

Biogeografía

La microplaca tectónica Ibérica ha estado permanentemente emergida desde el período Carbonífero, aunque sus límites han sido diversos: ha formado parte de Laurasia, de la cual se separa hasta colisionar con Eurasia, se forman los Pirineos y los otros sistemas montañosos de la Península, se disgrega el macizo protoligur y se incorpora la placa tectónica de Alborán. Así, su estructura actual está formada por la acreción de diversos territorios, por la separación de otros y además por las orogénias Hercínica y Alpina (HNPC, 1992). Dependiendo de su situación y de la existencia de hábitats potencialmente colonizables, ha servido de paso a flujos migratorios de fauna en distintos momentos y en diversas direcciones puesto que así como la aparición de una frontera biogeográfica implica aislamiento y fenómenos de divergencia, la desaparición de esa frontera conlleva dispersión e intercambios faunísticos (Brundin, 1981). Los hitos que marcan el poblamiento del escenario ibérico por los colevinos son la orogenia alpina y los acontecimientos climáticos sucedidos desde el Mioceno hasta la actualidad (Faille et al., 2012; Rizzo et al., 2013; Fresneda et al., 2015), entre ellos los ciclos glaciares del Pleistoceno. Se aportan hipótesis sobre el origen, poblamiento y distribución de los colevinos ibéricos en los estudios de Jeannel (1908b, 1919b, 1947), Español (1958, 1969, 1981), Salgado (1976), Bellés (1987, 1994) y Salgado et al. (2008). Entre estos, el primer intento de caracterización de áreas ibéricas con una composición faunística característica se debe a Español (1958, 1969), cuyas aportaciones retoma posteriormente Bellés (1987) para precisar con claridad y completar los actualmente aceptados (Sendra et al., 2011) distritos bioespeleológicos ibero-baleares: Balear, Bético, Cantábrico, Catalán, Central, Levantino, Lusitánico, Pirenaico y Vasco. Aquí únicamente se considerarán los Coleoptera Cholevinae, aunque en algunos casos se hará referencia a otros grupos zoológicos. Se tratarán de forma independiente, por un lado, las tribus Anemadini, Cholevini, Catopini y Ptomaphagini y, por otro, la tribu Leptodirini con todos sus representantes hipogeos-endogeos y endémicos.

Anemadini, Cholevini, Catopini y Ptomaphagini: categorías corológicas ibéricas

Para la caracterización corológica de los Anemadini, Cholevini, Catopini y Ptomaphagini presentes en la península Ibérica se toman de base las categorías propuestas por Ribera et

al. (1999) para los coleópteros acuáticos ibéricos, posteriormente matizadas por Fery & Fresneda (2007); se considera como límite septentrional de la península Ibérica la línea de máxima altitud del macizo pirenaico, es decir, la línea divisoria de vertientes norte y sur.

Distribución transpirenaica (fig. 10): especies presentes en la península Ibérica y también en Europa, más allá de la divisoria de vertientes de los Pirineos, pero no en el norte de África. Como sus distribuciones son eurasiáticas más o menos amplias, se puede suponer que han colonizado la península Ibérica atravesando el istmo que la une a Eurasia. Se distribuyen básicamente por el norte peninsular aunque pueden extenderse hacia el sur ibérico.

Distribución meridional (fig. 11): especies presentes en la península Ibérica y también en el norte de África, pero no en Europa más allá de la divisoria de vertientes de los Pirineos. Su distribución ibérica se localiza básicamente por el sur peninsular y su penetración hacia el norte puede ser más o menos extensa. En esta categoría se han incluido especies que tienen este tipo de distribución, pero extendida a una o más de las islas mediterráneas o incluso al Próximo Oriente. Ciertamente, no han colonizado estos territorios llegando desde la Europa continental y desde luego no lo han hecho atravesando los Pirineos de sur a norte para poder ser consideradas transibéricas.

Distribución transibérica (fig. 12): especies presentes en la península Ibérica, también en el norte de África y con amplia dispersión en Europa, más allá de la divisoria de vertientes de los Pirineos.

Endemismos: especies que únicamente habitan en la península Ibérica, aunque excepcionalmente su distribución puede alcanzar la vertiente norte de los Pirineos o las zonas más meridionales de Francia.

Categoría transpirenaica (26 especies)

- Especies que pasan a la vertiente sur de los Pirineos por ambos extremos no yendo más allá de sus relieves montañosos: *Catops subfuscus*.
- Especies que superan los Pirineos por ambos extremos y además se extienden a lo largo de la cornisa cantábrica: *Choleva cisteloides*, *Catops tristis* y *C. ventricosus rotundatus*.



Fig. 10. Modelo de categoría transpirenaica: área de distribución aproximada de *Catops subfuscus* (compuesto a partir de datos de Jeannel (1936), Perreau (2000), Salgado et al. (2008) y Fauna Europaea (2009) (pág. 264).

