

Distribución y colonización de los Campodeidos cavernícolas en la Península Ibérica e Islas Baleares

ALBERTO SENDRA

Museu Valencià d'Història Natural (Fundación Entomológica Torres Sala)
Paseo de la Pechina 15. 46008 VALENCIA (Spain).

RESUM

Distribució i colonització dels Campodèids cavernícoles en la Península Ibèrica i Illes Balears

Des de la descripció del primer campodèid cavernícol de la Península Ibèrica i Illes Balears ha transcorregut més de mig segle. A hores d'ara es coneixen 35 formes diferents procedents de la major part de les principals regions càrstiques. Gràcies a això, podem començar a delimitar les províncies biogeogràfiques més riques i diverses: cornisa Cantàbrica (9 formes diferents), nord-est peninsular (15), i serralades Bètiques (10). Alhora, poden proposar-se algunes hipòtesis sobre la cronologia de la colonització d'aquestes regions i les línies més probables de dispersió, almenys per a les vies monofilètiques millor definides: tachicampoide, podocampoide, plusiocampoide II, plusiocampoide I i campoide II.

Paraules clau: Corologia, Paleobiogeografia, Diplura Campodeidae, cavernícol, Península Ibèrica, Illes Balears.

RESUMEN

Distribución y colonización de los Campodeidos cavernícolas en la Península Ibérica e Islas Baleares

Más de medio siglo ha pasado desde la descripción del primer campodeido cavernícol de la Península Ibérica e Islas Baleares. En la actualidad se conocen 35 formas distintas de prácticamente la mayor parte de las principales regiones kársticas. Gracias a ello, podemos empezar a delimitar las más ricas y diversas provincias biogeográficas: Cornisa Cantábrica (9 formas distintas), Noreste peninsular (15) y Cordilleras Béticas (10). Al mismo tiempo, se pueden proponer algunas hipótesis sobre la cronología de la colonización de estas regiones y sus vías más probables de dispersión, al menos para las líneas monofiléticas mejor definidas: Tachycampoide, Podocampoide, Plusiocampoide II, Plusiocampoide I y Campoide II.

Palabras clave: corología, paleobiogeografía, Diplura Campodeidae, cavernícol, Península Ibérica, Islas Baleares.

ABSTRACT

DISTRIBUTION AND COLONIZATION OF THE CAVE-DWELLING CAMPODEIDS ON THE IBERIAN PENINSULA AND BALEAR ISLES.

OVER HALF A CENTURY HAS PAST SINCE THE DESCRIPTION OF THE FIRST CAVE-DWELLING CAMPODEID OF THE IBERIAN PENINSULA AND BALEAR ISLES. CURRENTLY 35 DIFFERENT FORMS ARE KNOWN OF PRACTICALLY THE MAJORITY OF THE PRINCIPLE KARSTIC REGIONS. THANKS TO THIS, WE CAN COMMENCE TO DELIMIT THE MOST DIVERSE AND RICHEST BIO-GEOGRAPHIC PROVINCES: CANTABRIAN CORNICE (9 DIFFERENT FORMS), NORTHEASTERN PENINSULA (15), BETIC MOUNTAIN RANGES (10). SIMULTANEOUSLY, WE CAN PROPOSE HYPOTHESIS SURROUNDING THE CHRONOLOGY OF THE COLONIZATION OF THESE REGIONS AND THEIR PROBABLE ROUTES OF DISPERSION, AT LEAST FOR MONOPHELETIC GENUS BETTER DEFINED: TACHYCAMPOÏDE, PODOCAMPOÏDE, PLUSIOCAMPOÏDE (I, II) AND CAMPOÏDE (I, II).

KEY WORDS: COROLOGY, PALEOBIOGEOGRAPHY, DIPLURA, CAMPODEIDAE, CAVE-DWELLING, IBERIAN PENINSULA, BALEARIS ISLANDS.

En las primeras décadas del siglo XX, la Bioespeleología estaba de moda, la vida en las cavernas representaba todo un mundo por descubrir, y tanto entomólogos españoles como otros venidos de Europa (C. Bolívar, F. Bonet, M. M. de la Escalera, H. Breuil, R. Jeannel, E.G. Racovitza) dirigían sus investigaciones hacia la fauna que habita las cuevas y simas de las regiones kársticas peninsulares e insulares. Una colección, al parecer extensa, de dipluros campodeidos cavernícolas españoles (Figuras 1 y 2) fue recogida, etiquetada y enviada para su estudio al entonces eminente entomólogo italiano Filippo Silvestri. Este autor anunció su publicación en 1932, en la introducción de su trabajo sobre campodeidos endógeos de España (SILVESTRI, 1932:115), pero por desgracia nunca salió a la luz y el material pudo extrañarse. Por este motivo, no es hasta la década de los 50 cuando el Dr. Bruno Condé (1950, 1951, 1955, 1956) empieza por describir nuevas especies cavernícolas (*Litocampa espanoli* Condé, 1950; *Campodea egea* Condé, 1951; *Campodea majorica* Condé, 1955; *Podocampa simonini* Condé, 1956) endémicas de nuestro medio subterráneo. En esta ocasión, el esfuerzo de muestreo se lo debemos al equipo del bioespeleólogos del Museo de Zoología de Barcelona, al frente del cual se encontraba el eminente entomólogo Francesc Español i Coll, fallecido hace pocos años (1999). Sin embargo, su labor ya no se pararía, gracias al esfuerzo de bioespeleólogos y zoólogos más jóvenes, como P. Barranco, X. Bellés, O. Escolà, A. Lagar, V. Ortuño, F. Ruiz-Avilés, J.M. Salgado, A. Tinaut, C. Prieto, P. Zaldivar, J. A. Zaragoza, por citar algunos. Su encomiable esfuerzo ha servido para dar a conocer buena parte de la fauna cavernícola ibero-balear. Esta labor de muestreo se ha plasmado en diversos trabajos de sistemática sobre nuestra fauna (BARETH & CONDÉ,



Figura 1.

