

# Taxonomie, systématique et biologie d'un Anillini troglobie exceptionnel (Coleoptera : Carabidae : Trechinae) : *Aphaenotyphlus alegrei* Español & Comas 1985

VICENTE M. ORTUÑO <sup>(1)</sup> & ALBERTO SENDRA <sup>(2)</sup><sup>(1)</sup> Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología, Universidad de Alcalá, E-28871 Alcalá de Henares, Madrid, España<sup>(2)</sup> Museu Valencià d'Història Natural (Fundación Entomológica Torres Sala), Paseo de la Pechina 15, 46008 Valencia, España

**Abstract. Taxonomy, systematics and biology of an exceptional troglobite Anillini (Coleoptera: Carabidae: Trechinae): *Aphaenotyphlus alegrei* Español & Comas 1985.** The Iberian hypogean Anillini are found in the Karstic Mountains of the East Iberian Peninsula, consisting of five species of *Speleotyphlus*, one of the monospecific genus *Iberanillus* (*I. vinyasi*) and an exceptional troglobiotic species, also of the monospecific genus, *Aphaenotyphlus*. The singularity of the latter genus (*Aphaenotyphlus alegrei* Español & Comas, 1985) has motivated the authors of this paper to carry out a detailed study of its anatomy, including the description of the male, still unknown, and, also to study in detail the ecological aspects in addition to its biogeography.

*A. alegrei* belongs to the subtribe Scotodipnia and seems to be related to *Microtyphlus* and *Speleotyphlus* because of morphological characters shared by these taxa, among which the separation of the lip with the prebasilar is noticeable. However, *A. alegrei* is a more specialised form of the subterranean habitat, which seems to be inferred from the morphology design with certain "aphaenops-like" modelling. Throughout the work, a key to genera of Iberian Anillini is proposed, where it is noticed among other things, the formal difficulties in separating *Microtyphlus* from *Speleotyphlus*. We include a new status in which *Speleotyphlus* becomes a subgenus of *Microtyphlus*.

The examined specimens of *A. alegrei* all come from a new location, La Cova Dones (Millares, Valencia), a cavity 10 km away from the typical location in Cova de les Gralles (Tous, Valencia). *A. alegrei* inhabits humid and isolated areas from both cavities, with preference for the clayey ground, where they cohabit with other troglobia forms of cholevids, campodeids, pseudoscorpions and palpigraids.

The cavities which shelter *A. alegrei* form a part of the subterranean habitat of the North-East part of the Carig Platform. As a whole, it is constituted by a mass of carbonaceous rock predominantly Cretaceous, of somewhat more than one thousand km<sup>2</sup>, surrounded by not karstic layers both Tertiary and Quaternary, which have acted as barriers for the fauna hypogea. Its cavities form a part of the remains of an ancient paleokarst, probably Miocene-Pliocene, hanging more than 300 meters above the modern piezometric level. The ancestors of *A. alegrei* must have colonised this Middle Miocene vast platform, being limited by the marine and continental basin surrounding it. The precursors of *Aphaenotyphlus* could have entered the subterranean habitat, and separated from the "scotodipninos" endogeos. Therefore, *A. alegrei* has to be considered as an eco-geographic relic with evident troglobiomorphic characteristics.

**Résumé.** Les Anillini hypogés se trouvent cantonnés dans les massifs karstiques de l'est de la péninsule Ibérique, avec cinq espèces du genre *Speleotyphlus*, une du genre monospécifique *Iberanillus* (*I. vinyasi*) et un troglobie exceptionnel du genre *Aphaenotyphlus*, lui aussi monospécifique. La singularité de ce dernier genre (*Aphaenotyphlus alegrei* Español & Comas 1985) nous a amené à nous intéresser à l'étude détaillée de son anatomie, en incluant la description du mâle, jusqu'à présent inconnue, et à approfondir l'écologie et la biogéographie de ce taxon.

*A. alegrei* appartient à la sous-tribu Scotodipnia et semble être proche de *Microtyphlus* et de *Speleotyphlus* en raison de certains caractères morphologiques partagés, parmi lesquels la séparation du labium par rapport au prébasilaire. Cependant, *A. alegrei* constitue une forme plus spécialisée au milieu souterrain comme il semble se déduire à partir de son habitus, avec un certain "modélage aphaenopsien". Nous proposons une clé de genres des Anillini ibériques où sont commentées, entre autres, les difficultés actuelles pour séparer *Microtyphlus* de *Speleotyphlus*, ce qui nous conduit à un nouveau status où *Speleotyphlus* apparaît comme un sous-genre de *Microtyphlus*.

Les exemplaires examinés proviennent dans leur totalité d'une nouvelle localité, la Cova Dones (Millares, Valencia), cavité séparée de 10 km. de la localité typique, la Cova de les Gralles (Tous, Valencia). *A. alegrei* fréquente les zones plus humides et isolées des deux cavités et préfère les sols argileux, où elle cohabite avec d'autres formes troglobies de cholévids, campodéidés, pseudoscorpions et palpigraides.

Les cavités où habite *A. alegrei* appartiennent au milieu souterrain de la moitié nord-orientale du Massif du Caroig. Dans son ensemble, il s'agit d'un massif constitué par une masse de roches carbonatées, en prédominance datées du Crétacé, d'un peu plus de mille km<sup>2</sup>, entouré par des matériaux non-karstifiables tant du Tertiaire comme du Quaternaire, qui ont joué le rôle de barrière pour la faune hypogée. Les cavités constituent les restes d'un ancien paléokarst, agé probablement du Miocène-Pliocène, suspendu à plus de 300 mètres au-dessus du niveau piézométrique actuel. Les ancêtres d'*Aphaenotyphlus* durent coloniser le vaste Massif du Caroig à partir du Miocène moyen, et furent retenus par les bassins marins et continentaux qui les entouraient. Les précurseurs d'*Aphaenotyphlus* purent pénétrer dans le milieu souterrain, en se séparant des "scotodipnés" endogés, et par conséquent, *A. alegrei* doit se considérer comme une relique éco-géographique avec des remarquables caractères troglobiomorphes.

**Keywords:** Karst, caves, troglobiose.

Le dernier inventaire de la faune de Carabiques de la Péninsule Ibérique (Serrano 2003) recueille les données suivantes à propos de cette famille d'Adephaga: 1158 espèces, 176 genres, 38 tribus et 24 sous-familles. Ces chiffres répondent à la singularité de cette région biologique stratégique, qui, pendant des millions d'années a fonctionné comme un "creuset biogéographique" (Ortuño 2002), au sein duquel se sont développés des entomofaunes d'origine européenne, nord-africaine et méditerranéenne, en plus du nombre élevé d'endémiques ibériques. Dans ce sens, nous signalons que 468 espèces sont endémiques, ce qui suppose 41% du total des Carabiques ibériques. Il faut ajouter encore qu'une grande partie des Carabiques ibériques habitent le milieu souterrain; quelques uns ont une vie hypogée, ou bien, ce qui se produit fréquemment, sont de véritables endogés. Ils constituent un total de 173 espèces ibériques, ce qui suppose 37% des Carabiques endémiques et 15% des ibériques. Parmi les espèces exclusivement hypogées, nous remarquons 11 genres monotypiques: le Promecognathinae *Dalyat* Mateu 2002; le Clivinini *Iberodytes* Jeannel 1949; les Trechini *Hydrotrechus* Carabajal, García & Rodríguez 2000 et *Paraphaenops* Jeannel 1916; les Anillini *Aphaenotyphlus* Español & Comas 1985 et *Iberanillus* Español 1971; les Pterostichinae *Henrotius* Jeannel 1953, *Oscadytes* Lagar 1975, *Zariquieya* Jeannel 1924 et *Galicotyphlotes* Assmann 1999; le Zuphiini *Ildobates* Español 1966.

Les Anillini cités, *Aphaenotyphlus* et *Iberanillus*, en plus de cinq espèces endémiques du genre *Speleotyphlus* Jeanne 1973, contribuent à singulariser le milieu biotique des karsts du district biospéléologique "Levantin" (*sensu* Bellés 1987). Cette liste d'éléments souterrains est complétée avec une relique troglobie, *Ildobates neboti* Español 1966, objet d'une étude récente (Ortuño *et al.* 2005) qui fournit des nouvelles données à celles déjà connues à partir de la description originale (Español 1966).

Dans cet article, nous abordons l'étude d'*Aphaenotyphlus alegrei* Español & Comas 1985, dans

le cadre d'un projet de travail plus vaste qui prétend étudier tous les Carabiques de la tribu Anillini (sous-tribu Anillina selon d'autres auteurs, dont Serrano 2003 : 30) qui habitent l'Est de la Péninsule Ibérique.

*A. alegrei* est, sans aucun doute, un troglobie exceptionnel. C'est l'espèce d'Anillini la plus surprenante qui existe par ses manifestations troglobiomorphes, résultat d'un intense processus d'adaptation au milieu hypogé, comme le mirent en relief Español & Comas (1985). La singularité de cette espèce, le manque de données chorologiques (jusqu'à présent, elle était connue seulement de sa localité typique: la Cova de les Gralles, à Tous, Valencia), et le fait de n'avoir jamais trouvé d'exemplaires mâles, ont constitué des motifs suffisants pour essayer de faire une prospection biospéléologique intensive dans la moitié orientale du Massif du Caroig. L'obtention d'une nombreuse série d'individus dans une nouvelle cavité proche de celle déjà connue a permis une étude morphologique plus détaillée, en incluant la description de l'appareil génital mâle et femelle de cette espèce. En même temps, nous fournissons des données sur l'âge et l'évolution de cette zone karstique qui permettent suggérer des hypothèses à propos de la colonisation souterraine de ces troglobiomes exceptionnels.

#### Matériel et méthodes

##### Spécimens étudiés

14 exemplaires d'*Aphaenotyphlus alegrei* ont été étudiés, provenant de la Cova Dones (Millares, Castellón). Les exemplaires se trouvent dans la collection Vicente M. Ortuño (VMO) du Département de Zoologie et Anthropologie Physique de l'Université d'Alcalá et dans les fonds du Musée Valencien d'Histoire Naturelle (MHVN).

