

Una nueva especie troglobiomorfa de *Trechus* Clairville, 1806 y evidencias de colonizaciones múltiples del medio subterráneo de los montes cantábricos (Coleoptera, Carabidae, Trechinae)

J. Fresneda, C. Bourdeau & A. Faille

Fresneda, J., Bourdeau, C. & Faille, A., 2015. Una nueva especie troglobiomorfa de *Trechus* Clairville, 1806 y evidencias de colonizaciones múltiples del medio subterráneo de los montes cantábricos (Coleoptera, Carabidae, Trechinae). *Animal Biodiversity and Conservation*, 38.1: 87–100, Doi: <https://doi.org/10.32800/abc.2015.38.0087>

Abstract

A new troglobiomorphic *Trechus* Clairville, 1806 and evidence of multiple colonizations in the subterranean environment of the Cantabrian mountains (Coleoptera, Carabidae, Trechinae).— We describe *Trechus* (*Trechus*) *valenzuelai* n. sp. from the Cantabrian area of Spain: Sierra de Cuera, Asturias. The species was collected in the subterranean environment, in caves and dolines. Morphological examination revealed that the new species is sister to *Trechus escalerae* Abeille de Perrin, 1903 within the *T. saxicola* clade. A synapomorphy of the male genitalia, shared by *T. valenzuelai* n. sp. and *T. escalerae*, is described and illustrated: the endophallus has a sclerotised piece shaped like a club, elongated, robust, strongly sclerotised and with a membranous sac covered with small spicules at the base. We discuss the taxonomy of the new species and provide illustrations of structures showing the differences between *T. escalerae* and *T. valenzuelai* n. sp., along with biogeographical and distributional data and hypotheses regarding the speciation events based on previously published molecular data, and the geological structure and the palaeoclimatology of their geographical area. We hypothesize that in this clade, the colonization of the subterranean environment was the result of multiple, independent and simultaneous colonization processes. A lectotype is designated for *T. escalerae*.

Key words: Carabidae, Trechini, *Trechus* n. sp., Speciation, Colonization subterranean environment, Cantabrian area, Spain

Resumen

Una nueva especie troglobiomorfa de *Trechus* Clairville, 1806 y evidencias de colonizaciones múltiples del medio subterráneo de los montes cantábricos (Coleoptera, Carabidae, Trechinae).— Se describe *Trechus* (*Trechus*) *valenzuelai* sp. n. de los montes cantábricos en España: Sierra de Cuera, Asturias. La especie se ha encontrado en el medio subterráneo, en cuevas y dolinas. El estudio morfológico revela que se debe situar como especie hermana de *Trechus escalerae* Abeille de Perrin, 1903, en el clado de *T. saxicola* Putzeys, 1870. Se ha encontrado una sinapomorfía en los edeagos de *T. escalerae* y *T. valenzuelai* sp. n. que se describe e ilustra: el endofalo tiene una fanera con forma de porra, alargada, robusta y muy esclerotizada, en cuya base se encuentra un saco membranoso recubierto por espínulas. Se discute la taxonomía y la sistemática, y se aportan ilustraciones de las estructuras que muestran las diferencias entre *T. escalerae* y *T. valenzuelai* sp. n.; también se proporcionan datos relativos a la distribución y la biogeografía, así como hipótesis sobre los procesos de especiación, tomando como base de argumentación los datos moleculares previamente publicados, la estructura geológica de la región y los acontecimientos paleoclimáticos; se postulan procesos de colonización activa, simultáneos e independientes, del medio subterráneo. Se designa el lectotipo de *T. escalerae*.

Palabras clave: Carabidae, Trechini, *Trechus* sp. n., Especiación, Colonización del medio subterráneo, Área cantábrica, España

Received: 20 II 15; Conditional acceptance: 12 III 15; Final acceptance: 17 III 15

Javier Fresneda, Ca de Massa, 25526 Llesp, El Pont de Suert, Lleida, España (Spain) i Museu de Ciències Naturals de Barcelona, Passeig Picasso s/n., 08003 Barcelona, España (Spain).— Charles Bourdeau, 5 chemin Fournier-Haut, F-31320 Rebigue (France).— Arnaud Faille, Zoologische Staatssammlung München, Münchhausenstraße 21, 81247 Munich (Germany).

Corresponding author: J. Fresneda. E-mail: ffresned@gmail.com

Introducción

El panorama sistemático de los *Trechus* Clairville, 1806 pirenaico–cantábricos es complejo. Los diversos grupos de Jeannel (1927) presentes en la región están poco caracterizados. El descubrimiento de nuevas especies ha motivado que hubieran de redefinirse los grupos con el fin de encajar las novedades y ha conllevado además diversas transferencias de especies entre ellos (Coiffait, 1952, 1974; Español, 1970; Casale & Laneyrie, 1982; Pham, 1987; Dupré, 1991; Toribio, 1992, 2013; Toribio & Rodríguez, 1997; Salgado & Ortuño, 1998; Sciaky, 1998; Ortuño & Toribio, 2005; Ortuño & Arribas, 2010; Quéinnec & Ollivier, 2011; Toribio, 2014). En los trabajos más recientes se ha venido dando un tratamiento más filogenético a esos grupos, que se han organizado en clados. Incluso los *Apoduvalius* Jeannel, 1953 figuran en el árbol filogenético de los *Trechus*, que aparece en dos ramas distintas del árbol propuesto por Faille et al. (2013: fig. 3b) para numerosos Trechini. Entre los *Trechus* cantábricos se encuentran formas ápteras, microftalmas y despigmentadas, es decir, que presentan cierto grado de troglobiomorfía, en algunos casos bastante avanzado, como *T. apoduvalipenis* Salgado & Ortuño, 1998. Lo curioso es que los datos moleculares (Faille et al., 2012, 2013) muestran que esas especies troglobiomorfas forman parte de clados que cuentan también con especies no adaptadas al ambiente subterráneo. ¿Se podría estar observando un proceso de colonización activa del medio? ¿Se podría interpretar que se están produciendo colonizaciones simultáneas e independientes del medio? En relación con otros coleópteros hipogeos, algunos datos previos muestran que ha habido una única colonización del medio subterráneo y una diversificación posterior: las radiaciones pirenaicas de Leptodirini (Ribera et al., 2010) (Coleoptera, Leiodidae, Cholevinae) y de Trechini (Faille et al., 2010, 2011) (Coleoptera, Carabidae, Trechinae), ambos sin representantes epigeos. La tendencia a seguir estrategias demográficas de tipo K, frecuente en coleópteros hipogeos, es una de las adaptaciones al medio subterráneo más llamativas y confirma el modelo de colonización única (Cieslak et al., 2014). Faille et al. (2013, 2014) muestran que la colonización múltiple se da en diversos clados de Trechini: en *Duvalius* Delarouzée, 1859 o en los *Trechus* del grupo «*fulvus*». Los datos que se aportan en este estudio en relación con el clado de los *Trechus* cantábricos apuntan en ese mismo sentido.

En este artículo se describe una nueva especie troglobiomorfa descubierta en cavidades subterráneas de la Sierra de Cuera, una prolongación septentrional de los Picos de Europa, en Asturias (España), que posiblemente forme parte del clado de *T. saxicola* Putzeys, 1870 (*sensu* Faille et al., 2013) y que muestra las mismas tendencias evolutivas que las propugnadas para otros grupos de *Trechus* en otras zonas geográficas.

Material y métodos

Los ejemplares se recolectaron a vista con un aspirador entomológico y se introdujeron en tubos con acetato de etilo; se conservaron en viales con alcohol de 70°

para el estudio morfológico, si bien algún ejemplar se conservó en alcohol absoluto para realizar estudios moleculares. También se recolectaron en trampas de caída con diferentes cebos y conservantes. La genitalia del macho se extrajo, se sumergió en una solución acuosa de KOH al 10% durante seis horas y posteriormente se pasó por una serie alcohólica (60°–96°) durante unos 15 minutos para deshidratarla y, por último, por un baño de xilol durante unas 12 horas. Finalizados estos procesos, las estructuras se incluyeron en bálsamo del Canadá sobre una plaquita rectangular de acetato transparente que se conserva insertada en la misma aguja que el ejemplar al que pertenece, el cual se ha montado sobre una cartulina rectangular. La genitalia de algunos ejemplares se montó en DMHF. Las fotografías de los habitus y de otras estructuras de la morfología externa se hicieron con un microscopio estereoscópico Olympus SZX16; las del edeago, con un microscopio de transmisión Olympus CH; en ambos casos se usó una cámara Olympus C5060WZ. Las series de fotografías se montaron con el programa Combine ZP y posteriormente se procesaron con Adobe Photoshop CS. La longitud del cuerpo se midió entre el borde anterior del labro y el ápice de los élitros.

Para la elaboración de este estudio se dispuso de numerosos ejemplares procedentes de localidades dispersas por gran parte del área de distribución del complejo. Algunos se encuentran depositados en instituciones públicas y otros forman parte de archivos entomológicos privados; la lista de las colecciones estudiadas se proporciona a continuación, en el apartado de abreviaciones.

