



ARTÍCULO ORIGINAL

Relación entre la distribución geográfica y los patrones morfológicos en el género *Cerion* (Mollusca: Cerionidae) en Cuba

Relationship between geographic distribution and morphological patterns in genus Cerion (Mollusca: Cerionidae) in Cuba.

Alejandro Rodríguez-Ochoa

Facultad de Biología
Universidad de La Habana

* Autor para correspondencia:.....
arodriguez@fbio.uh.cu

RESUMEN

El género *Cerion*, con 90 especies descritas para Cuba, se caracteriza por ser altamente politípico y no haber sido suficientemente estudiado. La idea de que sus morfotipos carecen de un orden espacial evidente en Cuba se ha mantenido a pesar que en otras áreas de distribución se han encontrado patrones en su distribución. Los objetivos de este trabajo son la caracterización de la variación morfológica de las especies cubanas de *Cerion* y la evaluación de la relación de las distancias geográficas entre poblaciones con las diferencias en la forma de las conchas. Se utilizó la morfometría geométrica con 812 individuos de 45 especies para evaluar las formas, por las distancias procrustes, el tamaño del centroide y las curvaturas principales, y como medida de tamaño se usó la longitud de la concha. Las distancias morfológicas y las diferencias en tamaño se correlacionaron, con pruebas de Mantel, con las distancias geográficas entre las localidades. Se encontró correlación entre las distancias morfológicas y geográficas (0.401), y el tamaño presentó una correlación débil (-0.12) al ser altamente variable. Un patrón en la variación morfológica fue detectado con la curvatura 2, que separa a los grupos geográficos analizados y es consistente con la variación clinal de la forma de las conchas descrita para *Cerion* en la región Este del Caribe. Estos resultados refuerzan la necesidad de una revisión taxonómica en el género para Cuba.

Palabras claves: biogeografía, variación morfológica, morfometría geométrica, moluscos terrestres

ABSTRACT:

The genus Cerion, with 90 species described for Cuba, is highly polytypical and it had been little studied. The idea of the absence of and spatial arrangement of morphotypes had been maintained even knowing that in other distribution areas several patterns had arise. The goal of this paper was to characterize morphological variation on the Cuban species of Cerion and to assess

Recibido: 2013-12-10

Aceptado: 2014-03-25

relationship between geographic distances between populations and shell shape differences. Geometric morphometry was used in 812 individuals from 45 species to describe shell shapes, using procrustes distances, centroid size and principal warps, keeping shell length as size measure. Morphological distances and size differences were correlated to geographic distances using Mantel tests. Size showed a weak correlation (-0.12) but morphological and geographic distances were correlated (0.401). A morphological variation

pattern was detected in the second principal warp, ordering geographic groups in a way consistent to clinal variation of shell shapes described to Cerion in the eastern region of Caribbean. All results reinforce the need of a taxonomic review of the genus in Cuba.

Keywords: caribbean biogeography, shell morphological variation, geometric morphometry, land snails

INTRODUCCIÓN

Uno de los grupos más difíciles en su estudio dentro de los gasterópodos terrestres cubanos es el género *Cerion*, por su gran cantidad de especies, la diversidad de formas y la compleja distribución de sus poblaciones, así como por el modo en que se ha desarrollado su estudio (Galler y Gould, 1979). Este género es endémico de Las Antillas y presenta sus centros de diversidad al Norte del archipiélago cubano y Las Bahamas. En Cuba las poblaciones están distribuidas por todo el territorio, con excepción de Santiago de Cuba, a menos de 800 m de las costas (Espinosa y Ortea, 2009).

La descripción taxonómica de las especies del género *Cerion* se ha hecho, de forma tradicional, utilizando solo caracteres morfológicos de las conchas, lo que ha resultado en las actuales 90 especies descritas para Cuba (Espinosa y Ortea, 1999), debido a que las poblaciones son altamente politípicas. Sin embargo, este número debe ser menor si se utiliza una definición más biológica del concepto de especie (Gould y Woodruff, 1986; Espinosa y Ortea, 2009). La variación morfológica de estas especies presenta una distribución aparentemente aleatoria, sin ninguna tendencia geográfica evidente, lo que ha sido justificado a través del alto sedentarismo de las poblaciones y procesos de dispersión azarosa como huracanes (Clench y Aguayo, 1952; Mayr y Rosen, 1956).

Gould y Woodruff (1986) trabajaron en las islas de Nueva Providencia, Bahamas, reconocida por la “desorganizada” clasificación de sus especies de *Cerion*, con alrededor de 72 especies descritas en un área de tan solo 30 km de largo por 12 km de ancho. Mediante el análisis de la distribución geográfica, la morfología y la genética, y considerando las poblaciones híbridas, pudieron detectar dos morfotipos bien diferenciados. De esta forma se redujo el número de

especies a solo dos subespecies, demostrando la existencia de un patrón claro en su distribución.

Galler y Gould (1979) presentan el único trabajo hecho en Cuba sobre la ecología de *Cerion*, en la zona de hibridación formada entre las poblaciones de *C. moralesi* y *C. geophilum*, en Banes, provincia de Holguín. En este no se detectó el aumento de los coeficientes de variación en la población intermedia, que se debe registrar para las poblaciones híbridas. Además, describieron un gradiente morfométrico tanto univariado como multivariado. Ambos resultados, según estos autores, reflejan que la presencia de morfotipos diferentes en áreas adyacentes puede ser explicada por fuerzas evolutivas y no necesariamente por procesos de dispersión azarosa.