- Especies que franquean los Pirineos por su extremo occidental y se extienden a lo largo de la cornisa cantábrica; esta expansión puede ser moderada ocupando sólo el distrito cantábrico (*Choleva glauca*, *C. oblonga*, *Catops morio*, *Fissocatops quadraticollis* y *Sciodrepoides fumatus*) o extensiva alcanzando el sur peninsular (*Choleva jeanneli*).
- Especies que pasan el macizo pirenaico por su extremo oriental, descendiendo hacia el sur por los relieves costeros mediterráneos: *Nargus anisotomoides*.
- Especies que colonizan los relieves interiores de la península Ibérica. Sólo la mitad septentrional (*Catops fuscus fuscus*, *C. nigriclavis*, *C. grandicollis*, *C. kirbyi*, *Sciodrepoides watsoni* y *Ptomaphagus subvillosus*) o su expansión puede alcanzar las regiones más meridionales (*Catopsimorphus rougeti*, *Nargus brunneus*, *N. wilkini*, *N. velox*, *Catops fuliginosus*, *C. nigricans*, *Ptomaphagus sericatus medius* y *P. tenuicornis tenuicornis*). *Attumbra josephinae* se adjudica con dudas a esta categoría; la especie fue descrita de Francia (Port Vendres) y también se encuentra en la isla de Córcega.

Categoría meridional (10 especies)

- Distribución reducida muy localizada en las sierras béticas: *Speonemadus maroccanus*, *Catops fuscus fuscooides* y *C. andalusicus*.

- La expansión puede ocupar la mitad meridional peninsular: *Nargus algericus*.
- Elementos meridionales de amplia distribución, cuyas áreas pueden alcanzar el tercio norte peninsular: *Cholevinus pallidus rufus*, *Speonemadus orchesioides*, *S. vandaliatae*, *Catopsimorphus marqueti* y *Philomessor brevicollis brevicollis*.
- Islas mediterráneas: *Ptomaphagus clavalis*.

Categoría transibérica (1 especie)

- Toda la península Ibérica: *Catops coracinus*.

Endemismos (18 especies)

- Toda la península Ibérica: *Speonemadus clathratus* y *Catopidius depressus*.
- Mitad septentrional: *Choleva fagniezi uhagoni* y *C. punctata punctata*.
- Mitad meridional: *Speonemadus angusticollis*.
- Sierras Béticas: *Speonemadus bolivari*, *S. breuili*, *S. escalerae*, *Choleva vandeli*, *Ptomaphagus tenuicornis rosenhaueri* y *P. troglodytes*.
- Distrito Lusitano: *Speonemadus transversostriatus* y *S. algarvensis*.
- Distrito Cantábrico: *Choleva grupoi*.
- Distrito Central: *Choleva punctata securiformis* y *Catops punctatulus*.



Fig. 11. Modelo de categoría meridional: área de distribución de *Catops fuscus fuscooides* (modificado de Fresneda & Fadrigue, 2007) (pág. 264).

- Distrito Balear: *Philomessor brevicollis balearicus* (Mallorca y Menorca) y *Catops zariquieyi* (Mallorca).
- Se constata que el número más alto de endemismos se localiza en el distrito Bético, aunque su origen es diverso:
- *Speonemadus* es de distribución mediterránea occidental (Argelia, España, sur de Francia e Italia, Marruecos, Portugal y Túnez), incluyendo algunas islas mediterráneas.

- *Choleva* es de distribución paleártica; se extiende desde Europa occidental hasta los confines orientales de Eurasia.
 - *Ptomaphagus* es de distribución paleártica, desde España hasta Japón y el norte de África, con presencia en la región oriental.
- Hay que admitir que entre los endemismos no se ha encontrado un patrón de distribución claramente predominante.



Fig. 12. Modelo de categoría transibérica: área de distribución aproximada de *Catops coracinus* (compuesto a partir de datos de Jeannel (1936), Perreau (2000), Salgado et al. (2008), Fauna Europaea (2009). Saltan a la vista las lagunas en los Países Bajos, en la Europa oriental y al sur del Cáucaso: es posible que la especie también se encuentre en esos territorios a condición de que en ellos exista el ambiente adecuado (pág. 265).

Para las especies transibéricas cabría esperar distribuciones que ocupasen todo el territorio peninsular, y así es para la única especie de esta categoría. Esta escasez de elementos transibéricos parece mostrar que tanto los Pirineos como el estrecho de Gibraltar son fronteras biogeográficas de considerable magnitud: los Pirineos parecen constituir una barrera infranqueable para las meridionales y el mar Mediterráneo para las transpirenaicas. No hay datos filogenéticos de *Catops coracinus*, pero a la vista de la distribución de su grupo (paleártica, desde la península Ibérica hasta Japón) parece evidente que ha colonizado África pasando el estrecho de Gibraltar.

