Systématique et biologie d'une espèce paléoendémique hypogée de la péninsule Ibérique : *Ildobates neboti* Español 1966 (Coleoptera : Carabidae : Dryptinae)

Vicente M. ORTUÑO [1]*, Alberto SENDRA [2], Sergio MONTAGUD [2] & Santiago TERUEL [2]

(1) Departamento de Zoología y Antropología Física,
Facultad de Biología, Universidad de Alcalá, E-28871 Alcalá de Henares (Madrid, Spain).
(2) Museu Valencià d'Història Natural (Fundación Entomológica Torres Sala),
Paseo de la Pechina 15, 46008 Valencia (Spain)

Résumé – La position taxonomique d'*Ildobates neboti* Español, 1966, un paléoendémique hypogé de la Cordillère Ibérique, a été confuse depuis sa découverte. Dans la description originale, il a été assigné, avec certaines réserves, à la sous-famille des Dryptinae. Les auteurs postérieurs sont sceptiques à ce sujet, et la considèrent comme plus proche d'autres catégories supragénériques. Ces divergences sont dues, en partie, à la présence de caractères troglobiomorphes qui peuvent masquer les caractères qui définissent les vrais liens de parenté de l'espèce. La capture des spécimens nouveaux de *I. neboti* nous a permis de compléter la description originale en apportant, en même temps, des illustrations nombreuses dont des photographies électroniques à balayage. Les genitalia du mâle et particulièrement ceux de la femelle ont été étudiés en détail afin de les comparer aux formes voisines. Cet examen nous a conduit à inclure *Ildobates* dans la tribu des Zuphiini.

La distribution de *I. neboti* montre un parallélisme intéressant avec celles d'autres arthropodes au mode de vie hypogé, considérés également comme des paléoendémiques. Les lignées anciennes de cet ensemble d'espèces paléoendémiques et relictes auraient pu avoir son origine dans l'ancienne plaque Ibérique du Mésozoïque, d'où elles se sont déplacées vers le bord oriental de la Cordillère Ibérique, où elles sont restées pendant le Tertiaire. À la fin de cette période, elles ont dû atteindre la zone karstique du « Baix Maestrat », de la « Serra d'Oropesa » (Castellón) jusqu'à la « Serra de Montsià » (sud de Tarragona), sans dépasser la vallée de l'Ebre. Des arguments de nature lithologique et géostructurale semblent justifier cet isolement de la zone où habite *I. neboti*, relativement au reste de la péninsule Ibérique.

Abstract – **Systematics and biology of a palaeo-endemic and hypogeous species from the Iberian Peninsula : *Ildobates neboti* Español 1966 (Coleoptera : Carabidae : Dryptinae)**. – There has been some confusion about the taxonomic position of *Ildobates neboti* Español 1966, a hypogeous palaeo-endemic taxon from the Iberian Mountain range, since it was first discovered. In the original description it was assigned, with some reservation, to the subfamily Dryptinae. Later authors are still sceptical about this, considering it to be nearer to other suprageneric categories. These discrepancies are partly due to the presence of troglobiomorphic characters, which could disguise the characters that define the species' true line of descent. The captures of new specimens of *I. neboti* have enabled the original description to be completed, together with the contribution of numerous illustrations, including scanning electron microphotographs. The genitals of this species, both of the male and especially of the female, have been studied in depth in order to compare them with related forms. This examination in depth has led us to include *Ildobates* within the Zuphiini tribe.

The distribution of *I. neboti* demonstrates an interesting parallelism with that of other hypogeous arthropods, equally regarded as relict palaeo-endemic. The ancient descent of this group of palaeo-endemic species may have originated in the ancient Iberian plate of the Mesozoic era, moving from there to the eastern edge of the Iberian Mountain range, where they remained throughout the Tertiary era. At the end of this era, subterranean colonisation must have reached the karstic area of the « Baix Maestrat », from the « Serra d'Oropesa » (Castellón) to the « Serra de Montsià » (south of Tarragona), but not extending beyond the Ebro valley. Arguments of a lithologic and geostructural nature seem to justify the isolation of this area where *I. neboti* lives, with regard to the rest of the Iberian Peninsula.

Resumen – **Sistemática y biologiade una especie aleoendémica hipogea de la península Ibéria : *Ildobates neboti* Español 1966 (Coleoptera : carabidae : Dryptinae)**. – La posición taxonómica de *Ildobates neboti* Español 1966, una especie paleoendémica e hipogea de la Cordillera Ibérica, ha permanecido confusa desde su descubrimiento. En la descripción original, *I. neboti* fue adscrito, con dudas, a la subfamilia Dryptinae y autores posteriores se han mantenido escépticos al respecto, considerándolo más próximo a otras categorías supragenéricas. Estas discrepancias, son debidas, en parte, a la presencia de caracteres troglobiomorfos que pueden llegar a enmascarar los caracteres que definen el verda-

* Corresponding author.
E-mail : vicente.ortuno@uah.es
Accepté le 26/01/2005.

dero linaje de origen de la especie. La captura de nuevos ejemplares de *I. neboti* ha permito completar la descripción original, al mismo tiempo que se aportan numerosas ilustraciones que incluyen microfotografías electrónicas de barrido. Se han estudiado con detalle las genitalias masculina y, en especial, femenina de la especie para compararla con formas afines. Este examen en profundidad nos ha conducido a incluir a *Ildobates* en el seno de la tribu Zuphiini.

La distribución de *I. neboti* muestra un interesante paralelismo con la de otros artrópodos de vida hipogea, considerados de igual modo como paleoendemismos relictos. Los linajes ancestrales de este conjunto de artrópodos relictos, pudieron tener su origen en la antigua placa Ibérica del Mesozoico, desde donde se desplazaron al borde oriental de la Cordillera Ibérica, en el que han permanecido a lo largo del Terciario. Al finalizar este periodo, debieron culminar la colonización del medio subterráneo, en el área kárstica del « Baix Maestrat », desde la « Serra d'Oropesa » (Castellón) hasta la « Serra de Montsià » (sur de Tarragona), sin sobrepasar el valle del Ebro. Argumentos de carácter litológico y geoestructural parecen justificar este aislamiento del área, en donde habita *I. neboti*, con respecto al resto de la Península Ibérica.

Ildobates neboti Español 1966 est un Dryptinae cavernicole intéressant originaire de l'extrémité orientale de la Cordillère Ibérique (Castellón). Il a été trouvé pour la première fois dans l'Avenc d'En Serenge (Cabanes, Castellón), d'où provient la série typique (Español 1966). Quelques années plus tard, il a été localisé dans l'Avenc de l'Indi (Oropesa, Castellón) et dans la Cova dels Encenalls (Sant Mateu del Maestrat, Castellón) (Español 1979). Dès sa description, Español (1966) expose les problèmes que cette espèce suscite lorsque l'on veut préciser sa position supragénérique. Ses observations l'a amené à conclure qu'on doit considérer *I. neboti « como un Dryptidae aberrante, de muy discutible colocación en cualquiera de las secciones en que dicha familia está actualmente repartida »* (sic).

On a considéré trois tribus dans lesquelles *Ildobates* Español 1966 pourrait être inclus : les Dryptini, les Zuphiini et les Galeritini, qui constituent la sous-famille des Dryptinae (Dryptidae *sensu* Español, 1966) et la super-tribu des Zuphiitae, d'après d'autres auteurs (Ball 1985). À cet égard, Español (1966) ne conclut pas sur la division dans laquelle on doit placer ce Dryptinae hypogé, bien qu'il semble rejeter les Galeritini (Galeritinae *sensu* Español 1966) à cause de raisons géographiques. Il expose des arguments pour et contre l'inclusion de *I. neboti* dans les autres tribus. Le faciès « aphaenopsien » de cette espèce, conséquence de son adaptation accusée au milieu hypogé, masque certaines caractéristiques qui sont la clé de sa position systématique. Malgré cela, dans les derniers catalogues ibériques (Jeanne & Zaballos 1986, Zaballos & Jeanne 1994 et J. Serrano 2003), *I. neboti* a été placé dans les Zuphiini, sans plus d'explication, comme le fait Baehr (2003) dans le récent catalogue paléarctique des Coléoptères Adephaga.

Auparavant, cette espèce paléoendémique avait été mise en relation avec les Galeritini (Jeanne 1972, Bellés 1987, Casale *et al*. 1998), proposition qui résulte, encore un fois, d'une opinion faite sans données concrètes qui la justifieraient.

La position systématique que ce Carabidae singulier doit occuper est donc très controversée. Malgré la description détaillée d'Español (1966), il existe des lacunes dans la connaissance de l'anatomie de *I. neboti*. La capture récente de quelques spécimens, dans deux des localités déjà connues, nous a permis d'examiner de nouveau la description d'*Ildobates*. Une étude détaillée, y compris au microscope électronique, a apporté des données nouvelles sur sa morphologie, dont, entre autres, l'anatomie femelle jusqu'à présent inédite, en contribuant à affiner la position taxonomique de ce Coléoptère relicte.

Matériel et méthodes

Spécimens étudiés

On a étudié 12 spécimens d'*Ildobates neboti* de deux localités. Les spécimens se trouvent dans les fonds du Musée valencéen d'Histoire naturelle (MVHN) et dans la collection Vicente M. Ortuño (VMO) du Département de Zoologie et Anthropologie Physique de l'Université d'Alcalá.

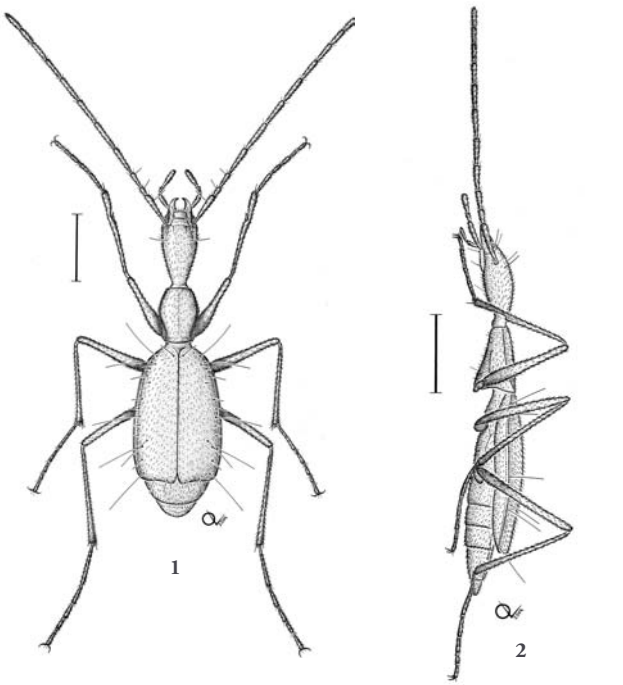
Avenc d'En Serenge, Cabanes (Castellón) ; UTM – 31TBE44 :

1 ♂, 1-XII-2002, S. Teruel leg. (MVHN coll.)
2 ♂♂, 1 ♀, 2-II-2003, S. Teruel leg. (MVHN coll. & VMO coll.)
1 ♂, 19-VII-2003, S. Teruel leg. (MVHN coll.)
2 ♂♂, 21-III-2004, S. Montagud leg. (MVHN coll.)

Cova dels Encenalls, Sant Mateu del Maestrat (Castellón) ; UTM – 31TBE68 :

3 ♂♂, 21-III-2003, V.M. Ortuño, A. Sendra et S. Montagud leg. (VMO coll.)
2 ♂♂, 3-V-2003, S. Montagud leg. (MVHN coll.)
1 ♀, 21-XI-2003, A. Sendra, S. Montagud et S. Teruel leg. (VMO coll.)

