

ESTUDIO SISTEMÁTICO DEL GÉNERO *STEROPUS* (SENSU JEANNEL, 1942) DE LA FAUNA ÍBERO-MAURITÁNICA (1.ª PARTE) (COLEOPTERA, CARABOIDEA, PTEROSTICHIDAE)

V.M. ORTUÑO

Ortuño, V.M., 1988. Estudio sistemático del género *Steropus* (sensu Jeannel, 1942) de la fauna ibero-mauritánica (1ª. parte) (Coleoptera, Caraboidea, Pterostichidae). *Misc. Zool.*, 12: 147-160.

Systematic study of the genus Steropus (sensu Jeannel, 1942) of the Ibero-mauritanican fauna (Part 1) (Coleoptera, Caraboidea, Pterostichidae).— The morphology of the ibero-mauritanican species of the genus *Steropus* is studied and compared with that of other species of middle Europe and with close genera. The main characters to revise the systematics of the genus are the molar cusps of the mandible and the cleaning mesotibial organ. Taking these and other characters into account the genus *Steropus* (sensu Jeannel, 1942) is split into two new generic groups: *Steropus* (sensu novo) and *Corax* (nov. status); three new subgenera are also proposed: *Iberopus* (nov. subgen.), *Sterocorax* (nov. subgen.) and *Paleocorax* (nov. subgen.), for which a key of classification is elaborated. An hypothesis to explain the colonization of the Iberian Peninsula and Marocco by the species of these genera is proposed.

Key words: *Steropus* (sensu Jeannel), Pterostichidae, Systematics, Biogeography, Iberian Peninsula, Morocco.

(Rebut: 8 IX 87)

Vicente M. Ortuño, Dept. de Biología Animal I, (U.D. Entomología), Fac. de Biología, Univ. Complutense de Madrid, 28040 Madrid, España.

INTRODUCCIÓN

El género *Steropus* (sensu Jeannel, 1942) pertenece a la subfamilia Pterostichinae, la cual está repartida por todo el mundo en multitud de tribus y subtribus (JEANNEL, 1948). Las especies de este género fueron consideradas anteriormente dentro del género *Feronia*, y con posterioridad en el género *Pterostichus*, taxón, este último, que algunos autores mantienen todavía (FORSYTHE, 1982). Sin embargo, otros (DE LA FUENTE, 1920, 1927; WINKLER, 1924; ESPAÑOL & MATEU, 1942; SCHATZMAYR, 1943; BOUSQUET, 1984; KIRSCHENHOFER, 1985) conciben el género *Pterostichus* como un taxón dividido en subgéneros, entre los cuales se encuentra *Steropus*.

Por otro lado, JEANNEL (1942) eleva el subgénero *Steropus* a rango de género siguiendo el mismo criterio que PUTZEYS (1846, 1874), consideración que apoyan la

gran mayoría de autores (ANTOINE, 1957; JEANNE, 1965; BONADONA, 1971; JEANNE & ZABALLOS, 1986; y otros). Esta tendencia, sin duda alguna la más renovadora y clarificadora de todas, subdivide a los *Steropus* (sensu Jeannel, 1942) centroeuropeos en dos subgéneros: *Steropus* y *Feronidius*. De todos modos, en lo que atañe a la Península Ibérica, muy rica en especies de este género, la clasificación no está nada clara. PUTZEYS (1846), al describir *Steropus ghilianii* propone erigir a esta especie como representante de una nueva agrupación genérica denominada *Corax*, en base a un cúmulo de caracteres que la hacen distinta de las demás. Más tarde, JEANNE (1965), retoma la denominación de *Corax*, haciéndola extensiva al resto de *Steropus* que presentan las fosetas basales del pronoto lineales. Éstos pasarían a formar un subgénero claramente diferenciado de *Steropus* (*Steropus*), que tienen las fosetas redondeadas. En definitiva, ésta es la clasificación

que actualmente sigue la mayoría de los especialistas. Por tanto el género *Steropus* (sensu Jeannel, 1942), en la Península Ibérica está representado por dos subgéneros: *Steropus* y *Corax*.

La finalidad de este trabajo, es demostrar que la actual sistemática de los *Steropus* (sensu Jeannel, 1942) ibero-mauritánicos no es del todo correcta, proponiéndose otra que posiblemente se aproxima más a una clasificación natural.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudiaron un total de 1198 ejemplares pertenecientes a las especies ibero-mauritánicas del género *Steropus* (sensu Jeannel, 1942), tanto del subgénero *Steropus* como del subgénero *Corax*.

También se revisaron ejemplares de las especies *S. (Steropus) aethiops* (Panzer, 1797), *S. (Steropus) cordatus* (Letzner, 1847), *S. (Steropus) rufitarsis* (Dejean, 1828), *S. (Steropus) tenuimarginatus* (Chaudoir, 1867), todas de distribución centroeuropea y oriental.

Los especímenes estudiadas pertenecen a las colecciones del Departamento de Biología Animal I de la Facultad de Ciencias Biológicas (U.C.M.), al Museo de Ciencias Naturales (M.N.M.) de Madrid, a la colección Antoine del Museo Nacional de Historia Natural de París, así como a las colecciones particulares de J.M. Pérez Zaballo, C. Jeanne, J. Vives y E. Vives, C. Ibero, J. M.^a M. Toribio, O. Arribas, J. Plaza, A. Tinaut y de V.M. Ortuño.

Se compararon caracteres morfológicos entre *Steropus* (sensu Jeannel, 1942) y géneros próximos, como son *Petrophilus*, *Oreophilus* y *Pterostichus*.

El estudio del género se sustenta fundamentalmente sobre los siguientes caracteres: 1. La estructura de las mandíbulas; fue preciso extraerlas de la cápsula cefálica, y así poder observar la forma de la muela (porción de la arista masticadora que queda oculta). 2. El órgano limpiador mesotibial (OLM); estructura detectada al observar en un terra-

rio cómo *S. (Corax) ghilianii* (Putzeys, 1846) llevaba a cabo un largo y meticoloso aseo, tanto de las antenas como de las patas anteriores y medias.

Otros caracteres importantes a considerar son: 3. Profundidad y contorno de las fosetas pronotales. 4. Forma del pronoto. 5. Anchura del canal lateral del pronoto. 6. Último esternito del macho con foseta, con carena o sin estructura alguna. 7. Longitud del cuarto artejo antenal. 8. Trazo del margen humeral del élitro. 9. Poros setíferos del área prebasilar del mentón. 10. Forma de la apófisis intercoxal del prosterno.

Los caracteres del 3 al 7 fueron seleccionados de entre todos aquellos que se han utilizado tanto en las descripciones originales de las especies, como en la revisión de ESPAÑOL & MATEU (1942). Los caracteres 8, 9 y 10 han sido considerados por primera vez en este género, siendo seleccionados por haberse utilizado con éxito en la sistemática de otros grupos.

