species originally described as *Bostryx multiconspectus* Breure, 2008 and *B. primigenius* Breure, 2008 are redefined as a result.

Key words: carination, ecology, taxonomy, Peru, Orthalicoidea

Résumé: Cet article traite des espèces de *Bostryx* du Pérou qui présentent des variations dans la forme de leur coquille et sont partiellement carénées, en utilisant à la fois des données écologiques et moléculaires. La zone d'étude est située dans une vallée du côté ouest des Andes, avec une longueur totale de 25 km et une étendue altitudinale de près de 1 140 m, mais se concentre sur deux localités : El Infernillo à env. 3 350 m et Tambo de Viso à env. 2 700 m. Les variations morphologiques des espèces présentent une évolution assez complexe que les seules données écologiques ne suffisent pas à expliquer. Les données moléculaires indiquent trois taxons, dont deux ont une forme de coquille variable et chacune est limitée à l'une des localités mentionnées ; le troisième taxon est constant dans la forme de la coquille et est présent sur une large étendue de la zone d'étude. Les espèces initialement décrites comme *Bostryx multiconspectus* Breure, 2008 et *B. primigenius* Breure, 2008 sont en conséquence redéfinies.

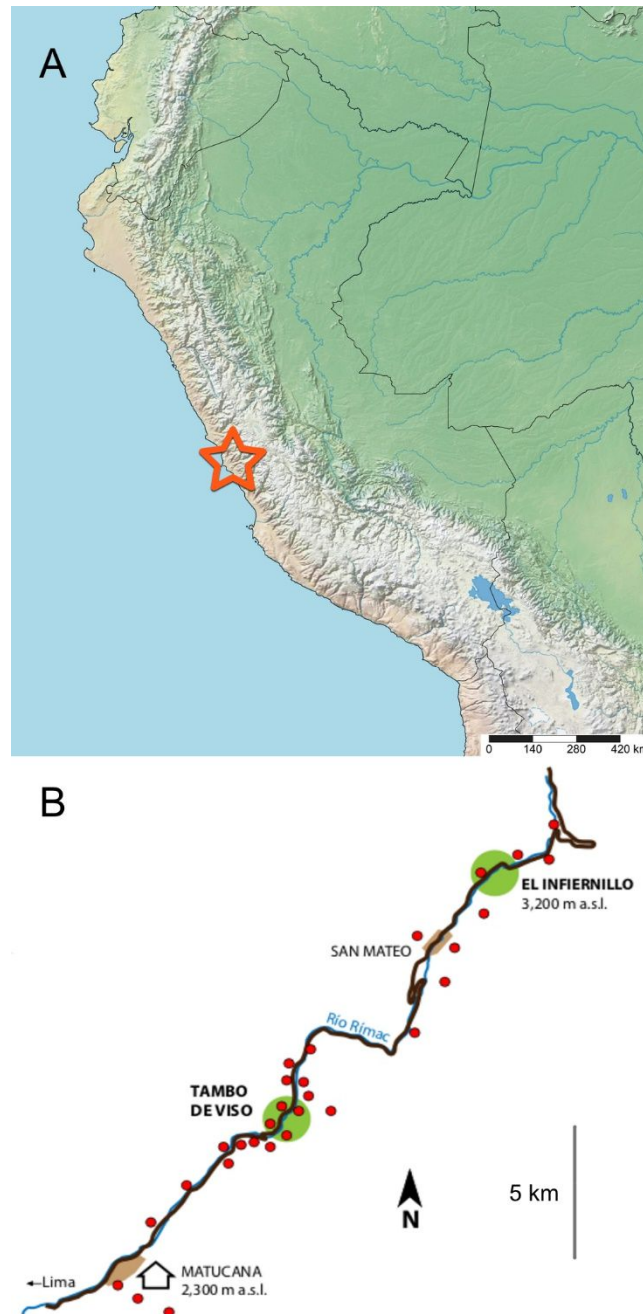
Mots clés : carination, écologie, taxinomie, Pérou, Orthalicoidea

INTRODUCTION

The Neotropical superfamily Orthalicoidea is a highly diverse and predominant group of land snails with currently almost 70 genera and more than 1,700 available species-level names. The group originated approximately 110 Ma ago (BREURE & ROMERO, 2012), and relict taxa of this group exist in South Africa, Melanesia, and Australia (Bothriembryontidae). Phylogenetic work on this superfamily is still scarce (WADE *ET AL.*, 2006; HERBERT & MITCHELL, 2009; BREURE *ET AL.*, 2010; BREURE & ROMERO, 2012) and additional research is likely to yield surprising results that will influence the classification of the families involved.

This paper is focuses on the genus *Bostryx* Troschel, 1847 belonging to the family Bulimulidae. Most *Bostryx* species are distributed from the high Andes (up to 3,600 m) down to coastal lowlands (BREURE, 1979), principally distributed in Peru, Chile, Bolivia and Argentina, but almost always highly restricted in geographical range. Thus, the rate of endemism at a regional or local scale is very high. In the Peruvian Andes most valleys are inhabited by different sets of species that were possibly separated during the folding of the Andes. Within *Bostryx* and some other Bulimulid genera a few species show a prominent morphological feature: carination (BREURE, 2008). This term has different definitions in malacological literature e.g., "having an angle rather than a round contour" (BURCH, 1962). In this paper we use the

description by BREURE (2008) “a carina is a somewhat outward protruding ridge, which may or may not internally be thickened. When a carina occurs both at the periphery and around the umbilicus of a shell, it is defined as doubly carinate”. Carination is a character that “strikes the eye” (PILSBRY & OLSSON, 1949), but is not common in land snails, although it is found in different families around the world; in terrestrial snails notably in the Helicidae (FIORENTINO *ET AL.*, 2008), and Camaenidae (TESHIMA *ET AL.*, 2003; STANKOWSKI, 2011; HIRANO *ET AL.*, 2015). However, carination also occurs in freshwater and marine species, making it likely that it repeatedly evolved in distinct lineages, thus being a “striking case of convergence” (BREURE, 2008). In the species studied herein this phenomenon is combined with variation in shell shape. The shell may be depressed or discoidal, which some authors call “flat and keeled”, to elongate, or may even show detached whorls (BREURE, 2008).



A Fig. 1. Study area in the valley of Río Rimac, Dept. Lima, Peru and its location. Red dots indicate the localities where more than 10 living individuals of *Bostryx primigenius* were collected (points can also indicate localities close together). The green shaded areas are the two areas where respectively *B. multiconspectus* and *B. solutus* have been found.



Fig. 2. Localities of *Bostryx multiconspectus*, mentioned as PN050 and PN058 in the text. A Site PN058 photographed from site PN050. B Site PN050 photographed from site PN058.

BREURE (2008) described two *Bostryx* species (*B. multiconspectus* and *B. primigenius*) from material collected by Weyrauch in the Río Rimac valley in Peru, one being flat and carinated, the other elongate without carination. Both species may be considered as sibling species or as one single species with a highly variable morphology. As *B. multiconspectus* was known only from one single site that had not been described in detail by Weyrauch on his collection labels, and therefore the species seemed to be a local endemic, whereas *B. primigenius* is reported from a larger part of the Río Rimac valley. So, *B. multiconspectus* could be suspected to be an ecotype of *B. primigenius*. In the same paper (BREURE, 2008) a population of *Bostryx solutus* (Troschel, 1847) was mentioned, which appeared to be cork-screw curled; this is aberrant compared to the typical shape as described by TROSCHER (1847). The purpose of the current paper is to present additional data to elucidate the taxonomic status of these different shell shapes.