En outre, on a étudié à but comparatif, des spécimens des espèces suivantes : *Drypta (Drypta) dentata* (Rossi 1790) ; *Drypta (Drypta) japonica* Bates 1873 ; *Drypta (Deserida) distincta* (Rossi 1792) ; *Desera geniculata* Klug 1834 ; *Polistichus connexus* (Geoffroy 1785) ;



Figures 1-2
1, Habitus du mâle d'*Ildobates neboti* Español 1966, vue dorsale. – 2, Habitus du mâle d'*Ildobates neboti* Español 1966, vue latérale. (Échelle 2 mm)

Zuphium olens (Rossi 1790) ; *Parazuphium ramirezi* J. & E. Vives 1976 ; *Dicrodontus brunneus* (Dejean 1831) ; *Dicrodontus aptinoides* (Wollaston 1865) et *Galerita bicolor* (Drury 1773).

Étude des genitalia
L'édéage 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. Le sac interne est rendu transparent par un bain dans l'acide lactique à la température ambiante pendant 24 heures. Par la suite, on éclaircit le lobe médian avec de l'éthanol acidulé et on le trempe dans la solution de Scheerpeltz pour le manipuler et l'observer sous tous les angles. Pour terminer, on inclut les genitalia dans une goutte de diméthyle hydantoïne formaldéhyde (DMHF) placée sur une lame fine de rhodoïde transparent.

Afin d'étudier les genitalia femelles, nous détachons les derniers segments abdominaux puis les plongeons dans une solution aqueuse saturée de KOH pendant 8 à 10 heures. Ensuite, on les lave dans une solution de Scheerpeltz où nous les laissons immergés. Dans cette solution, on manipule l'abdomen en déchirant les régions pleurales pour séparer les tergites des sternites et vérifier les résultats de la digestion alcaline. Ensuite, on extrait le contenu abdominal et on le place dans une solution aqueuse de Noir Chlorazol-E® pendant une minute approximativement, tout en contrôlant que les tissus ne se colorent pas trop. Ainsi les structures génitales sont visibles et libres de la musculature qui les cernait à l'origine. Enfin, il ne reste plus qu'à libérer les genitalia de l'enchevêtrement de trachéoles qui les entoure par un nettoyage manuel. On étudie les genitalia frais, immergés dans la solution de Scheerpeltz sur un verre courbe, ou préparés sur une lame de rhodoïde transparent avec une goutte de DMHF très aqueuse.

Microscope électronique
Les spécimens de *I. neboti* qui ont servi pour l'étude de microscopie électronique, six au total, ont été couverts d'or palladium. Un microscope électronique à balayage HITACHI S-4100 du Service de Microscope électronique de l'Université de Valencia a été utilisé. Les spécimens métallisés sont dans la Collection du Museu Valencià d'Història Natural – Fundación Entomológica Torres Sala.

RÉSULTATS

Addenda et amendements à la description originale (Español 1966)

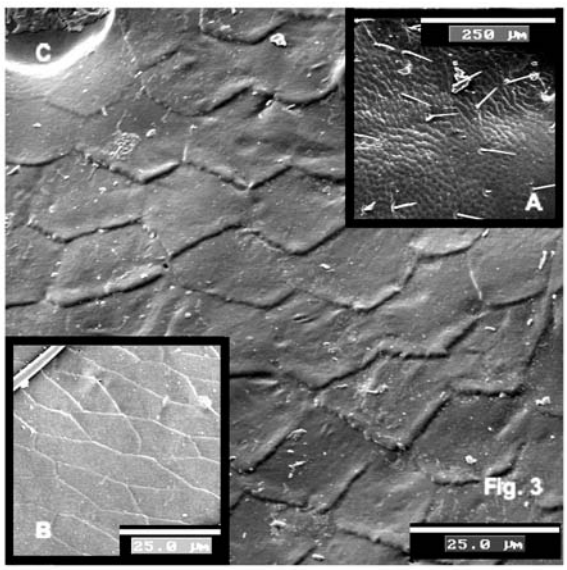
Ildobates neboti Español 1966
(fig. 1-32)

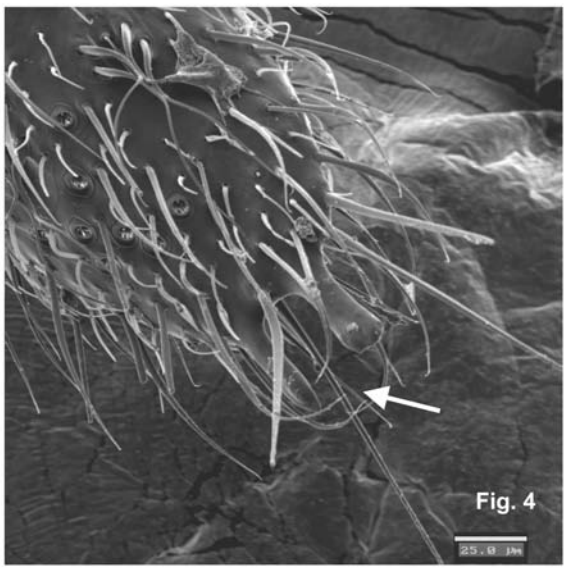
Ildobates neboti Español 1966, *Publ. Inst. Biol. apl. Barcelona*, **40** : 77.

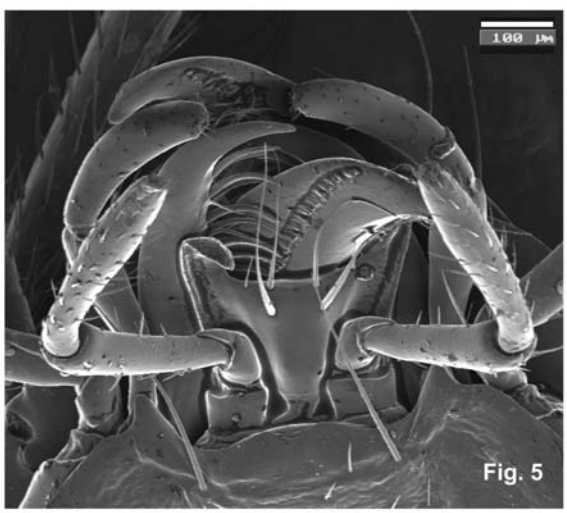
Longueur : 8,0-9,0 mm (de l'apex des mandibules jusqu'aux élytres ; nous n'avons pas pris en compte l'abdomen parce qu'il peut être plus ou moins téléscopé) ; corps déprimé (fig. 2) ; microsculture isodiamétrique et en général peu profonde (fig. 3a, b, c).

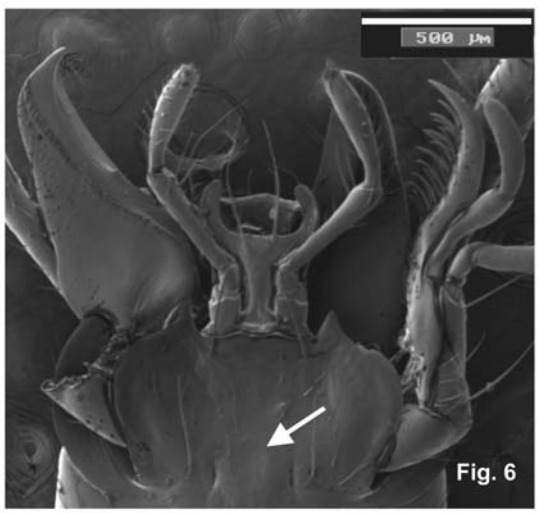
Tête. Le rétrécissement basal de la tête (cou) est très exagéré dans le dessin d'Español (1966 : 71 et 72) et il ne correspond pas à l'anatomie réelle de cette espèce (fig. 1). Les deux expansions digitiformes (« rhabditos ») de l'extrémité apicale du dernier antennomère sont asymétriques, ce qu'Español (1966) avait constaté et dessiné ; néanmoins, la forme et la longueur de ceux-ci sont plus marquées dans les images en microscopie électronique que nous proposons (fig. 4) : un des « rhabditos » est acuminé et un peu plus long que l'autre, celui-ci est plus large et tronqué vers la pointe. Autour des « rhabditos », il y a des soies d'une longueur plus grande que celles qui couvrent la plus grande partie de la surface de l'antennomère. Entre le champ de soies s'ouvre une série de pores ombiliqués, très probablement avec une fonction chémoréceptrice. L'interprétation qu'Español (1966 : 73) a faite au sujet de l'insertion des « rhabditos » doit être corrigée, puisque à partir de son dessin on interprète que ces structures sont des éléments indépendants de l'antennomère, et qui s'insèrent sur celui-ci à la façon d'une soie. Sur la photographie en microscopie électronique, il n'y a pas de doute que ces « rhabditos » sont des structures spécialisées de la surface de l'antennomère qui en sortent sans solution de continuité (fig. 4). Ligule non bisetulée contrairement à la description originale. En réalité, elle est composée de six soies (fig. 5), quatre d'entre elles s'insèrent près du bord antérieur (les deux centrales sont plus longues que celle des flancs) ; les deux autres, les plus longues et plus robustes s'insèrent vers l'intérieur de la surface ventrale de la ligule, et elles sont alignées avec les deux soies centrales antérieures. Les paraglosses sont longs et proéminents (fig. 5, 6).

Labium (mentum *sensu* Español 1966) soudé au prébasilaire (fig. 6) et sans traces de suture sur la majeure partie de sa surface. Échancrure dépourvue de dent médiane, où apparaît une sinuosité légère. Deux soies longues et robustes se distinguent, logées à proximité de l'échancrure et deux autres, avec des caractéristiques similaires, sur la surface qui correspond au prébasilaire. Cette zone montre deux dépressions en forme d'orifices qui, probablement, sont en rapport avec les apodèmes crâniens et qui ont été interprétées de façon erronée dans la description originale (Español 1966 : 73). Palpes labiaux (fig. 6) : 1er palpomère très court et achète ; le 2e long, sétulé (polychète d'après la nomenclature de Jeannel, 1941 : 22) à l'exception du tiers basal ; le 3e et le dernier, d'une longueur égale au 2e, légèrement plus dilaté au milieu qu'aux extrémités, montrant l'extrémité apicale, en apparence tronquée, alors qu'en réalité elle est profondément creusée et pourvue de nombreuses sensilles (fig. 7). Maxilles (fig. 6, 8, 9) : cardo subtriangulaire, avec trois (peut-être quatre ou cinq) soies d'une courte longueur insérées sur la face postérieure ; stipe avec une dizaine de soies, entre lesquelles se distingue celle d'une longueur considérable qui s'insère dans la moitié basale ; palpigère pourvu, dans la moitié distale, d'une seule soie d'une grande longueur ; subgalea présentant une grande surface lisse et achète, qui devient sétulée à la face interne de la zone de contact avec la lacinia ; galea avec le segment basal achète et légèrement plus long que l'apical, celui-ci faiblement sétulé et pourvu de sensilles minuscules sur l'extrémité apicale (fig. 9) ; lacinia avec l'arête interne barbulée et l'extrémité apicale acuminée et courbée. Palpe maxillaire (fig. 8) : 1er palpomère très court, étroit