A pesar de los resultados encontrados en las poblaciones de Bahamas, la noción de que la variación morfológica del género *Cerion* en Cuba presenta una distribución geográfica aleatoria se ha mantenido, lo que se debe en parte a la ausencia de trabajos donde se analice la variabilidad morfológica tanto a escala local como regional. La descripción de un posible patrón en la distribución geográfica podría servir de base para una nueva clasificación taxonómica con una concepción más biológica y permitiría complementar los estudios realizados en las otras islas del Caribe, y ayudar a entender la evolución de este género a nivel regional. Esto también facilitaría el proceso de selección de áreas y objetos de conservación, permitiendo priorizar los esfuerzos sobre especies representativas de los diferentes linajes evolutivos dentro del género. Teniendo en cuenta lo anterior, el presente trabajo tiene como objetivos: la caracterización de la variación morfológica de las especies cubanas del género *Cerion* y la evaluación de la relación de las distancias geográficas entre poblaciones con las diferencias en la forma de las conchas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se trabajó con poblaciones representativas de 45 especies de *Cerion* (de 8 a 20 conchas de cada una), conservadas en las colecciones del museo Felipe Poey de la Universidad de La Habana y del Instituto de Ecología y Sistemática (Tabla 1). Las especies se seleccionaron teniendo en cuenta que presentaran toda la información en la etiqueta y que fueran representativas de todas las regiones de Cuba. Se anotó la localidad, el nombre de la especie, según Espinosa y Ortea (1999), y a cada individuo se le tomó una fotografía digital de su vista ventral, con una escala milimétrica de referencia. Cada especie estuvo representada por una única población, para un total de 812 individuos.

Las localidades fueron ubicadas sobre un mapa digitalizado de Cuba de escala 1:500 000, utilizando el sistema de información geográfica ArcView versión 3.5, y a través de la extensión *Animal Movement* se calcularon las distancias lineales entre ellas. Para detectar si existía algún patrón general en la distribución de la variación morfológica de las especies se crearon seis grupos geográficos de acuerdo a la cercanía entre las poblaciones (Fig. 1). El primer criterio para la separación de estos grupos fue la división del país en las zonas de occidente, centro y oriente. En la región de occidente se separó un grupo de especies distribuido desde Pinar del Río hasta Matanzas de otro grupo que incluyó a las especies de la Isla de la Juventud, al con-

siderar el mar como una barrera de aislamiento reproductivo. En el centro se creó un grupo formado por las especies de la costa norte, desde Villa Clara hasta Camagüey, y otro por aquellas de la costa sur, desde Camagüey a Granma. En el oriente del país un grupo estuvo formado por las especies de la costa norte de Tunas y Holguín, y un sexto grupo incluyó las especies de Guantánamo. Para nombrar las provincias se mantuvo la división política administrativa existente hasta el 2011 en Cuba.

Para la descripción de la forma de las conchas se utilizaron técnicas de morfometría geométrica, ya que su efectividad ha sido demostrada en moluscos (Johnston *et al.*, 1991). Se utilizaron las coordenadas de 24 puntos morfológicos claves (Fig. 2), que se definieron de la siguiente manera. Los puntos del 19 al 24, clasificados como tipo III, se ubicaron sobre la línea media del eje anteroposterior del caracol, en los límites entre las 6 últimas espiras. El resto de los puntos, 18 en total, fue clasificado como de tipo II, y de ellos, el 7 se ubicó en la punta del ápice de la concha y los numerados del 1 al 6 y del 8 al 13 se correspondieron con las uniones entre las últimas seis espiras a cada lado de la concha. Los puntos 15 y 18 se ubicaron en el sitio que coincidía con el ancho máximo de la apertura de la concha, y los puntos 14 y 16 en los sitios que coincidían con el largo máximo, en ambos casos se consideraron los labios. Finalmente, el punto 17 se ubicó donde coincidía el borde de la primera espira con la apertura.