Abreviaciones: IBE. Institute of Evolutionary Biology, Barcelona (España); MNCN. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid (España); MNHN. Muséum National d'Histoire Naturelle, París (Francia); MZB. Museu de Ciències Naturals de Barcelona (Zoologia), Barcelona (España); ZSM. Zoologische Staatssammlung, Múnich (Alemania); CAC. Col. A. Casale, Turín (Italia); CAF. Col. A. Faille, París (Francia); CCB. Col. C. Bourdeau, Rebigue (Francia); CEV. Col. E. Valenzuela, Puerto de Vega (España); CFL. Col. Fresneda–Lagar, Llesp (España); CMT. Col. M. Toribio, Tres Cantos (España); CZULE. Colección Zoológica de la Universidad de León, León (España). Proporciones corporales: LE. Longitud del élitro; LP. Longitud del pronoto; WE. Anchura de los élitros; WH. Anchura de la cabeza; WP. Anchura del pronoto; WPB. Anchura de la base del pronoto.

Resultados

Trechus valenzuelai Fresneda, Bourdeau & Faille sp. n. (figs. 1, 3, 5 y 10–12)

Localidad típica

España, Asturias, El Mazucu, Pozu'l Fresnu, UTM (WGS 84): 30T 349 4804, 360 m.

Serie tipo

Holotipo (♂): España, Asturias, El Mazucu, Pozu'l Fresnu, 4 VII 2013, Bourdeau & Fresneda leg., genitalia

montada en una etiqueta transparente que se conserva insertada en la misma aguja que el ejemplar (MZB).

Paratipos: con los mismos datos de recolección que el holotipo, 3♂♂ y 3♀♀; misma localidad, 1979, P. Chapman leg., 1♂ (MZB 74–3926); misma localidad, 17 IV 2014, E. Valenzuela leg., 11♂♂ y 6♀♀; misma localidad, 8 V 014, E. Valenzuela leg., 13♂♂ y 7♀♀; misma localidad, 6 XI 2014, E. Valenzuela leg., 1♂ y 2♀♀. España, Asturias, El Mazucu, Surgencia Las Bolugas, UTM (WGS 84), 30T 350 4804, 30 X 2014, E. Valenzuela leg., 4♂♂ y 3♀♀; misma localidad, 31 X 2014, E. Valenzuela leg., 3♂♂ y 1♀. España, Asturias, El Mazucu, cueva cerca de Surgencia Las Bolugas, UTM (WGS 84), 30T 350 4804, 6 VII 2014, E. Valenzuela leg., 2♂♂. España, Asturias, El Mazucu, cueva Callao Ruviera, UTM (WGS 84), 30T 351 4804, 28 X 2014, E. Valenzuela leg., 1♂. España, Asturias, El Mazucu, dolina cerca de la cueva Callao Ruviera, UTM (WGS 84), 30T 350 4804, 6 VII 2014, E. Valenzuela leg., 4♂♂ y 6♀♀. España, Asturias, Caldueñín, cueva de Caldueñín, UTM (WGS 84), 30T 348813 4804606, 6 VII 2014, E. Valenzuela leg., 3♂♂ y 2♀♀. España, Asturias, Rioseco–Llanes, cueva la Zurra, UTM (WGS 84), 30T 347 4807, 30 XI 2013, E. Valenzuela leg., 1♂. España, Asturias, Villa–Llanes, Sumidoriu H.ou Collau, UTM (WGS 84), 30T 346 4805, 30 XI 2013, E. Valenzuela leg., 1♂; misma localidad, 8 I 2014, E. Valenzuela leg., 1♂ y 2♀♀; misma localidad, 4 II 2014, E. Valenzuela leg., 3♂♂ y 2♀♀; misma localidad, 8 III 2014, E. Valenzuela leg., 2♂♂ y 3♀♀; misma localidad, 30 X 2014, E. Valenzuela leg., 3♀♀. España, Asturias, Bricia–Llanes, Jou la Legua, UTM (WGS 84), 30T 350 4810, 5 II 2014, E. Valenzuela leg., 2♂♂ y 8♀♀ (1♂: espécimen de referencia ZSM L986); misma localidad, 5 XI 2014, E. Valenzuela leg., 2♂♂ y 1♀. Alícuotas de ADN conservadas en las colecciones de tejidos y ADN de ZSM, MNHN e IBE, paratipos conservados en CZULE, MNCN, MNHN, ZSM, CAC, CAF, CCB, CEV, CFL, CMT.

Diagnosis

Especie de gran tamaño, de poco más de 5 mm de longitud, de aspecto oblongo, deprimida, con los apéndices alargados, despigmentada, de color amarillento–rojizo, microftalmia y áptera (fig. 1). El lóbulo medio del edeago en visión lateral (fig. 10) se reduce desde la base hasta el ápice, que es estrecho y redondeado; en vista dorsal (fig. 5) las dimensiones son regulares hasta el sector terminal y la punta es ancha y redondeada. El endofalo tiene una fanera robusta, alargada y muy esclerotizada, en cuya base se encuentra un saco membranoso recubierto por espínulas (fig. 12).

Descripción del holotipo (♂)

El habitus se muestra en la figura 1. El aspecto es oblongo, deprimido, despigmentado, con los apéndices alargados. El tegumento presenta una microrreticulación densa que forma unas mallas poligonales alargadas, de disposición transversa en el pronoto y los élitros, con las mallas redondeadas que se marcan más profundamente en la cabeza. Áptero. La longitud tomada entre el labro y el ápice de los élitros es de 5,1 mm.

Color. La superficie dorsal es amarillenta–rojiza, moderadamente brillante. Las antenas, los palpos y

las patas son del mismo color pero algo más claro.

Quetotaxia (fig. 1). Los élitros son glabros con la excepción de una seta periescutelar. Tiene dos setas discales en la tercera estría; cuatro setas humerales, de las cuales las dos primeras están menos separadas que las otras; cuatro setas agrupadas de dos en dos a lo largo del margen lateral, y tres formando el triángulo apical. Se encuentran cuatro setas marginales en el pronoto, dos en el tercio anterior y las basales situadas antes del ángulo posterior. El cílopeo tiene 2 + 2 setas y el labro 3 + 3. La pubescencia ventral se limita a una seta en cada medio ventrito.

Cabeza. Es más larga que ancha y más estrecha que el borde anterior del pronoto; las mandíbulas son agudas y pertenecen al tipo «tridentatae» de Jeannel (1926). El último artejo de los palpos maxilares es algo más largo (0,25 mm) que el penúltimo (0,21 mm); el diente labial es bífido; los surcos frontales son profundos, bordean el área ocular y se prolongan por el cílopeo; el labro tiene el margen anterior escotado; los ojos son diminutos, blanquecinos, se ven a través del tegumento que los recubre, que es de la misma naturaleza que el del resto de la cabeza, son muy reducidos, despigmentados, planos, dos veces más largos que anchos y están dispuestos verticalmente (fig. 3); las sienas son largas, algo convexas y con pilosidad minúscula; existen en cada lado dos setas supraoculares: la anterior se sitúa al nivel del borde posterior del ojo y la posterior está muy alejada y casi pegada al surco frontal; se encuentran otras dos setas contiguas en las proximidades de la antena. La reticulación del tegumento la forman polígonos tan largos como anchos. Las antenas son proporcionalmente largas (3,3 mm) y los antenómeros están densamente recubiertos de setas salvo el primero; el tercer antenómero es más largo que el segundo e igual que el cuarto.

Pronoto. Es transversal, con su mayor anchura en el primer tercio a la altura de la seta pronotal anterior, con la base algo sinuosa y ligeramente más ancha que el borde anterior; el borde lateral está fuertemente curvado hasta poco más allá de la mitad de su longitud y sigue recto hasta los ángulos posteriores, donde se sitúa la seta pronotal posterior; los vértices posteriores son divergentes y agudos; el canal lateral disminuye su anchura desde la base hasta el margen anterior y los ángulos anteriores son redondeados; el surco medio no alcanza el borde anterior ni el posterior; las fosetas basales son anchas y profundas. Proporciones del pronoto: WP/LP = 1,31; WP/WPB = 1,31; WP/WH = 1,38 y WE/WP = 1,40.

Élitros. Son convexos, alargados, de márgenes subparalelos, con los hombros caídos, el ápice redondeado y su mayor anchura en la región media; la terminación del borde basal acaba en el inicio de la quinta estría; las interestrias son algo convexas y el canal lateral es ancho; las estrías están bien impresas y punteadas: la primera y la quinta están unidas en su extremo y recorren el borde apical, la octava termina cerca del ápice, la tercera y la cuarta tienen los extremos unidos y acaban en el quinto apical; la sexta y la séptima acaban en el cuarto apical. Proporción: WE/LE = 0,60.

Patatas. Las protibias son glabras en su cara interna anterior. Las patas son largas, sobre todo las

posteriores. Los dos primeros protarsómeros tienen una robusta espina en su margen interior.

Edeago. El lóbulo medio es esbelto, con el lóbulo basal poco diferenciado y un alerón sagital bien desarrollado. En vista lateral (fig. 10) se reduce de forma rápida y progresiva desde la base hasta el ápice, que es redondeado. En vista dorsal (fig. 5), las dimensiones son regulares hasta el sector apical, que tiene la punta ancha y redondeada. Los parámeros son esbeltos y cada uno tiene insertadas cuatro setas en el ápice. La pieza copulatriz está formada por una fanera robusta y muy esclerotizada en cuya base se encuentra un saco membranoso recubierto por espínulas (fig. 12).