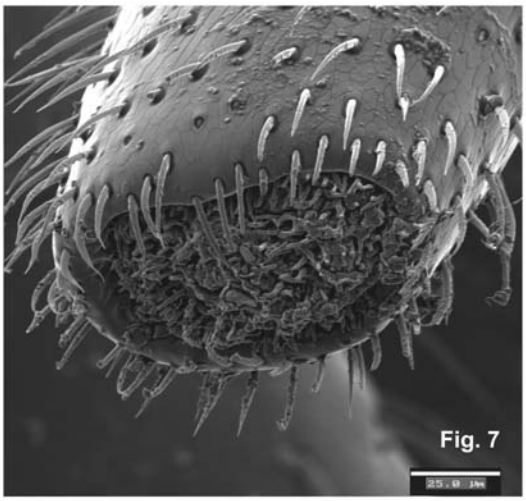


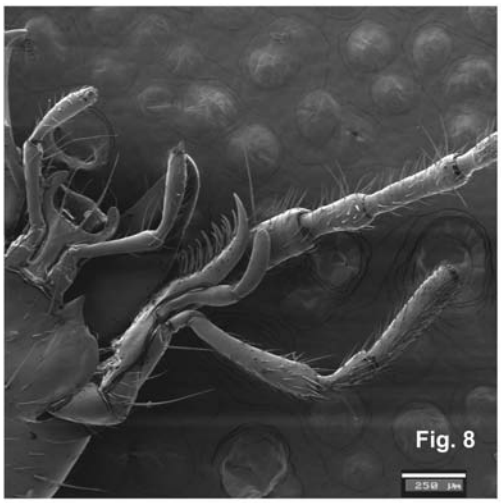


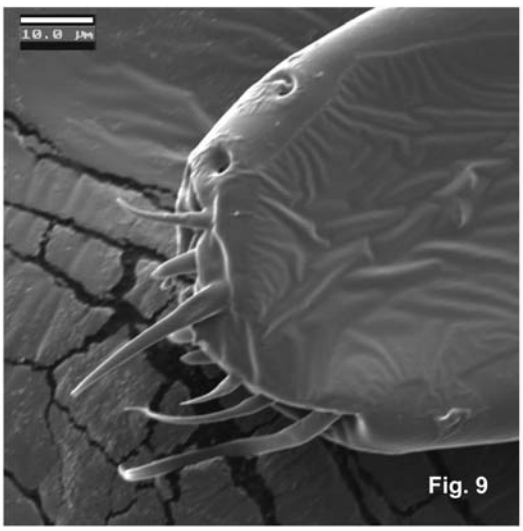


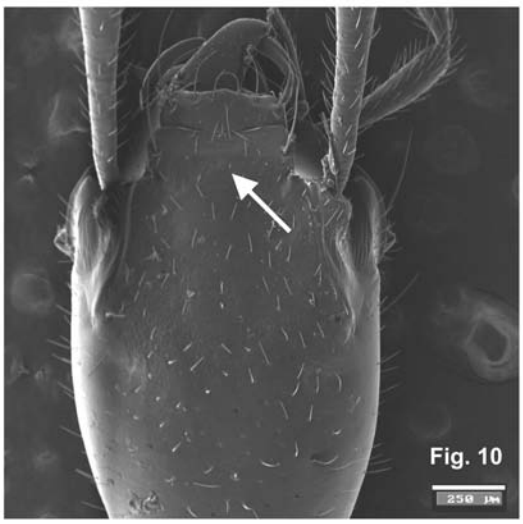
Figures 3-6
Détails de la morphologie d'*Ildobates neboti* Español 1966. – 3, microsculture (a : tête ; b : pronotum ; c : élytres). – 4, apex du 11e antennomère. – 5, pièces buccales (vue ventrale). – 6, partie antérieure de la tête (vue ventrale).

et achète ; le 2e d'une longueur notable, achète sur le quart basal et progressivement sétulé jusqu'à l'extrémité apicale ; 3e palpomère court (moins de la moitié de la longueur du 2e) et sétulé ; le 4e sétulé et légèrement plus court que le 2e. Mandibules avec un développement normal, peu proéminentes (fig. 6). Labre (fig. 10) faiblement trilobé, aussi court que l'épistome (*sensu* Español 1966) et d'une longueur similaire à celui-ci ; marge antérieure avec six soies équidistantes, progressivement plus longues de l'intérieur à l'extérieur, les externes s'insérant dans une position un peu plus postérieure. Clypéus (fig. 10) faiblement incisé sur la marge antérieure mais non fusionné comme dans le dessin de la description originale, avec deux grandes soies insérées, une de chaque côté, à proximité des marges latérales, celles-ci distantes de la marge antérieure. Le sillon clypéo-frontal, bien que décrit par Español (1966), est visible en microscopie optique (fig. 1), mais en réalité ce sillon ne se voit pas sur la surface du tégument en microscopie électronique (fig. 10). Par conséquent, le contact entre ces sclérites crâniens se manifeste seulement dans les couches internes du tégument et il ne devient visible à travers celui-ci que parce qu'il est partiellement transparent. Front (fig. 10) légèrement bombé au centre et déprimé de chaque côté constituant les sutures supraoculaires, celles-ci d'un contour mal défini. Vers l'extérieur des sutures, la surface s'élève de nouveau en formant des rebords supra-antennaires (sub-antennaires *sensu* Español 1966) (fig. 10) qui s'étendent en arrière et en même temps divergent et s'interrompent au niveau des soies frontales antérieures. Bourrelets supra-antennaires (fig. 10-11) bien développés. Dépression infra-antennaire creusée de plis longitudinaux







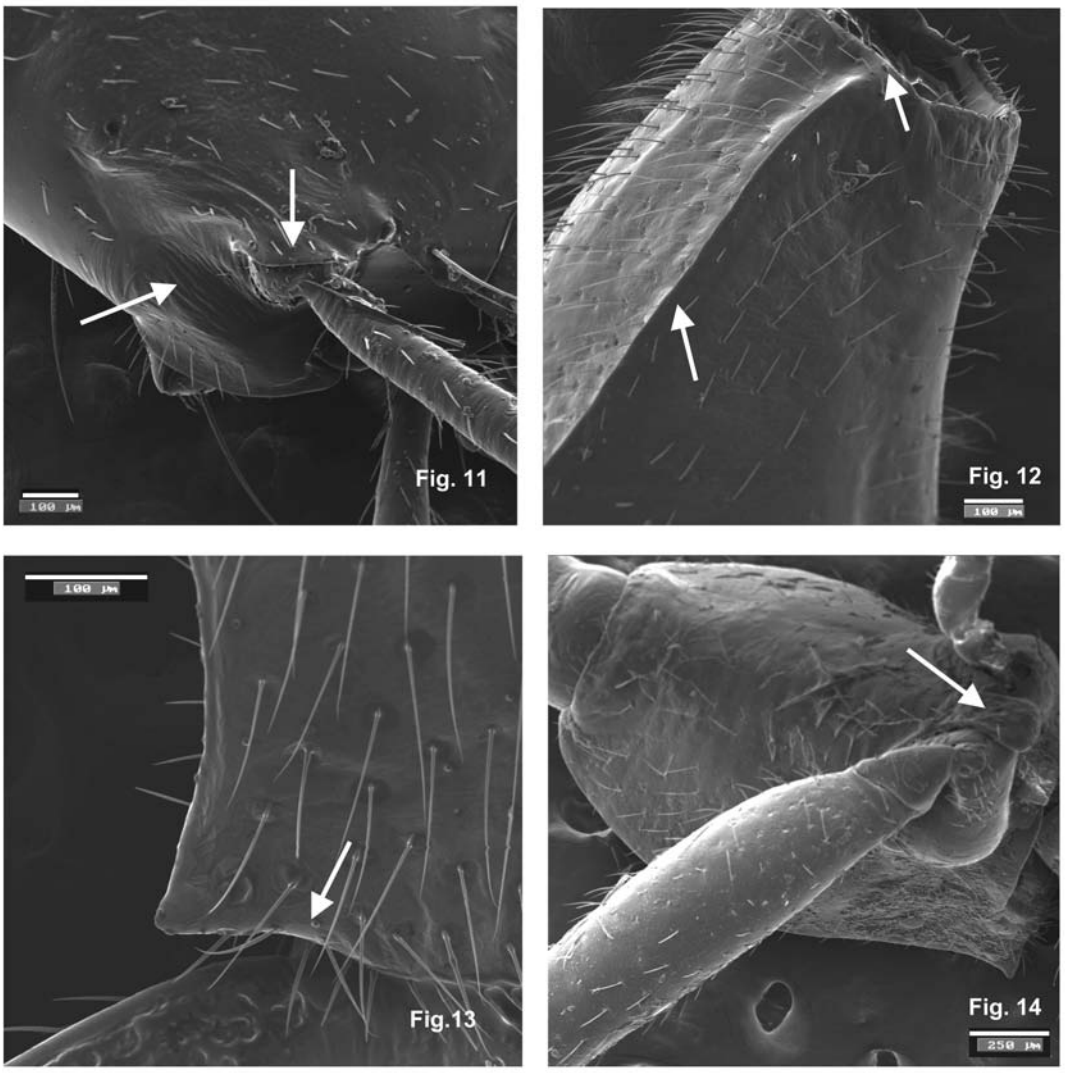


Figures 7-10
Détails de la morphologie d'*Ildobates neboti* Español 1966. – 7, extrémité apicale du palpe labial. – 8, pièces buccales et maxillaires. – 9, apex de la galea. – 10, tête (vue dorsale).

(fig. 11). Derrière chaque soie frontale, on observe une petite dépression punctiforme du tégument (fig. 10) qui fait contraste avec la surface plus ou moins convexe du disque céphalique (fig. 10-11), y compris les joues, la zone oculaire et la tempe.

Pronotum cordiforme, aplani, seulement légèrement convexe dans une bande centrale (disque) ; vers les marges, la surface est très aplanie de façon qu'elle ne présente pas de gouttière latérale bien définie ; le bord latéral est relevé au-dessus de la surface déprimée en formant un profil pointu (fig. 12) qui, comme Español (1966) l'a observé, parcourt toute la longueur, des angles antérieurs jusqu'aux postérieurs, bien que nous observions qu'il s'interrompe brusquement avant d'atteindre le bord antérieur émarginé. Le bord postérieur est aussi émarginé et légèrement décollé à proximité de l'angle postérieur (fig. 13). Soies régulièrement distribuées sur le dos et sur la zone ventrale (proépisternite et prosternum) (fig. 12, 14) ; apophyse prosternale sans rebord, avec un aspect de languette. (fig. 14).

