

Revisión del género *Cantabrogeus* Salgado, 2000, con la descripción de tres nuevas especies hipogeas endémicas de la Cordillera Cantábrica (Coleoptera, Leiodidae, Cholevinae, Leptodirini)

J. M. Salgado, C. G. Luque, L. Labrada, J. Fresneda & I. Ribera

Salgado, J. M., Luque, C. G., Labrada, L., Fresneda, J. & Ribera, I., 2012. Revisión del género *Cantabrogeus* Salgado, 2000, con la descripción de tres nuevas especies hipogeas endémicas de la Cordillera Cantábrica (Coleoptera, Leiodidae, Cholevinae, Leptodirini). *Animal Biodiversity and Conservation*, 35.1: 27–50.

Abstract

A revision of the genus *Cantabrogeus* Salgado, 2000, with description of three new hypogean species endemic to the Cantabrian mountains (Coleoptera, Leiodidae, Cholevinae, Leptodirini).— The two previously known species of the genus *Cantabrogeus* (Coleoptera, Leiodidae, Cholevinae, Leptodirini) are redescribed, and three new species are described: *Cantabrogeus antimachus* n. sp., *C. cultellus* n. sp. and *C. fresnedai* n. sp. One of these (*C. antimachus* n. sp.) is triploid ($3n = 33$) and the first known parthenogenetic species of Leiodidae. The relationships between the different taxa are discussed based on external morphological characters and the structure of male and female genitalia, as well as the distribution of the species in the different areas in the Cantabrian mountains (NW Iberia). Analyses of molecular data (fragments of seven mitochondrial and nuclear genes) confirms the monophyly of *Cantabrogeus* and its sister-group relationship with *Fresnedaella*, as well as its inclusion within the paraphyletic series *Quaestus*. The parthenogenetic species (*C. antimachus* n. sp.) has a derived position within *Cantabrogeus*, which, according to previous estimates of the molecular rate, probably diversified during the Pliocene–Pleistocene in the Cantabrian karst areas, of a high tectonic complexity.

Key words: *Cantabrogeus*, New species, Revision, Taxonomy, Phylogeny, Biogeography.

Resumen

Revisión del género *Cantabrogeus* Salgado, 2000, con la descripción de tres nuevas especies hipogeas endémicas de la Cordillera Cantábrica (Coleoptera, Leiodidae, Cholevinae, Leptodirini).— Se revisan las dos especies previamente descritas del género *Cantabrogeus* (Coleoptera, Leiodidae, Cholevinae, Leptodirini), y se describen tres especies nuevas: *Cantabrogeus antimachus* sp. n., *C. cultellus* sp. n. y *C. fresnedai* sp. n. Una de ellas (*C. antimachus* sp. n.) es triploide ($3n = 33$) y la primera especie partenogenética conocida de Leiodidae. Se analizan y se discuten las relaciones existentes entre los diferentes taxones a partir de los caracteres morfológicos externos y las estructuras de los aparatos genitales masculino y femenino, así como las áreas cársticas que colonizan las diferentes especies en la zona cantábrica (NO ibérico). El análisis de datos moleculares (fragmentos de siete genes mitocondriales y nucleares) confirma la monofilia de *Cantabrogeus* y su proximidad filogenética con el género *Fresnedaella*, así como su inclusión dentro de la serie *Quaestus*, que es parafilética. La especie partenogenética (*C. antimachus* sp. n.) ocupa una posición derivada dentro del género *Cantabrogeus*, que, de acuerdo con estimas de la tasa de variación molecular basadas en estudios previos, probablemente se diversificó durante el Plioceno–Pleistoceno en las zonas cársticas cántabras, que son de una alta complejidad tectónica.

Palabras clave: *Cantabrogeus*, Especies nuevas, Revisión, Taxonomía, Filogenia, Biogeografía.

(Received: 17 II 12; Conditional acceptance: 15 III 12; Final acceptance: 2 IV 12)

José M^a Salgado, Depto. de Ecología y Biología Animal, Campus As Lagoas–Marcosende, Univ. de Vigo, 36310 Vigo, España (Spain).— Carlos G. Luque & Lucía Labrada, Gestión del Patrimonio Bioespeleológico IMPRESS Group™ Consulting S. L., Grupo de Espeleología e Investigaciones Subterráneas 'Carballo–Raba', P. O. Box 879, 39080 Santander, España (Spain).— Javier Fresneda, Ca de Massa, 25526 Llesp, Lleida, España (Spain); Museu de Ciències Naturals de Barcelona, Psg. Picasso s/n., 08003 Barcelona, España (Spain).— Ignacio Ribera, Inst. de Biología Evolutiva (CSIC–UPF), Psg. Marítim de la Barceloneta 37–49, 08003 Barcelona, España (Spain).

Corresponding author: J. M. Salgado. E–mail: jmsalgadocostas@uvigo.es

Introducción

Cantabria es una de las regiones de la Península Ibérica con una mayor superficie cárstica, llegando a ocupar casi el 30% del territorio. En esta región la gran extensión y potencia de las formaciones calizas y su elevado grado de fracturación han posibilitado que se desarrolle un extenso y complejo medio subterráneo, que se refleja en la aparición de numerosas cavidades (Labrada et al., 2010). Las áreas cársticas de la cuenca del Miera y sus estribaciones (valles de Bustablado y del Pisueña) son el centro de distribución de las especies del género *Cantabrogeus* Salgado, 2000. Este género fue establecido por Salgado (2000), con *Speocharis luquei* Salgado, 1993 como especie tipo. En el volumen de *Fauna Ibérica* de la familia Cholevidae (Salgado et al., 2008) se incluyó en este mismo género la especie *Speocharis nadali* Salgado, 1978. Por tanto, hasta el presente sólo eran conocidas estas dos especies, *Cantabrogeus luquei* y *C. nadali*, endemismos hipogeos de la mitad NE de Cantabria. Las publicaciones cuyos contenidos tienen referencias relacionadas con las especies de este género son muy pocas: Salgado (1978, 1993, 2000, 2005, 2011) y Salgado et al. (2008).

En este artículo se amplía el elenco de este género con tres nuevas especies. De ellas se describen y discuten sus características morfológicas y se muestra que colonizan áreas cársticas completamente aisladas (fig. 31), algo similar a lo observado en la región del Penedés para *Troglocharinus* Reitter, 1908 (Bellés & Martínez, 1980), para *Perriniella* Jeannel, 1910 (Perreau & Tronquet, 2001), o para *Trapezodirus* Jeannel, 1924 en los Pirineos (Fresneda et al., 2009). También se realiza un análisis filogenético que permite establecer la posición del género dentro de la «serie filética *Quaestus*» (Perreau, 2000; Salgado et al., 2008), la cual engloba actualmente nueve géneros de Leptodirini (Salgado et al., 2011) y cuyas especies se distribuyen por el carst Cantábrico. Además, se discute y analiza el parentesco que existe entre las diferentes especies de este género, así como su relación con los grupos taxonómicos más próximos; estos análisis tienen como base los estudios filogenéticos ya realizados por Fresneda et al. (2007) y Ribera et al. (2010) o que están en vías de realización.

Material y métodos

Se han examinado ejemplares de todas las especies de *Cantabrogeus*. Fueron capturados mediante cebos de atracción, en general una mezcla de fruta, queso e hígado; también mediante rastreo bajo restos vegetales o entre las raíces y las hifas de hongos o cuando se estaban alimentando de cualquier otro tipo de materia orgánica descompuesta, sobre todo de pequeños acúmulos de heces de murciélagos. Esos ejemplares fueron conservados en viales con alcohol de 70° para su posterior estudio, si bien, en cada captura se apartaban unos pocos ejemplares de ambos sexos que bien eran conservados en alcohol absoluto para realizar con ellos análisis moleculares,

o bien eran enviados vivos en contenedores refrigerados para realizar después con ellos un estudio cromosómico.

Para las identificaciones se han observado con microscopio estereoscópico los caracteres morfológicos externos más usuales en la diagnosis de las especies, como son la longitud y la anchura corporal, la estriación, las antenas, los protarsos, la quilla mesoventral, el segmento genital de los machos y el octavo uroventrito de las hembras; también se ha examinado el edeago de los machos y el complejo espermatecal de las hembras. Estas dos últimas estructuras después de extraídas se han sumergido en una solución acuosa de KOH al 10% durante seis horas, para ser a continuación pasadas por una serie alcohólica (60°–96°) para su deshidratación durante unos 15 minutos y por último por un baño de Xilol durante unas 12 horas. Finalizados estos procesos las estructuras se han incluido en "Bálsamo del Canadá" sobre una plaquita rectangular plástica de acetato transparente que se va a conservar inserta en el mismo alfiler que el ejemplar al que pertenece, el cual también irá montado sobre una cartulina rectangular. Las fotografías de los «habitus» se han hecho con un microscopio estereoscópico Olympus SZX16; el edeago de los machos, octavo uroventrito y complejo espermatecal de las hembras con un microscopio de transmisión Olympus CH; en ambos casos se ha usado una cámara Olympus C5060WZ; las series de fotografías se han montado con el programa CombineZP y posteriormente han sido procesadas con Adobe Photoshop CS. Las observaciones generales de SEM se llevaron a cabo con un equipo Philips XL20 con un voltaje de aceleración de 15 kv.

En los táxones nuevos descritos en este artículo, todas las mediciones de la longitud del cuerpo se han realizado desde el borde anterior del pronoto hasta el ápice de los élitros.

Para los estudios moleculares de ejemplares capturados y conservados en frío en etanol al 96% se obtuvo el ADN mediante una extracción con fenol-cloroformo o mediante kits comerciales. Se han amplificado 5 fragmentos incluyendo 7 genes, 5 mitocondriales (extremo 3' de la citocromo oxidasa 1 (*cox1*), un fragmento continuo incluyendo el extremo 3' del gen ribosomal grande (16S), el tRNA de transferencia de la Leucina, y el extremo 5' de la NAD dehidrogenasa 1 (*rrnL-trnL-nad1*), y un fragmento interno del gen citocromo oxidasa (*cob*) y 2 nucleares (extremo 5' del gen ribosomal 18S (*SSU*) y un fragmento interno del gen ribosomal 28S (*LSU*)). Para detalles sobre los cebadores utilizados y las condiciones de la reacción de PCR ver Ribera et al. (2010).

La secuencia de los genes con variación en la longitud se ha alineado por separado utilizando el programa MAFFT v6 y el algoritmo Q-INS-i, que tiene en cuenta la estructura secundaria de los genes ribosomales (Kato & Toh, 2008). Las secuencias concatenadas se han analizado mediante algoritmos aproximados de máxima verosimilitud (ML) (RAxML v.7, Stamatakis et al., 2008), utilizando una partición por genes y un modelo evolutivo GTR+G estimado

para cada partición independientemente. Dado el bajo número de secuencias, y para no sobreparametrizar los modelos evolutivos, el fragmento continuo *rrnL-trnL-nad1* se ha considerado una sola partición, al igual que los dos genes ribosomales nucleares (*SSU-LSU*). Se ha elegido la mejor topología de entre 100 replicas (de acuerdo a su ML), y el soporte de los nodos se ha calculado con 1.000 réplicas de bootstrap, utilizando algoritmos aproximados (Stamatakis et al., 2008). Se han utilizado como grupos externos parte de las secuencias publicadas en Ribera et al. (2010) a las que se han añadido 42 secuencias obtenidas para este estudio de especies de *Cantabrogeus* o de grupos próximos (tabla 6, número de acceso de GenBank HE663494–HE663535); estas se han escogido por su presumible proximidad basada en caracteres morfológicos o en su distribución en zonas próximas, así como en los resultados preliminares inéditos de una filogenia de la serie filética *Quaestus* (Ribera et al., en preparación). El árbol se ha enraizado en el género *Breuilites*, de acuerdo con los resultados de Ribera et al. (2010).

Abreviaciones: CAC. Col. A. Casale (Italia, Sassari); CAF. Col. A. Faille (Francia, París); CCB. Col. C. Bourdeau (Francia, Rebique); CED. Col. E. Dupré (Francia, Tarnos); CJF. Col. J. Fresneda (España, Llesp); CJMS. Col. J. M. Salgado (España, Vigo); CPMG. Col. P. M. Giachino (Italia, Torino); CRM. Col. R. Monguzzi (Italia, Milán); CZULE. Colección de Zoología de la Universidad de León (España, León); BMNH. Natural History Museum (UK, Londres); IBE. Institut de Biologia Evolutiva (España, Barcelona); MCNB. Museu de Ciències Naturals, Zoologia (España, Barcelona); MHNG. Muséum d'Histoire Naturelle (Suiza, Genève); MNCN. Museo Nacional de Ciencias Naturales (España, Madrid); MNHNP. Muséum National d'Histoire Naturelle (Francia, París); MRCN. Museo de Ciencias Naturales de Álava (España, Vitoria). En los apartados de "material estudiado" y "series típicas" se utilizarán los acrónimos anteriormente señalados para designar a las instituciones o colecciones particulares en las que estará depositado el material entomológico.

