

Nafarroa sorogainensis n. g. n. sp., un nuevo Leptodirini hipógeo de los Pirineos navarros (España) (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae)

J. FRESNEDA^{1, 2}, E. DUPRÉ³

¹Ca de Massa; 25526 Llesp, Lleida; Spain; E-mail: ffresned@gmail.com

²Museu de Ciències Naturals (Zoologia); Passeig Picasso s/n; 08003 Barcelona; Spain

³14 impasse Ming; 40220 Tarnos; France; E-mail: anericdupre@free.fr

Resumen

Se describe *Nafarroa sorogainensis* n. g. n. sp., un nuevo género y una nueva especie de coleóptero subterráneo de los Pirineos occidentales españoles (macizo de Kintoa, Navarra, España). Este género es remarkable por combinar distintos caracteres presentes en los otros géneros con los que se relaciona y que también están distribuidos por los Pirineos occidentales (géneros del grupo *Euryspeonomus*). La estructura del edeago, el lóbulo medio, saco interno y estilos laterales del tegmen, con sólo cuatro sedas sin otras estructuras, indican afinidad entre *Nafarroa* n. g. y *Euryspeonomus* Jeannel, 1919, diversificado en los sistemas montañosos del sur de los Pirineos occidentales; pero la ausencia de estrías transversas en los élitros le acerca también a *Aranzadiella* Español, 1972, género localizado en la frontera oeste de los «infraflagelados» pirenaicos, en contacto con los «supraflagelados» cantábricos: relieves de ambas riberas del río Deba (Gipuzkoa, España).

Palabras clave: *Nafarroa sorogainensis* n. g. n. sp., Leiodidae, Cholevinae, Leptodirini, subterráneo, Pirineos, Navarra, España.

Laburpena

Nafarroa sorogainensis n. g. n. sp., **Nafarroako Pirinioetako (Espainia) Leptodirini hipogeo berria (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae)**

Nafarroa sorogainensis n. g. n. sp. lurpeko koleopteroen genero eta espezie berriak deskribatzen dira, mendebaldeko espainiar Pirinioetako (Kintoa mendigunea, Nafarroa, Espainia). Genero berria, mendebaldeko Pirinioetako banaketa duten eta harekin erlazionatuta dauden beste genero batzuen (*Euryspeonomus* taldeko generoen) ezaugarriak konbinatzegatik suertatzen da ohargarri. Edeagoaren egiturak, erdiko lobuluak, barne-zakuak eta tegmenaren alboko estiloek, hauek lau arantza eta bestelako egiturarik ez dutelarik, *Nafarroa* n. g. eta *Euryspeonomus* Jeannel, 1919 (azken hau, mendebaldeko Pirinioen hegoaldeko mendikateetan dibertsifikatua) generoen arteko hurbiltasuna erakusten dute; baina elitroetako zehar-ildorik ezak genero berria *Aranzadiella* Español, 1972 generorantz ere hurbiltzen du, azken hau piriniar «infraflagelatu» mendebaldeko mugakoa izanik, kantabriar «supraflagelatu» kontaktuan: Deba ibaiaren (Gipuzkoa, Espainia) bi ertzetako erliebeetako, hain zuzen.

Gako-hitzak: *Nafarroa sorogainensis* n. g. n. sp., Leiodidae, Cholevinae, Leptodirini, lurpekoa, Pirinioak, Nafarroa, Espainia.

Abstract

***Nafarroa sorogainensis* n. g. n. sp., a new hypogean Leptodirini from the Pyrenees of Navarra (Spain) (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae)**

Nafarroa sorogainensis n. g. n. sp., a new subterranean Coleoptera species in a new genus, is described from the Spanish western Pyrenees (Kintoa massif, Navarre, Spain). The genus is remarkable for combining different characters present in other related genera of the western Pyrenees (*Euryspeonomus* group of genera). The structure of the aedeagus, median lobe, inner sac, and the lateral styles of the tegmen, with only four spines and without any other structure, suggest affinities between *Nafarroa* n. g. and *Euryspeonomus* Jeannel, 1919, the latter diversified in the south-Pyrenean mountain chains of the western part of the Pyrenean range. However, the new genus shares

the absence of elytral transverse striae with the genus *Aranzadiella* Español, 1972, from the westernmost area of the range of the Pyrenean «infraflagellates» and in contact with the Cantabrian «supraflagellates» in the Deba river basin (Guipúzcoa, Spain).

Key words: *Nafarroa sorogainensis* n. g. n. sp., Leiodidae, Cholevinae, Leptodirini, subterranean, Pyrenees, Navarra, Spain.

Introducción

Una de las regiones con más alta diversidad de fauna hipógea son los Pirineos y las áreas adyacentes. En particular, son especialmente numerosos los táxones de la tribu Leptodirini (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae), que se distribuyen de un extremo al otro del macizo. Concretamente, esta tribu está representada en los Pirineos y sistemas montañosos asociados por 224 táxones (especies y subespecies) que se agrupan en 29 géneros, todos ellos endemismos de esta área. Este grupo animal ha fascinado a bioespeleólogos y estudiosos de los procesos evolutivos desde antiguo, debido a sus estrictos requerimientos ecológicos, a las áreas de distribución extremadamente reducidas y el aparente aislamiento de las poblaciones, a su capacidad de dispersión fuertemente limitada, a las peculiares modificaciones adaptativas y a los numerosos ejemplos de convergencia morfológica que dificultan las reconstrucciones filogenéticas. Los Leptodirini pirenaicos han sido estudiados en detalle por diversos autores: Jeannel (1911, 1924), Dupré (1989, 1990), Fresneda (1998), Fresneda y Salgado (2000, 2006), Salgado *et al.* (2008) y Fresneda y Fery (2009). Un reciente estudio sugiere la monofilia de los Leptodirini pirenaicos (Fresneda *et al.*, 2007) y un estudio molecular posterior (Ribera *et al.*, 2010) precisa su ordenación.

Durante el transcurso de unas exploraciones bioespeleológicas en cavidades cársticas en el macizo de Kintoa (Pirineos occidentales, Navarra, España), uno de los autores (ED) recolectó varios ejemplares de una asombrosa especie de Leptodirini, primer representante de un nuevo género relacionado con los otros distribuidos por el distrito bioespeleológico vasco.

Material y métodos

Las estructuras a observar con microscopio de transparencia (edeago y segmento genital del macho, complejo spermatecal, segmento genital y octavo

uosternito de la hembra) después de extraídas, se han sumergido en una solución acuosa de KOH al 10% durante seis horas; después han sido pasadas por una serie alcohólica (60°–96°) para su deshidratación durante unos cuantos minutos y posteriormente por un baño de xilol durante unas 12 horas. Acto seguido se han montado con bálsamo del Canadá sobre una placa de papel de acetato transparente que se conserva insertada a la misma aguja que el ejemplar al que pertenece.

Los términos usados para designar las distintas piezas del saco interno del edeago (Figs. 3a-n) siguen los trabajos de Jeannel (1924), Bellés (1984), Dupré (1989), Fresneda (1998), Fresneda y Salgado (2000, 2006) y Fresneda *et al.* (2009). Las estructuras señaladas en las ilustraciones se indican con las siguientes abreviaciones: Saco interno del edeago: REGIÓN BASAL: FAY: faneras anexas a la PY (Bellés, 1984); PY: «pièce en Y» (Jeannel, 1924). REGIÓN MEDIA: APA: armadura de la pieza axial (Bellés, 1984); CF: complejo faneroide (Fresneda y Salgado, 2006); FDM: faneras dorsales de la región media (Bellés, 1984); FVM: faneras ventrales de la región media (Bellés, 1984). REGIÓN APICAL: BA: bolsa apical (Fresneda, 1998); BRA: bandas de refuerzo apical (Jeannel, 1924). Complejo spermatecal: E: spermateca; PB: proceso basal.

Resultados y discusión

Nafarroa n. g.

Especie tipo: *Nafarroa sorogainensis* n. sp.

Descripción:

Élitros: Presentan un punteado disperso, fuertemente marcado y algo rugoso, sin estrías transversas (Fig. 1).