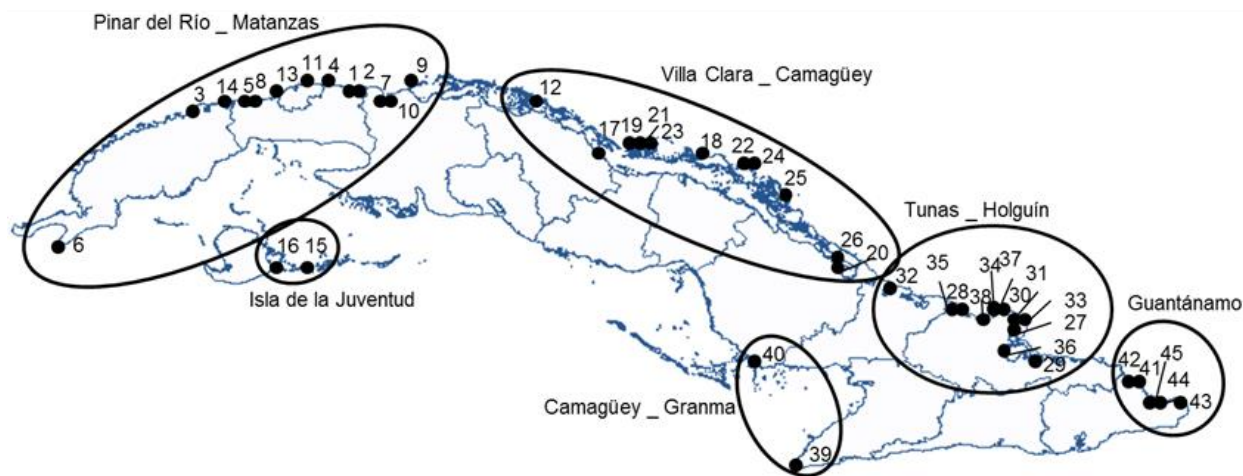


Figura 1: Grupos geográficos que incluyeron las poblaciones de las 45 especies de *Cerion* muestreadas para el análisis de distribución espacial de la variabilidad morfológica. La numeración de las especies se corresponde con la tabla 1.

Figure 1: Geographic groups defined to spatially organize populations of the 45 *Cerion* species sampled to analyze spatial distribution of morphological variability. Species numbering correspond to table 1.

Tabla 1. Nombre y coordenadas de las poblaciones de las 45 especies cubanas del género *Cerion* utilizadas en la caracterización morfológica.**Table 1.** Name and location of populations of the 45 Cuban species of genus *Cerion* used in the morphological characterization.

No.	Especie	Localidad	Prov.*	Long.	Lat.
1	<i>C. ceiba</i> Clench, 1948	Jibacoa	Hb	-81.86	23.14
2	<i>C. caroli</i> Aguayo et Torre, 1951	Ensenada del Narigón	Hb	-81.67	23.14
3	<i>C. cisneroi</i> Clench et Aguayo, 1951	El Morrillo, Bahía Honda	Hb	-83.31	22.95
4	<i>C. peracutum</i> Clench et Aguayo, 1951	Boca de Jaruco	Hb	-82.05	23.18
5	<i>C. johnsoni</i> Pilsbry et Vanatta, 1895	Cueva el Chivo, Mariel	Hb	-82.77	22.98
6	<i>C. laureani</i> Clench et Aguayo, 1951	Cabo Corrientes	PR	-84.51	21.76
7	<i>C. magister</i> Pilsbry et Vanatta 1896	Bellamar	M	-81.54	23.03
8	<i>C. marielinum</i> Torre in Pilsbry. 1927	Boca del Mariel, Junto al Faro	Hb	-82.75	23.02
9	<i>C. maritimum</i> (Pfeiffer, 1839)	Varadero, Cárdenas	M	-81.22	23.17
10	<i>C. mumiola</i> (Pfeiffer, 1839)	Bueyvaquita	M	-81.55	23.04
11	<i>C. ricardi</i> Clench et Aguayo, 1951	Punta de Tarará	CH	-82.24	23.17
12	<i>C. sagrarianum</i> (Pfeiffer, 1847)	Cayo Cristo en la Boca de Sagua	VC	-80.00	23.04
13	<i>C. salvatori</i> Torre in Pilsbry. 1927	Playa Santa Fe	CH	-82.52	23.07
14	<i>C. sculptum</i> (Poey 1858)	Cayo Juan Tomas, Cabañas	PR	-82.94	22.99
15	<i>C. cyclostomum</i> (Küster, 1841)	Cayo Avalos	IJ	-82.17	21.55
16	<i>C. iostomum</i> (Pfeiffer, 1854)	Punta del Este	IJ	-82.57	21.55
17	<i>C. gundlachi</i> (Pfeiffer, 1852)	Punta Brava, Caibarien	VC	-79.45	22.53
18	<i>C. dorotheae</i> Aguayo et Jaume. 1951	Cayo Coco	CA	-78.52	22.52
19	<i>C. macrodon</i> Aguayo et Jaume. 1951	Cayo Borracho, Caibarien	VC	-79.15	22.65
20	<i>C. miramarae</i> Sanchez Roig, 1951	Miramar, Punta Domingo, Nuevitas	C	-77.27	21.57
21	<i>C. mumia</i> (Bruguère, 1792)	Cayo Francés, Caibarien	VC	-79.22	22.64
22	<i>C. paredonis</i> Pilsbry. 1902	Cayo Paredón Grande	CA	-78.21	22.45
23	<i>C. santamariae</i> Aguayo et Jaume. 1951	Cayo Santa María, Caibarien	VC	-79.04	22.66
24	<i>C. scopulorum</i> Aguayo et Jaume, 1951	Cayo Romano	C	-78.11	22.39
25	<i>C. columbinus</i> (Sánchez Roig, 1951)	Cayo Paloma (Norte)	C	-77.75	22.13
26	<i>C. cf sanzi</i> Blanes in Pilsbry et Vanatta, 1898	Franja de Nuevitas a Cayo Sabinal	C	-77.35	21.62
27	<i>C. alberti</i> Clench et Aguayo, 1949	Boca de Bahía de Banes	H	-75.70	20.92
28	<i>C. blanesi</i> Clench et Aguayo, 1951	Playa Coco, Gibara	H	-76.16	21.17
29	<i>C. hessei</i> Clench et Aguayo, 1949	Balcón de las Palmas, Guardalavaca	H	-75.86	21.12
30	<i>C. josephi</i> Clench et Aguayo, 1949	Costa Oeste de Bahía Naranjo	H	-75.89	21.11
31	<i>C. cf aguayoi</i> Torre et Clench. 1932	Playa el Vino, Cayo Lucrecia, Banes	H	-75.68	21.10
32	<i>C. manatiense</i> Aguayo et Jaume, 1951	Loma Tabaco, Fondo Bahía Manatí	T	-76.86	21.36
33	<i>C. multicostum</i> (Küster 1845)	Embarcadero de Río Seco, Banes	H	-75.67	21.07
34	<i>C. alleni</i> Torre in Pilsbry, 1929	Costa Este de Nicaro	H	-75.54	20.69
35	<i>C. scalarinum</i> (Gundlach in Pfeiffer, 1860)	Punta Barril, Gibara	H	-76.13	21.11
36	<i>C. nipense</i> Aguayo. 1953	Nipe	H	-75.78	20.76
37	<i>C. paucisculptus</i> Clench et Aguayo, 1952	Punta Música, Bahía de Sama	H	-75.77	21.11
38	<i>C. torrei</i> Blanes in Pilsbry et Vanatta. 1898	Vita, Gibara	H	-75.97	21.09
39	<i>C. cabocruzense</i> Pilsbry et Torre. 1943	Cayo Casimbas, Cabo Cruz	Gm	-77.74	19.88
40	<i>C. sanctacruzense</i> Aguayo et Jaume, 1951	Sabanalamar, Santa Cruz del Sur	C	-78.13	20.78
41	<i>C. crassisculum</i> Torre in Pilsbry et Vanatta, 1899	Cayojuin, Baracoa	G	-74.57	20.44
42	<i>C. coutini</i> Sánchez Roig. 1951	Taco Bay, Santa María, Baracoa	G	-74.66	20.52
43	<i>C. politum</i> (Maynard, 1896)	Maisí	G	-74.16	20.26
44	<i>C. tenuilabre</i> (Gundlach in Pfeiffer, 1870)	Barigua, Baracoa	G	-74.33	20.29
45	<i>C. victor</i> Torre in Pilsbry. 1929	Mesa Baja, Baracoa	G	-74.39	20.30