Paratachycampa hispanica Bareth & Condé, 1981, de la Cova de les Meravelles de Castellón.

Los campodeidos constituyen una familia de insectos o hexápodos apterigotos dentro del orden de los dipluros. Se caracterizan por su cutícula fina y despigmentada, ausencia completa de ojos y cercos blandos y plurisegmentados. En la actualidad se conocen 867 especies de dipluros, de los que 432 son campodeidos.

Figure 1.

Paratachycampa hispanica Bareth & Condé, 1981, Cova de les Meravelles of Castellón. The campodeids constitute an insect family of apterygota hexapods found in the order of the diplurans. They are characterized for their thin and depigmentated cuticles, eyeless and soft, many-segmented cerci. Nowadays 867 species of diplurans are known, 423 of these are campodeids.



Figura 2.

Campodea majorica Condé, 1955, de la Cova de les Ratetes (Corbera, Valencia).

Los campodeidos habitan tanto el medio subterráneo (superficial y profundo) como el edáfico y todos ellos son conocidos en todos los continentes y regiones biogeográficas de la Tierra.

Figure 2.

Campodea majorica Condé, 1955, Cova de les Ratetes (Corbera, Valencia). The campodeids inhabit subterranean means as well as (surface and deep below) the edafic and they all are known in all continents and bio-geographic regions of the earth.

1981; SENDRA & CONDÉ, 1986; SENDRA & CONDÉ, 1988; CONDÉ, 1982; BARETH 1989; SENDRA & CONDÉ, 1987a; 1987b; BARETH & CONDÉ, 1996; SENDRA, 2001) y nuevas especies han pasado a unirse a las ya conocidas (*Paratachycampa hispanica* Bareth & Condé, 1981; *Paratachycampa peynoensis* Bareth & Condé, 1981; *Oncinocampa falcifer* Condé, 1982; *Plusiocampa lucenti* Sendra & Condé, 1986; *Campodea grallesiensis* Condé & Sendra, 1987; *Plusiocampa lagari* Sendra & Condé, 1987; *Oncinocampa asoensis* Condé & Sendra, 1988; *Oncinocampa genuitei* Bareth, 1989; *Plusiocampa alhamae* Condé & Sendra, 1989; *Plusiocampa bonneti deharvengi* Bareth & Condé, 1996, *Plusiocampa gadorensis* Sendra, 2001). Gracias a todo ello, se está empezando a conocer la diversidad y riqueza de la fauna de campodeidos cavernícolas de nuestro medio subterráneo.

Figura 3.

Distribución de los campodeidos cavernícolas de la Cornisa Cantábrica.

Figure 3.

Distribution of Cantabrian Cornisa cave-dwelling campodeids.

No obstante, tras esta labor zoológica realizada durante más de medio siglo, aún quedan muchas regiones kársticas por explorar (sierras navarras de Urbasa, Larra o Leire, sierras andaluzas de Líbar o de las Nieves, relieves montañosos de Murcia, ...) y, muy especialmente, el medio subterráneo superficial sigue siendo todavía un completo desconocido. Para colmo, seguimos sin saber absolutamente nada de la fauna de campodeidos de las cavidades lávicas de las Islas Canarias. Todo ello, no ha impedido, con algo de atrevimiento por nuestra parte, proponer algunas hipótesis (refutables) sobre la historia de la colonización y rutas de migración seguidas por los campodeidos que actualmente pueblan el medio subterráneo de la Península Ibérica e Islas Baleares.

Tres provincias biogeográficas

Si examinamos la composición faunística de los campodeidos cavernícolas hasta ahora conocida, a la que hemos añadido nuevos datos inéditos de distribución y nuevas especies aún por publicar, podemos inferir la existencia de, al menos, tres provincias biogeográficas que dibujan, como cabría esperar de un grupo de insectos rico y ampliamente disperso, los afloramientos kársticos ibero-baleáricos. Para este ejercicio de clasificación en regiones kársticas hemos recurrido al trabajo de AYALA et al. (1986) de la "Memoria del Mapa del Karst de España", que nos ha servido, al mismo tiempo, para elaborar un mapa informatizado utilizando un programa de cartografía de la Península Ibérica (*ArcView GIS 3.2.*)

Estas tres provincias biogeográficas quedarían establecidas como sigue: **Cornisa Cantábrica,**

Noreste Peninsular, y Cordilleras Béticas.

Cornisa Cantábrica (Figura 3). Se caracteriza por la presencia de seis especies de los géneros *Podocampa* y *Litocampa* (de ellas tres sin publicar), en las que las macroquetas mediales anteriores urotergales están ausentes, y tres especies del extraordinario género *Oncinocampa*.