MATERIAL AND METHODS

Study area and organisms

The valley of the Río Rimac river is a long canyon valley between the towns of Chosica and Casapalca (Dept. Lima) situated on the western Andean slopes in Peru (Fig. 1), situated more or less SW–NE. Collection sites were between Matucana (2,450 m a.s.l.) and Río Blanco (3,590 m a.s.l.), with a total length of 25 km and an altitudinal range of almost 1,140 m. The study area is highly andine with rocky slopes or steep cliffs on both sides of the valley. Humidity is highest in the bottom of the valley and most plants can be found here, as well as land used for agriculture. The slopes are a dry and sparsely covered scrubland with many rock boulders. Mesoclimate is differing strongly throughout the study area forming wet and vegetation-rich patches spread over the valley and some moist side valleys. In the afternoons, the wind increasingly blows stronger from the southwestern lower parts of the valley, cooling down the area. The Río Rimac river and the Carretera Central (a highly frequented motorway that runs through the valley) are suspected to be strong barriers for snail dispersal leading to an effective separation of left and right side populations (Fig. 2). A railway track that runs parallel to both the river and the road, but does not seem to be a dispersal barrier for land snails. These three linear landscape elements cross each other several times along the valley forming long stretches of isolated areas in between. The valley is geologically diverse, containing outcrops of sedimentary (limestone, siltstone, mudstone, lutite, clay and conglomerates), metamorphic (quartzite, slate and schist), intrusive (e.g. granite) and volcanic rocks of various ages (Paleozoic to recent Quaternary) (CEPES, n.d.). *Bostryx multiconspectus* Breure, 2008 (Fig. 3, A-C), *B. primigenius* Breure, 2008 (Fig. 3, D-E), and *B. solutus* Troschel, 1847 (Fig. 4) all occur in the area, having been described from respectively Tambo de Viso (*B. multiconspectus*), and El Infernillo (*B. primigenius*, *B. solutus*).

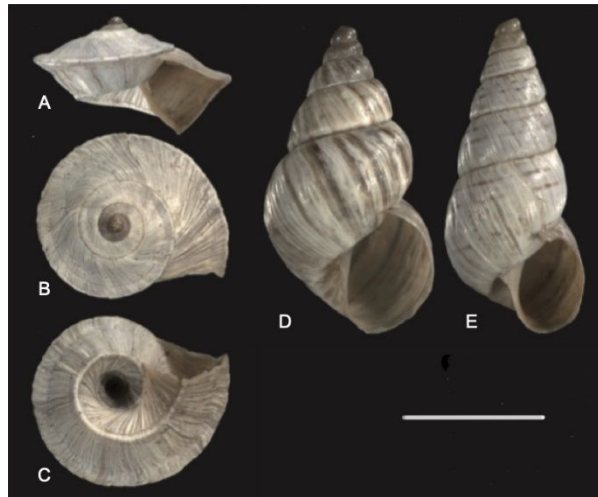


Fig. 3. *Bostryx* species used in this study. A-C, E *Bostryx multiconspectus* Breure, 2008, holotype SMF 156286 and specimen SMF 156285. D *Bostryx primigenius* Breure, 2008, holotype SMF 155706. Scale line 5 mm. Adapted from Breure, 2008.

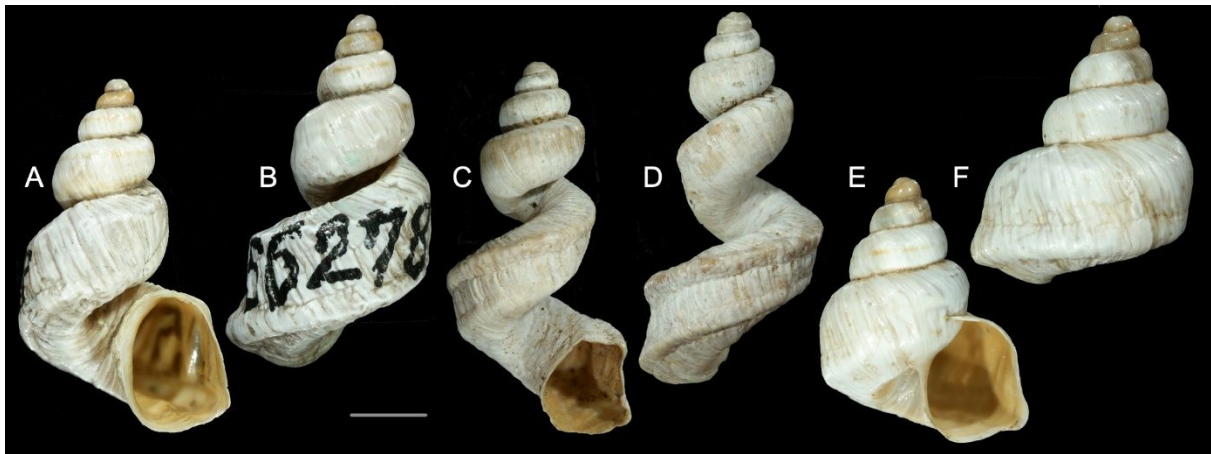


Fig. 4. *Bostryx* species used in this study. A-B *Bostryx solutus* (Troschel, 1847), typical of 'tight' form. C-D *Bostryx solutus* (Troschel, 1847), 'cork-screw' form. E-F *Bostryx solutus* (Troschel, 1847), 'compact' form. All material in SMF. Scale line 2 mm.

Field methods

We hand collected empty-shells of the three *Bostryx* species throughout the study area. Living specimens were sampled from several sites (10–12 individuals/site). These sites were scattered regarding altitude, river banks and distance from the river. Per site, different habitat parameters were assessed in the field (Supplementary data Fig. S1). A few shells of the carinated species *B. multiconspectus* were observed and collected at two different localities (PN050 and PN058, both at Tambo de Viso). In order to explore the potential influence of sunlight or wind exposition on carinated shell shapes, the exposition (in degrees) of the substrate surfaces was recorded for living individuals. GPS coordinates were taken with a GARMIN Dakota 20 device. Altitude was determined both by barometric measurements and GPS satellite signals. Dry material was stored in small plastic containers and foot muscle tissue was preserved in 96 % ethanol. Single specimens were drowned in water to relax their bodies and enable further genital preparations.

Microclimate analysis

To detect microclimatic differences between localities where *B. multiconspectus* occurs and those where only *B. primigenius* is found, we measured temperature and relative air humidity with data logger devices (Onset HOBO). This was done at two different sites, one of these at the left side of the river and the other one at the right side of the river. At each of these four measuring plots HOBO U23 Pro v2-002 devices were used to record air temperature and relative humidity at 10 minute intervals over a at least 20 day period. The data loggers were installed exactly in the position where living individuals of *B. multiconspectus* had been observed previously, and in nearby places where *B. primigenius* had been found.

We used the same data loggers to record the microclimatic conditions inside the transition zone of *B. solutus* at El Infiernillo, next to the motorway. The devices were placed at different points spread over the area. These points were selected in function of the possibility to camouflage and protect snails against human

disturbance and strong wind. Logging parameters were the same as above. The logging data were analysed using the statistical software R and the programming environment software R Studio. Welch two sample t-tests, Shapiro-Wilk tests, and Wilcoxon signed rank tests were used to identify significant differences between the plot with *B. multiconspectus* and those where it is absent.