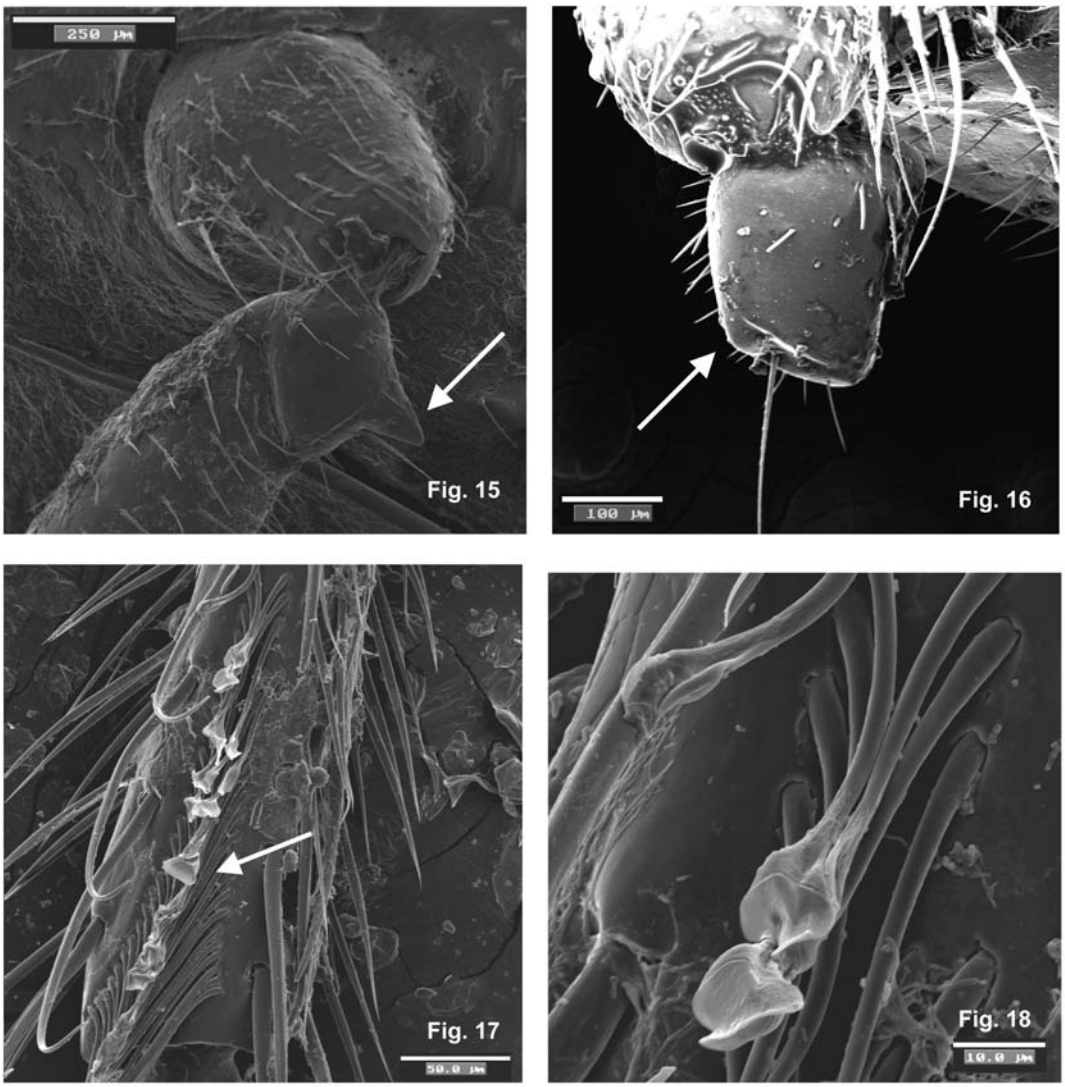
Élytres légèrement plus larges chez les spécimens femelles. Série ombiliquée continue ; comportant plus de pores sétigères que les 12 qui figurent dans la description originale (fig. 1, 23) : entre le 9e et le 10e (*sensu* Español 1966), habituellement, il y en a deux de plus (9' et 9") ; entre le 10e et le 11e, il en existe un autre (10') ; enfin, entre le 11e et le 12e, fréquemment il y a un de plus (11'). Néanmoins, nous avons observé que, d'une façon asymétrique, quelques spécimens peuvent ne pas avoir certains de ces pores. *I. neboti* ne présente pas non plus un seule pore apical (celui-ci au niveau de ce que serait le 3e interstrie), mais qu'il existe un deuxième pore apical (toujours présent chez les



Figures 11-14
Détails de la morphologie d'*Ildobates neboti* Español 1966. – 11, lobule supra-antennaire et dépression infra-antennaire. – 12, pronotum (vue latérale). – 13, angle postérieur du pronotum. – 14, prothorax (vue ventrale).

spécimens étudiés) qui se situe, plus ou moins, à l'apex de ce qui doit être le 5e interstrie (fig. 1, 23).

Pattes. Mâles avec des mésotrochanters épineux (fig. 15) ; les mésotrochanters des femelles au contour arrondi (fig. 16). Surface ventrale des protarses mâles pourvue de deux rangées de phanères adhésifs (fig. 17-18). Chaque phanère est constitué par un pédoncule long, s'élargissant apicalement en formant une surface palmée (fig. 18). L'insertion des phanères est bien séparée entre chaque rangée, bien qu'ils tendent à se rejoindre et se recouvrir partiellement aux extrémités distales. Organe protibial de toilette avec l'échancrure très accusée, celle-ci présente deux soies « clip » (fig. 19). Organe mésotibial de toilette en forme de peigne, au-dessus duquel s'insèrent les soies de la pubescence tibiale (fig. 20). Les métatibias sont porteurs d'une couronne de soies apicales (fig. 21) qui probablement ont la même fonction de toilettage que les soies mésotibiales ; sur la face externe, les soies sont plus robustes ; sur la face interne les soies de l'organe sont plus délicates, à l'exception de deux qui se trouvent un peu hypertrophiées (peut-être soies « clip ») et qui sont près de l'éperon. Le premier tarsomère de chaque patte se trouve légèrement arqué, une caractéristique presque imperceptible aux protarses, mais visible et beaucoup plus évidente aux métatarses. Cette courbure empêche que la surface ventrale de cette partie du tarse repose sur le sol ; dans cette zone les soies ventrales acquièrent un aspect différent du reste du tarse ; elles forment une brosse délicate (fig. 22) qui est mieux définie aux méso- et métatarses. Les métatarses sont d'une longueur inférieure à la somme des quatre suivants.

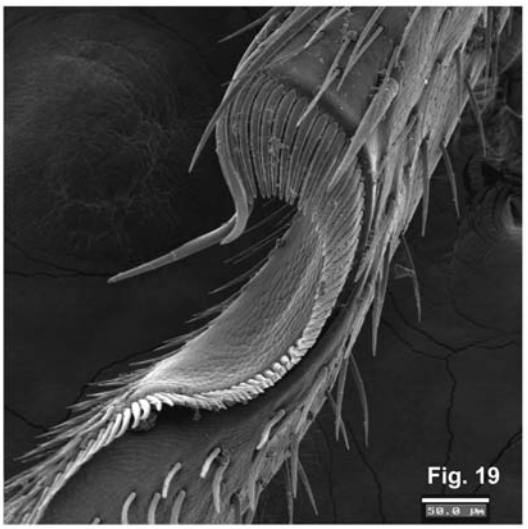


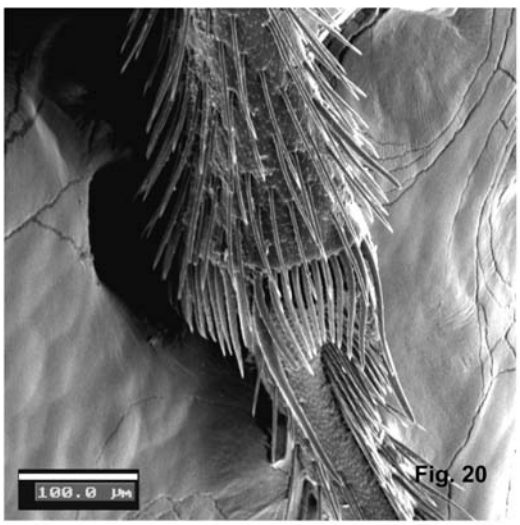
Figures 15-18
Détails de la morphologie d'*Ildobates neboti* Español 1966. – 15, mésotrochanter mâle. – 16, mésotrochanter femelle. – 17, protarse mâle (vue ventrale). – 18, phanères adhésifs.

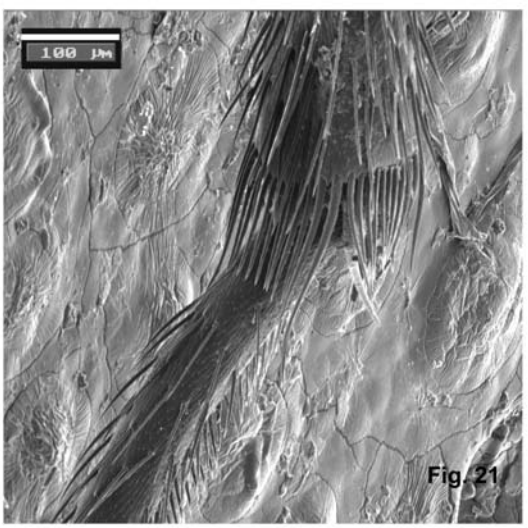
Abdomen du type harpalidien (*sensu* Deuve 1988). Tergite VIII (fig. 31) de la femelle, avec la marge antérieure pourvue de deux apophyses qui flanquent une forte échancrure ; surface densément sétulée dans la moitié postérieure. Ventrite VIII (fig. 32) transverse, plus découpé sur la marge antérieure, très faiblement sclérifié et pourvu de microvillosités. Le dernier ventrite du mâle semblable à celui de la femelle. Il présente des soies longues insérées à proximité de la marge apicale.

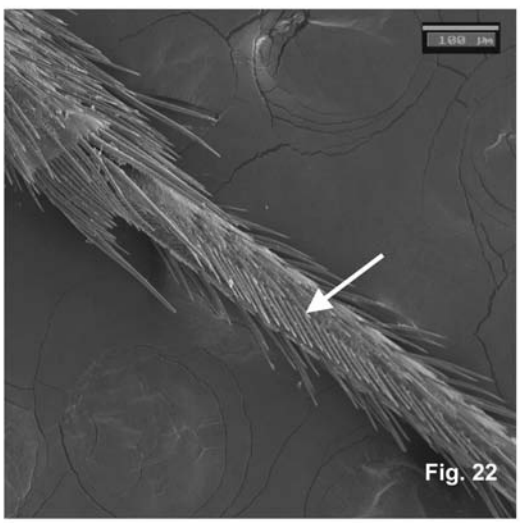
Genitalia mâles. Édéage avec le lobe médian plus simple (fig. 24) ; apex pointu et légèrement infléchi par rapport à la lame basale qui est très légèrement gibbeuse ; section basale très doucement coudée et terminée par un petit aileron sagittal ; orifice basal en position terminale ; majeure partie du sac interne membraneux et exempt de sclérifications complexes ; le sac interne évaginé avec plusieurs plis et des zones lobuliformes, plus ou moins couvertes d´écailles dentiformes minuscules (fig. 26-28) ; paramères asymétriques et achètes, le gauche plus grand et en forme de spatule (fig. 24), le droit plus ou moins virgulé ; anneau du segment génital (fig. 25) piriforme et considérablement plus grand que l'édéage.

Genitalia femelles. Armature génitale (fig. 29) composée, de chaque côté du plan de symétrie, du gonopode IX dimère (gonocoxite et gonosubcoxite) et du latérotergite IX ; gonocoxite IX long, en forme de spatule, plus large vers l'apex qu'à la base ; grandes soies (macrotriches) absentes ; sur la surface dorsale, il y a une demi-douzaine (le nombre peut varier légèrement) de soies qui se répartissent irrégulièrement ; gonosubcoxite IX très simple, en forme de losange et exempt de soies ; latérotergite IX