La parte occidental de esta provincia biogeográfica alcanza los escasos afloramientos kársticos del Macizo Galaico y Montes de León, dentro del dominio del zócalo hercínico, prolongándose, hacia el este, a lo largo de los relieves asturianos de la Cordillera Cantábrica, hasta los Picos



de Europa (sector Asturiano). La mitad oriental de la Cordillera Cantábrica, incluido los Montes Vascos hasta los Pirineos occidentales, tienen un origen más reciente (30 m.a.), durante el Oligoceno (sector Cántabro-Vasco).

Esta separación geológica de la cornisa Cantábrica en dos sectores parece tener influencia en la composición faunística. El sector Asturiano alberga dos nuevas formas del género *Podocampa* (aún sin publicar). Por el momento se conocen varias cavidades del Macizo Galaico (Sierra de Caurel) y Montes de León donde encontramos varias formas cuya diferenciación taxonómica está pendiente de aclarar. Encontramos nuevamente estas formas de *Podocampa* en numerosas cavidades de la Cuenca Central Asturiana o de la Sierra de Cuera. En las cavidades de Picos de Europa desaparece *Podocampa* para ser sustituido por el género *Litocampa* (*L. espanoli*) que extiende su área de distribución a lo largo del sector Cántabro-Vasco, llegando hacia el sur a alcanzar el medio subterráneo del karst burgales, v.g. Cueva de Ojo Guareña (Burgos).

El género *Podocampa* (*P. simonini*) vuelve a reaparecer en diversas cavidades de la Sierra Aralar, ya en la frontera de los dominios geológicos de los Pirineos occidentales. También encontramos en las estribaciones septentriona-

les del Sistema Ibérico nuevas formas del género *Podocampa* semejantes a las conocidas del sector Asturiano, lo que pone de manifiesto la complejidad taxonómica de este grupo.

Lo más sorprendente en la Cornisa Cantábrica es la presencia, en unas pocas cavidades de la franja central de la Cordillera Cantábrica, de tres especies del género *Oncinocampa*: *O. falci-fer* y *O. genuitei* (ambas de los Picos de Europa) y *O. asonensis* (de la región de Asón) que por su distribución y asilamiento filogenético deben ser consideradas como verdaderos “fósiles vivientes”, en el sentido sugerido por VANDEL (1964), especies en las que la evolución se ha interrumpido o ralentizado y que conservan caracteres de sus lejanos ancestros.

Noreste Peninsular (Figura 4). Representa la provincia biogeográfica más diversa y, al mismo tiempo, mejor conocida. Se caracteriza por la presencia de tres especies de *Litocampa* y una de *Podocampa*, todas con macroquetas mediales anteriores urotergales, cuatro formas de *Plusiocampa* sin macroquetas mediales posteriores en los tergos torácicos, cuatro formas distintas del subgénero *Campodea* s.str. y dos especies del género *Paratachycampa*.

Varios relieves kársticos confluyen en esta vasta provincia, de una parte los Pirineos y de otra los macizos costeros catalanes, Catalánides, prolongados hacia el sur por la continuación suroriental del Sistema Ibérico. Su origen es bien distinto. El macizo catalano-provenzal está presente desde finales del Cretácico - principios del Eoceno (70-50 ma) - y comunicado con el antiguo macizo del Ebro. Algo más tarde surgen los Pirineos orientales y ya al finalizar el Eoceno - comienzos del Oligoceno (40-30 m.a.) - el levantamiento del resto de la Cordillera Pirenaica, que se inició en el Cretácico, continúa progresando hacia el oeste y adquiere su configuración actual hacia el Oligoceno- comienzos del Mioceno (30-23 m.a.) - (LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1989)

La Cordillera Pirenaica tiene una estructura claramente bilateral, cuya parte más occidental se mezcla con la Cordillera Cantábrica. La zona axial está formada por terrenos paleozoicos, de reducida extensión pero profundos. Desconocemos la presencia de campodeidos cavernícolas en los Pirineos occidentales, que no hacen su aparición hasta los Pirineos centrales, tanto en la zona axial (*Litocampa*) como en el prepirineo (*Plusiocampa*, *Litocampa* y *Podocampa*). *Litocampa* está representado por tres especies (*L. vandeli*, *L. drescoi* y *L. coiffaiti*) que van desde grutas



4

situadas en la región francesa de Ariège hasta la sierra oscense de Guara. Cabe señalar la cita de *L. vandeli* en el Avenç d'En Serengue (Cabanes, Castellón) (BARETH & CONDÉ, 1981), muy alejada de su distribución conocida. Por su parte, *Podocampa jeanneli* se extiende tanto en la vertiente francesa como la española de los Pirineos Centrales, llegando más allá de las sierras catalanas del Montsec y Cadí.

Las cuatro formas conocidas de *Plusiocampa* poseen una distribución más amplia. Además de los relieves kársticos del Pirineo y Prepirineo oscense y catalán, se abren paso hacia el norte hasta el Valle del Ródano, por las regiones francesas de Aude, Herault y Gard, y hacia el sur, a lo largo de los Catalánides, en especial en los macizos de Sant Llorenç de Munt y Garraf. Una distribución que se aproxima a la extensión primitiva del macizo catalano-provenzal.

