

## *Pyrenaearia navasi sylvatica ssp.nov.*, UNA SUBESPECIE ORIGINADA POR UNA REGRESION GLACIAR CUATERNARIA EN EL MACIZO DEL MONCAYO

Carlos E. Prieto (\*)

### RESUMEN

Se describe *Pyrenaearia navasi sylvatica ssp.nov.*, que se diferencia de la subespecie típica por presentar una concha globosa de gran tamaño (14-16.5 mm), aparato genital con un largo conducto de la espermateca y rádula con 160-170 filas de dientes y 34-37 dientes en media fila. Por su inhabitual presencia en un hábitat nemoral, se sugiere que ha debido originarse por el acantonamiento de una población en un biotopo húmedo a baja altura cuando el resto de la especie de desplazó hacia la cumbre siguiendo la última regresión glaciaria (wurmense), con el subsiguiente aislamiento altitudinal.

Palabras clave: *Pyrenaearia navasi sylvatica ssp.nov.* Descripción. Distribución. Especiación. Glaciaciones.

### ABSTRACT

It is described *Pyrenaearia navasi sylvatica ssp.nov.*, which differs from the typical subspecies by its globose shell of greater size (14-16.5 mm), genital apparatus with a long spermathecal duct and radula with 160-170 rows of teeth and 34-37 teeth on half row. By its inhabitual nemoral habitat, it is suggested that its origin could be quartering of a population in wet biotope, at low altitude, when the remainder populations of *P. navasi* were displaced up to the top following the last glacial (Würm) regression.

Key words: *Pyrenaearia navasi sylvatica ssp.nov.* Description. Distribution. Speciation. Glaciations.

### LABURPENA

*Pyrenaearia navasi sylvatica ssp.nov.* deskribatu da, zeina subespezie tipikoarekiko desberdintzatzen bait da, tamainu handiko (14-16.5 mm) maskor globularra, espermateka-dukto luzedun ugal aparatua eta 160-170 ilaradun eta ilara-erdi bakoitzeko 34-37 horztun erradula edukitzearen. Duen ezohizko habitat nemoral dela eta, azken glaziare-erregresioan (wurmiarra) espeziea ton-torrerantz mugitu zen bitartean populazioen bat altuera txikiko biotopo heze batetan aterpetu zela iradokitzen da, horrela, isolamendu altitudinala sortezaz.

Gako hitzak: *Pyrenaearia navasi sylvatica ssp.nov.* Deskribapena. Banaketa. Espeziazioa. Glaziazioak.

## INTRODUCCION

Las pequeñas diferencias conchológicas y anatómicas existentes entre las especies del género *Pyrenaearia*, el desconocimiento de su variabilidad interpoblacional y su estricta alopatría dificultan el establecimiento del *status* taxonómico de las numerosas especies nominales que lo componen (ORTIZ DE ZARATE 1956). Por tanto, su tratamiento como especies y subespecies es actualmente materia de opinión, la cual se basa en la mayor o menor entidad de las diferencias morfológicas (en concha, cuerpo, rádula y genital) y de las barreras (geográficas o ecológicas) que separan sus respectivas áreas de distribución.

Una de las especies de *Pyrenaearia* mejor caracterizadas es *P. navasi*, cuya concha córnea unicolor y su aislamiento geográfico en el macizo del Moncayo, la diferencian perfectamente del resto del género (FAGOT 1907; ORTIZ DE ZARATE 1956). Sin embargo, el hallazgo en el Moncayo, a menor altura en un biotopo nemoral, de una población morfológicamente diferente, hace necesario su descripción como una nueva subespecie de *P. navasi*. Su origen puede establecerse a partir del aislamiento ecológico y altitudinal ocasionado por la última regresión glacial.