* Abreviatura de las provincias: C: Camagüey, CA: Ciego de Ávila, VC: Villa Clara, T: Las Tunas, PR: Pinar del Río, M: Matanzas, H: Holguín, Hb: Habana, CH: Ciudad de la Habana, G: Guantánamo, Gm: Granma, IJ: Isla de la Juventud.

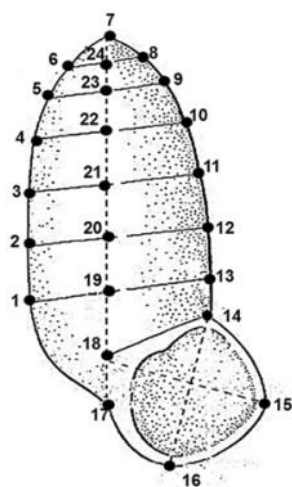


Figura 2. Esquema de la vista ventral de una concha generalizada de *Cerion* con la ubicación de los 24 puntos clave definidos para la descripción de su forma. Modificación de la figura 2 de Galler y Gould (1979).

Figure 2. Schematic representation of the ventral view of *Cerion* shell with the location of the 24 landmarks used in the shape description. Modified from Galler and Gould (1979).

A las coordenadas se le hizo una superposición procrustes generalizada para eliminar el efecto de las diferencias en tamaño, rotación y traslación en la configuración de puntos claves. Se calculó el tamaño del centroide (raíz de la suma de las distancias cuadradas de cada punto al centroide) que representa una medida relativa de tamaño. Con las configuraciones superpuestas se calculó el consenso para cada especie, para luego calcular las distancias procrustes con respecto al consenso total. Esta medida de distancia, que define el espacio de formas de Kendall, se calcula como la raíz de la suma de las distancias cuadradas entre dos configuraciones de puntos claves óptimamente rotadas, centradas y normalizadas.

Se llevó a cabo un análisis de distorsiones (*Warp Analysis*) y se graficaron las rejillas de deformación para cada uno de los consensos de las especies, teniendo como configuración de referencia al consenso total. Otras variables extraídas a partir de este análisis fueron los puntajes de las curvaturas 1 y 2, que son las *eigenfunction* de la matriz de energías de curvaturas. Independientemente del análisis de forma, se midió la longitud de la concha para tener una medida de las dimensiones absolutas y analizar su variación entre especies. Como distancias morfológicas se usaron las distancias procrustes y las diferencias en la

longitud de la concha entre poblaciones. En todo este procesamiento se usó la serie de programas TPS y el Past 2.14.

Para determinar la relación entre las distancias geográficas y las distancias morfológicas se hicieron pruebas de Mantel, con 10 000 aleatorizaciones. El análisis estadístico se realizó utilizando el *Pop Tools* v3.15 (*add-ins* del MS Excel).

RESULTADOS

Los grupos geográficos analizados, formados con las 45 especies de *Cerion*, presentaron una alta variación interna para las variables longitud de la concha y tamaño del centroide (Fig. 3). En el tamaño del centroide se observaron valores extremos en *C. torrei* y *C. alberti*, que presentan una forma atípica dentro del género. Ambas especies, y especialmente la segunda, presentan una expansión en la penúltima y anteúltima vuelta que les da una forma aovada (Fig. 3B). Para la medida de tamaño absoluto se destaca por su variabilidad el grupo de Pinar del Río Matanzas, cuyas especies presentan los valores mínimo y máximo.