Por su situación geográfica cabe esperar que se den relaciones entre la fauna ibérica y la situada al norte, allende los Pirineos, y la existente al sur, en el norte de África; Ribera (2000), Millán et al. (2006) y Fery & Fresneda (2007) ya apuntan, para los coleópteros acuáticos, que la fauna ibérica meridional presenta un porcentaje relativamente elevado de especies presentes a ambos lados del estrecho de Gibraltar o está estrechamente relacionada con grupos de distribución predominantemente africana (sea también paleártica o incluso etiópica); también se indica (Ribera, 2000) que los elementos de la fauna ibérica septentrional se distribuyen preferentemente por el norte de los Pirineos o guardan relación con grupos de distribución europea. La observación de los datos que aquí se aportan también apunta en el mismo sentido. En cualquier caso, el conjunto de la fauna ibérica de Cholevinae, excluyendo Leptodirini, hay que asociarlo preferentemente al del resto de Europa: 26 elementos transpirenaicos contra 10 meridionales.

Leptodirini

En los trabajos más recientes (Ribera et al., 2010; Rizzo et al., 2013; Cieslak et al., 2014a) se ha venido dando un tratamiento filogenético a los diferentes grupos de especies, que se han organizado en clados. Los clados de Leptodirini con representación en la península Ibérica son los siguientes:

- Clado de «*Bathysciola ovata*»: distribuido entre los Pirineos y los Alpes, consta de ocho especies dos de las cuales pueblan ambas vertientes de los Pirineos.
- Clado de «*Bathysciola zariquieyi*»: estos cuatro endemismos ibéricos forman parte de un gran clado de distribución ligur–provenzal–corso–sarda.
- Clado de «*Quaestus*»: endemismo ibérico compuesto por los géneros *Breuilia*, *Breuilites*, *Cantabrogeus*, *Espanoliella*, *Fresnedaella*, *Leonesiella*, *Oresigenus*, *Quaestus* y *Speocharinus*.
- Clado de «*Speocharidius*»: compuesto por los géneros *Aranzadiella*, *Bathysciola* (grupos *larcenaei*, *lapidicola*, *meridionalis* y *schiodtei*), *Euryspeonomus*, *Josettekia*, *Nafarroa* y *Speocharidius*. El grupo de *B. larcenaei* es exclusivo de la vertiente norte de los Pirineos.
- Clado de «*Spelaeochlamys*»: endemismo ibérico compuesto por los géneros *Anillochlamys*, *Paranillochlamys* y *Spelaeochlamys*.
- Clado de «*Speonomidius*»: endemismo ibérico com-

puesto por los géneros *Notidocharis* y *Speonomidius*.

- Clado de «*Speonomus*»: compuesto por los géneros *Bellesia*, *Ceretophyes*, *Lagariella*, *Nasponius*, *Pallaresiella*, *Parvospeonomus*, *Perriniella*, *Phacomorphus*, *Pseudospeonomus*, *Salgadoia*, *Speonomites*, *Speonomus*, *Stygiophyes*, *Trapezodirus* y *Troglocharinus*, así como otros cuantos propios de la vertiente norte de los Pirineos.

Todos los Leptodirini ibéricos son endemismos con áreas muy reducidas. La distribución de los clados es la siguiente:

- Distrito Cantábrico: clados de «*Quaestus*» y «*Speonomidius*».
- Distrito Catalán: clado de «*Bathysciola zariquieyi*» + clado de «*Speonomus*» *in pars*.
- Distrito Levantino: clado de «*Spelaeochlamys*».
- Distrito Pirenaico: clado de «*Speonomus*» *in pars* + *Bathysciola* de los grupos «*schiodtei*» *in pars*, «*lapidicola*», «*meridionalis*» (clado «*Speocharidius*») y clado de «*Bathysciola ovata*»,
- Distrito Vasco: clado de «*Speocharidius*» incluyendo *Bathysciola* del grupo «*schiodtei*» *in pars*.

La última aportación a la filogenia de los Leptodirini ibéricos es la de Cieslak et al. (2014a); el árbol filogenético simplificado de ese artículo con la secuencia de cladogénesis y distribución de los grandes clados es el que se aporta en las figuras 13 y 14–17 (el intervalo de confianza de las dataciones es habitualmente amplio con edades estimadas con cierto margen de error):