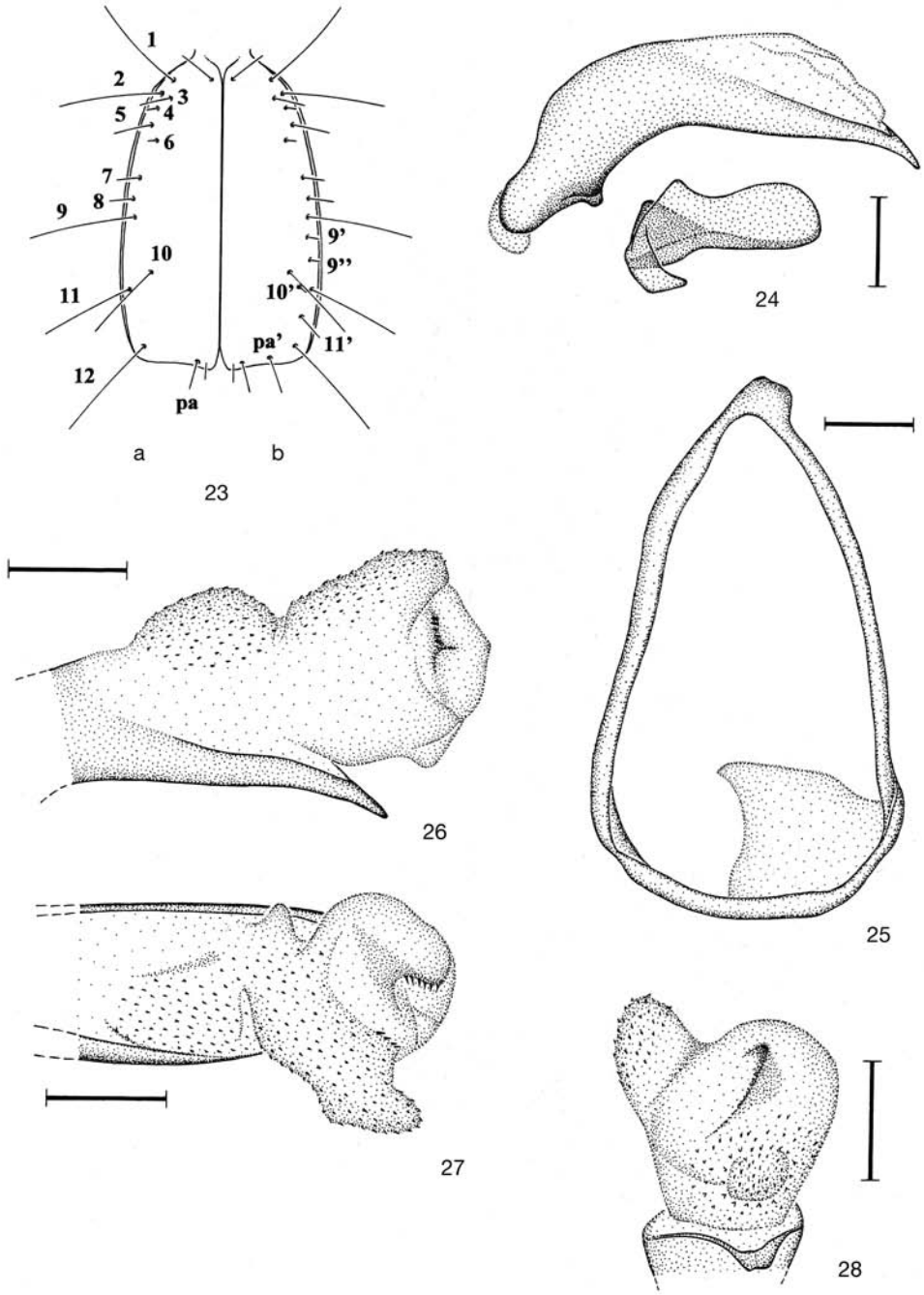






Figures 19-22
Détails de la morphologie d'*Ildobates neboti* Español 1966. – 19, organe protibial de toilette. – 20, organe mésotibial de toilette. – 21, apex du métatibia avec un possible organe de toilette. – 22, premier métatarsomère (vue ventrale).

quadrangulaire, presque membraneux à l'exception de la marge antérieure qui est visiblement sclérifiée ; marge inférieure un peu lobée et à peine sétulée (trois macrotriches très proches entre eux) ; voies génitales (fig. 30) complètement membraneuses ; vagin-bourse grand et volumineux, s'invaginant légèrement dans sa partie antérieure et menant à la section basale de l'oviducte impair ; A côté de celui-ci, dans la bourse même, s'ouvre la spermathèque, qui est courte, digitiforme et courbée en forme de « C », presque aussi large dans la moitié basale (conduit) que dans la moitié distale (section faiblement annelée) ; glande annexe

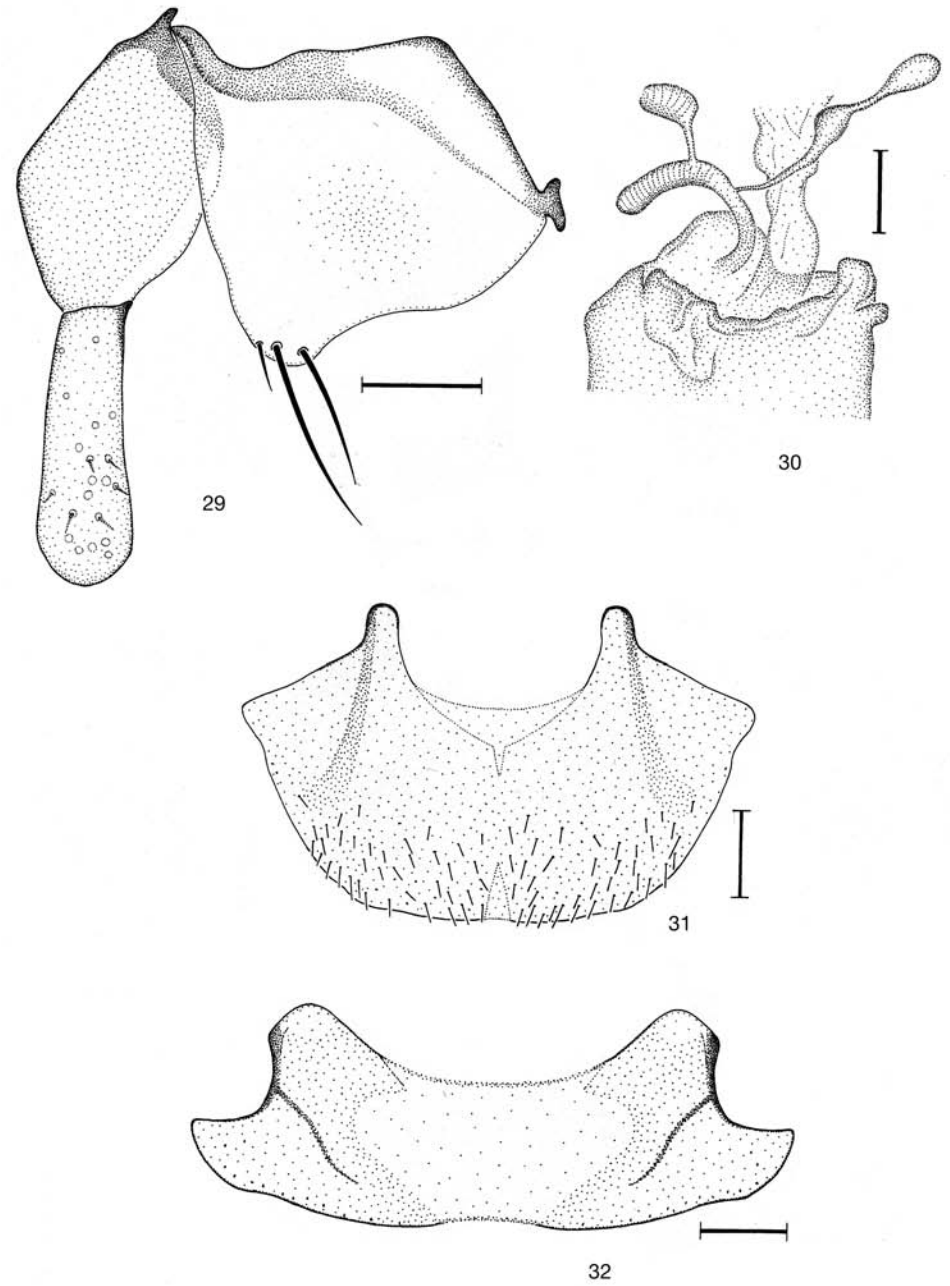


Figures 23-28
23, Disposition des soies de la série ombiliquée et des soies apicales chez *I. neboti* : a) gauche (sétulation d'après Español, 1966) ; b) droite (sétulations observée dans l'étude). – Détails de l'anatomie génitale mâle d'*Ildobates neboti* Español, 1966. – 24, lobe médian et paramère gauche (vue latérale). – 25, anneau génital. – 26, sac interne évaginé (vue latérale). – 27, sac interne évaginé (vue dorsale). – 28, sac interne évaginé (vue antérieure). (Échelle : 0,2 mm).

proportionnellement grande et s'ouvrant dans la moitié antérieure de la section basale de la spermathèque ; devant celle-ci, dans la partie basale de la section antérieure de la spermathèque, s'ouvre une ampoule, moyennant un conduit court ; cette structure particulière a été interprété, chez d'autres espèces, comme une glande accessoire (glande secondaire : Liebherr & Will 1998).

Habitat et biocénose

Malgré les efforts d'échantillonnage faits ces dernières quatre décennies, depuis la découverte de *I. neboti*, de la part de plusieurs groupes d'exploration souterraine dans la région de la « Serra d'Oropesa-Montsià », particulièrement par des membres attachés au *Museu de*



Figures 29-32
Détails de l'anatomie génitale et postabdominale femelle d'*Ildobates neboti* Español 1966. – 29, armure génitale (vue ventrale). – 30, genitalia internes femelles. – 31, tergite VIII (vue dorsale). – 32, ventrite VIII (vue ventrale). (Échelle fig. 29-30 : 0,1 mm ; Échelle fig. 31-32 : 0,2 mm)

Zoología de Barcelona et plus récemment par le *Museu Valencià d'História Natural,* on connaît *I. neboti* seulement dans les trois cavités déjà mentionnées (voir introduction). Néanmoins, il semble indubitable que *I. neboti* doit étendre son domaine de répartition à une grande partie du milieu souterrain profond (MSP) de la zone citée et peut-être, plus précisément, à quelques cavités sombres du milieu souterrain superficiel (MSS), représenté par quelques rochers escarpés sur les versants des ravins ou au fond de ceux-ci. Seulement pendant les périodes du Quaternaire glaciaire, il se peut que le MSS ait eu suffisamment d'étendue pour garantir la distribution de *I. neboti* entre les cavités souterraines de la zone connue.

L'« Avenc d'En Serenge » (Cabanes) est, des trois cavités où se trouve *I. neboti*, celle qui a le plus grand développement, avec 110 mètres de passage et 34 mètres de profondeur. À quelques kilomètres de là se trouve l'« Avenc de l'Indi » (Oropesa), dans les mêmes calcaires du Crétacé inférieur, avec un puits de 45 mètres de profondeur et seulement un passage au fond de 16 mètres. Pour terminer, la « Cova dels Encenalls » (Sant Mateu) ne présente aucune verticale, son passage est étroit et elle commence par deux petites salles de plafond bas qui précèdent la galerie principale humide ; dans l'ensemble, elle atteint 75 mètres de passage linéaire et à peine 10 mètres de profondeur maximale. Dans tous les cas, *I. neboti* habite les zones les plus humides des cavités, où on peut observer quelques imagos sur les parois et sur les stalagmites. La température ambiante, à l'intérieur de la « Cova dels Encenalls » (prise au mois d'Octobre) est de 16,3 ºC dans l'atmosphère et de 14,9 ºC sur le substrat ; pour l'« Avenc d'En Serenge » (prise au mois de mars) 14,6 ºC et 13,7 ºC, respectivement.

Jusqu'à présent, la biocénose invertébrée est connue, en partie, seulement de deux des trois cavités où habite *I. neboti*. Dans l'« Avenc d'En Serenge » plusieurs espèces prédatrices ont été citées (Español 1966, Mahnert 1977, Bellés 1978) : un deuxième Carabique d'habitudes en apparence similaires, bien qu'ayant une distribution connue plus étendue, *Laemostenus (Antisphodrus) levantinus* Bolívar, 1919. Deux autres prédateurs vivent avec eux, l'un du groupe des Pseudoscorpions, *Troglobisium racovitzai* (Ellingsen, 1912), et un Diplura Japygidae d'une espèce non décrite, aux remarquables caractères troglobiomorphes. Après avoir étudié le contenu du tube digestif de *I. neboti*, nous pouvons affirmer que les habitudes prédatrices incluent la mastication et l'ingestion des fragments de ses proies (mécanique de l'alimentation qu'on connaît chez les autres espèces de Carabiques – Forsythe 1982). Au niveau trophique suivant, se distinguent, entre les éléments détrivores, les arthropodes suivants (Bareth & Condé 1981, Gamma 1985, Cruz 1991) : une communauté de Diplura Campodeidae, avec quatre espèces différentes [*Paratachycampa hispanica* Bareth & Condé 1981, *Litocampa vandeli* (Condé 1947), *Campodea pieltaini* Silvestre 1932 ; *Campodea* aff. *egena* Condé 1951], Collembola Entomobryidae [*Pseudosinella barcelonenses* Gisin & Gamma 1969], Coleoptera Staphylinidae [*Atheta* sp., *Sepedophilus* sp.] et Isopoda Porcellionidae [*Porcellio incanus* Budde-Lund, 1885]. Dans les zone plus hautes de la galerie principale, avec la présence de racines, une communauté de Coléoptères cavernicoles d'origine endogée apparaît, entre lesquels se distinguent (Español 1966, Besuchet 1974, Bellés 1978) : un Carabique [*Speleotyphlus auroxi* (Español 1966)], un Psélaphide [*Tychobythinus escolai* Besuchet 1974] et un Curculionide [*Troglorrhynchus torressalai espagnoli* Vives, 1976].