## HISTORIA

*Helix Navasi* fue descrita por FAGOT (1907) a partir de material recogido por el R.P. Longinos Navás en "el sitio más sombrío de la nevera de San Miguel, a unos 2.000 metros y posteriormente en más abundancia en la misma cumbre a 2.315 metros debajo de las piedras", quien la había citado previamente como *Helix carrascalopsis* (sic) (NAVAS 1904). Tras describirla, Fagot indica que a primera vista podría confundirse con una concha del grupo de *Helix rufescens* (= *Zenobiella subrufescens*) por la coloración y consistencia de su concha, de la que se separa por su concha lisa y brillante, su coloración córnea amarillenta, sus estrías onduladas y poco marcadas, su espira subconvexa, su perforación umbilical cilíndrica, etc., pero entrando sin duda en *Carascalensiana*, sección propuesta anteriormente por FAGOT (1885) para las especies pirenaicas de *Pyrenaearia*. La única mención de esta especie, aparte de la de NAVAS (1931) repitiendo la localidad típica, es la de ORTIZ DE ZARATE (1956), quien describió su rádula y aparato genital, indicando además las dimensiones de la concha (11-11.8 mm), no citadas por FAGOT (1907).

Recientemente, PRIETO (1986) en su tesis doctoral describe una nueva especie relacionada con *P. navasi* de una localidad a relativa baja altura situada también en el macizo del Moncayo (1); sin embargo, FACI (1991) considera que se tra-

ta simplemente de una variedad de mayor tamaño. Como quiera que ambos trabajos no constituyen formalmente publicaciones, dicha forma se describe ahora como subespecie, comparándose con ejemplares topotípicos de *P. navasi* y discutiéndose las argumentaciones de dicho autor.

### *Pyrenaearia navasi sylvatica* Prieto, ssp.nov.

**LOCALIDAD TIPICA.** Macizo del Moncayo (Zaragoza); bajo troncos dentro de un bosque con haya y marojo; UTM WM981292, 1200m, 1.11.1985, leg. B.G. Gómez y K. Altonaga (Holotipo, UPV-Z: 2980; prep. microsc. 280-282).

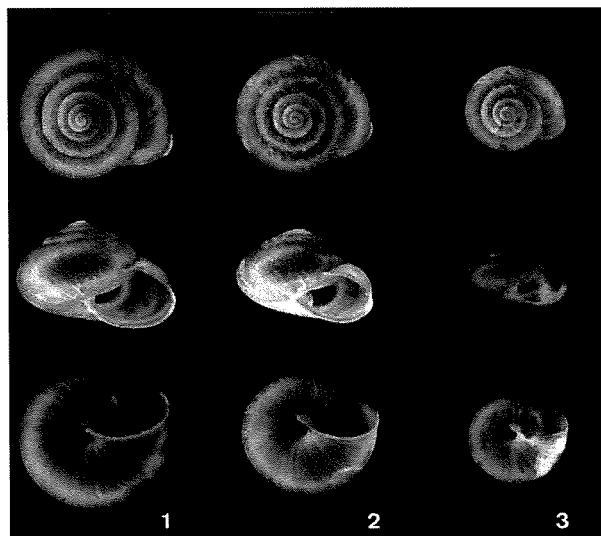
**PARATIPOS.** Con el holotipo (UPV-Z: 2981/2 conchas; 2982/4 ejemplares; prep. microsc. 275-279).

**DERIVATIO NOMINIS.** El epíteto '*sylvatica*' alude al hábitat de esta especie, único dentro de su género: bosques húmedos con *Fagus sylvatica* y *Quercus pyrenaica*, sobre suelo silíceo, bajo troncos o entre la hojarasca del suelo.

**DIAGNOSIS.** Concha de 14 - 16.5 mm, globosa (H/D = 0.65 - 0.75), de color córneo rojizo uniforme y con ombligo muy estrecho; el genital presenta un conducto de la espermateca largo; la rádula tiene 160-170 filas y C+34-37 dientes en media fila.