Cova Dones, Millares (Valencia); UTM 30SXJ929389; alt. 500 m : 1 ♀, 4.I.2004, A. Sendra leg. (VMO coll.) ; 5 ♂♂, 1 ♀, 3.II.2005, V.M. Ortuño & A. Sendra leg. (VMO coll.) ; 4 ♂♂, 1 ♀, 20.III.2005, A. Sendra leg. (VMO coll. & MVHN coll.) ; 1 ♂, 1 ♀, 16.IV.2005, A. Sendra leg. (MVHN coll.).

##### Étude des genitalia

L'édage a été extrait de l'abdomen et a été séparé de l'anneau

apodémo-tergal. Les paramères sont désarticulés et séparés de la base du lobe médian. Les trois pièces de la genitalia mâle sont incluses dans une goutte de diméthyle hydantoïne formaldéhyde (DMHF), placée sur une lame fine de rhodoïde transparent.

Les genitalia femelle sont extraits de l'abdomen après la dissection des tergites et des sternites, puis sont soumis à un processus de digestion avec une solution aqueuse saturée de KOH (voir Ortuño *et al.* 2005). La teinture des parties membraneuses se réalise avec une solution de Noir Chlorazol-E®. Finalement, pour procéder à son étude et observation, on réalise une préparation microscopique avec une goutte de DMHF.

### Microscopie électronique

Les exemplaires de *A. alegrei* qui ont servi pour l'étude de microscopie électronique, quatre au total (1 ♂ et 1 ♀ 20.III.2005 ; 1 ♂ et 1 ♀ 16.IV.2005), ont été couverts d'or et de palladium. Un microscope électronique à balayage HITACHI S-4100 du Service de Microscopie électronique de l'Université de Valencia a été utilisé.

## Résultats

### Addenda et amendements à la description originale d'Español & Comas (1985)

#### *Aphaenotyphlus alegrei* Español & Comas 1985 (Fig. 1–24)

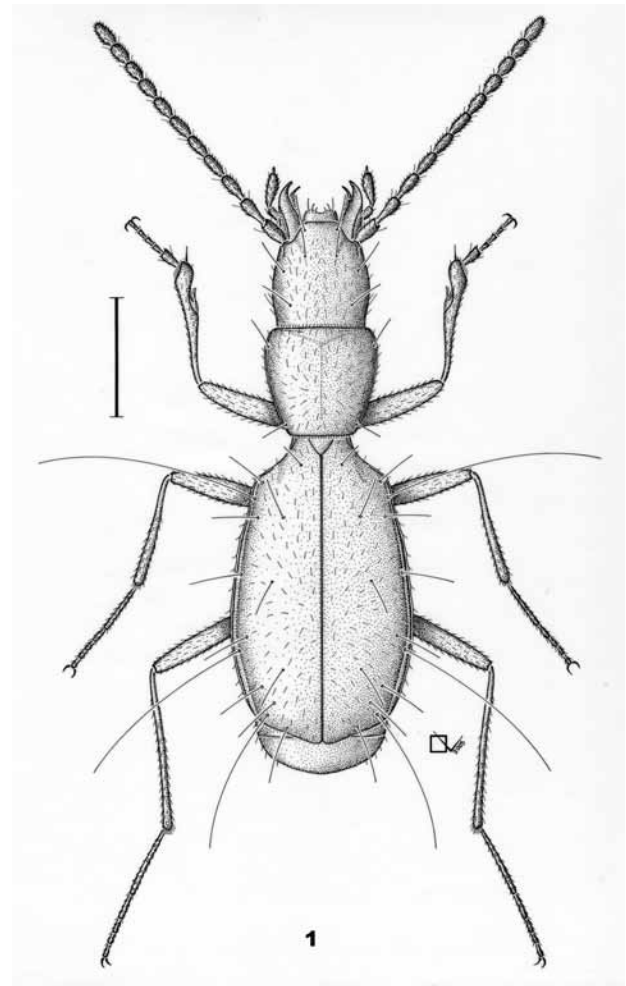
*Aphaenotyphlus alegrei* Español & Comas 1985, *Miscelánea Zoológica* 9: 216.

Longueur : 2,09–2,56 mm (de l'apex des mandibules jusqu'à l'apex des élytres; nous n'avons pas pris en compte l'abdomen parce qu'il peut être plus ou moins télescopé). Corps déprimé. Microsculpture isodiamétrique et en général peu profonde. Tégument couvert d'une pubescence courte, espacée et hirsute (fig. 1, 2).

**Tête.** Capsule céphalique grande, lenticulaire, longue comme le pronotum (sans prendre en compte le labre) et un peu plus étroite que celui-là. Yeux absents (fig. 1), sans vestiges de cicatrice (fig. 5). La zone antérieure du disque est déprimée de chaque côté, ce qui constitue les dépressions frontales. Le dos présente une pubescence courte et des soies sensorielles à chaque plan de symétrie: deux soies supraoculaires, une soie frontale sur la dépression et une soie clypéale. Marge antérieure du labre (fig. 6) échancré et orné par six soies. Mandibules longues et remarquables. Labium séparé du prébasilaire par une faible suture transversale, bien évidente avec la microscopie optique, moins perceptible avec l'électronique; en réalité cette suture laisse une légère trace sur la surface du tégument, comme nous pouvons l'observer à partir d'images de microscopie électronique (fig. 7); la preuve du contact de ces sclérites est alors plus accusée dans les couches internes du tégument, se faisant visible à travers celui-ci par transparence. Labium transverse avec l'échancrure dentée par une faible dent émoussée; labium avec quatre soies, deux d'entre elles centrales et situées immédiatement en dessous de la dent labiale, et les deux autres, chacune d'un côté, placées sur la partie médiane des épilobes. Prébasilaire sétulé (fig. 7): une longue soie antérieure de chaque côté; deux longues soies centrales situées dans la partie postérieure; une demi-douzaine de soies plus courtes et de disposition variable. Ligule bisétulée.

Palpes labiaux avec l'avant-dernier palpomère peu élargi et polychète; dernier palpomère long (fusiforme) et étroit (fig. 7). Palpes maxillaires (fig. 7) typiques d'Anillini: dernier palpomère petit et conique; avant-dernier palpomère gros et pubescent. Antennes filiformes, longues (fig. 1), arrivant à dépasser le premier pore discal des élytres. Antennomères pourvus de minuscules pores ombiliqués du type "sensilla ampullacea" *sensu* Juberthie & Massoud (1977), très probablement avec une fonction chémorécepteur, étant plus visibles chez le dernier antennomère (fig. 8, 9); les antennes montrent aussi deux types de soies: les plus abondantes sont étroites et longues tandis que celles plus rares sont digitiformes et se groupent dans des petites zones subapicales.

**Thorax.** Pronotum (fig. 1) petit, presque aussi long que large, atteignant la largeur maximum sur la partie antérieure, près du marge distal; côtés doucement courbés (légèrement convexes et sans montrer une sinuosité pré-basale) qui se rétrécissent vers le marge basal; dépression médiane légèrement indiquée; canal latéral très étroit; angles postérieurs obtus et non remarquables.

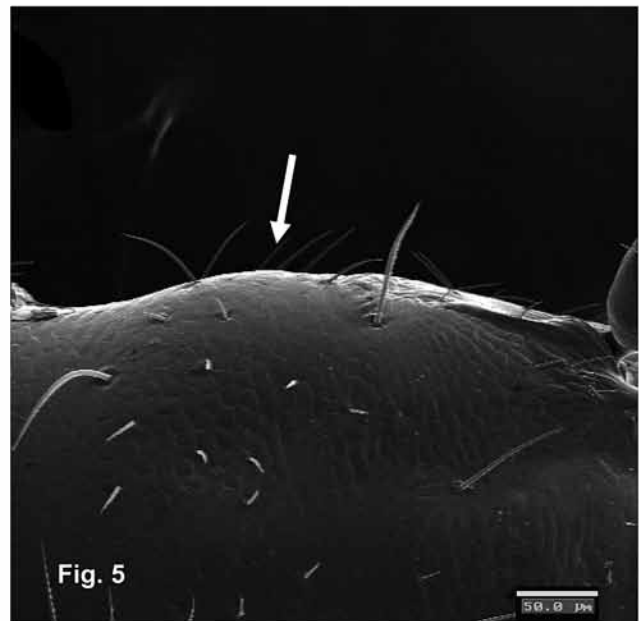
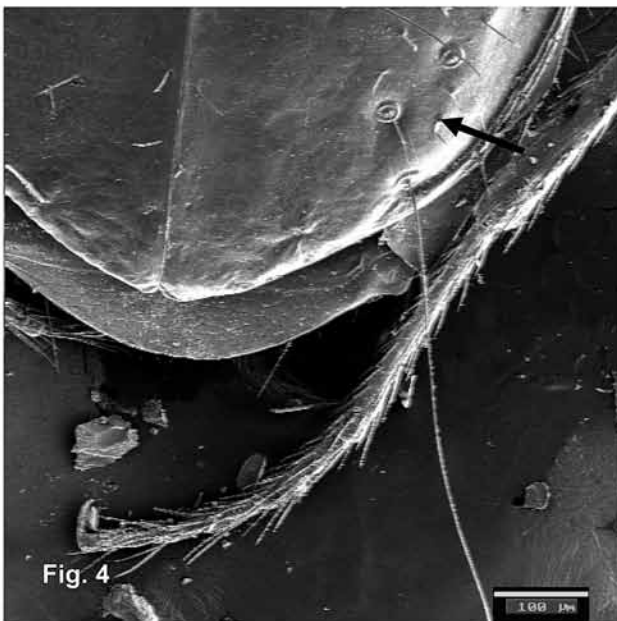
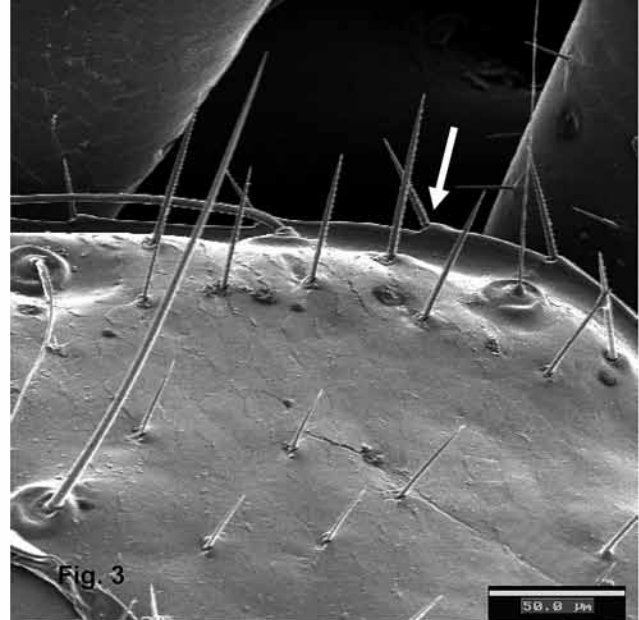
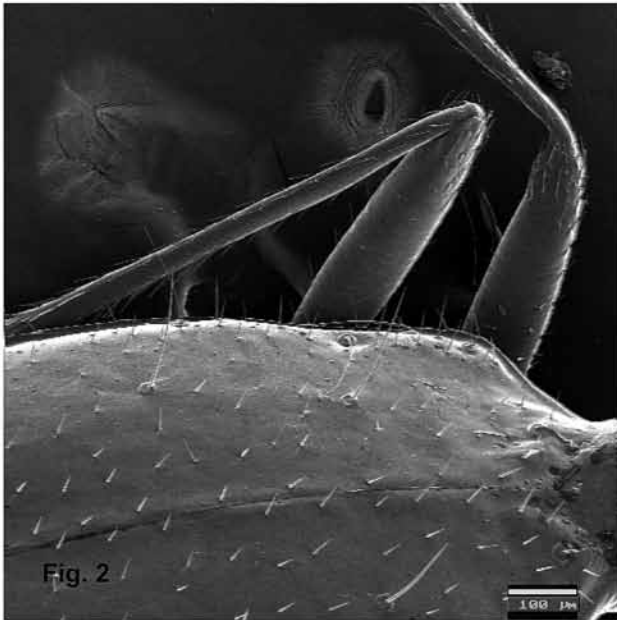