Una de las regiones del mundo con más alta diversidad de fauna hipogea son los Pirineos, uno de los dos *hotspots* caracterizados en Europa por su densidad en organismos troglobios (el otro son los Alpes Dináricos) (Culver et al., 2006). Tan sólo los coleopteros Leptodirini y Carabidae hipogeos pirenaicos suman unos 350 taxones descritos. El análisis de la distribución y composición de algunos grupos zoológicos hipogeos (Bellés, 1987) muestra algunos patrones faunísticos que justifican la consideración de los Pirineos como un área biogeográfica bien definida. Existen análisis formales en diversa fauna epigea o en vegetales que coinciden en esta caracterización. Por otra parte, la corología y la filogenia de los grupos de invertebrados de los que existen datos de conjunto son coherentes con la historia paleogeográfica de la cadena. El mayor volumen de datos se encuentra en los coleopteros Leptodirini y Trechini (Carabidae, Trechinae). La representación pirenaica de ambos grupos ha sido estudiada desde antiguo, aunque recientemente diversos estudios filogenéticos (Fresneda et al., 2007b; Faille et al., 2010a, 2010b, 2011a, 2014; Ribera et al., 2010; Rizzo et al., 2013; Cieslak et al., 2014a) han permitido la reconstrucción de su origen y dispersión en el macizo y la elaboración de hipótesis fundadas sobre la evolución de las adaptaciones morfológicas y ecológicas de las especies. También se ha puesto de manifiesto un patrón común entre estos dos grupos: esta fauna tiene una fuerte estructuración geográfica, con una división fundamental entre el sector oriental y occidental del macizo y una colonización del medio subterráneo que parece haber procedido de los extremos hacia el centro. Dentro de cada gran zona parece existir una división secundaria entre las vertientes