### DESCRIPCION (FIGS. 1-2, 4-5)

**CONCHA** (Figs. 1-2). Globoso-deprimida, cónico-conveja por encima. Ombligo muy estrecho y parcialmente cubier-



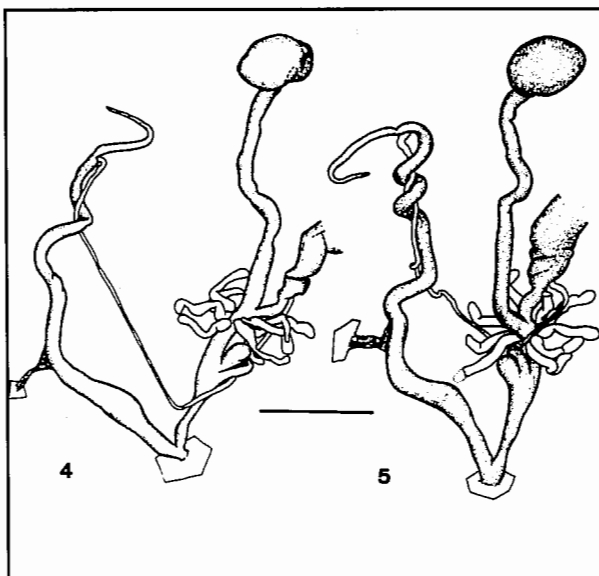
Figs. 1-3. Conchas de las subespecies de *Pyrenaearia navasi* Fagot. *P.n. sylvatica* ssp.nov.: 1, Holotipo; 2, Paratipo; 3, Topotipo de *P.n. navasi* (Nevera de San Miguel del Moncayo). Todas, x 2.5.

- (1) A la que asigna el nombre *moncayensis* porque se pretendía realzar su presencia en el macizo del Moncayo, al suponer en un primer momento que se trataba de un nuevo taxón supraespecífico, sin que fuese cambiado tras verificar su pertenencia al género *Pyrenaearia*; sin embargo, y debido a que la existencia de otro endemismo moncayense podría crear confusión entre ambos, se ha considerado más conveniente la utilización de otro nombre ya que el nombre '*moncayensis*' no tenía una entidad legal que lo impidiese. FACI (1991) alude a ella como *Pyrenaearia navasi* forma *moncayensis*

to por la reflexión del peristoma, dejando ver solamente parte de la anteúltima vuelta. Espira cónica, ligeramente convexa y poco elevada, formada por 5-5 1/2 vueltas convexas de crecimiento regular. Última vuelta vez y media más ancha que la anteúltima, redondeada toda ella y bruscamente un poco descendente junto a la abertura. Suturas marcadas. Apice pequeño, saliente, liso y de color claro. Protoconcha de casi 1 1/2 vueltas, estriada. Abertura oblicua, ovalar transversa, con los bordes marginales separados y no convergentes. Peristoma algo reflejado, frágil, blanco amarillento, por lo que resalta sobre el color córneo oscuro que le rodea externamente. No existe reborde interno pero sí una zona blanquecina. Borde columelar oblicuo, arqueado y muy reflejado sobre el ombligo. Concha delgada, brillante, frágil, de color córneo rojizo uniforme, con estrías oblicuas poco marcadas; frecuentemente se encuentra escoriada, tanto superior como inferiormente. Las conchas en alcohol presentan inferiormente zonas radiales poco evidentes de color más oscuro.

Dimensiones. Holotipo: 16.3 mm de diámetro (H/D = 0.70).  
 Paratipos: 14.4 mm (0.66), 14.9 mm (0.65), 14.9 mm (0.75), 15.0 mm (0.66), 16.0 mm (0.70), 14.4 mm (0.63).

APARATO GENITAL (Figs. 4-5). Atrio muy pequeño. Pene de 8-9 mm de longitud y 1 mm de anchura, ligeramente engrosado en su parte media; epifalo más largo (12-15 mm) y ligeramente más delgado que el pene, presentando 1-2 rizos (uno de los ejemplares no presenta ninguno); flagelo ligeramente más corto (5.8-6.6mm) que la mitad del epifalo. Vagina más delgada que el pene y provista de dos sacos parcialmente fusionados entre sí, siendo el interno algo más largo que el portador del dardo, el cual es cónico y relativamente corto (1.3-1.4 mm); cuatro glándulas mucosas, tres bífidas y una trifurcada desde la base, con lo que existen nueve tubos



Figs. 4-5. Aparato genital de *Pyreneaeria navasi sylvatica* ssp.nov.: 4, Holotipo; 5, Paratipo. Escala, 5 mm.

de unos 3 mm de longitud; espermateca pequeña (3-4 mm de diámetro) y globosa, con un conducto tan largo (12-14 mm) y grueso como el epifalo.