También en las sierras costeras de los Catalánides nos encontramos con formas del subgénero *Campodea* s.str., que se extienden desde el macizo barcelonés de Montserrat (*Campodea egena*), penetrando en el medio subterráneo de la amplia región castellonense y turolense del Maestrazgo, para terminar por alcanzar la valenciana Cova de les Gralles (*C. grallesiensis*).

En las sierras costeras castellonenses, conocidas por su sorprendente fauna cavernícola aparecen dos campodeidos de extraordinario interés paleogeográfico. Ambos pertenecen al género *Paratachycampa*: *P. hispanica* que puebla nueve cavidades, desde los relieves kársticos del Montsia tarraconense hasta la Cova Meravelles de Castellón, y *P. peynoensis* limitado a dos cavidades de la sierra valenciana de la Calderona.

Cordilleras Béticas (Figura 5). Es la provincia biogeográfica más inexplorada y menos conocida y, sin duda, guarda nuevas especies que quizá

Figura 4. Distribución de los campodeidos cavernícolas del Noreste peninsular.

Figure 4. Distribution of North-eastern Peninsula cave-dwelling campodeids.

Figure 5.
Distribution of Betic mountain ranges
cave-dwelling campodeids.



puedan ser desveladas en un futuro muy próximo. En las Cordilleras Béticas se conocen representantes de dos géneros. Las especies que pertenecen al subgénero *Campodea* s.str. son bien distintas de las existentes en la provincia biogeográfica del Noreste, al no poseer macroquetas mediales en los uroterguitos. En el caso de *Plusiocampa*, con siete especies (una de ellas por describir), podemos dividirlo en dos grupos monofiléticos diferenciados por la presencia o ausencia de macroquetas mediales posteriores en los tergos torácicos.

Las Cordilleras Béticas, en sentido amplio, constituyen un conjunto de alineaciones montañosas alpinas que ocupan el sur de la Península Ibérica y que se prolongan hacia el noreste en el denominado Promontorio Balear. La emersión y continentalización de las Cordilleras Béticas debió comenzar a finales del Oligoceno-principios del Mioceno inferior (30-23 ma) (LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1989), en el momento en el que la microplaca de Alborán se une a la Península Ibérica. Las Baleares afectadas por las transgresiones miocénicas no emergieron hasta el Messiniense, y durante este corto periodo estuvieron conectadas a la Iberia.

Se conoce fauna en tres de las Islas Baleares. En la Isla de Mallorca hallamos, en la sierra del norte o Tramuntana, representantes del subgénero *Campodea* s.str. (*C. majorica*) y *Plusi-campa* (*P. fagei*), este último se conoce también de una cavidad de la Sierra del Levante (Cova de Na Boixa). En las Islas de Ibiza y Formentera encontramos a *P. breuili*. En la costa opuesta, en el Prebético peninsular, aparece nuevamente en la sierra valenciana del Mondúver, una forma muy similar a *Campodea majorica*. Además, y extendiéndose por los relieves kársticos del norte de Alicante, en numerosas cavidades habita un nuevo representante de *Plusiocampa* (*P. lucenti*). La prolongación hacia el suroeste del Prebético, ya en la Sierras de Alcaraz y Segura, nos va descubrir otra nueva especie de *Plusio-*

campa (*P. lagari*), estrechamente relacionada con la forma mallorquina. Volvemos a encontrarnos con esta especie en dos cavidades en yesos miocenos del Paraje Natural del Karst en Yeso de Sorbas (Almería). Hacia el sur de esta provincia, en los relieves Subbéticos, nuevamente hallamos a *P. lagari*, esta vez en la Cueva del Agua de Sierra Arana. El género *Plusiocampa* vuelve a aparecer con una nueva especie (*P. alhamae*) encontrada en dos cavidades granadinas de Sierra Gorda.

En la sierra cordobesa de Cabra se ha localizado, en la Cueva de las Golondrinas, una forma de *Podocampa* similar a las conocidas de Asturias. Este hallazgo nos hace pensar como el proceso de adaptación de algunas especies endógenas a la vida cavernícola, que implica la aparición de caracteres apomorfos (aumento de talla, alargamiento de apéndices, aumento en número y complejidad de los sensores del órgano cupuliforme, etc.) (CONDÉ, 1993), puede repetirse en más de una ocasión para una misma especie.

Las últimas sorpresas que nos ha deparado el medio subterráneo de las Cordilleras Béticas, las constituyen dos nuevas formas del género *Plusiocampa*. Una de ellas se conoce de ocho cavidades de la sierra almeriense de Gádor (*P. gadorensis*) y la otra, de la Cueva de Nerja (nueva especie de *Plusiocampa* pendiente de descripción). Estas dos especies se hallan filogenéticamente más ligadas a las formas de *Plusiocampa* catalano-provenzales que los restantes *Plusiocampa* béticos, lo que nos indica una colonización más antigua y unas vías de dispersión distintas.

Hemos querido dejar para el final dos especies que, por el momento, no encuadramos dentro de ninguna provincia biogeográfica, por causas tanto de orden sistemático como por las dudas surgidas en el momento de colocarlas en alguno de los grupos monofiléticos propuestos en el siguiente apartado. Se trata, por una parte, de un *Cestocampa* inédito, encontrado en un total de seis grutas de los relieves kársticos del Sistema Ibérico, relacionado estrechamente con *Cestocampa balcanica* Condé, 1957 de los Balcanes. De otra, de un nuevo *Campodea* del subgénero *Dicampa*, capturado en la Cueva del Reguerillo (Patones, Madrid) (Figura 4).

