

MONOGRAFIAS S.E.A.

Sociedad Entomológica Aragonesa

Vol.

5



Revisión y filogenia de los *Zabrus* Clairville, 1806
de la península Ibérica (Coleoptera, Carabidae)

Antonio Andújar & José Serrano

ZARAGOZA, 2001

MONOGRAFÍAS S.E.A. — vol. 5

Primera Edición: Zaragoza, 2001.

Título: Revisión y filogenia de los *Zabrus* Clairville, 1806 de la península Ibérica (Coleoptera, Carabidae)

Autores: Antonio Andújar & José Serrano

Edita: Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA).

Avda. Radio Juventud, 37

50012 – Zaragoza (España)

Director de publicaciones: A. Melic

amelic@retemail.es

<http://entomologia.rediris.es/sea>

Maquetación y Diseño: A. Melic

Portada: A. Melic a partir de un dibujo original de Vicente Ortuño de *Zabrus gravis* Dej.

Imprime: Gorfi, S.A.

c/.Menéndez Pelayo, 4

50009 – Zaragoza (España)

I.S.B.N.: 84 – 922495 – 6 – 0

Depósito Legal: Z – 1789 – 94

© Los autores (por la obra)

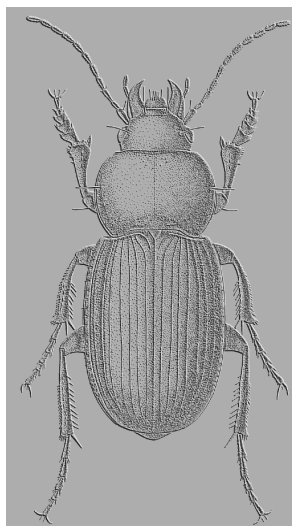
© SEA (por la edición).

Queda prohibida la reproducción total o parcial del presente volumen, o de cualquiera de sus partes, por cualquier medio, sin el previo y expreso consentimiento por escrito de los autores y editora.

Publicación gratuita para socios SEA (ejercicio 2001).

Precio de venta al público: 2000 pesetas (IVA incluido). Gastos de envío no incluidos.

Solicitudes: SEA.



**Revisión y filogenia de los *Zabrus* Clairville, 1806
de la península Ibérica (Coleoptera, Carabidae)**

ANTONIO ANDÚJAR & JOSÉ SERRANO

MONOGRAFÍAS SEA, vol. 5

ZARAGOZA, 2001

INDICE

| | |
|--|-----------|
| Resumen/Abstract | 5 |
| Introducción | 9 |
| Antecedentes históricos | 9 |
| Posición taxonómica de los <i>Zabrus</i> | 10 |
| Historia natural de los <i>Zabrus</i> | 10 |
| Fenología | 10 |
| Distribución geográfica | 11 |
| Filogenia | 11 |
| Morfología del adulto | 12 |
| Morfología larvaria | 16 |
| Material estudiado | 16 |
| Métodos | 17 |
| Análisis morfológico | 17 |
| Criterios para el reconocimiento de especies | 17 |
| Análisis filogenético | 17 |
| Catálogo de las especies ibéricas del género <i>Zabrus</i> | 18 |
| Clave de subgéneros, especies y subespecies ibéricas de <i>Zabrus</i> | 19 |
| Key to subgenera, species and subspecies of iberian <i>Zabrus</i> | 19 |
| Descripción de subgéneros y especies | 37 |
| Consideraciones biogeográficas sobre los <i>Zabrus</i> ibéricos | 75 |
| Los hábitos orófilos de los <i>Zabrus</i> ibéricos | 76 |
| El origen de los patrones biogeográficos | 77 |
| Heterogeneidad de patrones biogeográficos en el subgénero <i>Iberozabrus</i> .. | 78 |
| Análisis cladístico de los <i>Zabrus</i> ibéricos | 79 |
| Apomorfías que definen a los <i>Zabrus</i> como grupo monofilético | 79 |
| Los grupos afines a los <i>Zabrus</i> | 79 |
| Los linajes de <i>Zabrus</i> afines a los subgéneros ibéricos | 79 |
| Apomorfías de los <i>Zabrus</i> endémicos de la península Ibérica | 80 |
| Caracteres analizados | 80 |
| Resultados del análisis cladístico | 82 |
| Evolución de los <i>Zabrus</i> ibéricos | 86 |
| Agradecimiento | 87 |
| Bibliografía | 88 |

Revisión y filogenia de los *Zabrus* Clairville, 1806 de la península Ibérica (Coleoptera, Carabidae)

Antonio Andújar

Instituto Melchor de Macanaz c/ Castilla-La Mancha 3
02400 Hellín (Albacete). andujar@inicia.es

José Serrano

Facultad de Veterinaria, Dpto. Biología Animal.
Campus de Espinardo. Apto. 4021. 30071 Murcia. jserrano@um.es

RESUMEN

La revisión taxonómica de las especies ibéricas del género *Zabrus* Clairville 1806 (Carabidae, Zabrinini) indica que cuenta con 30 especies, de las que 3 tienen 2 o más subespecies. Para identificar los 36 taxones peninsulares se incluye una clave basada en la morfología externa del adulto, los caracteres genitales masculinos y la distribución geográfica. La clave se presenta en formato bilingüe español – inglés.

Las especies ibéricas se agrupan en los subgéneros *Zabrus* Clairville, 1806 (2 especies), *Euryzabrus* Ganglbauer, 1915 (1 especie), *Platyzabrus* Jeanne, 1968 (2 especies), *Epomidozabrus* Ganglbauer, 1915 (3 especies) e *Iberozabrus* Ganglbauer, 1915 sensu Jeanne 1968 (22 especies).

Los cambios nomenclaturales propuestos son: *Zabrus tenebrioides hispanus* Freude, 1988 sin. nov. de *Zabrus tenebrioides tenebrioides* (Goeze, 1777); *Zabrus curtus pyrenaicus* Fairmaire y Laboulbène, 1854 sin. nov. de *Z. curtus curtus* (Audinet-Serville, 1821); *Z. curtus cantaber* Ganglbauer, 1915 y *Z. curtus celtibericus* Jeanne, 1970 sin. nov. de *Z. curtus neglectus* Schaum 1864; *Zabrus castroi panteli* Ganglbauer, 1915 y *Z. castroi escalerae* Ganglbauer, 1915 sin. nov. de *Zabrus castroi castroi* Martínez 1873; *Zabrus obesus neerensis* Heyden, 1889, *Zabrus obesus souletinensis* Jeanne, 1970 y *Zabrus obesus aubryi* Jeanne, 1970 sin. nov. de *Zabrus obesus obesus* (Audinet-Serville, 1821). Las subespecies que se consideran sinónimos bien se solapan ampliamente en los caracteres morfológicos que tienen valor taxonómico, o no muestran un patrón coherente de variación geográfica.

Los subgéneros con menor número de especies, *Euryzabrus*, *Platyzabrus* y *Epomidozabrus*, están bien caracterizados morfológica y geográficamente. La mayor complejidad se presenta en el subgénero *Iberozabrus*, que se define siguiendo a JEANNE (1968), por lo que incluye las especies tanto de *Iberozabrus* como de *Pelor* grupo 1 de la taxonomía propuesta por GANGLBAUER (1915). Dentro de *Iberozabrus* se han reconocido siete grupos de especies atendiendo a los caracteres morfológicos y a la distribución geográfica.

La localidad tipo de *Zabrus constrictus* Graells, 1857 (sierra de Gredos) es errónea, ya que el material tipo se corresponde con los individuos de la sierra de Béjar. Se ha designado el lectotipo de *Z. notabilis* Martínez, 1873. *Zabrus seidlitzii* Schaum, 1864 comprende tres subespecies que ocupan áreas contiguas y se diferencian ligeramente por la morfología externa y el edeago: *laurae* Toribio, 1989 (Ayllón, Somosierra), *seidlitzii* Schaum, 1864 (Guadarrama) y *gredosanus* Jeanne, 1970 (Gredos). *Zabrus estrellanus* Heyden, 1880 y *Z. galicianus* Jeanne, 1970 son consideradas como especies distintas atendiendo a su aislamiento geográfico y la diferenciación morfológica. Se corrobora que hay dos subespecies de *Z. silphoides* Dejean, 1828 separadas por el río Duero. *Zabrus ambiguus* Rambur, 1838 es una especie muy variable, aunque la variabilidad morfológica no tiene una congruencia geográfica aparente, lo que dificulta el reconocimiento de subespecies. *Zabrus rotundatus*

Rambur, 1838 es una especie gemela de la anterior que se identifica por la genitalia masculina y por ser endémica de la sierra de Ronda. *Zabrus eserensis* Bolívar, 1918 es considerada como especie distinta a *Z. obesus* (Audinet-Serville, 1821), atendiendo a las diferencias morfológicas que presenta y su aislamiento en el valle del río Ésera.

Las especies ibéricas son en su mayoría orófilas de los pisos montano o supramediterráneo y su diversificación coincide con un patrón alopatrido de especiación en los macizos montañosos peninsulares, que resulta ser particularmente complejo en el caso de los *Iberozabrus*.

El análisis cladístico de las especies peninsulares parte de la definición de los *Zabrus* como grupo monofilético frente al género afín *Amara* Bonelli, 1810, de acuerdo con varias sinapomorfías de adultos y larvas. Los Cnemalobini (América del Sur) son considerados como un grupo más distantemente relacionado. La reconstrucción filogenética se dificulta debido a la falta de apomorfías compartidas con subgéneros de otras zonas geográficas y la abundancia de homoplasias. Los subgéneros *Euryzabrus*, *Platyzabrus* y *Epomidozabrus* se caracterizan bien por una o más apomorfías, pero no las comparten entre sí. El subgénero *Iberozabrus* no presenta apomorfías en la morfología externa que lo definan. El análisis cladístico se ha basado en 24 caracteres y se han incluido los subgéneros *Curtonotus* Stephens, 1828, *Amara* y *Percosia* Zimmermann, 1832, del género *Amara* como grupos externos.

Se corrobora que los cuatro subgéneros endémicos de la península Ibérica forman un linaje monofilético frente a las dos especies del subgénero *Zabrus*. Los subgéneros *Euryzabrus*, *Platyzabrus* y *Epomidozabrus* aparecen igualmente caracterizados como linajes monofiléticos aunque cada uno aparece asociado a un grupo particular de especies del subgénero *Iberozabrus*. Este último subgénero es claramente polifilético, conclusión que también se infiere si se hubieran considerado los criterios taxonómicos propuestos por GANGLBAUER (1915). Los grupos de especies aquí propuestos para *Iberozabrus* son en su mayoría monofiléticos; el de *Z. consanguineus* Chevrolat, 1865 representa probablemente un linaje afín a los ancestros que colonizaron la península. Buena parte de los caracteres usados habitualmente en la taxonomía del género son homoplásicos y tienen poco valor filogenético, aunque todavía no es posible plantear una clave de identificación basada enteramente en apomorfías.