RADULA: Larga, con 160-170 filas de dientes y con C + 34-37 dientes en media fila (3 ejemplares); a partir del 16.º o 17.º lateral deja de verse la placa basal y los endoconos no se bifurcan ni en los dientes marginales.

MANDIBULA. Amarillenta, medianamente arqueada, con 14-15 costillas que denticulan el borde cóncavo, donde puede aparecer un rostro poco marcado.

### HABITAT Y DISTRIBUCION GEOGRAFICA (FIG. 6)

*P. navasi sylvatica* se conoce únicamente de la localidad típica y de un punto muy cercano, a similar altitud, mencionado por FACI (1991) como forma *moncayensis* (ver nota 1), los cuales están separados del área de distribución conocida de *P.n. navasi* por unos 600 m de desnivel.

En este sentido, FACI (1991) ha muestreado intensivamente la ladera nororiental del macizo del Moncayo con resultados negativos en todas las localidades situadas entre 1.200 y 1.800 m (salvo un punto intermedio con dos conchas vacías de pequeño tamaño) y resultados positivos, tanto por debajo

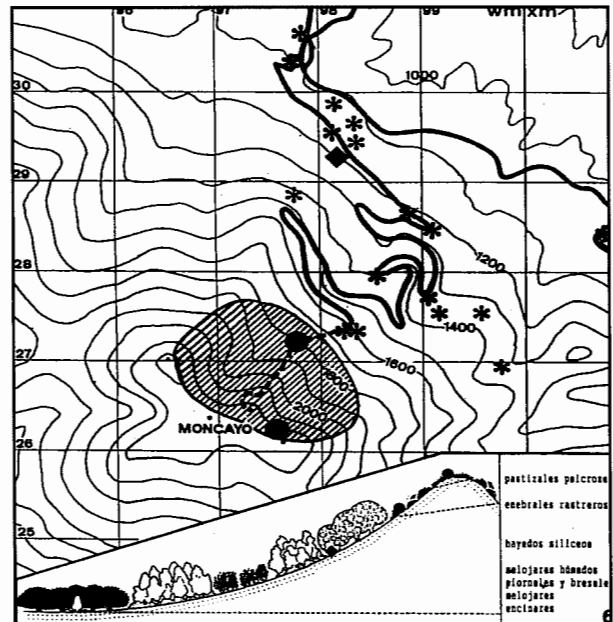


Fig. 6. Mapa del Macizo del Moncayo y distribución altitudinal de su vegetación en la ladera norte con la situación de las localidades de las subespecies de *Pyreneaeria navasi*. Símbolos utilizados:

Asteriscos, muestreos infructuosos para *Pyreneaeria* (la mayoría realizados por el Dr. Faci, en FACI, 1991).

Círculos, *P.n. navasi* Fagot (WM977272, 1800 m, 22 ejs. y WM975262, 2260 m, 6 ejs.; ambas, R. Martín leg., 18.06.1988). Rayado inclinado, posible área de distribución de *P.n. navasi* Fagot. Rombo, localidad típica de *P.n. sylvatica*

de 1.200 m, donde encuentra un ejemplar de 13.4 mm que asigna a la forma *moncayensis* (ver nota 1), como por encima de 1.800 m, donde encuentra *P. navasi* abundantemente.

Existen diferencias en los biotopos ocupados por ambas subespecies; *P.n. navasi* vive en una glera alpina bajo las piedras (FACI 1991) mientras que *P.n. sylvatica* ocupa el hábitat característico de especies nemorales (bosques húmedos y sombríos, entre o bajo la hojarasca y los troncos del suelo) como *Euomphalia strigella*, *Hygromia limbata* o *Mengoana brigantina*, ausentes del Moncayo pero todas ellas globosas y de similar tamaño. Igualmente, las series de vegetación son muy diferentes (fig. 6), ya que *P.n. navasi* coloniza pastizales y piornales de canchales sobre suelos silíceos poco desarrollados de los pisos bioclimáticos crioro- y oro mediterráneo, mientras que *P.n. sylvatica* estaría restringida a la zona de transición (1.100-1.400 m) entre melojares y hayedos húmedos silíceos del piso supramediterráneo (NAVARRO 1989).