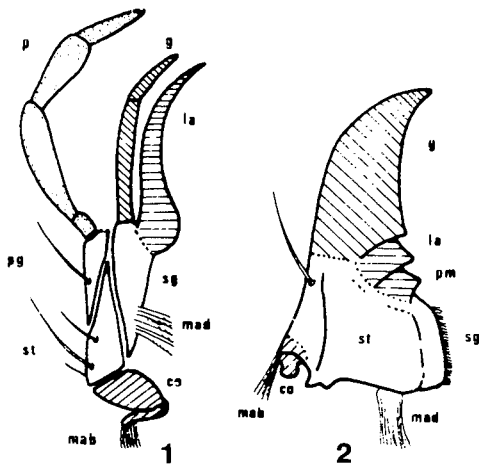
RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1. La estructura mandibular de los Pterostichidae y su valor filogenético

La mandíbula se considera el apéndice más modificado de todos cuantos posee un artrópodo mandibulado. Esto es producto de la adecuación a las condiciones nutricionales del medio en el pasado.

En los carábidos aparece la mandíbula como una sola pieza, sin duda alguna como resultado de la fusión de los segmentos de un apéndice bucal articulado. JEANNEL (1926), habla del origen de la mandíbula como un proceso de reducción, fusión y esclerotización de los segmentos de un apéndice similar a las maxilas (figs. 1, 2 y tabla 1) donde homologa los diversos segmentos de la maxila con ciertas partes de la mandíbula.

Debido a las necesidades primarias, como la alimentación, este apéndice tuvo que ser uno de los primeros en modificarse, y teniendo en consideración la notable reducción y



Figs. 1-2. Homologías de las partes de la maxila y de la mandíbula de los coleópteros (según JEANNEL, 1926): 1. Maxila; 2. Mandíbula.

Homologies of the parts of the jaws of coleoptera (after JEANNEL, 1926): 1. Maxilla; 2. Mandible.

fusión de sus segmentos, se deduce que es uno de los más primitivos. Por tanto, cualquier variación en su estructura, puede ser objeto de consideración desde el punto de vista sistemático y filogenético (JEANNEL, 1926). También podríamos añadir que, aunque es un apéndice muy primitivo, es también muy especializado, lo que ha impedido grandes cambios en su estructura y, por otro

lado, ha mediatizado desde muy antiguo el desarrollo evolutivo de las distintas líneas filogenéticas de los artrópodos mandibulados.

Aunque dentro de los carábidos cada línea filogenética va a tener pequeñas pero significativas peculiaridades, las mandíbulas presentan una morfología similar, característica de los taxones subordinados a la división Caraboidea.

Las mandíbulas de los Pterostichidae, al igual que la de otros muchos carábidos presentan una estructura en pirámide triangular algo aplastada (en sentido dorso-ventral). Es una mandíbula, en general, más evolucionada que la de los Trechidae (familia muy antigua y de evidente origen gondwaniano, JEANNEL, 1941). Todos los Trechidae presentan en la cara externa y por delante de la zona excavada de la mandíbula, una fuerte seta, que parece ser homóloga a las setas del estipe maxilar (JEANNEL, 1926). Por el contrario, la gran mayoría de los Pterostichidae carecen de esta seta, característica que nos revela lo evolucionado de esta familia; tan sólo algunas especies como pueden ser aquellas pertenecientes a las subtribus más primitivas, Melisoderi, Meonidi y Tropidopteri, pertenecientes a la sublínea biogeográfica antártico-australosudamericana, mantienen la seta mandibular. Otro carácter que puede estar presente en los Trechidae y está ausente en los Pterostichidae, es la presencia de un diente premolar en la arista o borde de masti-

Tabla 1. Resumen de las homologías de las partes de la mandíbula en Trechidae, en relación con los segmentos de la maxila (según JEANNEL, 1926).

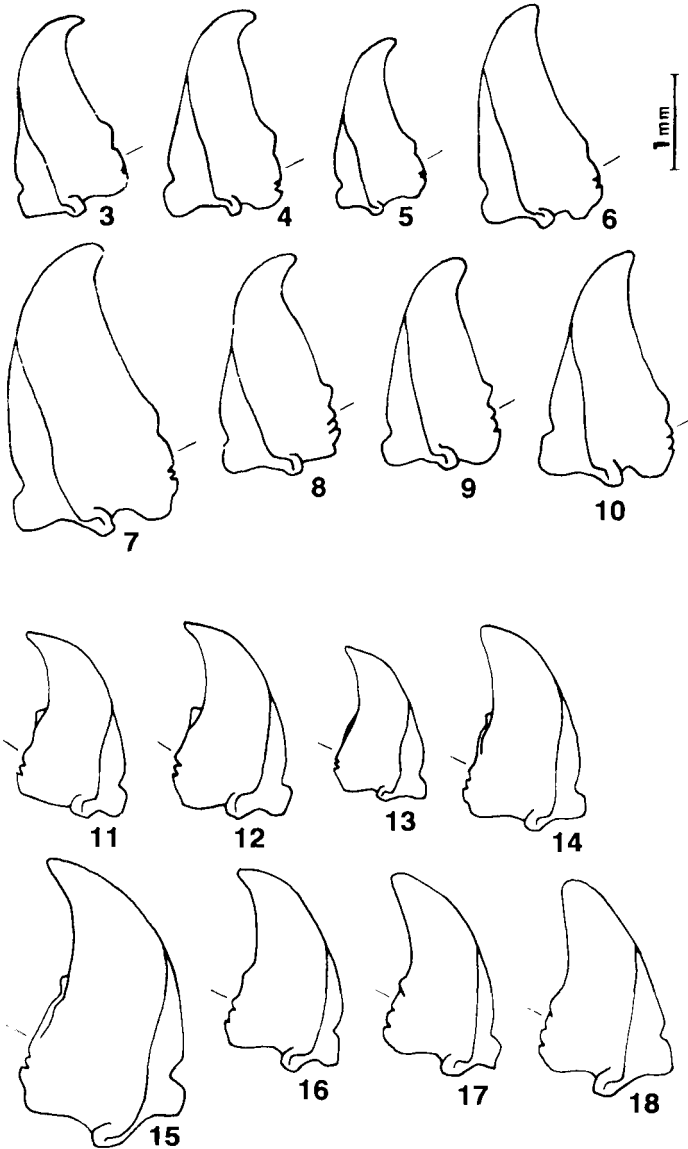
Summary of the homologies of the mandible parts in Trechidae, related to the segments of the maxilla, (after JEANNEL, 1926).

Maxila	Mandíbula
Cardo (co)	Cóndilo ventral (co)
Estipe (st) + Palpiger (pg)	Cara externa y ventral del cuerpo de la mandíbula
Subgalea (sg)	Cara dorsal + Muela (sg)
	Diente premolar (pm)
Lacinia (la)	Retináculo (la)
	Terebra (g)
Galea (g)	
Palpo (p)	

cación. Así pues, las mandíbulas de los Pterostichidae y en concreto de los Pterostichini, son apéndices más evolucionados que los de algunos carábidos y también algo más simplificados por carecer de seta sensorial y diente premolar.