La curvatura 2 mostró un patrón en el que los grupos geográficos de Occidente se encuentran superpuestos y separados de los grupos de Oriente (Fig. 5). Las especies *C. paucisculptus* (37) y *C. hessei* (29) de la región de Tunas - Holguín, coinciden en una expansión de los puntos del ápice y una contracción de los puntos de la apertura de la concha. Se observa para las especies de *C. coutini* de la zona de Guantánamo y de *C. torrei* de Tunas - Holguín, que la expansión se encuentra en los puntos de las últimas espiras, y en el primer caso una contracción en el ápice. Todo esto se puede resumir como conchas con espiras más anchas.

Cerion macrodon, de la zona de las Villas - Camagüey, presenta una expansión de la mayoría de los puntos de la apertura y de las espiras. Las especies *C. iostomum* de la Isla de la Juventud y *C. sculptum* de Pinar del Río - Habana presentan, a diferencia de las especies anteriores, una expansión solo en los puntos de la apertura. La especie *C. cisnerosi* de la zona de Pinar del Río - Habana, presenta una expansión intermedia en los puntos de la parte superior de la apertura, mientras que *C. johnsoni* presenta valores intermedios de contracción en la parte superior de la apertura. Lo que se puede resumir, para las especies de occidente, como conchas más cilíndricas.

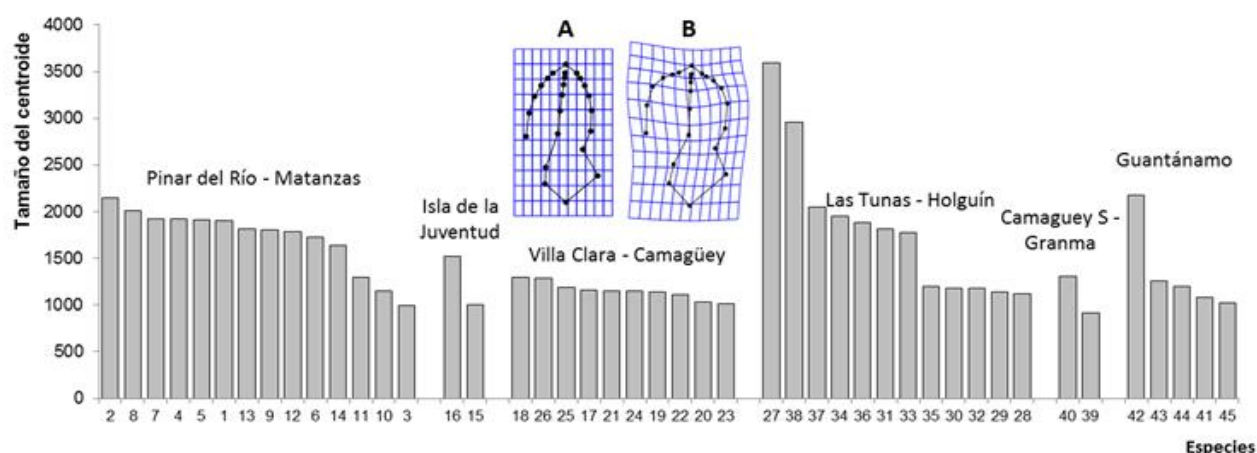


Figura 3. Tamaño del centroide para 45 especies cubanas del género *Cerion*, organizados según los grupos geográficos: Pinar del Río – Matanzas, Isla de la Juventud, Villa Clara – Camagüey, Tunas – Holguín, Camagüey – Granma y Guantánamo. La numeración de las especies se corresponde con la tabla 1. Diagramas de distorsión de los consensos de A) consenso del género utilizado como referencia y el B) *C. alberti* (especie 27, $n=8$).

Figure 3. Centroid size means (standardized to minimum value) and standard deviation in 45 Cuban species of genus *Cerion*. Values are organized according to geographic groups Pinar del Río – Matanzas, Isla de la Juventud, Villa Clara – Camagüey, Tunas – Holguín, Camagüey – Granma y Guantánamo. Species numbering correspond to table 1. Distortion grids of consensus for a) genus consensus used as reference and b) *C. alberti* (species 27, $n=8$).