## DISCUSION

### Comparación con otros taxones.

Sin el examen anatómico, *Pyrenaearia navasi sylvatica* ssp.nov. no es asignable fácilmente al género *Pyrenaearia*, al igual que ocurre con la subespecie típica (ORTIZ DE ZARATE 1956), por las peculiaridades conquiológicas que presenta (ombligo muy estrecho, cónico globosa, color córneo rojizo y ausencia de zonas radiales), lo cual la diferencia perfectamente de las especies cantábricas y pirenaicas del género. Obviamente, *P.n. navasi* (fig. 3) es la forma más próxima,

diferenciándose ésta por su concha más pequeña y deprimida, con el ombligo más ancho y las estrías más marcadas, y por ser translúcida y de color córneo amarillento.

Según observaciones de RAVEN (1988), existe un gradiente altitudinal en la morfología de la concha de *Pyrenaearia*, pasando de conchas grandes, planas, bien umbilicadas, delgadas e hirsutas en bajas altitudes a conchas pequeñas, globosas, estrechamente umbilicadas, sólidas y glabras a mayor altitud; si tal patrón es correcto, algunas de las diferencias entre las subespecies involucradas se desarrollan en sentido contrario ya que *P.n. sylvatica* tiene la concha más globosa, menos umbilicada y más sólida.

Conquiológicamente se parece a *Euomphalia strigella*, con concha córneo-rojiza y similares forma y tamaño, pero es más deprimida, periferia algo angulosa y con una zona más clara, el ombligo es más ancho, la abertura más redonda y el borde columelar apenas reflejado sobre el ombligo; *Mengoana brigantina* es más parecida pero tiene la última vuelta fuertemente ensanchada junto a una abertura proyectada hacia abajo, el peristoma es agudo y recto, con un reborde interno blanco poco engrosado y con ombligo apenas cubierto por la reflexión del borde columelar.

En cuanto al aparato reproductor, todas las especies del género *Pyrenaearia* presentan una morfología muy similar (ORTIZ DE ZARATE 1956), aunque dicho autor considera las longitudes del flagelo, músculo retractor del pene y conducto de la espermateca, junto con el número de filas y de dientes por fila de la rádula, como los caracteres más diferenciales. Según esto, son apreciables ciertas diferencias entre la forma de altitud (*navasi*) y la forma de bosque (*sylvatica*) (Tabla 1)

Tabla 1

Comparación de los datos anatómicos conocidos de *Pyrenaearia navasi*.

Datos de:	<i>P.n. navasi</i>		<i>P.n. sylvatica</i>	
	O.Z.	FACI	PRIETO	FACI (*)
Pene	—	4.5	8-9	5.0
Epifalo	—	9.5	12-15	-10.8
Flagelo	5.0	4.5	5.8-6.6	6.2
M.r.pene	2.3	2.5	1.6-2.2	0.6
Cond.esp.	7-8	7.0	12-14	12.0
Dardo	1.2	—	1.3-1.4	—
Filas (n.º)	120-137	—	160-170	—
Dientes (n.º)	30	—	34-37	—

(\*) Citada como *Pyrenaearia navasi* forma *moncayensis* (ver nota 1)

Indudablemente, el mayor tamaño de *P.n. sylvatica* respecto de *P.n. navasi* (relacionado probablemente con su presencia a menor altitud) implica unas mayores dimensiones de las estructuras anatómicas, por lo que proporcionalmente serían menores; aun así, la longitud del conducto de la espermateca es notablemente más largo, el músculo retractor del pene más corto y la rádula contiene mayor número de filas y de dientes en media fila.