Colonización de los campodeidos cavernícolas ibero-baleáricos

Si pretendemos reconstruir la historia de la

colonización de los campodeidos cavernícolas ibero-baleáricos hay que tener en consideración tanto la posición de continentes y mares a través del tiempo como la influencia de los climas del pasado. Debemos por tanto contar con información actualizada sobre la paleogeografía y paleoclimatología del área a estudiar. Además, tendremos que tomar la decisión sobre las distintas líneas monofiléticas que pueden establecerse para estos campodeidos y poseer una detallada relación de datos sobre su distribución geográfica actual (Tabla I). Las áreas de distribución

‘disyuntas’ de las especies que conforman cada línea monofilética nos ofrecerán las pistas necesarias a la hora de trazar hipótesis sobre la colonización y las posibles rutas seguidas por los distintos campodeidos cavernícolas de la Península Ibérica e Islas Baleares.

Estos argumentos previos para analizar la colonización de los campodeidos cavernícolas se refuerzan por dos hechos evidentes; uno, la escasa capacidad de dispersión del grupo (insectos sin alas con exigencias estrictas de elevada humedad) y otro, el carácter del hábitat que ocu-

Líneas monofiléticas	Géneros o grupos de especies	Distribución
Podocampoide	<i>Podocampa</i> y <i>Litocampa</i>	Cornisa Cantábrica y Cordillera Pirenaica
Plusiocampoide I	<i>Plusiocampa</i> pro parte (macroquetas mediales posteriores en los tergos torácicos)	Cordilleras Béticas, incluidas la Islas Baleares
Plusiocampoide II	<i>Plusiocampa</i> pro parte (sin mediales posteriores)	Noreste Peninsular sin alcanzar el Sistema Ibérico; Sª Gádor (Almería) y Sª Almirajara (Málaga)
Taquycampoide	<i>Oncinocampa</i>	Picos de Europa y Región de Asón, en la Cornisa Cantábrica
	<i>Paratachycampa</i>	Sierras costeras de Castellón
Campoide I	<i>Campodea</i> s.str. pro parte (macroquetas mediales en los uroterguitos)	Catalánides y sierras del Maestrazgo castellonense y turolense
Campoide II	<i>Campodea</i> s.str. pro parte (sin macroquetas mediales)	Isla de Mallorca y macizo valenciano del Mònduver

Tabla I.
Líneas monofiléticas de los campodeidos cavernícolas representados en la Península Ibérica e Islas Baleares, modificada de SENDRA (1988).

Línea monofilética	Géneros o grupos de especies	Distribución mundial	Fecha de colonización
Tachycampoide	<i>Tachycampa</i> y <i>Jeannelicampa</i>	Magreb.	Mediados del Mesozoico a finales de Cenozoico (160-70 m.a.)
	<i>Juxtlacampa</i>	Guatemala y México	
	<i>Paratachycampa</i>	México/ Noreste Peninsular (Castellón).	
	<i>Oncinocampa</i>	Cornisa Cantábrica/ Isla de Cerdeña/ Brasil.	
Podocampoide	<i>Podocampa</i> <i>Litocampa</i>	Iberia/ Magreb/ Cerdeña/ América Central/ Cordillera de los Appalaches	Finales del Mesozoico a comienzos del Cenozoico (70-40 m.a.)
Plusiocampoide II	<i>Plusiocampa</i> cavernícolas sin mp, del Mediterráneo occidental	Región catalano-provenzal/ Cerdeña / Kabíldes/ Sª Gádor y Sª Almirajara	Comienzos del Oligoceno (37 m.a.)
Campoide I	<i>Campodea</i> s.str. con macroquetas mediales	Región Holártica, por confirmar en otras.	¿?
Plusiocampoide I	<i>Plusiocampa</i> cavernícolas con mp, del Mediterráneo occidental	Francia (al este del Valle del Ródano), Italia, Islas del mediterráneo occidental y sur de la Ibéria	Messiniense (6-5 m.a.)
Campoide II	<i>Campodea</i> s.str. sin macroquetas mediales	Islas del Mediterráneo occidental	Messiniense (6-5 m.a.)

Tabla II.
Líneas monofiléticas de campodeidos cavernícolas y sus áreas de distribución a nivel mundial, en orden cronológico, de la Península Ibérica e Islas Baleares



Figura 6. Reconstrucción paleogeográfica de los continentes a mediados del Jurásico (160 m.a.) (tomado de la web del BLAKEY, 2001). De color rojo áreas aproximadas de la distribución actual de la línea **Tachycampoide**.

Figure 6. Paleogeographic reconstruction of continents in the middle Jurassic (160 m.a.) (source: Blakey web, 2001). In yellow, the approximate actual distribution **Tachycampoide**.



Figura 7. Reconstrucción paleogeográfica de los continentes a finales del Cretácico (70 m.a.) (tomado de la web del BLAKEY, 2001). De color amarillo áreas aproximadas de la distribución actual de la línea **Podocampoide**.