Estudio taxonómico

Género *Cantabrogeus* Salgado, 2000

Cantabrogeus Salgado, 2000: 52

Especie tipo

Speocharis luquei Salgado, 1993

Breve descripción

Todos los representantes de este género tienen la talla comprendida entre 1,98 y 2,50 mm (fig. 1). El cuerpo es ovoide, moderadamente convexo y está cubierto dorsalmente por una pubescencia amarillenta que es corta, fina, tumbada y no muy densa (fig. 6). La coloración es uniformemente marrón rojiza brillante, con las antenas y patas en general más claras. Son anoftalmos y sin alas metatorácicas. Todos los artejos

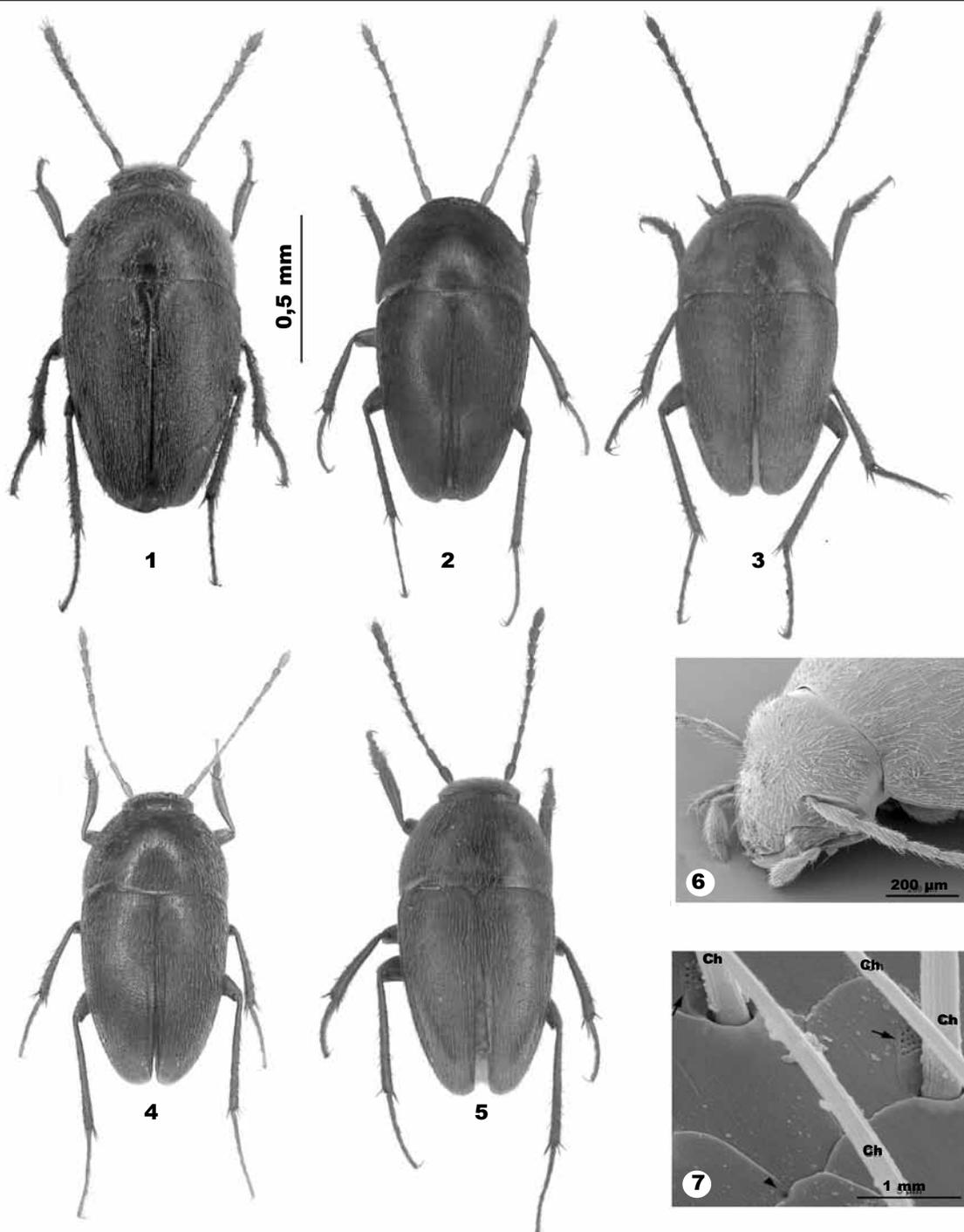
antenales son claramente más largos que anchos, siendo el 2º el más largo de todos (fig. 7). El pronoto es transversal y la zona posterior tan ancha o ligeramente más estrecha que la zona basal de los élitros. Los élitros muestran la zona apical redondeada y ambos se unen muy débilmente en la sutura elitral, y por ello, casi siempre se presentan separados; la estría sutural es larga, arqueada hacia la zona media y bien visible; la escultura elitral está formada por un reticulado uniforme de estrías muy finas y poco profundas. La quilla mesoventral es larga y elevada, con el vértice anterior redondeado, el ángulo poco obtuso, casi recto, y la apófisis posterior que alcanza el metaventrito; además, el borde ventral es estrecho, recto, sin denticiones y sin un surco definido; esta quilla pertenece al grupo 2C (Salgado, 1996). Los protarsos del macho están dilatados y el grado de ensanchamiento depende de las especies, siendo el primer artejo más largo que ancho. En las hembras los protarsos siempre son gráciles y de cuatro artejos; en ellas, la espina ventral del octavo uroventrito (sexto visible) es corta, estrecha y algo curvada en la zona apical (ver Salgado et al., 2008).

Genitalia masculina. El edeago en visión lateral (figs. 14, 15) está suavemente curvado con la zona apical afilada y más fuertemente curvada hacia la cara ventral, mientras que en visión dorsal (figs. 8, 10) la zona apical se observa poco afilada, describe un arco o parece ser roma. Los estilos laterales del tegmen no son gruesos; ambos finalizan en una maza poco dilatada que en general es oblonga, y en ella se insertan tres sedas que son bastante largas. Sin duda, la estructura más representativa de las especies de este género es una pieza alargada y bien esclerotizada que se observa a lo largo de la zona media-apical del saco interno y que tiene la forma de verticilo; además, el saco interno (figs. 17, 18) encierra unas piezas basales dentadas o espinosas, más o menos desarrolladas dependiendo de la especie, y un estilete corto que es fino en la zona anterior y algo dilatado en la zona basal.

Genitalia femenina. La espermateca (figs. 21, 22) es pequeña, con el lóbulo basal más desarrollado que el apical, que es esférico; ambos están bien esclerotizados, y entre ellos se observa un corto conducto de unión que es membranoso. El conducto espermático es delgado y no muy largo, unas tres o cuatro veces la longitud de la espermateca, y se presenta algo más ensanchado en una corta zona anterior, la cual se une con la espermateca y también en ella desemboca la glándula espermática que en general es visible (ver Salgado et al., 2008).

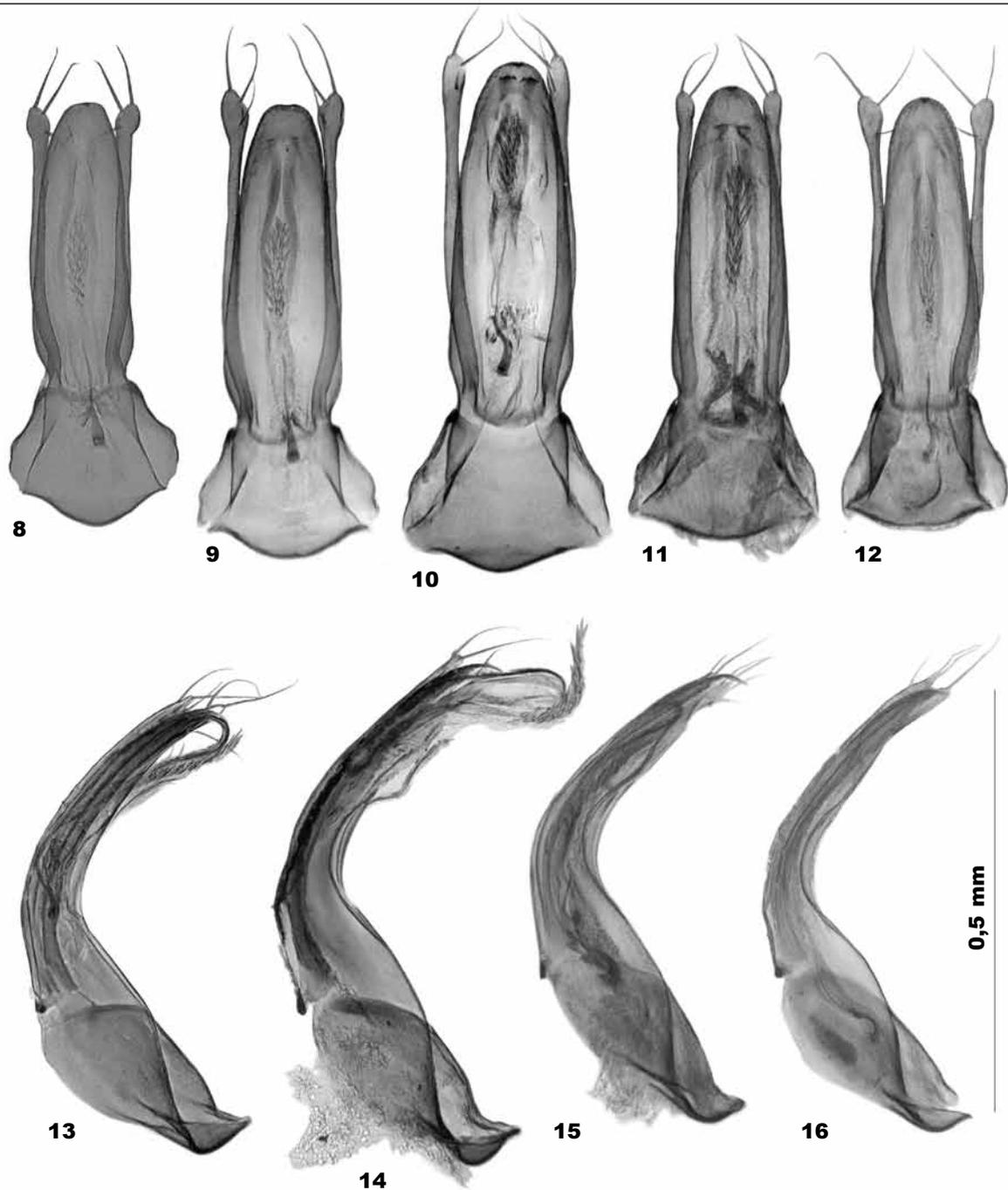
Comentarios

Cantabrogeus es un género morfológicamente bien aislado de los otros Leptodirini hipogeos del carst cantábrico, que tradicionalmente se ha incluido en el grupo de los "supraflagelados" de Jeannel (1955), al encerrar en la zona basal del saco interno del edeago un estilete y grupos de espinas diferenciadas. Posee un número diploide de 22 cromosomas (Angus et al., en prensa). Salgado (2000) incluyó este género en la "serie filética *Quaestus*" al presentar las siguien-



Figs. 1–7. Habitus de: 1. *Cantabrogeus antimachus* sp. n. ♀, cueva de Covallarco; 2. *C. cultellus* sp. n. ♂, cueva de la Matorra IV; 3. *C. fresnedai* sp. n. ♂, cueva de La Peña Caborco; 4. *C. luquei* ♂, cueva del Encinar; 5. *C. nadali* ♂, cueva de Cayuela. *Cantabrogeus luquei*, cueva del Encinar, imágenes de SEM: 6. Cabeza y pronoto en visión lateral; 7. Superficie antenal con grupos de poros (flechas) asociados a *Sensillum chaeticum* (Ch).

Figs. 1–7. Habitus of: 1. *Cantabrogeus antimachus* n. sp. n. ♀, Cave of Covallarco; 2. *C. cultellus* n. sp. ♂, Cave of Matorra IV; 3. *C. fresnedai* n. sp. n. ♂, Cave of La Peña Caborco; 4. *C. luquei* ♂, Cave of Encinar; 5. *C. nadali* ♂, Cave of Cayuela. *Cantabrogeus luquei*, Cave of Encinar, SEM images: 6. Head and pronotum in lateral view; 7. Antennal surface with groups of pores (arrows) associated with *Sensillum chaeticum* (Ch).



Figs. 8–16. 8. Edeagos en visión dorsal y lateral de: 8. *Cantabrogeus cultellus* sp. n., cueva de la Matorra IV; 9, 13. Cueva de Los Moros; 10, 14. *C. fresnedai* sp. n., cueva de La Peña Caborco; 11, 15. *C. luquei*, cueva del Encinar; 12, 16. *C. nadali*, cueva de Cayuela.

Figs. 8–16. Aedeagus in dorsal and lateral view of: 8. *Cantabrogeus cultellus* n. sp., Cave of Matorra IV; 9, 13. Cave of Los Moros; 10, 14. *C. fresnedai* n. sp., Cave of La Peña Caborco; 11, 15. *C. luquei*, Cave of Encinar; 12, 16. *C. nadali*, Cave of Cayuela.

tes características: un manifiesto estilete en el saco interno del edeago, tres sedas en la maza apical de los estilos laterales del tegmen, la forma de la quilla

mesoventral y la estructura general del complejo espermático; además, señalaba como otras estructuras básicas de diferenciación para constituir un género

Clave de identificación de las especies del género *Cantabrogeus* Salgado, 2000.

Identification key of species of Cantabrogeus Salgado, 2000.

- | | | |
|---|--|-----------------------------|
| 1 | Hembras con la espina ventral del octavo uroventrito de las hembras larga, medida desde la base es al menos cuatro veces más larga que ancha (fig. 26).
Antenómeros 4° a 6° de longitud igual | <i>C. antimachus</i> sp. n. |
| | Ejemplares macho, o si sólo hembras, con la espina ventral del octavo uroventrito de las hembras más corta y en general más gruesa, medida desde la base es menos de tres veces más larga que ancha (figs. 27, 30).
Antenómeros 4° a 6° de longitud desigual (excepto <i>C. nadali</i> que también los tiene iguales, pero se diferencia de <i>C. antimachus</i> al presentar el artejo 3° tan largo como el 7°) | 2 |
| 2 | Primer tarsómero de los protarsos del macho tan ancho o algo más estrecho que la zona de máxima anchura de las protibias. Estilos laterales del edeago algo más cortos que el lóbulo medio (figs. 10, 11) | 3 |
| | Primer tarsómero de los protarsos del macho más ancho que la zona de máxima anchura de las protibias.
Estilos laterales del edeago tan largos o algo más largos que el lóbulo medio (figs. 8, 9, 12) | 4 |
| 3 | Antenas con el 8° artejo dos veces más largo que ancho; artejo 7° tan largo como el 9°; artejo 4° algo más corto que cada uno de los artejos 3°, 5° y 6°. Lóbulo medio fuertemente curvado (fig. 15), en visión lateral. Estilete del saco interno del edeago más robusto (fig. 11), con la zona basal más dilatada. Piezas esclerotizadas del saco interno (fig. 18) a ambos lados de la base del estilete forman robustas placas dentadas y curvadas; también es robusta la pieza verticilada. Lóbulo basal de la espermateca alargado (fig. 24), ligeramente arqueado | <i>C. luquei</i> |
| | Antenas con el 8° artejo vez y media más largo que ancho; artejo 7° algo más largo que el 9°; artejo 3° igual al 5° y el 4° al 6°. Lóbulo medio en curvatura más regular (14), en visión lateral. Estilete del saco interno del edeago más grácil (fig. 10), con la zona basal menos dilatada. Piezas esclerotizadas del saco interno a ambos lados de la base del estilete no forman placas, sólo se observan dientes poco robustos; también la pieza verticilada es poco robusta. Lóbulo basal de la espermateca más corto (fig. 23) y más curvado | <i>C. fresnedai</i> sp. n. |
| 4 | Artejos antenales 4° al 6° de longitudes algo diferentes, siendo el 4° el más corto; artejo 3° más corto que el 7°, y éste igual al 9°; artejo 8° casi dos veces más largo que ancho. Estilete más largo y la maza basal más gruesa (figs. 8, 9). Poros de inserción de las dos sedas apicales más próximos entre sí que el poro de la seda inferior (fig. 13). Zona apical de la estructura verticilada del saco interno más ensanchada (fig. 17) | <i>C. cultellus</i> sp. n. |
| | Artejos antenales 4° al 6° iguales; artejo 3° tan largo como el 7°, y éste algo más largo que el 9°; artejo 8° una vez y media más largo que ancho. Estilete más corto y la maza basal más grácil (fig. 12). Poros de inserción de las tres sedas equidistantes (fig. 16). Zona apical de la estructura verticilada del saco interno no ensanchada | <i>C. nadali</i> |

Tabla 1. Medidas de los artejos antenales de *Cantabrogeus antimachus* sp. n., holotipo, hembra: L. Longitud; A. Anchura (50 unidades equivalen a 0,65 mm).