Sin embargo, la cuestión acerca de la diferenciación subespecífica radica en resolver si existe una discontinuidad espacial entre la población de altitud y la de bosque, ya que el inter cruzamiento (teóricamente viable si pertenecen ambas a la misma especie) sólo estaría impedido por el aislamiento geográfico, lo cual es característico de subespecies (MAYR 1969). Igualmente, nos hemos de plantear un mecanismo de aislamiento plausible que produzca este resultado y, en caso afirmativo y a modo de prueba, si es factible para otros taxones del género *Pyreneaeria*.

### Especiación por fenómenos glaciares cuaternarios

Es un hecho bien conocido que las glaciaciones han infligido profundos cambios en la distribución de la flora y fauna de las regiones templadas del globo, aunque las referencias para los moluscos terrestres son más bien escasas; sin embargo, KERNEY *et al.* (1983) ofrecen varios ejemplos de áreas de distribución (para *Columella columella*, *Vertigo* spp.) disjuntas en Alpes y Escandinavia que se pueden interpretar como causadas por glaciaciones, y ORTIZ DE ZARATE (1991) señala la presencia de *Isognomostoma isognomostoma* en la alta montaña pirenaica, cuando anteriormente estaba considerada como un endemismo alpino. Se pueden añadir también referencias para otros grupos animales como opiliones, en el que se ha descrito la subespecie *Ischyropsalis pyrenea alpina* de las Alpes occidentales (MARTENS 1978), o la fauna cavernícola, para la que se ha indicado una reconquista por los Trechinae (Coleoptera) de los biotopos defaunados por las glaciaciones (GINET & DECOU, 1977) o se refuerza como hipótesis más probable para el mecanismo de especiación del grupo *hirtus* del género *Ptomaphagus* (Coleoptera) los sucesivos episodios interglaciares ocurridos en Norteamérica (CULVER, 1982).

La diversificación del género *Pyreneaeria* parece haber ocurrido como consecuencia de diversos episodios de transgresión y regresión glaciaria; todas las especies del género son rupícolas, higrófilas y viven en las zonas elevadas de cadenas montañosas del norte de la Península (FAGOT 1885, ORTIZ DE ZARATE 1956, RAVEN 1988), las cuales han sufrido fenómenos glaciares. Incluso el origen del género podría deberse a un fenómeno glaciario ya que el resto de los géneros de su tribu son silvícolas (KERNEY *et al.* 1983), aunque no se puede determinar por el momento cuál es el género o grupo de géneros más relacionado con *Pyreneaeria*.

Por un mecanismo de este tipo, durante el período de transgresión glaciaria, las grandes alturas quedarían cubiertas por hielo o por un paisaje periglaciario inhabitable por los moluscos terrestres, con lo que las poblaciones de una especie

higrófila y montana deberían refugiarse a menores altitudes, prácticamente cubiertas por bosques y con mayores precipitaciones, con lo que se extenderían hasta los valles. Durante la regresión, los glaciares se reducirían gradualmente en extensión hasta quedar restringidos a las cumbres más elevadas, con el consiguiente desplazamiento ladera arriba del paisaje periglaciario (tundra) y de los bosques circundantes húmedos; en estas circunstancias, las poblaciones de dicha especie deberían seguir el desplazamiento a mayor altitud de las condiciones óptimas de vegetación, humedad y temperatura, o bien, refugiarse en los biotopos a baja altitud que conservasen similares características bioclimáticas.

Este mismo mecanismo de especiación glaciario se ha propuesto para el origen de la fauna cavernícola de la región de Grand Canyon (Colorado, USA) (CULVER 1982): durante la última glaciación (Wisconsin, finalizada hace 15.000 años), las zonas de bosque descendieron hasta los 1.000 m, con lo que la fauna edáfica asociada pudo colonizar también las cuevas del Grand Canyon (situadas entre 1.160 y 1.580 m); el calentamiento postglaciario causó la extinción de las poblaciones epigeas de las especies que habían colonizado las cuevas o bien su migración ladera arriba, siguiendo la de los bosques (localizados actualmente por encima de los 2.000 m).