Quilla mesoventral: Es alta, forma un ángulo obtuso con el vértice puntiagudo y no tiene prolongación sobre el metaventrilo; se ajusta al modelo de los géneros

del clado de «*Speonomus*» (Salgado *et al.*, 2008).

Segmento genital del macho: Está fuertemente reducido a un simple anillo débilmente esclerotizado, con dos pedúnculos laterales largos y finos (Fig. 2c).

Lóbulo medio del edeago: En visión dorsal es fuertemente menguante desde la base hasta la punta, y el ápice es redondeado; los márgenes laterales son sinuosos (Fig. 2a); en vista lateral está doblado en ángulo obtuso por la mitad (Fig. 2b); la porción basal se observa proporcionalmente reducida.

Estilos laterales del tegmen: Son ligeramente más largos que el lóbulo medio, robustos en toda su longitud y el ápice es redondeado; en este lugar se encuentran cuatro sedas robustas (Fig. 2d).

Saco interno del edeago: Tiene las tres regiones características del linaje de «*Speonomus*» (Fig. 3a) (Jeannel, 1910; Dupré, 1989, 1992; Fresneda, 1998; Fresneda y Salgado, 2000, 2006) o clado pirenaico en sentido amplio de Ribera *et al.* (2010). En la región apical las bandas de refuerzo son largas y reposan sobre lígulas membranosas (Fig. 3a: BRA). La región media presenta un fino flagelo que tiene su origen en la PY, una pieza axial corta con armadura en su extremo superior (Fig. 3a: APA), y faneras dorsales (Fig. 3a: FDM) y ventrales (Fig. 3a: FVM).

Octavo urosternito femenino: Tiene una corta espina gastral que muestra el ápice truncado (Fig. 2e).

Complejo espermateca: Tiene la espermateca del «tipo 1» *sensu* Perreau (1989) (Fig. 2f: E), fina y alargada, suavemente curvada y con dos lóbulos diferenciados; el apical es esférico y mayor que el basal; el basal no está muy desarrollado, pues su calibre es igual o incluso menor que el de la región media; presenta glándula espermática insertada en el mismo lugar que el conducto espermático; éste es 10-12 veces más largo que la espermateca; en el punto de contacto con la bolsa copulatriz, el proceso basal (Fig. 2f: PB) está simplemente indicado por un engrosamiento del conducto, que además está algo más esclerotizado que el resto; también es algo más grueso en la zona en que se inserta en la espermateca.

Etimología:

Este nuevo taxon está dedicado a la región de Navarra (Navarroa en euskera), que se encuentra situada en el norte de la Península Ibérica. Nombre femenino.

Examen comparativo:

Nafarroa n. g. debe situarse en el «clado 3 del árbol ultramétrico» del grupo «*Speonomus*» de la ordenación



FIGURA 1. Habitus de *Nafarroa sorogainensis n. g. n. sp.* (Escala = 1 mm).

FIGURE 1. Habitus of *Nafarroa sorogainensis n. g. n. sp.* (Scale bar = 1 mm).

propuesta por Ribera *et al.* (2010). Este clado agrupa a todos los Leptodirini estrictamente hipógeos del distrito bioespeleológico vasco de Bellés (1994); los Leptodirini endógeos de esta región (*Bathysciola* del grupo *schiodtei* (Fresneda y Salgado, 2006)) constituyen su grupo hermano, el «clado 2 del árbol ultramétrico», con una distribución que se extiende desde los relieves vascos hasta la región central de los Pirineos. La primera impresión que produce la observación simple de *Nafarroa n. g.* sugiere cierto parecido en aspecto con una pequeña *Bathysciola* Jeannel, 1910; un estudio detallado revela características peculiares,

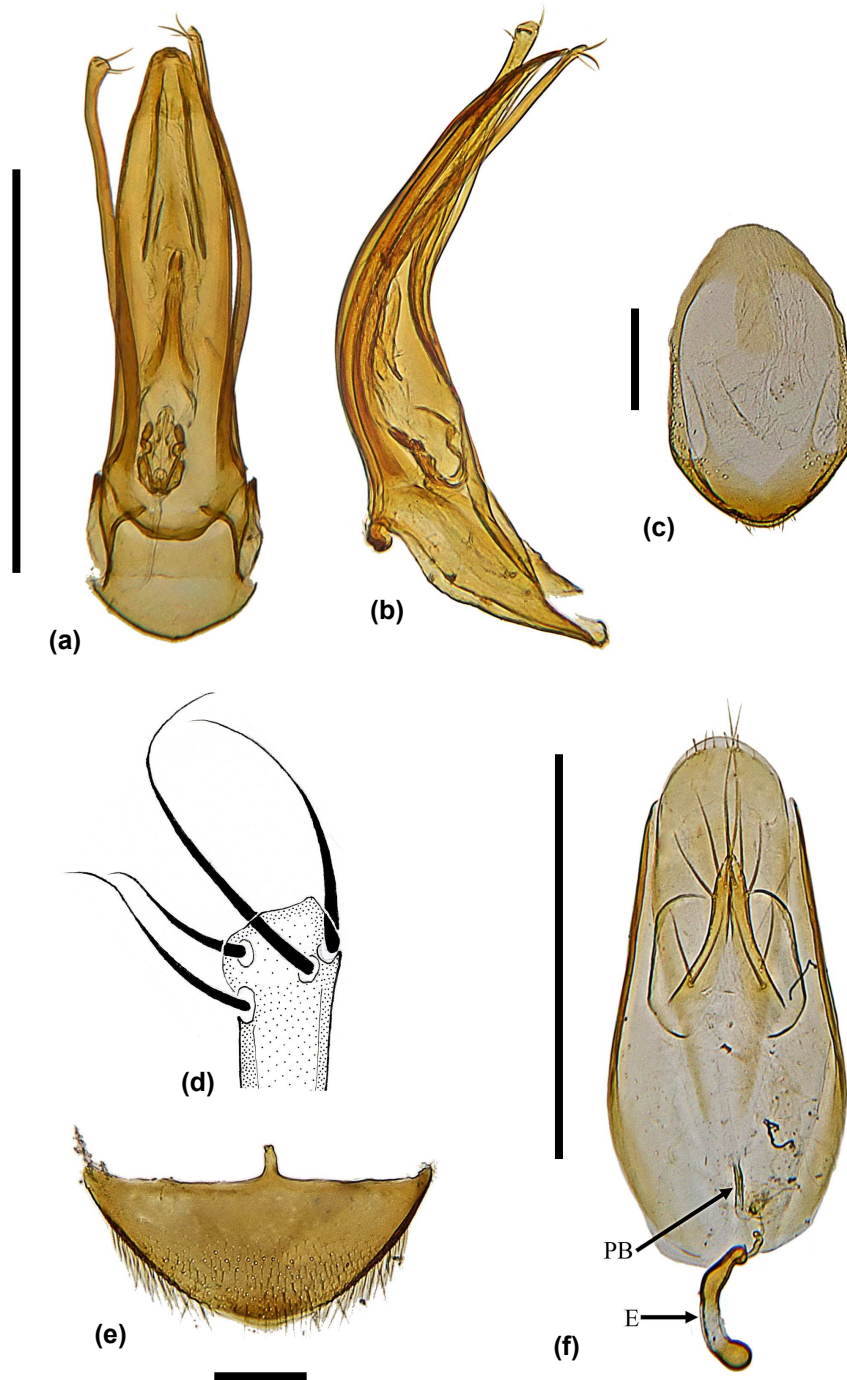


FIGURA 2. *Nafarroa sorogainensis* n. g. n. sp.: (a) Edeago en visión dorsal; (b) Edeago en visión lateral; (c) Segmento genital del macho; (d) Ampliación del ápice del estilo lateral del edeago; (e) Octavo esternito abdominal de la hembra; (f) Segmento genital femenino y complejo espermatecal. Abreviaciones: E: espermateca; PB: proceso basal del conducto espermático (Escala: (a)-(b), (f) = 0,5 mm; (c), (e) = 0,1 mm).