**Figure 1**  
Habitus du mâle d'*Aphaenotyphlus alegrei* Español & Comas 1985. (Échelle 0,5 mm).

Soie antérieure très avancée, insérée près de l'angle antérieur; soie postérieure insérée devant l'angle postérieur; marges antérieur et postérieur festonnés de courtes soies. Sétation du prosternum (fig. 10) courte et espacée, avec deux soies sensorielles plus longues, situées dans le centre; apophyse intercoxale du prosternum sans rebord et avec un aspect de languette; proépisternites glabres. Partie visible du scutellum triangulaire; sub-pentagonale si on considère aussi la partie

cachée sous le pronotum; une grande partie de la surface avec une microsculpture isodiamétrique (fig. 11). Sétation du mésosternum (fig. 12) groupée en deux rangées de courtes soies situées dans le centre et qui convergent doucement jusqu'à atteindre l'apophyse intercoxale; mésoépisternites glabres. Métaesternum (fig. 13) pourvu de courtes soies disposées de manière espacée; métaépisternites glabres.

Les **élytres** (fig. 1) ne sont pas atrophiés à l'apex, à la différence



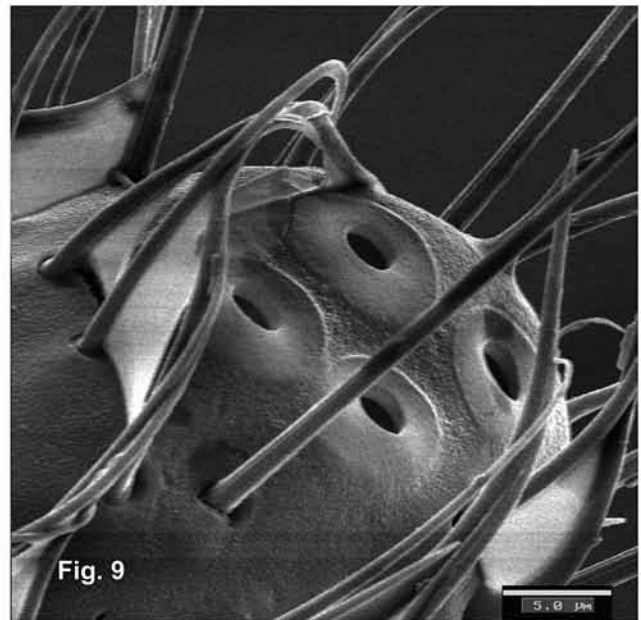
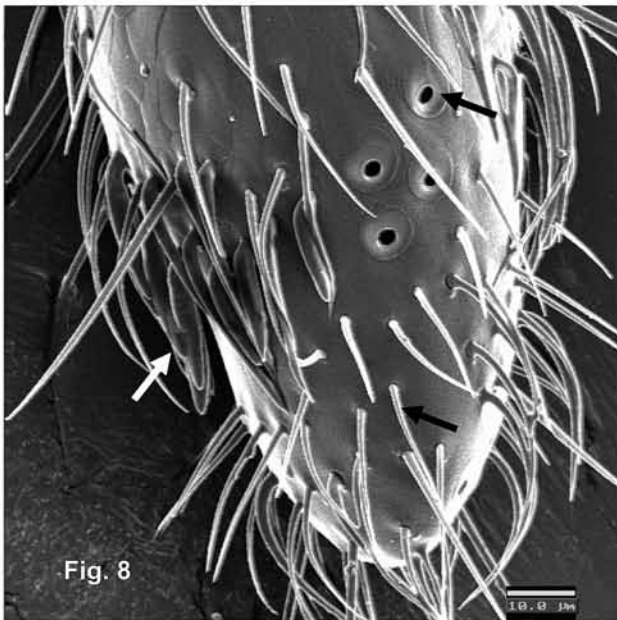
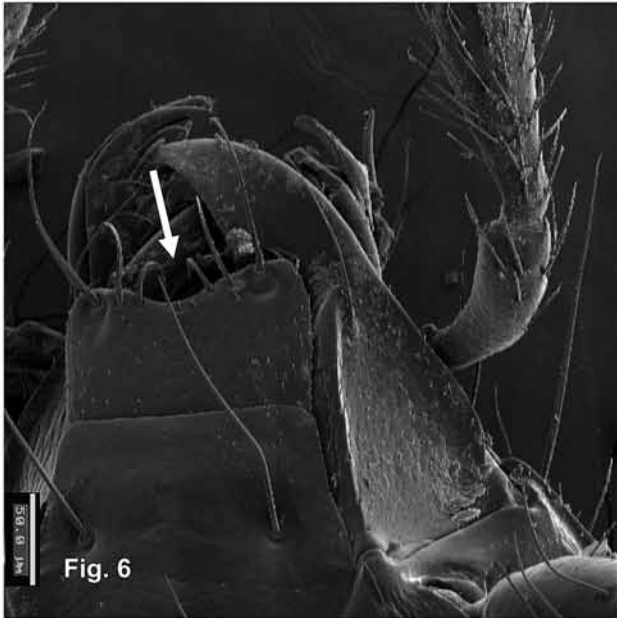
#### Figures 2–5

Détails de la morphologie d'*Aphaenotyphlus alegrei* Español & Comas 1985. 2, disque de l'élytre. 3, région humérale. 4, région apicale des élytres. 5, région oculaire (vue dorsale).



d'autres Anillini; convexes, spécialement vers la partie postérieure. Surface sans traces de stries (fig. 2, 3). Elytres pédonculés à cause du développement oblique du marge basal, dont le point d'inflexion est atteint à l'angle huméral, celui-ci étant légèrement remarquable; en arrière, ils deviennent plus larges jusqu'à atteindre la largeur maximum près des premiers pores de la série ombilicale pré-apicale; comme résultat, les élytres montrent un contour pyriforme; apex avec les marges obliques et convergents vers la suture. Marge latéral (fig. 3) orné

de courtes soies; la moitié antérieure faiblement sciée depuis l'angle huméral jusqu'à la quatrième soie ombiliquée. Pore scutellaire en position retardée par rapport au scutellum. Trois soies discales (fig. 1): l'antérieure insérée au niveau de la 3ème soie ombiliquée; la soie médiane légèrement plus en arrière de la 4ème soie ombiliquée; la soie postérieure plus avancée que la 7ème soie ombiliquée. La série ombiliquée est constituée de neuf soies; la 2ème, 6ème et 9ème très longues; les trois premières soies sont groupées et équidistantes, la 4ème très séparée de la