Table 1. Measurement of the antennomeres of *Cantabrogeus antimachus* n. sp., holotype, female: L. Length; A. Width (50 units equal 0.65 mm).

	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	8°	9°	10°	11°
L	10,0	11,5	6,2	6,0	6,0	6,0	8,2	5,1	7,5	7,2	9,8
A	4,0	3,2	2,0	2,0	2,0	2,0	3,8	3,4	3,8	3,8	4,2

independiente: las singulares piezas esclerotizadas del saco interno, sobre todo la estructura verticilada; el borde ventral de la quilla mesoventral, estrecho, recto y sin foseta; y el 2° artejo de las antenas más largo que el resto.

Cantabrogeus antimachus Salgado & Luque, sp. n. (figs. 1, 19, 20, 26)

Localidad típica

España, Cantabria, Carcabal–Merilla, T. M. de San Roque de Riomiera, cueva de Covallarco, (acceso principal), ED50–UTM: 30TVN4052289764, 400 m.

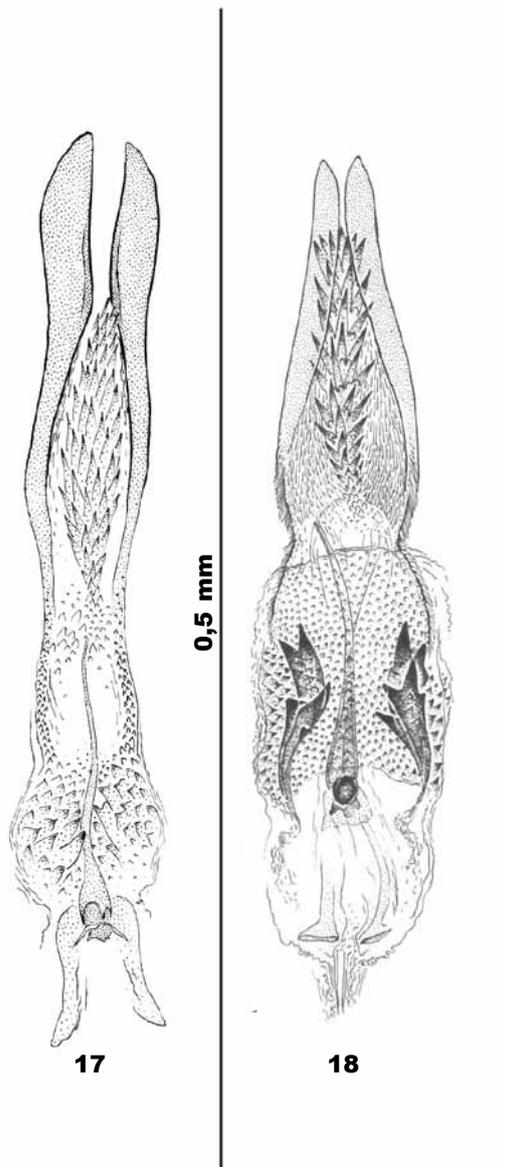
Serie tipo

Holotipo: España: ♀, Cantabria, Carcabal–Merilla, San Roque de Riomiera, cueva de Covallarco, 18 X 2003, C. G. Luque leg. (CZULE).

Paratipos (todos de la misma localidad): 2ª entrada (ED50–UTM: 30TVN4052289764, 400 m): 4 ♀♀, con los mismos datos que el holotipo; 1 ♀, 15 XI 2003, C. G. Luque leg.; 1 ♀, 11 IX 2004, C. G. Luque leg.; 4 ♀♀, 1 V 2007, J. M. Salgado y D. Rodríguez leg.; 1 ♀, 1 V 2009, C. G. Luque y L. Labrada leg. 1ª entrada (ED50–UTM: 30TVN4043589730, 385 m): 9 ♀, 1 V 2009, C. G. Luque y L. Labrada. 3ª entrada (ED50–UTM: 30TVN4058789790, 420 m): 4 ♀♀, 24 V 2008, C. G. Luque y L. Labrada leg. (dos ejemplares utilizados para extracción de ADN, vouchers IBE–AC84 y IBE–AC85); 2 ♀♀, 26 VII 2008, C. G. Luque y L. Labrada leg.; 13 ♀♀, 28 III 2009, C. G. Luque y L. Labrada leg.; 12 ♀♀, 18 IV 2009, C. G. Luque y L. Labrada leg.; 3 ♀♀, 1 V 2009, C. G. Luque y L. Labrada leg.; 11 ♀♀, 23 V 2009, C. G. Luque y L. Labrada leg.; 13 ♀♀, 6 VI 2009, C. G. Luque y L. Labrada leg. (un ejemplar utilizado para extracción de ADN, voucher IBE–RA34); 24 ♀♀, 11 VII 2009, C. G. Luque y L. Labrada leg.; 13 ♀♀, 12 VIII 2009, C. G. Luque y J. M. Salgado leg.; 53 ♀♀, 26 IX 2009, C. G. Luque y E. Muñoz leg.; 14 ♀♀, 12 XII 2009, C. G. Luque y L. Labrada leg. (7 ejemplares para el estudio cromosómico en el BMNH). Depositados en los archivos entomológicos de los autores y en BMNH, CPMG, MCNB, MNCN, MRCN, IBE y CZULE.

Descripción del holotipo (♀):

La longitud del cuerpo es 2,37 mm y la anchura 1,22 mm (fig. 1). La coloración es marrón rojiza, con los últimos artejos de las antenas y los tarsos algo más claros. El punteado de la cabeza es casi imperceptible. Las antenas son bastante largas (1,20 m), llegando a alcanzar la mitad de la longitud del cuerpo; presentan los artejos de aspecto grácil y en general cilíndricos, siendo el 2° el más largo de todos, los artejos 4° al 6° son iguales, y el 7° es más largo que el 3° y también poco más largo que el 9° (tabla 1). El pronoto es claramente transverso al ser 1,82 veces más ancho que largo; el punteado es denso y muy fino; los lados están regularmente arqueados y la máxima anchura se sitúa hacia el tercio superior, siendo la base casi tan ancha como la zona anterior de los élitros; los vértices posteriores son poco afilados, teniendo los ángulos menos de 90°. Los élitros son 1,41 veces más largos que anchos, tienen la máxima anchura hacia el cuarto anterior y son algo más anchos que el pronoto; los bordes se presentan regularmente arqueados hasta las zonas apicales, las cuales describen arcos poco estrechados; la estría sutural está bien marcada y carecen de estriolas transversas; por último, los dos élitros están poco unidos en la sutura y casi siempre están separados. La quilla mesoventral es elevada y larga, con las características propias del género. Las patas son gráciles, y como es normal en las hembras de este grupo los protarsos son tetrámeros y no dilatados; el oniquio es algo más largo que los tarsómeros segundo y tercero. El octavo uroventrito es alargado, de bordes ligeramente arqueados y la zona apical en arco estrecho y muy redondeado; la espina ventral es fina, algo curvada y larga (fig. 26). El complejo espermatecal presenta los dos lóbulos bien esclerotizados y de diámetros similares, siendo el lóbulo apical esférico y el basal más alargado; el conducto de unión es más estrecho, membranoso y más corto que el diámetro del lóbulo apical; el conducto espermático es fino y corto, unos dos veces y media la longitud de la espermateca; éste muestra una corta zona anterior algo más ensanchada que se une a la zona posterior de la espermateca y poco después desemboca el conducto de la glándula espermática, siendo esta glándula sacciforme, en general mal definida (figs. 19, 20).



Figs. 17–18. 17. Saco interno del edeago en visión dorsal de: 17. *Cantabrogeus cultellus* sp. n., cueva de la Matorra IV; 18. *C. luquei*, cueva del Encinar.

Figs. 17–18. *Endophallus* (= *internal sac of aedeagus*) in dorsal view of: 17. *Cantabrogeus cultellus* n. sp., cave of Matorra IV; 18. *C. luquei*, cave of Encinar.

Variabilidad

La quilla mesoventral presenta el borde ventral liso y estrecho, si bien en algunos especímenes al estar algo ensanchada la zona media se llega a observar una corta y muy poco profunda hendidura. También afecta al tamaño. La longitud de los paratipos se encuentra entre 2,35 y 2,48 mm, y su anchura entre 1,20 y 1,26 mm.

Etimología

El nombre específico *antimachus* quiere destacar la característica más relevante de esta especie, la ausencia total de machos.

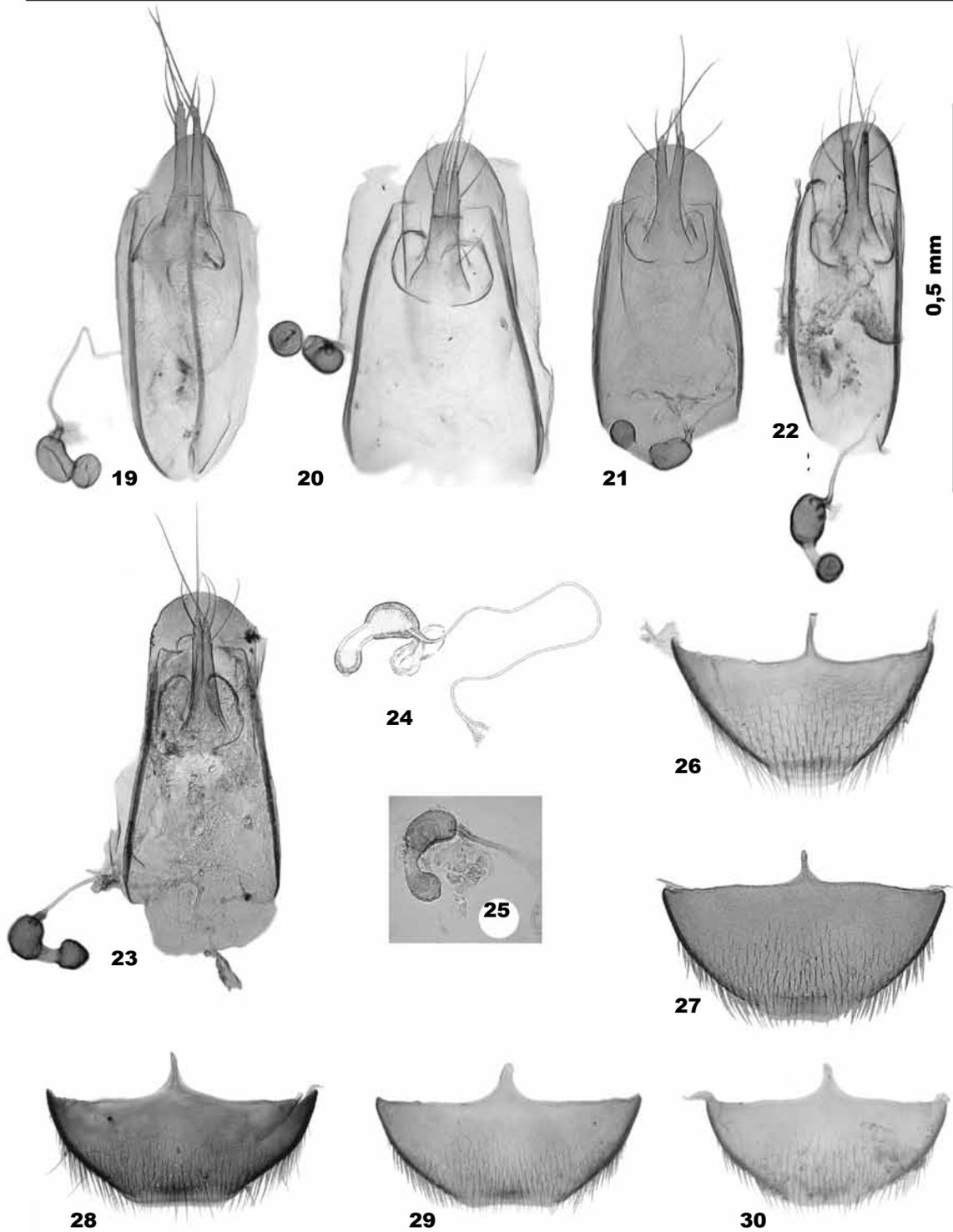
Discusión

Los ejemplares de esta especie muestran todas las características propias del género *Cantabrogeus*. La especie más semejante en cuanto a rasgos morfológicos es *C. nadali*, la cual es también la especie más próxima geográficamente; sin embargo, la especie más afín filogenéticamente es *C. cultellus*. En relación con ambas especies, las diferencias con *C. nadali* deben ser observadas en la talla y en la anchura del cuerpo que son mayores en *C. antimachus* sp. n., además de otras pequeñas diferencias que existen entre los artejos antenales 3° y 7°, en el octavo uroventrito y en la espermateca. En cuanto a *C. cultellus* sp. n., también se observan diferencias en la relación de los artejos antenales, sobre todo entre los artejos 4° a 6° y 7° y 8°, además la espina ventral del octavo uroventrito es más larga y delgada, el lóbulo basal del espermateca es menos rectangular y el conducto espermático algo más largo.

Sin duda, la razón principal para establecer este nuevo taxon se debe a que es el único representante hipogeo de la familia Leiodidae que es partenogénico. Esta afirmación se ha podido ratificar después de realizar numerosos muestreos, sin lograr la captura de machos en las diferentes trampas y en las diferentes zonas de la cueva (o de otras cuevas de los alrededores) en todas las estaciones del año y a lo largo de varios años. Hoy día se ha corroborado esta observación al estudiar la dotación cromosómica: presentan un número triploide de 33 cromosomas, en lugar de un número diploide de 22 cromosomas (20 + Xy (♂), 20 + XX (♀)) como en *C. luquei* y otras especies estudiadas del grupo de los «supraflagelados» (Angus et al., en prensa). Por otra parte, habría que añadir a lo ya señalado, la existencia de un claro aislamiento geográfico en los ejemplares de esta especie triploide (con una población compuesta en su totalidad por hembras partenogénicas) al localizarse únicamente en un área muy reducida que está ligada a los primeros metros de las tres entradas de la cueva con características de oscuridad y elevada humedad. También el análisis filogenético realizado permite señalar la independencia de esta especie.

Distribución geográfica y ecología

La nueva especie, como ya se ha indicado, se ha localizado hasta el presente sólo en la cueva de Covallarco, de unos 2 km de longitud y enclavada al sur del macizo de Las Enguinzas (fig. 31). El aire de la cavidad se encuentra saturado de vapor de agua o está próximo a la saturación y la temperatura se encuentra entre 9 y 12°C. La cavidad se desarrolla en un área de poco más de 6 hectáreas. Se localiza en un afloramiento de rocas calizas del Aptiense (Cretácico inferior) que está claramente aislado, rodeado de materiales no carbonatados y



Figs. 19–30. Segmento genital, espermateca y octavo uroventrito de la hembra de: 19, 20, 26. *Cantabrogeus antimachus* sp. n., cueva de Covallarco; 21, 27. *C. cultellus* sp. n., cueva de la Matorra IV; 22. Cueva de los Moros; 23, 28. *C. fresnedai* sp. n., cueva de La Peña Caborco; 24, 29. *C. luquei*, cueva del Encinar; 25, 30. *C. nadali*, cueva de Cayuela.