Dans la « Cova dels Encenalls » nous rencontrons parmi les prédateurs (Español 1971, Mahnert 1977, Ribera 1982, 2004, Barranco & Mayoral 2004), un autre Carabique compagnon [*Laemostenus (Antisphodrus) levantinus*], deux Araignées [*Speleoharpactea levantina* Ribera, 1982 y *Leptyphantes lorifer* Simon 1907], une espèce nouvelle de Palpigrade [*Eukonenia* sp.], un Pseudoscorpion [*Acantocreagris relicta* Mahnert 1977] et une espèce indeterminée de Nicoletiinae, très abondante dans les zones plus humides de la cavité. En plus de nombreux détritivores, comme des Collemboles et des Acariens, deux espèces de Diplura Campodeidae ont été citées (Sendra & Escolà 2004) [*Paratachycampa hispanica* Bareth & Condé 1981 et *Campodea maestrazgoensis* Sendra & Escolà 2004]. Entre les éléments d'origine endogée, nous rencontrons deux Carabiques (Español 1971) [*Speleotyphlus jusmeti* (Español 1971) et *Iberanillus vinyasi* Español 1971].

DISCUSSION

Systématique

La position taxonomique d'*Ildobates* a été controversée depuis l'instant même de sa description, comme il est écrit dans l'article d'Español (1966). L'étude minutieuse de plus d'une dizaine de spécimens apporte une série de données qui, avec celles déjà connues (Español 1966), permettent l'inclusion de ce genre dans la tribu des Zuphiini. *Ildobates neboti* présente une mosaïque de caractères qui, à notre avis, s'expliquent en raison de l'histoire évolutive de cette lignée ancienne. D'un côté, cette espèce garde une multitude de caractères compatibles avec les Zuphiini epigés actuels, parmi lesquels il y a un caractère très révélateur lorsqu'on veut établir des liens entre les lignées : la forme et le développement des

Tableau 1 – Caractères d'*Ildobates neboti*.

Caractères…			
… habituels chez Zuphiini	**… non habituels chez Zuphiini**		
1. Corps déprimé 2. Tégument pubescent (y compris les palpes) 3. Antennes totalement pubescentes 4. Coloration testacé pâle (comme chez *Parazuphium*) 5. Mandibules courtes 6. Premier antennomère très long 7. Labium large à la base (deux pores sétifères) 8. Ligule large, plus courte que les paraglosses 9. Pronotum étroit et long 10. Élytres tronqués à la pointe 11. Sans soies discales sur les élytres 12. Série ombiliquée formée par de nombreux pores 13. Tibias épineux 14. Protarses des mâles étroits 15. Deux séries de phanères adhésifs sur les protarses mâles__	**APOMORPHIES**	**Modèle « aphaenopsien »**	1 – Tête piriforme 2 – Allongement des appendices 3 – Anophtalmie 4 – Absence de pores supraoculaires postérieurs 5 – Absence de soies pronotales 6 – Grand développement du repli epipleural 7 – Soies ombiliquées très fines.
		D'autre nature	1 – Apex des élytres sans bordure membraneuse 2 – Mésotrochanters des mâles épineux
	PLESIOMORPHIES		1 – Deux « rhabditos » apicaux sur le 11^{e} antennomère 2 – Échancrure labiale sans dent moyenne 3 – Série ombiliquée continue (comme chez *Dicrodontus*)

genitalia femelles internes ectodermiques (voies génitales). D'ordinaire, l'anatomie (morphologie interne) est plus conservatrice par rapport aux forces puissantes de changement d'un caractère ambiant, qui influent directement sur la sélection des formes, et, par conséquent, sur le modelage des tagmes. Les genitalia femelles d'*Ildobates* présentent une structure qui est très différente de celles des Dryptini actuels. Néanmoins, cette caractéristique laisse la voie libre aux deux autres tribus possibles : Zuphiini et Galeritini.

Le genre *Drypta s. lato* présente une spermathèque simple par rapport à celles des Zuphiini étudiés (*Zuphium* Latreille 1806 ; *Parazuphium* Latreille 1806 ; *Polistichus* Bonelli 1810 et *Dicrodontus* Chaudoir 1872) qui ont un diverticule plus ou moins développé (*ampulla sensu* Machado 1992) ou une glande accessoire secondaire (*sensu* Liebherr & Will 1998) dans la spermathèque. En outre, le 4^{e} tarsomère est bilobé chez les Dryptini, une caractéristique absente chez *Ildobates* et dans la majorité des Zuphiini. Les caractéristiques particulières de l'anatomie génitale femelle d'*Ildobates* ne sont pas exclusives des Zuphiini mais elles sont présentes aussi chez les Galeritini (voir Liebherr & Will 1998). Néanmoins, l'emplacement de cette espèce paléoendémique parmi les Galeritini est peu probable puisque les représentants de cette tribu présentent quelques différences morphologiques importantes. L'une d'elles est la configuration et le développement des protarses du mâle qui, chez *Ildobates*, ne sont pas du tout dilatés et sont symétriques et pourvus de deux files ventrales de phanères adhésifs disposés le long de l'axe longitudinal (fig. 17, 18). Ce schéma tarsal ne concorde pas avec les Galeritini, mais il coïncide avec celui des Zuphiini (voir les clés de Basilewsky 1963) ; Avec un peu plus de précision, nous pourrions l'insérer dans la sous-tribu des Zuphiina *sensu* Mateu (1992), puisque les métatarses sont d'une longueur inférieure à la somme des quatre suivants.

Le dimorphisme sexuel d'*Ildobates* n'est pas très accusé, il ne présente même pas la caractéristique la plus fréquente (mais non universelle) des Carabidae comme la dilatation des protarses mâles. Á cet égard, il faut mentionner une apomorphie intéressante pour cette espèce, probablement contraire à sa vie souterraine : les mésotrochanters épineux chez les mâles (fig. 15). Español (1966) avait déjà remarqué cette particularité mais, dans sa description originale, il ne la figure pas comme une

singularité des mâles. On a déjà observé cette caractéristique chez d'autres Carabidae souterrains, par exemple, sur les méso- ou métatrochanters des mâles de quelques Anillini du genre *Typhlocharis* Dieck 1869 (Ortuño 1988, Zaballos & Farinós 1995, A. Serrano & Aguiar 2002: 192, parmi d'autres).

Les caractères spéciaux des pattes ne sont pas très fréquents chez les Carabidae, toutefois, certains Zuphiini contreviennent à cette tendance. À cet égard, il faut rappeler le genre *Eunostus* Castelnau, 1835 qui présente un dimorphisme sexuel peu commun aux métafémurs (Jeannel 1949), ou les mâles de quelques espèces de *Parazuphium*, dotés d'une épine métatibiale (Machado 1998 : 165). Cette tendance, avec d'autres caractéristiques morphologiques et anatomiques, pourrait signifier qu'*Ildobates* se situe dans les Zuphiini ou, au moins, très proche à eux.

Ildobates procède d'une lignée très ancienne d'origine mésozoïque, peut-être du type laurasique, bien que d'autres auteurs (Bellés 1987, Casale *et al*. 1998) indiquent une probable origine gondwanienne. De toute façon, certains de ses ancêtres se sont installés dans le milieu souterrain de la plaque Ibérique et ont survécu jusqu'à présent dans la zone de la « Serra d'Oropesa-Monstià ». *Ildobates* a acquis le faciès typique « aphaenopsien » qui se retrouve dans les lignées adaptées depuis beaucoup de temps à la vie dans les méso- et macrocavernes (MSP). Ce phénomène implique un changement notable d'apparence, bien qu'il ne soit pas du tout étrange que des caractères néogénétiques et primitifs se trouvent côte à côte, ceux-ci se préservent en réponse à un milieu stable et conservateur du sous-sol. Cette circonstance se manifeste clairement chez *I. neboti* (tableau 1), qui conserve des caractères qui ont dû faire partie du tronc basal des « proto-Zuphiinae » et qui pose problème dans la systématique actuelle des Zuphiini. Ceux-ci sont l'échancrure labiale sans dent moyenne (fig. 5, 6), une série ombiliquée continue (fig. 1) et la présence de « rhabditos » sur le 11e antennomère (fig. 4), celui-ci étant particulièrement typique des Dryptini actuels. Avec ces caractères plésiomorphes, se distinguent d'autres apomorphes, peu habituels chez les Zuphiini, qui s'expliquent à cause du faciès « aphaenopsien » déjà cité (tableau 1). Nous ne devons pas nous étonner de ceux-ci car on connaît déjà d'autres formes hypogées de Zuphiini (Moore 1995), comme *Speozuphium poulteri* Moore 1995 (Australie) et *Speothalpius grayi* Moore 1995 (Australie), qui présentent aussi des changements morphologiques importants qui les écartent, comme *Ildobates*, du « prototype » des Zuphiini.

Certaines caractéristiques morphologiques et le mode de vie indiquent qu'une grande partie des espèces de Zuphiini sont préadaptées pour la vie hypogée et par conséquent, la présence d'*Ildobates*, *Speozuphium* Moore 1955 et *Speothalpius* Moore 1955 dans le milieu souterrain profond (MSP) ne doivent pas nous étonner. La présence de Zuphiini dans les grottes s'étend aux autres formes d'une implantation plus récente dans les méso- et macro-cavernes, ce qui se révèle à cause de l'absence des modifications importantes dirigées vers le faciès « aphaenopsien ». Ces espèces appartiennent à *Parazuphium* Latreille 1806 ou *Coarazuphium* Gnaspini, Vanin & Godoy 1998. La modification la plus importante par rapport aux formes épigées est la réduction oculaire, particulièrement manifeste dans le deuxième des genres cités (Godoy & Vanin 1990 ; Gnaspini *et al*. 1998 ; Álvares & Ferreira 2002). Dans quelques cas, il peut même aboutir à l'anophtalmie comme chez *Parazuphium feloi* Machado 1998 et *Coarazuphium cessaima* Gnaspini, Vanin & Godoy 1998.

Histoire géologique et distribution géographique de l'espèce

Actuellement, on connaît *I. neboti* dans trois cavités au développement moyen situées dans la zone du « Baix Maestrat ». La cavité la plus méridionale où *I. neboti* a été rencontré, est l'« Avenc de l'Indi », dans la « Serra d'Oropesa ». À cinq kilomètres au nord-ouest, dans le « Plà de Cabanes », il se trouve dans l'« Avenc d'En Serenge », où l'espèce a été trouvée et décrite pour la première fois. La localité la plus septentrionale se trouve au nord des Atalaias d'Alcalá, dans la « Cova dels Encenalls » de la municipalité de Sant Mateu. Dans l'ensemble, ces trois localités connues occupent, en partie, une région karstique caractérisée par le relief des petites sierras plates, entre les 300 et 800 mètres d'altitude, et des fosses qui sont parallèles au littoral, du nord de Castellón de la Plana, dans la « Serra d'Oropesa », au sud de l'embouchure du Ebro, dans la « Serra de Montsià » (Tarragona). Avec ce Carabique vivent d'autres Arthropodes d'un grand intérêt, tous qualifiés comme des espèces paléoendémiques lorsqu'ils sont pratiquement exclusifs de cette bande étroite karstique de petites sierras littorales (tableau 2 et fig. 33). Dans l'ensemble, cette zone fait partie de l'extrémité orientale de la Cordillère Ibérique.