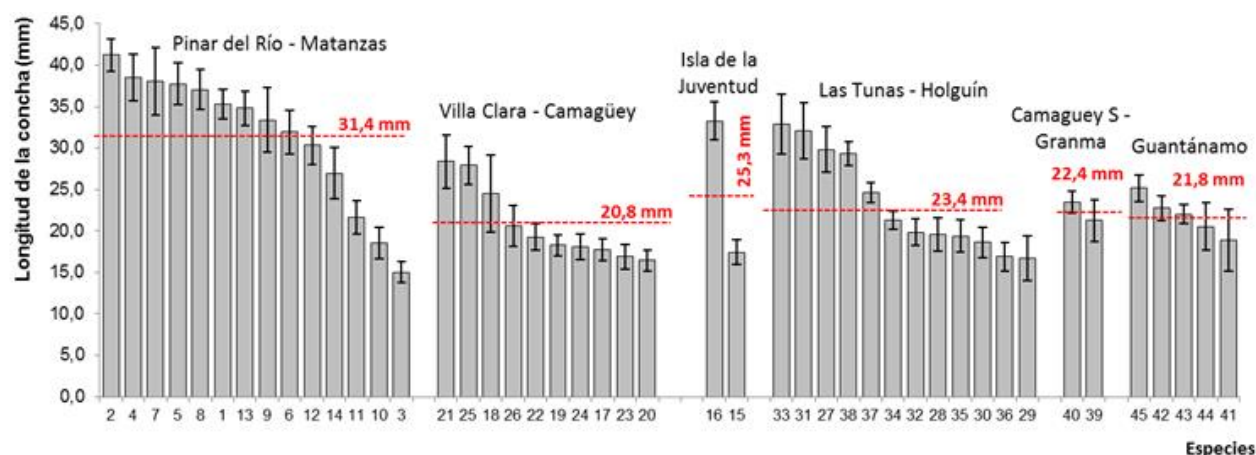


Figura 4. Longitud de la concha y su desviación estándar para 45 especies cubanas del género *Cerion*. Organizadas según los grupos geográficos: Pinar del Río – Matanzas, Isla de la Juventud, Villa Clara – Camagüey, Tunas – Holguín, Camagüey – Granma y Guantánamo. La numeración de las especies se corresponde con la tabla 1.

Figure 4. Shell length mean and standard deviation in 45 Cuban species of genus *Cerion*, organized according geographic groups: Pinar del Río – Matanzas, Isla de la Juventud, Villa Clara – Camagüey, Tunas – Holguín, Camagüey – Granma and Guantánamo. Species numbering correspond to table 1.

La prueba de Mantel realizada con la matriz de distancias geográficas y las distancias procrustes entre especies mostró una correlación de 0,401 ($p<0,001$), en otros análisis en los que se incluyeron solo las diferencias entre las longitudes de la concha entre las poblaciones se obtuvo

una correlación negativa de -0,12 ($p=0,002$). Estos dos resultados indican que entre especies cercanas geográficamente, es mayor el parecido en cuanto a la forma y el tamaño de la concha.

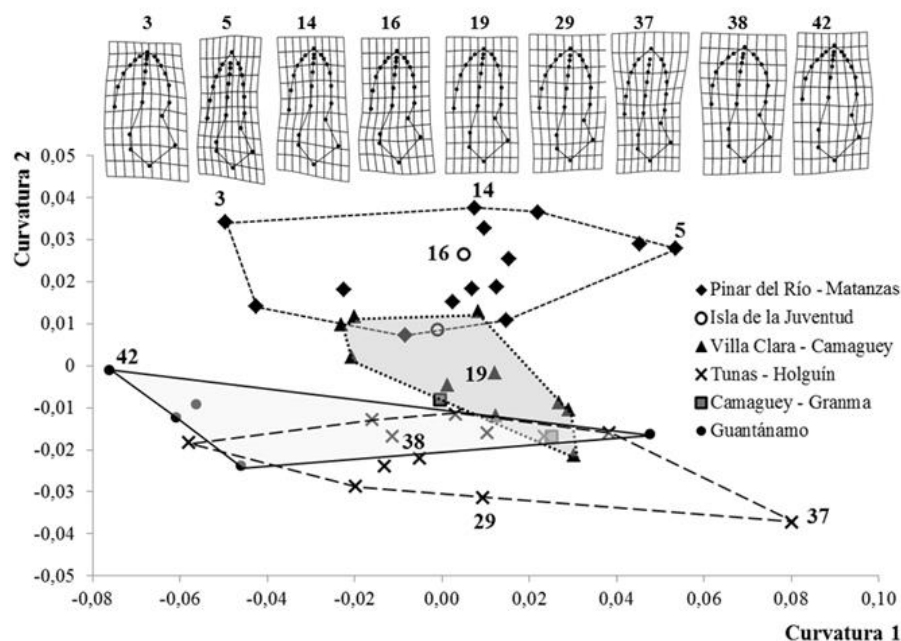


Figura 5. Comportamiento de las curvaturas 1 y 2 para 42 especies cubanas del género *Cerion*. La numeración de las especies se corresponde con la tabla 1. Diagramas de distorsión, con referencia al consenso del género, para *C. paucisculptus* (37), *C. hessei* (29), *C. coutini* (42), *C. torrei* (38), *C. macrodon* (19), *C. iostomum* (16), *C. sculptum* (14), *C. cisnerosi* (3) y *C. johnsoni* (5).

Figure 5. Warps 1 and 2 for 42 Cuban species of genus *Cerion*. Species numbering correspond to table 1. Distortion grids, using genus consensus as reference, in *C. paucisculptus* (37), *C. hessei* (29), *C. coutini* (42), *C. torrei* (38), *C. macrodon* (19), *C. iostomum* (16), *C. sculptum* (14), *C. cisnerosi* (3) and *C. johnsoni* (5).

DISCUSIÓN

El género *Cerion* tiene su mayor área de distribución en Cuba (Quensen y Woodruff, 1997), en la que alcanza una alta abundancia y diversidad morfológica. El único estudio realizado sobre la variación morfológica del género se hizo a escala local (Galler y Gould, 1979), lo que es insuficiente para comprender su compleja distribución y su evolución. De este modo se mantiene la noción de que la variación morfológica del género *Cerion* en Cuba presenta una distribución geográfica aleatoria.