Hembra

Los dos primeros protarsómeros son simples y carecen de espina en su margen interior. Proporciones del pronoto: WP/LP = 1,30; WP/WPB = 1,36; WP/WH = 1,34 y WE/WP = 1,40. Proporciones de los élitros: WE/LE = 0,65.

Talla

Longitud media tomada entre el labro y el ápice elitral (5 ejemplares): 5,4 mm (♂♂) y 5,2 mm (♀♀).

Etimología

La nueva especie se dedica a nuestro amigo Enrique Valenzuela (Puerto de Vega, Asturias), bioespeleólogo asturiano. Sustantivo en genitivo singular.

Afinidades

Los datos morfológicos muestran que *Trechus valenzuelai* sp. n. tiene una estrecha afinidad con *T. escalerae*. Son dos especies de aspecto muy similar (figs. 1, 2), de gran tamaño, microftalmas (figs. 3, 4), despigmentadas, deprimidas y con los apéndices alargados; es decir, muestran un cierto grado de troglomorfa. Coinciden, y esto es una sinapomorfía, en la estructura de la pieza copulatriz, que presenta una robusta fanera muy esclerotizada con forma de porra en cuya base se encuentra un saco membranoso recubierto por espínulas (figs. 9, 12, 16 y 17). En *Trechus saxicola* la pieza copulatriz es más simple y solo está formada por una lámina esclerotizada triangular que se dobla hasta formar un hemicono cuya punta se prolonga formando un pedúnculo; en *T. jeannei* es más compleja, pues consta de varias faneras esclerotizadas engarzadas en un saco membranoso. *Trechus valenzuelai* sp. n. y *T. escalerae* se distinguen por los siguientes caracteres:

1. Los vértices de los ángulos posteriores del pronoto son divergentes y muy puntiagudos en *T. escalerae*, mientras que en *T. valenzuelai* sp. n. prolongan el margen lateral hacia atrás, lo que los hace moderadamente divergentes. El pronoto es más transversal en *T. valenzuelai* sp. n.

2. Los élitros tomados en su conjunto son marcadamente ovales en *T. escalerae*, mientras que en *T. valenzuelai* sp. n. son proporcionalmente más estrechos, con un aspecto más alargado, y los márgenes, subparalelos.

3. Las antenas son proporcionalmente más largas en *T. escalerae*.

4. En *T. escalerae*, la forma del lóbulo medio del edeago en visión lateral es robusto hasta las proximidades

del ápice, donde mengua formando un nódulo (figs. 13–24); en cambio, en *T. valenzuelai* sp. n. se reduce de forma regular desde la base hasta el ápice (figs. 10–12). En visión dorsal, en *T. escalerae* se engrosa fuertemente en las proximidades del ápice, de modo que este tiene forma triangular (figs. 6–9), mientras que en *T. valenzuelai* sp. n., la disminución de tamaño es regular y la punta es ancha y redondeada (fig. 5).

Faillie et al. (2012) muestran que el clado de estas dos especies comprende además a *T. saxicola* y *T. jeannei*, las cuales tienen afinidad con *Apoduvalius alberichae* Español, 1971, más el grupo de *Trechus «brucki»*. Todo el conjunto forma parte del gran clado pirenaico–cantábrico donde además se imbrican especies de los grupos «*angusticollis*» (*sensu* Jeannel, 1927) y «*bonvouloiri*» (*sensu* Dupré, 1991).

Distribución (fig. 25) y ecología

En España, Asturias, entre la Sierra de Peña Villa y el mar Cantábrico. Esta sierra pertenece a la unidad geológica de Cuera y se encuentra en el extremo occidental de la sierra. En su vertiente norte, está separada de esta por el valle cástico de Viango. La ribera oriental del río Bedón marca el límite occidental de su distribución; en los relieves de su ribera oeste se encuentra *T. escalerae*. Habita en cavidades subterráneas con las características del medio subterráneo profundo: ausencia de luz y fotoperiodo y temperatura y humedad relativa constantes. También se ha encontrado debajo de piedras en el fondo de dolinas. Convive con *Apoduvalius aphaenopsianus* Español & Vives, 1983; con *Pterostichus (Lianoe) drescoi drescoi* Nègre, 1957; con *Laemostenus (Anthisphodrus) peleus* (Schaufuss, 1861) (Carabidae) y con *Breuilia triangulum* (Sharp, 1872) (Leiodidae). Collado (1977) lo había citado en el Pozul Fresnu como *T. escalerae*.

Trechus escalerae Abeille de Perrin, 1903 (figs. 2, 4, 6–9 y 13–24)

Trechus (Anophtalmus) escalerae Abeille de Perrin, 1903: 299
Trechus escalerae Abeille de Perrin: Jeannel, 1921: 178

Localidad típica

«Acquis de M. de la Escalera, qui l'avait étiqueté: Bejas, grotte de la Armioña, 21 août 1903 (Espagne).» (Abeille de Perrin, 1903). No se sabe por qué Jeannel (1921: 178) indica: «type : ? cueva de la Armioña (en réalité le type provient de la cueva de la Loja).» y además no incluye la Armioña en la lista de localidades. Los autores han comprobado que la especie se encuentra en las cavidades subterráneas de Bejes (Cantabria) y el lectotipo está inequívocamente etiquetado como procedente de la localidad indicada en la descripción.

Designación del lectotipo ♂ de *Trechus (Anophtalmus) escalerae* Abeille de Perrin, 1903

Serie tipo

Lectotipo ♂ (MNH), designación: «Bejes C. de la Armioña 21.8.903 / TYPE / *anophtalmus Escalerae*



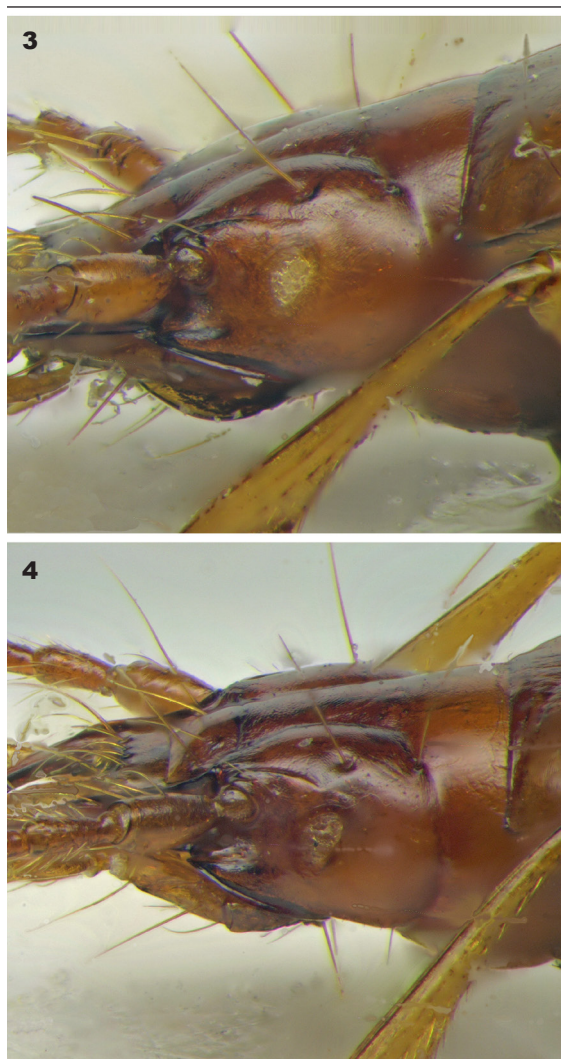
Figs. 1–2. Habitus: 1. *Trechus valenzuelai* sp. n., holotipo (Pozu'l Fresnu); 2. *Trechus escalerae* (minas de Áliva). Quetotaxia: círculos negros.

Figs. 1–2. Habitus: 1. *Trechus valenzuelai* n. sp., holotipo (Pozu'l Fresnu); 2. *Trechus escalerae* (Minas de Aliva). Chetotaxy: black circles.

ab. Bull.so.Ent.Fr. 1903 p. 299», «Lectotypus *Trechus (Anophtalmus) escalerae* Abeille de Perrin Fresneda, Bourdeau & Faille des. 2014» (etiqueta rectangular roja [impresa]), genitalia extraída y montada en una etiqueta separada insertada en la misma aguja que el ejemplar.

Paralectotipos (MNHN): 1♂ y 2♀♀: «Bejes C. de la Armioña 21.8.903 / ESCALERA.», «Paralectotipus *Trechus (Anophtalmus) escalerae* Abeille de Perrin Fresneda, Bourdeau & Faille des. 2014»

(etiqueta rectangular roja [impresa]); 1♂: «Bejes C. de la Armioña 21.8.903 / TYPE / Escalera ab. Typ.», «Paralectotipus *Trechus (Anophtalmus) escalerae* Abeille de Perrin Fresneda, Bourdeau & Faille des. 2014» (etiqueta rectangular roja [impresa]); 1♂ y 1♀: «Bejes C. de la Armioña 21.8.903 / MUSEUM PARIS COLL. H. MARMOTTAN 1914», «Paralectotipus *Trechus (Anophtalmus) escalerae* Abeille de Perrin Fresneda, Bourdeau & Faille des. 2014» (etiqueta rectangular roja [impresa]).