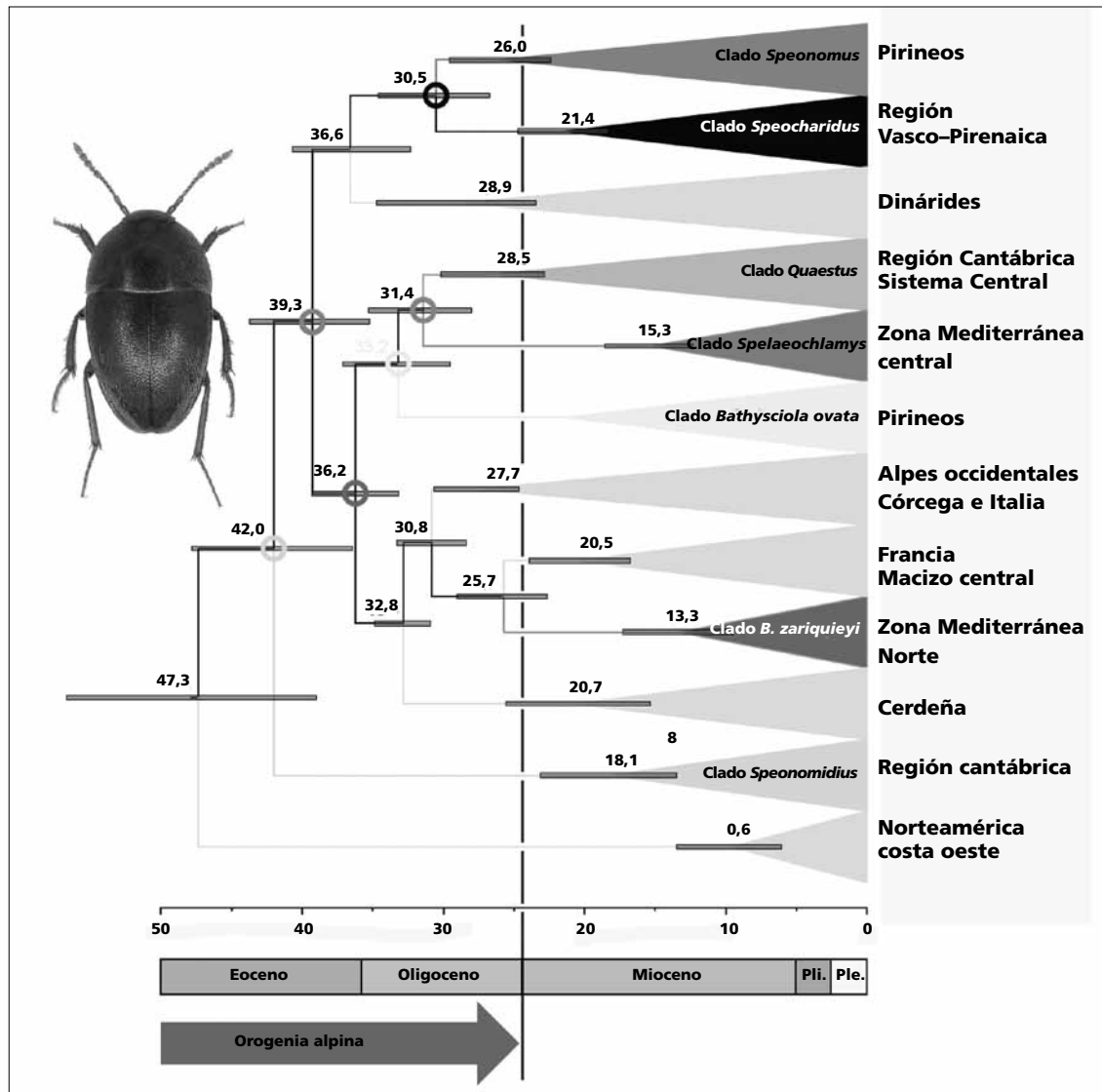


Fig. 13. Filogenia basada en técnicas moleculares de los Leptodirini ibéricos. Este es un árbol ultramétrico que se obtiene del análisis de la combinación de todos los genes secuenciados (cinco mitocondriales y dos nucleares). Las cifras en los distintos nodos indican los millones de años de divergencia; en gris se han representado los clados sin representación ibérica. Las barras en los nodos indican los intervalos temporales con un 95% de probabilidad de posición de la edad estimada. Modificado de Cieslak et al. (2014) (pág. 266).

norte y sur de los Pirineos, que prácticamente no comparten ninguna especie del medio subterráneo, especialmente en la zona central. Pero existen estrechos vínculos faunísticos norte-sur que justifican la consideración del completo macizo como una unidad biogeográfica: *Bellesia espanyoli* del valle de Añiscló, en Huesca, un verdadero relicto del Mioceno, está estrechamente relacionado con *Machaeroscelis* Jeannel, 1924 del Ariège, Francia, habiéndose producido la divergencia entre ambos hace unos 10,5 millones de años (Ribera et al., 2010); o *Aphaenops catalonicus* Escolà & Canció, 1983 (Trechini) de la Ribagorza oscense y *Aphaenops leschenaulti* Bonvouloir, 1861 de Hautes-Pyrénées, Francia, con una divergencia datada en unos 4 millones de años (Faille et al., 2010b).

Por lo que respecta a la fauna hipogea, los límites de la región son algo más amplios que la propia extensión de la cadena montañosa en sentido estricto. Según el grupo

zoológico estudiado, las fronteras entre las regiones biogeográficas son algo flexibles. Con relación a los Leptodirini, la región comprende el macizo pirenaico completo, incluyendo los relieves prepirenaicos de ambas vertientes y las sierras costeras catalanas. El ámbito geográfico de los Leptodirini vasco-pirenaicos se extiende, hacia poniente, hasta los relieves situados en ambas riberas del río Deva, en Guipúzcoa, en donde se solapan con la distribución de los Leptodirini cantábricos (Salgado et al., 2008; Ortuño et al., 2011). Esto no excluye considerar los relieves vascos como centro de diversificación con cierta entidad propia, donde sin duda existe una homogeneidad faunística peculiar, aunque el conjunto está filogenéticamente relacionado con la restante fauna pirenaica. Los Leptodirini vascos tienen su origen en elementos endogeos de los Pirineos centrales (Cieslak et al., 2014a: fig. 2), habiéndose dispersado hacia el oeste donde, en el extremo más occidental de su área de distribución, han



Fig. 14. Mapa de distribución de los Leptodirini ibéricos (pág. 265).

penetrado en el medio subterráneo evolucionando hacia formas marcadamente troglobiomorfas. Los *Trechus* Clairville, 1806 del grupo «*brucki*» tienen exactamente la misma área de distribución, pero hay que situar su origen en los relieves vascos (Faille et al., 2012) y la dispersión se ha producido en el sentido contrario, hacia oriente; en los relieves vascos coinciden con los Leptodirini en que han evolucionado hacia formas troglobiomorfas mientras que en los Pirineos son formas forestales u orófilas.

Hacia oriente, la región pirenaica se extiende hasta el mar Mediterráneo y desciende hacia el sur por las sierras costeras catalanas, cuyos componentes faunísticos son fundamentalmente de origen pirenaico, *Parvospeonomus* y *Troglocharinus*. El límite en este caso es bastante neto (sierra de Prades en Tarragona para el clado «*Speonomus*») pues no se dan casos de convivencia con el clado «*Spelaeochlamys*», de distribución levantina, cuyo límite septentrional se encuentra en la sierra del Montsant, también en Tarragona. Al parecer esta fauna de origen pirenaico ha ocupado regiones que posteriormente han sido de nuevo pobladas por la fauna propia del macizo «Protoligur» de Álvarez (1976) al que pertenecen estos relieves; Schettino & Turco (2006) muestran el proceso de disgregación del macizo, que es claramente coherente con la distribución y relaciones filogenéticas de los distintos grupos zoológicos considerados. El Leptodirini *Bathysciola zariquieyi* y especies afines forman parte de un clado de distribución ligur–provenzal–corso–sarda; también el Trechini *Duvalius berthae* (Jeannel, 1910) forma parte de un clado ligur–provenzal «*Duvalius group*» de Trechini (Faille et al., 2011a); redunda en el mismo tipo de distribución el pseudoscorpión *Spelyngochthonius heurtaultae* Vachon, 1967 de Tarragona, y las otras dos especies del género que habitan en Cerdeña y en la región del Hérault en Francia. La totalidad del distrito Catalán de Bellés (1987) parece más bien el área de solapamiento de dos faunas, la de la región ligur–provenzal–corso–sarda y la pirenaica, predominando abrumadoramente esta última.