Figs. 19–30. Genital segment, spermatheca and eighth uroventrite of the female of: 19, 20, 26. Female of *Cantabrogeus antimachus* n. sp., Cave of Covallarco; 21, 27. *C. cultellus* n. sp., Cave of Matorra IV; 22. Cave of Moros; 23, 28. *C. fresnedai* n. sp., Cave of La Peña Caborco; 24, 29. *C. luquei*, Cave of Encinar; 25, 30. *C. nadali*, Cave of Cayuela.

compartimentado a su vez por una serie de fallas (fig. 31). La población de *C. antimachus* sp. n. se concentra en la 3ª entrada de Covallarco, una fractura vertical de dimensiones uniformes y seis metros de profundidad. Las capturas se realizaron desde los primeros metros hasta las zonas más profundas de la cavidad. Los ejemplares se encontraron alimentándose de materia orgánica vegetal o animal descompuesta y también de las raicillas enterradas, pero sobre todo de los micelios (y de otras partes como el carpóforo y el himenio) de hongos asociados de una especie introducida, *Peziza domiciliana*. En estas circunstancias se efectuaron la mayoría de las capturas con un total de 144 ejemplares. Por el contrario, en la primera entrada tan sólo fue posible la captura de 9 ejemplares, y en la segunda entrada se localizaron un total de 12 ejemplares; esta última zona sirve de refugio a una pequeña colonia de murciélagos de la especie *Rhinolophus euryale*. La biocenosis en la que se integra esta especie cuenta con diversos elementos troglobios, entre ellos, y pertenecientes también a los Leptodirini cantábricos, destacan tres especies: *Quaestus (Quaesticulus) adnexus* (Schaufuss, 1861), *Q. (Q.) minos* (Jeannel, 1909) y *Q. (Q.) sharpi bolivari* (Jeannel, 1913), ésta última muy abundante en diferentes sectores de la cavidad.

Cantabrogeus cultellus Salgado & Luque, sp. n. (figs. 2, 8, 9, 13, 17, 21, 22, 27)

Localidad típica

España, Cantabria, Solares, T. M. de Medio Cudeyo, cueva de la Matorra IV, ED50-UTM: 30TVP4016503440, 60 m.

Serie tipo

Holotipo: España: ♂, Cantabria, Solares, T. M. de Medio Cudeyo, cueva de la Matorra IV, 23 VIII 2008, C.G. Luque y L. Labrada leg. (en CZULE).

Paratipos: 10 ♂♂ y 11 ♀♀ (misma localidad y mismos datos que el holotipo) (un ejemplar utilizado para extracción de ADN, voucher IBE-AC83), cueva de la Matorra IV: 3 ♂♂ y 5 ♀♀, 25 X 2008, C. G. Luque leg.; 23 ♂♂ y 35 ♀♀, 15 XI 2008, C. G. Luque y J. M. Salgado leg., cueva de la Matorra I (Solares, T. M. de Medio Cudeyo, ED50-UTM: 30TVP4012003400, 64 m): 12 ♂♂ y 14 ♀♀, 23 VIII 2008, y 12 ♂♂ y 15 ♀♀, 25 X 2008, C.G. Luque leg., cueva de Los Moros (San Salvador, T. M. de Medio Cudeyo, ED50-UTM: 30TVP3537004970, 20 m): 3 ♂♂ y 3 ♀♀, 4 X 2003, C. G. Luque; 40 ♂♂ y 30 ♀♀, 28 VII 2004, J. M. Salgado y D. Rodríguez leg.; 7 ♂♂ y 13 ♀♀, 4 IX 2004, C. G. Luque y J. M. Salgado leg.; 23 ♂♂ y 35 ♀♀, 21 XI 2008, C. G. Luque y L. Labrada leg., cueva El Mato (San Salvador, Medio Cudeyo, ED50-UTM: 30TVP3537204927, 15 m): 8 ♂♂ y 8 ♀♀, 21 XI 2008, C. G. Luque y L. Labrada leg. (un ejemplar utilizado para extracción de ADN, voucher IBE-AF119); cueva de la Raposa (Pámanes, T. M. de Liérganes, Cantabria, ED50-UTM: 30TVP3764501156, 100 m): 3 ♂♂ y 6 ♀♀,

26 VII 2008, C. G. Luque y L. Labrada leg.; 3 ♂♂ y 7 ♀♀, 15 XI 2008, C. G. Luque y J. M. Salgado leg. Depositados en los archivos entomológicos de los autores y en CPMG, MCNB, MNCN, MRCN, IBE y CZULE.

Descripción del holotipo (♂)

La longitud es 2,02 mm y la anchura 1,03 mm. La forma general del cuerpo es oval alargada (fig. 2). Aunque es despigmentado, la superficie corporal manifiesta una coloración rojiza, con una tonalidad algo más oscura en los imagos más maduros. La quilla occipital está ausente en la cabeza, y en ésta el punteado es fino, muy superficial y denso. Las antenas son gráciles y bastante largas (1,40 mm), sobrepasando claramente la mitad de la longitud del cuerpo; los artejos son todos más largos que anchos y de aspecto cilíndrico, En ellas, el artejo 2º es el más largo de todos, los artejos 7º y 9º son iguales y el 3º es algo más largo que cada uno de los artejos 4º a 6º, los cuales son de longitud muy similar (tabla 2). El pronoto es transversal al ser 1,66 veces más ancho que largo, siendo casi tan ancho como los élitros; muestra la máxima anchura hacia el tercio basal; los lados están regularmente arqueados en la mitad anterior, mientras que en la mitad posterior son algo más rectos y subparalelos; los vértices posteriores están poco afilados y los ángulos son ligeramente obtusos; el punteado es fino, poco marcado y denso. Los élitros son 1,48 veces más largos que anchos y algo convexos; los márgenes describen una curva regular hasta la zona distal, donde los ápices forman arcos poco afilados; la estría sutural está bien marcada en todo el élitro y se arquea ligeramente hacia la zona media. Los élitros, en general, están desligados en la sutura elitral; el punteado es poco profundo, difuso y sin estriación transversa. Las patas son gráciles y bastante largas, con las mesotibias ligeramente arqueadas y espinosas, siendo rectas las metatibias; los protarsos son pentámeros, con los cuatro primeros tarsómeros moderadamente dilatados, siendo del segundo al cuarto acorazonados, mientras que el primero es algo más ancho que la zona de máxima anchura de la protibia (relación = 1,17) y también es más largo que ancho (relación = 1,23); el oniquio es casi tan largo como los tarsómeros segundo a cuarto. La quilla mesoventral presenta el borde anterior arqueado, con el vértice ampliamente redondeado y el ángulo obtuso; el borde ventral es recto, estrecho y largo, al alcanzar la apófisis el metaventrito (ver fig. 95 G en Salgado et al., 2008). El edeago es largo (0,46 mm). En visión dorsal, el lóbulo medio presenta la máxima anchura hacia la mitad, luego se va estrechando de forma gradual hasta el ápice, el cual describe un arco redondeado (figs. 8, 9); en visión lateral, muestra una curvatura regular que forma hacia la mitad un ángulo obtuso, y el ápice es muy estrecho, afilado y fuertemente curvado hacia la cara ventral (fig. 13). La lámina ventral del tegmen está bien desarrollada, y es más ancha y tan larga como la lámina basal del lóbulo medio. Los estilos laterales son bastante gráciles y de anchura igual en toda su longitud, excepto en la zona de la maza,

Tabla 2. Medidas de los artejos antenales de *Cantabrogeus cultellus* sp. n., holotipo: L. Longitud; A. Anchura (50 unidades equivalen a 0,65 mm).

Table 2. Measurement of the antennomeres of *Cantabrogeus cultellus* n. sp., holotype: L. Length; A. Width (50 units equal 0.65 mm).

	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	8°	9°	10°	11°
Macho											
L	10,7	12,4	8,5	6,8	7,2	7,0	9,3	5,9	9,3	8,7	10,5
A	3,8	3,0	2,0	2,0	2,0	2,0	4,0	2,8	4,0	4,0	4,0
Hembra											
L	10,2	11,8	7,6	6,3	6,7	6,5	7,9	5,4	7,9	7,6	9,7
A	3,7	2,8	2,0	2,0	2,0	2,0	3,8	2,8	3,8	3,8	4,0

la cual es oblongo–alargada, y en ella se insertan tres largas sedas, estando los poros de inserción de las dos sedas apicales más próximos entre sí que el poro de la seda inferior; además, los estilos tienen la misma curvatura que el lóbulo medio y son tan largos como él. El saco interno tiene las dos regiones características del linaje "*Quaestus*" (figs. 17, 18) (Dupré, 1992; Salgado, 2000; Salgado et al., 2008) o del clado cantábrico en sentido amplio de Ribera et al. (2010). Por tanto, en la región apical se observan bien definidas las dos bandas de refuerzo, que alcanzan la mitad del saco, y la alargada pieza verticilada característica del género; en la región basal se puede ver un flagelo dilatado en la base y luego filiforme, más bien corto, que casi alcanza la zona media del saco; en esta última región y a ambos lados de la base del flagelo existen unos dientes agrupados que no forman una placa y dos estructuras membranosas, no bien definidas, en "U" invertida (fig. 17).

Diagnos de la hembra

Las hembras, en general, son semejantes a los machos en la morfología corporal externa, no obstante suelen ser algo más grandes y más anchas. Sin duda, el dimorfismo sexual más destacado se observa en los protarsos, que son tetrámeros y gráciles en las hembras, y también en las antenas que se presentan normalmente más cortas y de artejos proporcionalmente más gruesos (tabla 2).

Las características específicas más relevantes deben ser observadas en el octavo uroventrito y en el complejo espermatecal. Respecto al primero, tiene las zonas laterales y la apical arqueadas y la espina ventral muy corta, estrecha, afilada y poco curvada (fig. 27). En cuanto al complejo espermatecal, la espermateca es del "tipo 1" *sensu* Perreau (1989), con los dos lóbulos bien diferenciados, estando el basal algo más desarrollado y de forma más alargada que el apical que es esférico; el conducto de unión

es hialino, estrecho y tan largo como el lóbulo apical; el conducto espermático es fino y corto, unas dos veces la longitud de la espermateca; este conducto muestra una corta zona anterior más ensanchada que se une a la espermateca y un poco más atrás desemboca el conducto de la glándula espermática (figs. 21, 22).

Variabilidad

Machos, longitud del cuerpo: 1,98–2,10 mm; anchura: 1,02–1,06 mm. Los artejos de las antenas son todos más largos que anchos y de aspecto cilíndrico, si bien en algunos se observa algo más dilatada la zona apical. Hembras, longitud del cuerpo: 2,05–2,18 mm; anchura: 1,03–1,08 mm. También hay que señalar que pueden ser observados pequeños grados de variabilidad en algunos caracteres entre los ejemplares de las cuevas de Los Moros y El Mato, en San Salvador, y los ejemplares que viven en las cuevas de la Matorra y la Raposa, en Solares y Pámanes respectivamente. Las pequeñas diferencias estarían en el artejo 5° que es más corto que el 6°, en las zonas posteriores de los bordes laterales del pronoto que son algo más arqueadas y en los protarsos que son un poco más dilatados en los ejemplares de las cuevas de Los Moros y El Mato.

Etimología

El nombre específico deriva de *cultellum* = Cudeyo, y se refiere al término municipal de Medio Cudeyo, en el que han sido capturados la gran mayoría de los ejemplares de esta especie.

Discusión

La especie más parecida de acuerdo a las características morfológicas y genitales masculina y femenina es *C. nadali*; ahora bien, y como ya se indicó en un apartado anterior, la más afín filogenéticamente es *C. antimachus* sp. n. Las diferencias más significativas con *C. nadali* deben ser observadas en los protarsos

de los machos más estrechos y en el estilete del saco interno del edeago algo más largo con la zona basal más mazuda en este nuevo taxon; otros caracteres menos relevantes, aunque interesantes a la hora de diferenciar ambos táxones, se presentan en las antenas, que en general son algo más largas, y en los bordes basales del pronoto más rectos. Pero sin duda, la mayor evidencia para la independencia de estas tres especies la proporcionan, por un lado la clara separación geográfica y por otro el estudio que se ha realizado del análisis filogenético.

Distribución geográfica y ecología

La nueva especie se ha localizado en cinco cuevas y es la que presenta una mayor área de distribución de todo el género (fig. 31). Está presente en tres áreas alejadas entre sí que están situadas entre los núcleos de población de San Salvador y Solares, en Medio Cudeyo, y de Pámanes, en Liérganes; todas ellas en las estribaciones del Parque Natural del Macizo de Peña Cabarga y situadas en su extremo más oriental.

Las cuevas de la Matorra, cada una de unos 10 m de longitud, se localizan en un pequeño cueto homónimo cuyo relieve carbonatado, a modo de isla, aparece dentro del núcleo urbano de Solares. La cueva de la Raposa, de unos 8 m de longitud, se localiza en una colina muy cerca de la carretera y del núcleo urbano de Pámanes. El sustrato geológico de ambas cavidades está formado por rocas calizas del Aptiense (Cretácico inferior). Por otra parte, el ámbito de las cuevas de Los Moros y El Mato, de unos 500 m de longitud, viene definido por el perímetro impluvial de la dolina en la que se abre el sistema cárstico, incluyendo el sumidero activo de la misma y la dolina adyacente, en donde se registra la surgencia activa de esta dolina (cueva de los Moros). El sustrato geológico de ambas cavidades está formado por rocas calizas del Cenomaniense (Cretácico superior). Todas las cavidades se desarrollan en afloramientos aislados, generalmente de escasa superficie, rodeados de materiales no carbonatados. El área que ocupa cada una de las cuevas es de: 1,43 hectáreas la cueva de la Raposa, y poco más de 2 hectáreas las cuevas de Los Moros–El Mato y de la Matorra. Las condiciones de habitabilidad son las propias del medio subterráneo profundo, con humedad próxima a la saturación y temperatura constante de entre 9 y 12°C. Los ejemplares de *C. cultellus* sp. n. fueron capturados al rastreo, principalmente en aquellas zonas donde se encontraban heces de *Rhinolophus euryale*. Se encontraron desde los primeros metros hasta las zonas más profundas de las cavidades. La ausencia de diferencias morfológicas destacables entre los individuos de las diferentes poblaciones estudiadas, indica desplazamientos por la red de fisuras (Giachino & Vailati, 2010). En las cuevas de la Raposa, Los Moros y El Mato, que son las más occidentales, convive con *Quaestus (Quaesticulus) adnexus* (Schaufuss, 1861), especie conocida de numerosas cuevas y ampliamente extendida por todo el carst de Cantabria (Salgado et al., 2007), que también es capaz de colonizar el MSS (Salgado et al., 2008).

Cantabrogeus fresnedai Salgado & Luque, sp. n. (figs. 3, 10, 14, 23, 28)

Localidad típica

España, Cantabria, Esles, T. M. de Sta. M^a de Cayón, cueva de La Peña Caborco, ED50–UTM: 30TVN3431591964, 260 m.