Figure 7. Paleogeographic reconstruction of continents at the end of Cretaceous period (70 m.a.) (source: Blakey web, 2001). In red, the approximate actual distribution **Podocampoide**.

pan, en un medio como el subterráneo, de escasa competitividad ecológica y de ambiente estable. De esta forma pensamos que se puede paliar en parte la ausencia total de restos paleontológicos, algo que sin duda convierte en dudosas las hipótesis que sobre su colonización intentaremos exponer.

Si ordenamos cronológicamente las distintas líneas monofiléticas propuestas, obtenemos la tabla II que comienza por los primeros pobladores de la Iberia. Éste honor recae en la línea **Tachycampoide**.

El carácter relicto de todos los componentes de la línea **Tachycampoide**, respecto de otros campodeidos, junto a las pistas aportadas por sus distribuciones 'disyuntas' (Figura 6) podrían remontar la presencia de esta línea en la Iberia de mediados del Mesozoico, más concretamente en el Jurásico medio, hace unos 160 m.a. Una época en la que Pangea empezaba a abrirse y el Océano Atlántico hacía su aparición. La vía de colonización terrestre entre América, África y una Europa fragmentada en islas, era posible. Los **Tachycampoideos** representan por tanto los supervivientes conocidos de los primeros campodeidos pobladores de la antigua placa Ibérica, en especial la formas del género *Oncinocampa*. Para los representantes de *Paratachycampa*, la historia de su asentamiento en la Península Ibérica pudo ser más tardía, quizá finales del Cretácico (70 m.a.), como nos muestra su patrón de distribución.

Este patrón es similar al que poseen otros grupos de invertebrados cavernícolas que habitan, como *Paratachycampa*, el medio subterráneo de las sierras costeras castellonenses, v.g. para los crustáceos decápodos del género *Typhlatya* (SANZ & PLATVOET, 1995).

A comienzos del Cenozoico, la Iberia formaba parte de un primitivo archipiélago europeo separado de Asia por mar, con un predominio de clima tropical o subtropical. Continuaba persistiendo una unión continental, cada vez menor, entre Europa y Norteamérica. Esta vía de interconexión debió permitir el intercambio de campodeidos, incluso con Gondwana a través de Norteamérica, v.g. para reptiles (BARBADILLO et al., 1997). La línea **Podocampoide** muestra un patrón de distribución (Figura 7) de tipo "transverso" que se ajusta a la posición de los continentes a principios del Terciario. Los **Podocampoideos** pudieron asentarse en la placa Ibérica en el Eoceno,

ocupando la llamada región ibero-occitana (Península Ibérica y sur de Francia). Mas tarde, su área de distribución se dividiría en dos, al formarse el Golfo de Vizcaya, como consecuencia del giro levógiro de la placa Ibérica respecto del resto de Europa (FOLCH, 1986). De este modo, pudo quedar aislado *Litocampa*, en la parte francesa, de *Podocampa* en el macizo Hespérico.

A finales del Eoceno la conexión americana desaparece y Europa queda unida a Asia, la antigua Angaria, con lo que se abre la posibilidad de intercambio faunístico. De este modo, quizá fue Angaria el centro de origen de la línea **Plusiocampoide II** (desconocida, por otra parte, en otros continentes), siguiendo una vía de dispersión que bajaría desde el norte para asentarse en el antiguo macizo catalano-provenzal (Protoligúrico) a comienzos del Oligoceno (37 m.a.), antes del levantamiento de los Pirineos centrales y occidentales. Con posterioridad, se dispersaron al quedar dividido el macizo Protoligúrico en pequeñas microplacas, explicando así la actual distribución de la línea **Plusiocampoide II**: krast catalano provenzal, kabíldes africanas y macizo Penibético (microplaca de Alborán) (Figura 8). El modelo de colonización del "arca de Noé" de McKENNA (1973) podría ser aplicable para las Kabíldes y Alborán, una zona que se separa del continente, viaja aislada como una isla para chocar con otro borde continental. Este modelo de dispersión y vicarianza basado en la dispersión del macizo Protoligúrico ha sido aplicado anteriormente a los campodeidos cavernícolas (SENDRA, 1990) y otros grupos tanto de invertebrados, e.g. para melanópsidos (ALTABA, 1998) o gasterópodos terrestres (GIUSTI & MANGANELLI, 1984), como vertebrados.

Para la línea **Plusiocampoide I** su entrada en Europa se produciría más tardíamente, a comienzos del Mioceno (22 m.a.), gracias a la vía abierta a través de Asia Menor – Balcanes – Italia. Sin embargo, creemos que su fecha de llegada a las islas del Mediterráneo occidental (Islas Baleares incluidas) y posteriormente al resto del Prebético ibérico pudo acontecer durante el Messiniense (6-5 m.a) (Figura 9). Para HSÜ (1983) en el Messiniense se produjeron sucesivos desecamientos del Mediterráneo (crisis de salinidad), eliminándose la mayor parte de las barreras previamente existentes. El modelo de colonización propuesto por MOYÀ, AGUSTI & PONS (1984), conocido como "ruta de los oasis", se ajusta con precisión a lo que pudo acontecer a muchos grupos zoológicos en las islas del Mediterráneo occidental. El brusco llenado del Mediterráneo a través del



Figura 8.