En nuestro caso, si una especie de *Pyreneaeria* habitara la base de dos macizos contiguos durante la glaciación, podría dar lugar a dos (sub)especies vicarias tras la división del área de distribución por la regresión glaciaria; o bien, podría dar origen a dos (sub)especies ecológicas, por ruptura del rango de distribución altitudinal, al quedar separadas las poblaciones refugiadas en biotopos idóneos a baja altitud, en caso de existir tales biotopos húmedos, del grueso de la especie cuando ésta se desplazase hacia la cumbre siguiendo las condiciones óptimas.

Ambas modalidades parecen haberse dado en *Pyreneaeria*, simultáneamente o en diferentes episodios glaciares; por ejemplo, *P. cotiellae* (Fagot) está acantonada en las partes altas del macizo de Cotiella, macizo aislado de la cadena axial pirenaica y donde habitan otras especies del género (ORTIZ DE ZARATE 1956) y, por otra parte, *P. daanidentata* Raven está localizada en el macizo occidental de Picos de Europa mientras que una especie relacionada, *P. oberthueri* (Ancey), habita las partes elevadas del macizo central (RAVEN 1988). Un aislamiento ecológico parece haberse producido también en ambas regiones; en los Picos de Europa, donde se dan elevadas precipitaciones a muy baja altitud, tanto *P. covadongae* Ortiz de Zárate como *P. poncebensis* Ortiz de Zárate viven al pie de los macizos occidental y central respectivamente, a menos de 400 m, y cuyas partes elevadas están habitadas por *P. daanidentata* y *P. oberthueri*; en Pirineos, *P. organiaca* (Fagot) está restringida a los profundos 'congosts' calcáreos de los ríos Segre y Noguera-Pallaresa, mientras que *P. carascalopsis* y *P. parva* viven por encima de los 1.500 m (2).

(2) No se ha publicado, hasta ahora, ningún esquema filogenético para los taxones incluidos en *Pyreneaeria*, por lo que estos comentarios están basados en datos biogeográficos, y no pretenden establecer las relaciones filogenéticas que se pudieran deducir de los mismos.

La última glaciación (Würm), según BORDONAU *et al.* (1991), habría sido lo suficientemente intensa como para borrar los restos de las glaciaciones anteriores, lo que también podría haber ocurrido en las sierras de Gredos (ACASO & RUIZ, 1985) y Cebollera (SANZ 1986), donde sólo se aprecian huellas wurmienses, al igual que en los Montes Vascos (UGARTE 1991), a pesar incluso de su mucha menor altitud. Aceptando que, por encontrarse situado entre los anteriormente citados, las huellas glaciares existentes en el macizo del Moncayo también son del Würm, podemos suponer que esta última glaciación habría anulado o modificado los fenómenos biológicos causados por las glaciaciones anteriores. En consecuencia, podemos estimar que la separación altitudinal entre las poblaciones de *P. navasi* ocurrió en algún momento a partir de la deglaciación, que comenzó hace unos 30.000 años (BORDONAU *et al.* 1991). En este sentido, es importante resaltar que la vegetación del Moncayo también ha sufrido profundas modificaciones postglaciales, y de hecho, el hayedo debe constituir un hábitat secundario para *P.n. syl-*

*vatica* ya que el haya es una especie llegada muy recientemente (hace unos 5000 años) desde la región oriental de Europa (PEÑALBA 1989), por lo que primariamente su hábitat sería como el actual de *P.n. navasi*.

#### AGRADECIMIENTOS

A los Dres. A. Cearreta (Paleontología del Cuaternario, UPV) y J. Loidi (Botánica, UPV) por sus interesantes comentarios sobre los efectos de las glaciaciones y en la obtención de valiosa bibliografía. Al Dr. Kepa Altonaga (Zoología, UPV) por su amabilidad al traducir el resumen al euskara.

La realización de este trabajo ha sido posible gracias a las siguientes becas o proyectos: Beca de Formación del Personal Investigador (Departamento de Educación, Gobierno Vasco), 1982/85; Proyecto X-86.044 (Departamento de Educación, Gobierno Vasco), 1987/89; y Proyecto Fauna Ibérica-1, DGICYT PB87-0397, 1988/89.