FIGURE 2. *Nafarroa sorogainensis* n. g. n. sp.: (a) Aedeagus in dorsal view; (b) Aedeagus in lateral view; (c) Genital segment of the male; (d) Amplification of the apex of the paramere; (e) Urite VIII of female; (f) Female genital segment with spermathecal complex. Abbreviations: E: spermatheca; PB: basal process of the *ductus spermatecae* (Scale bars: (a)-(b), (f) = 0.5 mm; (c), (e) = 0.1 mm).

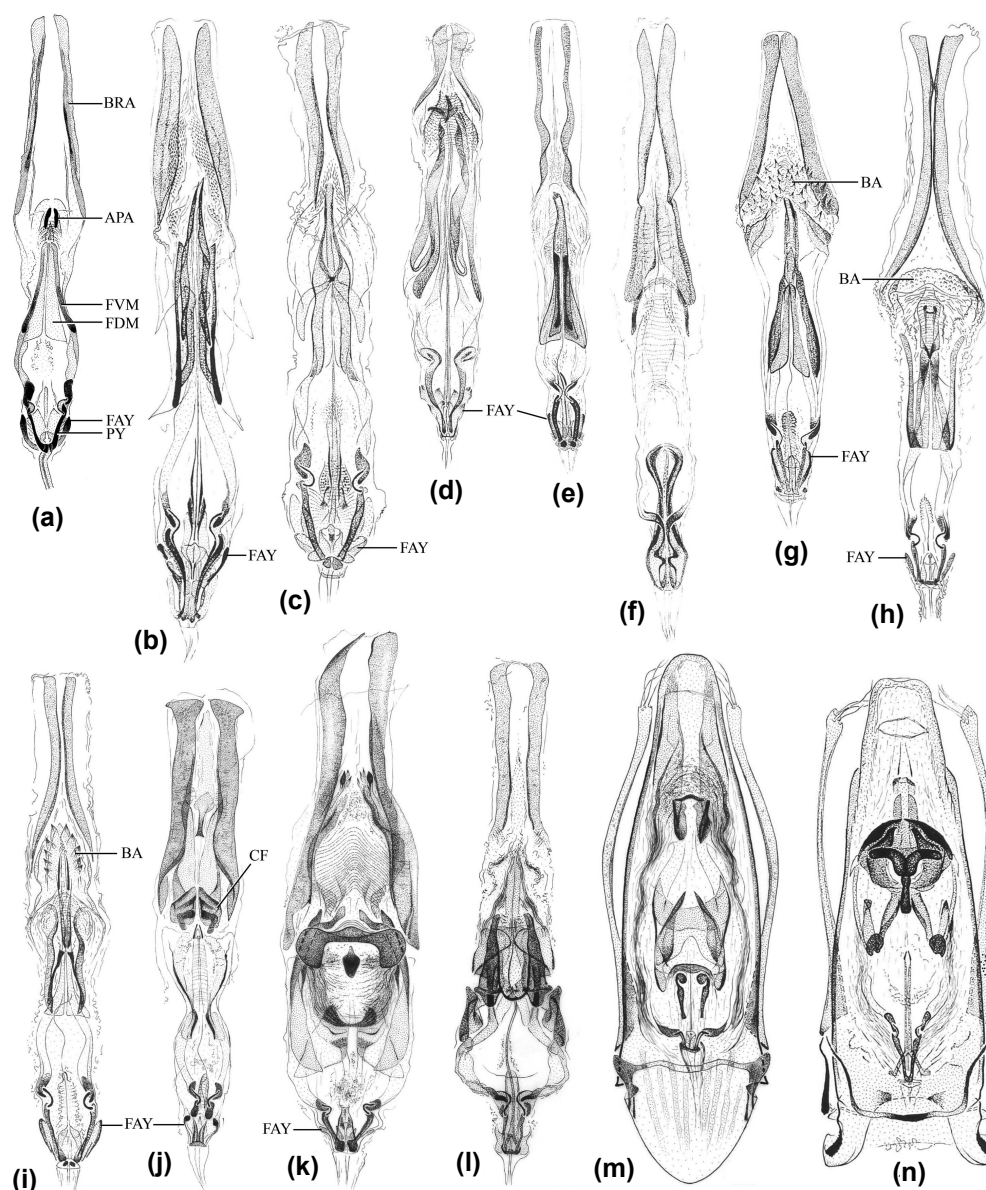


FIGURA 3. Saco interno del eedeago en visión dorsal de: (a) *Nafarroa sorogainensis* n. g. n. sp.; (b) *Euryspeonomus* (*Euryspeonomus*) *breuili* (Jeannel, 1919); (c) *E. (Euryspeonomus) bernetei* Dupré, 1991; (d) *E. (Urbasolus) ciurrizji* (Bolívar, 1921); (e) *E. (Urbasolus) eloseguii* (Español, 1948); (f) *Josettekia mendizabali* (Bolívar, 1921); (g) *Aranzadiella leizaolai* Español, 1972; (h) *Speocharidius* (*Speocharidius*) *breuili* Jeannel, 1919; (i) *S. (Kobiella) galani* Español, 1970; (j) *Bathysciola* (*Bathysciola*) *grandis* (Fairmaire, 1856); (k) *B. (Bathysciola) meridionalis* (Jacquelin du Val, 1854); (l) *B. (Bathysciola) lapidicola* (Saulcy, 1872); (m) *B. (Bathysciola) larrennei* (Abeille de Perrin, 1883), eedeago completo; (n) *B. (Bathysciola) grenieri* (Saulcy, 1872), eedeago completo. Abreviaciones: APA: armadura de la pieza axial; BA: bolsa apical; BRA: bandas de refuerzo apical; CF: complejo faneroide; FAY: faneras anexas a la PY; FDM: faneras dorsales de la región media; FVM: faneras ventrales de la región media; PY: «pieza en Y» (Escala = 0,5 mm).

FIGURE 3. Inner sac of the aedeagus in dorsal view: (a) *Nafarroa sorogainensis* n. g. n. sp.; (b) *Euryspeonomus* (*Euryspeonomus*) *breuili* (Jeannel, 1919); (c) *E. (Euryspeonomus) bernetei* Dupré, 1991; (d) *E. (Urbasolus) ciurrizji* (Bolívar, 1921); (e) *E. (Urbasolus) eloseguii* (Español, 1948); (f) *Josettekia mendizabali* (Bolívar, 1921); (g) *Aranzadiella leizaolai* Español, 1972; (h) *Speocharidius* (*Speocharidius*) *breuili* Jeannel, 1919; (i) *S. (Kobiella) galani* Español, 1970; (j) *Bathysciola* (*Bathysciola*) *grandis* (Fairmaire, 1856); (k) *B. (Bathysciola) meridionalis* (Jacquelin du Val, 1854); (l) *B. (Bathysciola) lapidicola* (Saulcy, 1872); (m) *B. (Bathysciola) larrennei* (Abeille de Perrin, 1883), aedeagus; (n) *B. (Bathysciola) grenieri* (Saulcy, 1872), aedeagus. Abbreviations: APA: axial piece armour; BA: apical bag; BRA: reinforcement bands; CF: phaneroide complex; FAY: annex phanerae of the PY; FDM: dorsal feather-like structures; FVM: ventral feather-like structures; PY: «Y piece» (Scale bar = 0.5 mm).