Serie tipo

Holotipo: ESPAÑA: ♂, Cantabria, Esles, T. M. de Sta. M^a de Cayón, cueva de La Peña Caborco, 9 IV 2010, L. Labrada y C. G. Luque leg. (en CZULE).

Paratipos (todos de la misma localidad): 4 ♂♂ y 12 ♀♀ (mismos datos de recolección que el holotipo) (un ejemplar utilizado para extracción de ADN, voucher IBE–RA241); 7 ♂♂ y 14 ♀♀, 30 VI 2010, L. Labrada y C. G. Luque leg. Los paratipos están depositados en los archivos entomológicos de los autores y en CPMG, MCNB, MNCN, MRCN, IBE y CZULE.

Descripción del holotipo (♂)

La longitud es 2,05 mm; la anchura 1,07 mm. El cuerpo es de forma oval alargada, algo atenuada hacia la parte posterior (fig. 3). El pronoto y los élitros son poco convexos. El punteado de la cabeza es muy fino y superficial, casi inexistente, siendo el tegumento muy brillante. Las antenas son muy largas (1,44 mm), casi alcanzan los dos tercios de la longitud del cuerpo. En ellas, el artejo 2º es el más largo de todos; los artejos 3º y 5º son iguales entre sí, al igual que los artejos 4º y 6º que son un poco más cortos que los anteriores; el artejo 7º es ligeramente más largo que el 9º; el artejo 8º es algo más de vez y media más largo que ancho (tabla 3). El pronoto es claramente transversal, 1,82 veces más ancho que largo; la zona basal es tan ancha como la zona anterior de los élitros; los márgenes laterales están curvados regularmente en la mitad anterior, siendo algo menos curvados en la mitad posterior hacia la base; la máxima anchura se sitúa hacia la mitad; los vértices son poco afilados y los ángulos posteriores poco agudos; el tegumento muestra un punteado muy fino y superficial. Los élitros son 1,44 veces más largos que anchos; presentan la máxima anchura hacia el cuarto anterior; los márgenes laterales están curvados de modo regular hasta la zona apical, siendo esta zona estrecha y arqueada; el punteado es más visible que el del pronoto, con los puntos más grandes; ambos élitros están desligados a lo largo de la sutura elitral; la estría sutural está bien marcada en toda su longitud y no se observan estriolas transversas. La quilla mesoventral es alta y larga, y muestra las características propias del género. Las patas son gráciles y bastante largas, muestran las mesotibias algo curvadas y las metatibias rectas; los protarsos tienen el primer tarsómero tan ancho o ligeramente más estrecho que el extremo apical de la protibia y es claramente más largo que ancho; el oniquio es casi tan largo como los tarsómeros segundo al cuarto. El edeago es largo (0,52 mm); el lóbulo medio, en visión dorsal, muestra los márgenes regularmente arqueados tanto hacia la zona basal, que se estrecha, como hacia la zona apical que también se estrecha para formar un arco más afilado que en

Tabla 3. Medidas de los artejos antenales de *Cantabrogeus fresnedai* sp. n., holotipo: L. Longitud; A. Anchura (50 unidades equivalen a 0,65 mm).

Table 3. Measurement of the antennomeres of *Cantabrogeus fresnedai* n. sp., holotype: L. Length; A. Width (50 units equal 0.65 mm).

	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	8°	9°	10°	11°
Macho											
L	10,5	13,0	8,2	7,5	8,2	7,5	10,2	5,3	9,7	9,3	12,0
A	3,5	3,2	2,4	2,4	2,4	2,4	3,8	3,0	3,8	3,8	4,0
Hembra											
L	10,4	11,8	7,0	6,8	7,0	6,8	9,0	5,0	8,7	8,2	10,8
A	3,5	3,0	2,2	2,2	2,2	2,2	3,6	3,0	3,8	3,8	4,0

las otras especies de este género (fig. 10); en visión lateral, el lóbulo medio está suavemente curvado hasta el ápice, que es muy estrecho y afilado y se curva fuertemente hacia la cara ventral (fig. 14). Los estilos laterales, que están curvados y son algo más cortos que el lóbulo medio, muestran la misma anchura hasta la zona de la maza; en esta zona y en visión lateral están muy poco dilatados, mientras que en visión dorsal en esa zona son más anchos y tienen forma oblonga, alargada; las tres sedas son largas, estando el poro de inserción de la seda inferior más alejado que la distancia entre los poros de las dos apicales. El saco interno del edeago encierra en la zona apical las dos largas bandas de refuerzo situadas lateralmente y una larga estructura verticilada en el medio que se ensancha hacia la parte superior; en la zona basal, se observa un flagelo que es unas cuatro veces más corto que la longitud del lóbulo medio, muy fino anteriormente y algo dilatado en la base y, además, a ambos lados de la zona dilatada se observan dos o tres espinas imbricadas poco desarrolladas y delante de la zona fina del flagelo pequeñas espinas y escamas dispersas (fig. 10).

Diagnóstico de la hembra

La hembra muestra las mismas características morfológicas que las señaladas para *C. cultellus* sp. n. No obstante, y en relación con esta especie es necesario señalar que en *C. fresnedai* sp. n. se observan algunas pequeñas diferencias en las antenas, al ser en general los artejos algo más largos (tabla 3) y sobre todo las distintas longitudes en los artejos tercero a sexto; además, el octavo uroventrito es algo más corto, con los lados menos arqueados, la zona apical más truncada y la espina ventral ligeramente más gruesa (fig. 28), y también el complejo espermatecal, que presenta el lóbulo basal de la espermateca algo más corto y curvado (fig. 23).

Variabilidad

Machos, longitud del cuerpo: 1,98–2,08 mm; anchura:

1,05–1,08 mm. Hembras, longitud del cuerpo: 2,00–2,12 mm; anchura: 1,06–1,10 mm.

Etimología

La especie está dedicada a Javier Fresneda, investigador notable en el campo de la fauna subterránea, por su dedicación y gran entusiasmo en la bioespeleología durante estos últimos años.

Distribución geográfica y ecología

La nueva especie se ha localizado sólo en la cueva de La Peña Caborco, de unos 20 m de longitud, bajo la carretera local próxima a la surgencia y arroyo de Caborco (o Cajorco). La cavidad se ha desarrollado en un afloramiento de calizas jurásicas al sur del monte de Rascanio, aislado y diferenciado de los afloramientos Urgonianos (Cretácico inferior) del macizo de Las Enguinzas (961 m), así como de otros afloramientos de calizas jurásicas de los Montes de Pas y Pisueña, a pesar de encontrarse geográficamente próximos todos ellos. Así pues, parece que este enclave está geológicamente aislado de las áreas limítrofes en las que se localizan otras especies —e.g. *C. antimachus* sp. n., *C. luquei* (Salgado, 1993) o *Fresnedaella lucius* (Salgado et al., 2011)—, estando rodeado de materiales no carbonatados y compartimentado a su vez por una serie de fallas (fig. 31). En la cavidad el aire se encuentra saturado de vapor de agua y la temperatura se encuentra entre 8 y 11°C. El relieve carbonatado del entorno de la cueva tiene una superficie de poco más de 2 hectáreas. Hay que señalar que la cueva de La Peña Caborco permanecía totalmente aislada del exterior hasta que fue horadada accidentalmente en 2006 por unos trabajadores que construían un camino. Los ejemplares de *C. fresnedai* sp. n. fueron capturados mediante rastreo, principalmente en aquellas zonas donde se encontraban heces de *Rhinolophus euryale*. Todo parece indicar que el lugar de La Peña es el único reducto donde habita la especie.

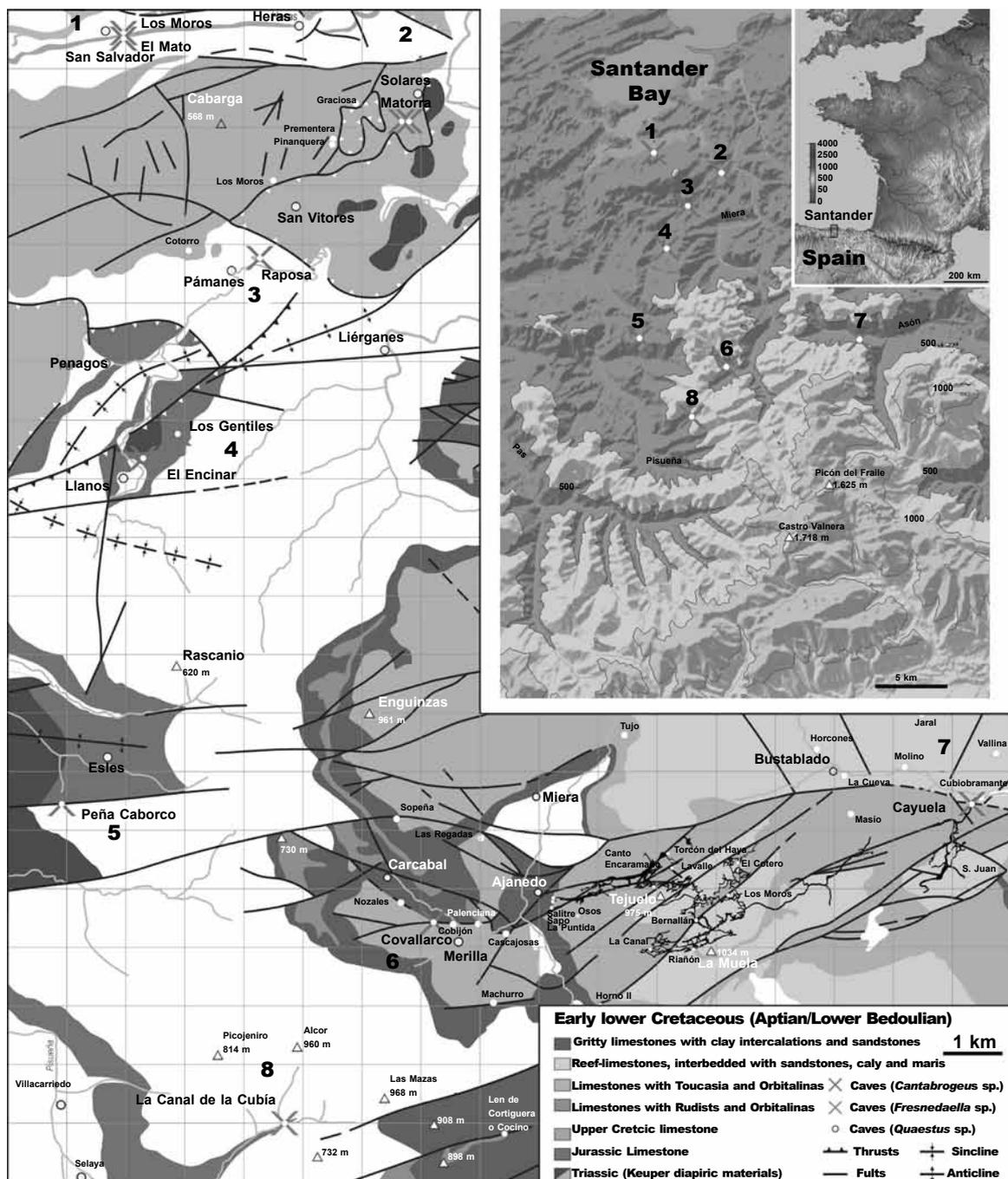


Fig. 31. Cartografía geológica a escala 1:50.000 del sur de la bahía de Santander mostrando la cuenca del río Miera y sus estribaciones, con las áreas de distribución de las especies del género *Cantabrogeus* y la localización de *Fresnedaella lucius* (8). Localización de las cuevas de *C. cultellus* sp. n. (1, 2, 3), *C. luquei* (4), *C. fresnedai* (5), *C. antimachus* (6) y *C. nadali* (7). Los datos sobre la geología fueron proporcionados por el Sistema de Información de Cartografía Geológica Continua (SIGECO) del IGME. (Explicación en el texto.)

Fig. 31. Geological map scale 1:50.000 of the south of the Santander bay with the River Miera basin and nearby areas. The distribution of the species of *Cantabrogeus* and *Fresnedaella lucius* (8) is shown. Caves with *C. cultellus* sp. n. (1, 2, 3), *C. luquei* (4), *C. fresnedai* (5), *C. antimachus* (6) and *C. nadali* (7). Geological data from the Sistema de Información de Cartografía Geológica Continua (SIGECO) of the IGME (see text for details).

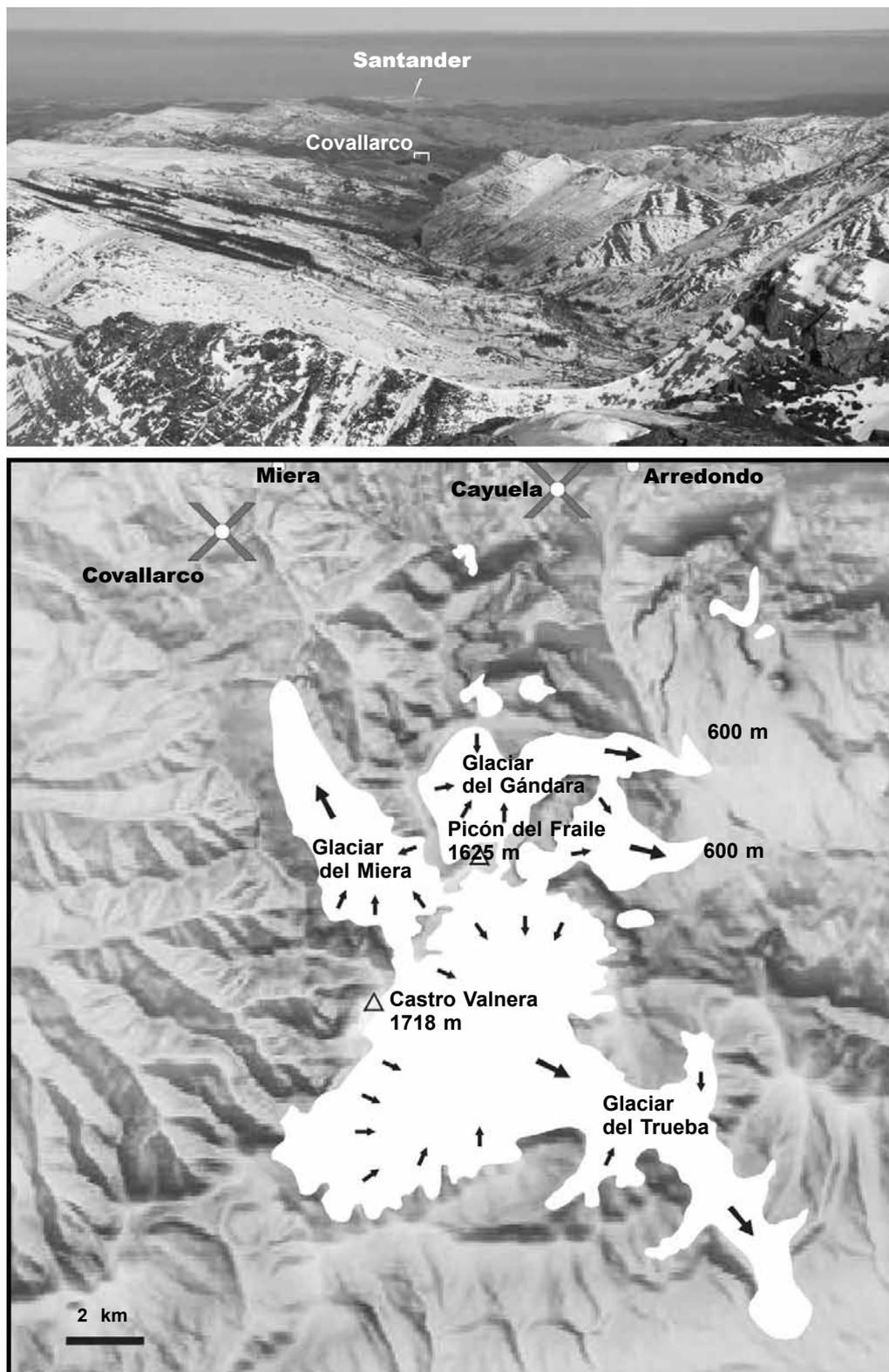


Fig. 32. Glaciares cuaternarios del macizo de Castro Valnera. Situación de las cuevas de Covallarco y de Cayuela.