Figs. 3–4. Vista lateral de la cabeza: 3. *Trechus valenzuelai* sp. n. (Pozu'l Fresnu); 4. *Trechus escalerae* (minas de Áliva).

Figs. 3–4. Lateral view of the head: 3. *Trechus valenzuelai* n. sp. (Pozu'l Fresnu); 4. *Trechus escalerae* (Minas de Aliva).

Distribución (fig. 25)

Material estudiado y datos bibliográficos Asturias

1. Amieva (Serrano, 2013), Carbes, cueva del Collao de la Cueva, 16 VI 1984, Salgado leg., 2♂♂ y 1♀ (Salgado, 1986); Salgado (1997); 12 IX 1984, J.M. Salgado leg., 1♂ (CZULE401750).
2. Benia de Onís, cueva de la Pruneda (Salgado, 1997); VI 1990, C. Bourdeau, 5 ej. (CCB); 5 V 1990, J.M. Salgado leg., 1♂ (CZULE401755).
3. Benia de Onís, cueva del Osu (Salgado, 1997).
4. Cabielles, cueva de la Huelga, 24 IX 1984, Salgado leg., 1♂ y 3♀♀ (Salgado, 1986, 1997).

5. Cabrales (Serrano, 2013), cueva de Tresmialma, UTM (WGS84): 30T 354 4793, 15 III 2014, E. Valenzuela leg., 29♂♂ y 12♀♀ (CEV, CFL).

6. Cabrales, Puertas, cueva de los Canes (=cueva de los Perros, Salgado, 1997), 26 I 2014, E. Valenzuela leg., 9♂♂ y 15♀♀ (CEV, CFL, ZSM 1♀: L984).

7. Cadenava, cueva Cotazosa II, 7 IX 1980, J. M. Salgado–E. Samartino leg., 1♂ (CZULE401757).

8. Cangas de Onís (Serrano, 2013).

9. Cangas de Onís–Covadonga, cueva de Porro Covañona (Collado, 1977 y Salgado, 1997), 15 VII 1952, 2♂♂ y 1♀ (ex Coll. Nègre MNHNP «Cueva del Porro de Covañona Covadonga 15.VII.52»); 28 VII 1962, F. Español leg., 1♀ (ZSM 2009–Coll. Daffner «Hispania Covadonga C. Porro Cobariona 28.7.1962 Leg. F. Español / *Trechus escalerae* Ab. Det. Daffner 84 / Coll Daffner ZSM 2009»); 28 VII 1962, 1♀ (ex Coll. Nègre MNHNP «C Porro Covañona Covadonga 28.VII.62 ES. NE. Leg.»); 28 VIII 1967, F. Español leg., 2 ej. (MZB 74–3919); 28 VIII 1967, F. Español leg., 1 ej. (MZB 74–3920); VIII 1967, F. Español leg., 1♂ (MZB 74–3922); Español (1965).

10. Cangas de Onís–Covadonga, 3♂♂ (ex Coll. Nègre MNHNP «Covadonga perte sans nom»).

11. Cangas de Onís–Covadonga, cueva del Bustio, C. Cardin leg. (Jeannel, 1927; Español, 1965; Collado, 1977), 3 ej. (MNCN_Ent 108625, MNCN_Ent 108634 y MNCN_Ent 108635).

12. Cangas de Onís–Covadonga, refugio de Vegarredonda, 10 VII 1974, C. Bourdeau leg., 1♀ (CCB).

13. Cangas de Onís–Covadonga, sistema Burdió–la Peña, 11 VIII 1978, O. Escolà leg., 2 restos, élitro + pronoto (MZB 74–3924); cueva de Burdió, 16 IV 1981, O. Escolà leg., 1♂ (MZB 74–39252).

14. Cangas de Onís–Covadonga, cueva de la Vega de Teón (Collado, 1977; Salgado, 1997).

15. Cangas de Onís–Covadonga, cueva de Uberdón (Collado, 1977; Salgado, 1997).

16. Cangas de Onís–Covadonga, cueva del Infierno (Salgado, 1997).

17. Cangas de Onís–Covadonga, cueva del Reguerín (Salgado, 1997).

18. Cangas de Onís–Covadonga, cueva del Cantillu (Salgado, 1997).

19. Cangas de Onís–Covadonga, Pozo Palomero (Collado, 1977; Salgado, 1997).

20. Cangas de Onís–Covadonga, cueva entre dos dolinas, Nègre leg. (Collado, 1977).

21. Cuerres, cueva cerca de Collao de Fontaninas (probablemente Cueva Negra), UTM (WGS 84): 30T 337 4809, 6 XI 2014, E. Valenzuela leg., numerosos ejemplares.

22. Cuerres, pequeña cueva al oeste de cueva de Lledales cerca de la cueva Tinganón, UTM (WGS 84): 30T 335 4809, 6 XI 2014, E. Valenzuela leg., 5♂♂ y 4♀♀.

23. El Mazu–Panés, cueva de la Loja, IX 1915, C. Bolívar leg., 10 ej. (MNCN_Ent 108219, MNCN_Ent 108220, MNCN_Ent 108617, MNCN_Ent 108618, MNCN_Ent 108619, MNCN_Ent 108620, MNCN_Ent 108621, MNCN_Ent 108622, MNCN_Ent 108623 y MNCN_Ent 108624); sin datos, C. Bolívar leg., 1 ej. (MZB 74–3923); IX 1915, C. Bolívar leg., 1♀ (ex Coll.



Figs. 5–9. Edeago en vista dorsal: 5. *Trechus valenzuelai* sp. n., paratipo (Pozu'l Fresnu). *Trechus escalerae*: 6. Bodega los Trillos; 7. Minas de Áliva; 8. Cueva de Samoreli; 9. Cueva de Burdió; CP. Pieza copulatriz.

Figs. 5–9. Aedeagus in dorsal view: 5. *Trechus valenzuelai* n. sp., paratype (Pozu'l Fresnu). *Trechus escalerae*: 6. Bodega los Trillos; 7. Minas de Aliva; 8. Cueva de Samoreli; 9. Cueva de Burdió; CP. Copulatory piece.

Nègre MNHNP «Loja El Mazo–Panés / Asturias C. BOLIVAR / IX–1915 / *Anophthalmus Escalerae* Ab. R. JEANNEL det.»; C. Bolívar leg., 1♂ (ex Coll. Nègre MNHNP «Loja El Mazo–Panés / Asturias C. BOLIVAR / *Anophthalmus Escalerae* Ab. / Ex coll. Ch. Fagniez»); C. Bolívar leg., 2♂♂ (Coll. Générale MNHNP «Loja El Mazo–Panés / Asturias C. BOLIVAR»); H. Breuil leg. (Jeannel, 1921, 1927); 25 IX 94, M. de la Escalera leg., 1♂ y 1♀ (Coll. Générale MNHNP «C. de Loja. El Mazo. 25.9.94 / Escalera.»); VII 1913, Ch. Alluaud leg., 1♂ (Coll. Générale MNHNP «Cueva de la Loja / Oviedo Alluaud. VII–13 / MUSEUM PARIS COLL. R. JEANNEL 1931 / R. Jeannel escalerae Ab.»); 1911, H. Breuil leg., 1♂ (Coll. Générale MNHNP «Cueva de la Loja / Oviedo Breuil 1911 / MUSEUM PARIS COLL. R. JEANNEL 1931 / R. Jeannel escalerae Ab.»); 30 VIII 1895, M. de la Escalera leg., 1♀ (Coll. Générale MNHNP «C. del Mazo Panes 30.8.95 / Escalera.»); Español (1965); Collado (1977).

24. La Franca, cueva Mazaculos, 16 IX 1995, J. M. Salgado leg., 1♂ (CZULE, preparación del edeago sobre portaobjetos de vidrio, separado del ejemplar).

25. La Molina, cueva Pompedro, 25 I 2014, E. Valenzuela leg., 1♂.

26. Oceño, El Cuevo, 8 III 2014, E. Valenzuela leg., 1♂ y 1♀ (CEV).

27. Oceño, cueva Calluenga, UTM (WGS84): 30T 361 4794, 4 II 2014, E. Valenzuela leg., 2♀♀ (ZSM: L991).

28. Onís (Serrano, 2013), Villar, cuevas de Villar (Salgado, 1997).

29. Orlé, Xerra Buceñao, Conforcos, cueva cerca de Foz Melordaña, 30T 314 4784, 19 VII 2014, E. Valenzuela leg., 2♂♂ y 1♀ (CFL); 26 VII 2014, E. Valenzuela leg., 7♂♂ y 5♀♀ (CFL).

30. Ortiguero, cueva Los Hoos, UTM (WGS84): 30T 344 4798, 24 I 2014, E. Valenzuela leg., 3♂♂ y 1♀ (CEV, CFL); VII 1956, 1♀ (CFL); 1♂ y 1♀ (ex Coll. Nègre MNHNP «C. de los Joos Ortiguero Asturias – 7.56»).