tanto en la morfología externa como en las estructuras genitales, que recuerdan a *Aranzadiella* Español, 1972 –por el punteado elitral– (Mendaro y Olatz, en Guipúzcoa), y también a *Euryspeonomus* Jeannel, 1919 –por la estructura de los estilos laterales del tegmen– (sistemas montañosos de Aralar, Urbasa, Andía y Kintoa en Navarra, y Entzia en Álava, España). Los estilos laterales del tegmen de *Nafarroa* n. g. son robustos en toda su longitud y sólo presentan cuatro sedas robustas en el ápice, igual que los Leptodirini del grupo *Euryspeonomus* Jeannel, 1919 (*sensu* Fresneda *et al.*, 2007), todos ellos géneros endémicos del distrito bioespeleológico vasco. El grupo *Euryspeonomus* se caracteriza también por la existencia de sólo cuatro sedas en el ápice de los estilos laterales del tegmen (Figs. 4b-o), salvo *Aranzadiella*, que tiene una treintena. *Aranzadiella* es el único Leptodirini del clado pirenaico en presentar esta característica, pero la existencia de una bolsa fuertemente espinosa en la parte superior de la región media del saco interno del edeago (Fig. 3g), conduce a situar a este género en las proximidades de *Speocharidius* Jeannel, 1919, con el que comparte este tipo de estructura (Figs. 3h-i); el estudio molecular así lo confirma (Ribera *et al.*, 2010). Se encuentran también cuatro sedas en algunas especies de otros linajes; así, *Quaestus* (*Asturianaella*) *incognitus* Salgado & Fresneda, 2004 o *Speocharinus lloesi* (Español & Escolà, 1977) de la «série phylétique *Quaestus*» (Perreau, 2000) o «*Quaestus* group» (Ribera *et al.*, 2010) de la cornisa cantábrica. *Quaestus* (*Quaesticulus*) *minos* (Jeannel, 1909) o *Q.* (*Quaestus*) *jeannei* (Coiffait, 1965) tienen tres sedas, pero en ocasiones se pueden encontrar individuos con cuatro en la misma población; también se han descrito casos en que un mismo individuo presenta tres en un estilo y cuatro en el otro (Bellés, 1977; Salgado, 1982). Todos estos pertenecen al grupo de los «*Supraflagellés*» (Jeannel, 1955), con una conformación del saco interno del edeago absolutamente distinta del caso de estudio: no dividido en tres regiones, sin PY, con estilite o grupos de espinas diferenciadas (Salgado, 2000). La composición del grupo *Euryspeonomus* es la siguiente: *Aranzadiella* Español, 1972 (1 taxon), subgrupo de *Bathysciola lapidicola* (4 táxones) (Fresneda y Salgado, 2000), subgrupo de *B. larcennei* (2 táxones) (Fresneda y Salgado, 2000), subgrupo de *B. meridionalis* (3 táxones) (Fresneda y Salgado, 2000), subgrupo de *B. schiodtei* (11 táxones) (Fresneda y Fery, 2009), *E.* (*Euryspeonomus*) Jeannel, 1919 (2 táxones) (Fresneda y Salgado, 2000), *E.* (*Urbasolus*) Español, 1948 (3 táxones) (Fresneda y Salgado, 2000), *Josettekia* Bellés & Déliot, 1983 (2 táxones) (Dupré, 1990; Fresneda, 1999), *S.* (*Speocharidius*) Jeannel, 1919 (3 táxones) (Fresneda y Salgado, 2000) y

S. (*Kobiella*) Español & Bellés, 1980 (1 taxon) (Fresneda y Salgado, 2000).

Saco interno del edeago: *Nafarroa* n. g. tiene un saco (Fig. 3a) no demasiado complicado, con FDM y FVM, como es lo habitual en los Leptodirini vascos y pirenaicos. Por este motivo se eliminarán del examen comparativo: las *Bathysciola* del grupo *schiodtei* (Fresneda y Salgado, 2006), con un complejo faneroide en el extremo superior de la región media (Fig. 3j; CF); *Josettekia*, sin FDM ni FVM, con nódulo esclerotizado en la base de las BRA y una pieza en «herradura» (Fig. 3f) (Dupré, 1990; Fresneda, 1999); los *Speocharidius*, que tienen las FDM dobladas en forma de «W» (con «lobe sur-numéraire» (Dupré, 1990)), y en la parte apical de la región media, o mejor aún, entre las bases de las BRA, un saco espinoso (Fig. 3h: BA) (Fresneda y Salgado, 2000) o gruesas espinas (Fig. 3i: BA) (Fresneda y Salgado, 2000). En *Nafarroa* n. g. el saco interno del edeago tiene faneras asociadas a la PY en la región basal (Fig. 3a: FAY). Este carácter se encuentra también en los *Speonomus* Jeannel, 1908 del grupo *speluncarum* (Jeannel, 1947) y en los géneros *P.* (*Phacomorphus*) Jeannel, 1908, *P.* (*Phacomorphoides*) Dupré, 1989, *Parvospeonomus* Bellés & Escolà, 1977 y *Ceretophyes* Fresneda, 1998; pero en estos casos el ápice de los estilos laterales del tegmen está ornado por 2-3 sedas, cavidad y penicilo. De entre los representantes del grupo *Euryspeonomus*, esta estructura se encuentra en *Euryspeonomus* (Figs. 3b-e), *Speocharidius* (Figs. 3h-i), *Aranzadiella* (Fig. 3g), *B. meridionalis* (Fig. 3k) y en todas las especies del grupo de *Bathysciola schiodtei* (Fig. 3j), ya eliminadas anteriormente. No se encuentra en *Josettekia* (Fig. 3f) ni en las especies de los grupos de *Bathysciola*, *lapidicola* (Fig. 3l) y *larcennei* (Fig. 3m), así como tampoco en *B. grenieri* (Fig. 3n); además, en todos estos grupos las FVM y FDM de la región media del saco interno del edeago no son alargadas, sino que presentan una conformación absolutamente distinta, con piezas muy particulares para las que es difícil identificar homologías. A excluirlos, por tanto, del examen comparativo.

Complejo espermatecal: *Nafarroa* n. g. no tiene un verdadero proceso basal, pues el conducto espermático simplemente se engrosa un poco y está algo más esclerotizado que el resto del tubo (Fig. 2f: PB). Los *Euryspeonomus* son parecidos aunque han desarrollado un proceso basal incipiente, no muy definido (Fig. 5a: PB). Por el contrario, las *Bathysciola* del grupo *schiodtei* y los *Speocharidius* (Fig. 5b: PB) tienen un proceso basal diferenciado, una pieza especial, que conecta el conducto con la bolsa copulatriz. *Aranzadiella* no tiene nada y es por este motivo similar a *Nafarroa* n. g., y *Josettekia*