Para la reordenación de las especies de

Steropus (sensu Jeannel, 1942) se utilizó como carácter diagnóstico la estructura de la arista masticadora de las mandíbulas. Esta arista, presenta en posición apical la punta de la mandíbula o "terebra", dos tercios más abajo el retináculo o diente interno, y por debajo de éste en posición basal, una larga



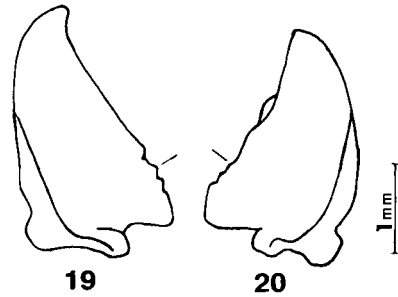
Figs. 3-18. Mandíbulas de algunas especies de *Steropus* (sensu Jeannel, 1942), indicando la primera cúspide molar: 3-10. Mandíbula izquierda; 11-18. Mandíbula derecha. 3 (11). *S. (Steropus) madidus* (F., 1775); 4 (12). *S. (Steropus) gallega* (Fairm., 1859); 5 (13). *S. (Steropus) aethiops* (Panz., 1797); 6 (14). *S. (Iberopus) catalonicus* (Dan. & Dan., 1906); 7 (15). *S. (Iberopus) ferreri* (Esp. & Mat., 1942); 8 (16). *C. (Corax) ghilianii* Putz., 1846; 9 (17). *C. (Sterocorax) globosus* ssp. *ebenus* (Quens., 1806); 10 (18). *C. (Sterocorax) insidiator* (Brul., 1872).

Mandibles of some species of *Steropus* (sensu Jeannel, 1942), indicating the first molar cusp: 3-10. Left mandible; 11-18. Right mandible. for species see above.

muela. Las mandíbulas de los Pterostichidae son ligeramente asimétricas, con lo que garantizan que una monte sobre la otra y que cizalle a la altura del retináculo. La muela de los *Steropus* (sensu Jeannel, 1942) se manifiesta tricuspídate. Esta observación ya fue hecha por FORSYTHE (1982) en *Pterostichus madidus* (Fabricius, 1775) actualmente *Steropus (Steropus) madidus* (Fabricius, 1775).

El retináculo o diente interno no va a ser un carácter revelador de grandes diferencias dentro del género *Steropus* (sensu Jeannel, 1942), mientras que sí lo va a ser la muela. La muela es tricuspídate en todas las especies estudiadas. En algunas, la primera cúspide (en sentido apical basal) va a ser aproximadamente del mismo tamaño que la segunda. En otro grupo de especies, va a ser sumamente ancha de forma que sea su extensión más del triple que la segunda. Este carácter va a definir dos grupos de especies: las que presentan la primera cúspide molar muy ancha, que englobamos en el género *Steropus (sensu novo)* y aquellas con la primera cúspide molar igual a la segunda que denominamos *Corax (nov. status)* (figs. 3-20). A ambos nominativos les damos el rango de género.

Una vez definido el carácter para los dos géneros, hay que establecer cuál de los dos estados de este carácter es plesiomorfo y cuál apomorfo. Para ello, como primera aproximación, se vuelven a comparar las mandíbulas de dichos géneros con las de los Trechini, observando que las mandíbulas de las especies de esta tribu son típicamente primitivas, manteniendo la muela indivisa. Los *Steropus (sensu novo)* que presentan la primera cúspide tan ancha, nos parecen ser aquéllos cuyo carácter permanece en un estado más primitivo (plesiomorfo), pues es el que más se aproxima a la estructura inicial de una muela primitiva, al tener un aspecto más compacto (moliforme) y mayor extensión lineal de arista. Por el contrario, los *Corax (nov. status)*, aunque también tienen una muela tricuspídate, presentan las cúspides casi iguales, siendo la primera de aspecto dentiforme, al igual que las otras dos. Por tanto, la forma de esta



Figs. 19-20. Mandíbulas de *Corax (Paleocorax) riffensis* (Ant., 1933), indicando la primera cúspide molar: 19. Mandíbula izquierda; 20. Mandíbula derecha.

Mandibles of Corax (Paleocorax) riffensis (Ant., 1933), indicating the first molar cusp: 19. Left mandible; 20. Right mandible.

muela determina un estado más evolucionado (apomorfo) que la anterior.

La segunda aproximación para ratificar la autenticidad de los estados del carácter citado, es el estudio de la frecuencia de ocurrencia (BELLÉS, 1985): "este criterio se basa en que aquellos estados de un carácter que están más ampliamente presentes en el taxón considerado o entre los taxones situados en niveles inmediatamente superiores, son considerados como plesiomorfos; inversamente, aquellos estados de un carácter con distribución muy limitada, se interpretan como apomorfos". Ésto se considera así porque la presencia del estado de un carácter en los diversos grupos, es más factible que sea producto de fenómenos hereditarios que de fenómenos de convergencia y de evolución independiente (WILEY, 1981).

Revisando los grupos más próximos a *Steropus* (sensu Jeannel, 1942) como son *Petrophilus*, *Oreophilus* y *Pterostichus*, se ha observado que las mandíbulas se caracterizan por tener una muela tricuspídate, con la primera cúspide ensanchada de forma similar a lo que sucede con los *Steropus (sensu novo)*, con lo que se ratifica la hipótesis de concebir el estado de este carácter como plesiomorfo en contraposición al manifestado por los *Corax (nov. status)*.

2. Estructura y función del órgano limpiador mesotibial en los *Steropus* (sensu Jeannel, 1942)

Para el aseo de las antenas, los carábidos presentan un órgano limpiador en las protibias (HLAVAC, 1971; REGENFUSS, 1975; BOUSQUET, 1986; ORTUÑO, en prensa) de forma variable según los taxones. Estos órganos pueden ensuciarse debido a su localización en apéndices locomotores (proximidad al suelo) o por el mero hecho del aseo antenal. Para el cuidado y limpieza de estos órganos, los carábidos han desarrollado un segundo órgano limpiador, mesotibial, a modo de rascador.

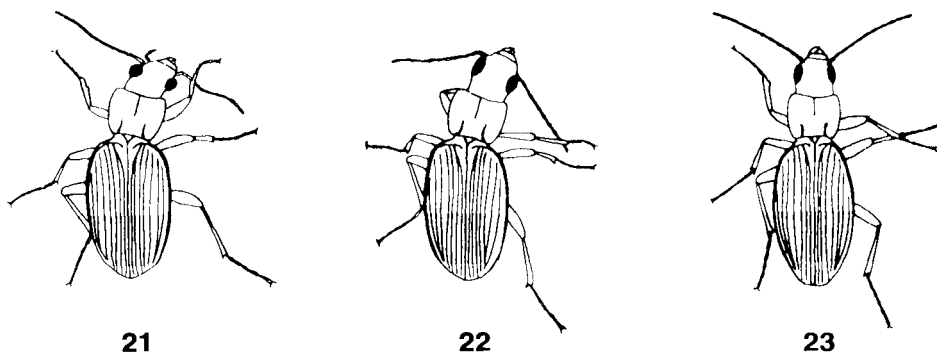
ANTOINE (1954) menciona la posible existencia de un órgano mesotibial de aseo, sin especificar su estructura ni su función concreta. Únicamente comenta la existencia de unas setas agrupadas en forma de brocha en la cara externa de las mesotibias, observadas en *Calosoma* Weber, 1801; *Cychrus* Fabricius, 1794; *Graniger* Motschoulsky, 1864; *Omophron* Latreille, 1802; y la familia Siagonidae Bonelli, 1810. ORTUÑO (en prensa)

confirma la existencia de este órgano en los carábidos.

El proceso de limpieza del órgano protibial en *Steropus* se realiza adelantando la mesotibia y retrasando la protibia, montando ésta sobre aquélla de tal forma, que al contactar los dos órganos limpiadores, y por fricción de ambos, las partículas adheridas a ellas se desprenden (figs. 21-23).