Se postulan dos hipótesis acerca del origen y evolución de los *Zabrus* en la cuenca mediterránea al comienzo del Oligoceno, a partir de linajes no precisados de *Amara*. La primera se basa en colonizaciones independientes y posiblemente repetidas de las zonas montañosas de los núcleos principales (península Ibérica, Norte de África, Balcanes y península Anatólica) por parte de ancestros alados y con amplia capacidad de dispersión y tolerancia ecológica. La segunda se basa en el modelo de OOSTERBROEK y ARNTZEN (1992) de colonización del Mediterráneo siguiendo un gradiente oeste – este. Los resultados del análisis filogenético de los *Zabrus* ibéricos no son concluyentes con respecto a estas hipótesis, aunque concuerdan algo mejor con las predicciones derivadas de la primera.

Palabras clave:

revisión, taxonomía, biogeografía, análisis cladístico, filogenia, evolución, Carabidae, Zabrinini, *Zabrus*, península Ibérica

Revision and phylogeny of *Zabrus* Clairville, 1806 in the Iberian peninsula (Coleoptera, Carabidae)

Antonio Andújar & José Serrano

SUMMARY

The taxonomic revision of the Iberian species of the genus *Zabrus*, Clairville, 1806 (Carabidae, Zabritini) indicates that there are 30 species, of which 3 have 2 or more subspecies. A bilingual Spanish-English key to the 36 Iberian taxa is included, based on the external morphology of the adult, male genital characters and geographic distribution.

The Iberian species are members of the subgenera *Zabrus* Clairville, 1806 (2 species), *Euryzabrus* Ganglbauer, 1915 (1 species), *Platyzabrus* Jeanne, 1968 (2 species), *Epomidozabrus* Ganglbauer, 1915 (3 species), and *Iberozabrus* Ganglbauer, 1915 sensu Jeanne 1968 (22 species).

The nomenclatorial changes put forward in this study are *Zabrus tenebrioides hispanus* Freude, 1988 syn. nov. of *Zabrus tenebrioides tenebrioides* (Goeze, 1777); *Zabrus curtus pyrenaeus* Fairmaire & Laboulbène, 1854 syn. nov. of *Z. curtus curtus* (Audinet-Serville, 1821); *Z. curtus cantaber* Ganglbauer, 1915 and *Z. curtus celtibericus* Jeanne, 1970 syn. nov. of *Z. curtus neglectus* Schaum 1864; *Zabrus castroi panteli* Ganglbauer, 1915 and *Z. castroi escalerae* Ganglbauer, 1915 syn. nov. of *Zabrus castroi castroi* Martínez 1873; *Zabrus obesus neerensis* Heyden, 1889, *Zabrus obesus souletin* Jeanne, 1970 and *Zabrus obesus aubryi* Jeanne, 1970 syn. nov. of *Zabrus obesus obesus* (Audinet-Serville, 1821). The synonymized subspecies either intergrade in the characters supposed to have taxonomic value or show no definite geographic pattern.

The subgenera with the lowest number of species, *Euryzabrus*, *Platyzabrus* and *Epomidozabrus*, are well characterised morphologically and geographically. The highest complexity is found in the large subgenus *Iberozabrus*, which includes seven species groups defined on a morphological and geographical basis. The limits of the subgenus *Iberozabrus* here considered are those proposed by JEANNE (1968), and include both the species of *Iberozabrus* and species group number 1 of the subgenus *Pelor* of GANGLBAUER (1915).

The type locality of *Zabrus constrictus* (Sierra de Gredos) is considered erroneous, since the type material corresponds to individuals from the Sierra de Béjar. A lectotype has been designated for *Z. notabilis* Martínez, 1873. *Zabrus seidlitzii* Schaum, 1864 has 3 subspecies that are found in contiguous areas and show some degree of morphological differentiation. These are *laurae* Toribio, 1989 (Sierra de Ayllón and Somosierra), *seidlitzii* Schaum, 1864 (Sierra de Guadarrama), and *gredosanus* Jeanne, 1970 (Sierra de Gredos). *Zabrus estrellanus* Heyden, 1880 and *Z. galicianus* Jeanne, 1970 are considered to be full species on the grounds of their geographic isolation and morphological differentiation. *Z. silphoides* Dejean, 1828 has been confirmed as having two subspecies, isolated by the river Duero. *Zabrus ambiguus* Rambur, 1838 is a variable species, although the pattern of variation does not show geographic coherence, thus making it difficult to characterise any subspecies. *Zabrus rotundatus* Rambur, 1838 is a sibling species of the latter inhabiting the Sierra de Ronda, and shows significant differences in the male genitalia. *Zabrus eserensis* Bolívar, 1918 is a taxon often regarded as a subspecies of *Z. obesus* (Audinet-Serville, 1821), but it is here considered a full species on the basis of significant morphological traits and its isolated position in the valley of the river Ésera.

The Iberian species of *Zabrus* are usually found in mountainous areas, mainly in the montane (Atlantic-climate areas of the peninsula) and supramediterranean belts (Mediterranean-climate areas of the peninsula), and their diversification agrees with an allopatrid pattern of speciation in mountains, which appears to be particularly complex in the case of the subgenus *Iberozabrus*.

A cladistic analysis of the Iberian species of *Zabrus* has been carried out by considering the genus as a monophyletic group with regard to the genus *Amara* Bonelli, 1810, here seen as its sister group on the basis on morphological characters of adults and larvae, geographic distribution and chromosomes. The tribe Cnemalobini (South America) is considered as a group more distantly related to *Zabrus*. The occurrence of many homoplasies and the lack of synapomorphies shared with lineages of other Mediterranean regions hamper a phylogenetic reconstruction of the Iberian *Zabrus*. Moreover, although the subgenera *Euryzabrus*, *Platyzabrus* and *Epomidozabrus* are probably monophyletic they do not share any synapomorphy. The subgenus *Iberozabrus* cannot be defined by any apomorphy. The cladistic analysis was based on 24 characters, and in addition to the 30 Iberian species the subgenera *Curtonotus* Stephens, 1828, *Amara* and *Percosia* Zimmermann, 1832 (all of them included in the genus *Amara*) have been included as outgroups.

It has been corroborated that the four subgenera endemic to the Iberian Peninsula make up a monophyletic lineage, which has the subgenus *Zabrus* as its sister group. Within the first lineage the subgenera *Euryzabrus*, *Platyzabrus* and *Epomidozabrus* appear also as monophyletic groups, although each of them is associated to a particular species group of the large subgenus *Iberozabrus*. The subgenus *Iberozabrus* is clearly polyphyletic, both under the criteria of JEANNE (1968) and considering those postulated by GANGLBAUER (1915), and this also applies to the *Pelor* species group 1 of the last author. Most of the species groups here proposed for the subgenus *Iberozabrus* are monophyletic; the one including *Z. consanguineus* Chevrolat, 1865 is probably close to the ancestors that colonised the Iberian Peninsula. The analysis shows that many of the characters currently used in the taxonomy of the genus are homoplasies and have little phylogenetic value, and thus it is not yet possible to put forward an identification key entirely based on apomorphies.

Two hypotheses are postulated for the origin and evolution of the genus *Zabrus* in the Mediterranean basin at the beginning of the Oligocene period from unknown lineages of *Amara*. The first assumes that ancestors with high dispersal ability and wide ecophysiological tolerance have colonised independently (and perhaps repeatedly) the Mediterranean mountains of the main geographic nuclei (Iberian Peninsula, Northern Africa, Balkan and Anatolian peninsulas). The second hypothesis is based on the model postulated by OOSTERBROEK and ARNTZEN (1992), in which the Mediterranean basin was colonised sequentially following a west – eastwards trend. The results of the phylogenetic analysis carried out on the Iberian *Zabrus* are not conclusive in relation to either of these hypotheses, although they are more congruent with predictions derived from the first.

Key words:

revision, taxonomy, biogeography, cladistic analysis, phylogeny, evolution, Carabidae, Zabrinii, *Zabrus*, Iberian Peninsula

INTRODUCCIÓN

El género *Zabrus* fue creado por CLAIRVILLE (1806) incluyendo a *Carabus gibbus* Fabricius, 1794 como única especie. Se trata de un género bien definido por la morfología (fig. 1) y la distribución geográfica, lo que explica que no tenga sinonimias.

Los *Zabrus* se incluyen tradicionalmente en la tribu Zabrini Bonelli 1810. Esta tribu está relacionada con las tribus Cnemalobini, Sphodrini, Platynini y Pterostichini. Por ello los *Zabrus* presentan las características que definen la supertribu Pterostichitae: metaepímeras libres, cavidades coxales intermedias contiguas, parámero izquierdo conquiforme, terguito VIII de la hembra con apófisis en su borde anterior y desembocadura de la glándula de defensa en dicho terguito (grupo *Limbata Conchifera* de JEANNEL, 1941; DEUVE, 1988), ausencia de seda mandibular, esternito genital no visible, cavidad coxal anterior uniperforada, edeago acodado y con bulbo basal voluminoso (superfamilia Harpalomorphi de JEANNEL 1942), antenas pubescentes desde el cuarto antenómero, epipleuras cruzadas y protarsos de los machos dilatados (familia Pterostichidae sensu JEANNEL, 1942).

Antecedentes históricos

Los trabajos de conjunto publicados sobre el género son escasos. Los primeros de ellos son la "*Monographie der Carabiden*" de ZIMMERMANN (1831) y la "*Revisión der Zabroiden*" de SCHAUM (1864). Zimmermann dividió a los Zabroiden en cinco géneros, *Eutroctes* Zimmermann 1831, *Zabrus*, *Pelor* Bonelli 1810, *Polysitus* Zimmermann 1831 y *Acorius* Zimmermann, 1831, en los que incluye 26 especies, de las que 23 son consideradas en la actualidad como válidas aunque reunidas en un único género. *Acorius metallescens* (Zimmermann, 1831) figura en la actualidad dentro del género *Amara*. ZIMMERMANN (1831) distribuyó las 20 especies del género *Zabrus* en 7 grupos basándose en caracteres morfológicos y biogeográficos.

Schaum siguió el esquema taxonómico propuesto por Zimmermann con ligeras variaciones e incluyó una lista de 63 especies, de las que 17 se encuentran en la península Ibérica.

La revisión más reciente del género se debe a GANGLBAUER (1915, reimpresión en 1931). En esta obra se citan 75 especies, se describen cinco nuevas y se admite un género único *Zabrus*, siguiendo el criterio de HEYDEN (1891). Ganglbauer aporta las claves de subgéneros y especies que han servido de base para los trabajos posteriores.

JEANNE (1968) incluyó las especies ibéricas del grupo 1 del subgénero *Pelor* Bonelli, 1810 sensu Ganglbauer en el subgénero *Iberozabrus*, pero no justificó taxonómicamente su decisión ni fijó los nuevos límites del subgénero.