**Figures 6–9**

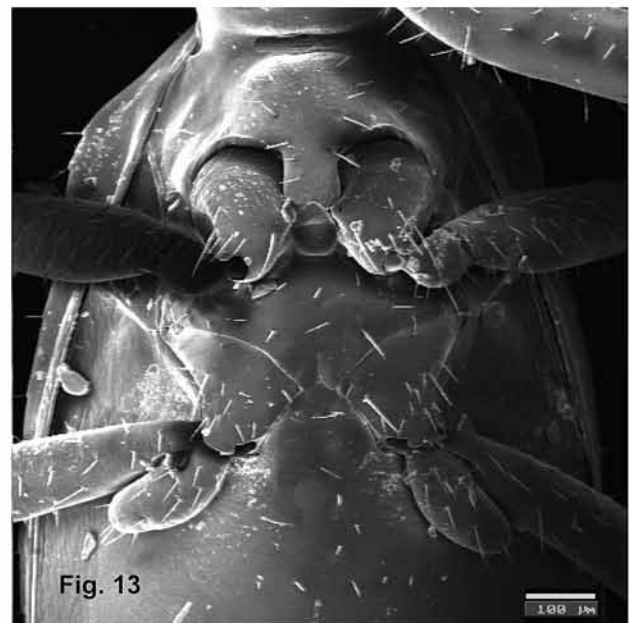
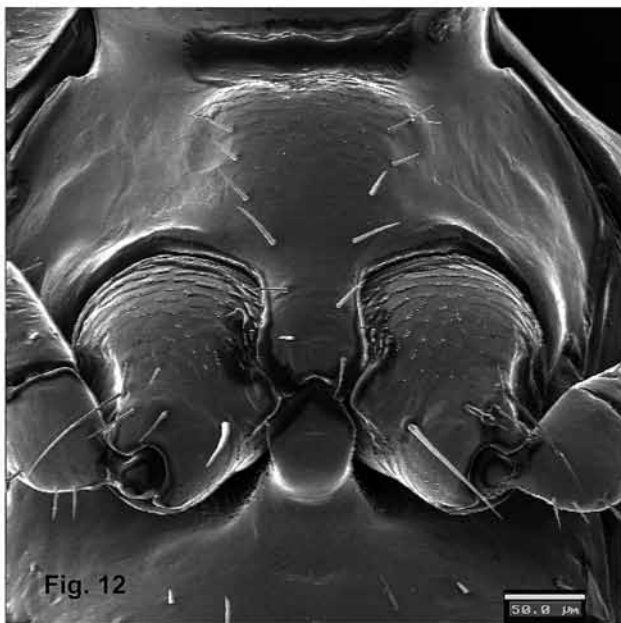
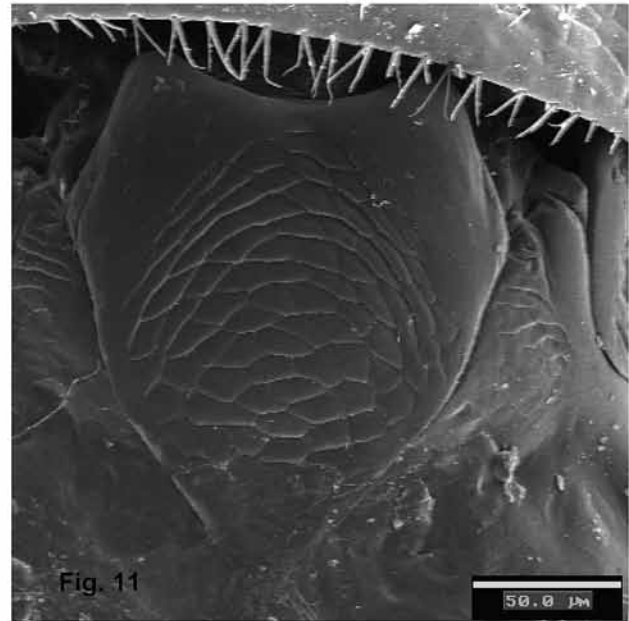
Détails de la morphologie d'*Aphaenotyphlus alegrei* Español & Comas 1985. **6**, clypéus, labre et mandibules. **7**, prébasilaire, labium et pièces buccales. **8**, apex de l'antennomère XI. **9**, pores ombiliqués de l'antennomère XI.

3ème et aussi de la paire 5ème et 6ème (proches entre elles); 7ème, 8ème et 9ème constituent un triangle (fig. 4) (sans paire géminé). Soie apicale presque alignée avec les soies discales.

Les **patte**s sont inhabituellement longues pour un Anillini. A la différence de ce qui se passe chez certains Anillini, cette espèce ne montre pas des caractères sexuels secondaires aux tibias, fémurs ou trochanters. Cependant, les protarses des mâles montrent le premier tarsomère légèrement dilaté (fig. 1)

et tapissé ventralement de phanères adhésifs (fig. 14). Protibias avec une profonde échancrure ornée de soies (deux d'entre elles sont plus grandes -soies "clip"-), formant, dans l'ensemble, l'organe protibial de toilette (fig. 15). Méso et métatarses densément sétulés (fig. 16, 17) avec le premier tarsomère plus long que la somme des quatre suivants (fig. 17).

L'**abdomen** est ventralement sétulé. Dorsalement, le dernier segment est nettement visible bien que les élytres ne montrent



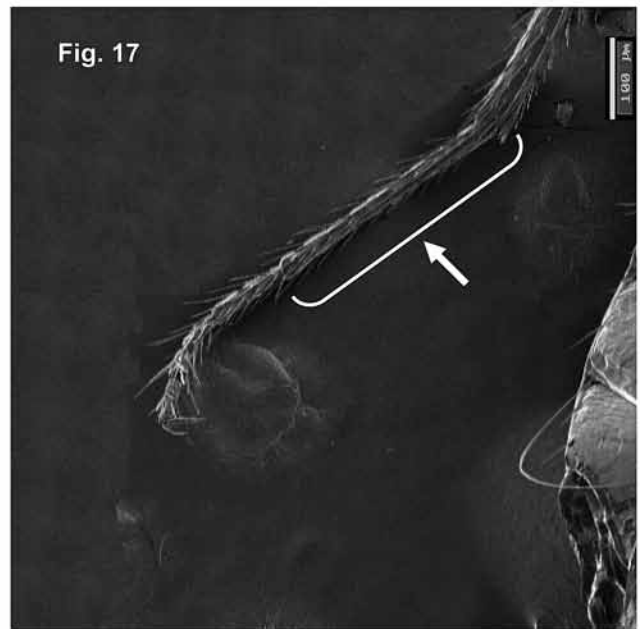
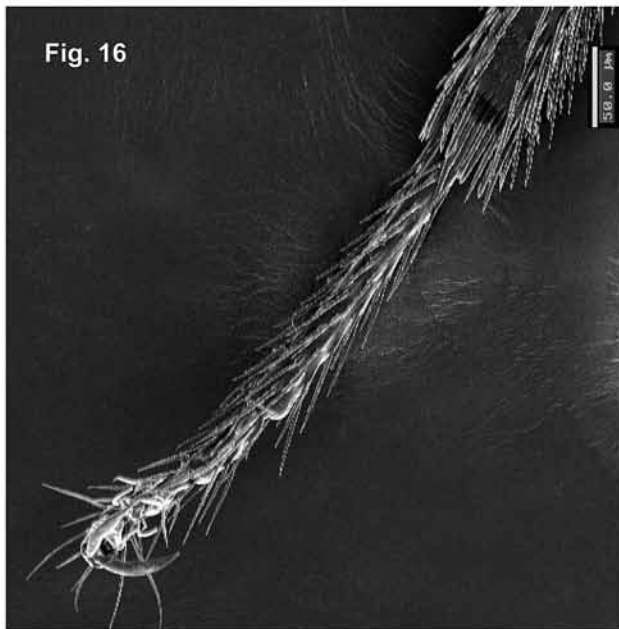
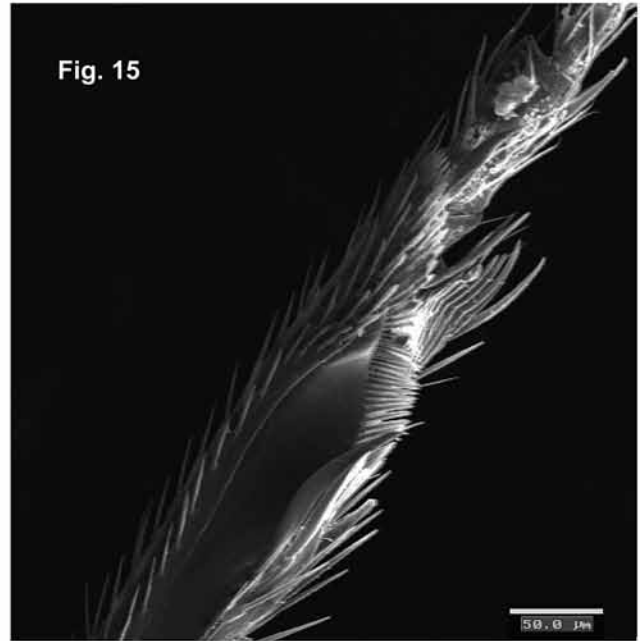
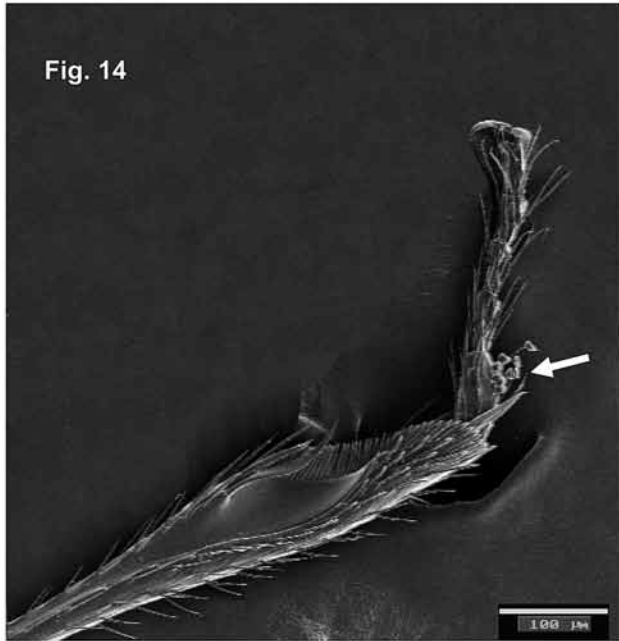
**Figures 10–13**

Détails de la morphologie d'*Aphaenotyphlus alegrei* Español & Comas 1985. **10**, prosternum et une partie du mésosternum et de la tête. **11**, scutellum. **12**, mésosternum. **13**, mésosternum et métasternum.

pas une dystrophie apicale accusée comme chez d'autres Anillini. Le dernier sternite est légèrement plus pointu chez le mâle que chez la femelle; chez le mâle on observe deux pores sétigères proches au marge apical, tandis que chez la femelle on en observe quatre (fig. 18, 19).