En las especies de *Steropus* (sensu Jeannel, 1942) ibero-mauritanicas existen dos modelos de órgano mesotibial, aunque ambos fundamentados sobre un esquema similar. Estas diferencias apoyan la idea de remodelar la sistemática del género.

Básicamente, el órgano limpiador atiende a un mismo patrón: una serie de setas localizadas en la cara lateral externa de las mesotibias y en posición distal. La diferencia radica en que unas especies van a presentar estas setas cortas y alineadas en una sola hilera, modelo PEINE (ORTUÑO, en prensa) (fig. 24), mientras que otras especies van a tener las setas más finas y dispuestas en varias filas, presentando un aspecto más desorganizado, modelo BROCHA (fig. 25), y que ANTOINE (1954) ya observó.

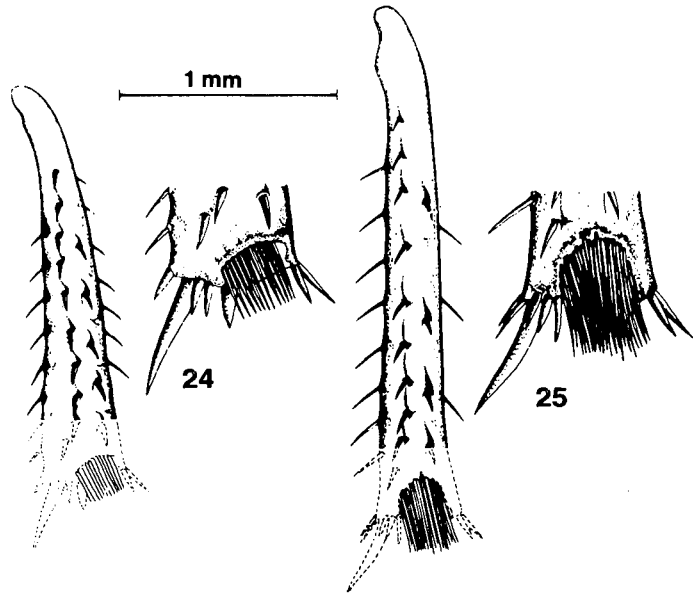


Figs. 21-23. Detalles del proceso del aseo en *Steropus* (sensu Jeannel, 1942): 21-22. Empleo del órgano protibial para limpiar la antena; 23. Empleo del órgano mesotibial para limpiar el protibial.

Details of the cleaning process in *Steropus* (sensu Jeannel, 1942): 21-22. Utilization of the protibial organ to clean the antenna; 23. Utilization of the mesotibial organ to clean the protibial.

Figs. 24-25. Mesotibias: 24. Detalle del órgano limpiador mesotibial (modelo PEINE) en *S. (Iberopus) catalonicus* (Dan. & Dan., 1906); 25. Detalle del órgano limpiador mesotibial (modelo BROCHA) en *C. (Sterocorax) globosus* ssp. *ebenus* (Quens., 1806).

Mesotibia: Detail of the mesotibial cleaning organ (COMB model, in S. (Iberopus) catalonicus (Dan. & Dan., 1906); 25. Detail of the mesotibial cleaning organ (BRUSH model) in C. (Sterocorax) globosus ssp. ebenus (Quens., 1806).



Las especies de *Steropus* (*sensu novo*) manifiestan el órgano mesotibial según el modelo PEINE y las de *Corax* (*nov. status*) según el modelo BROCHA —salvo *Corax riffensis* (Antoine, 1933) que conserva el modelo PEINE.

Para deducir cuál de los modelos es plesiomorfo y cuál apomorfo, se recurrió al estudio de la frecuencia de ocurrencia (BELLÉS, 1985).

Las otras especies de *Steropus* (*sensu* Jeannel, 1942) como son *S. (Steropus) aethiops* (Panzer, 1797), *S. (Steropus) cordatus* (Letzner, 1847), *S. (Steropus) rufitarsis* (Dejean, 1828) y *S. (Steropus) tenuimarginatus* (Chaudoir, 1867), presentan el órgano mesotibial según el modelo PEINE. Asimismo, en géneros próximos como *Petrophilus*, *Oreophilus* y *Pterostichus*, también se manifiesta el carácter según el modelo PEINE.

Al ser este estado el más difundido entre géneros próximos a *Steropus* (*sensu* Jeannel, 1942) y entre las propias especies del género, se le atribuye el valor de plesiomorfo, mientras que el modelo BROCHA será el estado apomorfo, característico del género *Corax* (*nov. status*) (salvo la excepción ya mencionada).

3. Distribución del género *Steropus* (*sensu* Jeannel, 1942)

El género *Steropus*, hasta el momento, reunía una serie de subgéneros que no habían sido estudiados a fondo, es decir, no se había analizado una serie de caracteres poco aparentes, pero sí sumamente reveladores de las afinidades reales entre las especies. Por ello, se ha realizado una nueva reagrupación en base a los caracteres ya citados. Utilizando estos caracteres, se han discriminado dos grandes grupos de morfología diferente, a los que se les ha concedido la categoría de género: *Steropus* (*sensu novo*) y *Corax* (*nov. status*). De forma interesante estos dos géneros presentan una distribución claramente distinta; las especies de *Steropus* (*sensu novo*), presentes exclusivamente en la Iberia húmeda y en gran parte de Europa y Asia, y las de *Corax* (*nov. status*) únicamente en el norte de África y la Iberia seca (fig. 29); salvo *Corax globosus* ssp. *ebenus* (Quensel, 1806) que puede también encontrarse de forma escasa en áreas más septentrionales de la Península. El asentamiento de esta especie en

tales latitudes ha sido favorecido al haber sufrido una mayor dispersión geográfica que las restantes. *Corax galaecianus* (Lauffer, 1909) es la única especie que presenta notables poblaciones en el norte de la península (Galicia), aunque se han detectado otros núcleos poblacionales en la Iberia seca.

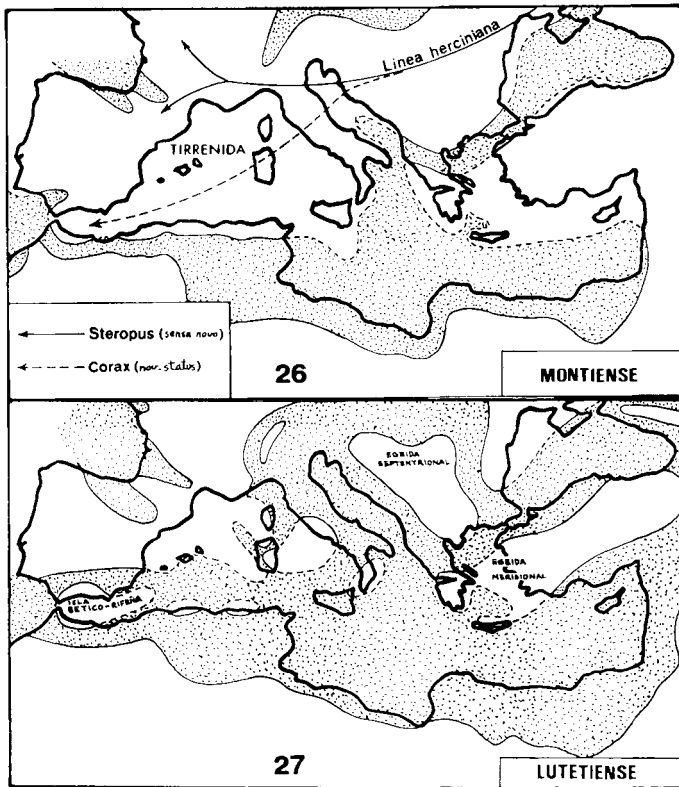
Las diversas características morfológicas, junto con las distribuciones tan peculiares que presentan (en las que casi no se solapan los dos géneros) apuntan a la idea de que éstos, aun teniendo un origen común en Angara, se diversificaron y posteriormente colonizaron la Península Ibérica por dos vías distintas.