FREUDE (1986, 1988, 1989) revisó el género manteniendo en esencia los criterios taxonómicos de

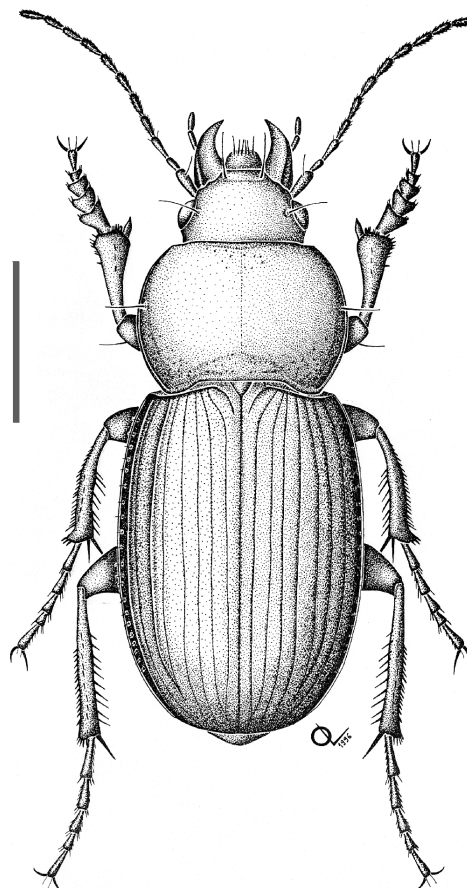


Fig. 1. Hábito de *Zabrus gravis* Dej.

Ganglbauer. Además de una nueva clave de subgéneros designó la especie tipo de algunos de ellos, realizó una clave de especies de 7 de dichos subgéneros, incluyendo *Pelor* con 60 especies y describió varios taxones nuevos. FREUDE (1989) concedió (al igual que Ganglbauer) gran importancia a la distribución geográfica a la hora de distinguir los subgéneros, lo que hace que parte de las especies de *Iberozabrus* sensu JEANNE (1968) aparezcan incluidas dentro de *Pelor* grupo 2, junto con las dos especies italianas. Freude apenas exploró el valor filogenético de los caracteres morfológicos que ha estudiado y no incluyó el subgénero endémico de la península Ibérica *Platyzabrus* Jeanne, 1968.

FREUDE (1986) cuestionó la validez de los subgéneros propuestos por GANGLBAUER (1915), debido a que el volumen del *Münchener Koleopterologische Zeitschrift* que incluía su trabajo no llegó a distribuirse. Sin embargo, este trabajo se considera una publicación taxonómica válida, de acuerdo con lo indicado en el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (art. 21A), porque Ganglbauer distribuyó separatas del mismo, las cuales no son además difíciles de conseguir. Dado que FREUDE (1986) redescubrió los mismos subgéneros de Ganglbauer, ha dado lugar a nombres taxonómicos que son a la vez homónimos y sinónimos.

En cuanto a las especies ibéricas hay que destacar la monografía de UHAGÓN (1904), que incluyó una clave dicotómica y descripciones detalladas de 21

especies pero no las agrupó en subgéneros. Además describió *Zabrus humeralis* y *Z. vasconicus*.

El esquema de Uhagón es seguido esencialmente por FUENTE (1927) en sus "Tablas Analíticas". Las aportaciones posteriores a la fauna ibérica corresponden a la descripción de nuevas especies y la descripción del subgénero *Platyzabrus* (BOLÍVAR, 1918; JEANNE, 1968, 1970 y 1985; NOVOA, 1980; ARRIBAS, 1994).

Posición taxonómica de los *Zabrus*

KRYZHANOVSKIY (1976) y ERWIN (1985) coinciden en situar a la tribu Zabrinini dentro de la supertribu Pterostichitae. La tribu se diferencia de las restantes de Pterostichitae por la pilosidad de los palpos, la cabeza y el pronoto, la serie umbilical del élitro, el parámero derecho y diversos caracteres larvarios (JEANNEL, 1942; ROIG-JUÑENT, 1993).

Esta tribu comprende los géneros *Zabrus*, *Amara* Bonelli, 1810 y *Curtonotus* Stephens, 1828. Este último parece haberse separado prontamente del tronco ancestral de la tribu, mientras que los *Zabrus* serían una rama reciente afín a ciertos subgéneros de *Amara* (HIEKE, 1978). El parentesco entre estos géneros se refleja en la morfología y los caracteres genitales del adulto y la larva, lo que ya fue señalado por ZIMMERMANN (1831) en la primera monografía del género y ha sido recogido por todos los autores subsiguientes. No obstante, existen criterios diferentes en cuanto al taxón supragenérico de *Zabrus*. Mientras que JEANNEL (1942), LINDROTH (1974) y ZABALLOS y JEANNE (1994) admiten la existencia de las tribus Amarini y Zabrinini, otros consideran que ambos géneros son lo suficientemente afines como para estar incluidos en un solo taxón supragenérico: la tribu Amarini (TURIN, 1981; CASALE *et al.*, 1982; KRYZHANOVSKIY *et al.*, 1995), la tribu Zabrinini (KRYZHANOVSKIY, 1976; ERWIN, 1985) o la subfamilia Zabrinae (FREUDE, 1986).

HIEKE (1978) indica que algunos subgéneros de *Amara* como *Percosia* Zimmermann, 1832 y *Harpalodema* Reitter, 1888 presentan caracteres que los sitúan cercanos a los *Zabrus*, hasta el punto que se hace necesaria una redefinición de los caracteres que permiten separar ambos géneros. FREUDE (1986) también apunta este solapamiento entre ambos según los caracteres tradicionalmente usados para distinguirlos, y pone incluso en duda la validez del género *Zabrus*. Todo ello subraya la cercanía entre *Zabrus* y *Amara*, por lo que parece más coherente admitir la existencia de una sola tribu. En ese caso la denominación prioritaria corresponde a Zabrinini Bonelli 1810 sobre Amarini Bates 1881 (1882), ya que Bonelli considera una categoría supragenérica (*Zabridae*, stirps 8a) que incluye a *Zabrus*, mientras que las *Amara* aparecen dentro de la stirps *Poecilii*.

Los *Zabrus* se distinguen rápidamente de los otros dos géneros afines por la presencia de una seda periorbital (fig. 3) y la falta de la seda en el ángulo posterior del pronoto, ya que las especies de *Amara* y *Curtonotus*

tienen dos sedas periorbitales y una seda postangular. El tamaño relativamente mayor de los *Zabrus* y la coloración oscura raramente metálica, también permiten su rápida identificación frente a los géneros afines. No obstante, existen excepciones a estos caracteres que han inducido a describir especies de *Amara* como *Zabrus* (KRYZHANOVSKIY, 1962). La definición de los *Zabrus* como un posible grupo monofilético separado de los taxones afines es uno de los objetivos de esta revisión.

Los hábitos ecológicos de los *Zabrus*

Numerosas especies de *Zabrus* son orófilas, algunas especies son claramente hipsófilas (*Z. constrictus*, *Z. coiffaiti*, *Z. eserensis*, etc.), mientras que otras se encuentran en un intervalo altitudinal amplio (*Z. curtus*, *Z. ambiguus*) y algunas se encuentran en la costa y zonas de altitud media (*Z. inflatus*, *Z. pinguis*, *Z. tenebrioides*, *Z. gravis*).

Los *Zabrus* son lapidícolas y generalmente viven en medios abiertos como las praderas y los pastizales de montaña. Las larvas viven enterradas bajo las gramíneas de las que se alimentan, donde también se refugian en ocasiones los adultos. Algunas especies tienen preferencia por suelos más sueltos (*Z. ignavus*, *Z. silphoides*) e incluso por dunas de playas (*Z. pinguis*). THIELE (1977) cita a *Z. tenebrioides* entre los carábidos encontrados comúnmente en campos cultivados de Europa. Esta especie y *Z. morio* Ménétriers 1832 son conocidas de varios países europeos como plagas de cereales, como así lo indican los datos de TIEBAS *et al.* (1992) sobre ataques en Navarra, EPPERLEIN y WETZEL (1985) en Alemania o las abundantes citas recopiladas por PENEV y TURIN (1991) sobre los problemas causados en territorios de la antigua Unión Soviética.

Fenología

Apenas hay datos sobre la fenología de los *Zabrus*. Al ser especies orófilas y generalmente endémicas de áreas geográficas restringidas, su fenología está muy condicionada por el componente altitudinal. De los datos de NOVOA (1975) sobre muestreos repetidos en la Sierra de Guadarrama, se deduce que *Z. seidlitzi* es una especie de "primavera", según la terminología de LARSSON (1939). Por otra parte los datos propios así como los de ALONSO *et al.* (1987) sugieren que *Z. mateui* podría ser un reproductor de "otoño", es decir un invernante en estado de larva. Por su parte, los datos de DRIOLI (1984) y TIEBAS *et al.* (1992) sugieren que *Z. tenebrioides* es un reproductor de otoño, periodo en el que abundan las larvas. En general, las especies ibéricas se capturan sobre todo al final de la primavera y al comienzo del otoño, lo que sugiere que su ciclo reproductor se ajusta a uno u otro de los dos modelos más extendidos entre los carábidos. La existencia de más de una estrategia reproductora en el seno de un mismo género es un hecho frecuente entre los carábidos (THIELE, 1977; PAARMANN, 1979).

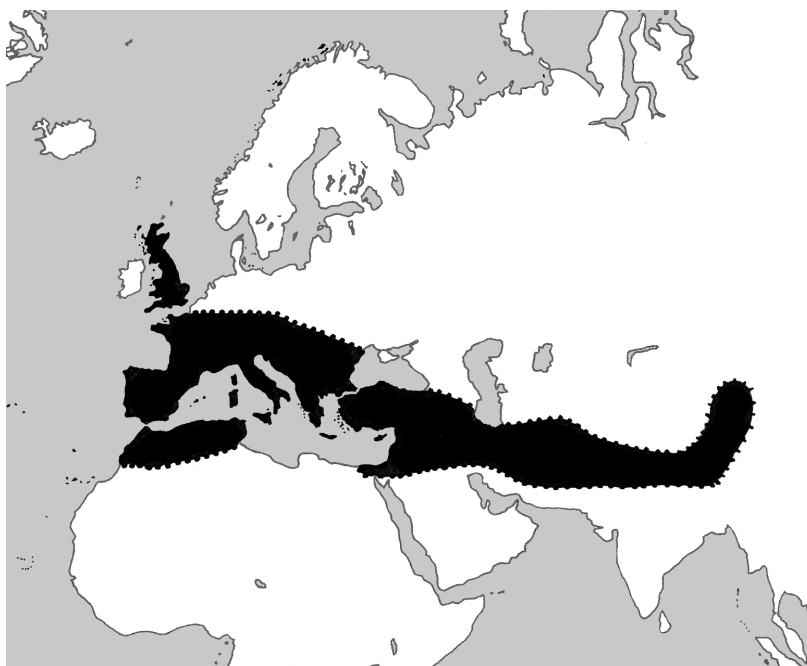


Fig. 2. Área de distribución del género *Zabrus*.