Fig. 32. Quaternary glaciers of the Castro Valnera massif. The location of the caves of Covallarco and Cayuela is marked.

Cantabrogeus luquei (Salgado, 1993) (figs. 4, 6, 7, 11, 15, 18, 24, 29)

Speocharis luquei Salgado, 1993: 31

Localidad típica

"Grotte du Encinar, 8 IX 1991, Llanos (Cantabria)" (Salgado, 1993).

Material estudiado y referencias bibliográficas

España: Cantabria: 1. Penagos, Llanos, cueva de los Gentiles, 8 IX 1991, Luque leg., 3 ♂♂ y 2 ♀♀, paratipos (CZULE, MHNG, MNHNP, CAC, CPMG, CRM, CED) (Salgado, 1993); 29 II 1992, Salgado leg., 8 ♂♂ y 5 ♀♀, paratipos (CZULE, MHNG, MNHNP, CAC, CPMG, CRM, CED) (Salgado, 1993); Salgado (2000); 3 VII 2008, Salgado, Faille y Fresneda, leg., 13 ejes. (IBE, CJF, CAF); Salgado et al. (2008). 2. Penagos, Llanos, cueva del Encinar (= cueva de la Peña), 8 IX 1991, Luque leg., 6 ♂♂ y 4 ♀♀, holotipo (CZULE) y paratipos (CZULE, MHNG, MNHNP, CAC, CPMG, CRM, CED) (Salgado, 1993); 29 II 1992, Salgado leg., 40 ♂♂ y 23 ♀♀, paratipos (CZULE, MHNG, MNHNP, CAC, CPMG, CRM, CED, CJF) (Salgado, 1993); Salgado (2000); 16 XI 1996, Salgado leg., 53 ejes. (CZULE, CCB, CJF); 3 VII 2008, Salgado, Faille y Fresneda, leg., 29 ejes. (IBE, CAF); Salgado et al. (2008).

Breve descripción

La forma del cuerpo se muestra en la figura 4. La longitud es 2,15–2,50 mm. Las antenas no diferencian una maza apical y son relativamente largas ya que casi alcanzan el tercio basal de los élitros; los artejos son cilíndricos, excepto el 1º, 7º, 9º y 10º que se ensanchan en la zona apical; también, en ellas, el artejo 3º es algo más largo que los artejos 4º al 6º, siendo el 4º el más corto, y el 9º ligeramente más largo que el 10º (tabla 4). La estría sutural, aunque completa, está poco marcada hacia la zona apical. Los protarsos del macho están dilatados, si bien son algo más estrechos que la máxima anchura de las tibias. El edeago, en visión dorsal (fig. 11), está poco afilado; en visión lateral (fig. 15), se muestra muy arqueado hacia la mitad, siendo la extremidad del lóbulo medio puntiaguda y un poco curvada hacia la cara ventral. Los estilos laterales, que no alcanzan la cima del lóbulo medio, presentan la maza oblonga y poco dilatada; en ella se insertan tres sedas que son largas y de longitud similar con los dos poros de inserción apicales ligeramente más próximos entre sí que el poro inferior. El saco interno (fig. 18) encierra un estilote bastante robusto y más bien corto, con la base ensanchada; a ambos lados de la base del estilote se observan un par de placas fuertemente esclerotizadas dispuestas en arco y con los márgenes internos dentados, además de la estructura verticilada característica del género, que en esta especie es larga y muy patente.

En la hembra la morfología corporal es similar a la del macho. El octavo uroventrilo (fig. 29) muestra la zona apical en arco poco curvado y la espina ventral corta, curvada con la base algo ensanchada. El com-

plejo espermático (fig. 24) presenta una espermateca con el lóbulo basal dilatado y oblongo, mientras que el lóbulo apical es claramente más pequeño y redondeado; el conducto espermático es fino, se inserta en la zona postero-inferior del lóbulo basal y es unas cuatro veces más largo que la espermateca.

Discusión

Salgado (1993) incluyó *Cantabrogeus luquei* en la serie filética *Speocharis* Jeannel, 1910 (hoy *Quaestus* Perreau, 2000) y señalaba su proximidad a *Speocharis nadali* Salgado, 1978 (hoy *Cantabrogeus nadali*), debido a que ambas especies presentaban la forma del edeago y los estilos laterales muy semejantes, y que las diferencias más evidentes debían ser observadas en los protarsos del macho, en la relación de algunos artejos antenales y en las estructuras del saco interno del edeago (ver clave). Hoy día esos caracteres siguen siendo la base de diferenciación entre las dos especies, además de la notable separación geográfica que existe entre las zonas cársticas que colonizan ambas especies.

Distribución geográfica y ecología

La cueva del Encinar o de la Peña (localidad típica), la cueva de Los Gentiles y la sima tapada de El Mato, están enclavadas en un pequeño macizo calcáreo jurásico aislado, todas en Llanos, término municipal de Penagos. El área cárstica que coloniza *C. luquei* está claramente aislada por cabalgamientos y fallas de las áreas limítrofes en las que se localizan *C. cultellus* sp. n. y *C. fresnedai* sp. n. (fig. 31). El relieve carbonatado del entorno de la cueva de Los Gentiles y la sima de El Mato tiene una superficie de poco más de 5 hectáreas, y la cueva del Encinar se desarrolla en poco más de 3 hectáreas. El aire de estas cavidades se encuentra saturado de vapor de agua y la temperatura se encuentra entre 9º y 12ºC.

Las últimas capturas de *C. luquei* fueron realizadas en la cueva de Los Gentiles (ED50-UTM 30TVN3625098110) por C.G. Luque y L. Labrada el 25 de septiembre de 2010, y 2 ♂♂ y 1 ♀ fueron empleados para el estudio cromosómico en la School of Biological Sciences del Royal Holloway de la Universidad de Londres, quedando el resto de ejemplares enviados depositados en la colección del BMNH (Angus et al., en prensa). Esta especie se captura en número elevado y fácilmente tanto en el interior de la cueva de Los Gentiles como de la cueva del Encinar (ED50-UTM 30TVN3566897700). En la cueva del Encinar, en el tramo más próximo a la entrada, los ejemplares se colectan en número mucho más reducido alimentándose de materia orgánica ya sea vegetal o animal descompuesta y también de las raicillas enterradas. Sin embargo, en la cueva de Los Gentiles son capturados dentro de una pequeña sala situada bajo una chimenea en la zona más profunda de la gruta y en la galería que enlaza con el resto de la cavidad hacia la sima de El Mato. En ambos casos los especímenes se alimentan de pequeños depósitos de heces de *Rhinolophus euryale*. Por último, *C. luquei* coexiste en los primeros tramos de ambas cuevas con *Quaes-*

Tabla 4. Medidas de los artejos antenales de *Cantabrogeus luquei* (Salgado, 1993): L. Longitud; A. Anchura (50 unidades equivalen a 0,65 mm).

Table 4. Measurement of the antennomeres of *Cantabrogeus luquei* (Salgado, 1993): L. Length; A. Width (50 units equal 0.65 mm).

	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	8°	9°	10°	11°
Macho											
L	10,5	12,0	8,2	7,5	8,0	8,0	9,0	5,6	9,0	8,6	11,0
A	4,7	3,2	2,0	2,0	2,0	2,0	3,9	2,8	3,9	3,9	4,5
Hembra											
L	10,0	11,5	7,4	6,8	7,2	7,2	8,0	5,2	8,0	7,6	10,0
A	3,6	2,9	2,0	2,0	2,0	2,0	3,7	2,8	3,8	3,8	4,2

tus (Quaesticulus) adnexus (Schaufuss, 1861), especie conocida de numerosas cuevas y ampliamente extendida por todo el carst de Cantabria (Salgado et al., 2007; Labrada et al., 2010).

Cantabrogeus nadali (Salgado, 1978) (figs. 5, 12, 16, 25, 30)

Speocharis nadali Salgado, 1978: 16.

Localidad típica

"Cueva de la Cañuela" (Salgado, 1978).

Material estudiado y referencias bibliográficas

España: Cantabria: 1. Arredondo, Bustablado, cueva de la Cañuela, 3, 5 VIII 1954, Nègre, Dresco y Derouet leg., 3 ♂♂ y 6 ♀♀, holotipo y paratipos (MCNB) (Salgado, 1978); Bellés & Escolà (1979); Escolà (1986); 13 VII 1984, Salgado y Rodríguez leg., 4 ejs. (CZULE); 13 X 1997, Salgado leg., 10 ejs. (CJF); 3 VII 2008, Salgado, Faille y Fresneda, leg., 4 ejs. (IBE, para estudio molecular); Salgado et al. (2008).

Breve descripción

La talla está comprendida entre 2,10–2,50 mm. La forma corporal (fig. 5) es ovalada, convexa y poco estrechada posteriormente. Las antenas sobrepasan un poco la mitad de la longitud del cuerpo; en ellas, el artejo 1° es más robusto que el 2°, aunque es algo más corto, el artejo 3° es tan largo como el 7° y los artejos 4° al 6° son casi iguales, mientras que el 9° es ligeramente más largo que el 10° (tabla 5). La estría sutural se extiende a lo largo de todo el élitro y está menos marcada en las zonas apical y basal. La quilla mesoventral, que es alta y larga, presenta el borde ventral un poco ensanchado a lo largo de la zona media, pudiéndose observar en algunos ejemplares un surco longitudinal corto y muy estrecho. El primer artejo de los protarsos de los machos es más ancho que la zona de máxima

anchura de la tibia (relación = 1,22) y es claramente más largo que ancho. El edeago, en visión dorsal (fig. 12) muestra la zona apical bastante arqueada; en visión lateral (fig. 16), se observa poco arqueado, con el ápice del lóbulo medio afilado y un poco curvado hacia la cara ventral; los estilos laterales son tan largos como el lóbulo medio y ambos finalizan en una maza oblonga en la que se insertan tres sedas largas con los poros de inserción equidistantes; el saco interno (fig. 12) encierra un estilete más bien corto y delgado, ligeramente dilatado y curvado en la zona basal, pero sin formar una cazoleta; en esta zona y a ambos lados se observan espinas esclerotizadas aunque poco desarrolladas, no se forman placas, y hacia la zona media del saco se presenta la característica estructura verticilada que no es muy robusta y se observa algo más ensanchada hacia la zona apical. El octavo uroventrículo (fig. 30) es similar al de *C. luquei*. El complejo espermático (fig. 25) de la hembra comprende una espermateca con el lóbulo basal oval alargado y el apical redondeado, siendo el basal un poco más ancho y dos veces y media más largo que el apical; el conducto espermático es corto, unas tres veces más largo que la espermateca y se muestra ligeramente ensanchado hacia la zona de unión con la espermateca, zona en la que desemboca la glándula espermática.

Discusión

Por las características morfológicas externas y la forma del edeago y del complejo espermático la especie más parecida es *C. cultellus*; si bien, todas las especies de este género son muy similares en la morfología externa y las genitales. Las estructuras de diferenciación de esta especie en relación con las otras, deben ser observadas: en los protarsos de los machos, en las proporciones de los artejos de las antenas, en la quilla mesoventral, en la longitud de los estilos laterales respecto al lóbulo medio y, sobre todo, en la forma y desarrollo de las piezas esclerotizadas que se encierran en el saco interno.

Tabla 5. Medidas de los artejos antenales de *Cantabrogeus nadali* (Salgado, 1978): L. Longitud; A. Anchura (50 unidades equivalen a 0,65 mm).

Table 5. Measurement of the antennomeres of *Cantabrogeus nadali* (Salgado, 1978): L. Length; A. Width (50 units equal 0.65 mm).

	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	8°	9°	10°	11°
Macho											
L	11,3	12,5	8,7	7,8	7,8	7,8	8,7	5,2	8,5	8,3	10,3
A	4,2	3,3	2,0	2,0	2,0	2,0	4,1	3,0	4,1	4,1	4,8
Hembra											
L	10,2	11,2	7,0	6,3	6,4	6,4	7,0	4,8	6,7	6,5	9,5
A	4,0	3,1	2,2	2,2	2,2	2,2	4,0	3,0	4,0	4,0	4,5

A todo ello habría que añadir que el área cársica que coloniza esta especie está totalmente aislada respecto de las otras especies del género.

Distribución geográfica y ecología

Esta especie es conocida únicamente de la localidad típica, la cueva de Cayuela o Cañuela (ED50–UTM: 30TVN4966091720, 300 m), en Bustablado, término municipal de Arredondo (fig. 31). El dato que señala que los ejemplares de la cueva de Los Moros en San Salvador, término municipal de Medio Cudeyo (Salgado et al., 2008), pertenecen a esta especie es erróneo, y como se señala en el trabajo actual corresponden a *C. cultellus* sp. n.

Esta cavidad forma parte de la mayor red subterránea de la península ibérica, de 20 km² de extensión, cuyo desarrollo ha estado condicionado por la estructura y composición litológica de los macizos del Tejuelo y La Muela (fig. 31). Ambos macizos se labran sobre materiales cretácicos de facies urgoniana, unidad sedimentológica principalmente calcárea, de edad Aptiense–Albiense (Barea & González–Gallego, 1997). Los dos macizos se encuentran fragmentados en bloques, con fracturas de dirección dominante NW–SE y NE–SW que los compartimentan. Aunque las principales direcciones estructurales son de dirección WSW–ENE, destacan para el caso que nos ocupa la falla de Esles y sobre todo la falla que recorre Selaya hasta Arredondo (N80°E) que según se prolonga hacia el Este, pasa a ser el eje anticlinal de Socueva. Barea & González–Gallego (1997) destacan el carácter kárstico *sensu stricto* del sistema acuífero bajo los macizos del Tejuelo–La Muela y no descartan la posibilidad de un trasvase subterráneo en el Plioceno (durante las primeras fases de formación del sistema) desde los paleovalles del Miera (a partir de las cuevas del Salitre, Sapo y Puntida) hacia las surgencias de Bustablado (Asón), a través de la cueva de Cayuela (figs. 31, 32).