En el presente trabajo se encontró un posible patrón en la distribución geográfica de la variación morfológica, determinada por la curvatura 2, de las especies cubanas del género *Cerion*. Siguiendo este patrón se observa que las especies de la región oriental se caracterizan por una expansión en la región del ápice, lo que puede ser considerado equivalente al ángulo obtuso descrito por Gould y Paull (1977) para las especies de la

región Este del Caribe, que se separan de la forma cilíndrica descrita para las especies de la región Oeste. Para las poblaciones de la región central se observa una variación en la que algunas de las especies comparten características con las de la región oriental y otras comienzan a mostrar las características de las especies de occidente; esto es de esperarse teniendo en cuenta que no existen barreras geográficas claras entre estos grupos geográficos analizados.

Las especies de Occidente presentan solo expansión en la región de la apertura, con valores normales para el resto de los puntos de la concha, lo que equivale a la forma cilíndrica que ya fue descrita para las especies de *Cerion* de la región Oeste del Caribe. De este modo, el patrón encontrado pudiera ser continuación de la variación clinal descrita (Gould y Paull, 1977) para la región Este del Caribe.

La correlación entre las distancias morfológicas y la distancia geográfica, encontrada para las 45 especies, corrobora el posible patrón explicado anteriormente, al indicar que las especies más cercanas geográficamente se parecen más morfológicamente. Las posibles explicaciones de este patrón son el gradiente climático, el flujo de genes y el aislamiento por distancia (Gould y Paull, 1977). Sin embargo, los resultados obtenidos en el presente trabajo se encuentran con el mismo problema de no poder definir exactamente cuáles de estas son las causas exactas. Para llegar a una conclusión sobre el origen de esta variación es necesario trabajar a una escala geográfica más fina (Haase y Misof, 2009), mientras que el actual estudio se realizó a nivel regional. Además, se necesitaría incluir en el estudio parte de las otras 45 especies del género descritas para Cuba, de las cuales, 14 son de la costa norte de Tunas y las Holguín, y 12 de la costa norte de Villa Clara a Camagüey. Para esto es imprescindible aumentar el número de ejemplares existentes en colecciones, y trabajar una menor escala, ya que muchas de estas especies coinciden en la misma localidad. Aunque recientemente se hizo un estudio biogeográfico sobre la distribución de los géneros moluscos terrestres endémicos de Cuba (Fontenla *et al.*, 2013), no se puede hacer ninguna comparación ya que los sistemas biogeográficos que se analizan no coinciden con la distribución del género *Cerion*.

Sobre la diversidad y distribución de invertebrados se conoce poco de manera general en la región del Caribe (Hedges, 2001). No obstante, no es casualidad la continuación del patrón en la variación morfológica entre Cuba y la región Este del Caribe. Estudios preliminares en la diversidad y endemismo de los insectos han relacionado las especies del Oriente de Cuba con las de la Española (Genaro y Tejuca, 2001). Además, es conocida la unión entre estas dos zonas geográficas desde el principio hasta tarde en el Oligoceno (Ottenwalder, 2001). En cuanto a *Cerion* no se puede estimar la época exacta en que comenzó a formarse el patrón encontrado para Cuba y La Española. Al analizar la variación clinal en La Española se incluyó una especie fósil que se desvió del comportamiento de las especies actuales, lo que se interpretó como que el patrón era de origen reciente (Gould y Paull, 1977).

La correlación encontrada entre las distancias geográficas y las diferencias en tamaño, aunque significativa, presentó poca potencia, y no se logró separar las especies de *Cerion* de acuerdo a los grupos geográficos estudiados; observándose una alta variabilidad.

Estos resultados, impiden determinar cuál de los componentes, genético o ambiental, ejerce una mayor influencia sobre el tamaño. Varios autores (Madec *et al.*, 2003; Teso *et al.*, 2012; Dillon *et al.*, 2013), han encontrado que, en moluscos, el tamaño está notablemente influenciado por factores ambientales. Sin embargo, no se detectó correlación entre el tamaño y las condiciones ambientales en las especies de *Cerion* de *Little Bahama Bank* (Gould y Woodruff, 1978), lo que fue justificado por la influencia del componente genético.

La existencia de un patrón geográfico direccional en la variación morfológica de las especies cubanas de *Cerion* sostiene la opinión de varios investigadores, que de forma intuitiva, han asegurado que las especies de este género en Cuba deben ser menos que las descritas (Gould y Woodruff, 1986; Espinosa y Ortea, 2009). Para Gould y Paull (1977), a pesar de que existan diferencias entre las especies descritas, el simple hecho de que apareciera un patrón de este tipo es suficiente para revalorar la taxonomía. Gould *et al.* (1974) obtuvieron resultados con una buena resolución al combinar estudios genéticos y morfológicos en especies de *Cerion* de Pongo Carpet, Bahamas, por lo que aplicar análisis genéticos en las poblaciones cubanas pudiera ser una línea promisoría, aunque en otras investigaciones con gasterópodos con una alta radiación morfológica no se han hallado consistencias entre ambas variaciones (ej.: Woodruff y Solem, 1990; Johnson *et al.*, 1993a y b; Teshima *et al.*, 2003; Johnson *et al.*, 2004). Otros caracteres que han sido identificados como de valor taxonómico dentro de los moluscos gasterópodos, y que necesitan ser analizados, son el aparato radular y la anatomía interna, por ejemplo, de los genitales. Además, se necesita profundizar en el estudio de la ecología básica del género, lo que permitiría, junto con los otros estudios, dar una explicación al patrón geográfico y apoyar una nueva clasificación taxonómica.