Distribución geográfica

El género *Zabrus* comprende unas 105 especies distribuidas en su mayoría en la cuenca mediterránea (fig. 2). Por el oeste el género alcanza las islas Canarias y por el este el Himalaya y China noroccidental. En la península Ibérica hay 30 especies agrupadas en cinco subgéneros: *Zabrus* (2 especies), *Euryzabrus* (1 especie), *Epomidozabrus* (3 especies), *Platyzabrus* (2 especies) e *Iberozaabrus* (22 especies). De estas especies, 26 son endémicas de la península Ibérica, 2 se extienden también por Francia y 2 son de distribución más amplia.

Filogenia

HIEKE (1978) es el primer autor que realizó un análisis cladístico de las relaciones filogenéticas de los *Zabrus*. De dicho análisis se concluye que los *Zabrus* son un grupo relativamente reciente dentro de la tribu Zabринi, caracterizado por un número elevado de apomorfias y relacionado, entre otros, con subgéneros de *Amara* como *Harpalodema* y *Percosia*. El subgénero *Curtonotus* sería el grupo hermano del formado por *Zabrus* y *Amara*, y la tribu tendría un antecesor denominado "Uragoninae", quedando un grupo indeterminado de "Agoninae" como grupo hermano de la tribu.

ROIG-JUÑENT (1993) ha propuesto que la tribu Cnemalobini, que se extiende por Argentina y Chile, es el grupo hermano de los Zabринi basándose en que las larvas de Cnemalobini y Zabринi poseen estipes divididas en basistipes y dististipes, mientras que el adulto presenta un saliente que protege la base de la antena y un surco donde se aloja ésta, así como unas pequeñas sedas en la base de las uñas de las patas delanteras, el penúltimo artejo del palpo labial polisedoso, la serie umbilical con numerosas sedas y los protarsos 1-3 de

los machos ensanchados y con sedas adhesivas aplanadas. A su vez, ambas tribus estarían relacionadas con los Morionini. Sin embargo, las características larvarias antes citadas no son estrictamente exclusivas de Zabринi y Cnemalobini, dado que ARNDT (1993) señala su presencia en varias tribus de Harpalinae. Es posible que la división en basistipes y dististipes sea sólo más marcada en las larvas de estas dos tribus. Por su parte, los caracteres que sugieren la afinidad de los adultos se encuentran también en otras especies. El único que es más singular es el de las pequeñas sedas en la base de las uñas delanteras, pero no está claro que sean estructuras homólogas, dado que aparecen como escumosedas en los Cnemalobini.

ARNDT (1993) propugna la afinidad de Harpalini, Cnemalobini (= Cnemacanthini), Zabринi y una parte de los actuales Platynini basándose en caracteres larvarios, aunque dentro de este posible grupo monofilético relaciona a los Cnemalobini con la subtribu Ditomina de los Harpalini mediante varias apomorfias, y no menciona ninguna que explícitamente reúna a los Zabринi con los Cnemalobini.

Estas hipótesis recientes se añaden a otras generalmente poco explícitas acerca de la afinidad de los Zabринi con algunos Sphodrini. En particular hay que destacar la similitud que presenta el parámetro derecho de los Zabринi, largo y con el extremo a menudo arponiforme, con el de algunos Sphodrini del género *Calathus* Bonelli, 1810 (CASALE, 1988). De acuerdo con la hipótesis antes citada de ROIG-JUÑENT (1993), dicha similitud sería una homoplasia.

En definitiva, y como señala ARNDT (1993), es difícil precisar la tribu con mayor afinidad filogenética a los Zabринi, dado que existen datos que apoyan el parentesco con los Pterostichini, los Cnemalobini, los Harpalini y los Sphodrini.

MORFOLOGÍA DEL ADULTO

El tamaño supera los 10 mm por lo que los *Zabrus* son mayores que el promedio de las especies de *Amara*. Las especies más pequeñas son *Z. maroccanus* Reiche, 1864 y *Z. farctus* Zimmermann, 1831 con 10,8 mm de longitud media y la más grande *Z. femoratus* Dejean, 1828 con 25,6 mm de longitud media. Entre las especies ibéricas, *Z. flavangulus* posee el tamaño menor con 12,1 mm, mientras que *Z. notabilis* (19,35 mm) y *Z. coiffaiti* (18,76 mm) son las mayores.

La coloración más habitual es negra uniforme con los apéndices bucales y las antenas testáceos. En algunas ocasiones el pronoto y los élitros poseen reflejos metálicos verdosos más o menos intensos.

El dimorfismo sexual no es muy acusado; además de la dilatación de los protarsos, los machos tienen las metatibias ligeramente curvadas hacia adentro en el tercio distal y la coloración es más brillante.

La cabeza es robusta y redondeada en comparación con la generalidad de los Carabidae. No presenta ninguna modificación especial, hipertrofia, cresta u ornamento accesorio.

El margen anterior del epistoma es ligeramente arqueado o subrectilíneo, al igual que el surco cípeo frontal. El cípeo presenta una sola seda lateral a cada lado. La frente es ligeramente convexa e inclinada hacia delante, ligeramente prolongada, ocultando la inserción de las antenas; los surcos frontales cuando existen son muy superficiales y quedan reducidos a ligeras depresiones más o menos alargadas a la altura de los ojos y nunca prolongadas hacia atrás. Las mejillas son planas y apenas salientes. Todo el cráneo es liso, aunque hay unas pocas especies con puntos más o menos abundantes.

Los ojos compuestos son bastante salientes, salvo en algunas especies que son pequeños y algo encajados. Una seda periorbital. Las antenas de los *Zabrus* apenas alcanzan los élitros, por lo que se consideran más bien cortas en comparación con las de los Sphodrini y Pterostichini. Son más moniliformes que filiformes, ya que los antenómeros son a lo sumo de dos a tres veces más largos que anchos. El primer artejo presenta una gran seda alargada en la zona dorso distal; el segundo una seda más corta también en posición dorso distal; el tercero una corona de cortas sedas en número variable y en posición distal (fig. 5). Sólo algunas especies presentan variación en cuanto al número y disposición de las sedas de los tres primeros antenómeros. A partir del cuarto artejo presentan una pubescencia tupida y de color pardo rojizo. La coloración de las antenas es habitualmente negra, aunque hay especies que las tienen amarillas.

Las mandíbulas son robustas y anchas, con la terebra apicalmente incurvada, resultando una forma de pirámide triangular deprimida con la cara externa claramente excavada y sin seda. La base de la mandíbula es ancha y triangular. La cara dorsal es glabra y ligeramente deprimida. Estas características se corres-

ponden con el régimen herbívoro (ACORN y BALL, 1991) que es característico de los *Zabrus*.

Los palpos maxilares están formados por cuatro artejos glabros, gráciles y alargados. El primer artejo es corto y redondeado; el segundo curvado, alargado y ensanchado hacia la zona distal; el tercero también alargado pero más estrecho y ligeramente ensanchado hacia el ápice, y el cuarto más corto, fusiforme y con el ápice subtruncado.

El color de maxilas y apéndices es habitualmente testáceo. El labio inferior es transversal y presenta una profunda sutura en la articulación del prementón. El borde anterior está claramente escotado con un diente central sencillo, nunca bifido, los lóbulos laterales son anchos, agudos, oblicuamente redondeados hacia afuera y sobrepasando en mucho al diente labial; en la base de éste hay siempre un par de sedas (fig. 6). La gula es estrecha, subparalela, lisa y sin sedas y presenta una parte prebasilar transversal con dos sedas.

La lígula es estrecha y alargada y está bien quitinizada. Se ensancha débilmente en la zona distal donde está rectamente truncada; posee dos sedas distales.

Los palpos labiales son de forma semejante a los maxilares pero con el último segmento proporcionalmente más alargado, fusiforme y subcilíndrico u oval oblongo, con el ápice rectamente truncado. El penúltimo segmento es más alargado y con numerosas sedas, lo que es característico de la tribu (fig. 4).

La forma más frecuente del pronoto es la transversal trapezoidal, siendo la base más ancha que el borde anterior, el cual está poco escotado. La base es recta o ligeramente escotada, aunque está claramente escotada en algunas especies ibéricas. Los lados son más o menos arqueados, normalmente la curvatura es más pronunciada en la mitad anterior. Algunas especies poseen una sinuosidad poco antes de los ángulos posteriores, lo que confiere al pronoto un aspecto brevemente cordiforme. En algunos grupos de especies norteafricanas el pronoto está completamente rebordeado, pero lo más común es que el reborde esté presente sólo en los lados y en la zona de los bordes anterior y posterior cercana a los ángulos.

El ensanchamiento del canal lateral hacia delante y hacia atrás es un carácter con valor taxonómico en la mayoría de los subgéneros y grupos de especies.

Los ángulos anteriores del pronoto, salvo excepciones, son redondeados y poco salientes; sin embargo los posteriores son de morfología variable, teniendo este carácter valor discriminatorio.

El disco del pronoto es convexo y habitualmente liso. Los puntos del área anterior suelen ser más finos y menos abundantes que en la zona basal, y normalmente desaparecen o se hacen más dispersos en la proximidad de los ángulos anteriores. Hacia atrás, el disco se prolonga en unas especies hasta el borde posterior, mientras que en otras queda separado del mismo por una depresión transversal. A diferencia de las especies

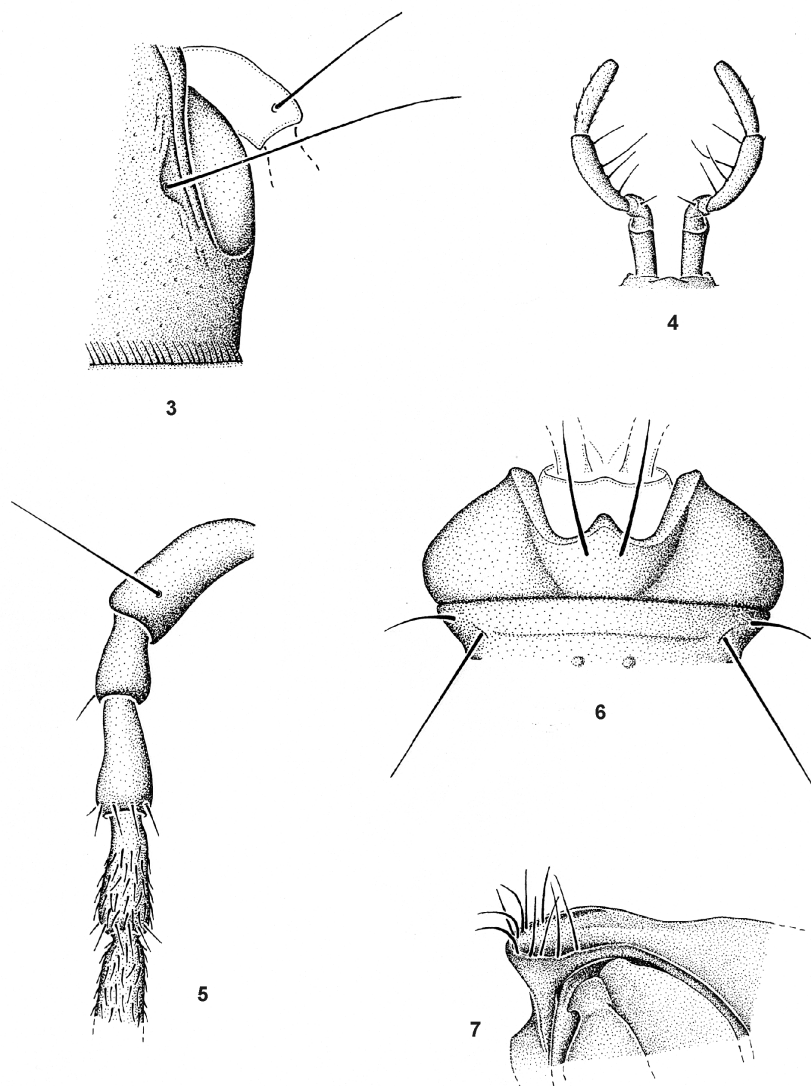


Fig. 3. Seda periorbital de *Zabrus consanguineus* Chev. **Fig. 4.** Palpos labiales poliseudosos de *Z. ambiguus* Ramb. **Fig. 5.** Primeros artejos antenales de *Z. vasconicus* Uhag. **Fig. 6.** Labio inferior de *Z. consanguineus* Chev. **Fig. 7.** Saliente prosternal de *Z. coiffaiti* Jeanne. La barra equivale a 1 mm (fig. 3), 1,1 mm (figs. 4 y 7) y 0,75 mm (figs. 5 y 6).

de *Amara*, la mayoría de los *Zabrus* no tienen fositas basales, siendo el subgénero *Macarozabrus* Ganglbauer 1915 una excepción.