Phylogenetic analysis

Whole genomic DNA was extracted with DNeasy kit (Quiagen Inc.) following the manufacturer's protocol for animal tissue. PCR primers were LCO1490 and HCO2198 for CO1 (FOLMER *et al.*, 1994), 16Sar and 16Sbr for 16S-rRNA (PALUMBI *et al.*, 1991), and LSU-1 and LSU-3 for the 3' end of 5.8S-rRNA, the ITS2 region, and the 5' end of 28S-rRNA gene (hereafter ITS2) (WADE & MORDAN, 2000). Sequences were aligned using MAFFT as implemented in Geneious 7.1.3 (Biomatters Ltd.), and trimmed with Gblocks (CASTRESANA, 2000). The substitution model selected by jModeltest 2.1 (POSADA, 2008), using the Akaike Information Criterion, was HKY+G. Further analyses were done using MEGA7 (KUMAR *et al.*, 2016) with its Maximum Likelihood (ML, bootstrap 500) procedure and with Bayesian inference (BI) using MrBayes 3.2.6 as implemented in Phylogeny.fr (HUELSENBECK & RONQUIST, 2001; DEREPPER *et al.*, 2008). Two *Bothriembryon* species (*Bothriembryontidae*, *Orthalicoidea*; see BREURE & ROMERO, 2012) were used as outgroup. Information on the material sequenced in this study is provided in Table 1. In order to improve the resolution of phylogenetic reconstruction, CO1 and 16S sequences were concatenated; the relatively small number of ITS2 sequences were analysed separately. In total there were 128 CO1 and 122 16S sequences. Identical sequences were discarded in the concatenated alignment. The resulting matrix consisted of 23 concatenated CO1/16S sequences for *Bostryx multiconspectus*/*B. primigenius* with a length of 1047 bp., and 26 concatenated CO1/16S sequences for *B. solutus* with a length of 1087 bp. The concatenated sequences were also used to construct haplotype networks with the software PopART 1.7 (LEIGH & BRYANT, 2015) using statistical parsimony networks as implemented in TCS (TEMPLETON *ET AL.*, 1992).

Table 1. Material sequenced for this study. New sequences in GenBank are indicated in bold text. Locality codes are explained in Table S1.

Species	Localities	Collector	Voucher	GenBank accession numbers		
				CO1	16S	ITS2
<i>Bostryx multiconspectus</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN050)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201605			MH465654
<i>Bostryx multiconspectus</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN050)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201606	MH465639	MH465632	
<i>Bostryx multiconspectus</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN050)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201607	MK455105	MK455145	MH465655
<i>Bostryx multiconspectus</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN058)	P. Meinecke, N. Richter-Harder	RMNH.MOL.PN058.4_1	MK455106	MK455146	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	San Mateo (PN043)	P. Meinecke, N. Richter-Harder	RMNH.MOL.201550	MH465642	MK455147	MH465649
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	San Mateo (PN043)	P. Meinecke, N. Richter-Harder	RMNH.MOL.201552	MK455107	MK455148	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Puente de Viso (PN052)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201553	MH465643	MK455149	MH465650
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN051)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201571	MH465641	MH465627	MH465652
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	San Mateo (PN046)	P. Meinecke, N. Richter-Harder	RMNH.MOL.201572			MH465653
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN009)	P. Meinecke, N. Richter-Harder	RMNH.MOL.PN009_4	MK455108	MK455150	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN011)	P. Meinecke, N. Richter-Harder	RMNH.MOL.PN011_3	MK455109	MK455151	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN011)	P. Meinecke, N. Richter-Harder	RMNH.MOL.PN011_5	MK455110	MK455152	

<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN012)	P. Meinecke, N. Richter- Harder	RMNH.MOL.PN012_1	MK455111	MK455153	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN012)	P. Meinecke, N. Richter- Harder	RMNH.MOL.PN012_2	MK455112	MK455154	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN012)	P. Meinecke, N. Richter- Harder	RMNH.MOL.PN012_4	MK455113	MK455155	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN012)	P. Meinecke, N. Richter- Harder	RMNH.MOL.PN012_5	MK455114	MK455156	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN014)	P. Meinecke, N. Richter- Harder	RMNH.MOL.PN014_1	MK455115	MK455157	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN014)	P. Meinecke, N. Richter- Harder	RMNH.MOL.PN014_2	MK455116	MK455158	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN014)	P. Meinecke, N. Richter- Harder	RMNH.MOL.PN014_4	MH465644	MH465631	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN014)	P. Meinecke, N. Richter- Harder	RMNH.MOL.PN014_5	MK455117	MK455159	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN017)	P. Meinecke, N. Richter- Harder	RMNH.MOL.PN017_3	MK455118	MK455160	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	San Mateo (PN018)	P. Meinecke, N. Richter- Harder	RMNH.MOL.PN018_1	MK455119	MK455161	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN056)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.PN056_1	MK455120	MK455162	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN059)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.PN059_1	MH465645	MK455163	
<i>Bostryx primigenius</i> Breure, 2008	Tambo de Viso (PN068)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.PN068_2	MK455121	MK455164	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN040)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201511	MH465635	MH465628	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN040)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201512	MK455122	MK455165	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN040)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201514	MK455123	MK455166	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN048)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201523	MK455124	MK455167	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN048)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201525	MK455125	MK455168	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN039)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201530	MK455126	MK455169	MH465648
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN042)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201537	MK455127	MK455170	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN042)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201538	MK455128	MK455171	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN042)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201539	MK455129	MK455172	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN042)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201540	MK455130	MK455173	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN045)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201543	MK455131	MK455174	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN045)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201547	MK455132	MK455175	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN045)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201549	MK455133	MK455176	

<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN041)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201556	MK455134	MK455177	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN044)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201560	MH465636	MK455178	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN044)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201561	MK455135	MK455179	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN044)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201563	MK455136	MK455180	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN044)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201565	MK455137	MK455181	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN047)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201566	MK455138	MK455182	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN047)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201568	MK455139	MK455183	MH465651
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN046)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201573	MK455140	MK455184	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN046)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201575	MK455141	MK455185	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN046)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201576	MK455142	MK455186	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN046)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201577	MK455143	MK455187	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN046)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201578	MK455144	MK455188	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo (PN039)	P. Meinecke et al.	RMNH.MOL.201604	MH465637	MH465629	
<i>Bostryx solutus</i> (Troschel, 1847)	El Infernillo	J.L. Ramírez	—			JQ669468
<i>Bothriembryon glauerti</i>	W. Australia, Stirling Range	M. Moir	WAM S34993	MH465634	MH465626	MH465647
<i>Bothriembryon whitleyi</i>	W. Australia, Geraldton	M. Moir & M. Lang	WAM S59466	MH465633	MH465625	MH465646

Abbreviations

The following abbreviations are used for the repositories of material: RMNH, Naturalis Biodiversity Center, Leiden, the Netherlands; SMF, Senckenberg Natur-Museum, Frankfurt am Main, Germany; ZMB, Museum für Naturkunde, Leibniz-Institut für Evolutions- und Biodiversitätsforschung, Humboldt Universität, Berlin, Germany.

RESULTS

Tissue sampling

In total 444 specimens and more than 1,660 empty shells were collected from 75 localities throughout the Río Rímac valley. These specimens belong mainly to the three study species but also to a few other species of the same genus and closely related genera (e.g., *Scutalus*).

We collected 356 specimens of *Bostryx primigenius* from 37 sites of which 31 sites yielded more than 10 individuals. At one site this species was found sitting on a vertical rock face at a distance of around 100 m from the nearest *B. multiconspectus* locality.