AGRADECIMIENTOS

A Dennis Denis Ávila por la revisión crítica del manuscrito y sus sugerencias durante la investigación.

LITERATURA CITADA

Clench W. y C. Aguayo (1952) The *Scalarinum* species complex (*Umbonis*) in the genus *Cerion*. Papers on Mollusks Museum Comparative Zoology. 1: 413-440.

- Dillon R., S. Jacquemin y M. Pyron (2013) Cryptic phenotypic plasticity in populations of the freshwater prosobranch snail, *Pleurocera canaliculata*. *Hydrobiologia*. 709 (1): 117-127.
- Espinosa J. y J. Ortea (1999) Moluscos terrestres del archipiélago cubano. *Avicennia*. Suplemento 2: 1-137.
- Espinosa J. y J. Ortea (2009) Moluscos terrestres de Cuba. Polymita, UPC, Print, Vaasa, Finlandia. 191 p.
- Fontenla J., J. Espinosa, D. Maceira y M. Hernández (2013) Biogeografía histórica de los géneros endémicos de moluscos terrestres de Cuba. Determinación y relaciones entre sistemas biogeográficos. *Rev. Acad. Canar. Cienc.* 25: 141-162.
- Galler L., y S. Gould (1979) The morphology of a "hibrid zone" in *Cerion*: variation, cline, and an ontogenetic relationship between two "species" in Cuba. *Evolution*. 33(2): 714-727.
- Genaro J. y A. Tejuca (2001) Patterns of endemism and biogeography of Cuban Insects. En: Woods C. y F. Sergile, Eds. *Biogeography of the West Indies patterns and perspectives*. CRC, Londres. p. 77-81.
- Gould S. y C. Paull (1977) Natural History of *Cerion* VII: Geographic variation of *Cerion* (Mollusca: Pulmonata) from the eastern end of its range (Hispanola to the Virgin Islands): coherent patterns and taxonomic simplification. *Breviora*. 445: 1-24.
- Gould S. y D. Woodruff (1978) Natural History of the genus *Cerion* VIII: Little Bahamas Bank - a revision based on genetics morphometrics and geographic distribution. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Harvard*. 148: 371-415.
- Gould S. y D. Woodruff (1986) Evolution and systematics of *Cerion* (Mollusca: pulmonata) on New Providence Island: a radical revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 182(4): 389-490.
- Gould S., D. Woodruff y J. Martin (1974) Genetics and morphometrics of *Cerion* at Pongo Carpet: a new systematic approach to this enigmatic landsnail. *Systematic Zoology*. 23: 518-535.
- Haase M. y B. Misof (2009) Dynamic gastropods: stable shell polymorphism despite gene flow in the land snail *Arianta arbustorum*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 47(2): 105-114.
- Hedges S. (2001) Biogeography of the West Indies: An Overview. En: Woods C. y F. Sergile, Eds. *Biogeography of the West Indies patterns and perspectives*. CRC, Londres. p. 15-30.
- Johnson M., Z. Hamilton, C. Murphy, C. MacLeay, et al. (2004) Evolutionary genetics of island and mainland species of *Rhagada* (Gastropoda: Pulmonata) in the Pilbara Region, Western Australia. *Australian Journal of Zoology*. 52: 341-355.
- Johnson M., J. Murray y B. Clarke (1993a) Evolutionary relationship and extreme genital variation in a closely related group of *Partula*. *Malacología*. 35: 43-61.
- Johnson M., J. Murray y B. Clarke (1993b) The ecological genetics and adaptative radiation of *Partula* on Moorea. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. 9: 167-238.
- Johnston M., E. Tabachnick y F. Bookstein (1991) Landmark-based morphometrics of spiral accretionary growth. *Paleobiology*. 17(1):19-36.
- Madec L., A. Bellido y A. Guiller (2003) Shell shape of the land snail *Cornu aspersum* in North Africa: unexpected evidence of a phylogeographical splitting. *Heredity*. 91: 224-231.
- Mayr E. y C. Rosen (1956) Geographic variation and hybridization in populations of Bahama snails (*Cerion*). *American Natural Museum Novitates*. 1806: 48.
- Quensen J. y D. Woodruff (1997) Associations between shell morphology and crab predation in the land snail *Cerion*. *Functional Ecology*. 11: 464-471.
- Ottenwalder J. (2001) Systematics and biogeography of the West Indian genus *Solenodon*. En: Woods C. & F. Sergile, Eds. *Biogeography of the West Indies patterns and perspectives*. CRC, London. p. 15-30.
- Teso V., J. Signorelli y G. Pastorino (2012) Shell phenotypic variation in the south-western Atlantic gastropod *Olivacillaria carcellesi* (Mollusca: Olividae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 91(5): 1089-1094.
- Teshima H., A. Davinson, Y. Kuwahara, J. Yokoyama, et al. (2003) The evolution of extreme shell shape variation in the land snail *Ainohelix aditha*: a phylogeny and hybrid zone analysis. *Molecular Ecology*. 12: 1869-1878.
- Woodruff D. y A. Solem (1990) Allozyme variation in the Australian camaenid land snail *Cristilabrum primum*: a prolegomenon for a molecular phylogeny of an extraordinary radiation in an isolated habitat. *Veliger*. 33: 129-139.
- ● ●

Editor para correspondencia: Dennis Denis Ávila