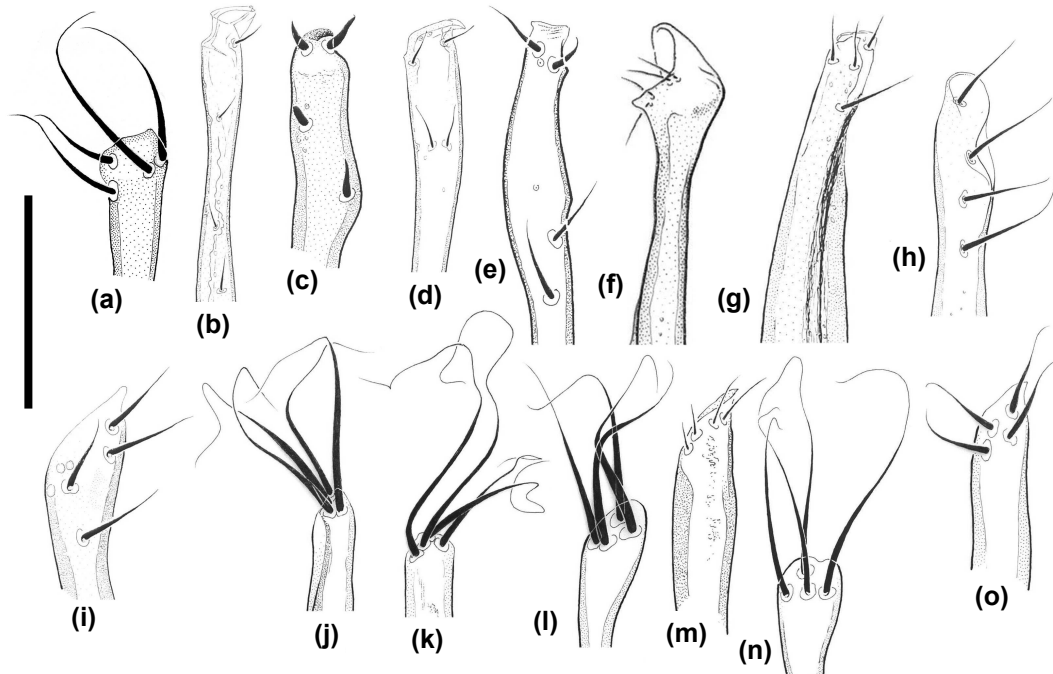


FIGURA 4. Ampliación del ápice de los estilos laterales del edeago de toda la serie de Leptodirini de los distritos vasco y pirenaico que presentan cuatro sedas: (a) *Nafarroa sorogainensis* n. g. n. sp.; (b) *Euryspeonomus (Euryspeonomus) breuili* (Jeannel, 1919); (c) *E. (Euryspeonomus) bernetei* Dupré, 1991; (d) *E. (Urbasolus) ciauurrizgi* (Bolívar, 1921); (e) *E. (Urbasolus) eloseguii* (Español, 1948); (f) *Josettekia angelinae* Bellés & Déliot, 1983; (g) *J. mendizabali* (Bolívar, 1921); (h) *Speocharidius (Kobiella) galani* Español, 1970; (i) *S. (Speocharidius) nivesi* Español & Bellés, 1980; (j) *Bathysciola (Bathysciola) paralela* (Jeannel, 1907); (k) *B. (Bathysciola) grandis* (Fairmaire, 1856); (l) *B. (Bathysciola) comvena* Jeannel, 1924; (m) *B. (Bathysciola) lapidicola* (Saulcy, 1872); (n) *B. (Bathysciola) grenieri* (Saulcy, 1872); (o) *B. (Bathysciola) meridionalis* (Jacquelin du Val, 1854) (Escala = 0,05 mm).

FIGURE 4. Amplification of the apex of the parameres of the Leptodirini from the Basque and Pyrenean districts with four setae: (a) *Nafarroa sorogainensis* n. g. n. sp.; (b) *Euryspeonomus (Euryspeonomus) breuili* (Jeannel, 1919); (c) *E. (Euryspeonomus) bernetei* Dupré, 1991; (d) *E. (Urbasolus) ciauurrizgi* (Bolívar, 1921); (e) *E. (Urbasolus) eloseguii* (Español, 1948); (f) *Josettekia angelinae* Bellés & Déliot, 1983; (g) *J. mendizabali* (Bolívar, 1921); (h) *Speocharidius (Kobiella) galani* Español, 1970; (i) *S. (Speocharidius) nivesi* Español & Bellés, 1980; (j) *Bathysciola (Bathysciola) paralela* (Jeannel, 1907); (k) *B. (Bathysciola) grandis* (Fairmaire, 1856); (l) *B. (Bathysciola) comvena* Jeannel, 1924; (m) *B. (Bathysciola) lapidicola* (Saulcy, 1872); (n) *B. (Bathysciola) grenieri* (Saulcy, 1872); (o) *B. (Bathysciola) meridionalis* (Jacquelin du Val, 1854) (Scale bar = 0.05 mm).

muestra una pieza compleja (Fresneda, 1999: Fig. 4). El lóbulo basal de la espermateca de *Nafarroa n. g.* no está muy desarrollado (Fig. 2f) y su calibre es igual o incluso inferior al de la región media, como sucede en *Euryspeonomus* y *Speocharidius*. Normalmente todos los otros Leptodirini de la región tienen el lóbulo basal más desarrollado que el resto.

Escultura elitral. En *Nafarroa n. g.* los élitros tienen un punteado disperso y rasposo (Fig. 1). Salvo raras excepciones, los Leptodirini pirenaicos presentan estriolas transversas. De entre los géneros con cuatro sedas en el ápice de los estilos laterales del tegmen, el único que también posee puntos aislados (como

Nafarroa n. g.), y no estriolas transversas, es *Aranzadiella*. Pero *Aranzadiella* tiene en el saco interno una especie de nódulo esclerotizado sobre el que reposan las BRA, y un saco escamoso entre éstas, en su base, a la manera de *Speocharidius* (Figs. 3g-i: BA); a excluirla, pues, del examen comparativo.

Una vez se han excluido todos los otros géneros, sólo queda comparar con *Euryspeonomus*. De entre las especies del género es con *E. (Euryspeonomus) bernetei* Dupré, 1991 y con *E. (Urbasolus) eloseguii* (Español, 1948) con los que *Nafarroa n. g.* presenta más similitudes, aunque las estructuras genitales de estas dos especies (de distintos subgéneros: *Euryspeonomus* Jean-

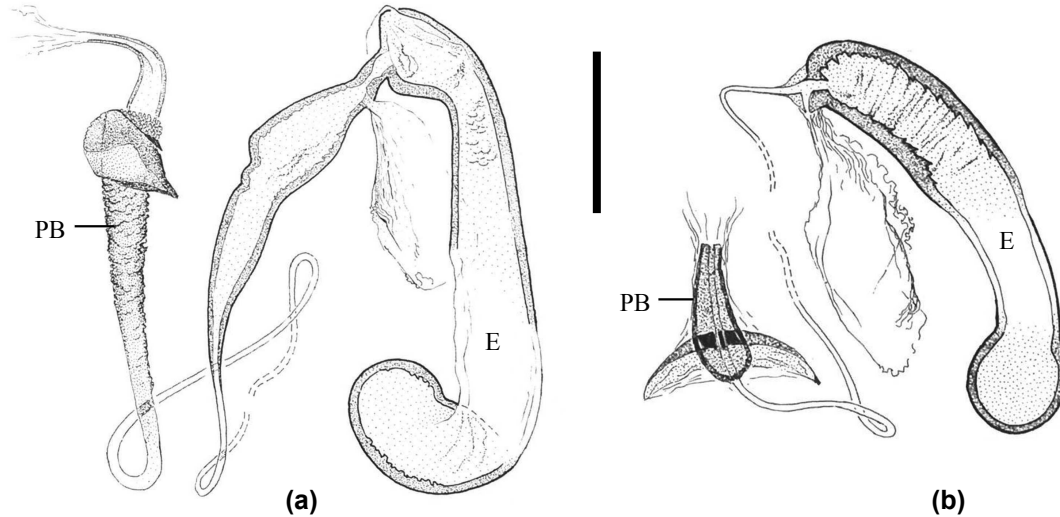


FIGURA 5. Complejo espermatecal de: (a) *Euryspeonomus (Euryspeonomus) breuili* (Jeannel, 1919); (b) *Speocharidius (Speocharidius) breuili* Jeannel, 1919. Abreviaciones: E: espermateca; PB: proceso basal (Escala = 0,1 mm).

FIGURE 5. Spermathecal complex: (a) *Euryspeonomus (Euryspeonomus) breuili* (Jeannel, 1919); (b) *Speocharidius (Speocharidius) breuili* Jeannel, 1919. Abbreviations: E: spermatheca; PB: basal process (Scale bar = 0.1 mm).

nel, 1919 y *Urbasolus* Español, 1948) son considerablemente distintas entre sí. En el saco interno de *E. beruetei* (Fig. 3c) las FAY son redondeadas y están muy reducidas, y el ápice de los estilos laterales del tegmen está ornado con cuatro cortas y gruesas espigas dispuestas de dos en dos (Fig. 4c); en *E. eloseguui* (Fig. 4e) el sector apical de los estilos laterales del tegmen está ornado de cuatro sedas finas muy cortas, dispuestas dos en la base de esta zona y dos exactamente en el ápice; en *Nafarroa n. g.* (Fig. 3a) las FAY están considerablemente desarrolladas y en el ápice de los estilos laterales del tegmen se encuentran, ahí insertadas exactamente, cuatro largas sedas (Figs. 2d, 4a). Carece de sentido comparar con las otras especies de *Euryspeonomus*, *E. breuili* (Jeannel, 1919) y *E. ciurrizqi* (Bolívar, 1921), ya que en el saco interno del edeago éstas no sólo tienen FDM y FVM sino dos faneras más (FM9 de Dupré, 1992: Fig. 22) con una prolongación hacia la región apical donde forman una especie de pieza axial poco definida (Figs. 3b, d). Finalmente, es interesante resaltar que *Nafarroa n. g.* es el único género del clado del distrito vasco que presenta una armadura de la pieza axial bien diferenciada (Fig. 3a: APA).