The carinated species *B. multiconspectus* was found at only two sites (PN050 and PN058), which face each other but are separated by the river and the motorway (Fig. 2). In total, 33 specimens and 189 empty shells were collected of this species. Almost all of the collected shells belonged to the flat form (BREURE, 2008: fig. 3). Only at locality PN050 did we find conical shells with different degrees of carination. However, no living individuals of this form could be found. We suspect these snails to be living at higher

elevations on the cliff that were not accessible to us. Site PN058, is situated adjacent to the village of Tambo de Viso. This is the original locality (BREURE, 2012) sampled by Weyrauch, on which BREURE (2008) based his type series.

Bostryx solutus is confined to the locality of El Infernillo, where the road bends sharply and is crossed at the same time by a railway bridge. Three different shell shapes are distinguished, ranging from a tightly coiled form (Fig. 4A-B), a detached form (Fig. 4C-D), to a compact form (Fig. 4E-F). The tight form was originally described by TROSCHER (1847) as this species, the two other forms were found in SMF with manuscript names by Weyrauch. In total we used 55 specimens for our DNA studies.

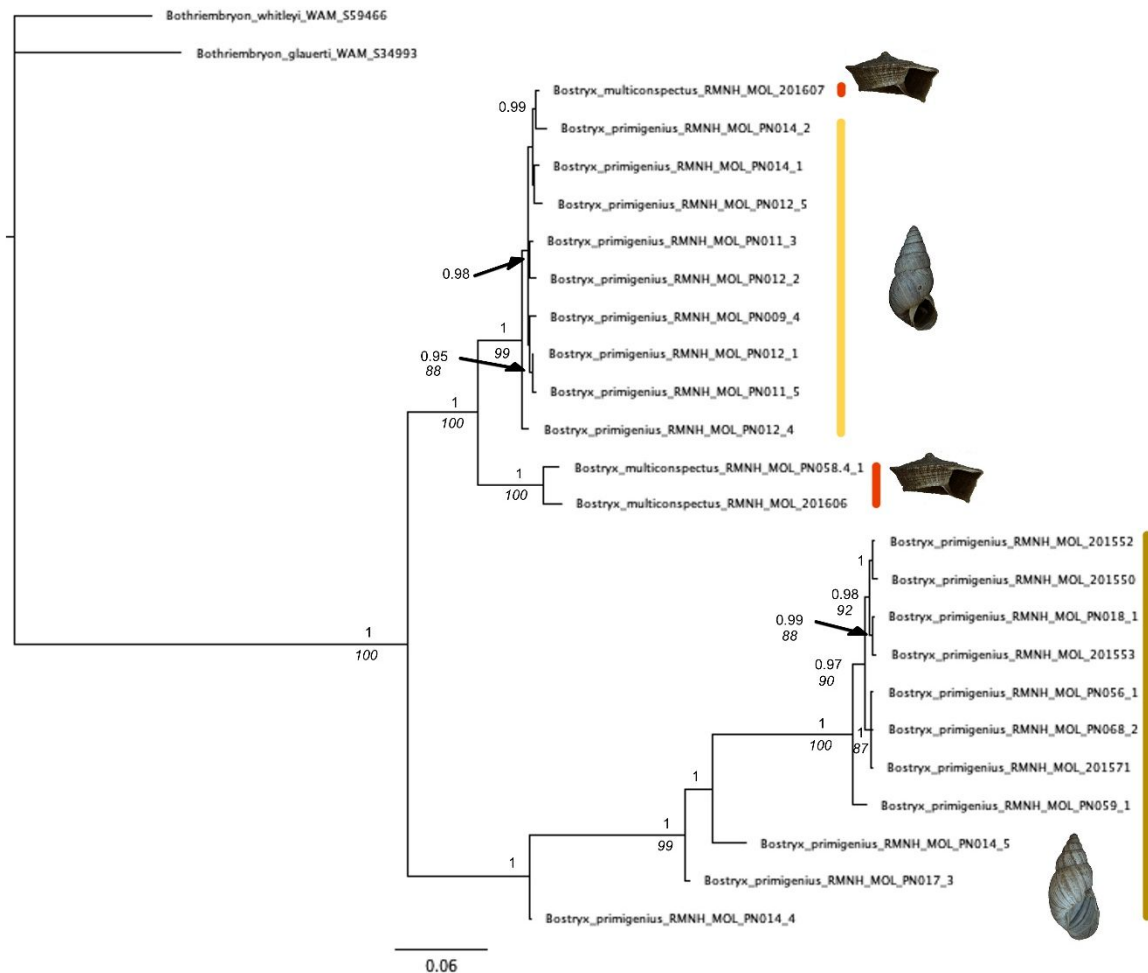


Fig. 5. Bayesian phylogeny of *Bostryx multiconspectus*/*B. primigenius* inferred by a MrBayes analysis, based a concatenated alignment of COI and 16S sequences (1047 bp). Posterior probabilities of ≥ 0.9 are shown at the left side of the nodes, italic numbers below refer to bootstrap support values (≥ 70) from a Maximum Likelihood analysis in MEGA7. Scale bar: substitutions/site. Colour codes correspond to those used in Fig. 6.

Ecological data

The four data loggers at Tambo de Viso generated a dataset during 19 days of comparable microclimatic data for temperature and relative humidity (Supplementary data, Fig. S1, Table S2). The two plots where *Bostryx multiconspectus* is absent show significantly higher mean temperatures than those where the species is present. While the overall minimum temperatures are almost equal, the overall maximum is also higher in the plots where this species is absent. Sites with *B. multiconspectus* had lower daily mean, minimum and maximum temperatures and lower daily temperature amplitudes, than comparable sites without *B. multiconspectus*.

Similar analyses were performed for the relative humidity data. The means, standard deviations and minimum values lie within the same range for all sets except plot 3 at locality PN058, where *B. multiconspectus* is present. Here, the relative humidity values are lower than in all other plots, whereas the standard deviation is higher, indicating a more scattered distribution of the recorded data. The maximum relative humidity at the four plots was 100 %. All value ranges were more or less constant among the different plots and sites except for plot 3. We cannot explain these aberrant data at plot 3 with our field observations.