La Cordillère Ibérique est une chaîne du type intermédiaire, localisée à l'intérieur de la plaque Ibérique, avec une direction principale NO-SE (Simón 1984, Julivert *et al*. 1974). Dans l'ensemble, elle se caractérise par un socle paléozoïque et une couverture mésozoïque dont la base présente des matériaux triassiques qui montrent un comportement particulier ; la série du Trias inférieur-moyen constitue un élément du socle, tandis que le Trias supérieur constitue le niveau principal de clivage et est responsable de la séparation qui a lieu entre

Tableau 2 – Espèces paléoendémiques et hypogées de la zone Oropesa-Montsià.

Taxon	Classe, Ordre, Famillle	Localités	Observations	References
Paratachycampa hipanica Bareth & Condé 1981	Hexapoda, Diplura, Campodeidae	Cova Boixa (Ulldecoma, Taragona) Avenc d'En Serenge (Cabanes, Castellón) Cova de les Masies d'Abad (Coves de Vinromà, Castellón) Cueva de Cirat (Montan, Castellón) Avenc Plà de Lifrago (Càlig, Castellón) Cova dels Encenalls (Sant Mateu, Castellón) Avenc d'En Soria (Cabanes, Castellón) Cova de les Meravelles (Castellón de la Plana, Castellón) Avenc Murs I (Alcalá de Xivert, Castellón) Cova Ferrera (Eslida, Castellón)	Amphi-atlantique, Relique Laurasienne	Bareth & Condé (1981) Sendra & Escolà (sous presse)
Typhlatya miravetensis Sanz & Platvoet 1995	Crustacé, Décapode, Atyidae	Ullal de Miravet (Cabanes, Castellón)	Genre de distribution disjointe amphi-atlantique/Pacifique oriental/Méditerranéen	Sanz & Platvoet (1995)
Typhlocirolana troglobia De Grave & Herrando-Pérez 2003	Crustacé, Isopode, Cirolanidae	Ullal de Miravet (Cabanes, Castellón)	Groupe de genres *Typhlocirolana* Racovitza de distribution amphi-atlantique.	De Grave & Herrando-Pérez (2003)
Troglobisium racovitzae (Ellingseen 1912)	Arachnides, Pseudoscorpionide Syarinidae	Avenc d'En Serenge (Cabanes, Castellón) Avenc d'En Soria (Cabanes, Castellón) Avenc de Bellver (Oropesa, Castellón) (Include quelques grottes du Massif de Garraf, Barcelona.	Cette famille n'a pas de représentant épigé en Europe, néanmoins, elle a des rapports avec des formes circumtropicales.	Mahnert (1977) Vandel (1964)
Speleoharpactea levantina Ribera 1982	Arachnides, Aranéidés, Dysderidae	Cova Bonica (Tortosa, Tarragona) Cova dels Encenalls (Sant Mateu, Castellón) Cova de les Masies d'Abad (Coves de Vinromà, Castellón) Cova del Castell de Jana (La Jana, Castellón)	Élément isolé strictement cavernicole	Ribera (1982)
Speleotyphlus jusmeti (Español 1971)	Insecte Coléoptère Carabidae	Cova dels Encenalls (Sant Mateu, Castellón) Cova de les Masies d'Abad (Coves de Vinromà, Castellón)	Anillini avec un allongement léger des appendices, peut-être en réponse à sa vie cavernicole	Español (1971, 1977)
Speleotyphlus auroxi (Español 1966)	Insecte Coléoptère Carabidae	Avenc d`En Serengue (Cabanes, Castellón)	Anillini avec un allongement léger des appendices, peut-être en réponse à sa vie cavernicole	Español (1966)
Iberanillus vinyasi Español 1971	Insecte Coléoptère Carabidae	Cova de les Masies d'Abad, Coves de Vinromá, Castellón) Cova dels Encenalls (Sant Mateu, Castellón)	Jusqu'à présent, *Iberanillus* est un genre monotypique.	Español (1971, 1977)

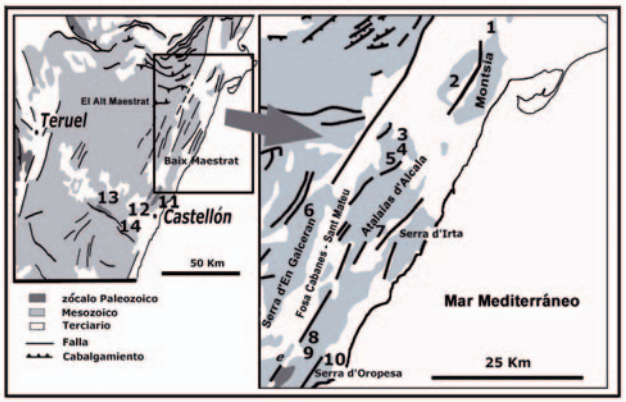


Figure 33
Carte schématique géotectonique de l'extrémité orientale de la Cordillère Ibérique, avec le détail de la zone « Serra d'Oropesa-Montsià », avec la distribution des cavités occupées par des paléoendémismes hypogés (*Ildobates neboti* Español 1966 et les espèces citées dans le Tableau 2). Cavités : 1 – Cova Bonica (Tortosa, Tarragona) ; 2 – Cova Boixa (Ulldecona, Tarragona) ; 3 – Cova del Castell de Jana (La Jana, Castellón) ; 4 – Avenc Plà de Lifrago (Càlig, Castellón) ; 5 – Cova dels Encenalls (Sant Mateu, Castellón) ; 6 – Cova de les Masies d'Abad (Coves de Vinromà, Castellón) ; 7 – Avenc Murs I (Alcalá de Xivert, Castellón) ; 8 – Avenc d'En Serenge y Avenc d'En Soria (Cabanes, Castellón) ; 9 – Ullal de Miravet (Cabanes, Castellón) ; 10 – Avenc de l'Indi (Oropesa, Castellón) ; 11- Avenc de Bellver (Oropesa, Castellón) ; 12 – Cova de les Meravelles (Castellón de la Plana, Castellón) ; 13 – Cueva de Cirat (Montán, Castellón) ; 14. Cova Ferrera (Eslida, Castellón).

la déformation du socle et la couverture. Les matériaux du socle ont été affectés pendant la distension tardi-hercinienne (Stéphanien-Permien) par deux familles principales de failles : quelques-unes suivant la direction de la Cordillère Ibérique et les autres la croisant perpendiculairement (Simón 1984, Garay 2001). Cette structuration tectonique a une grande influence non seulement sur la sédimentation des matériaux mésozoïques mais aussi sur son évolution postérieure.

Les transgressions marines du Mésozoïque ont eu une importance inégale sur le bord oriental de la Cordillère Ibérique, qui a donné lieu aux grandes variations dans la puissance des matériaux de la couverture. Dans la région étendue de « El Maestrat », les épaisseurs maximales des sédiments carbonatés s'observent à l'extrémité orientale, atteignant 6 000 mètres dans la région de Salsedella et Sant Mateu (Guimerà *et al*. 1992). Pendant le Crétacé supérieur la mer se retire, laissant à découvert des surfaces mézozoïques et entamant leur érosion qui se prolongera jusqu'à présent.

Pendant le Miocène et jusqu'à présent (Simón 1984, Garay 2001), le bord oriental de la chaîne Ibérique est affecté par une étape de fracturation étendue (« rifting »), qui a commencé dans l'Oligocène supérieur (Guimerà *et al*. 1992, Fontboté *et al*. 1990). Pendant ces périodes, les systèmes de « Horst » et « Graben » se développent, reconnaissables dans toute l'étude, et qui peuvent s'observer dans le relief des fosses et des sierras plates de peu d'altitude qui caractérisent la structure géologique du « Baix Maestrat » dans la région de la « Serra d'Oropesa-Montsià » (fig. 33). De sorte que dans la zone de l'étude, la couverture mésozoïque constituée par des paquets puissants de calcaires du Crétacé inférieur, particulièrement du Gargasien, sera affectée par la distension tectonique. Les failles, quelques-unes d'une grande amplitude, délimitent les aquifères karstiques, et par conséquence, le milieu souterrain où habite la faune. Ainsi, Navarro *et al*. (1989) distinguent, dans le Système hydrogéologique complexe et mal connu de « Javalambre-Maestrat », deux zones dénommées « El Alt Maestrat » et « Baix Maestrat », qui sont limitées par la fosse « Cabanes-Sant Mateu ».

Les processus de karstification pendant le Miocène-Pliocène ont produit un grand nombre des cavités qui se trouvent au-dessus du niveau piezométrique actuel. Elles ont servi et servent de refuge pour la faune souterraine paléoendémique terrestre, comme c'est le cas de *I. neboti* présent dans ces sierras côtières de Castellon.

Cette sédimentation et ces processus tectoniques, qui ont lieu dans la zone de l'étude, offrent quelques pistes pour expliquer l'origine et les limites de la distribution de *I. neboti* et d'autres espèces cavernicoles associées. Tout semble indiquer, vu l'ancienneté des différentes lignées paléoendémiques reconnues pour les espèces actuelles (voir tableau 2), que un grand nombre d'entre elles et d'autres espèces cavernicoles associées ont dû s'installer dans la plaque Ibérique à une époque antérieure, au moins depuis le fin du Mésozoïque. À partir du Crétacé supérieur, une grande étendue de « El Maestrat » apparaît émergée et elles auraient pu coloniser l'extrémité de la Cordillère Ibérique. De cette façon, les prédécesseurs des espèces paléoendémiques auraient pu occuper les sols forestiers de la Cordillère Ibérique pendant la plus grande partie du Tertiaire. L'étape de la distension néogène, avec la formation des horsts et fosses, et la compartimentation résultante des aquifères, aurait pu générer une discontinuité du milieu souterrain et provoquer l'isolement et la spéciation vicariante dans les différents groupes. À cet isolement a dû contribuer, sans doute, l'absence d'un milieu souterrain avec une continuité suffisante dans les régions à l'intérieur de la Cordillère Ibérique, à cause des variations notables de l'épaisseur des matériaux karstifiables prédisposés à présenter des cavités, comme cela se passe dans une grande partie de l'« El Alt Maestrat ». À cet égard, Obarti & Garay (1978) signalent pour la région de « El Alt Maestrat » des difficultés évidentes pour le développement de phénomènes karstiques à cause des discontinuités verticales dans les calcaires et de leur nature en général détritique et riche en terre.

Une autre caractéristique distinctive de la composition faunistique de la région de la « Serra d'Oropesa-Montsià » est l'absence, presque totale, d'autres lignées de cavernicoles apparemment d'une arrivée plus récente, comme c'est le cas de la série phylétique d'*Anillochlamys* (Coleoptera Leiodidae) ou de la lignée Plusiocampoïde (Diplura Campodeidae) (Sendra 2003). Dans le cas de la série *Anillochlamys*, les espèces sont bien répandues du « cap de Creus » (Girona) au « cap de la Nao » (Alicante), atteignant et entourant la zone de l'étude dans les deux cavités de la « Serra de Montsià » (Tarragona) et deux autres de la « Serra d'En Galcerán » (Castellò) (Salgado & Fresneda 2003).

Pour conclure, il faut souligner la grande importance d'*Ildobates* et d'autres espèces paléoendémiques souterraines de la « Serra d'Oropesa-Monstià » (tableau 2), non seulement à cause de leur passé lointain mais aussi à cause du contexte particulier géologique dans lequel ils se sont développés. De telle sorte que nous pouvons considérer cette région comme une province biogéographique indépendante du reste de la péninsule Ibérique, d'un grand intérêt pour connaître l'origine de la faune invertébrée de la Laurasie, depuis l'ère Mésozoïque.