31. Panes, cueva de los Torcos, 20 VIII 1927, J. Royo–C. Bolívar leg., 1 ej. (MNCN_Ent 108636).

32. Panes, «Petite grotte sur la Peña Mellera au Puerto de las Llaves» (Jeannel, 1921), H. Breuil leg. (MNHNP); Jeannel (1927); Español (1965); Collado (1977); VIII 1909, R. Jeannel leg., 1♂ (Coll. Générale MNHNP «Cueva de P. mellera / asturias VIII 09 / *Trechus Escalerae* Ab. / Dr Jeannel»); VIII–1909, 1♂ (Coll.



Figs. 10–12. Edeago en vista lateral de *Trechus valenzuelai* sp. n.: 10. Holotipo (Pozu'l Fresnu). Paratipos de: 11. Cueva la Zurra; 12. Sumidorio h.ou Collau. CP. Pieza copulatriz.

Figs. 10–12. Aedeagus in lateral view of *Trechus valenzuelai* n. sp.: 10. Holotype (Pozu'l Fresnu); Paratypes from: 11. Cueva la Zurra; 12. Sumidorio h.ou Collau. CP. Copulatory piece.

Générale MNHNP «Cueva de P. melliera / asturies VIII 09 / MUSEUM PARIS COLL. L. BEDEL 1922 / Escalera Ab.»; VIII 1909, 2♂♂ (Coll. Générale MNHNP «Cueva de P. melliera / asturies VIII 09 / MUSEUM PARIS COLL. R. JEANNEL 1931 / R. Jeannel *escalerae* Ab.»); VIII 1909, 1 ej. (MNCN_Ent 108626 «Cueva de L. Mellieza»).

33. Pimiango, cueva del Pindal, H. Breuil leg. (Jeannel, 1921); H. Breuil–Ch. Alluaud leg. (Jeannel, 1927); VII 1913, H. Breuil leg., 1♂ y 1♂ (Coll. Générale MNHNP «Cueva de Pindal / Oviedo Breuil VII 13 / MUSEUM PARIS COLL. R. JEANNEL 1931 / R. Jeannel *escalerae* Ab.»); 1 IX 1924, M. de la Escalera leg., 2 ej. (MNCN_Ent 108630 y MNCN_Ent 108632); sin datos, M. de la Escalera leg., 1 ej. (MNCN_Ent 108633); IX 1915, C. Bolívar leg., 1 ej. (MNCN_Ent 108628 y MNCN_Ent 108631); sin datos, C. Bolívar leg., 1 ej. (MNCN_Ent 108629); VII 1913, Ch. Alluaud leg., 1 ej. (MNCN_Ent 108627), 2♂♂ y 2♀♀ (Coll. Générale MNHNP «Cueva de Pindal / Pimianso Alluaud VII 13 / MUSEUM PARIS COLL. R. JEANNEL 1931 / R. Jeannel *escalerae* Ab.»); Franz leg., 1♀ (Coll. Générale MNHNP «C. Pindal Franz»); 1♀ (ex Coll. Nègre MNHNP «D. *escalerae* / Pimiango C. del Pindal»); Español (1965); Collado (1977).

34. Rales, cueva de Samoreli, 14 I 2012, E. Valenzuela leg., 1♂ y 2♀♀ (CEV); 18 XII 2013, E. Valenzuela leg., 2♂♂ y 1♀ (CEV, CFL).

35. Viego, cueva del Aljibe, 19 IX 1982, Salgado leg., 5♂♂ y 2♀♀ (Salgado, 1986).

Cantabria

36. Bejes, cueva de la Armioña (véase la serie tipo).

37. Bejes, Bodega los Trillos, UTM (WGS84): 30T 366 4788, 9 III 2014, E. Valenzuela leg., 4♂♂ y 1♀ (CEV, CFL).

38. Camaleño, minas de Áliva, 24 VII 1999, M. Toribio leg., 1♂ (CMT).

39. La Liébana, A. Kricheldorf leg., 1♂ (ZSM 2009–Coll. Daffner «Picos de Europa La Liebana A: Kricheldorf / Zool Mus Berlin / *Trechus escalerae* Ab. Det. Daffner 84 / Coll Daffner ZSM 2009»); A. Kricheldorf leg., 1♂ (ex Coll. Nègre MNHNP «Picos de Europa La Liebana A. Kricheldorf»).

León

40. La Uña, cueva del Castillo, IV 1976, J.M. Salgado leg., 1 ej. (MZB 74–39212).

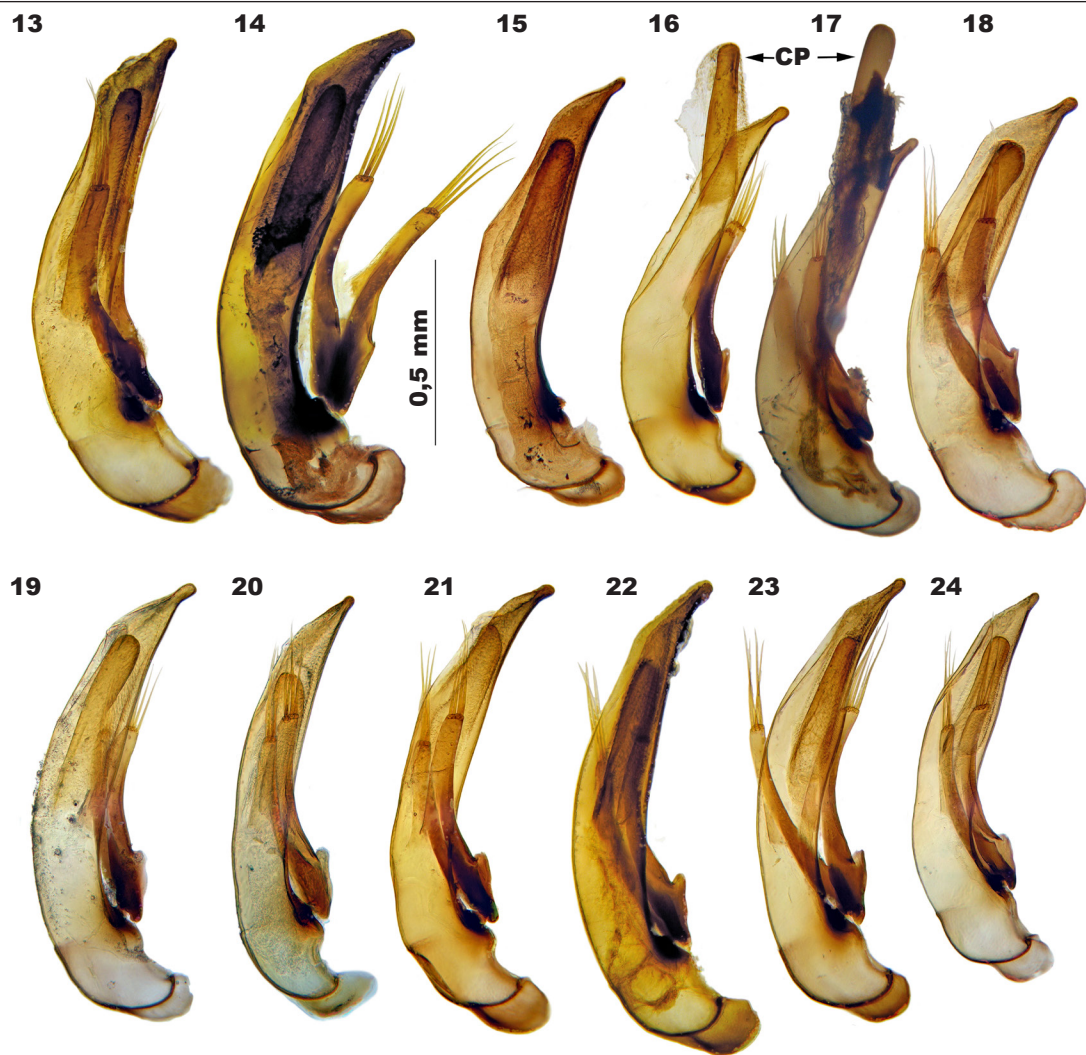
41. Sajambre (Serrano, 2013), Soto de Sajambre, cueva de Llagos (Salgado, 1997).

42. Sajambre, Soto de Sajambre, cueva de Sotorriza (Salgado, 1997).

43. Valdeón (Serrano, 2013), Cordiñanes, cueva de los Moros (Salgado, 1997).

No se conoce la situación de la cueva del Sell en Llanes, Asturias, donde H. Breuil recolectó *T. escalerae* (Jeannel, 1921, 1927; Collado, 1977); estos ejemplares se encuentran depositados en Coll. Générale MNHN y están etiquetados como sigue: «Cueva del Sell Pañes / VIII 09 asturies / MUSEUM PARIS COLL. R. JEANNEL 1931 / R. Jeannel *escalerae* Ab.». En Suarías, muy cerca de Panes, se encuentra un lugar llamado "El Sel" (UTM WGS 84: 30T 372768 4795545, 370 m), pero no se tiene la certeza de que sea el lugar donde H. Breuil tomó las muestras. Esta localidad no se ha incluido en el mapa de distribución. Tampoco se han incluido en el mapa unos ejemplares de Asturias (1♂ y 1♀) ex Coll. Nègre MNHN etiquetados «Rio Dobres» ni el dato que aporta Collado (1977) «dolina entre dos cuevas (Negre)». Collado (1977) cita *T. escalerae* de la cueva del Covarón en La Pereda y Vives (1980) también de la cueva de Balmori: dada la situación de estas localidades, probablemente se trate de *T. valenzuelai* sp. n., aunque no se han podido estudiar ejemplares de esas procedencias.