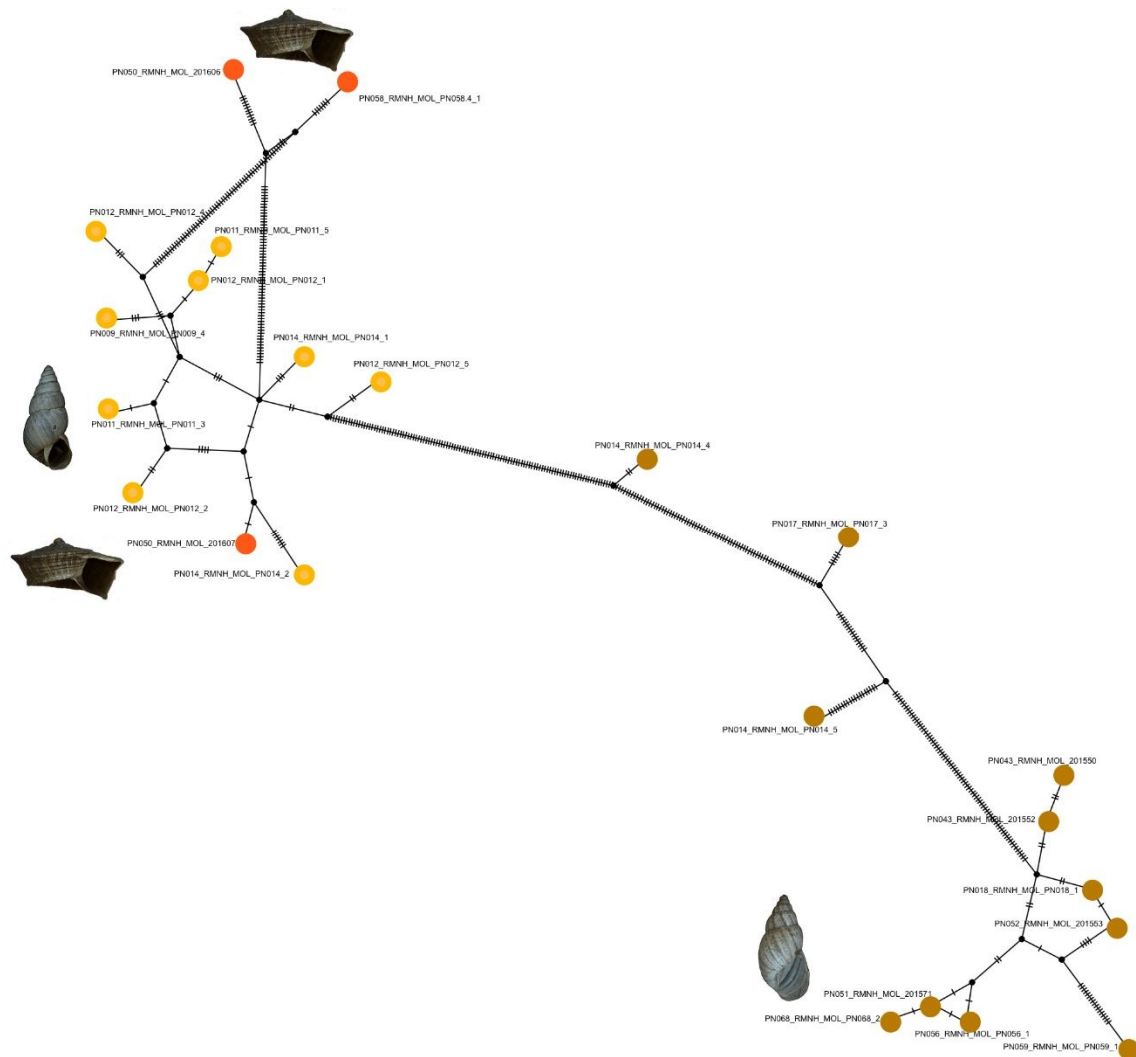


Fig. 6. Haplotype network for *Bostryx multiconspectus*/*B. primigenius* as result of a PopART analysis, based on the concatenated COI and 16S sequences (1047 bp). Hatch marks represent the number of mutations between haplotypes.

Phylogenetic mtDNA analyses: *Bostryx multiconspectus*/*B. primigenius*

Analyses of the concatenated alignment of COI and 16S (Fig. 5) showed two highly supported clades, both in ML (not shown) and BI. The largest clade comprises a mixture of morphs (depressed *multiconspectus* plus slender elongate *primigenius*) from near Tambo de Viso, while the other clade only contains the broadly elongate *primigenius* morph that occurs throughout the valley up to El Infernillo.

Phylogenetic mtDNA analyses: *Bostryx solutus*

Both the ML (not shown) and BI analyses of the concatenated COI and 16S alignment for this species show the same result: two well-supported clades; the largest one containing two subclades (Fig. 7). As a result all three morphs are separated.

Phylogenetic analyses: haplotype networks

Analysis of the concatenated COI and 16S alignment corroborates the division between the group of *Bostryx multiconspectus*/slender elongate *primigenius* on one hand and the relatively broadly elongate *B. primigenius* on the other hand. However, the number of mutations shows that some specimens, which according to the BI and ML analyses fall within the latter group, and in fact link the two groups (Fig. 6). A similar analysis for *B. solutus* shows the 'cork-screw' morph as a link between the typical and the compact morph (Fig. 8). Note that the spatial distance between the 'cork-screw' and the two other morphs is larger (ca. 200-700 meters, measured along the road) and its location is slightly lower (ca. 10-50 meter altitudinal difference) in the valley.

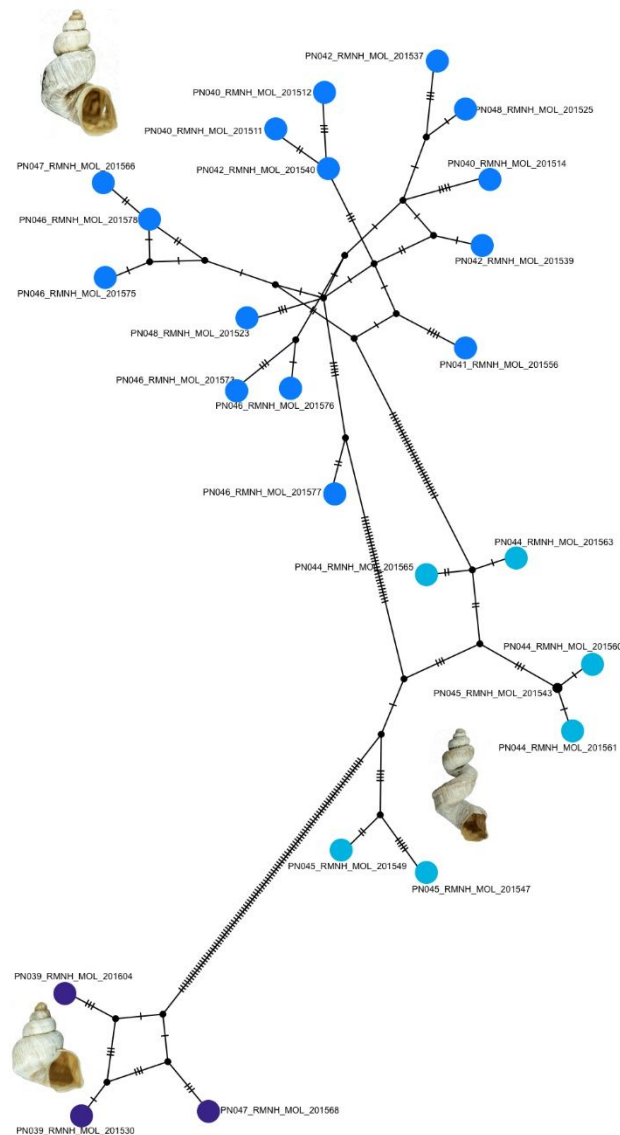


Fig. 7. Bayesian phylogeny for *Bostryx solutus* as result of a MrBayes analysis, based on a multilocus data set of mitochondrial DNA of 1087 bp. Posterior probabilities of ≥ 0.9 are shown at the left side of the nodes, italic numbers below refer to bootstrap support values (≥ 70) from a Maximum Likelihood analysis in MEGA7. Scale bar: substitutions/site. Colour codes correspond to those used in Fig. 8.

Phylogenetic analysis of ITS2

For the ITS2 analysis only a small number of specimens was available, which is the reason why all three *Bostryx* species were combined (Fig. 9). A BI analysis resulted in a paraphyletic structure for *Bostryx solutus*, including one sequence taken from GenBank; we were unable to check the morphotype of the voucher. *Bostryx multiconspectus* and *B. primigenius* were differentiated in two distinct clusters, one with representatives of shells with relatively short spire and large aperture, the other with a mixture of *B. solutus*, and *B. multiconspectus* plus the slender elongate *primigenius* morph. Note that ITS2 is less variable than mtDNA and more suited for analyses deeper in a phylogeny; which is the reason why we refrain from any conclusions at this stage.