Remerciement – Nous voulons exprimer nos remerciements les plus sincères au Service de Microscope Electronique de l'Université de Valence, particulièrement à Tomás Montán et Enrique Navarro, pour leur aide et leurs instructions dans le maniement du microscope électronique et l'obtention des photographies. À Agustín Moreno, de la Fondation Ecole Municipale de Jardinage de la Municipalité de Valence, pour son aide dans les différentes campagnes de terrain, et également à Miguel Angel Ibáñez, Juanjo Herrero-Borgoñón et Saturnino Martínez. Á Policarp Garay, ami et compagnon hydrogéologue, nous exprimons nos remerciements pour ses suggestions et conseils dans les considérations géologiques du travail.

Ce travail a été financé par le ministère espagnol de la Recherche scientifique dans le cadre du programme « Ramón y Cajal » et par le Conseil du Territoire et du Logement de la Generalitat Valenciana dans le projet « L'élaboration d'un échantillonage systématique de la faune invertébrée de 30 cavités naturelles choisies dans le projet Life, Plan de Conservation des chiroptères dans la Comunidad Valenciana ».

REFERENCES

Álvares E.S.S., Ferreira R.L. 2002 – *Coarazuphium pains*, a new species of troglobitic beetle from Brazil (Coleoptera : Carabidae : Zuphiini). – *Lundiana*, **3** (1) : 41-43.

Baehr M. 2003 – Carabidae : Harpalinae : Zuphiini. *In* : I. Löbl & A. Smetana (eds.), *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 1*. p. 573-574. Stenstrup : Apollo Books.

Ball G.E. 1985 – Reconstructed phylogeny and geographical history of genera of the Galeritini (Coleoptera : Carabidae). *In* : G.E.Ball (ed.), *Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of Beetles and Ants*. p. 276-321. Dordrecht : Dr.W. Junk Publishers.

Bareth C., Condé B. 1981 – Nouveaux Campodéidés de grottes d'Espagne. – *Revue suisse de Zoologie*, **88** (3) : 775-786.

Barranco P., Mayoral J.G. 2004. Palpigrados de la Península Ibérica y Baleares (Arácnida, Palpigradi, Microthelyphonida). *In* : *XI Congresso Ibérico de Entomología*, ISBN 972-98945-1-5, p. 39. Funchal-Madeira : Universidade da Madeira.

Basilewsky P. 1963 – Revision des Galeritininae d'Afrique et de Madagascar (Coleoptera Carabidae). – *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren. Serie 8, Sciences Zoologiques*, **120** : 1-94.

Bellés X. 1978 – Los *Troglorrhynchus* hipógeos de la Península Ibérica (Col. Curculionidae). – *Miscelánea Zoológica,* **4** (2) : 131-136.

Bellés X. 1987 – *Fauna cavernícola i intersticial de la Península Ibèrica i les Illes Balears.* Madrid-Palma de Mallorca : CSIC-Ed. Moll, 207 p.

Besuchet C. 1974 – Les Psélaphides cavernicoles de l'Espagne. – *Miscelánea Zoológica*, **3** (4) : 41-69.

Casale A., Vigna-Taglianti A., Juberthie Ch. 1998 – Coleoptera Carabidae. *In* : Juberthie C. & Decu V. (eds.), *Encyclopaedia Biospéologica.* Vol. 2. p. 1047-1081. *Moulis-Bucarest : Société de Biospéologie.*

Cruz A. 1991 – Isópodos terrestres de la colección del Museu de Zoología de Barcelona (Crustacea, Oniscoidea). *Miscellània Zoològica*, **15** : 81-102.

De Grave S., Herrando-Pérez S. 2003 – A new species of *Typhlocirolana* (Isopoda, Cirolanidae) from the Ullal de la Rambla de Miravet, Spain. – *Zootaxa*, **393** : 1-11.

Deuve Th. 1988 – Etude phylogénétique des Coléoptères Adephaga : redefinition de la famille des Harpalidae, *sensu novo*, et position systématique des Pseudomorphinae et Brachinidae. – *Bulletin de la Société entomologique de France*, **92** : 161-182.

Español F. 1966 – Interesantes descubrimientos bioespeleológicos 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. Trechinae). – *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. 1979 – Nuevas localizaciones de carábidos cavernícolas ibéricos (Col. Adephaga). – *Graellsia*, **33** : 107-112.

Fontboté J.-M., Guimerà J., Roca E., Sàbat F., Santanach P., Fernández-Ortigosa F. 1990 – The Cenozoic geodynamicevolution of the Valencia trough (Western Mediterranean). – *Revista de la Sociedad Geológica*, **3** (3-4) : 249-259.

Forsythe T.G. 1982 – Feeding mechanisms of certain ground beetles (Coleoptera : Carabidae). – *The Coleopterists Bulletin*, **36** (1) : 26-73.

Gamma M. 1985 – Collemboles cavernicoles de l'Espagne. II. (Insecta, Apterygota). – *Miscelánea Zoológica*, **9** : 209-214.

Garay P. 2001 – *El dominio triásico Espadán-Calderona. Contribución a su conocimiento geológico e hidrogeológico.* Col. lecció Tesis Doctorals en Microfitxes. Universitat de València. 692 p.

Gnaspini P., Vanin S.A., Godoy N.M. 1998 – A new genus of troglobitic carabid beetle from Brazil (Coleoptera, Carabidae, Zuphiini). – *Papéis Avulsos de Zoologia,* S. Paulo, **40** (19) : 297-309.

Godoy N.M., Vanin S.A. 1990 – *Parazuphium tessai*, sp.n., a new cavernicolous beetle from Bahia, Brazil (Coleoptera, Carabidae, Zuphiini). – *Revista Brasileira de Entomologia*, **34** (4) : 795-799.

Guimerà J., Anadón P., Cabrera L., Estévez A., Fontboté J. M., Fornós J.-J., Martí J., Mató E., Muñoz J.A., Pomar L., Puedo J.-J., Puigdefàbregas C., Ramos E., Riba O., Roca E., Rodríguez-Perea A., Sàbat F., Sáez A., Santanach P., Saula E., Soria J., Taberner C., Vergés J. 1992 – *Història Natural dels Països Catalans. Geologia II.* Enciclopedia Catalana. 548 p.

JEANNE C. 1972 – Carabiques de la Péninsule Ibérique (14e note). – *Bulletin de la Société linnéenne de Bordeaux*, **2** (5) : 99-116.

JEANNE C., ZABALLOS J.P. 1986 – Catalogue des Coléoptères Carabiques de la Péninsule Ibérique. – *Supplément au Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux,* 200 p.

JEANNEL R. 1941 – *Coléoptères Carabiques (1e partie). Faune de France,* **39 :** 1-571. Paris : Lechevalier.

JEANNEL R. 1949 – *Coléoptères Carabiques de la Région Malgache (troisième partie). Faune de l'Empire Français,* **11** : 767-1146.

JULIVERT M., FONTBOTÉ J.-M., RIBEIRO A., NABAIS CONDE L.E. 1974 – *Mapa tectónico de la Península Ibérica y Baleares. Escala 1:1.000.000, Memoria explicativa.* Instituto Geológico y Minero de España. 113 p.

LIEBHERR J.K., WILL K.W. 1998 – Inferring phylogenetic relationships within Carabidae (Insecta, Coleoptera) from characters of the female reproductive tract. – *In* : *Phylogeny and Classification of Caraboidea. XX I.C.E. (1996, Firenze, Italy)*, Museo regionale di Scienze naturali. Torino, p. 107-170.

MACHADO A. 1992 – *Monografía de los carábidos de las islas Canarias (Insecta, Coleoptera)*. La Laguna : Instituto de Estudios Canarios, 734 p.

MACHADO A. 1998 – Un nuevo *Parazuphium* Jeannel anoftalmo de La Palma, islas Canarias (Coleoptera, Carabidae). – *Vieraea*, **26** (1997) : 163-167.

MAHNERT V. 1977 – Spanische Höhlenpseudoskorpione. – *Miscelánea Zoológica*, **4** (1) : 61-104.

MATEU J. 1992 – Du nouveau sur les subtribes de Zuphiini et description d'une nouveau genre et d'une nouvelle espèce de cette tribu. (Coleoptera, Carabidae, Zuphiini). – *Entomologica brasiliensia*, **15** : 195-204.

MOORE B.P. 1995 – Two remarkable new genera and species of troglobitic Carabidae (Coleoptera) from Nullarbor Caves. – *Journal of the Australian Entomological Society*, **34** : 159-161.

NAVARRO A., FERNÁNDEZ A., DOBLAS J.G. 1989 – *Las Aguas Subterráneas en España. Estudio de Síntesis.* Madrid : Instituto Tecnológico Geominero de España, 591 p.

OBARTI J., GARAY P. 1978 – Catastro preliminar del Alto Maestrazgo (Castellón-Teruel). – *Lapiaz*, **2**: 27-30.

ORTUÑO V.M. 1988 – Descripción de un nuevo *Typhlocharis* de la provincia de Ciudad Real, España (Coleoptera, Trechidae). – *Elytron*, **2** : 89-95.

RIBERA C. 1982 – *Speleoharpactea levantina* n. gen. n. sp. (Araneae, Dysderidae) nuevo género cavernícola del Levante Español. – *Publicaciones del Departamento de Zoología. Barcelona*, **7**: 51-58.

RIBERA C. 2004 – *Dysdera valentina* (Araneae, Dysderidae), una nueva especie de la provincia de Valencia, con algunas adiciones a la fauna cavernícola ibérica. – *Revista Ibérica de Aracnología,* **9** : 211-215.

SALGADO J.-M., FRESNEDA J. 2003 – Revision of the section *Anillochlamys* Jeannel, 1909 (Coleoptera : Leiodidae : Cholevinae : Leptodirini). – *Annales de la Sociéte entomologique de France*, **39** (4) : 361-384.

SANZ S., PLATVOET D. 1995 – New perspectivas on the evolution of the genus *Typhlatya* (Crustcea, Decapada) : first record of a cavernicolous atyid in the Iberian Peninsula, *Typhlatya miravetensis* n. sp. – *Contributions to Zoology*, **65** (2) : 79-99.

SENDRA A. 2003 – Distribución y colonización de los Campodeidos cavernícolas en la Península Ibérica e Islas Baleares. – *Boletín de la Sociedad Española de Espeleología y Ciencias del Karst*, **4**: 12-20.

SENDRA A., ESCOLÀ O. (en prensa) – Campodéidés Cavernicoles du Nord-Est de la Péninsule Ibérique (Diplura : Campodeidae). – *Revue suisse de Zoologie*.

SERRANO A.R.M., AGUIAR C.A.S. 2002 – The genus *Typhlocharis* Dieck, 1869 (Coleoptera : Carabidae) in Portugal : description of two new species and faunistic notes. – *Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia*, **198** (VII-16) : 181-200.

SERRANO J. 2003 – *Catálogo de los Carabidae (Coleoptera) de la Península Ibérica*. – *Monografías S.E.A. -9, Zaragoza : Sociedad Entomológica Aragonesa*, 130 p.

SIMÓN J.L. 1984 – *Compresión y distensión alpinas en la Cadena Ibérica oriental.* Teruel : Instituto de Estudios Turolenses, 269 p.

VANDEL A. 1964 – *Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles.* Paris : Gauthier-Villars, 619 p.

ZABALLOS J.P., FARINÓS G.P. 1995 – Systematics of the genus *Typhlocharis* Dieck : the *T. gomezi* species group (Coleoptera : Caraboidea : Trechidae). – *The Coleopterists Bulletin*, **49** (1) : 89-95.

ZABALLOS J.P., JEANNE C. 1994 – *Nuevo catálogo de los carábidos (Coleoptera) de la Península Ibérica*. Monografías S.E.A. -1, Zaragoza : Sociedad Entomológica Aragonesa, 159 p.