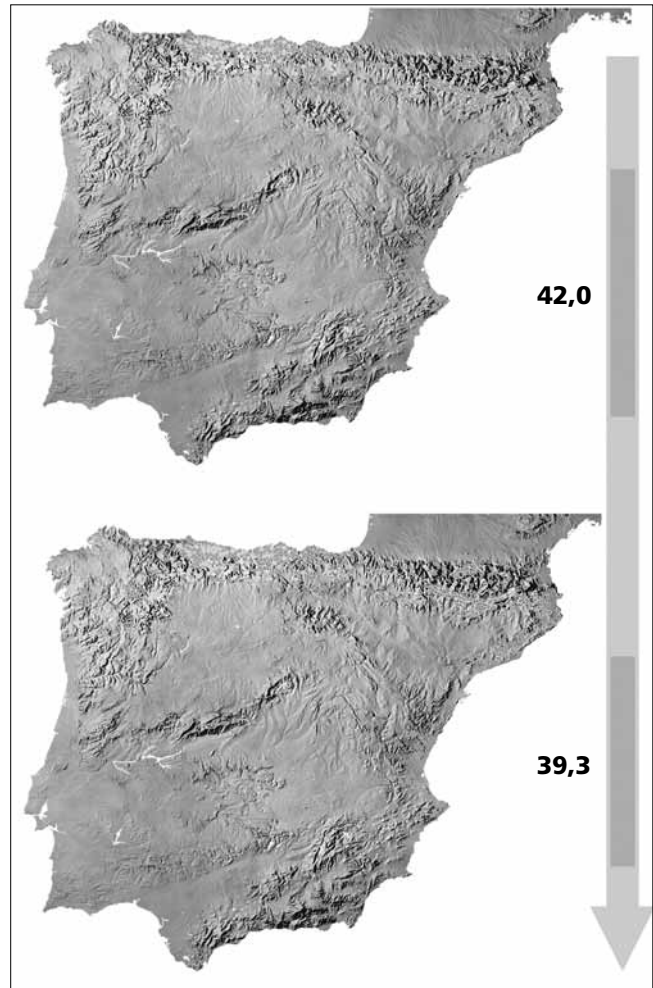


Fig. 15. Nodo en 42,0 Ma del árbol filogenético de la figura 13: cladogénesis del clado «*Speonomidius*» (verde). Nodo en 39,3 Ma del árbol filogenético de la figura 13: cladogénesis del clado «*Speonomus*» (rojo) + clado «*Speocharidius*» (rojo) + elementos de los Alpes Dináricos [*Astagobius angustatus* Schmidt, 1852; *Leptodirus hochenwartii* Schmidt, 1832; *Parapropus sericeus* (Schmidt, 1852); *Bathysciotes khevenhuelleri* Miller, 1852 o *Bathyscimorphus byssinus* (Schiodte, 1848)] (fuera del mapa). Se observa que la distribución de los elementos endogeos del clado «*Speocharidius*» se solapa con la del clado «*Speonomus*» en la vertiente francesa del macizo pirenaico: ocupan distinto ambiente (pág. 267).

Los eventos paleoclimáticos acontecidos entre el Mioceno y la actualidad se han esgrimido para explicar la dispersión y especiación de las especies del grupo de *Trechus brucki* (Faille et al., 2012) o del género *Troglocharinus* (Rizzo et al., 2013). Para el género *Troglocharinus*, Rizzo et al. (2013) consideran un factor fundamental el incremento de la estacionalidad y la aparición del clima mediterráneo, con veranos secos y cálidos que impedirían los desplazamientos por superficie, por lo que las poblaciones quedarían confinadas en las distintas unidades cársticas. De igual modo, todo el proceso de formación de los distintos clados ha de relacionarse con acontecimientos geológicos y paleoclimáticos. La cladogénesis de «*Speonomidius*» se sitúa en los 42,0 Ma y la de los clados «*Speonomus*» y «*Speocharidius*» en los 30,5 Ma (Eoceno y Oligoceno), coincidiendo con la orogenia alpina y con diferentes episodios paleoclimáticos en los que las temperaturas