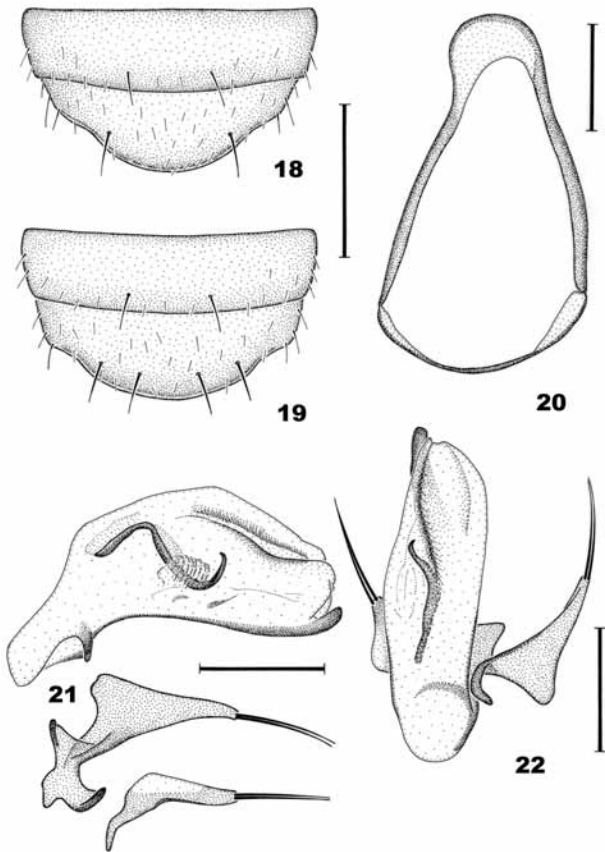
**Genitalia mâles.** Edéage avec le lobemédian court et volumineux, peu sclérifié sauf la pièce interne, la lame basale, l'apex et la zone

où s'articulent les paramères (fig. 21, 22). Lame basale courbée vers l'apex, de façon que celui-ci apparaît manifestement élevé; en vision dorsale, l'apex se dévie vers le côté droit. Extrême base du lobe peu sclérifié. Sac interne volumineux, en majeure partie membraneux et exempt de complexes sclérifications. Une longue pièce sclérifiée d'aspect helminthoïde est remarquable, en même temps que, en dessous d'elle, deux petites zones plus



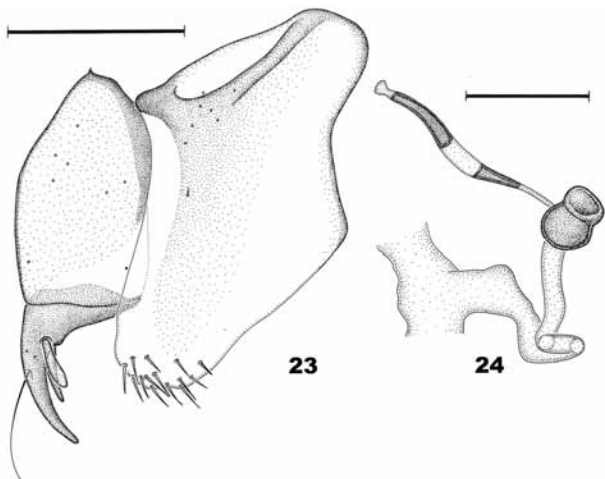
**Figures 14–17**  
Détails de la morphologie d'*Aphaenotyphlus alegrei* Español & Comas 1985. 14, tarse et tibia prothoracique d'un mâle. 15, organe protibial de toilette. 16, mésotarse. 17, métatarse.





Figures 18–22

Détails de la morphologie d'*Aphaenotypplus alegrei* Español & Comas 1985. **18**, les deux derniers sternites d'un mâle. **19**, les deux derniers sternites d'une femelle. **20**, anneau génital. **21**, édéage en vue latérale (lobe médian et paramères gauche et droit). **22**, édéage en vue dorsale. (Échelle figs. 18–19: 0,3 mm; échelle figs. 20–22: 0,1 mm).



Figures 23–24

Détails de l'anatomie génitale femelle d'*Aphaenotypplus alegrei* Español & Comas 1985. **23**, armure génitale (vue ventrale). **24**, complexe spermathécal. (Échelle fig. 23: 0,1 mm; échelle fig. 24: 0,05 mm).

ou moins virgulées (réfringentes avec la microscopie optique) et, dorsalement, une zone légèrement sclérifiée qui flanque l'ouverture distale du sac. Paramères asymétriques, celui de la droite plus petit, tous les deux biséculés (fig. 21, 22). Anneau du segment génital pyriforme (fig. 20).

**Genitalia femelles.** Armure génitale (fig. 23) constituée, de part et d'autre du plan de symétrie, du gonopode IX dimère (gonocoxite et gonosubcoxite) et d'un latérotergite IX. Gonocoxite IX très sclérifiée et unguiforme, avec deux longues et larges soies, insérées près de l'arête externe: une avec une légère forme de spatule, placée sur la surface ventrale, et l'autre, pointue, qui part de la surface dorsale; au milieu du gonocoxite; on observe une petite fosse proche de l'arête interne où se loge une longue soie sensorielle fine. Gonosubcoxite IX deux fois plus long que large, peu sclérifiée et dépourvu de soies. Latérotergite IX aliforme, oblique, faiblement sclérifiée, avec la marge basal membraneux et pourvu d'une quinzaine de soies spiniformes de longueur moyenne. Complexe spermathécal (fig. 24) partiellement membraneux. Canal de la spermatheque long (> 0,10 mm et < 0,15 mm), sinueux et de grand diamètre, encore qu'irrégulier au long de son parcours. Spermatheque visiblement sclérifiée et d'aspect bacilliforme, avec un léger étranglement dans le tiers distal. Glande spermathécale grande, la moitié distale sclérifiée, ainsi comme une partie de la moitié proximale; celle-ci verse au milieu du réceptacle séminal.

### Clé des genres d'Anillini ibériques

1. Série ombilicquée réduite à un maximum de huit soies (4 + 4) ou encore plus réduite dans le groupe pré-apical (4 + 3; 4 + 2 ó 4 + 1); exceptionnellement, perte de quelques soies du groupe huméral. Le groupe huméral se trouve très groupé (avec des soies équidistantes). Corps allongé et parallèle; aspect de Cucujidae.
  - ..... Sous-tribu **Typhlocharina** Jeanne 1973  
(sous-tribu monogénérique) : *Typhlocharis* Dieck 1869
  - Série ombilicquée réduite à neuf soies (4 + 5). Le groupe huméral est dispersé, de façon que la 4<sup>ème</sup> soie est beaucoup plus éloignée de la 3<sup>ème</sup>, que celle-ci de la 2<sup>ème</sup> ..... 2
2. La 9<sup>ème</sup> soie est située au même niveau que la 8<sup>ème</sup>, formant une "paire géminée" très caractéristique
  - ..... Sous-tribu **Anillina** Jeannel 1937  
Un seul genre ibérique (mâles avec les deux premiers tarsomères des protarses dilatés et avec des phanères adhésives ventrales) :  
*Anillus* Jacquelin du Val 1851
  - La 9<sup>ème</sup> soie est manifestement retardée par rapport à la 8<sup>ème</sup>, sans former une "paire géminée". Chez les mâles des espèces ibériques, en cas d'avoir quelque tarsomère dilaté, se serait le premier, qui possède aussi des phanères adhésives ventrales ..... Sous-tribu **Scotodipnina** Jeannel 1937 3
3. Corps robuste, subcylindrique. Elytres complets, convexes, couvrant le pygidium et avec la suture non déhiscente; généralement, avec des stries plus ou moins indiquées ou, en cas d'absence, ils restent des vestiges de pointillé sur la base des élytres. .... 4
  - Corps plus gracile et déprimé. Elytres plus ou moins raccourcis, laissant voir une bonne partie de l'abdomen; suture déhiscente; stries disparues totalement ..... 5



4. Anillini de grande dimension (dépasse les 2,5 mm, et arrive à atteindre 3 mm ou un peu plus). Elytres avec trois soies discales ..... *Iberanillus* Español 1971
- Anillini de plus petite dimension (ne dépasse pas les 2,5 mm). Elytres avec 1-2 soies discales ..... *Geocharis* Ehlers 1883
5. Labium soudé au prébasilaire (sans traces de suture ou de ligne articulaire). Insectes aux pattes courtes, avec des antennes presque moniliformes ..... *Hypotyphlus* Jeannel 1937
- Labium non soudé au prébasilaire (ligne articulaire bien visible) ..... 6
6. Épaules bien indiquées, ce qui confère aux élytres une largeur humérale considérable (similaire à la largeur maximale qui est atteinte vers le milieu des élytres ou dans le tiers apical). Tête petite en relation au pronotum ..... *Microtyphlus* Linder 1863 7
- Épaules peu indiquées et détachées qui offrent un aspect pédonculé dans l'aire scutellaire et, en général, un dessin piriforme. Tête volumineuse par rapport au pronotum. Antennes et pattes longues; méso et métatarses dont le 1<sup>er</sup> tarsomère possède une longueur similaire ou supérieure à la somme des quatre restants ..... *Aphaenotyphlus* Español & Comas 1985
7. Morphotypes dont les pattes courtes; méso et métatarses avec le 1<sup>er</sup> tarsomère visiblement plus court que la somme des quatre restants. Formes endogées ou hypogées accidentelles ..... subg. *Microtyphlus s.str.* Linder 1863
- Morphotypes dont les pattes longues; méso et métatarses dont le 1<sup>er</sup> tarsomère possède une longueur similaire ou supérieure à la somme des longueurs des quatre restants. Formes exclusivement hypogées de l'est de la Péninsule Ibérique ..... subg. *Speleotyphlus* Jeanne 1973

### Habitat et biocénose

*A. alegrei* a été trouvé, jusqu'à présent, uniquement dans deux grottes, toutes deux d'environ 500 mètres de développement horizontal, la Cova de les Gralles (Tous) et Cova Dones (Millares). Ces deux grottes se trouvent séparées d'à peine 10 km et font partie du milieu souterrain de la moitié nord-orientale du Massif du Caroig (ou Caroché), entre les comarques valenciennes de la Ribera Alta et la Canal de Navarrés (fig. 25).