Los puntos de la base posterior suelen ser marcados y abundantes, extendiéndose hacia los márgenes laterales en grado variable. Sólo unas pocas especies tienen sedas pronotales. Cuando existen lo más habitual es que haya solamente una a cada lado en la mitad anterior y ninguna especie posee seda en el ángulo posterior.

El prosterno presenta una apófisis mediana intercoxal grande y redondeada. El saliente de esta apófisis es normalmente plurisedoso (fig. 7), aunque alguna especie tiene dos sedas (*Z. tumidus* Reiche y Saulcy, 1855).

El mesonoto forma un escudete triangular, transverso y liso. Las mesoepisternas son claramente cóncavas y generalmente con puntos en su mitad anterior. Las metaepisternas presentan formas variadas en relación con la presencia o ausencia de alas. En las especies

macrópteras las metaepisternas son largas y estrechadas hacia atrás. En las especies micrópteras (alas vestigiales) las metaepisternas se reducen en longitud, siendo más o menos igual de anchas que de largas. En las especies ápteras (la mayoría) las metaepisternas son más anchas que largas (fig. 8).

Los élitros son típicamente convexos y rebordeados en la base. El margen basal tiene una morfología variada dentro del grupo; lo más habitual es que se atenúe paulatinamente hacia el húmero. En algunas especies el margen es ancho en casi todo su recorrido y se estrecha bruscamente en el ápice. A menudo se observa un diente humeral que en algunos casos llega a convertirse en un lóbulo saliente. Los hombros varían desde angulosos a redondeados.

Las estrias elitrales son regulares y están bien excavadas en la mayoría de las especies, pudiendo estar o no punteadas. En algunos grupos de especies del Mediterráneo oriental las estrias están formadas por hileras de puntos discontinuos, a veces son poco

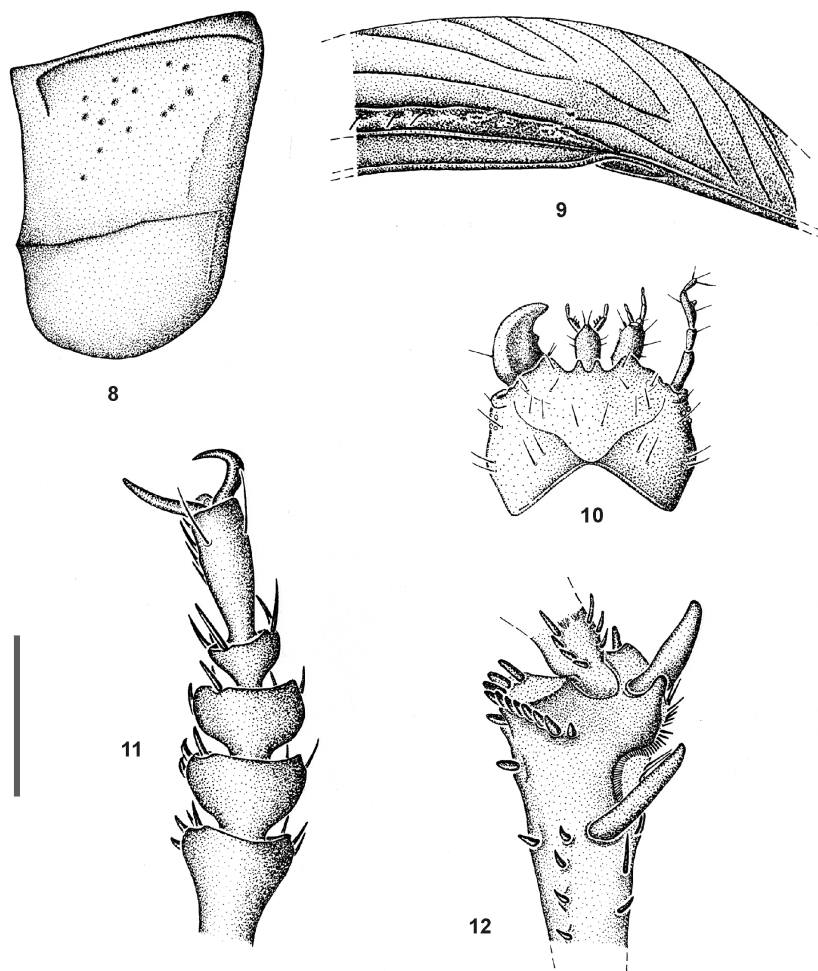


Fig. 8. Metaepisterna de *Zabrus humeralis* Uhag. **Fig. 9.** Epipleura de *Z. curtus* Aud.- Serv. **Fig. 10.** Cabeza de larva de *Z. tenebrioides* Goeze (tomado de Böving, 1911). **Fig. 11.** Protarsómeros de un macho de *Z. angustatus* Ramb. **Fig. 12.** Protibia de *Z. theveneti* Chev. La barra equivale a 0,42 mm (fig. 8), 1 mm (fig. 9), 1,42 mm (fig. 11) y 2 mm (fig. 12).

aparentes o completamente irregulares (*Pelobatus* Fischer von Waldheim, 1817). La estriola basal es corta, sólo algunas especies de diversos subgéneros (*Zabrus*, *Craspedozabrus* Ganglbauer, 1915 y *Macarozabrus*) tienen la estriola basal más larga que la anchura de las tres primeras interestrias, en concordancia con la forma alargada de las metaepisternas y la presencia de alas completas o micrópteras. Las interestrias son lisas y moderadamente convexas salvo excepciones.

En algunas especies ibéricas el canal lateral del élitro se ensancha notablemente en la proximidad del hombro, teniendo este carácter valor sistemático. Las epipleuras están cruzadas (fig. 9), sólo excepcionalmente alguna especie las tiene derechas (*Z. urbionensis*). La serie umbilica puede estar agregada en dos grupos o ser continua, presentando un número de poros bastante variable.

La presencia de alas se reduce a las especies del subgénero *Zabrus*. Estas especies y las de alas micrópteras tienen los élitros sin soldar, mientras que las demás los tienen soldados.

Los fémures se engruesan hacia la mitad y tienen un número variable de sedas. Las tibias se ensanchan en la zona distal y son claramente espinosas. La caracterís-

tica más significativa de las patas de los *Zabrus* es la presencia de tres espinas en las protibias, dos en el ápice y otra detrás de la escotadura anterior; ésta se sitúa debajo de la espina normal y no es una espina articulada sino una prolongación de la tibia (fig. 12). Otra característica interesante es el desplazamiento del "órgano del aseo" hacia atrás, lo que hace que las protibias en vista anterior no muestren más que una ligera sinuosidad.

Los tarsos son triangulares y especialmente alargados en las patas medianas y posteriores. Los protarsos de los machos tienen los tres primeros artejos claramente dilatados, triangulares o cordiformes (fig. 11). En algunas especies aparece una callosidad en el primer artejo de los protarsos. Las uñas son sencillas.

El abdomen presenta ocho terguitos visibles de los cuales el octavo es relativamente pequeño; el tegumento de estos tergos es membranoso o poco esclerificado. Ventralmente son visibles seis esternitos abdominales correspondientes a los segmentos II a VII; su tegumento está bien esclerificado y pigmentado. Estos esternitos tienen a menudo puntos y rugosidades, sobre todo en los márgenes laterales. Todas las especies tienen en los segmentos 4, 5 y 6 una seda a cada lado de la línea

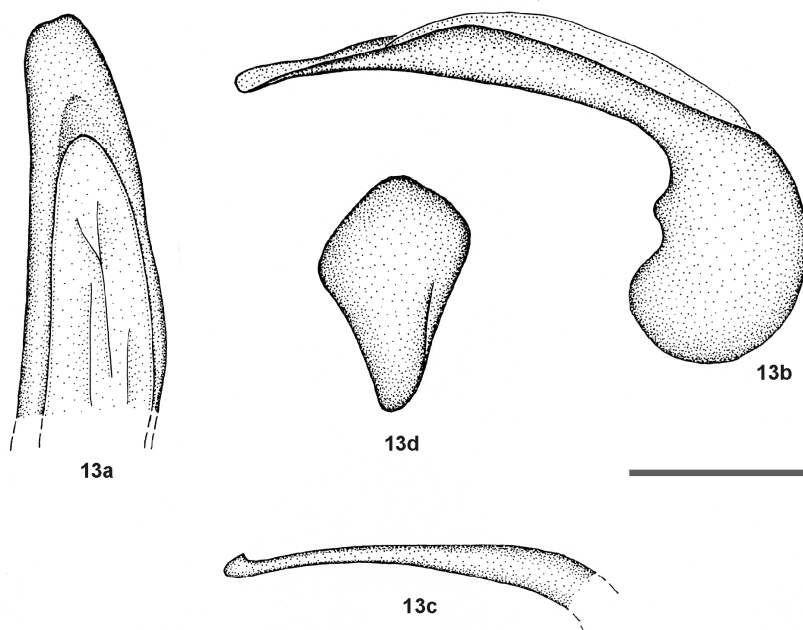


Fig. 13. Detalles de la genitalia masculina de *Zabrus gravis* Dej.: (a) ápice del pene, (b) lóbulo medio en vista lateral, (c) parámero derecho, (d) parámero izquierdo. La barra equivale a 1,2 mm (fig. 13a) y 0,75 mm (13b-d).