En conclusión: Ciertas estructuras del edeago y del complejo espermatecal conducen hacia *Euryspeono-*

mus pero con diferencias constantes y significativas. Además, la ausencia de estriolas transversas es un factor complementario que, junto con los anteriores, justifica la independencia genérica de *Nafarroa n. g.*

Análisis filogenético:

Nafarroa n. g. se ha añadido a la matriz de datos de Fresneda *et al.* (2007, 2009) (Apéndice 1 del presente artículo) con la intención de realizar un análisis filogenético formal. Véase Fresneda *et al.* (2007): para la lista de 34 caracteres usados y sus estados, páginas 335-344; para las especies estudiadas, Appendix 1; para los géneros incluidos en los grupos de táxones terminales con idénticos estados de los caracteres, Appendix 2; para la matriz de datos, Appendix 3. Véase Fresneda *et al.* (2009) para una actualización en la que se incluyen dos géneros adicionales no considerados en el artículo anterior y tres nuevos caracteres que fueron añadidos a la matriz original (en total 37 caracteres, Appendix 1). A pesar de que en la matriz que se presenta ahora se han añadido dos caracteres más a la de Fresneda *et al.* (2009) y además se ha reformulado el carácter 34 de Fresneda *et al.* (2007) (véase más abajo), esto no es suficiente para resolver las relaciones entre los géneros del grupo *Euryspeonomus*.

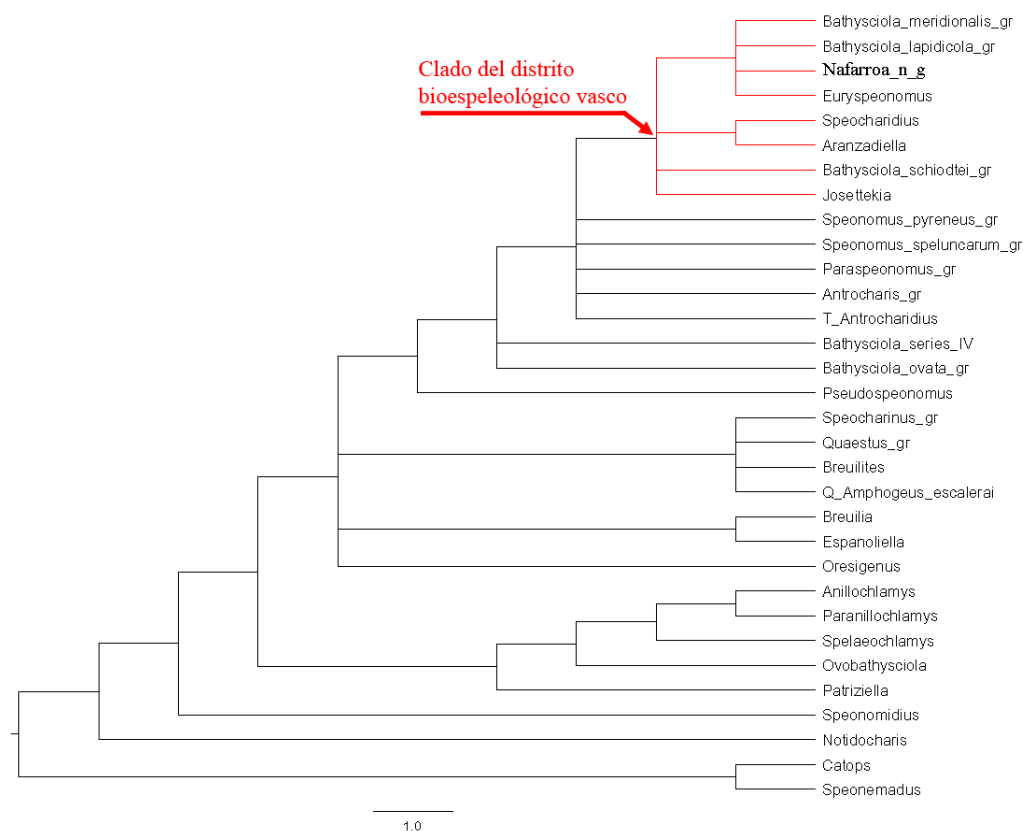


FIGURA 6. Filograma con la topología del árbol consenso estricto de los 198 obtenidos mediante la ponderación sucesiva de los caracteres. En el filograma el peso de todos los caracteres se ha revertido a la unidad, de modo que la longitud de las ramas en el árbol es directamente proporcional al número de cambios. Los táxones terminales con idéntico estado de los caracteres se han reunido bajo un único nombre de grupo, excepto en los géneros del grupo *Euryspeonomus* (véase el Apéndice 2).

FIGURE 6. Phylogram of the strict consensus of the 198 trees obtained after successive reweighting of the characters (in the tree, the character weights were reset to unity, so the scale of the branch lengths is uniform across the tree). Taxa with identical character states were lumped in a single terminal taxon except the genera of the *Euryspeonomus* group (see Appendix 2).

Caracteres:

34. (Reformulación del carácter 34 de Fresneda *et al.*, 2007) *Conexión entre la bolsa copulatrix y el conducto espermático*: directa, sin ninguna estructura intermedia diferenciada (0); con algún tipo de modificación, sea un simple engrosamiento y esclerotización evidente o una pieza diferenciada (1) (Figs. 2f, 5a-b). Las especies con espermateca membranosa «espermateca atípica» de Perreau (1989) (carácter 32 = 0) se han codificado «?».

38. (Nuevo carácter) Entre los que tienen algún tipo de modificación en el conducto espermático, en el punto de inserción con la bolsa copulatrix (carácter 34 = 1) se encuentran: los que poseen un simple engrosamiento del conducto con esclerotización evi-

dente (0) (Figs. 2f, 5a), o los que muestran una pieza diferenciada (1) (Fig. 5b). Las especies con espermateca membranosa «espermateca atípica» de Perreau (1989) (carácter 32 = 0) y también los que no presentan ningún tipo de modificación estando el conducto directamente insertado en la bolsa copulatrix (carácter 34 = 0) se han codificado «?».

39. (Nuevo carácter) Entre los sacos internos del edeago complejos, con tres regiones diferenciadas (carácter 16 = 1) se encuentran: los que tienen un saco membranoso redondeado cuyo tegumento se encuentra tapizado de gruesas escamas o incluso espinas, situado entre las bandas de refuerzo apical (BRA), en su base (1) (Figs. 3g-i); o los que no tienen estructuras

claramente definidas, o no se observa nada, o pueden tener algún tegumento arrugado, sin forma determinada (0) (Figs. 3a-f, j-n). Las especies con sacos internos simples (caracter 16 = 0) se han codificado «?».

La matriz de datos se ha analizado usando los mismos métodos que en Fresneda *et al.* (2007): Se ha realizado un análisis heurístico en PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002) con 10000 réplicas TBR (tree-bisection-reconnection) aleatorias, guardando todos los árboles resultantes. Para mejorar la resolución, los datos se han ponderado sucesivamente de acuerdo con su índice de consistencia (Swofford, 2002) hasta obtener una topología estable (véase Fresneda *et al.* (2007) para los detalles).

La topología del consenso estricto de los 198 árboles ponderados (índice de consistencia 0,67; índice de retención 0,9) es idéntica a la obtenida por Fresneda *et al.* (2007, 2009) (Fig. 6). *Nafarroa* n. g. aparece incluido en la misma politomía que el resto de géneros del grupo *Euryspeonomus*.

Nafarroa sorogainensis n. sp. (Fig. 2)

Localidad típica:

España, Navarra, Bizkarreta-Gerendiain, Sorogain, Cueva del Carlista, 845 m, UTM: 30T 62959 47621.