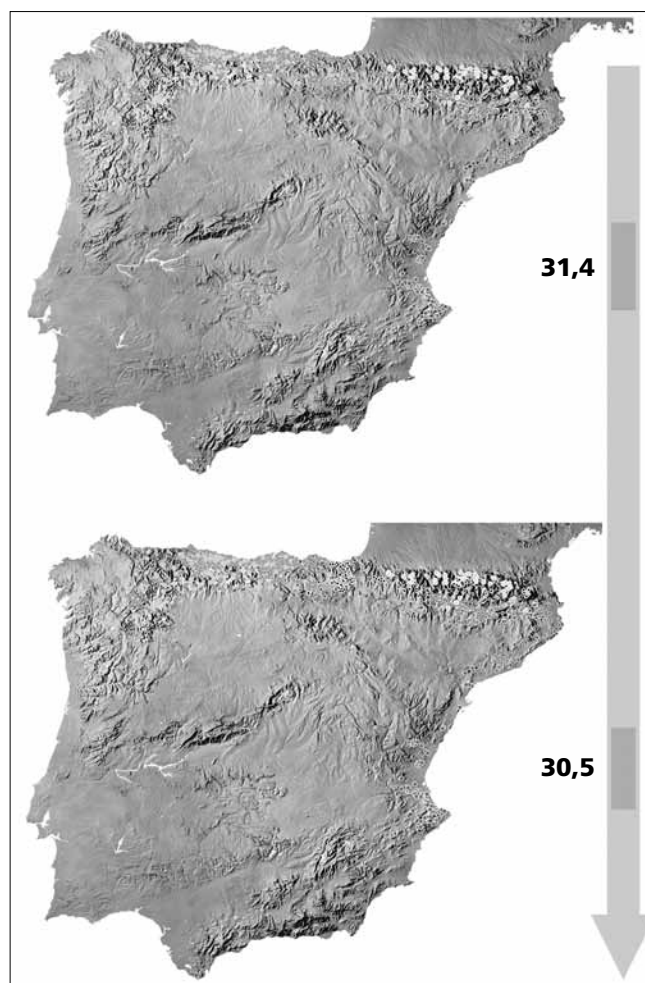
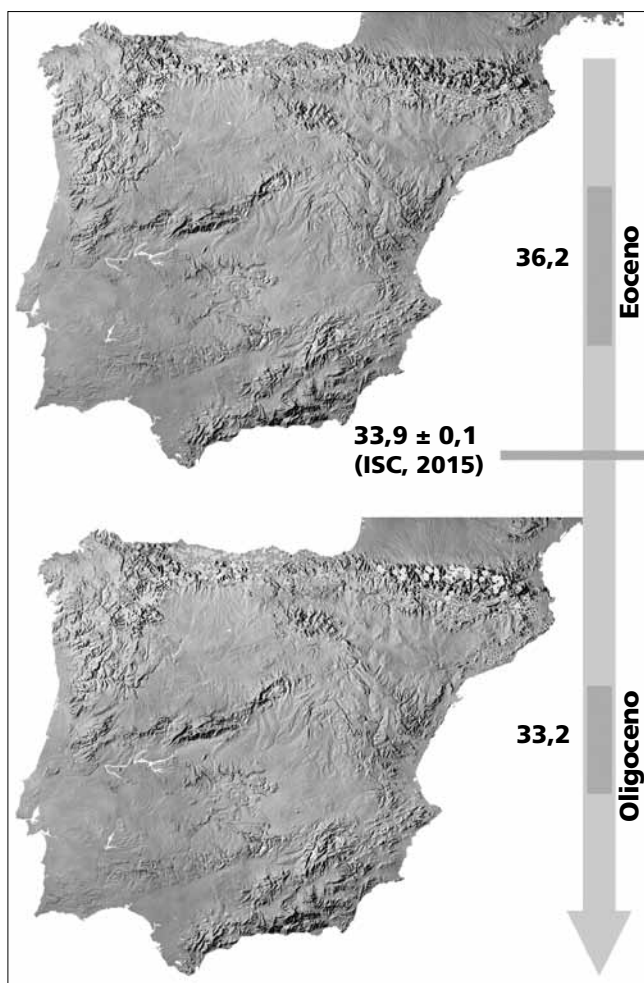


Fig. 16. Nodo en 36,2 Ma del árbol filogenético de la figura 13: cladogénesis de los Leptodirini sardos —*Ovobathysciola majori* (Reitter, 1885), *Ovobathysciola gestroi* (Fairmaire, 1872) o *Bathysciola fortesculpta* Jeannel 1914— (fuera del mapa) + clado de «*Bathysciola zariquieyi*» (azul oscuro) + elementos del Macizo Central francés, Alpes occidentales e Italia —*Diaprysius fagniezi* Jeannel, 1910, *Diaprysius serullazi* Peyerimhoff, 1904, *Diaprysius caudatissimus* (Abeille de Perrin, 1876), *Diaprysius sicardi* Mayet, 1907, *Bathysciola linderi* (Abeille de Perrin, 1875), *Speophyes lucidulus* (Delarouzée, 1860), *Parabathyscia spagnoli* (Fairmaire, 1882), *Parabathyscia dematteisi* Ronchetti & Pavan, 1953, *Parabathyscia wollastoni* (Janson, 1857), *Bathysciola aubei* (Kiesenwetter, 1850), *Cytodromus dapsoides* (Abeille de Perrin, 1876), *Royerella tarissani* (Bedel, 1878), *Isereus colasi* Bonadonna, 1955, *Trogloedromus bucheti* (Sainte-Claire-Deville, 1898), *Speodiaetus bucheti* (Abeille de Perrin, 1905) o *Speodiaetus galloprovincialis* (Fairmaire, 1860)— (fuera del mapa). Nodo en 33,2 Ma del árbol filogenético de la figura 13: cladogénesis del clado de «*Bathysciola ovata*» (azul claro) (pág. 268).