DISCUSSION

Distribution of *Bostryx multiconspectus*, *B. primigenius* and *B. solutus*

As *Bostryx multiconspectus* and *B. solutus* only seem to occur at the sites reported here which is further verified by the literature, both species are probably narrow endemics in this area. To our knowledge *B. primigenius* is endemic to the valley of Río Rímac. The proximity of the three populations to the highly

frequented motorway implies that these species might not be strongly affected by this degree of human impact.

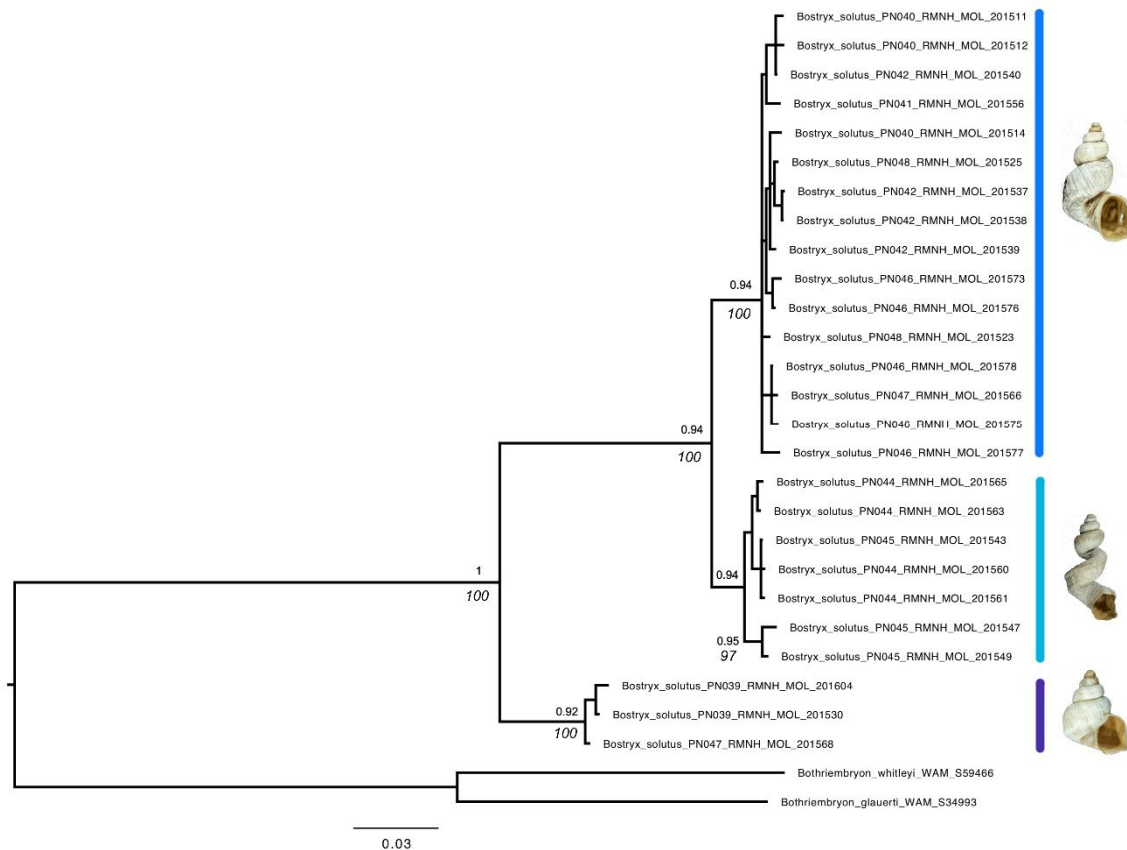


Fig. 8. Haplotype network for *Bostryx solutus* as result of a PopART analysis, based on the concatenated COI and 16S sequences (1087 bp). Hatch marks represent the number of mutations between haplotypes.

Correlating habitat characters

The analysis of microclimatic data showed that mean temperatures, daily maximum temperatures, daily minimum temperatures, and variation in daily temperatures at sites where *Bostryx multiconspectus* is present, are significantly lower than at sites where the species was absent. In contrast, there were no consistent differences for relative humidity. These findings do neither disagree, nor confirm the assumptions of GOODFRIEND (1986), who considered carination as an adaptation to dryer habitats. The cooler microclimate of these substrates can be a consequence of the chilling winds in the afternoons. We found *B. multiconspectus* resting inside of rock crevices probably hiding from wind, sunlight or predators. As we found *B. multiconspectus* only at steep to vertical rock faces or in short distance from or at the bottom of those (Fig. 10), we may assume an association between carinated forms and rocky habitats as other authors have shown before (e.g., STANKOWSKI, 2011). *B. primigenius* instead was found mainly dwelling on shrubs (*Ambrosia* spp. and others) throughout the study area (Fig. 11), in several cases relatively close to rocks and cliffs.

Transition series

Unfortunately we were not able to find living specimens of the intermediate forms of the *B. multiconspectus* transition series. This makes it more difficult to explore potential genetic gradients both inside *B. multiconspectus* and between this species and *B. primigenius*. As we could find empty and broken shells of intermediate forms (cf. BREURE 2008: fig. 4) at site PN050 we assume that there might be living individuals around that site. We suppose that they live at higher elevations of the rock faces where sampling was not possible. A more detailed study using microsatellite DNA would be necessary to investigate this putative hybrid zone of the two morphotypes within *B. multiconspectus* (cf. STANKOWSKI, 2013). Johnson & STANKOWSKI (2018) recently showed similar clines in *Rhagada* species from Rosemary Island, previously thought to form different species, were actually a sign of morphological continuity.

GOMPERT *et al.* (2017) have recently reviewed the literature on hybrid zones and how different types of genomic data contribute to our understanding of these zones. When we view our results from a spatial perspective, the idiosyncratic distribution of hybrid populations in the Río Rimac valley may perhaps be best characterised as mosaic hybrid zones.

Phylogeny and taxonomy

The topologies of the trees and networks all point to the distinction of three different species groups which is strongly supported in most phylogenetic analyses using the variable mitochondrial genes, but less so in a much more restricted sample of the less variable nuclear gene. The complex of *Bostryx primigenius* and *B. multiconspectus* is differentiated in two groups. One group, with relatively short spire and large aperture (Fig. 3D: *Bostryx primigenius*), occurring from higher above El Infernillo down into the valley below Tambo de Viso, is always elongate in shell shape. The other group has shells with a relatively slender spire and small aperture (Fig. 3E), but comprises also different shell shapes: *Bostryx multiconspectus*, which is confined to the Tambo de Viso area, can have both elongate or depressed and carinate shells depending on the microhabitat, while transitional shapes also do occur. Finally, the third species group which is *Bostryx solutus*, confined to El Infernillo, may be found in three morphs: the tightly coiled shape as originally described, a detached 'cork-screw' shape (with transitional shapes between these two), and a compact shape.

The classification of the three taxa discussed is thus (partly emended from BREURE, 2008):

***Bostryx multiconspectus* Breure, 2008**

Bostryx multiconspectus Breure, 2008: 502, figs 3-4, 6.

Type locality: Peru, Dept. Lima, Río Rimac valley, Tambo de Viso, 2700 m.

Type material: All material listed in BREURE (2008: 502).

Additional (non-type) material: Tambo de Viso (SMF 156285/1, 156279/1, 155597/1, 155598/1, 155599/1, 162089/1).