Las primeras capturas de esta especie fueron realizadas por J. Nègre, E. Dresco y J. Derouet en

agosto de 1954, y los ejemplares fueron depositados en la colección del Museu de Ciències Naturals de Barcelona. Posteriormente, J. M. Salgado y D. Rodríguez realizaron varias capturas en los años 1984 y 1998, volviendo a realizar nuevas colectas en el año 2008, J. M. Salgado, J. Fresneda e I. Ribera. Los ejemplares siempre se encontraron al rastreo casi exclusivamente en los primeros metros de la amplia zona de entrada de la cueva alimentándose de las egagrópilas recientes de Estrigiformes. Los ejemplares colectados nunca han sido numerosos; coexiste con *Quaestus (Quaesticulus) sharpi bolivari* (Jeannel, 1913), siendo esta especie más abundante.

Filogenia de las especies del género *Cantabrogeus*

Los fragmentos secuenciados de genes codificantes (*cox1*, *cob*, *nad1*) y del gen nuclear *SSU* no incluían ninguna inserción o delección, y el alineamiento no ofrece ambigüedades. Para los genes ribosomales *rrnL* y *LSU* y el *trnL* las diferencias de longitud son mínimas, y sólo afectan a algunos grupos externos (*Breuilites* y *Quaestus*), siendo la longitud de todos los ejemplares de *Cantabrogeus* y *Fresnedaella* estudiados idénticas.

Los resultados del análisis filogenético (fig. 33; tabla 6) muestran que el género *Cantabrogeus* es monofilético con un alto soporte (100% bootstrap), y hermano del género *Fresnedaella*, aunque con poco soporte. Junto con la especie *Quaestus pasensis* forman un clado muy bien soportado, que aparece como derivado dentro del género *Quaestus*. La parafilía de este género ya fue demostrada en Ribera et al. (2010), en este caso respecto al género *Espanoliella*, por lo que se hace necesaria una revisión taxonómica que adecúe la clasificación de la «serie *Quaestus*» a los últimos resultados filogenéticos.

Dentro del género *Cantabrogeus* hay una politomía basal, incluyendo las especies *C. fresnedai*, *C. luquei*

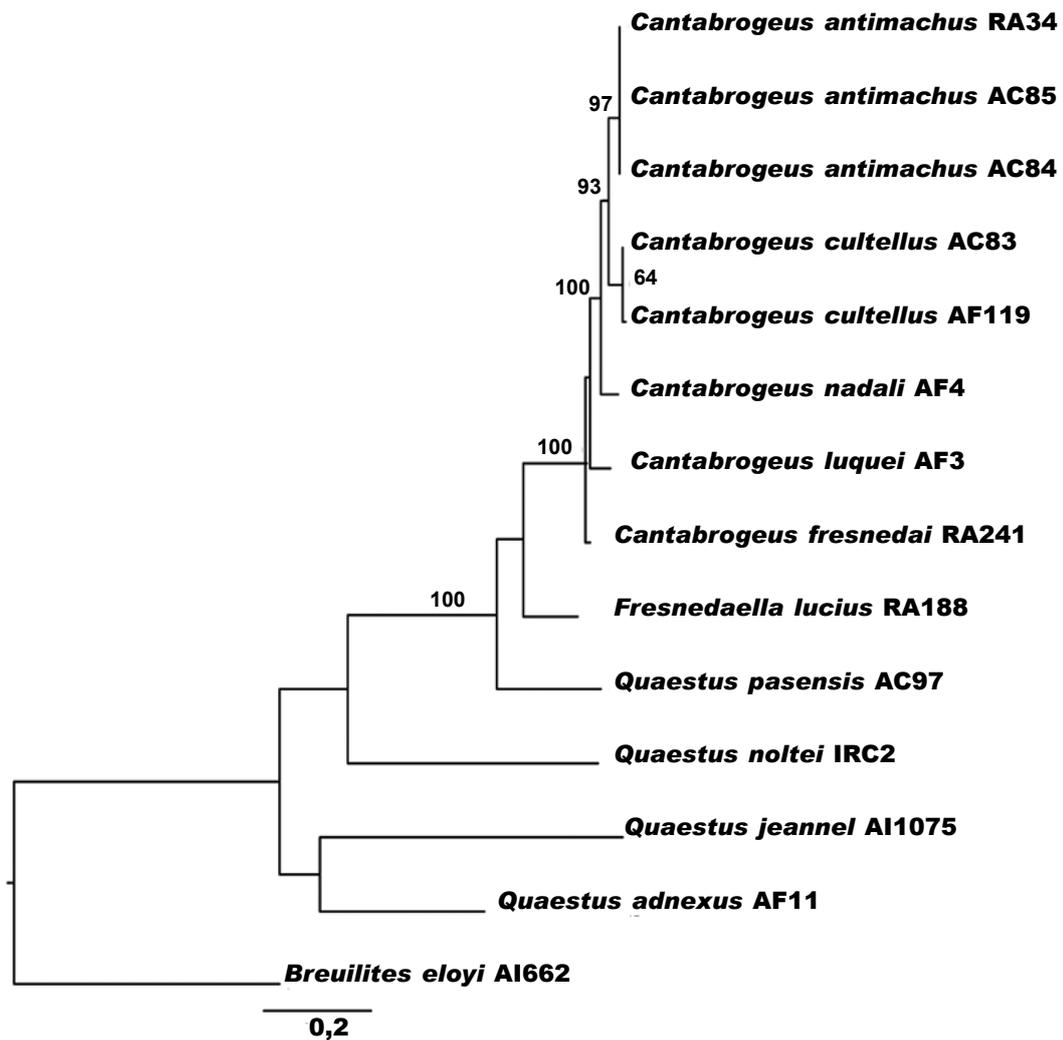


Fig. 33. Filograma obtenido con RAxML. En los nodos se incluye el soporte (bootstrap), cuando es mayor que el 50%. Ver la tabla 6 para el origen de los ejemplares.

Fig. 33. Phylogram obtained with RAxML. Numbers in nodes, bootstrap support when above 50%. See table 6 for details on the origin of specimens.

y un clado formado por el resto de las especies. La resolución entre estos tres linages tiene muy poco soporte. Las relaciones dentro del clado de *C. nadali* están bien soportadas, con *C. cultellus* hermana de *C. nadali*, y las dos especies hermanas de *C. nadali*. Los tres ejemplares de *C. antimachus* son idénticos para todos los genes secuenciados.

De acuerdo con la datación realizada en Ribera et al. (2010), la separación entre *Breuilites* y *Quaestus* se realizó hace aproximadamente 29 Ma, y entre *Q. noltei* y *Q. jeannei* hace aproximadamente 23 Ma. Según el filograma obtenido (fig. 33), y teniendo en cuenta estas fechas, el origen de *Cantabrogeus* habría que situarlo entre el final de Mioceno y el ini-

cio del Plioceno, y la diversificación de las especies conocidas del género se habría producido durante el Pleistoceno.

Las cladogénesis más antiguas dentro del género han sido aquellas que han originado los táxones que se encuentran en la periferia y a menor altitud del área de distribución actual de las especies de *Cantabrogeus*, en territorios Jurásicos (*C. fresnedai* y *C. luquei*). Las especies del grupo de *C. nadali* se localizan en territorios Cretácicos, bien en la periferia del aparato glacial (*C. nadali* y *C. antimachus*) o bien en las áreas calizas donde se han producido difluencias o desplazamientos del río Miera durante su encajamiento (*C. cultellus*). La superficie de inundación de

Tabla 6. Material examinado en el estudio filogenético, con número de voucher y números de acceso en GenBank de las secuencias obtenidas: JMS (leg. J. M. Salgado), CGL (leg. C. G. Luque), AF (leg. A. Faille), JF (leg. J. Fresneda), IR (leg. I. Ribera), AC (leg. A. Cieslak).

No	Especie	Voucher	Localidad
1	<i>Breuilites eloyi</i>	MNCN-AI662	Asturias, Caravia Alta-Arriendas, cueva de Entrecuevas
2	<i>Cantabrogeus antimachus</i> sp. n.	IBE-AC84	Cantabria, Carcabal-Merilla, San Roque de Rio Miera, cueva de Covallarco
3	<i>Cantabrogeus antimachus</i> sp. n.	IBE-AC85	Cantabria, Carcabal-Merilla, San Roque de Rio Miera, cueva de Covallarco
4	<i>Cantabrogeus antimachus</i> sp. n.	IBE-RA34	Cantabria, Carcabal-Merilla, San Roque de Rio Miera, cueva de Covallarco
5	<i>Cantabrogeus cultellus</i> sp. n.	IBE-AC83	Cantabria, Solares, cueva de la Matorra IV
6	<i>Cantabrogeus cultellus</i> sp. n.	IBE-AF119	Cantabria, San Salvador-Medio Cudeyo, cueva de el Mato
7	<i>Cantabrogeus fresnedai</i> sp. n.	IBE-RA241	Cantabria, Esles-Santa María De Cayón, cueva de la Peña Caborco
8	<i>Cantabrogeus luquei</i>	IBE-AF3	Cantabria, Llanos-Penagos, cueva del Encinar
9	<i>Cantabrogeus nadali</i>	IBE-AF4	Cantabria, Bustablado, cueva la Cayuela
10	<i>Fresnedaella lucius</i>	IBE-RA188	Cantabria, Selaya, cueva de La Canal de la Cubia
11	<i>Quaestus (Quaesticulus) adnexus</i>	IBE-AF11	Cantabria, Llanos-Penagos, cueva del Encinar
12	<i>Quaestus (Quaestus) jeannei pongai</i>	MNCN-AI1075	Asturias, Viboli, cueva de los Moros
13	<i>Quaestus (Quaesticulus) noltei</i>	NHM-IRC2	Guipúzcoa, Mendaro, cueva del Viento
14	<i>Quaestus (Quaesticulus) pasensis</i>	IBE-AC97	Cantabria, Ocejo-Luena, cueva del Rellano

la paleodesembocadura del Miera por la ría de San Salvador, al pie de Peña Cabarga, se asocia con los periodos transgresivos y regresivos marinos según los diferentes momentos de la evolución del estuario (Moreno & Mediato, 2010), desde el Eoceno Superior, hace unos 44 Ma, hasta la transgresión Flandriense, poco después del último máximo glacial. Las transgresiones más recientes han podido desempeñar un papel determinante en el aislamiento de las distintas poblaciones conocidas de *C. cultellus*.

Biogeografía del género *Cantabrogeus*

Los resultados de un estudio filogenético con estimaciones del tiempo de divergencia de los elementos de la "serie *Quaestus*" (*sensu* Perreau, 2000), a partir de datos combinados de diferentes fragmentos del genoma mitocondrial y nuclear, apoyan la parafilia del género *Quaestus*, y sugieren que su origen co-

incidió con un período de enfriamiento global rápido e intenso en el límite del Eoceno-Oligoceno (Ribera et al., 2010); aunque las glaciaciones del Pleistoceno debieron condicionar la estructuración poblacional de numerosos táxones. La diversificación de los Leptodirini cantábricos de la "serie *Quaestus*" tiene su origen entre el Oligoceno y el Mioceno, seguramente a partir de ancestros que ya estaban plenamente adaptados a la vida subterránea (Ribera et al., 2010). En este periodo, durante la segunda parte del Mioceno, es cuando tuvo lugar uno de los mayores enfriamientos mundiales (hace unos 14 Ma), con el clímax situado hacia los 7–5 Ma; este fenómeno se vio acompañado por un aumento de la aridez en extensas regiones de Eurasia y África, fenómeno que se agudizó en el Plioceno. Precisamente, en relación con los acontecimientos climáticos de finales del Plioceno y la transición al Pleistoceno (5,3–1,8 Ma), se produjo en los últimos dos millones de años una alternancia periódica de fases glaciares e interglaciares, de forma que aproximada-

Table 6. Studied material for the phylogenetic analyses, with voucher and accession numbers of the sequences used: JMS (J. M. Salgado leg.), CGL (C. G. Luque leg.), AF (A. Faille leg.), JF (J. Fresneda leg.), IR (I. Ribera leg.), AC (A. Cieslak leg.).

Fecha	Leg.	<i>cox1</i>	<i>rrnL-trnL-nad1</i>	<i>cob</i>	<i>SSU</i>	<i>LSU</i>
21 I 2006	JMS	GU356859	GU356755	GU356810	GU356911	GU356949
24 VIII 2008	JMS	HE663494		HE663504		
24 V 2008	CGL	HE663495		HE663505		
6 VI 2009	JMS & CGL	HE663496	HE663535	HE663506	HE663512	HE663520
23 VIII 2008	CGL		HE663528	HE663507	HE663513	HE663521
21 IX 2008	JMS & CGL	HE663497			HE663514	HE663522
9 IV 2010	CGL	HE663498	HE663529	HE663508	HE663515	HE663523
3 VII 2008	JMS, AF, JF, IR & AC	HE663499	HE663530	HE663509	HE663516	HE663524
3 VII 2008	JMS, AF, JF, IR & AC	HE663500	HE663531	HE663510	HE663517	HE663525
15 VI 2010	CGL	HE663501	HE663534		HE663518	
3 VII 2008	JMS, AF, JF, IR & AC	HE663502	HE663532		HE663519	HE663526
24 VI 2006	JMS	GU356884	GU356782	HE663511	GU356929	GU356976
18 VII 2000	JF	GU356883	GU356781	GU356831		GU356975
23 VIII 2008	CGL	HE663503	HE663533			HE663527

mente el 80% del Cuaternario del norte de Europa ha sido tiempo glaciario (Svendsen et al., 2004).

Ante este panorama, la distribución actual del género *Cantabrogeus* en áreas disjuntas debe corresponder a relictos de distribuciones durante el Pleistoceno, cuyas especies más derivadas se encuentran en el límite de la máxima extensión glaciario de los valles del Miera y de Asón (fig. 31). Hay que destacar el importante papel que debió desempeñar el medio subterráneo como "área refugio o de endemismo" durante las glaciaciones del Cuaternario para táxones de muy diferente condición ecológica (Peck, 1980; Holsinger, 2000, 2005; Fresneda & Salgado, 2001; Salgado & Fresneda, 2004; Fresneda et al., 2009).

En el área de cabecera del Miera, Gándara y marginalmente del Asón, se sitúa el núcleo montañoso de Castro Valnera (1.718 m). Aquí se encuentran huellas de un glaciario fuertemente subordinado al relieve cárstico preglaciario que posibilitó la acumulación de importantes espesores de hielo y, por extensión, el

desarrollo de lenguas de hielo que se extendieron a lo largo del entorno de Castro Valnera (fig. 32), donde se desarrolló un glaciario de valle de más de 50 km² próximo al mar Cantábrico (Mugnier, 1969; Moñino et al., 1988; Serrano, 1996). En concreto, las vertientes N y NE de Castro Valnera han sido modeladas por los hielos pleistocénicos, dando lugar a la artesa glaciario del valle del Miera, de 4 km de longitud, cuyo frente descendió hacia los 600 m de altitud, o a un glaciario de piedemonte hacia el valle del Gándara, de 6 km de longitud, con dos arcos morrénicos bien marcados de una única glaciación, a similar cota (fig. 32).