4. Análisis biogeográfico

Las diversas tribus que componen la subfamilia Pterostichinae que incluye el género *Ste-*

ropus (sensu Jeannel, 1942), bien pertenecen a la línea gondwaniana (con las tres sublíneas: antártico-australo-sudamericana, inabresiana y gondwaniana oriental) o bien a la línea holártica, más moderna, y fruto de la evolución de la línea gondwaniana. La línea holártica se expandió desde el refugio continental de Angara (antiguo continente existente en Siberia, entre el Lena y el Yenisei) en el Cretácico, evolucionando posteriormente durante todo el Terciario. Esta línea colonizadora es la que ha seguido la tribu Pterostichini (y por tanto el género *Steropus*), al igual que la tribu Trechini (JEANNEL, 1942). Este dato va a facilitar el estudio de las diversas líneas de colonización europea, al haberse estudiado anteriormente en Trechini, y presentar ambas tribus un patrón similar de distribución.

Dentro de la línea holártica proveniente



Figs. 26-27. Paleogeografía de la cuenca mediterránea (modificado de FURON, 1950): 26. Montienense, líneas de colonización emprendidas por *Steropus* (*sensu novo*) y *Corax* (*nov. status*); 27. Lutetiense.

Paleogeography of the mediterranean basin (modified from FURON, 1950): 26. Montienense. Routes of colonization followed by Steropus (sensu novo) and Corax (nov status); 27. Lutetiense.

de Angara (en el Montiense), se distinguen dos líneas de colonización hacia Europa:

Línea egeiana. La fauna de esta línea quedó atrapada en la Egeida meridional, justo hasta el final del Mioceno medio, no pudiendo expandirse hacia Europa más que por el estrechamiento del Surco Transegeiano en el período de regresión de los mares del Pontiense. Dicho surco, ponía en contacto los mares Aralo-caspienses con el Mediterráneo occidental, dividiendo el refugio de la Egeida en dos: la Egeida septentrional y la Egeida meridional (fig. 27). Esta situación de incomunicación entre los dos macizos egeianos se dio desde el final del Montiense hasta el final del Mioceno medio.

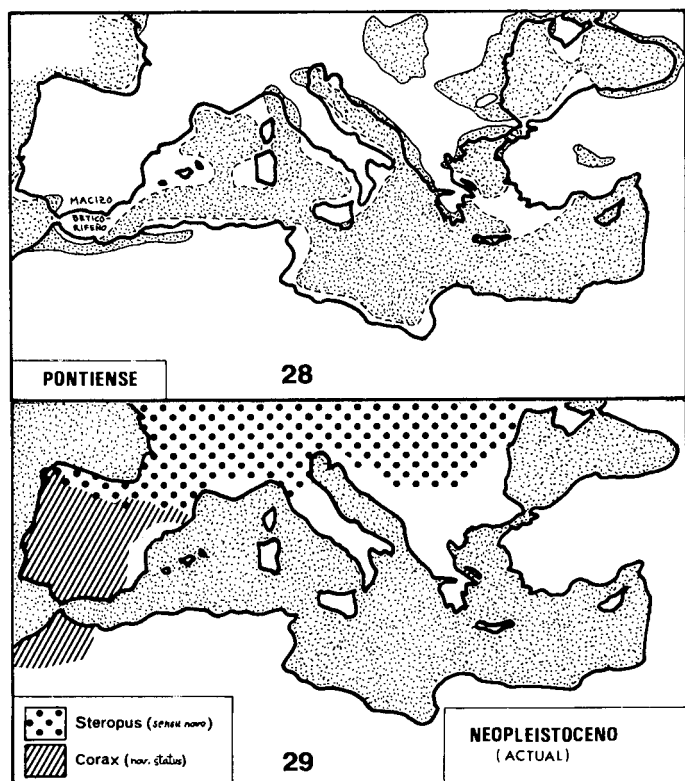
Un caso claro de línea egeiana es la dispersión sufrida por el género *Duvalius* (de la tribu Trechini) desde el refugio de la Egeida

meridional hacia Europa occidental (JEANNEL, 1941).

Línea herciniana. También proviene de Angara, pero supera por el norte la barrera de los mares Aralo-caspienses, avanzando hacia el oeste e incluso alcanzando América del Norte (JEANNEL, 1941).

A su vez, se puede diferenciar dentro de esta línea, una serie de troncos colonizadores sobre la Tirrénida central y septentrional. Estos pueblan, sobre todo, los Pirineos y Provenza, cuyas especies progresan hacia el norte a lo largo de toda la costa atlántica, colonizando de esta forma Europa (figura 26).

También de la línea herciniana, se diferencia a lo largo de la Tirrénida una línea más meridional (Sur de la Península Ibérica y Norte de África) que más tarde quedaría confinada en la Isla Bético-rifeña, durante el



Figs. 28-29. 28. Paleogeografía de la cuenca mediterránea (modificado de FURON, 1950), pontiense; 29. Geografía de la cuenca mediterránea en la actualidad, áreas de distribución de los géneros *Steropus* (*sensu novo*) y *Corax* (*nov. status*).

28. Paleogeography of the mediterranean basin (modified from FURON, 1950), pontiense; 29. Geography of the mediterranean basin at present, distribution of de genera *Steropus* (*sensu novo*) and *Corax* (*nov. status*).

Eoceno medio (Lutetiense) (fig. 27). La fauna aislada en esta porción continental se mantiene hasta el final del Mioceno, en el Ponticense, en el que desaparece el Estrecho Nor-bético, pudiendo así, esta línea, colonizar la Península Ibérica, al formarse el Macizo Bético-rifeño (fig. 28).

En el caso de las especies de *Steropus* (sensu Jeannel, 1942) siguieron en su expansión y colonización la línea herciniana (perteneciente a la gran línea holártica), diferenciándose posteriormente en dos grandes grupos que se separarían y evolucionarían de forma independiente (fig. 26). El género *Steropus* (sensu novo) siguió la línea tirrénica, diversificándose y colonizando parte de Asia y Europa central, y en Iberia las cadenas pirenaicas, para posteriormente extenderse por el norte de la Península. En el caso del género *Corax* (nov. status), éste siguió la línea bético-rifeña estando largo tiempo aislado. Finalmente en el Mioceno superior pudieron pasar al resto de la Península Ibérica donde se diversificaron al igual que en el norte de África.

Un caso parecido al de los *Steropus* (sensu Jeannel, 1942) es el sucedido con los géneros *Ceuthosphodrus* Jeannel, 1914 y *Ceuthosthenes* Antoine, 1954 (de la tribu Sphodrini), géneros muy próximos entre sí en cuanto a su morfología y ecología. El primero de claro origen tirrénico, y el segundo de origen bético-rifeño (VIVES & VIVES, 1982).