Reconstrucción paleogeográfica del Mediterráneo a comienzos del Oligoceno (37 m.a.) (tomado de la web del BLAKEY, 2001). De color rojo áreas aproximadas de la distribución actual de la línea **Plusiocampoide II**; las flechas indican las supuestas vías de colonización.

Figure 8.

Paleogeographic reconstruction of the Mediterranean in early Oligocene (37 m.a.) (source: Blakey web, 2001). In red, the approximate actual distribution **Plusiocampoide II**; the arrows indicate the supposed colonization routes.

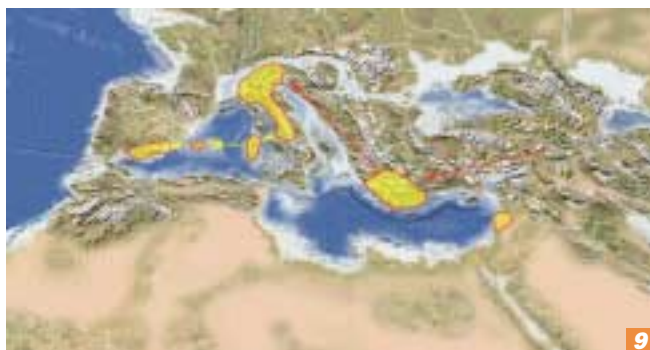


Figura 9.

Reconstrucción paleogeográfica del Mediterráneo a comienzos del Mioceno (22 m.a.) (tomado de la web del BLAKEY, 2001). De color amarillo áreas aproximadas de la distribución actual de la línea **Plusiocampoide I**; las distintas flechas indican dos supuestos periodos de colonización.

Figure 9.

Paleogeographic reconstruction of the Mediterranean in early Miocene (22 m.a.) (source: Blakey web, 2001). In yellow, the approximate actual distribution **Plusiocampoide I**; the different arrows indicate two supposed colonization periods.

estrecho de Gibraltar hace 5,3 m.a. tendría como consecuencia los procesos de vicarianza, generando las diferencias taxonómicas entre las especies insulares y continentales. Algo similar, aunque en menor escala, a lo que ocurriría con las dos formas conocidas de *C. majorica* (línea **Campoide II**).

Durante todo el Neogeno la aridez ha ido incrementándose, y quizá sea en este periodo cuando los elementos más higrofilos entre los campodeidos, vayan internándose en el medio subterráneo en busca de un refugio a sus estrictas exigencias de humedad. De esta forma pudieron ocupar los paleokarsts del Plioceno. Sin embargo, serían las glaciaciones del Pleistoceno, como así ha sido sugerido para otros grupos de invertebrados cavernícolas por BELLÉS (1987), las responsables del confinamiento en las cavernas y simas de la mayor parte de las formas cavernícolas de campodeidos. ESPAÑOL (1969) expuso con bastante claridad este doble periodo en la conquista del medio subterráneo: "... en términos generales podemos distinguir los cavernícolas preglaciares de los postglaciares."

Agradecimientos

En primer lugar mi especial agradecimiento a la persona que tuvo el valor de atreverse a publicar mi artículo (además, me ha dicho que le ha gustado y lo encuentra interesante), gracias pues Policarp Garay por tu ayuda e interés, por intentar

durante toda tu vida que la Espeleología, en todas sus facetas científicas, sea una realidad en la Comunidad Valenciana.

Además desearía desde aquí hacer llegar este agradecimiento a personas como mi compañero del museo, Sergio Montagud, mi mujer, Dolores Planelles, ambos han tenido la delicadeza de leer y corregir los múltiples borradores. A mis amigo Jerónimo Arjona y mi colega Gerardo Urios, que me prestaron sus conocimientos en el manejo de los programas que han hecho posible la confección de las figuras.

Para finalizar, mi agradecimiento, como siempre, a la ayuda económica que recibo para mi trabajo de investigación de la Fundación Entomológica Torres Sala y en especial del apoyo de su director el Profesor Ignacio Docavo.

Bibliografía

- ALTABA, C.R., 1998. *Testing vicariance: melanopsid snails and Neogene tectonics in the Western Mediterranean*. Journal of Biogeography, 25: 541-551.
- AYALA, F.J., J.M. RODRIGUEZ, C. PRIETO, J.J. DURAN, J. DEL VAL & J. RUBIO. 1986. *Memoria del Mapa del Karst de España*. Instituto Geológico y Minero de España.
- BARBADILLO, L.J., M. GARCÍA-PARIS & F. BORJA SANCHIZ. 1997. Orígenes y relaciones evolutivas de la herpetofauna ibérica. En: *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal*, pp. 47-100. Juan M. Pleguezuelos (ed.). Asoc. Herpetológica Española, Monogra-

fias de Herpetología, nº3. Universidad de Granada. Granada. 549 pp.

- BARETH, C. 1989. *Une nouvelle espece d'Oncinocampa recoltee dans une grotte des Picos de Europa (Nord de l'Espagne): Oncinocampa genuitei n.sp. (Insecta, Apterygota, Campodeidae)*. Mém. Biospéologie, XVI: 131-134.

- BARETH, C. & B. CONDÉ. 1981. *Nouveaux Campodéidés de grottes d'Espagne*. Revue suisse Zool., 88 (3): 775-786.