Trechus escalerae se encuentra entre 50 y 100 m de altitud en las localidades próximas a la costa (La Franca, Pimiango) y hasta los 1.900 m de los puertos de Áliva en los Picos de Europa (fig. 25). Aunque responde al mismo modelo general, se encuentra una gran variabilidad de formas de edeago (figs. 13–24): desde las formas robustas de Cabrales (fig. 13) o Covadonga (fig. 14), pasando por las más sinuosas de La Uña (fig. 15), Rales (fig. 16), Benia de Onís (fig. 17), Ortiguero (fig. 18) o Puertas (fig. 19), hasta las más gráciles y regulares de las minas de Áliva (fig. 20), Bejes (fig. 21), Panes (figs. 22, 23) o Pimiango (fig. 24). No se ha encontrado un patrón claro de distribución de estas formas, por lo que todas se incorporan al intervalo de variabilidad de *T. escalerae*.



Figs. 13–24. Edeago en vista lateral de *Trechus escalerae*: 13. Cueva de Tresmialma; 14. Cueva de Porro Covañona; 15. Cueva del Castillo; 16. Cueva de Samoreli; 17. Cueva la Pruneda; 18. Cueva los Ho; 19. Cueva los Canes; 20. Minas de Áliva; 21. Bodega los Trillos; 22. Cueva los Torcos; 23. Cueva de la Loja; 24. Cueva del Pindal: CP. Pieza copulatrix.

Figs. 13–24. Aedeagus in lateral view of *Trechus escalerae*: 13. Cueva de Tresmialma; 14. Cueva de Porro Covañona; 15. Cueva del Castillo; 16. Cueva de Samoreli; 17. Cueva la Pruneda; 18. Cueva los Hoos; 19. Cueva los Canes; 20. Minas de Aliva; 21. Bodega los Trillos; 22. Cueva los Torcos; 23. Cueva de la Loja; 24. Cueva del Pindal: CP. Copulatory piece.

Discusión

Tal como se ha apuntado en la introducción, los grupos de *Trechus* con distribución cantábrica de Jeannel (1927) no están suficientemente caracterizados. Los caracteres morfológicos que han de examinarse son pocos, pero no se han sistematizado convenientemente; asimismo, hay que pensar en la posibilidad de que las similitudes morfológicas puedan ser homoplásicas. No resulta nada fácil hacer agrupaciones basadas en la morfología.

Además, para complicar aún más el asunto, Faille et al. (2010, 2011, 2012, 2013, 2014) muestran que *Apoduvalius* (*Trichapoduvalius*) *alberichae* y otros *Apoduvalius* como *A. anseriformis* Salgado & Pelaez, 2004 pertenecen al clado de los *Trechus* pirenaico-cantábricos y que además se encuentran en posiciones distantes dentro de él. Anteriormente, Ortuño & Jiménez-Valverde (2011) habían establecido la sinonimia entre *Trichapoduvalius* Vives, 1976 y *Apoduvalius*. Faille et al. (2012) definen el grupo «*brucki*» (= grupo «*uhagoni*» Jeannel, 1927 *partim*)

incorporando especies del grupo «*angusticollis*». El grupo «*brucki*» está basado tanto en criterios moleculares como morfológicos, como la existencia de una pieza copulatriz secundaria. Al árbol filogenético que elaboran estos autores se añaden posteriormente diversos taxones de cladogénesis basales de la filogenia, si bien la topología del clado no cambia de forma sustancial (Faille et al., 2013). De acuerdo con Faille et al. (2013), la distribución sistemática obtenida a partir de datos moleculares muestra que existe un clado pirenaico–cantábrico bien fundamentado que comprende diversos subclados, algunos de los cuales están bien definidos morfológicamente y otros no. El clado está constituido por un grupo externo formado por ((*T. aubryi* Coiffait, 1953 + *T. distinctus* Fairmaire & Laboulbène, 1854) (*T. abellei* Pandellé, 1872 (*T. bonvouloiri* Pandellé, 1867 (*T. bordei* Peyerimhoff, 1909 + *T. navaricus* Vuillefroy, 1867))))); un grupo hermano de *A. alberichae* + *Trechus*: el grupo «*brucki*», formado por ((*T. escalerae* + *T. valenzuelai* sp. n.) (*T. saxicola* + *T. jeannei*)); una especie hermana del grupo «*brucki*», que es *Apoduvalius alberichae*; y el grupo «*brucki*», el único bien caracterizado morfológicamente, que está formado por (*T. bouilloni* Faille, Bourdeau & Fresneda, 2012 (*T. uhagoni* Crotch, 1869 + *T. grenieri* Pandellé, 1867) (*T. brucki* Fairmaire, 1862 (*T. beusti* Schaufuss, 1863 + *T. pieltaini* Jeannel, 1920))). Todavía no se han publicado los datos moleculares de otras especies que presuntamente pertenecen a esos grupos o están presentes en la región: *T. angusticollis* Kiesenwetter, 1850; *T. apoduvalipenis*; *T. arribasi* Jeanne, 1988; *T. baztanensis* Dupré, 1991; *T. carrilloi* Toribio & Rodríguez, 1997; *T. cifrianae* Ortuño & Jiménez–Valverde, 2011; *T. gloriensis* Jeanne, 1971; *T. kricheldorfii* Wagner, 1913; *T. marcilhaci* Pham, 1987; *T. ortizi* Español, 1970; *T. pesignai* Toribio, 1992; *T. pisuenensis* Ortuño & Toribio, 2005; y *T. triamicorum* Ortuño & Jiménez–Valverde, 2011; ni de diversas subespecies. Tampoco hay datos moleculares de las últimas aportaciones al conjunto: Ortuño et al. (2014) describen *T. arrecehai* Ortuño, Gilgado & Cuesta, 2014 del macizo del Moncayo, en el Sistema Ibérico, e indican que debe incluirse entre las especies del grupo «*angusticollis*» al igual que *T. pilonensis* Toribio, 2014, que es una especie braquíptera, microftalma y despigmentada que habita en MSS en la sierra del Suevo, en Asturias. Ortuño et al. (2014) también indican que a la vista de los resultados que aporta Faille et al. (2012), de las doce especies que Ortuño & Toribio (2005) incluían en el grupo «*angusticollis*» se deben extraer cuatro. Ortuño et al. (2014) incluyen a *T. meregallii* Casale, 1981 en el grupo «*angusticollis*».

De todos estos datos cabe inferir la existencia de un proceso de colonización activa del medio, al igual que se ha postulado para otros grupos afines de *Trechus* (Faille et al., 2013: figs. 6a y b). Para los organismos de los que en general solo se sabe de su existencia y cuyo acceso a los hábitats potencialmente colonizables viene condicionado por la higrimetría, la troglobiomorfía puede ser un buen indicador de su grado de dependencia del ambiente hipogeo

estricto o, al menos, un reflejo de la evolución en este entorno. Pues bien, en los relieves cantábricos se encuentran en el mismo clado especies epigeas oculadas junto a especies hipogeas marcadamente troglobiomorfas. *Trechus escalerae* y *T. valenzuelai* sp. n. podrían constituir la primera cladogénesis de un proceso de radiación al medio subterráneo, tal como parece haber sucedido con el grupo de *T. fulvus* (Faille et al., 2014) o en *Apoduvalius*, si bien en otras ocasiones la colonización del medio no ha desembocado en un fenómeno de radiación como en el caso de varios Trechini fuertemente adaptados al ambiente hipogeo: *Paraphaenops* Jeannel, 1916; *Sardaphaenops* Cerruti & Henrot, 1956; y *Typhlotrechus* G. Müller, 1913. *Trechus escalerae* y *T. valenzuelai* sp. n. presentan un cierto grado de troglobiomorfía, una marcada microftalmia y despigmentación, y habitan preferentemente en cavidades subterráneas, mientras que las dos especies de su grupo hermano, cuya cladogénesis se sitúa en 7–8 millones de años (Faille et al., 2013) son epigeas y oculadas: *T. jeannei* está fuertemente pigmentada, mientras que *T. saxicola* es despigmentada. Su grupo hermano no presenta grandes adaptaciones al medio subterráneo, ya que todas son oculadas, y solo la pigmentación presenta distintos grados, a saber:

Subclado 1: *T. bonvouloiri* y *T. bordei* están pigmentadas, aunque algunas poblaciones de esta última presentan un cierto grado de despigmentación, y *T. navaricus* y *T. abellei* están incipientemente despigmentadas.

Subclado 2: *T. aubryi* y *T. distinctus* están incipientemente despigmentadas.