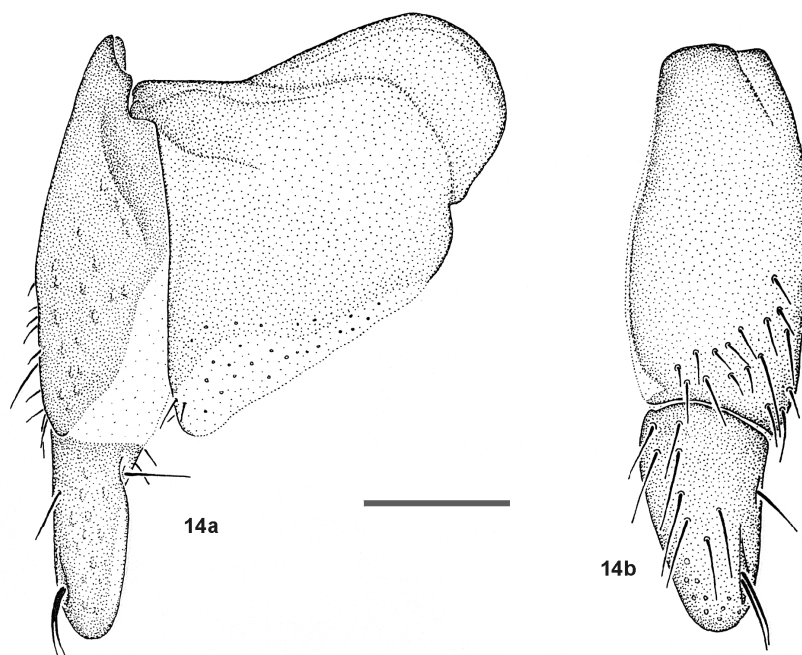


Fig. 14. Genitalia femenina de *Zabrus ambiguus* Ramb.: (a) armadura genital (coxito, gonosubcoxito y lateroterguito) en vista latero-ventral, (b) coxito y gonosubcoxito en vista ventral. La barra equivale a 0,5 mm.

media (bisedosos), pero hay especies con más de dos sedas (polisedosos). El esternito número siete (segmento anal) es grande y tiene uno o más pares de sedas cerca del borde apical.

El edeago se halla sujeto a la membrana conectiva del interior del IX urito que tiene forma más o menos triangular. El saco interno es membranoso y posee denticulos escumiformes que se agrupan de forma variable según la especie; no se han observado dientes, por lo que aún no se ha usado con fines taxonómicos. Algunas especies (*Z. orsinii* Dejean 1831, *Z. costae* Heyden, 1891 y las del subgénero *Pelobatus*) presentan la parte dorsal del endofalo quitinizada formando una ligula. El lóbulo medio es tubular, alargado y más o

menos arqueado, con el bulbo basal generalmente bien desarrollado (fig. 13b). La lámina apical es variable y tiene valor taxonómico. Los parámetros o lóbulos laterales están bien desarrollados y son disimétricos y privados de sedas como en todos los Conchifera. El parámetro izquierdo u orejuela es pequeño, ancho y redondeado (fig. 13d); el derecho es largo y estrecho, con frecuencia engrosado en el ápice formando un arpón más o menos agudo (fig. 13c). La morfología del parámetro derecho es importante desde el punto de vista taxonómico.

La genitalia externa femenina corresponde al segmento IX y tiene tres partes, el gonocoxito, el gonosubcoxito y el lateroterguito (fig. 14a). Las dos

primeras están enteramente esclerotizadas y forman un conjunto denominado gonostilo. La parte basal o gonosubcoxito es una pieza más larga y está separada de la pieza distal o gonocoxito por una articulación membranosa hialina menos esclerotizada. El gonosubcoxito presenta en su cara ventral una pilosidad formada por sedas de longitud muy variable, que se disponen formando un campo triangular (fig. 14b). El gonocoxito tiene en su cara ventral una foseta longitudinal de donde arrancan dos sedas largas, además tiene sedas de longitud y disposición variables; a cada lado del gonocoxito sobresale una seda, que arranca de la cara dorsal (fig. 14b). La genitalia interna de *Z. tenebrioides* y *Z.*

obesus ha sido estudiada por SCHULER (1968), que señala que ambas especies y, particularmente *Z. obesus*, presentan varias singularidades con respecto a las del género afín *Amara*. No obstante, algunas interpretaciones de este autor deben ser revisadas, dado que los estudios iniciales que estamos llevando a cabo en conjunción con otros autores, indican que los *Zabrus* carecen de espermateca, lo que supone una peculiaridad insólita entre los Carabidae. LIEBHERR y KIPLING (1998) han encontrado un solo caso similar en la genitalia de *Loxandrus celeris* Dejean, 1828 (Pterostichini), tras el estudio detallado de representantes de la mayoría de las tribus de Carabidae.

MORFOLOGÍA LARVARIA

La larva de los *Zabrus* se caracteriza por tener la cápsula cefálica redondeada (fig. 10), sin sutura coronal; las mandíbulas cortas y anchas; el nasal con 6 dientes y el adnasal anguloso y saliente hacia adelante, sin dos sedas; la maxila corta, con la galea bien desarrollada y el estipe dividido en dos regiones, basistipes con abundantes sedas finas sin orden evidente y el dististipes con sedas más fuertes y ordenadas (LUFF, 1993; ROIG-JUÑENT, 1993); el prementón es alargado y tiene numerosas sedas laterales; la lígula es bisedosa. Los urogonfos son normales, ni articulados ni segmentados como es el caso de varios Pterostichini. Tarsos con dos uñas iguales. De acuerdo con estos caracteres, los

Zabrus se distinguen netamente de los Pterostichini y los Sphodrini, que son los grupos más afines en cuanto a la morfología del adulto. Estas diferencias explican que JEANNEL (1942) opine que las larvas de *Zabrus* son aberrantes dentro de los Pterostichitae. Según ROIG-JUÑENT (1993), los Zabrinini tienen como grupo hermano a los Cnemalobini (= Cnemacanthini) por compartir sinapomorfías tanto en las larvas como en los adultos. ARNDT (1993) corrobora la afinidad antes citada y sostiene que Zabrinini, Cnemalobini y Harpalini forman un posible grupo monofilético por la afinidad larvaria, especialmente por la forma y los dientes del nasal, las sedas del estipes y la cápsula cefálica redondeada.

MATERIAL ESTUDIADO

Se han estudiado unos 9000 individuos de las diferentes especies ibéricas del género *Zabrus*. Parte de este material ha sido colectado durante diversas campañas por distintas zonas de la península Ibérica, y se encuentra depositado en la colección del Departamento de Biología Animal y Ecología de la Universidad de Murcia. La parte mayoritaria del material corresponde a colecciones de diversas instituciones nacionales y extranjeras, así como a colecciones particulares: Museo Nacional de Ciencias Naturales Madrid; Departamento de Biología Animal, Universidad Complutense Madrid; British Museum (Natural History), Londres; Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart; Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin; Narodni Muzeum Praga; Staatliches Museum für Tierkunde,

Dresden; Zoologisk Museum, Copenhagen, Danmark; Zoologisches Forschungsinstitut Museum Alexander Koenig, Bonn; Hungarian Natural History Museum, Budapest; Naturhistorisches Museum Viena; Naturhistorisches Museum Basilea; Museo Civico de Storia Naturale, Venecia; Instituut voor Taxonomische Zoölogie, Amsterdam; Muséum National d'Histoire Naturelle Paris; Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique; colección particular de J.L. Lencina Gutiérrez, C. Jeanne, J.P. Zaballos, F. Novoa, M. Toribio y V.M. Ortuño. En cada especie se indica la localidad de captura del material correspondiente. Los datos precisos sobre el número de ejemplares de cada localidad y la institución donde se hallan depositados se puede enviar a cualquier lector que así lo solicite.

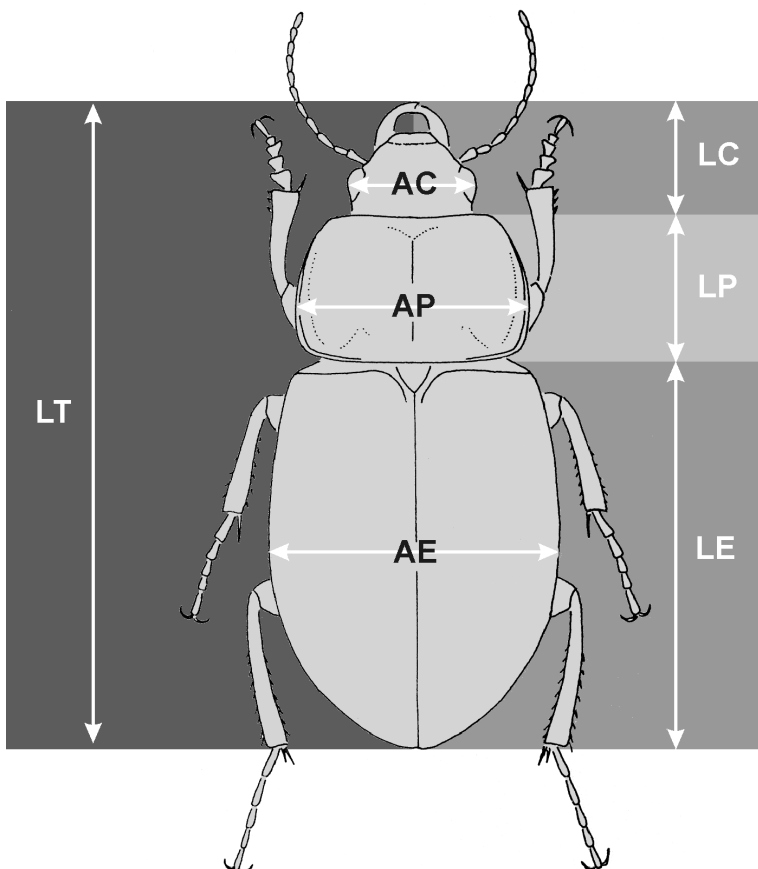


Fig. 15. Regiones corporales medidas para el estudio biométrico de los *Zabrus* ibéricos. LT: longitud total. LC: longitud de la cabeza. LP: longitud del pronoto. LE: longitud de los élitros. AC: anchura de la cabeza. AP: anchura del pronoto. AE: anchura de los élitros.

MÉTODOS

Análisis morfológico

Los parámetros estudiados (fig. 15) en cada especie son: longitud total (LT), longitud de la cabeza (LC), del pronoto (LP), de los élitros (LE), anchura de la cabeza (AC), del pronoto (AP), y de los élitros (AE). La anchura máxima de la cabeza es considerada como la distancia horizontal entre los bordes externos de ambos ojos compuestos, en visión dorsal. Las medidas se han realizado mediante la observación con estereomicroscopio provisto de ocular milimetrado.

Criterios para el reconocimiento de especies

En este trabajo se admite que hay una concordancia entre aislamiento reproductivo y divergencia morfológica, debido a barreras de distinta naturaleza que interrumpen el flujo génico entre especies afines (MAYR, 1969). De aquí que se infiera la existencia de especies biológicas mediante evaluación de diferencias morfológicas entre poblaciones. Estas inferencias no son conclusiones sino hipótesis de trabajo susceptibles de ser verificadas experimentalmente.