- BARETH, C. & B. CONDÉ. 1996. *Le complexe de Plusiocampa pouadensis (Denis) dans les grottes de la Région Pyrénéenne*. Mém. Biospéol., XXIII: 127-131.

- BELLÉS, X. 1987. *Fauna cavernícola i intersticial de la Península Ibérica i les Illes Balears*. Consell Superior d'Investigacions Científiques - Ed. Moll. Barcelona.

- BLAKEY, R. 2001. (página web de la Northern Arizona University). <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/RCB.html>

- CONDÉ, B. 1950. *Description préliminaire d'un Campodéidé cavernicole du Pays basque espagnol*. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 2ª sér., 21 (5): 569-573.

- CONDÉ, B. 1951. *Campodéidés cavernicoles de Catalogne*. Speleon, II: 51-62..

- CONDÉ, B. 1955. *Campodéidés Cavernicoles des Baléares*. Notes biospel., 9: 121-164.

- CONDÉ, B. 1956. *Matériaux pour une Monographie des Diploures Campodéidés*. Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris, s. A. Zool., 12: 1-202.

- CONDÉ, B. 1982. *Un extraordinaire Campodéidé troglobie des Picos de Europa (Santander), Espagne*. Revue suisse Zool., 88 (3): 775-786.

- CONDÉ, B. 1993. *Premiers Campodeidae cavernicoles de Chine, comme exemple de l'évolution souterraine de la Famille (Diplura)*. Revue suisse Zool., 100(4): 823-828.

- ESPAÑOL, F. 1969. *Fauna Cavernícola de España*. Mem.R.Acad.Cien.Art.Barcelona, 3ª ep., nº740, vol. XXXIX (9): 309-337.

- FOLCH, R. 1986. *Història Natural dels Països Catalans*. Geologia I. Enciclopèdia Catalana. 439 pp. Barcelona.

- GIUSTI, F. & G. MANGANELLI. 1984. *Relationships between geological land evolution and present distribution of terrestrial gastropods in the western Mediterranean area*. En: *World-wide snails. Biogeographical studies on non-marine Mollusca*. pp. 70-92. Alan Solen y C. Van Bruggen (ed.).

- HSÜ, K.J. 1983. *The Mediterranean was a desert*. Princeton Univ. Press. 197 pp.

- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. 1989. *Tendencias en Paleobiogeografía. El futuro de la biogeografía del pasado*. En: *Paleontología, nuevas tendencias*. pp: 271-296. Aguirre, E. (ed.) C.S.I.C. Madrid.

- MCKENNA, M.C. 1973. *Sweepstakes, filters, corridors, Noah's Arks and beached viking funeral ships in palaeogeography*. En: *Implications of Continental Drift to Earth Sciences*. pp. 295-308. Acad.Press.

- MOYÀ, S., J. AGUSTÍ & J. PONS. 1983. *The Mio-*

Pliocene insular faunas from the West Mediterranean: origin and distribution factors. Medit. Neog. Cont. Paleoenviron., Paleoclim. evol., R.C.M.N.S., Interim-Colloquium, Montpellier, avril 1983. pp. 347-357.

- SANZ, S. & D. PLATVOET. 1995. *New perspectives on the evolution of the genus Typhlatya (Crustacea, Decapoda): first record of a cavernicolous atyid in the Iberian Peninsula, Typhlatya miravetensis n. sp.* Contrib. Zoology, 65(2). 79-99.

- SENDRA, A. 1988. *Taxonomía, Filogenia y Biogeografía de la Fauna de Campodeidos Ibérica, Balear y Canaria (Hexapoda, Diplura, Campodeidae)*. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia. 398 págs.

- SENDRA, A. 1990. *Campodeidos (Insecta: Diplura) cavernícolas de Cataluña y Huesca, II. Géneros Campodea Westwood y Paratachycampa Wygodzinsky*. Butll. Inst. Cat. Hist. Nat., 58 (Sec. Zool., 8): 31-36.

- SENDRA, A. 2001. *Dipluros Campodeidos (Diplura: Campodeidae) de las grutas almerienses (Almería, España)*. Zool. Baetica, 12: 71-82.

- SENDRA, A. & B. CONDÉ. 1986. *Une nouvelle espèce de Plusiocampa des grottes d'Alicante, Espagne (Insecta, Diplura)*. Revue suisse Zool., 93 (4): 971-978.

- SENDRA, A. & B. CONDÉ. 1987a. *Une nouveau Campodéidé troglobie de l'Est de l'Espagne (Insecta, Diplura)*. Revue suisse Zool., 94 (1): 55-59.

- SENDRA, A. & B. CONDÉ. 1987b. *Plusiocampa lagari, nouvelle espèce troglobie du Sud-Est de l'Espagne (Insecta, Diplura)*. Revue suisse Zool., 94 (4): 741-748.

- SENDRA, A. & B. CONDÉ. 1988. *Une nouvelle espèce d'Ocinocampa Condé de grottes des Montes Cantábricos de Santander, Espagne (Insecta, Diplura)*. Revue suisse Zool., 95 (4): 1019-1026.

- SILVESTRI, F. 1932. *Campodeidae (Thysanura) de España*. Eos, VIII: 115-164.

- VANDEL, A. 1964. *La Biologie des Animaux Cavernicoles*. Ed. Gauthier-Villars. París.