Remarks: Contrary to Breure (2008), the slender elongate morph (and the transitional ones with the depressed and carinated morph) is now considered as part of this species. This species is highly restricted to two spots opposite each other, divided by the road, railroad and the river. It occurs both in rock crevices, on rock ledges, and on shrubs nearby (Fig. 10). The additional material above was incorrectly assigned by Breure (2008) to the next species.

***Bostryx primigenius* Breure, 2008**

Bostryx primigenius Breure, 2008: 505, fig. 5.

Type locality: Peru, Dept. Lima, right bank Río Rímac, El Infernillo, 3360 m.

Type material: All material listed in BREURE (2008: 502), excluding Tambo de Viso (SMF 156285/1, 156279/1, 155597/1, 155598/1, 155599/1, 162089/1).

Remarks: This species is now restricted to the elongate morph, which is relatively broad (most noticeable in the last whorls) and has a larger aperture, occurring throughout the valley from around El Infernillo down to below Tambo de Viso. It can typically be found only on shrubs (Fig. 11).

***Bostryx solutus* (Troschel, 1847)**

Bulimus (Bostryx) solutus Troschel, 1847: 49.

Type locality: Peru.

Type material: Lectotype ZMB 10252.

Remarks: This species is treated as one, despite the fact that the three morphs in the analysis of the mitochondrial DNA are neatly split in (sub)clades. The number of specimens analysed with ITS2, however, is too small to draw any conclusion at this stage. Further research on additional specimens may be needed. It occurs on steep rocks (Fig. 12).

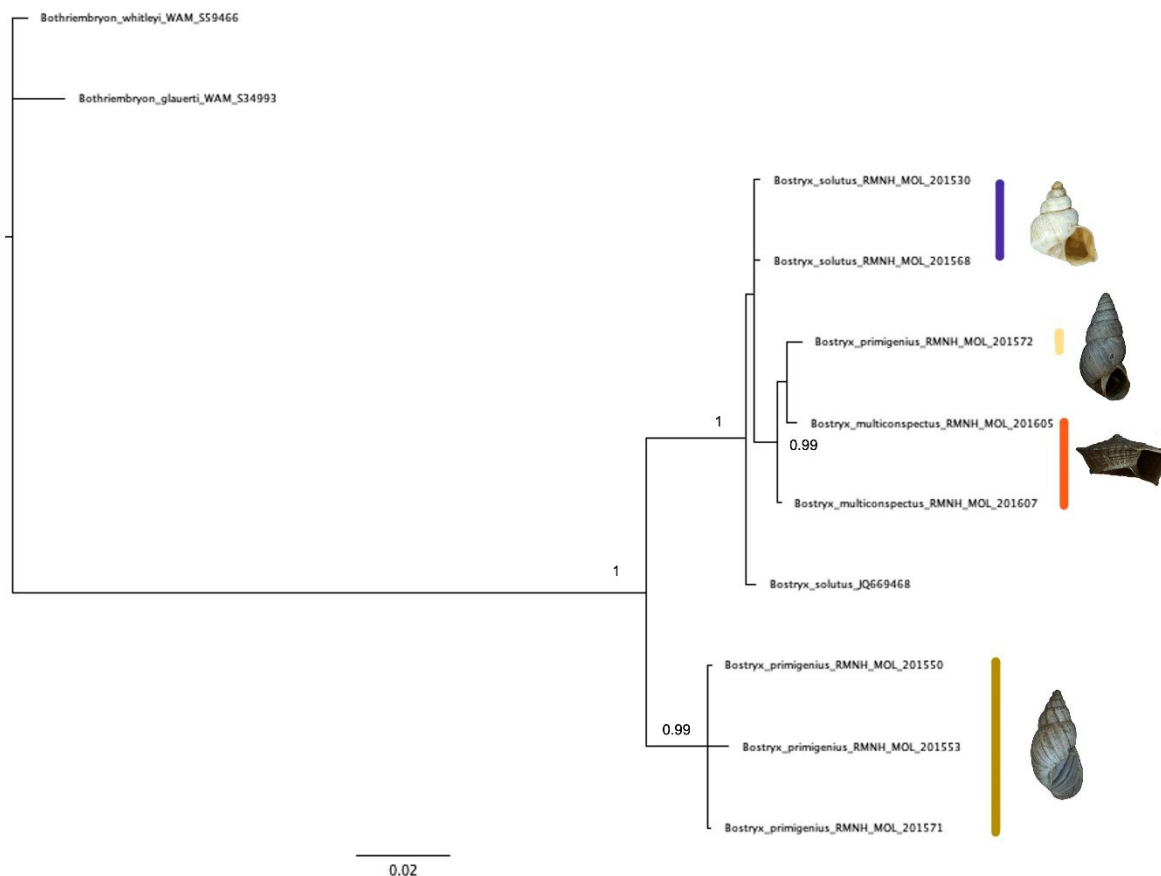


Fig. 9. Bayesian phylogeny for *Bostryx multiconspectus*/*B. primigenius* and *B. solutus* as result of a MrBayes analysis, based on a data set of nuclear DNA (ITS2). Scale bar: substitutions/site. Colour coding as in Figs 5-8.



Fig. 10. *Bostryx multiconspectus* in its natural habitat. A Individual resting inside a crevice at site PN058. B Individual extended from shell on mosses at site PN050. For size, compare with Fig. 3A-C.



Fig. 11. *Bostryx primigenius* in its natural habitat.

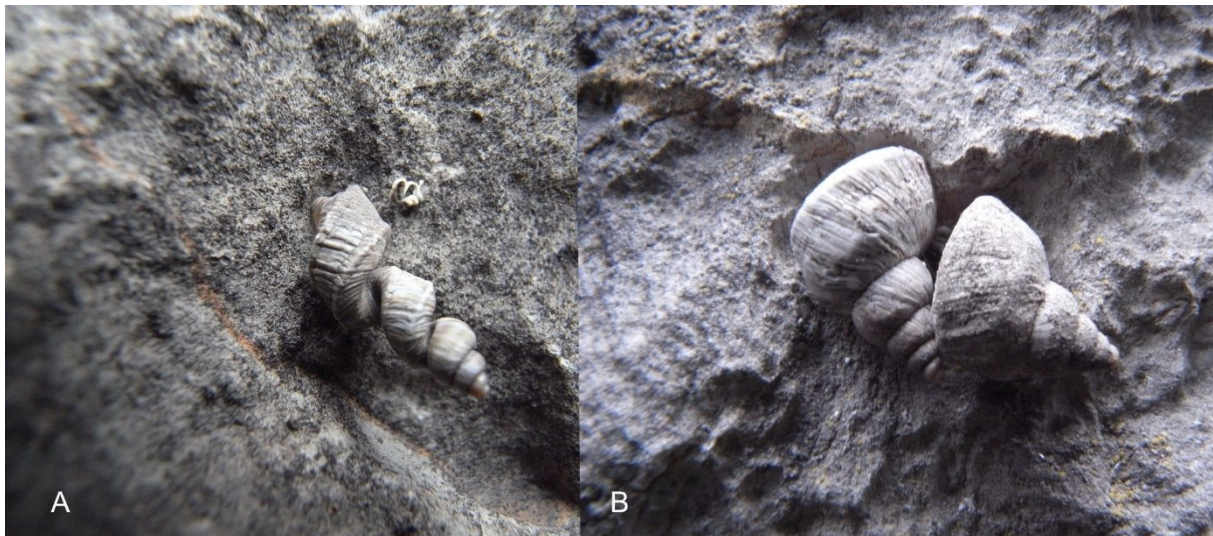


Fig. 12. Different shell shapes in *Bostryx solutus* in natural habitat. A Detached shell shape ('cork screw'). B Compact shell shape.