Como se observa en el mapa geológico cuyo esquema se muestra en la figura 31, las áreas cársticas de estudio están afectadas por una alta complejidad tectónica y aparecen claramente diferenciadas en función de su litología y morfogénesis (Portero & Ramírez del Pozo, 1978; Pujalte, 1979). Parece lógico pensar que estos fenómenos y procesos están relacionados con la convulsa historia geológica y paleoclimática

de la región Cantábrica, con importantes episodios orogénicos y crisis climáticas, que han promovido la aparición de barreras de aislamiento geográfico que han influido en la diversificación del género *Cantabrogeus*.

La zona de estudio se encuentra afectada por una importante red de grandes fracturas o fallas que actúan precisamente como barreras naturales. Existe una tectónica de fracturación de orientación preferente E–W, a la que acompañan estructuras de plegamiento en la misma dirección. También se observa una gran profusión de fallas en sentido NE–SW asociadas a la falla de Esles, gran accidente tectónico con funcionamiento gravitacional en la zona de estudio. A lo largo de toda esta estructura se localizan y aíslan las poblaciones más meridionales de *Cantabrogeus fresnedai*, *C. antimachus* y *C. nadali*. Esta estructura es de gran importancia, ya que delimita claramente un sector cárstico dentro del área anticlinal de Villacarriedo limitado al Sur por la falla de Selaya–Arredondo, donde se localiza y aísla la población de *Fresnedaella lucius*, en el que afloran formaciones del Jurásico y del Cretácico inferior en escarpes N–S causados por la "flexión del río Miera" (un monoclinial de directriz N–S que hunde el flanco Este). Mientras que las poblaciones más septentrionales, además de verse aisladas por fallas y cabalgamientos, también colonizan rocas calizas con diferentes períodos de formación, siendo así que *C. luquei* coloniza calizas jurásicas y *C. cultellus* calizas cretácicas. Estas barreras, combinadas con las vicisitudes climáticas, han debido ser las principales causas que han conducido a los procesos de especiación del género *Cantabrogeus*, al igual que ocurre en otras regiones cársticas con otras poblaciones troglóbicas de Leptodirini (Bellés & Martínez, 1980; Salgado, 1995, 1999; Perreau & Tronquet, 2001; Fresneda et al., 2009).

En cuanto al posible origen de la especie partenogenética *C. antimachus* sp. n., Kearney (2005), Lundmark (2006) y Lundmark & Saura (2006), al igual que otros autores, han sugerido que los patrones de la partenogénesis geográfica reflejan una asociación partenogénesis–ambiente, fuertemente afectada por disturbios como, por ejemplo, las condiciones adversas y vicisitudes extremas de los ciclos glaciares durante el Cuaternario, dado que las formas partenogénicas fueron capaces de avanzar en tiempos relativamente recientes sobre las áreas cubiertas por glaciares, en tanto que las formas bisexuales estarían restringidas en áreas que nunca fueron ocupadas por glaciares (Hörandl, 2009). Es decir, la distribución remota o periférica de las especies partenogénicas se debería esencialmente a que cada individuo es capaz de fundar una nueva colonia por sí mismo, y la partenogénesis animal podría surgir como respuesta a las peculiares adaptaciones o deficiencias de sus progenitores sexuales, compensadas esencialmente por una capacidad colonizadora superior. Aunque podría ser también que lo observado hoy en la naturaleza sea sólo una etapa en un proceso de separación geográfica (aislamiento) que se da muy lentamente, produciendo así una ilusión de coexistencia entre formas sexuales y asexuales.

Agradecimientos

Los ejemplares estudiados en el presente trabajo fueron recolectados en muestreos bioespeleológicos, con la autorización y financiación de la Dirección General para la Biodiversidad del Gobierno de Cantabria, a la que se quiere dar las gracias por valorar los invertebrados cavernícolas como grupo de estudio para la conservación de la Biodiversidad en Cantabria. Se agradece también la ayuda de J. Bedoya "Josefo" (MNCN) (†), A. Izquierdo (MNCN) y R. Alonso (IBE) en el laboratorio, y la de A. Faille y A. Cieslak en los estudios de la filogenia de los Leptodirini. Este trabajo se ha beneficiado del proyecto CGI2007–61943/BOS de A. Cieslak (MNCN, CSIC).

Referencias

- Angus, R. B., Edwards, D. B., Luque, C. G. & Labrada, L. (en prensa). L. A chromosomal investigation of some European Leiodidae (Coleoptera), with particular focus on Spanish subterranean Leptodirini. *Comparative Cytogenetics*.
- Barea, J. & González–Gallego, F. J., 1997. Karstogénesis del Macizo de Porracolina (Cantabria), a partir del estudio de la Torca de Bernallán. *Actas del VII Congreso Español de Espeleología* (Barcelona): 135–140.
- Bellés, X. & Escolà, O., 1979. Addicions al catàleg de Bathysciinae (Col. Catopidae) ibèrics d'ençà la classificació de Laneyrie (1967). *Espeleòleg*, 28: 569–572.
- Bellés, X. & Martínez, A., 1980. La ecología y la especiación de los Bathysciinae (Col. Catopidae) en la región del Penedés (Cataluña, España). *Mémoires de Biospéologie*, 7: 221–233.
- Dupré, E., 1992. Analyse comparée du sac interne des Bathysciinae (Col., Catopidae): Intérêt taxonomique, considérations sur l'évolution fonctionnelle du sac. *Mémoires de Biospéologie*, 19: 169–186.
- Escolà, O., 1986. Updating of Bathysciinae of the Iberian Peninsula (Col. Catopidae). *Comunicacions del 9 Congrés Internacional d'Espeleologia*, Barcelona, 2: 129–133.
- Fresneda, J., Bourdeau, C & Faille, A., 2009. El género *Trapezodirus* Jeannel, consideraciones biogeográficas y presencia en el medio hipogeo del macizo de Cotiella (Pirineos, Huesca, España). *Cotiella*, 1: 24–40.
- Fresneda, J. & Salgado, J. M., 2001. *Quaestus* (*Quaestus*) *asturicus* sp. n. (Coleoptera, Cholevidae, Leptodirinae) de la sierra de Cuera (Asturias, España). Ecología y biogeografía. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 25(1–2): 103–114.
- Fresneda, J., Salgado, J. M. & Ribera, I., 2007. Phylogeny of western Mediterranean Leptodirini, with an emphasis on genital characters (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae). *Systematic Entomology*, 32: 332–358.
- Giachino P. M. & Vailati D., 2010. *The Subterranean Environment. Hypogean life, concepts and col-*

- lecting techniques. WBA Handbooks, 3, Verona: 1–128.
- Holsinger, J. R., 2000. Ecological derivation, colonization and speciation. En: *Subterranean ecosystems*: 399–415 (H. Wilkens, D. C. Culver & W. F. Humphreys, Eds.), *Ecosystems of the world* 30, Elsevier, Amsterdam.
- 2005. Vicariance and dispersalist biogeography. En: *Encyclopedia of Caves*: 591–599 (D. C. Culver & B. White, B., Eds.), Elsevier Academic Press.
- Hörandl, E., 2009. Geographical parthenogenesis: opportunities for asexuality. En: *Lost sex. The evolutionary biology of parthenogenesis*: 161–186 (I. Schön, K. Martens & P. van Dijk, Eds.), Springer Verlag, Heidelberg.
- Jeannel, R., 1955. *L'édéage. Initiation aux recherches sur la systématique des Coléoptères*. Publications du Museum National d'Histoire Naturelle, 16: 1–155.
- Katoh, K. & Toh, H., 2008. Recent developments in the MAFFT multiple sequence alignment program. *Brief Bioinform*, 9: 286–298.
- Kearney, M., 2005. Hybridization, glaciation and geographical parthenogenesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(9): 495–502.
- Labrada, L., Salgado, J. M. & Luque, C. G., 2010. Fauna invertebrada de las cavidades de Cantabria. *Locustella, Anuario de la Naturaleza de Cantabria*, 7: 29–43.
- Lundmark, M., 2006. Polyploidization, hybridization and geographical parthenogenesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(1): 9.
- Lundmark, M. & Saura, A., 2006. Asexuality alone does not explain the success of clonal forms in insects with geographical parthenogenesis. *Hereditas*, 143(1): 23–32.
- Moñino, M., Cendrero, A. & Díaz de Terán, J. R., 1988. Dinámica glacial cuaternaria en la vertiente norte de Castro Valnera (Cantabria). En: *Actas del II Congreso Geológico de España, Granada. Vol. I*: 399–402. Sociedad Geológica de España, Univ. de Granada.
- Moreno, F. & Mediato, J., 2010. Terrazas del río Miera. Difluencias durante su desarrollo (Cantabria). En: *Nuevas contribuciones al margen ibérico atlántico. Actas del VI Simposio sobre el Margen Ibérico Atlántico, Oviedo*: 169–172 (G. Flor, J. Gallastegui, G. Flor-Blanco & J. Martín, Eds.). Univ. de Oviedo.
- Mugnier, C., 1969. El karst de la región de Asón y su evolución morfológica. *Cuadernos de Espeleología*, 4: 1–146.
- Peck, S. B., 1980. Climatic change and the evolution of cave invertebrates in the Grand Canyon, Arizona. *National Speleological Society Bulletin*, 42: 53–60.
- Perreau, M., 1989. De la phylogénie des Cholevidae et des familles apparentées (Coleoptera, Cholevidae). *Archives des Sciences Genève*, 39(3): 579–590.
- 2000. Catalogue des Coleopteres Leiodidae Cholevidae et Platypsyllinae. *Mémoires de la Société Entomologique de France*, 4: 1–460.
- Perreau, M. & Tronquet, M., 2001. Révision du genre *Perriniella* Jeannel et description d'une nouvelle espèce des Pyrénées françaises (Coleoptera, Leiodidae, Cholevidae, Leptodirini). *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.), 37(4): 481–490.
- Portero, J. M. & Ramírez del Pozo, J. (coord.), 1978. *Mapas y memorias explicativas de las Hojas de Santander (35) y Villacarriedo (59) del Mapa Geológico de España a escala 1:50.000*. Instituto Geológico y Minero de España (IGME). Ministerio de Industria, Madrid. Los datos sobre la geología fueron proporcionados por el Sistema de Información de Cartografía Geológica Continua (SIGECO). Disponible en <http://www.igme.es/internet/default.asp> (acceso el 25 de enero de 2012).
- Pujalte, V., 1979. Control tectónico de la sedimentación «purbeck-weald» en las provincias de Santander y N. de Burgos. *Acta Geológica Hispánica, "Homenaje a Lluís Solé i Sabaris"*, 14: 216–222.
- 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.
- Salgado, J. M., 1978. Descripción de tres nuevas especies y establecimiento de sinonimias nuevas en los Bathysciinae Cantábricos. *Publicações do Instituto de Zoologia "Dr. Augusto Nobre". Faculdade de Ciências do Porto*, 138: 9–44.
- 1993. Une nouvelle espèce du genre *Speocharis* (Coleoptera: Cholevidae, Bathysciinae) de la zone karstique cantabrique (Espagne). *Revue Suisse de Zoologie*, 100(1): 31–37.
- 1995. Fauna troglobia de la Cordillera del Suevo (Asturias, España). *Mémoires de Biospéologie*, 22: 129–137.
- 1996. Estudio sobre la importancia de la quilla mesosternal. Descripción de *Leonesiella* n. gen. y "status" del gén. *Speogeus* (Col. Cholevidae, Leptodirinae). *Mémoires de Biospéologie*, 23: 149–155.
- 1999. *Quaestus (Speogeus) littoralis* sp. n. (Coleoptera: Cholevidae: Leptodirinae). Considérations biogéographiques et évolutives sur la faune troglobie de la Sierra del Suevo (Asturies, Espagne). *Revue suisse de Zoologie*, 106(1): 81–90.
- 2000. A new revision and taxonomic position for the cantabrian Leptodirinae: Sections *Quaestus* and *Speonomidius* (Coleoptera: Cholevidae). *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.), 36(1): 45–59.
- 2005. *Cantabrogeus luquei* (Salgado, 1993). En: *Libro Rojo de los Invertebrados de España*: 135 (J. R. Verdú & E. Galante, Eds.). Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- 2011. *Cantabrogeus luquei* (Salgado, 1993). En: *Atlas y Libro Rojo de los Invertebrados amenazados de España (Especies vulnerables)*. Artrópodos, Vol. 1: 268–271 (J. R. Verdú, C. Numa & E. Galante, Eds.). Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Salgado, J. M., Blas, M. & Fresneda, J., 2008. Coleoptera, Cholevidae. En: *Fauna Ibérica*, vol. 31 (M. A. Ramos et al., Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales–CSIC, Madrid.
- Salgado, J. M. & Fresneda, J., 2004. Two new taxa

- of Leptodirini (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae) from de Cantabrian cornice (Asturias, Spain). Biogeographical observations. *Revue suisse de Zoologie*, 111(1): 35–55.
- Salgado, J. M., Labrada, L. & Luque, C. G., 2007. Nota sobre los tipos de *Quaestus (Quaestus) arcanus* y *Quaestus (Quaesticulus) adnexus*: nuevos datos (Coleoptera, Leiodidae, Leptodirinae). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 31(1–2): 197–203.
- 2011. Un nuevo género y nueva especie de Leptodirini troglobio de la Cordillera Cantábrica: *Fresnedaella lucius* n. gen., sp. n. (Cantabria, España) (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae). *Heteropterus Revista de Entomología*, 11(1): 1–12.
- Serrano, E., 1996. El complejo morrénico frontal del Valle del Trueba (Espinosa de los Monteros, Burgos). Actas de la IV Reunión Nacional de Geomorfología, O Castro–A Coruña. Sociedad Española de Geomorfología–Universidad de La Coruña. *Cadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe*, 21: 505–517.
- Stamatakis, A., Hoover, P. & Rougemont, J., 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web servers. *Systematic Biology*, 57: 758–771.
- Svendsen, J. I., Alexanderson, H., Astakhov, V.I., Demidov, I., Dowdeswell, J. A., Funder, S., Gataullin, V., Henriksen, M., Hjort, C., Houmark–Nielsen, M., Hubberten, H. W., Ingolfsson, O., Jakobsson, M., Kjaer, K. H., Larsen, E., Lokrantz, H., Lunkka, J. P., Lysa, A., Mangerud, J., Matiouchkov, A., Murray, A., Möller, P., Niessen, F., Nikolskaya, O., Polyak, L., Saarnisto, M., Siegert, C., Siegert, M. J., Spielhagen, R. F. & Stein, R., 2004. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews*, 23: 1229–1271.
-