De igual forma, se podría interpretar que se están produciendo colonizaciones simultáneas e independientes del medio. Los elementos troglobiomorfos se encuentran distribuidos por los distintos subclados del clado pirenaico–cantábrico a pesar de que se concentran en los de distribución cantábrica (Faille et al., 2013). Las peculiaridades paleoclimáticas que, entre otros factores, pueden haber impulsado la colonización del medio subterráneo han afectado a la cornisa cantábrica, pero no al macizo pirenaico donde no se encuentran *Trechus* troglobiomorfos; solo en el extremo occidental del macizo (distrito bioespeleológico vasco de Bellés [1987]) se encuentran formas incipientemente troglobiomorfas: *T. beusti* y *T. pieltaini*. En cambio, existen Trechini hipogeos troglobiomorfos en los Pirineos, pero los procesos de colonización del medio y especiación son otros: Faille et al. (2011) sitúan la cladogénesis de *Aphaenops* Bonvouloir, 1861; *Geotrechus* Jeannel, 1919; e *Hydraphaenops* Jeannel, 1926 con el clado en el que se encuentran los *Trechus* cantábricos en 37,85 millones de años, así que la radiación de los Trechini hipogeos pirenaicos ha de situarse en otro contexto geológico y climático.

Biogeografía y especiación (fig. 25)

Para este estudio se ha usado el mapa geológico de la región del Cuera y los Picos de Europa publicado por Marquínez (1989) y los paleoclimas definidos por

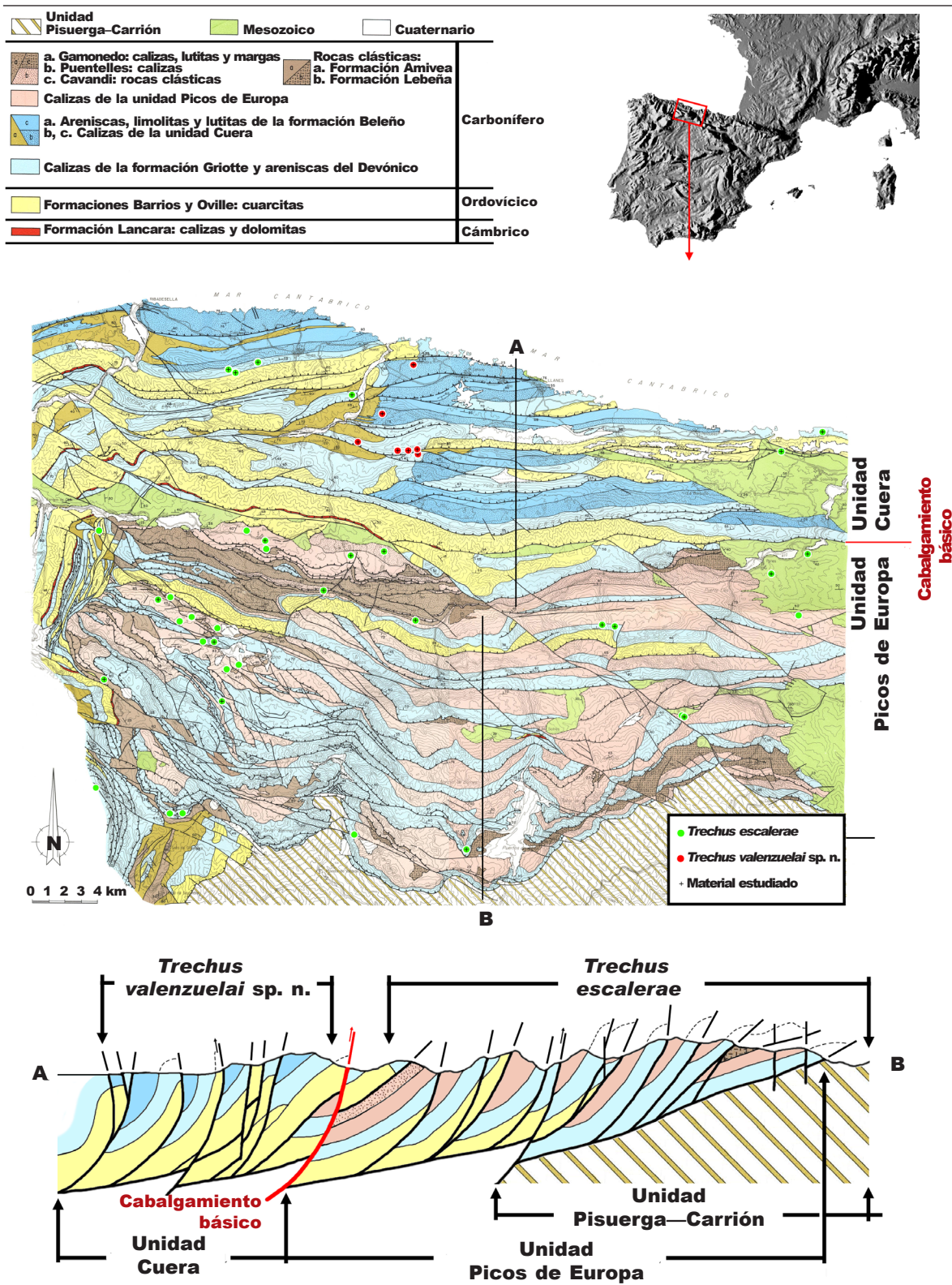


Fig. 25. Mapa y corte geológico. Distribución de *Trechus escalerae* y *T. valenzuelai* sp. n. (material estudiado: símbolos con cruz). El mapa y el corte geológico se han modificado a partir de los publicados por Marquínez (1989).

Fig. 25. Geologic map and profile. Distribution of *Trechus escalerae* and *T. valenzuelai* n. sp. (material studied: symbols with cross). Geologic map and geologic profile modified after Marquínez (1989).

Uriarte (2003). La nueva especie se distribuye por las calizas del carbonífero de la unidad geológica del Cuera. Esta unidad está separada de los Picos de Europa (láminas de Gamonedo–Panés, imbricado principal del macizo y sus láminas frontales) por cuarcitas ordovícicas no carstificables; por las rocas calizas de la unidad de los Picos de Europa y las del mesozoico se distribuye *T. escalerae*; esas cuarcitas ordovícicas aíslan la unidad del Cuera de la de los Picos de Europa.

La existencia de una sinapomorfía del conjunto *Trechus escalerae*–*T. valenzuelai* sp. n. (la peculiar estructura de la pieza copulatriz del edeago) parece indicar que son especies hermanas y por lo tanto su cladogénesis ha de ser mucho más reciente que la que propone Faille et al. (2013) para *T. escalerae*–*T. saxicola*. Dado que Faille et al. (2013) postulan, aunque con pocos apoyos, que esta última se debe situar entre los siete y ocho millones de años, entonces la de *T. escalerae*–*T. valenzuelai* sp. n. ha de ser más reciente: habría que situarla en algún momento entre los siete y ocho millones de años y la actualidad. Los acontecimientos paleoclimáticos de este lapso de tiempo ya se han esgrimido para explicar la dispersión y especiación de las especies del grupo de *T. brucki* (Faille et al., 2012) o del género *Troglocharinus* Reitter, 1908 (Leiodidae, Cholevinae y Leptodirini) (Rizzo et al., 2013); estos episodios son los siguientes:

Episodio 1. El clima cálido de la primera mitad del mioceno es sustituido por un desplome brusco de las temperaturas y una importante disminución de la precipitación; en este escenario, la cladogénesis del ancestro de *T. jeannei* (oculado) y *T. saxicola* (con los ojos algo reducidos pero pigmentados) con el ancestro de *T. escalerae* y *T. valenzuelai* sp. n. (microfallos e hipogeos), que durante ese periodo debe acceder al medio subterráneo, debe de producirse entre los siete y ocho millones de años.

Episodio 2. Se considera probable que se haya aprovechado el período cálido del plioceno medio (entre 3,3 y 3 millones de años), en el que la temperatura y la precipitación medias eran más altas que en el presente (unos 3 °C y entre 400 y 1.000 mm, respectivamente), para distribuirse por toda la región y desplazarse por la superficie (suelo y humus en el ambiente forestal).

Episodio 3. La transición al pleistoceno (2,7 millones de años) es el inicio de una marcada variabilidad climática. El aislamiento y, por tanto, la reducción o la interrupción del flujo génico entre poblaciones, debe haber ocurrido durante este periodo al ritmo de la alternancia de periodos fríos y cálidos y secos y húmedos: las variaciones climáticas del pleistoceno produjeron cambios drásticos en la composición de los biomas y limitaron o favorecieron las posibilidades de dispersión. Para el género *Troglocharinus*, Rizzo et al. (2013) consideran que el incremento de la estacionalidad y la aparición del clima mediterráneo, con veranos secos y cálidos que impedirían los desplazamientos por superficie, son un factor fundamental. Debido a la proximidad del océano, en la cornisa cantábrica la estacionalidad no debió ser tan marcada y quizá

por eso algunos grupos están menos modificados y se han producido menos radiaciones estrictamente subterráneas. En este escenario climáticamente cambiante, el ancestro de *T. escalerae* y *T. valenzuelai* sp. n. penetraría de nuevo en el dominio subterráneo y de este modo se podría explicar el proceso de especiación: los materiales silíceos aíslan la formación del Cuera de la unidad de los Picos de Europa e interrumpen el contacto entre las poblaciones. Otras fronteras de materiales no carstificables (cuarcitas, pizarras y areniscas) aíslan a las numerosas escamas de calizas del carbonífero de la unidad de los Picos de Europa, donde la variabilidad observada en *T. escalerae* parece ser la consecuencia de un flujo génico reducido. No parece pues plausible que la dispersión de estos taxones se haya producido por desplazamiento por el medio subterráneo, sino por la superficie durante el episodio 2. De este modo, la divergencia entre *Trechus escalerae* y *T. valenzuelai* sp. n., así como también el origen de la divergencia entre las diversas formas de *T. escalerae*, se deberían situar entre el inicio del pleistoceno y la actualidad. Los estudios moleculares en curso precisarán más esta aproximación.