Le biome hypogé du Massif du Caroig a été échantillonné de façon ponctuelle et exclusivement dans le milieu souterrain profond (MSP sensu Juberthie et al. 1980), tandis qu'il n'existe pas de données du milieu souterrain superficiel (MSS sensu Juberthie et al. 1980). Cependant, comme remarque Juberthie & Decu (1994), pour les surfaces karstiques du climat méditerranéen, ces milieux, inaccessibles à l'être humain, montrent un haut degré de colmatage à cause des argiles produites de la décomposition des roches carbonatées, ce qui rend difficile l'établissement de l'entomofaune. Malgré cela, il est nécessaire d'entreprendre un échantillonnage exhaustif pour obtenir l'information la plus complète

possible à propos de la vie dans ces environnements hypogés étroits.

Malgré ces limitations dans l'échantillonnage, on possède des données d'intérêt concernant le biotope hypogé terrestre d'environ une douzaine de cavités du Caroig (fig. 25), deux desquelles (cf. supra) accueillent *A. alegrei*, tandis que les autres pourraient avoir abrité cette espèce pendant quelque temps, au long de leur récente histoire géologique; de toute façon, la possibilité de trouver cet exceptionnel Anillini dans quelques-unes de ces autres cavités n'est pas rejetée. Dans toutes ces cavités se trouve présent l'isopode épigé *Cordioniscus stebbingi* (Patience 1907) qui, dans cette région, montre une nette tendance hypogée et constitue de nombreuses populations sur des dépôts ponctuels de matière organique. Nous trouvons très fréquemment aussi *Anillochlamys moroderi* Bolívar 1923, espèce troglobie de la famille Cholevidae, qui étend son aire de distribution au-delà du Massif du Caroig, atteignant deux enclaves souterraines de la Serra Grossa; plus concrètement le Tunnel dels Sumidors et la Cova Pates, tous deux au village de Vallada. Ce cholevidé est



Figure 25  
Carte géologique simplifiée du Massif du Caroig et cavités avec faune troglobie citées dans le texte. En gris sombre : Triasique ; en gris moyen : Tertiaire et Quaternaire (ce dernier en prédominance dans les plaines littorales) ; en gris clair : Secondaire (majoritairement Crétacé). Modifié de Garay (1986).

substitué par un autre, *Speonemadus escaleraei* (Uhagón 1898), vers la moitié du Caroig, étant connu de deux cavités de la Serra d'Enguera (Cueva Benalí et Sima de la Carrasquilla, du village d'Enguera). A ce niveau trophique de consommateurs nous trouvons également le diploure *Campodea (Campodea) grallesiensis* Sendra & Condé 1987, localisé dans la Cova de les Gralles (Tous) et dans la Cova Meravelles (Dos Aguas) et le Zygentome hypogé *Coletinia capolongoi* Wygodzinsky 1980. A cet ensemble de consommateurs, se joint un nombre réduit de micro-prédateurs (parmi lesquels se trouve *A. alegrei*), comme les pseudoscorpions troglobies *Chthonius (Ephippiochthonius) ventalloi* Beier 1939 (Cova del Candil et Cova de les Gralles, à Tous) et *Ch. (E.) sendrai* Zaragoza 1985 (Cueva de las Palomas à Millares). Le même rôle prédateur est joué par les palpigrades du genre *Eukoenaenia* sp. (P. Barranco det.), spécialement abondants à la Cova Dones, cohabitant avec *A. alegrei*. L'absence de Carabiques du genre *Trechus* Clairville 1806, est remarquable, car il s'agit d'un genre bien représenté dans les milieux souterrains proches de la moitié septentrionale de la province d'Alicante (Ortuño & Arillo 2005); ici ils sont probablement remplacés dans leur niveau trophique par d'autres prédateurs de taille moyenne comme les chilopodes lithobiomorphes, et, plus rarement, par le carabidé troglophile *Laemostenus (Pristonychus) terricola* (Herbst 1783).

Depuis la trouvaille de *A. alegrei* dans sa localité typique, la Cova de les Gralles, en juin 1984, et malgré les explorations successives, elle n'a pas été observée à nouveau. Au cours de ce travail, deux nouvelles tentatives furent entreprises sans aucun résultat. Cependant, la galerie humide et argileuse où elle fut observée par première et unique fois, se trouve actuellement occupée par une population très abondante du carabidé *Porotachys bisulcatus* (Nicolai 1822), espèce lucifuge qui aime les espaces étroits et humides, caractéristiques qui le convertissent en un élément bien pré-adapté à la vie souterraine (Español 1958). Il est possible que cette espèce, qu'on pourrait qualifier de troglophile dans l'aire d'étude, suppose une sérieuse compétence pour *A. alegrei*, à cause de sa plus grande robustesse, ce qui expliquerait la diminution de population de cet Anillini dans la Cova les Gralles. Contrairement, au cours des trois incursions réalisées la même année (2005) dans la Cova Dones, en incluant un exhaustif échantillonnage, ce carabidé troglophile n'apparaît pas, tandis que *A. alegrei* se montre relativement abondant : 12 exemplaires pendant cinq heures d'observation directe. On observe cet Anillini troglobie en se déplaçant au long des zones plus humides de la large et unique galerie de presque

un demi-kilomètre de parcours horizontal, sur les bordures des gours inondées et sur les surfaces des dépôts argileux. Le registre de température de deux visites effectuées en mars et en août de 2005 montrent une légère variation; les valeurs oscillent entre 16,8 °C et 17,2 °C pour la température à la surface du sol, avec un 100% d'humidité relative.

## Discussion

### Systématique : *Aphaenotyphlus* dans le contexte des Anillini ibériques

Dans son ensemble, les Anillini constituent un vaste lignée ancestrale, d'âge mésozoïque probablement, formé, dans la Péninsule Ibérique, par huit genres, cinq d'entre eux avec des représentants endogés (occasionnellement d'écosystèmes hypogés). D'autres lignées d'Anillini ibériques ont arrivé à coloniser le milieu souterrain profond (MSP) (trouvés exclusivement dans des grottes), particulièrement à l'Est de la Péninsule Ibérique, en montrant certaines adaptations morphologiques, comme c'est le cas chez *Speleotyphlus* (avec cinq espèces connues), *Iberanillus vinyasi* et *Aphaenotyphlus alegrei*.

Español & Comas (1985) ne doutent pas d'inclure *A. alegrei* dans la sous-tribu Scotodipnina, position que nous jugeons correcte en vue de la disposition de la série ombiliquée et du nombre de soies, car ces deux caractères sont coïncidents avec ceux des autres genres de cette même sous-tribu. L'absence de «paire géminée» de la 9<sup>ème</sup> et 10<sup>ème</sup> soies (apparemment 8<sup>ème</sup> et 9<sup>ème</sup>) rejette son inclusion dans la sous-tribu Anillina. De ce fait, dans le contexte ibérique, *Aphaenotyphlus* se situe à proximité de *Microtyphlus*, *Hypotyphlus*, *Speleotyphlus*, *Geocharis* et *Iberanillus*.

*Geocharis* et *Iberanillus* conforment un binôme qui se sépare bien des autres genres à cause de la forme du corps, plus sub-parallèle, et aussi parce qu'ils montrent des traces de striation élytrale. Cependant il y a des différences importantes entre ces deux genres (par exemple, le nombre de soies discales des élytres). *Geocharis* est constitué d'espèces endogées, si bien quelques unes ont été trouvées de manière accidentelle à l'intérieure de grottes (Barranco com. pers.), à cause de l'étroite relation entre les horizons édaphiques et les espaces souterrains plus profonds. Néanmoins, *I. vinyasi* Español 1971 semble troglobie bien qu'il ne montre pas un allongement des appendices ou une stylisation du corps; en faveur de cette hypothèse se trouve l'augmentation considérable des dimensions corporelles (entre 2,75 et 3,20 mm., c'est le plus grand Anillini de la Péninsule Ibérique). Cette augmentation

de taille pourrait être considérée comme une réponse adaptative au milieu hypogé, comme c'est le cas chez d'autres arthropodes troglobies (Condé 1956 ; Coiffait 1958). Les données que nous possédons sur *I. vinyasi* sont peu abondantes et se circonscrivent à l'information taxonomique de la description originale (Español 1971) ou à des nouvelles données chorologiques (Español 1977).

Par exclusion, il semble évident que *Aphaenotyphlus* s'inscrit mieux à proximité de *Microtyphlus*, *Hypotyphlus* et *Speleotyphlus*, position qui ne semble pas insensée car le dessin corporel, quoique déformé par un certain «modelage aphaenopsien», rappelle encore aux représentants des trois genres cités. *Hypotyphlus* se singularisant par le labium soudé au prébasilaire, caractéristique qui l'éloigne définitivement des trois autres genres; en plus, il se distingue très clairement de *Aphaenotyphlus* par ses appendices courts, typiques de la faune endogée (Casale *et al.* 1998 : 1049), bien que quelques espèces aient été trouvées aussi dans des milieux hypogés (Español 1971; Español & Comas 1984 ; Ortuño 1997).