Esta hipótesis sobre la evolución y dispersión de las especies de *Steropus* (sensu JEANNEL, 1942) vendría a explicar el por qué de su actual distribución, así como las grandes diferencias existentes a nivel morfológico, producto de un largo período de aislamiento geográfico.

Corax (*Paleocorax*) *riffensis* (Antoine, 1933), como eslabón filogenético y biogeográfico

Corax (*Paleocorax*) *riffensis* (Antoine, 1933), es una especie estrictamente marroquí afincada en las montañas del Rif, y cuyos caracteres morfológicos se presentan en esta-

dos atribuibles en unos casos a la línea tirrénica de *Steropus* (sensu novo) y en otros a la línea bético-rifeña de *Corax* (nov. status).

Los principales caracteres en los que se ha basado para la escisión genérica de *Steropus* (sensu Jeannel, 1942) son la estructura mandibular y el modelo de órgano limpiador mesotibial (OLM). El primero de ellos, en esta especie, corresponde al descrito para la línea *Corax* (nov. status), y el segundo para la línea *Steropus* (sensu novo); por tanto, será incluida dentro del género *Corax* (nov. status) al considerar primero en la jerarquía de caracteres la estructura mandibular, y también por presentar otros caracteres típicamente evolucionados de dicha línea, como son:

Apófisis intercoxal del prosterno más ancha que larga; fosetas del pronoto superficiales; canal lateral del pronoto estrecho.

Los caracteres típicos de *Steropus* (sensu novo) que presentan son, junto con el modelo PEINE del órgano limpiador mesotibial, los siguientes: Complejidad esternal de los machos; escasa convexidad del cuerpo; pronoto claramente transversal; base del pronoto cóncava.

Estos cuatro caracteres pueden aparecer en otras especies de *Corax* (nov. status), bien todos o sólo alguno de ellos, como ocurre con *C. (Corax) ghilianii* Putzeys, 1846 y *C. (Sterocorax) galaecianus* (Lauffer, 1909) respectivamente.

Esta combinación de caracteres típicos de una y otra línea evolutiva nos indica que es una especie que, aunque ha seguido la línea colonizadora bético-rifeña, ha conservado gran parte de sus caracteres en estado plesiomorfo, mientras que otros han evolucionado hacia estados más avanzados, que aproximan y relacionan a la especie con la línea de *Corax* (nov. status).

Aun habiendo seguido todas las especies de *Corax* (nov. status) la línea colonizadora más meridional, la explicación a esta mayor fijeza de estados primitivos en *C. (Paleocorax) riffensis* frente a las demás, podría deberse al acantonamiento en las montañas del Rif de colonias de *Steropus* provenientes de la línea herciniana. En dichas montañas pro-

bablemente encontraron condiciones ambientales parecidas a las de latitudes más septentrionales y, por ello, pudieron conservar, algunos estados plesiomorfos definitorios del grupo original. La modificación del resto de estados no tuvo por qué producirse a partir del momento en que se refugiaron en las montañas del Rif, sino que pudo darse a lo largo de todo el proceso colonizador o, al menos, se produjo una cierta inestabilidad en ellos, culminando su transformación en el momento en que éstos quedaron aislados en la Isla Bético-rifeña durante el Lutetiense (fig. 27).

C. (Paleocorax) riffensis se puede considerar en la actualidad como un elemento perteneciente a la línea de *Corax (nov. status)* y próximo al tronco común (*Steropus* primitivos) de *Steropus (sensu novo)* y *Corax (nov. status)*; se trata, por tanto, de una especie de carácter relicto. Las restantes especies de *Corax (nov. status)* no han conservado tantos caracteres plesiomorfos (y tan relevantes como el OLM), lo cual puede deberse a que no encontraron factores ambientales adecuados para preservar estados primitivos de caracteres más estables.

Por tanto, para la especie considerada se propone la creación de un nuevo subgénero que denominamos *Paleocorax*, y que se caracteriza por ser el único *Corax (nov. status)* que presenta el órgano limpiador mesotibial con el modelo PEINE.

CLAVE DE GÉNEROS Y SUBGÉNEROS

Paralelamente a la remodelación del nivel de género, se han creado nuevos subgéneros que facilitan la clasificación de las especies. El subgénero *Iberopus* nov. junto con *Steropus*, abarcan las especies peninsulares para el género *Steropus (sensu novo)*. Por otro lado, el subgénero *Sterocorax* nov., *Paleocorax* nov. y *Corax* son englobados por la agrupación genérica *Corax (nov. status)*.

Todos estos taxones quedan definidos con las características que se reseñan en las tablas.

Clave de géneros

1. Base del pronoto con dos fosetas profundas (longitudinales o redondeadas). Órgano limpiador mesotibial (OLM) con las setas dispuestas en una sola hilera (modelo PEINE) (fig. 24). Primera cúspide molar de la mandíbula izquierda muy ancha (más de tres veces la longitud de la segunda cúspide) (figs. 3-7). Último esternito de los $\delta\delta$ nunca liso (con la presencia de una foseta o bien una carena transversal). Canal lateral del pronoto muy ancho *Steropus (sensu novo)*
- Base del pronoto con dos fosetas superficiales, siempre longitudinales. Órgano limpiador mesotibial (OLM) con las setas dispuestas a distinta altura y de forma más densa (modelo BROCHA) (fig. 25), salvo *C. (Paleocorax) riffensis*. Primera cúspide molar de la mandíbula izquierda de un tamaño similar a la segunda (figs. 8-10, 19). Último esternito de los $\delta\delta$ liso (salvo *C. galaecianus* y *C. riffensis*, presentando el primero una débil impresión superficial y el segundo una ancha foseta) o carenado longitudinalmente. Canal lateral del pronoto más estrecho *Corax (nov. status)*