Agradecimientos

Por el préstamo de ejemplares para el estudio a T. Deuve (MNHN), A. Taghavian (MNHN), M. Balke (ZSM), M. París (MNCN), G. Masó (MZB), L. M. Fernández (CZULE), M. Toribio (España, Tres Cantos) y J. M. Salgado (España, Vigo). A dos revisores que han contribuido sustancialmente a clarificar diversos apartados del artículo. Un agradecimiento muy especial para el bioespeleólogo E. Valenzuela (España, Puerto de Vega) y para I. Ribera (IBE) y J. M. Salgado por la lectura crítica del artículo. A. Faille desarrolla un proyecto de la Deutsche Forschungsgemeinschaft (FA 1042/1–1).

Referencias

- Abeille de Perrin, E., 1903. Description de deux espèces de *Trechus* aveugles européens [Col.]. *Bulletin de la Société entomologique de France, Séance du 25 novembre*, 1903: 298–299.
- Bellés, X., 1987. Fauna cavernícola i intersticial de la Península Ibèrica i les illes Balears. *Monografies Científiques*, nº 4. Consejo Superior de Investigaciones Científicas y Moll. Madrid y Mallorca.
- Casale, A. & Laneyrie, R., 1982. Trechodinae et Trechinae du monde. Tableau des sous-familles, tribus, séries phylétiques, genres, et catalogue général des espèces. *Mémoires de Biospéologie*, 9: 1–226.
- Cieslak, A., Fresneda, J. & Ribera, I., 2014. Life–history specialization was not an evolutionary dead–end in Pyrenean cave beetles. *Proceedings of the Royal Society B*, 281: 20132978, doi: 10.1098/rspb.2013.2978, <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/281/1781/20132978>.

- Coiffait, H., 1952. Formes nouvelles de Carabiques pyrénéens. *Revue française d'Entomologie*, 19(3): 188–192.
- 1974. Deux nouvelles formes de *Trechus* pyrénéens de basse altitude. *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 4(1): 23–24.
- Collado, J., 1977. Coleópteros cavernícolas de la región Asturiana. *Comunicaciones del 6è. Simposium d'Espeleologia. Bioespeleologia, Terrassa*, 1977: 55–63.
- Dupré, E., 1991. Description de *Trechus navaricus boneti* Bolívar (*nomen nudum*) et de *Trechus baztanensis* (Col. Trechinae). Considérations biogéographiques. *Mémoires de Biospéologie*, 18: 275–286.
- Español, F., 1965. Los tréquidos cavernícolas de la Península Ibérica e islas Baleares (Col. Caraboidea). *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, 38: 123–151.
- 1970. Un nuevo *Trechus* cavernícola del Norte de Burgos (Col. Trechidae). *Speleon*, 17: 53–57.
- Faille, A., Andújar, C., Fadrique, F. & Ribera, I., 2014. Late Miocene origin of an Ibero–Maghrebian clade of ground beetles with multiple colonizations of the subterranean environment. *Journal of Biogeography*: <http://wileyonlinelibrary.com/journal/jbi>, doi:10.1111/jbi.12349.
- Faille, A., Bourdeau, C. & Fresneda, J., 2012. Molecular phylogeny of the *Trechus brucki* group, with description of two new species from the Pyreneo–Cantabrian area (France, Spain) (Coleoptera, Carabidae, Trechinae). *Zookeys*, 217: 11–51.
- Faille, A., Casale, A., Balke, M. & Ribera, I., 2013. A molecular phylogeny of Alpine subterranean Trechini (Coleoptera: Carabidae). *BMC Evolutionary Biology*, 13: 248.
- Faille, A., Casale, A. & Ribera, I., 2011. Phylogenetic relationships of west Mediterranean troglitic Trechini groundbeetles (Coleoptera: Carabidae). *Zoologica Scripta*, 40(3): 282–295.
- Faille, A., Ribera, I., Deharveng, L., Bourdeau, C., Garnery, L., Quéinnec, E. & Deuve, T., 2010. A molecular phylogeny shows the single origin of the Pyrenean subterranean Trechini ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54: 97–105.
- Jeannel, R., 1921. Les *Trechus* des Pyrénées et de la chaîne Cantabrique. *Bulletin de la Société d'histoire Naturelle de Toulouse*, 49: 165–182.
- 1926. Monographie des Trechinae. Morphologie comparée et distribution géographique d'un groupe de Coléoptères. Première Livraison. *L'Abeille*, 32(3): 221–550.
- 1927. Monographie des Trechinae. Morphologie comparée et distribution d'un groupe de Coléoptères. Deuxième Livraison. *L'Abeille*, 33: 1–502.
- Marquínez, J., 1989. Mapa geológico de la Región del Cuera y los Picos de Europa. *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, 18: 137–144.
- Ortuño, V. M. & Arribas, O., 2010. Clarification of the status of *Trechus comasi* Hernando (Coleoptera: Carabidae: Trechini) from the Iberian Peninsula and its taxonomic position. *The Coleopterists Bulletin*, 64: 73–74.
- Ortuño, V. M., Cuesta, E., Gilgado, J. D. & Ledesma, E., 2014. A new hypogean *Trechus* Clairville (Coleoptera, Carabidae, Trechini) discovered in a non–calcareous Superficial Subterranean Habitat of the Iberian System (Central Spain). *Zootaxa*, 3802(3): 359–372.
- Ortuño, V. M. & Jiménez–Valverde, A., 2011. Taxonomic notes on Trechini and description of a new hypogean species from the Iberian Peninsula (Coleoptera: Carabidae: Trechinae). *Annales de la Société Entomologique de France (n.s.)*, 47(1–2): 21–32.
- Ortuño, V. M. & Toribio, M., 2005. Descripción de un nuevo *Trechus* Clairville, 1806 (Coleoptera, Carabidae, Trechini) de los Montes Cantábricos orientales (Norte de España). *Graellsia*, 61(1): 115–121.
- Pham, J., 1987. Description de deux nouveaux *Trechus* d'Espagne (Coleoptera, Trechidae). *L'entomologiste*, 43(2): 103–106.
- Quéinnec, E. & Ollivier, E., 2011. *Tribu Trechini. In: Faune de France 94. Coléoptères carabiques, compléments et mise à jour*, vol. 1: 119–254 (J. Coulon, R. Pupier, E. Quéinnec, E. Ollivier & P. Richoux, Eds.). Faune de France, Paris.
- Ribera, I., Fresneda, J., Bucur, R., Izquierdo, A., Vogler, A. P., Salgado, J. M. & Cieslak, A., 2010. Ancient origin of a Western Mediterranean radiation of subterranean beetles. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 29.
- Rizzo, V., Comas, J., Fadrique, F., Fresneda, J. & Ribera, I., 2013. Early Pliocene range expansion of a clade of subterranean Pyrenean beetles. *Journal of Biogeography*: <http://wileyonlinelibrary.com/journal/jbi>, doi:10.1111/jbi.12139.
- Salgado, J. M., 1986. Nuevas o interesantes localizaciones de Carábidos y Catópidos cavernícolas de la cornisa Cantábrica. *Boletín de Ciencias de la Naturaleza, Instituto de Estudios Asturianos*, 36 [1985]: 93–108.
- 1997. Estado actual de la coleopterofauna troglobia de “Picos de Europa” (España). *Zoologica baetica*, 8: 85–94.
- Salgado, J. M. & Ortuño, V. M., 1998. Two new cave–dwelling beetle species (Coleoptera: Carabidae: Trechinae) of the Cantabrian karst (Spain). *The Coleopterists Bulletin*, 52(4): 351–362.
- Sciaky, R., 1998. *Trechus jeannei* n. sp. della Spagna Settentrionale e note su altre specie di Carabidi della Penisola Iberica (Coleoptera, Carabidae). *Fragmenta Entomologica*, 30(2): 243–251.
- Serrano, J., 2013. *New catalogue of the family Carabidae of the Iberian peninsula (Coleoptera)*. Editum, Servicio de publicaciones, Universidad de Murcia.
- Toribio, M., 1992. Un nuevo *Trechus* Clairville, 1806 del norte de España (Coleoptera: Trechidae). *Elytron*, 6: 87–90.
- 2013. Datos sobre algunos Carábidos de la Península Ibérica (Coleoptera). *Revista gaditana de Entomología*, 4(1): 1–5.
- 2014. Una nueva especie hipogea del género *Trechus* del Macizo del Suevo, Asturias, norte de

-
- España (Carabidae, Trechinae, Trechini). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 119(2): 229–233.
- Toribio, M. & Rodríguez, F., 1997. Un nuevo *Trechus* Clairville, 1806 de Cantabria, Norte de España (Coleoptera: Carabidae: Trechinae). *Zapateri*, 7: 281–286.
- Uriarte, A., 2003. *Historia del Clima de la Tierra*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria–Gasteiz.
- Vives, E., 1980. Revisión del género *Apoduvalius* Jeannel (Col. Trechinae). *Speleon*, 25: 15–21.
-