*Microtyphlus*, aussi avec des courts appendices, coïncide avec *Aphaenotyphlus* et *Speleotyphlus* en ce qui concerne la séparation du labium et du prébasilaire (suture visible en microscopie optique). En plus, les espèces de ces genres habitent l'est ibérique, ce qui suggère la l'hypothèse suivante : les ancêtres humicoles-endogés d'origine tyrrhénienne ibéro-corse-sarde (Jeannel 1963) se sont étendus tout au long du massif lionigurien (Jeanne 1973) en survivant jusqu'à nos jours sous des formes endogées que nous connaissons comme *Microtyphlus*, et que nous pouvons trouver, occasionnellement, dans le milieu hypogé (Ortuño & Carabajal 1997 : 139 ; Viñolas & Escolà 1999). *Hypotyphlus*, très probablement, appartient aussi à ce groupe-genre, duquel il se distingue à cause de la synapomorphie «labium soudé au prébasilaire» (*sensu* Jeannel 1941, 1963) et qui se correspond avec une particulière ségrégation spatiale de ses espèces. Il est possible qu'une partie de la lignée *Microtyphlus* a évolué vers une vie hypogée, donnant comme résultat les actuels *Speleotyphlus* et *Aphaenotyphlus*, genres qui se sont accommodés dans le MSP du Cordillère Ibérique oriental. Les singularités morphologiques de *Speleotyphlus* ne sont pas aussi accusés comme celles de *Aphaenotyphlus*, en plus de montrer divers degrés de gracilité en fonction des différentes espèces. Essentiellement, les espèces de *Speleotyphlus* pourraient se décrire comme des *Microtyphlus* plus graciles et habitants du milieu hypogé. Nous ne pouvons pas, alors, faire appel à des caractères qualitatifs concrets qui définissent le genre, à ce qui semble,

Jeanne (1973 : 97) ne l'a pas réussi non plus, dans sa description synthétique du genre. Une autre donnée qui suggère aussi que les *Speleotyphlus* sont en réalité des «*Microtyphlus* cavernicoles», c'est le fait que les premières espèces furent décrites comme *Microtyphlus*, ou comme son synonyme *Catalanotyphlus* Coiffait 1961, car Español (1966, 1971) ne trouvait pas de caractères suffisamment solides pour créer un nouveau genre. A notre avis, *Speleotyphlus* n'est pas suffisamment différencié comme pour se soutenir comme un genre. C'est pour cela que nous suggérons un changement de status et que *Speleotyphlus* soit considéré comme un sous-genre de *Microtyphlus*, duquel il se distingue uniquement par ses singularités de type mesurable et par sa circonscription géographique à l'est de la Péninsule Ibérique: *Microtyphlus (Speleotyphlus) nov. status*. *Speleotyphlus* est le seul groupe d'Anillini hypogés dont le nombre d'espèces a augmenté, à travers de découvertes ponctuelles, encore que successives (Español 1966, 1971, 1999; J. Vives *et al.* 2002). Les cinq espèces connues de ce sous-genre montrent des appendices plus allongés que ceux des taxons au mode de vie endogé, comme ceux qui appartiennent aux groupes semblables, *Microtyphlus* s. str. ou *Hypotyphlus*.

Ce qui se passe avec *Aphaenotyphlus* est plutôt le contraire, car c'est une forme très modifiée de la lignée *Microtyphlus*, comme réussirent à reconnaître Español & Comas (1985). Dans ce cas-là les singularités de cet Anillini ne se circonscrivent uniquement à l'allongement des appendices, très considérable, et a une certaine gracilité du corps comme chez *Speleotyphlus*. En plus, le dessin de la tête, du pronotum et des élytres est véritablement caractéristique, montrant un certain aspect «aphaenopsien», sans précédents chez les Anillini; *Aphaenotyphlus* se constitue alors comme l'élément hypogé plus spécialisé du groupe (Casale *et al.* 1998 : 1058).

En raison de tout ce qui a été exposé et d'un point de vue systématique, *Aphaenotyphlus* devrait se situer à proximité de *Microtyphlus*, malgré les profondes modifications morphologiques conséquence de sa vie hypogée.

### Histoire géologique et distribution géographique de l'espèce.

Le Massif du Caroig a été défini comme une vaste surface karstique, d'un peu plus de mille kilomètres carrés, qui occupe la limite méridionale de la Cordillère Ibérique. Ce relief montagneux est constitué par un puissant ensemble de roches carbonatées en disposition sub-tabulée, qui datent du Crétacé et dans une moindre mesure du Jurassique, où se trouve emboîtée le réseau



fluvial de la rivière Xúquer (ou Júcar) (Garay 1995a, b). Ce Massif se trouve divisé par une série de canaux (Donat 1969) occupés par des matériaux plastiques du Triasique supérieur (Keuper), et, en même temps, entourée par des séries marneuses et gréseuses, tant continentales que marines du Tertiaire. Les canaux plus remarquables correspondent à la vallée de Ayora-Cofrentes et à celle de Quesa-Anna qui présente une forme de «Z» légèrement étirée; toutes les deux vallées formées par des matériaux gypseux et argileux ponctuellement karstifiables, occasionnellement accompagnés par des conglomérats et par des argiles du tertiaire. A sa limite orientale, le bord montagneux du Caroig reste couvert par les matériaux détritiques du Quaternaire des plaines littorales valenciennes. Au sud, il se trouve coupé par le Tertiaire marin (marnes, conglomérats et grès). Ces matériaux et structures géologiques témoignent de l'isolement du Massif du Caroig par rapport au reste de la Cordillère Ibérique, et en même temps, supposent une importante barrière pour le milieu souterrain et pour la dispersion de la faune hypogée (fig. 25).

Garay (1986) considère comme probable la formation des cavités du Caroig à la même époque que le dépôt des calcaires mio-pliocènes des Llanos de Albacete. L'argument employé est la coïncidence entre le niveau de drainage latéral du bassin de colmatage où se sont formés ces calcaires et l'altitude à laquelle se trouvent les cavités (fig. 26). En plus, il est généralement accepté que cette époque, la fin du Tertiaire (Pliocène), a été une période d'intense karstification dans beaucoup

de régions espagnoles et en particulier dans la Cordillère Ibérique orientale (Peña *et al.* 1984), avec un climat chaud, humide et avec de précipitations abondantes.

La crise climatique du Quaternaire, avec des périodes froides et sèches, supposa d'un côté la lente descente du niveau piézométrique où nous trouvons aujourd'hui, avec l'emboîtement du réseau hydrographique, daté par Goy & Zazo (1974) pour le Pléistocène moyen, et sans doute, une plus grande aridité superficielle. Actuellement, et comme conséquence de tous ces événements, les cavités plus développées et d'un plus grand intérêt biospéléologique du Caroig ne présentent aucune activité hydrologique, sauf l'inondation plus ou moins stationnelle de leurs gours. L'ensemble constitue les restes d'un ancien paléokarst qui demeure suspendu à environ 300 mètres par-dessus du niveau piézométrique actuel (Garay 1986) et qui accueille des espèces aussi intéressantes que *A. alegrei* (fig. 26)

Dans la classification des Bembidiides endogés de la région euro-méditerranéenne de Jeanne (1973), *Speleotyphlus* et *Microtyphlus* étaient inclus dans le groupe des «scotodipnines» d'origine tyrrhénienne (*Aphaenotyphlus* n'avait pas été encore découvert). Plus concrètement, dans le même travail, Jeanne (1973) désigne le massif lusitanien comme le lieu d'origine de *Speleotyphlus*, laissant *Microtyphlus* établi au massif lionigurien (protoligurien). Aujourd'hui encore, il n'existe pas d'arguments solides pour appuyer ou rejeter ces hypothèses. Néanmoins, quel qu'en soit l'origine, il serait raisonnable de penser que ces

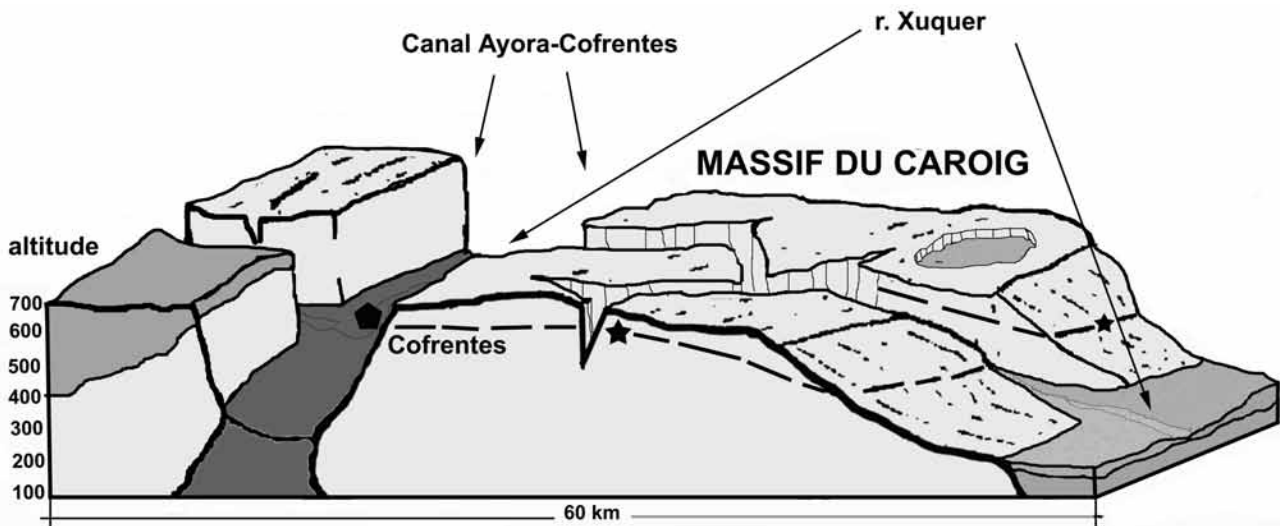


Figure 26

Schéma tridimensionnel très simplifié du Massif du Caroig. La ligne discontinue indique l'ancien niveau piézométrique; les étoiles, la position des cavités fossiles; en gris obscur: Triasique; en gris: Tertiaire; en gris pointillé: Quaternaire; en gris clair: Jurassique-Crétacé. Modifié de Garay (1986).

«scotodipnines» s'établirent dans la Péninsule Ibérique aux commencements ou vers le milieu du Tertiaire.

Les ancêtres de *Aphaenotyphlus* durent coloniser le vaste Massif du Caroig peu après que celui-ci se soit constitué en relief montagneux, à partir du Miocène moyen, et furent retenus par le bassin marin miocène du bord méridional du Caroig. Au nord, la formation d'un Pliocène continental dut isoler définitivement *Aphaenotyphlus* du reste des massifs de la Cordillère Ibérique. Depuis lors, le peuplement actif ou passif du milieu souterrain s'est produit, dont nous avons aujourd'hui le témoignage dans, au moins, deux grottes du Caroig.