Serie tipo:

Holotipo: ESPAÑA: ♂, Navarra, Bizkarreta-Gerendiain, Sorogain, Cueva del Carlista, 15-I-2006, Dupré leg. (en col. Fresneda). **Paratipos** (todos de la misma localidad): 8 ♂♂ y 6 ♀♀, con los mismos datos que el holotipo; 4 ♂♂ y 3 ♀♀, 20-I-1991, Dupré leg.; 2 ♂♂ y 2 ♀♀, IV-2008, Bourdeau leg.; 7 ♂♂ y 5 ♀♀, V-2008, Dupré leg.; 10 ♂♂ y 25 ♀♀, 4-V-2008, Dupré leg.; 6 ♂♂ y 12 ♀♀, 26-V-2008, Dupré leg. (2 ejemplares para estudio molecular en Institut de Biologia Evolutiva, Barcelona); 1 ♂, 1-VII-2008, Bourdeau, Faille & Fresneda leg. (para estudio molecular en Institut de Biologia Evolutiva, Barcelona); 22 ♂♂ y 37 ♀♀, 9-IV-2009, Bourdeau leg.; 5 ♂♂ y 5 ♀♀, V-2009, Bourdeau leg. Depositados en los archivos entomológicos de los autores y en los de J.P. Besson (Tarbes, Francia), C. Bourdeau (Rebigue, Francia), A. Faille (Paris, Francia), J.M. Salgado (Vigo, España), Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (Francia) y Museu de Ciències Naturals (Zoologia) de Barcelona (España).

Descripción del holotipo:

Habitus y talla: La longitud tomada desde el margen anterior del pronoto hasta el ápice elitral es 1,8 mm. Es un animal anoftalmo y despigmentado de aspecto oval, robusto, con el pronoto tan ancho como los élitros (Fig. 1). Toda la superficie está cubierta por pubescencia corta, amarillenta, fina y acostada. La cabeza no presenta quilla occipital. El punteado es denso en toda la superficie.

Antenas: Su longitud es de 0,8 mm; los antenómeros están gradualmente dilatados desde el tercero al quinto, el sexto es muy corto, el séptimo es grande, el octavo corto, el noveno y décimo dilatados, y el undécimo es el mayor de todos ellos. La fórmula antenaria se da en la Tabla 1.

Pronoto: Es fuertemente transverso (longitud 0,6 mm x anchura 1,1 mm), con los lados fuertemente arqueados y la máxima anchura en la base; el punteado es fino, poco marcado, aunque muy denso.

Élitros: Son un poco más largos (1,2 mm) que anchos (1,1 mm), deprimidos y el ápice de ambos tomados en conjunto forma una curva regular que presenta una diminuta escotadura en el punto de contacto de ambos; los márgenes están regularmente curvados hasta el ápice. El punteado se detalla en la descripción del género.

Patas: Son proporcionalmente cortas; las mesotibias están arqueadas y son espinosas, y las metatibias son rectas. Tiene los protarsos pentámeros con los artejos 1-3 muy poco dilatados; el primero es más estrecho que el ápice de la protibia; el oniquio es tan largo como los tres primeros.

La quilla mesoventral, el edeago y el segmento genital del macho se detallan en la descripción del género.

Diagnos de la hembra:

Es del mismo tamaño que el macho; el pronoto es algo más ancho que los élitros tomados en conjunto; el contorno es oval. Las antenas tienen los artejos terminales escasamente menos dilatados que en el macho; la fórmula antenaria se da en la Tabla 1. Los protarsos son tetrámeros y no están dilatados. El VIII uroesternito y el complejo espermatecal se detallan en la descripción del género.

Etimología:

Esta nueva especie recibe su nombre del valle de Sorogain, donde se encuentra la Cueva del Carlista.

| Artejo | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI |
|----------------|----|----|-----|----|---|----|-----|------|----|---|----|
| Macho: | | | | | | | | | | | |
| Longitud | 10 | 12 | 6 | 5 | 5 | 5 | 7 | 4 | 7 | 7 | 12 |
| Anchura | 6 | 5 | 3 | 3 | 3 | 3 | 6 | 5 | 7 | 8 | 7 |
| Hembra: | | | | | | | | | | | |
| Longitud | 10 | 12 | 5 | 5 | 5 | 5 | 7 | 4 | 7 | 7 | 12 |
| Anchura | 5 | 4 | 3 | 3 | 3 | 3 | 5 | 5 | 6 | 6 | 8 |

TABLE 1. Medidas de los antenómeros del holotipo y de un paratipo hembra de *Nafarroa sorogainensis* n. g. n. sp. (100 unidades = 1 mm).

TABLE 1. Measurements of antennal articles of the holotype male and a single female paratype of *Nafarroa sorogainensis* n. g. n. sp. (100 units = 1 mm).

Agradecimiento

Se agradece a Ignacio Ribera (Institut de Biologia Evolutiva, CSIC-UPF, Barcelona) por su ayuda en el análisis filogenético y sus comentarios críticos al manuscrito. También a los amigos C. Bourdeau (Rebigue, Francia) y A. Faille (Paris, Francia) por su ayuda en los muestreos; a J.M. Salgado (Vigo, España), a otro revisor anónimo y a Xanti Pagola e Imanol Zabalegui por sus valiosos comentarios. Finalmente a E. Orduña por la traducción del resumen al euskera. Este trabajo ha sido financiado en parte por el proyecto CGL2007-61943/BOS de A. Cieslak (MNCN, CSIC).

Bibliografía

BELLÉS X. 1977. Notas sobre *Speocharis minus* Jeannel, 1909 y otros catópidos recogidos en cuevas de la provincia de Burgos (Col. Catopidae). *Graellsia* **31**: 119-124.

BELLÉS X. 1984. Estudi de l'armadura genital en les poblacions de *Speonomus* (*Parvospeonomus*) *delarouzei* s. l. i *S. (P.) vilarrubiasi* Zariquiey (Col., Catopidae, Bathysciinae) que conviuen a la Cova del Far (Susqueda, La Selva). *Exploracions* **8**: 7-13.

BELLÉS X. 1994. Espagne. En: Juberthie C, Decu V. *Encyclopaedia Biospéologica*, Tome 1. Société de Biospéologie. Moulis-Bucarest.

DUPRÉ E. 1989. Bathysciinae (Col. Catopidae) des

Pyrénées Occidentales: I. Étude du sac interne et morphologie comparée des *Speonomus* de la région de St-Jean-Pied-de-Port, redéfinition du sous-genre *Phacomorphus* et création du sous-genre *Phacomorphoides*, considérations phylogéniques et biogéographiques locales, considérations générales sur la systématique des Bathysciinae. *Ikartzaleak* **13**: 55-99.

DUPRÉ E. 1990. Bathysciinae (Col. Catopidae) des Pyrénées occidentales: II. Étude et morphologie comparée du sac interne de l'édage des *Speonomus* et genres voisins des Sierras de Navarre et Guipuzkoa. Considérations phylogénétiques et biogéographiques locales. *Ikartzaleak* **14**: 57-72.

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.

FRESNEDA J. 1998. Revisión de los géneros de Leptodirinae de la sección *Speonomus* del sur de Pirineos: géneros *Antrocharidius* Jeannel 1910, *Perriniella* Jeannel 1910, *Speonomus* Jeannel 1908, *Troglocharinus* Reitter 1908 y *Troglophytes* Abeille 1894. (Coleoptera, Cholevidae). *Mémoires de Biospéologie* **25**: 53-86.

FRESNEDA J. 1999. Incorporación de *Euryspeonomus mendizabali* (Bolívar, 1921) al género *Josettekia* Bellés y Deliot, 1983 (Coleoptera, Cholevidae, Leptodirinae). *Mémoires de Biospéologie* **26**: 7-10.