Fig. 17. Nodo en 31,4 Ma del árbol filogenético de la figura 13: cladogénesis de los clados «*Spelaeochlamys*» (violeta) y «*Quaestus*» (anaranjado). Nodo en 30,5 Ma del árbol filogenético de la figura 13: cladogénesis de los clados «*Speonomus*» (rojo) y «*Speocharidius*» (negro) (pág. 269).

cambiaron drásticamente (Zachos et al., 2001). La radiación de varios de los clados, aún considerando el amplio intervalo de confianza de las dataciones, coincide bastante con el tránsito del Oligoceno al Mioceno («*Quaestus*» 26,5 Ma, «*Speonomus*» 26,0 Ma o «*Speocharidius*» 21,4 Ma), inicio de una marcada variabilidad climática. El aislamiento y, por lo tanto, la reducción o interrupción del flujo génico entre poblaciones debe de haber ocurrido al ritmo de la alternancia de periodos fríos/cálidos y secos/húmedos. Estas variaciones climáticas han producido cambios en la composición de los biomas, limitando o favoreciendo las posibilidades de dispersión.

Algo similar a lo propuesto para la dispersión de *Troglocharinus* ha debido de suceder en el distrito Cantábrico para la dis-

persión de las especies del clado «*Quaestus*». Atendiendo exclusivamente a los Leptodirini, el distrito se extiende desde ambas riberas del río Deva, a oriente (donde los elementos del clado «*Quaestus*» conviven con *Aranzadiella*, del clado «*Speocharidius*» vasco-pirenaico), a lo largo de todos los montes cantábricos hasta los montes de León, en los confines occidentales. Sorprendentemente, se encuentra una especie del grupo en el Sistema Central, *Q. cisnerosi cisnerosi*. Por la proximidad del océano a la cornisa cantábrica, la estacionalidad no debió de ser tan marcada como en la costa mediterránea y quizá por eso los elementos del clado «*Quaestus*» están menos modificados y se han producido menos radiaciones estrictamente subterráneas. Se constata que el área del clado «*Quaestus*» se superpone a la del clado «*Speonomidius*», un grupo de origen más antiguo. Los *Quaestus* habitan más bien el medio subterráneo mientras que los del clado «*Speonomidius*» son más bien habitantes de la hojarasca y el humus; sólo el género *Speonomidius*, en los confines orientales del área del clado (distrito Vasco), parece estrictamente hipogeo,

lugar donde además no llegan ni los *Notidocharis* ni especies del clado «*Quaestus*». Los materiales paleozoicos y mesozoicos de la cordillera Cantábrica han sido deformados por la orogenia hercínica y posteriormente por la alpina: están muy plegados llegando a formar grandes mantos de cabalgamientos. Estos tipos de estructuras tienen su máxima representación en las unidades geológicas asturianas de la «región de Pliegues y Mantos» o «región de Mantos» (Julivert, 1967). Los materiales en general son carbonatados, con intercalaciones de otros silíceos en toda la cordillera; la alternancia de materiales no carstificables (cuarcitas, pizarras y areniscas) aíslan entre sí las numerosas escamas de calizas del Carbonífero y mesozoicas presentes en la zona (Julivert, 1970; Julivert & Marcos, 1970; Julivert & Pello,

1970; IGME, 1970a, 1970b, 1970c, 1970d; Pello et al., 1970; Gallastegui, 2000). Tal complejidad geológica puede haber condicionado el flujo génico entre poblaciones, reduciéndolo o incluso interrumpiéndolo totalmente, lo que podría explicar la extraordinaria diversidad de especies existente en la región. Dado el aislamiento que existe entre las escamas de rocas carbonatadas, no parece pues plausible que la dispersión de estas poblaciones de Leptodirini, ya modificadas al ambiente subterráneo, se haya producido por desplazamiento por el medio subterráneo sino más bien por superficie (suelo y humus en ambiente forestal) durante períodos térmica e higrométricamente favorables.

La historia biogeográfica de los Leptodirini ibéricos es ciertamente compleja.