La cause d'un peuplement passif du milieu souterrain profond (MSP), en suivant l'hypothèse classique des grottes comme refuge (Vandel 1963), pourrait être trouvée dans la crise climatique du Quaternaire, avec des périodes d'aridité accompagnées de brusques baisses du niveau piézométrique, ce qui laissa les cavités connues actuellement suspendues. On pourrait également argumenter une colonisation active, en suivant les modèles proposés par des auteurs plus récents (Howarth 1983, Juberthie 1984) et exposés avec maîtrise par Bellés (1991), dans lesquels le milieu souterrain suppose un espace vide à occuper. Les conditions climatologiques du Pliocène favorisèrent la formation d'un karst pleinement actif et relativement chaud-humide ou sub-humide, un habitat riche, prêt à être colonisé. La lente transformation en un paléokarst, dégarni ou colmaté, et divisé par des canaux gypseux ou l'emboîtement de la rivière Xúquer, réduisit la faune ancestrale à quelques enclaves souterraines habitables.

Quel que soit le cas, les précurseurs d'*Aphaenotyphlus* colonisèrent ce nouvel habitat en se séparant des «scotodipnines» endogés qui sont restés à l'extérieur, dans la même zone ou qui l'ont envahi postérieurement. Dans ce sens, *A. alegrei* doit se considérer comme une relicté éco-géographique, dans le sens exposé par Humphreys (2000), isolée de la lignée *Speleotyphlus* et *Microtyphlus*, et avec des remarquables caractères troglobiomorphes.

**Remerciements.** Ce travail a été financé par le Ministère de Science et Technologie dans le programme «Ramón y Cajal» et par la Conselleria de Territorio y Vivienda de la Generalitat Valenciana dans le projet I+D pour la conservation des Invertébrés cavernicoles de la Communauté Valencienne.

Nous devons un remerciement très spécial pour notre collègue le Dr Policarp Garay car sans son aide inestimable nous ne pourrions pas avoir abordé la rédaction de l'histoire géologique de cet article. Nous remercions Tomas Montán Rancier, Dr Pilar Gómez et D. Enrique Navarro, pour leur aide dans la préparation du matériel pour la microscopie électronique à balayage.

Nous voulons finalement, remercier également nos compagnons de la Fondation Entomologique Torres Sala (Musée Valencien

d'Histoire Naturelle) qui nous ont accompagné et appuyé au cours de ce travail, et spécialement notre collègue Santiago Teruel.

## Références

- Bellés, X. 1987.** *Fauna cavernícola i intersticial de la Península Ibérica i les Illes Balears*. CSIC-Ed. Moll, Madrid-Palma de Mallorca, 207 p.
- Bellés, X. 1991.** Survival, opportunism and convenience in the processes of cave colonization by terrestrial faunas, p. 325-335 in: **Ros J.D. , Prat N. (eds.)** *Homage to Ramon Margalef; or Why There is Such Pleasure in Studying Nature*. Oecologia Aquatica, 10, Universitat de Barcelona, Barcelona.
- Casale, A., Vigna-Taglianti A., Juberthie C. 1998.** Coleoptera Carabidae, p. 1047-1081 in: **Juberthie C., Decu V. (eds.)** *Encyclopaedia Biospeologica. Vol. 2*. Société de Biospéologie, Moulis-Bucarest.
- Coiffait H. 1958.** Les coléoptères du sol. *Vie et Milieu* 7 (suppl.): 1-204.
- Condé B. 1956.** Matériaux pour une monographie des Diploures Campodéidés. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, (Serie A – Zoologie)* 12: 1-202.
- Donat J. 1969.** Los canales triásicos valencianos. *Archivos Prehistoria Levantina* 12: 283-294.
- Español F. 1958.** La evolución de la fauna coleopterológica en las cavidades subterráneas españolas. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada, Barcelona* 27: 81-88.
- Español F. 1966.** Interesantes descubrimientos biospeleológicos en la provincia de Castellón. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada, Barcelona* 40: 67-79.
- Español F. 1971.** Nuevos Anillini cavernícolas del N. E. de España (Col. Trechidae). *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada, Barcelona* 51: 79-88.
- Español F. 1977.** Sobre algunos Trechinae cavernícolas del Museo de Zoología de Barcelona (Col. Caraboidea). *Speleon* 23: 27-31.
- Español F. 1999.** Descripción de *Speleotyphlus fadriquei* sp. n., con revisión del género (Coleoptera, Carabidae). *Miscelánea Zoológica* 22: 53-57.
- Español F., Comas J. 1984.** Un nou *Hypotyphlus* Jeannel hipogeu del principal d'Andorra (Col. Anillini). *III Sessió Conjunta d'Entomologia Institució Catalana d'Història Natural & Societat Catalana de Lepidopterologia* 3: 9-12.
- Español F., Comas J. 1985.** Un nuevo Anillini cavernícola del Levante español (Col., Carabidae, Bembidiinae). *Miscelánea Zoológica* 9: 215-217.
- Garay P. 1986.** Cavidades relictas y paleokarst del plioceno en el área de Millares Tous (Provincia de Valencia, Spain), p. 303-306 in: *Comunicaciones 9º Congreso Internacional de Espeleología. Julio, 1986*. Union Internationale Speleologie, Federación Española de Espeleología, Federación Catalana de Espeleología. Barcelona.
- Garay P. 1995a.** Marco geológico estructural y geotectónica, p. 31-42 in: *El Cuaternario del País Valenciano*. Ed. Universitat de València - Asociación Española para Estudio del Cuaternario. Roselló, V. (coord.). Valencia.
- Garay P. 1995b.** El karst en el País Valenciano (procesos y depósitos), p. 73-80 in: *El Cuaternario del País Valenciano*. Ed. Universitat de València - Asociación Española para Estudio del Cuaternario. Roselló, V. (coord.). Valencia.
- Goy J.L., Zazo C. 1974.** Estudio morfofototónico del Cuaternario del Ovalo de Valencia. *Actas I Reunión Grupo Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario* 2: 71-82.
- Howarth F.G. 1983.** Ecology of cave arthropods. *Annual Review of Entomology* 28: 365-389.
- Humphreys W.F. 2000.** Relict faunas and their derivation, p. 417-432 in: **Wilkens H., Culver D.C., Humphreys W.F. (eds.)**, *Ecosystems of the World. Subterranean Ecosystems, Vol. 30*. Elsevier, Amsterdam.
- Jeanne C. 1973.** Sur la classification des Bembidiides endogés de la région euro-méditerranéenne. *Nouvelle Revue d'Entomologie* 3 (2): 83-102.

- Jeannel R. 1941.** *Coléoptères Carabiques (1eme partie)*. Faune de France, 39, Lechevalier, Paris, 571 p.
- Jeannel R. 1963.** Monographie des Anillini, Bembidiides endogés (Col. Trechinae). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Serie A. Zoologie* **28** (2): 33-204.
- Juberthie C. 1984.** Le colonisation du milieu souterrain; theories et modeles, relations avec la speciation et l'evolution souterraine. *Mémoires de Biospéologie* **11**: 65-102.
- Juberthie C., Decu V. 1994.** Structure et diversité du domaine souterrain ; particularités des habitats et adaptations, p. 5-22 in: **Juberthie C., Decu V. (eds.)**, *Encyclopaedia Biospeologica. Vol. 1*. Société de Biospéologie, Moulis-Bucarest.
- Juberthie C., Delay B., Bouillon M. 1980.** Sur l'existence d'un milieu souterrain superficial en zone non calcaire. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie de Sciences de Paris* **290** (D): 49-52.
- Juberthie C., Massoud Z. 1977.** L'équipement sensoriel de l'antenne d'un coléoptère troglobie, *Aphaenops cryticola* Linder (Coleoptera: Trechinae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* **6**(3-4): 147-160.
- Ortuño V.M. 1997.** Description of a new *Hypotyphlus* Jeannel from the Sistema Central Mountain range in Spain and comments on *Hypotyphlus guadarramus* (Ehlers) (Coleoptera: Trechidae). *The Coleopterists Bulletin* **51**(3): 217-221.
- Ortuño V.M. 2002.** Estado del conocimiento de los artrópodos de España, p. 209-234 in: **Pineda F.D., de Miguel J.M., Casado M.A., Montalvo J. (eds.)**. *La Diversidad biológica de España*. Pearson Educación, Madrid.
- Ortuño V.M., Arillo A. 2005.** Description of a new hypogean species of the genus *Trechus* Clairville, 1806 from eastern Spain and comments on the *Trechus martinezi*-lineage (Coleoptera: Adephaga: Carabidae). *Journal of Natural History* **39**(40): 3483-3500.
- Ortuño V.M., Carabajal E. 1997.** Nuevos datos y redescrición de *Microtyphlus menorquensis* Coiffait, 1961 (Coleoptera, Trechidae, Anillini). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* **12**: 131-140.
- Ortuño V.M., Sendra A., Montagud S., Teruel S. 2005.** Systématique et biologie d'une espèce paléoenémique hypogée de la Péninsule Ibérique : *Ildobates neboti* Español, 1966 (Coleoptera: Carabidae: Dryptinae). *Annales de la Société Entomologique de France* (n.s.) **40** (3-4): 459-475.
- Peña J.L., Gutiérrez M., Ibañez M.J., Lozano M.V., Rodríguez J., Sánchez M., Simón J.L., Soriano M.A., Yetano J.M. 1984.** *Geomorfología de la Provincia de Teruel*. Instituto de Estudios Turolenses, Teruel, 149 p., 1 map.
- Serrano J. 2003.** *Catálogo de los Carabidae (Coleoptera) de la Península Ibérica*. Monografías S.E.A. 9, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, 130 p.
- Vandel A. 1964.** *Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles*. Gauthier-Villars, Paris, 619 p.
- Viñolas A., Escolà O. 1999.** *Microtyphlus fideli* sp.n. de Anillina de la sima Latonero, Castellote, Teruel (Coleoptera, Carabidae, Bembidiini). *Miscel.lània Zoològica* **22**(2): 85-89.
- Vives J., Escolà O., Vives E. 2002.** Dos nuevas especies de Anillini cavernícolas pertenecientes al género *Speleotyphlus* Jeanne, 1973 (Coleoptera, Carabidae). *Animal Biodiversity and Conservation* **25**(2): 95-99.