FRESNEDA J, FERY H. 2009. Descripción de *Bathysciola mystica* n. sp., designación del lectotipo de *Bathyscia schiodtei* Kiesenwetter, 1850 y notas sobre la identidad de *Bathysciola aranensis* Coiffait, 1959 (Insecta, Coleoptera, Leiodidae, Cholevidae, Leptodirini). *Boletín*

- de la Sociedad Entomológica Aragonesa **44**: 1-13.
- FRESNEDA J, SALGADO JM. 2000. Revisión de los géneros de Leptodirinae de la Sección *Speonomus* del sur de los Pirineos. II: géneros *Aranzadiella* Español, 1972, *Euryspeonomus* Jeannel, 1919, *Kobiella* Español y Bellés, 1980 y *Speocharidius* Jeannel, 1919 (Coleoptera, Cholevidae). *Mémoires de Biospéologie* **27**: 41-52.
- FRESNEDA J, SALGADO JM. 2006. The genus *Bathysciola* Jeannel, 1910 in the Iberian Peninsula and Pyrenees. Taxonomic revision of the sections IV, VI and VII (Jeannel, 1924) (Coleoptera, Cholevidae, Leptodirinae). *Graellsia* **62(1)**: 25-74.
- FRESNEDA J, SALGADO JM, RIBERA I. 2007. Phylogeny of Western Mediterranean Leptodirini, with an emphasis on genital characters (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae). *Systematic Entomology* **32**: 332-358.
- FRESNEDA J, BOURDEAU C, FAILLE A. 2009. *Baronnieisia deliotti* n. g. n. sp., a new subterranean Leptodirini from the French Pyrenees (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae). *Zootaxa* **1993**: 1-16.
- JEANNEL R. 1910. Biospeologica XIV. Essai d'une nouvelle classification des silphides cavernicoles. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* (5) **5(1)**: 1-48.
- JEANNEL R. 1911. Biospeologica XIX. Révision des Bathysciinae (Coléoptères, Silphides). Morphologie, distribution géographique, systématique. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* (5) **7**: 1-641.
- JEANNEL R. 1924. Monographie des Bathysciinae (Col. Catopidae). *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* **63(1)**: 1-436.
- JEANNEL R. 1947. Coléoptères cavernicoles nouveaux avec une étude de la phylogénie des *Speonomus*. *Notes Biospéologiques* **1(1)**: 83-95.
- JEANNEL R. 1955. L'édéage. Initiation aux recherches sur la systématique des Coléoptères. *Publications du Muséum National d'Histoire Naturelle* **16**: 1-155.
- PERREAU M. 1989. De la phylogénie des Cholevidae et des familles apparentées (Coleoptera, Cholevidae). *Archives des Sciences Genève* **39(3)**: 579-590.
- PERREAU M. 2000. Catalogue des coléoptères Leiodidae Cholevinae et Platypsyllinae. *Mémoires de la Société Entomologique de France* **4**: 1-460.
- RIBERA I, FRESNEDA J, BUCUR R, IZQUIERDO A, VOGTLER AP, SALGADO JM, CIESLAK A. 2010. Ancient origin of a Western Mediterranean radiation of subterranean beetles. *BMC Evolutionary Biology* **10**: 29.
- SALGADO JM. 1982. Nuevos Bathysciinae (Col. Catopidae) del grupo *Speocharis jeanneli*. *Boletín de Ciencias de la Naturaleza, I.D.E.A.* **30**: 49-58.
- SALGADO JM. 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.
- SALGADO JM, BLAS M, FRESNEDA J. 2008. Coleoptera, Cholevidae. En: Ramos MA *et al.* (Eds.). *Fauna Ibérica*, vol. 31. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. Madrid.
- SWOFFORD DL. 2002. *PAUP**. *Phylogenetic Analysis using Parsimony (* and other methods)*, Version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Recibido / Hartua / Received: 14/04/2010

Aceptado / Onartua / Accepted: 10/05/2010

Publicado / Argitaratua / Published: 30/06/2010

Apéndice 1

Matriz de datos usada para el análisis filogenético. Los táxones terminales con idéntico estado de los caracteres se han unido bajo un nombre de grupo excepto los géneros del grupo *Euryspeonomus* (véase el Apéndice 2 para la composición de los grupos, Fresneda *et al.* (2007) para la definición de los caracteres 1-34 y Fresneda *et al.* (2009) para la definición de los caracteres 35-37).

| Caracteres | 00000000011111111112222222223333333333 |
|-------------------------------------|---|
| | 123456789012345678901234567890123456789 |
| <i>Speonomus pyreneus</i> gr. | 11111011001000111110?0111101110111?0010 |
| <i>Speonomus speluncarum</i> gr. | 11111011001000111110?011111100111?0010 |
| <i>Paraspeonomus</i> gr. | 11111011001000111110?0111101100111?0010 |
| <i>Speocharidius</i> | 11111011001000111110?0111001001111?0011 |
| <i>Aranzadiella</i> | 1111111001000111110?0111001000110?00?1 |
| <i>Bathysciola meridionalis</i> gr. | 11111011001000111110?0111001000111?0000 |
| <i>Bathysciola lapidicola</i> gr. | 11111011001000111110?0111001000111?0000 |
| <i>Bathysciola schiodtei</i> gr. | 11111011001000111110?0111001000111?0010 |
| <i>Nafarroa</i> n. g. | 1111111001000111110?0111001000111?0000 |
| <i>Euryspeonomus</i> | 11111011001000111110?0111001000111?0000 |
| <i>Josettekia</i> | 11111011001000111110?0111001000111?0010 |
| <i>Antrocharis</i> gr. | 11111011001000111110?011100110011101110 |
| <i>Bathysciola</i> series IV | 1111111001000111110?011100110011110010 |
| <i>Speocharinus</i> gr. | 111111101110010001101000001000100? ? ? ? ? |
| <i>Quaestus</i> gr. | 1111111011100100011010000011001001? ? ? ? ? |
| <i>Catops</i> | 00000100? ? 0001000000?0000000?000? ? ? ? ? ? ? |
| <i>Speonemadus</i> | 00000000? ? 0010000000?0000000?000? ? ? ? ? ? ? |
| <i>Brenilia</i> | 11111111011100100000?0000001000100? ? ? ? ? |
| <i>Brenilites</i> | 11111111011100100010?10000011001001? ? ? ? ? |
| <i>Espanoliella</i> | 11111111011100100000?00000011001001? ? ? ? ? |
| <i>Oresigenus</i> | 11111111011100100011000000011001001? ? ? ? ? |
| <i>Q. (Amphogeus) escalerae</i> | 11111111011100100001010000011001001? ? ? ? ? |
| <i>Anillochlamys</i> | 1111111110110010001110000001101100? ? ? ? ? |
| <i>Ovobathysciola</i> | 11111111101100100011100000011001011? ? ? 1? |
| <i>Paranillochlamys</i> | 1111111110110010001100000001101100? ? ? ? ? |
| <i>Pseudospeonomus</i> | 11111111001100110010?010000110010010? ? ? 0 |
| <i>Spelaeochlamys</i> | 11111111101000100011100000011001001? ? ? ? ? |
| <i>Patriziella</i> | 11111111001100100011100000011001011? ? ? 1? |
| <i>Notidocharis</i> | 0111101100110000001100000001000101? ? ? ? 1? |
| <i>Speonomidius</i> | 1111101100110000001100000001000101? ? ? ? 1? |
| <i>Bathysciola ovata</i> gr. | 11111111011000111110?011100110011110010 |
| <i>T. (Antrocharidius)</i> | 11111011001000111110?0111001110111?0010 |

Apéndice 2

Grupos de táxones terminales con idéntico estado de los caracteres (véase Fig. 6):

1. *Quaestus* gr.: *Q. (Amphogeus) cantabricus*, *Q. (Quaestus)*, *Q. (Quaesticulus)*, *Q. (Speogus)*, *Q. (Samanolla)*, *Cantabrogus*, *Leonesiella*.
2. *Speocharinus* gr.: *Speocharinus*, *Quaestus (Asturianella)*.
3. *Bathysciola* series IV: *B. madoni* gr., *B. zariquieyi* gr.
4. *Antrocharis* gr.: *Antrocharis*, *Baronniesia*, *Gesciella*, *Paratroglophyes*, *Troglophyes a. aubryi / a. vallierensis*.
5. *Speocharidius* gr.: *Speocharidius*, *Bathysciola larcenae* gr.
6. *Paraspeonomus* gr.: *Bellesia*, *Lagariella*, *Paraspeonomus*.
7. *Speonomus pyreneus* gr.: *Naspunius*, *Pallaresiella*, *Salgadoia*, *Speonomites*, *Stygiophyes*, *Trapezodirus*, *Troglocharinus (Troglocharinus)*, *Speonomus pyreneus* gr.
8. *Speonomus speluncarum* gr.: *Ceretophyes*, *Parvospeonomus*, *Perriniella*, *Phacomorphus*, *Speonomus (Batinoscelis)*, *Speonomus speluncarum* gr., *Troglophyes partim*.