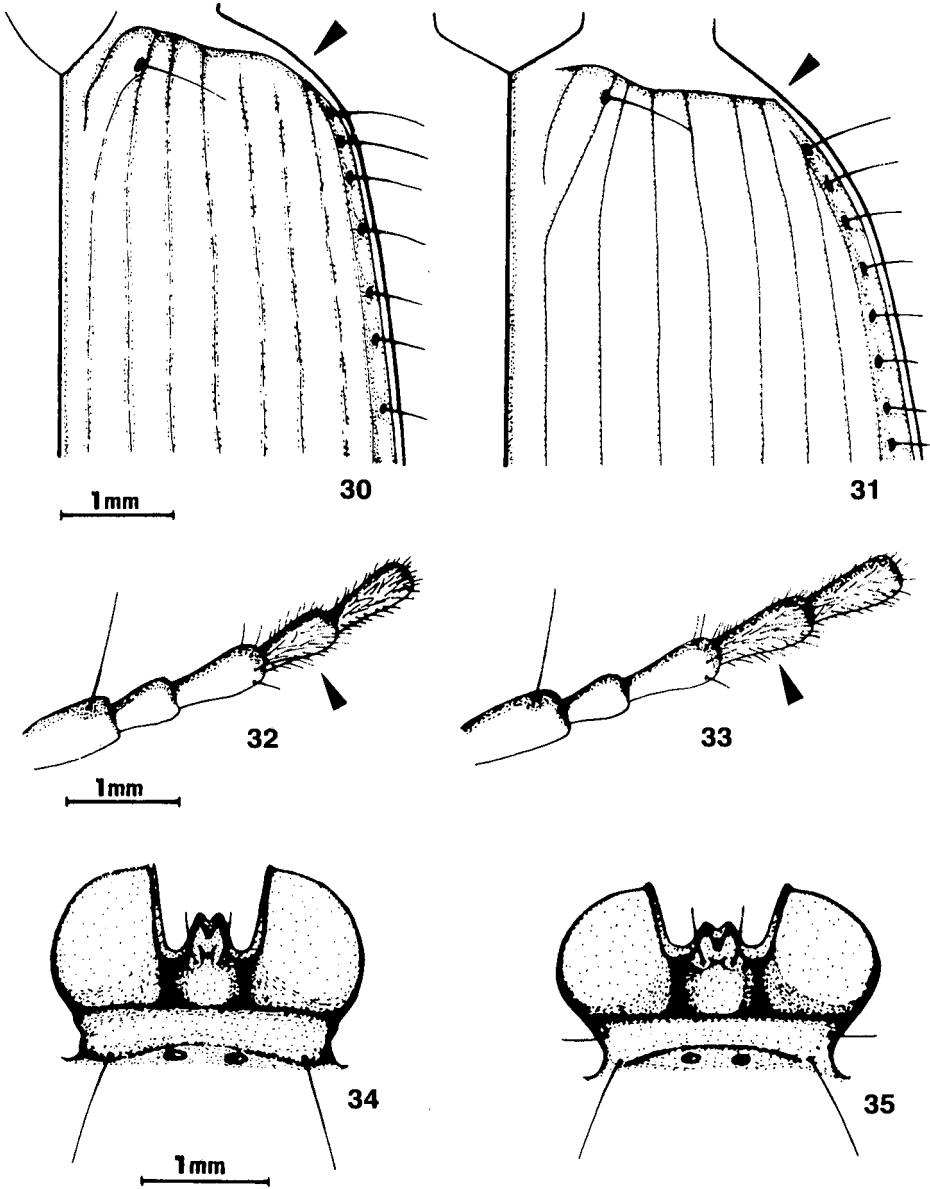
Clave de subgéneros

Steropus (sensu novo)

1. Fosetas del pronoto redondeadas; último poro setífero del borde lateral del pronoto situado ligeramente por delante de los ángulos posteriores. $\delta\delta$ con el último esternito provisto de una carena transversal *Steropus*
- Fosetas del pronoto lineales; último poro setífero del borde lateral del pronoto situado justo en los ángulos posteriores. $\delta\delta$ con el último esternito provisto de una foseta *Iberopus* (nov. subgén.)

Corax (nov. status)

1. Órgano limpiador mesotibial (OLM) según el modelo PEINE (fig. 24). Cabeza grande *Paleocorax* (nov. subgén.)
- Órgano limpiador mesotibial (OLM) según el modelo BROCHA (fig. 25). Cabeza más pequeña 2
2. Base de los élitros marginada, trazando una curva a la altura de los hombros (fig. 30). Área prebasilar con un par de poros setíferos (fig. 34). Cuarto artejo de las antenas aproximadamente tan largo como el segundo (fig. 32). Cruce epipleural muy marcado. Último esternito de los $\delta\delta$ carenado (quilla longitudinal) *Corax*



Figs. 30-35. 30-31. Detalle del margen elitoral a la altura del hombro de *C. (Corax) ghilianii* Putz., 1846 (30) y *C. (Sterocorax) globosus ssp. ebenus* (Quens., 1806) (31); 32-33. Detalle del cuarto artejo antenal de *C. (Corax) ghilianii* Putz., 1846 (32) y *C. (Sterocorax) globosus ssp. ebenus* (Quens., 1806) (33); 34-35. Detalle del mentón y área prebasilar de *C. (Corax) ghilianii* Putz., 1846 (34) y *C. (Sterocorax) globosus ssp. ebenus* (Quens., 1806) (35).

30-31. Detail of the elitoral margin at the shoulder level of *C. (Corax) ghilianii* Putz., 1846 (30) and *C. (Sterocorax) globosus ssp. ebenus* (Quens., 1806) (31); 32-33. Detail of the fourth joint antenna of *C. (Corax) ghilianii* Putz., 1846 (32) and *C. (Sterocorax) globosus ssp. ebenus* (Quens., 1806) (33); 34-35. Detail of the chin and prebasilar area of *C. (Corax) ghilianii* Putz., 1846 (34) and *C. (Sterocorax) globosus ssp. ebenus* (Quens., 1806) (35).

- Base de los élitros marginada, trazando un ángulo más o menos marcado a la altura de los hombros (fig. 31). Área prebasilar con dos pares de poros setíferos (fig. 35). Cuarto artejo de las antenas casi el doble que el segundo (fig. 33). Cruce epipleural moderadamente marcado o poco marcado. Último esternito de los ♂♂ no carenado, a lo sumo con una foseta
..... *Seterocorax* (nov. subgén.)

Las especies que corresponden a cada género y subgénero son (Especie tipo indicada con *):

Gén. *Steropus* (*sensu novo*)

Subgén. *Steropus*

S. (Steropus) madidus (F., 1775)

S. (Steropus) gallega (Fairm., 1859)

Subgén. *Iberopus* nov.

*S. (Iberopus) catalonicus** (Dan. & Dan., 1906)

S. (Iberopus) ferreri (Esp. & Mat., 1942)

Gén. *Corax* (*nov. status*)

Subgén. *Corax*

*C. (Corax) ghilianii** Putz., 1846 nov. comb.

Subgén. *Paleocorax* nov.

*C. (Paleocorax) riffensis** (Ant., 1933) nov. comb.

Subgén. *Sterocorax* nov.

C. (Sterocorax) insidiator (Brul., 1872) nov. comb.

C. (Sterocorax) galaecianus (Lauff., 1909) nov. comb.

C. (Sterocorax) globosus ssp. *ebenus** (Quens., 1806) nov. comb.

C. (Sterocorax) globosus ssp. *globosus* (F., 1792) nov. comb.

C. (Sterocorax) globosus ssp. *pecoudi* (Ant., 1922) nov. comb.

CONCLUSIONES

1. Las mandíbulas de *Steropus* (*sensu* Jeannel, 1942), se presentan en dos modelos distintos: uno con la primera cúspide molar muy ancha (estado plesiomorfo), y otro con la cúspide de aspecto dentiforme y similar a la segunda (estado apomorfo).

2. El estudio de la estructura mandibular indica que el grupo plesiomorfo del género *Steropus* (*sensu* Jeannel, 1942) está muy próximo a los géneros *Petrophilus*, *Oreophilus* y *Pterostichus*.

3. La estructura de la mandíbula es un excelente carácter a emplear en el estudio sistemático del género *Steropus* (*sensu* Jeannel, 1942), por ser un apéndice muy primitivo y a la vez especializado. Este carácter debería tenerse en cuenta en otros grupos de Pterostichidae.

4. El órgano limpiador mesotibial, complemento del órgano limpiador protibial tiene, desde un punto de vista sistemático, importancia en *Steropus* (*sensu* Jeannel, 1942) por manifestarse de dos formas distintas, que son denominadas: modelo PEINE (plesiomorfo) y modelo BROCHA (apomorfo).

5. En base a todos los caracteres estudiados se escinde *Steropus* (*sensu* Jeannel, 1942) en dos géneros: *Steropus* (*sensu novo*) (línea plesiomorfa) y *Corax* (*nov. status*) (línea apomorfa).