La existencia de especies politípicas requiere el uso de categorías taxonómicas subespecíficas. MAYR (1969) advierte que no existe un criterio objetivo (no arbitrario) que permita definir el concepto de subespecie. Algunos de los criterios empleados de forma conjunta son: 1) Las áreas geográficas de las distintas subespecies deben estar separadas. 2) Debe haber un conjunto de caracteres con valor taxonómico que permita diferenciar las subespecies.

Por otra parte WILSON y BROWN (en MAYR, 1969) señalan ciertos hechos como indicativos de subespecies poco consistentes: 1) Los caracteres muestran tendencias de variación geográficas independientes unos de otros. 2) Existen individuos similares y no diferenciables en áreas geográficas separadas correspondientes a subespecies distintas. 3) La subespecie está poco definida ya que se encuentran variaciones dentro del área de distribución que podrían ser descritas como razas microgeográficas. 4) Hay criterios taxonómicos dispares sobre la forma de separar subespecies atendiendo a ligeras diferencias entre poblaciones locales.

Las subespecies descritas que no se ajustan a los criterios señalados por Mayr y más bien presentan las características que indican Wilson y Brown, no tendrían demasiado valor taxonómico y por tanto, más que contribuir a la resolución de los problemas taxonómicos, crean discrepancias y confusión. Por esta razón pensamos que se debe conceder poco valor a los taxones subespecíficos de *Zabrus* que presentan esta problemática.

Análisis filogenético

Se ha utilizado el programa PAUP versión 4.02b-2a (SWOFFORD, 1999), que utiliza algoritmos basados en máxima parsimonia. Para profundizar en el análisis de los datos aportados por el PAUP, se ha usado el programa MACCLADE (MADDISON y MADDISON, 1992).

CATÁLOGO DE LAS ESPECIES IBÉRICAS DEL GÉNERO *ZABRUS*

Subgénero *Zabrus* Clairville 1806

Zabrus tenebrioides (Goeze, 1777): Europa y península Anatólica.

Zabrus ignavus Csiki 1907: sur de Europa y África noroccidental.

Subgénero *Epomidozabrus* Ganglbauer 1915

Zabrus humeralis Uhagón, 1904: sierras del centro y norte de Portugal.

Zabrus flavangulus Chevrolat, 1840: Cordillera Cantábrica Occidental, Macizo Dórico Galaico, sierras de la Estrella y Gata

Zabrus mateui Novoa, 1980: Macizo Dórico Galaico.

Subgénero *Euryzabrus* Ganglbauer 1915

Zabrus pinguis Dejean, 1831: dunas del litoral atlántico de la península Ibérica, desde Noya hasta el estuario del río Tajo.

Subgénero *Platyzabrus* Jeanne 1968

Zabrus constrictus Graells, 1857: Sierra de Béjar.

Zabrus pecoudi Colas, 1942: Sierra de Gredos.

Subgénero *Iberozabrus* Ganglbauer 1915

Zabrus consanguineus Chevrolat, 1865: Cordillera Cantábrica.

Zabrus urbionensis Jeanne, 1970: Sistema Noribérico: sierras de Urbión y Cameros.

Zabrus marginicollis Dejean, 1828: Submeseta norte: al sur del Duero hasta las estribaciones del Sistema Central.

Zabrus inflatus Dejean, 1828: costa atlántica del sur de Francia.

Zabrus vasconicus Uhagón, 1904: Montes Vascos y Sierra de Urbión.

Zabrus curtus curtus (Audinet-Serville, 1821): Francia, Cerdaña, Pirineos Orientales y Cadena Catalana.

Zabrus curtus arragonensis Heyden, 1883: Sistema Suribérico.

Zabrus curtus subpyrenaicus Jeanne y Zaballo, 1986: Montes Vascos y Pirineos occidentales.

Zabrus curtus neglectus Schaum, 1864: Sistema Noribérico, Montes Cantábricos Orientales; Sistema Central y Submeseta norte.

Zabrus castroi Martínez, 1873: Sistema Suribérico.

Zabrus notabilis Martínez, 1873: Sistema Noribérico.

Zabrus seidlitzii seidlitzii Schaum, 1864: Sistema Central: Sierra de Guadarrama.

Zabrus seidlitzii gredosanus Jeanne, 1970: Sistema Central: zona central y occidental de la Sierra de Gredos.

Zabrus seidlitzii laurae Toribio, 1989: Sistema Central: sierras de Ayllón y Somosierra.

Zabrus estrellanus Heyden, 1880: Sierra de la Estrella.

Zabrus galicianus Jeanne, 1970: Macizo Dórico Galaico.

Zabrus gibbulus Jeanne, 1985: Sistema Noribérico y Montes Cantábricos Orientales.

Zabrus cameranus Arribas, 1994: Sistema Noribérico: Sierra de Cameros.

Zabrus coiffaitii Jeanne, 1970: Sistema Central: sierras de Gredos y Béjar.

Zabrus angustatus Rambur, 1838: Sierra Nevada.

Zabrus theveneti Chevrolat, 1874: sierras béticas nororientales.

Zabrus gravis Dejean, 1828: Submeseta sur.

Zabrus silphoides silphoides Dejean, 1828: Submeseta norte, al sur del río Duero.

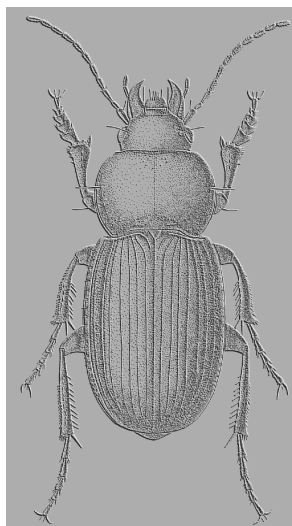
Zabrus silphoides asturiensis Heyden, 1880: Submeseta norte, al norte del río Duero.

Zabrus ambiguus Rambur, 1838: Cadenas Bética y Penibética, Submeseta sur (sierras de Ciudad Real y Extremadura) y sur de Salamanca.

Zabrus rotundatus Rambur, 1838: Cadena Penibética.

Zabrus obesus (Audinet-Serville, 1821): Pirineos.

Zabrus eserensis Bolívar, 1918: Pirineos: valle del río Ésera.



CLAVE DE SUBGÉNEROS, ESPECIES Y SUBESPECIES IBÉRICAS DE *ZABRUS*

KEY TO SUBGENERA, SPECIES AND SUBSPECIES OF IBERIAN *ZABRUS*

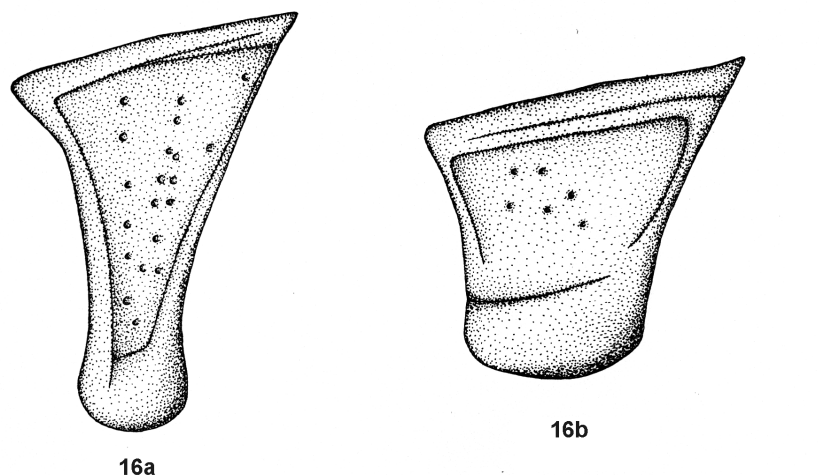


Fig. 16. Metaepisterna de *Z. tenebrioides* Goeze (**a**) y *Z. vasconicus* Uhag. (**b**). La barra equivale a 1 mm.

Clave de subgéneros, especies y subespecies ibéricas de *Zabrus*

Clave de subgéneros

1. Metaepisterna alargada y estrechada hacia atrás (fig. 16a). Estriola escutelar tan larga como la anchura del escutelo. Alado *Zabrus*
- ▣ Metaepisterna corta y ancha (fig. 16b). Estriola escutelar más corta que la anchura del escutelo. Áptero 2
2. Margen basal del élitro engrosado cerca del ángulo humeral, donde está oblicuamente truncado y forma un diente robusto o un lóbulo saliente (fig. 17a). *Epomidozabrus*
- ▣ Margen basal del élitro progresivamente estrechado hacia el ángulo humeral (fig. 17b); sin diente humeral o, como mucho, uno pequeño presente 3
3. Canal lateral del pronoto normalmente con tres sedas (fig. 18a). Reborde lateral del élitro agudo, cariniforme *Euryzabrus*
- ▣ Canal lateral del pronoto sin sedas o, como mucho, con una seda en la mitad anterior (fig. 18b). Borde lateral de los élitros convexo, no cariniforme 4
4. Cuerpo grácil y dorso casi aplanado, con aspecto nebrioides. Pronoto sinuoso por delante del ángulo posterior, que es agudo y algo saliente hacia afuera (fig. 18b); ángulo delantero del pronoto saliente hacia el ojo. Especies de las sierras de Gredos y Béjar *Platyabrus*
- ▣ Especies con el aspecto rechoncho y convexo típico del género (fig. 1). Pronoto no o escasamente (*Z. angustatus*) sinuoso por delante del ángulo posterior *Iberozabrus*

Fig. 17. Reborde basal del élitro de *Zabrus flavangulus* Chev. (a) y *Z. vasconicus* Uhag. (b).

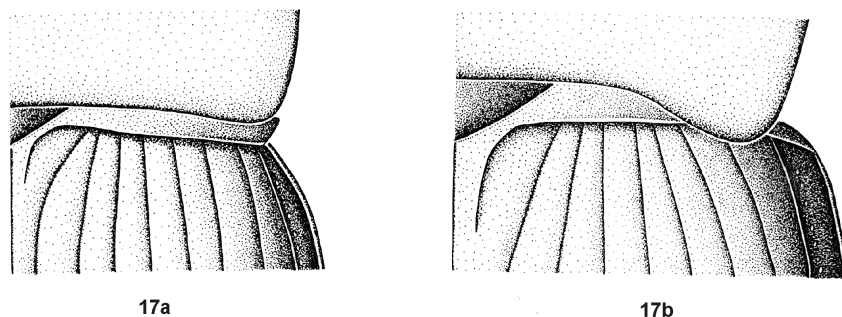
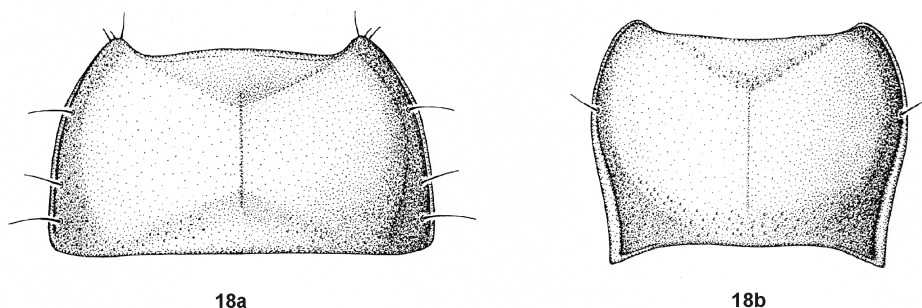


Fig. 18. Pronoto de *Z. pinguis* Dej. (a) y *Z. constrictus* Graells (b).