## BIBLIOGRAFIA

- ACASO, E. & M.B. RUIZ. 1985. Secuencia de procesos durante el Cuaternario en el Macizo central de Gredos (Sistema Central español). *Actas I Reunión del Cuaternario Ibérico, vol.1*: 9-25. Publ. Inst. Nac. Invest. Cient., Fund. Calouste Gulbenkian. Lisboa.
- BORDONAU, J., D. SERRAT & J.M. VILAPLANA. 1991. Las fases glaciares cuaternarias en los Pirineos (pp. 301-310). In: A. CEARRETA & F.M. UGARTE (Ed.). *The late Quaternary in the Western Pyrenaean Region*. Ed. Universidad del País Vasco. Bilbao. 470 pp.
- CULVER, D.C. 1982. *Cave Life. Evolution and Ecology*. Ed. Harvard Univ. Press. Cambridge, Massachusetts. viii, 189 pp.
- FACI, G. 1991. *Contribución al conocimiento de diversos moluscos terrestres y su distribución en la Comunidad Autónoma Aragonesa*. Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza. Zaragoza. 787 pp.
- FAGOT, P. 1885. Etude sur les espèces du groupe de l'*Helix carascalensis*. Bull. Soc. Malac. France 2: 261-276.
- FAGOT, P. 1907. Contribution à la faune malacologique de la province d'Aragon. Bol. Soc. Arag. Cienc. Nat. 6 (8/10): 136-160.
- GINET, R. & V. DECOU. 1977. *Initiation a la biologie et a l'ecologie souterraines*. Ed. Jean-Pierre Delarge. 345 pp.
- MARTENS, J. 1978. *Spinnentiere, Arachnida, Weberknechte, Opiliones. Tierwelt Deutschland 64*. G.Fischer Ed. Jena. 464 pp.
- MAYR, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. Ed. McGraw-Hill. 428 pp.
- NAVARRO, G. 1989. Contribución al conocimiento de la vegetación del Moncayo. Opusc. Bot. Pharm. Complutensis 5: 5-64.
- NAVAS, L. 1904. Excursión al Moncayo: Los Moluscos. Bol. Soc. Arag. Cienc. Nat. 3: 146-147.
- NAVAS, L. 1931. El Moncayo. Rev. Acad. Cienc. Ex., Fis.-Quím., Nat. Zaragoza 15: 49-79.
- ORTIZ DE ZARATE, A. 1956. Observaciones anatómicas y posición sistemática de varios helícidos españoles. Género *Pyrenaearia* Hesse 1921. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.) 54: 35-61.
- ORTIZ DE ZARATE, A. 1991. *Descripción de los moluscos terrestres del valle del Najerilla*. Ed. Gobierno de La Rioja, Consejería de Educación, Cultura y Deportes. Logroño. 400 pp.
- PEÑALBA, M.C. 1989. *Dynamique de vegetation tardiglaciaire et holocene du centre-nord de l'Espagne d'après l'analyse pollinique*. These Doctoral. Université d'Aix-Marseille III. Marseille. 165 pp.
- PRIETO, C.E. 1986. *Estudio sistemático y biogeográfico de los Helicidae sensu Zilch, 1959-60 (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) del País Vasco y regiones adyacentes*. Tesis Doctoral. Universidad del País Vasco. 393 pp + 10 pl.
- RAVEN, J.G.M. 1988. *Pyrenaearia daanidentata* spec.nov. (Helicidae), a toothed species from the Cantabrian mountains, Spain. Basteria 52: 121-123.
- SANZ, E. 1986. Glacier trails at the Cebollera mountain range (pp. 65-79). In: F. LOPEZ-VERA (Ed.). *Quaternary Climate in Western Mediterranean. (Proc. Symp. on Climate Fluctuations during the Quaternary in the Western Mediterranean Regions)*. Madrid. xxvii + 563 pp.
- UGARTE, F.M. 1991. Glacial and periglacial morphogenesis in the Basque Mountains (pp. 233-248). In: A. CEARRETA & F.M. UGARTE (Ed.). *The late Quaternary in the Western Pyrenaean Region*. Ed. Universidad del País Vasco. Bilbao. 470 pp.