6. El género *Steropus* (*sensu novo*) aparece únicamente en la Iberia húmeda y en gran parte de Europa y Asia (Región Eurosiberiana). El género *Corax* (*nov. status*) en el Norte de África y la Iberia seca (Región Mediterránea), aunque puede haber alguna excepción para las especies *Corax globosus* ssp. *ebenus* y *Corax galaecianus* presentes también en la R. Eurosiberiana.

7. *Steropus* (*sensu* Jeannel, 1942) pertenece a la línea colonizadora Holártica y más concretamente a una línea derivada de ésta como es la Herciniana, y de la que se diferencian otras dos, una septentrional o Tirrénica a la que pertenecen las especies de *Steropus* (*sensu novo*), y otra meridional o Bético-rifeña para las especies de *Corax* (*nov. status*). Esto explicaría la actual distribución de las especies, así como las notables diferencias entre ambos géneros.

8. *Corax riffensis* es considerado como un eslabón próximo al tronco común que da origen a las líneas de *Steropus* (*sensu novo*) y *Corax* (*nov. status*).

9. Se propone la creación de tres nuevos subgéneros: *Iberopus* nov., *Paleocorax* nov. y *Sterocorax* nov. El primero subordinado al género *Steropus* (*sensu novo*) y los dos siguientes a *Corax* (*nov. status*).

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento a las siguientes personas que han tenido a bien cedermme material para proceder a su estudio: J.M. Pérez Zaballos, C. Jeanne, J. Vives y E. Vives, M. García París, J. M.^a M. Toribio, O. Arribas, M.A. Ferrández, C. Ibero, A. Tinaut y J. Plaza; y reiterarlo de nuevo a J.M. Pérez Zaballos por proceder a la revisión del manuscrito, y a C. Jeanne por facilitarme la observación de la especie *Steropus riffensis* así como bibliografía, material de estudio y sus valiosos consejos.

A mi profesor y amigo Raimundo Outerelo por la confianza depositada en mí, así como por todos los medios que puso a mi disposición y sin los cuales no hubiese sido posible la realización de este trabajo; por su lectura crítica del manuscrito y acertados consejos.

A Purificación Gamarra, por todos sus consejos encaminados a mejorar el trabajo.

A Esperanza Plaza (quien no tendrá oportunidad de leer estas líneas), por haberme facilitado el acceso a la colección de entomología del Museo de Ciencias Naturales de Madrid, para la observación y estudio de los ejemplares de *Steropus* allí depositados.

BIBLIOGRAFÍA

- ANTOINE, M., 1954. Sur l'existence possible d'un organe de toilette mésotibial chez les carabiques. *Rev. fr. d'Ent.*, 21: 24-25.
- 1957. Coléoptères Carabiques du Maroc (2.^{ème} partie). *Mem. Soc. Scienc. Nat. Phys. Maroc (N.S.) Zool.*, 3: 177-310.
- BELLÉS, X., 1985. Sistemática, filogenia y biogeografía de la subfamilia *Gibbinae* (Coleoptera, Ptinidae). *Treb. Mus. Zool.*, 3: 1-94.
- BONADONA, P., 1971. Catalogue des Coléoptères Carabiques de France. *Suppl. a la Nouv. Rev. Ent.* 1-77.
- BOUSQUET, I., 1984. The subgenus *Steropus* Dejean (Coleoptera: Carabidae: Pterostichus): Adult and larval character states, with notes on taxonomic limits and relationships. *The Canadian entomologist*, 116: 1611-1621.
- 1986. Number of clip setae on protibia as a diag-

- nostic character between *Pterostichus pensilvanicus* LeConte and *P. adstrictus* Eschscholtz. (*Col. Carabidae*). *Coleop. Bull.*, 40 (4): 353-354.
- DE LA FUENTE, J. M.^a, 1920. Catálogo sistemático-geográfico de los Coleópteros de la Península Ibérica y Baleares. *Bol. Soc. Ent. España*, 3: 74-89.
- 1927. *Tablas analíticas para la clasificación de los Coléopteros de la Península Ibérica. Cicindelidae, Carabidae*. Altés. Barcelona.
- ESPAÑOL, F. & MATEU, J., 1942. Revisión de los *Steropus* ibéricos. *An. Fac. Cienc. Porto*, 27: 1-15.
- FORSYTHE T.G., 1982. Feeding mechanisms of certain ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *The Coleopterists Bulletin*, 36 (1): 26-73.
- FURON, R., 1950. Les grandes lignes de la Paléogéographie de la Méditerranée (Tertiaire et Quaternaire). *Vie et Milieu*, 1 (2): 131-162.
- HLAVAC, T.F., 1971. Differentiation of de Carabid Antenna Cleaner. *Psyche*, 78: 51-66.
- JEANNE, C., 1965. Carabiques de la Peninsule Ibérique (2.^a note). *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, 102, Ser. A, 10: 3-34.
- JEANNE, C. & ZABALLOS, J.P., 1986. Catalogue des Coléoptères Carabiques de la Peninsule Ibérique. *Suppl. Bull. Soc. Linn. Bordeaux* : 1-200.
- JEANNEL, R., 1926. Monographie des *Trechinae*, I. *L'Abeille*, 32: 252-383.
- 1941. *Coléoptères Carabiques (1.^{er} partie)*. Faune de France. Lechevalier. Paris.
- 1942. *Coléoptères Carabiques (2.^{ème} partie)*. Faune de France. Lechevalier. Paris.
- 1948. *Coléoptères Carabiques de la Région Malgache (2.^{ème} partie)*. Faune de l'Empire Français, 10. Office de la Recherche Scientifique Coloniale. Paris.
- KIRSCHENHOFER, E., 1985. Zwei neue *Pterostichus*-Arten aus Sachalin: *Pterostichus (Steropus) sachalinensis* sp.n. und *Pterostichus (Lyperopherus) wellschmiedi* sp.n. (Coleoptera, Carabidae). *Ent. Zeits. Ent. Linz*, 6 (17): 221-229.
- ORTUÑO, V.M. (en prensa). Importancia de los caracteres tibiales en la sistemática de *Harpalidae*. *Actas III Congr. Ib. Ent.*
- PUTZEYS, J., 1846. Prémices entomologiques, II. Descriptions de 62 espèces nouvelles de Coléoptères appartenant aux familles des Cicindélides et des Carabiques, avec l'indication des caractères de cinq nouveaux genres. *Mem. Soc. Sc. Liege*, 2: 353-417.
- 1874. Relevé des Cicindélides et Carabiques recueillis en Portugal par M. Camille Von Volxem. *Ann. Soc. ent. Belg.*, 17: 47-60.
- REGENFUSS, H., 1975. Die Antennen-Putzeinrichtung der *Adephaga* (Coleoptera), parallele evolutive Vervollkommung einer komplexen Struktur. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 13: 278-299.
- SCHATZMAYR, A., 1943. Bestimmungstabellen der europäischen und nordafrikanischen *Pterosti-*

- chus* und *Tapinopterus* Arten. *Zool.-bot. Ges. Wien*, 5: 1-144.
- VIVES, J. & VIVES, E., 1982. Notas sobre *Sphodrini* españoles nuevos o poco conocidos. *Nouv. Rev. Ent.*, 12 (1): 29-36.
- WILEY, E.O., 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley and Sons. New York.
- WINKLER, A., 1924. *Catalogus Coleopterum regionis palaearcticae*. I. A. Winkler, Ed. Wien.