ACKNOWLEDGEMENTS - We are most grateful to Prof. Valentín Mogollón (Lima) who provided excellent logistic support during the study period to PM, NRH and ASHB. PM and NRH were supported by a grant from Heinrich Böll Foundation (Berlin). ASHB received support from Naturalis Biodiversity Center and the Diederik van Schagen fund. We thankfully acknowledge the comments of Jonathan Ablett (London) on a previous draft and the comments of [] reviewers, which further improved the text of the manuscript.

REFERENCES

- ALONSO, M.R., LÓPEZ-ALCÁNTARA, A., RIVAS, P. & IBÁÑEZ, M. 1985. A biogeographic study of *Iberus gualtierianus* (L.) (Pulmonata: Helicidae). *Soosiana*, 13: 1-10.
- BREURE, A.S.H. 2008. Carination strikes the eye: extreme shell shapes and sibling species in three Andean genera of the Orthalicidae (Gastropoda, Stylommatophora). *Zoologische Mededelingen*, 82: 499-514.

- BREURE, A.S.H. 2012. Weyrauch's type localities: a clarification; with illustrations of types of Orthalicoidea (Mollusca, Gastropoda, Stylommatophora) in the Tucumán museum. *Folia conchylologica*, 17: 4-24.
- BREURE, A.S.H., GROENENBERG, D.S.J. & SCHILTHUIZEN, M. 2010. New insights in the phylogenetic relations within the Orthalicoidea (Gastropoda, Stylommatophora) based on 28S sequence data. *Basteria*, 74: 25-31.
- BREURE, A.S.H. & ROMERO, P.E. 2012. Support and surprises: molecular phylogeny of the land snail superfamily Orthalicoidea using a three-locus gene analysis with a divergence time analysis and ancestral area reconstruction (Gastropoda: Stylommatophora). *Archiv für Molluskenkunde*, 141: 1-20.
- BURCH, J.B. 1962. *How to know the eastern land snails: Pictured-keys for determining the land snails of the United States occurring east of the Rocky Mountain Divide*. WC Brown Company.
- CASTRESANA, J. 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution*, 17: 540-552.
- CEPES (n.d.): Cuenca del Río Rímac. Available online at http://www.cepes.org.pe/pdf/OCR/Partidos/diagnostico_calidad_agua-tomo2/diagnostico_calidad_agua_cuenca_rio_rimac.pdf (accessed 12 October 2013).
- CHAPMAN, A.D. 2009. *Numbers of living species in Australia and the World*. 2nd edition. Canberra (Australian Biological Resources Study).
- DEREEPER, A., GUIGNON, V., BLANC, G., AUDIC, S., BUFFET, S., CHEVENET, F., DUFAYARD, J.F., GUINDON, S., LEFORT, V., LESCOT, M., CLAVERIE, J.M. & GASCUEL, O. 2008. Phylogeny.fr: robust phylogenetic analysis for the non-specialist. *Nucleic Acids Research*, 36: W465-469.
- ELEJALDE, M.A., MUÑOZ, B., ARRÉBOLA, J.R. & GÓMEZ-MOLINER, B.J. 2005. Phylogenetic relationships of *Iberus gualtieranus* and *I. alonensis* (Gastropoda: Helicidae) based on partial mitochondrial 16S rRNA and COI gene sequences. *Journal of Molluscan Studies*, 71: 349-355.
- FIORANTINO, V., SALOMONE, N., MANGANELLI, G. & GIUSTI, F. 2008. Phylogeography and morphological variability in land snails: the Sicilian *Marmorana* (Pulmonata, Helicidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 94: 809-823.
- 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 and Biotechnology*, 3: 294-299.
- GOMPERT, Z., MANDEVILLE, E.M. & BUERKLE, C.A. 2017. Analysis of population genomic data from hybrid zones. *Annual review of Ecology, Evolutions, and Systematics*, 48: 207-229.
- GOODFRIEND, G. A. 1986. Variation in land-snail shell form and size and its causes: a review. *Systematic Biology*, 35: 204-223.
- HERBERT, D.G. & MITCHELL, A. 2008. Phylogenetic relationships of the enigmatic land snail genus *Prestonella*: the missing African element in the Gondwanan superfamily Orthalicoidea (Mollusca: Stylommatophora). *Biological Journal of the Linnean Society*, 96: 203-221.
- 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. *Biological Journal of the Linnean Society*, 114: 229-241.
- HUELSENBECK, J.P. & RONQUIST, F. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17 (8): 754-755.
- KUMAR, S., STECHNER, G. & TAMURA, K. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 33: 1870-1874.
- LEIGH, J.W. & BRYANT, D. 2015. PopART: Full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6: 1110-1116.
- MEINECKE, P. 2013. From flat to detached: Shell shape diversity and its patterns in the Neotropical snail genus *Bostryx* (Gastropoda: Bulimulidae): 1-13. Unpublished Master-thesis, Universität Potsdam.
- PALUMBI, S.R., MARTIN, A.P., McMILLAN, W.O., ROMANO, S., STICE, L. & GRABOWSKY, G. 1991. The simple fool's guide to PCR, 2nd edition: 1-24. University of Hawaii, Honolulu.

- PILSBRY, H.A. & OLSSON, A.A. 1949. The landsnail genus *Xenothauma* and other carinate Bulimulidae of Peru. *Notulae Naturae*, 215: 1-14.
- STANKOWSKI, S. 2011. Extreme, continuous variation in an island snail: local diversification and association of shell form with the current environment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104: 756-769.
- STANKOWSKI, S. 2013. Ecological speciation in an island snail: evidence for the parallel evolution of a novel ecotype and maintenance by ecologically dependent postzygotic isolation. *Molecular Ecology*, 22: 2726-2741.
- TEMPLETON, A.R., CRANDALL, K.A. & SING, C.F. 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics*, 132: 619-633.
- TESHIMA, H., DAVISON, A., KUWAHARA, Y., YOKOYAMA, J., CHIBA, S., FUKUDA, T., OGIMURA, H. & KAWATA, M. 2003. The evolution of extreme shell shape variation in the land snail *Ainohelix editha*: a phylogeny and hybrid zone analysis. *Molecular Ecology*, 12: 1869-1878.
- TROSCHER, F. H. 1847. Zwei neue peruanische Schnecken. *Zeitschrift für Malakozoologie*, 4: 49-52.
- WADE, C.M. & MORDAN, P.B. 2000. Evolution within the gastropod molluscs using rRNA gene-clusters as an indicator of phylogenetic relationships. *Journal of Molluscan Studies*, 66: 565-570.
- 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.

SUPPLEMENTARY DATA

The following data files are available at : <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.7564877.v1Fig.S1>

Data on temperature and humidity derived from data loggers (after MEINECKE, 2013). [PDF-file]

Table S1. Data for localities, samples, dataloggers, and habitats. [XLSX-file]

Table S2. Analyses on data logger data related to temperature and humidity (after MEINECKE, 2013). [PDF-file]



Belgrandia gibba, Source du Château de Salses-le-Château, Pyrénées-Orientales. © Olivier Caro
Echelle 1 mm.

Folia conchyliologica N° 71 – Avril 2024

Mise en ligne 9 avril 2024

**La Rédaction n'est pas responsable des documents ou articles
qui lui sont adressés.**

**Chaque contribution reste sous la responsabilité de son-ses auteur e. s.
Reproduction des documents ou des photos soumise à accord préalable.**