La barra equivale a 1,2 mm (fig. 17) y 3 mm (fig. 18).

Key to subgenera, species and subspecies of Iberian *Zabrus*

Key to subgenera

1. Metepisternae long and narrowed backwards (fig. 16a). Scutellar stria as long as the width of scutellum. Fully winged *Zabrus*
- ▣ Metepisternae short and broad (fig. 16b). Scutellar stria shorter than the width of scutellum. Apterous 2
2. Basal margin of elytra thick near humeral angle, where it is obliquely truncate forming a robust tooth or a protruding lobule (fig. 17a) *Epomidozabrus*
- ▣ Basal margin of elytra progressively narrowed towards humeral angle (fig. 17b); no humeral tooth or at most a small one present 3
3. Side margin of pronotum normally with three setae (fig. 18a). Lateral bead of elytra sharp, cariniform *Euryzabrus*
- ▣ Side margin of pronotum without setae or, at most, with one seta in the anterior half (fig. 18b). Lateral bead of elytra convex, not cariniform 4
4. Body slender and dorsum flat, nebrioid-like aspect. Sides of pronotum sinuate before hind angles, which are sharp and slightly protruding outwards (fig. 18b); fore angles protruding towards eye. Species of the sierras de Gredos and Béjar *Platyzabrus*
- ▣ Species with the typical habitus stout and convex of the genus (fig. 1). Sides of pronotum not or briefly (*Z. angustatus*) sinuate before hind angle *Iberozabrus*

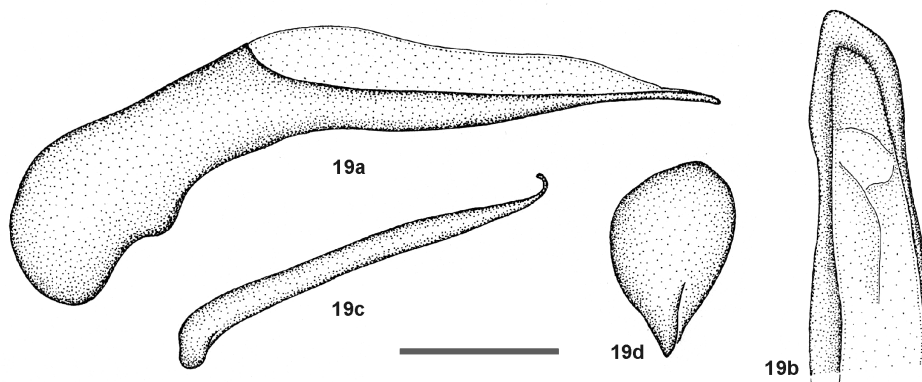


Fig. 19. Genitalia de *Zabrus tenebrioides* Goeze. (a) lóbulo medio en vista lateral, (b) ápice del pene, (c) parámero derecho, (d) parámero izquierdo.

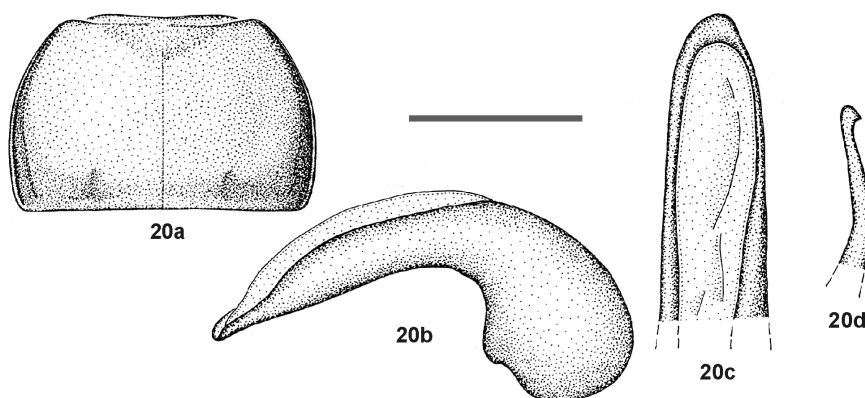


Fig. 20. *Z. ignavus* Csiki. (a) pronoto, (b) lóbulo medio en vista lateral, (c) ápice del pene, (d) parámero derecho.

La barra equivale a 2,75 mm (fig. 20a), 1,6 mm (fig. 19a-d) y 1 mm (fig. 20b-d).

Clave de especies y subespecies

Subgénero *Zabrus*

- 1. Ángulo posterior del pronoto brevemente redondeado. Impresión basal y transversal del pronoto superficial. Metaepisterna habitualmente con puntos netos. Esternitos abdominales con puntos laterales. Forma cilíndrica. Pene largo y casi recto (fig. 19). Ápice del pene oblicuamente truncado. Parámero derecho sin gancho en el ápice aunque acabado en curva larga *Z. tenebrioides*
- ▣ Ángulo posterior del pronoto obtuso pero no redondeado (fig. 20a). Impresión transversal y basal del pronoto bien visible. Metaepisterna lisa o vagamente punteada. Esternitos abdominales sin puntos en los lados pero arrugados. Pene con la curvatura ventral habitual. Ápice del pene corto y redondeado. Ápice del parámero derecho con un gancho corto (fig. 20d) *Z. ignavus*

Subgénero *Epomidozabrus*

- 1. Margen basal del élitro con una incisión nítida en el ángulo humeral en vista dorsal, que forma un gran diente. Pronoto estrechado en arco, especialmente en la mitad anterior; ángulo posterior obtuso (fig. 21a). Borde lateral del pronoto claramente engrosado hacia atrás. Ápice del pene redondeado; parámero derecho con un largo gancho en el ápice (fig. 21c) *Z. humeralis*
- ▣ Diente humeral visible pero el margen basal del élitro no tiene una incisión profunda en vista dorsal, cerca del hombro (fig. 17a). Pronoto con contorno rectangular o trapezoidal. Borde lateral del pronoto con el grosor normal cerca del ángulo posterior. Ápice del pene triangular, no redondeado (figs. 38d, 39d), ápice del parámero derecho obtuso, casi sin gancho 2
- 2. Canal lateral del élitro con una clara incisión cerca del ángulo humeral en vista ventral, diente humeral bien desarrollado. Pronoto con la mayor anchura en la mitad, más estrechado hacia adelante; ángulo posterior nítido aunque algo redondeado (fig. 22a) *Z. flavangulus*
- ▣ Canal lateral de los élitros sin incisión cerca del húmero en vista ventral, diente humeral menos robusto. Pronoto con contorno trapezoidal, lados casi rectos en la mitad posterior; ángulo posterior bien definido (fig. 22b) *Z. mateui*

Fig. 21. Pronoto y genitalia de *Zabrus humeralis* Uhag. (a) pronoto, (b) lóbulo medio el edeago, (c) parámero derecho, (d) ápice del lóbulo medio.

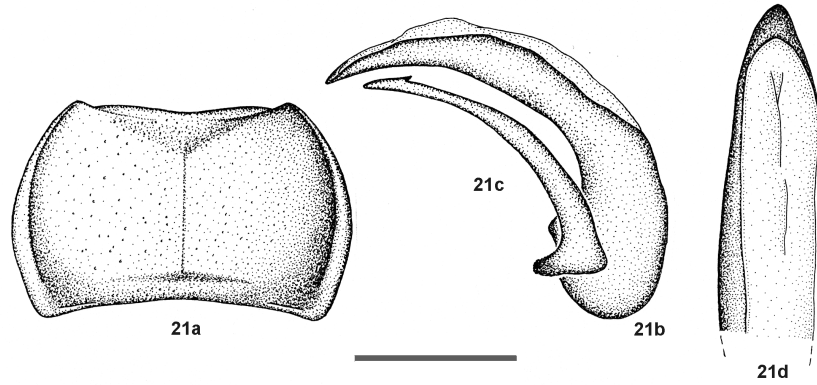
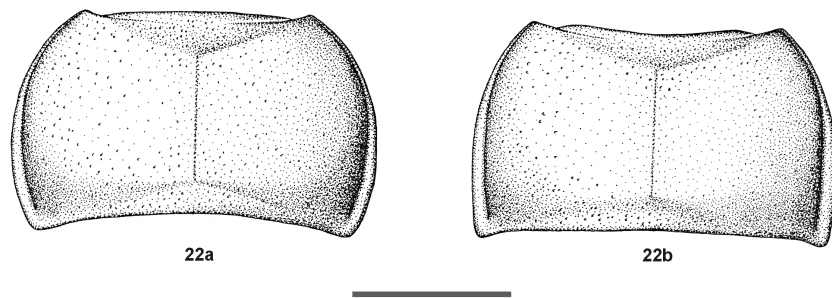


Fig. 22. Pronoto de *Z. flavangulus* Chev. (a) y *Z. mateui* Nov. (b).



La barra equivale a 2,75 mm (fig. 21a-c y fig. 22) y a 1 mm (fig. 21d).

Key to species and subspecies

Subgenus *Zabrus*

- 1. Hind angle of pronotum briefly rounded. Basal transverse impression of pronotum shallow. Metepisternae usually clearly punctate. Abdominal sternites laterally punctate. Cylindrical shape. Penis long and almost straight (fig. 19). Apex of penis obliquely truncate. Right paramere without hook at apex but largely curved *Z. tenebrioides*
- ▣ Hind angle of pronotum obtuse but not rounded (fig. 20a). Basal transverse impression of pronotum deep. Metepisternae smooth or barely punctate. Abdominal sternites laterally almost impunctate but creased. Penis normally bent ventrally. Apex of penis short, rounded. Apex of right paramere with a short hook (fig. 20d) *Z. ignavus*

Subgenus *Epomidozabrus*

- 1. Basal bead of elytra with a sharp incision at humeral angle in dorsal view, forming a large tooth. Sides of pronotum arcuate, especially in the anterior half; hind angles obtuse (fig. 21a). Lateral bead of pronotum markedly thick backwards. Apex of penis rounded; right paramere with a long hook at apex (fig. 21c) *Z. humeralis*
- ▣ Humeral tooth evident but without a sharp incision in the basal bead of elytra near the humeral angle in dorsal view (fig. 17a). Pronotum with rectangular or trapezoidal shape. Lateral bead of pronotum normally thick near hind angles. Apex of penis triangular, not rounded (figs. 38d, 39d), apex of right paramere obtusely or poorly hooked 2
- 2. Lateral margin of elytra with a clear incision near humeral angle in ventral view, humeral tooth well developed. Pronotum with greatest width at middle, more narrowed forwards; hind angles marked although somewhat obtusely rounded (fig. 22a) *Z. flavangulus*
- ▣ Lateral margin of elytra without incision near humeral angle in ventral view, humeral tooth less robust. Pronotum with trapezoidal shape, sides almost straight in the posterior half; hind angles well marked (fig. 22b) *Z. mateui*