

ARTIGO / ARTÍCULO / ARTICLE

Acerca de la presencia de *Clerus mutillarius mutillarius* Fabricius, 1775 en la Península Ibérica, estudio de una zona de contacto con *Clerus mutillarius africanus* Kocher, 1955 y reflexiones sobre su categoría taxonómica (Coleoptera: Cleridae).

José I. Recalde Irurzun¹, Antonio F. San Martín Moreno², Marta García-Granero³ & Ignacio Pérez-Moreno⁴

¹ c/ Andreszar, 21. E-31610 Villava (NAVARRA). e-mail: recalde.ji@ono.com

² Travesía Jesús Guridi, 3 - 4º Izda. E-31005 Pamplona (NAVARRA). e-mail: antoniofermin@terra.com

³ Departamento de Bioquímica y Genética, Universidad de Navarra. Irunlarrea, s/n. E-31080 Pamplona (NAVARRA). e-mail: mggranero@unav.es

⁴ Departamento de Agricultura y Alimentación. Universidad de La Rioja. E-26006 Logroño (LA RIOJA). e-mail: ignacio.perez@unirioja.es

Resumen: *Clerus mutillarius* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Cleridae) es una especie "bi-típica" que se distribuye por Europa central y meridional más el norte de África. Según los hallazgos y la interpretación más reciente es la subespecie *C. m. africanus* Kocher, 1955 la que habita la Península Ibérica. En el presente trabajo se deja constancia de que la subespecie nominal, *C. m. mutillarius* Fabricius, 1775, ocupa al menos una zona en el extremo septentrional peninsular: el norte de la región de Navarra. El estudio de la variabilidad cromática elitral de los *Clerus Geoffroy*, 1762 de varias localidades de La Rioja y Navarra apoya la existencia de una zona híbrida de contacto que atraviesa de este a oeste el norte de Navarra asociada a la frontera eurosiberiano-mediterránea. La bimodalidad cromática observada en localidades probablemente clinales, la coloración plausiblemente aposemática involucrada y la existencia de otros casos de especies vicariantes a uno y otro lado del ecotono asociado a dicha frontera, permiten plantear la hipótesis de que las diferencias entre *C. m. africanus* y *C. m. mutillarius* sean de índole específico.

Palabras clave: Coleoptera, Cleridae, *Clerus mutillarius*, *africanus*, Europa, Península Ibérica, subespecie, zona híbrida bimodal.

Abstract: On the occurrence of *Clerus mutillarius mutillarius* Fabricius, 1775 in the Iberian Peninsula, study of a contact zone with *Clerus mutillarius africanus* Kocher, 1955 and reflections on its taxonomic category (Coleoptera: Cleridae). *Clerus mutillarius* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Cleridae) is a "bi-typic" species distributed throughout central and southern Europe plus North Africa. Based on the most recent findings and interpretation, it is the subspecies *C. m. africanus* Kocher, 1955 the one occurring in the Iberian Peninsula. In this paper we bring to light the occurrence of the nominal subspecies *C. m. mutillarius* Fabricius, 1775 at least in a zone of the very north of that Peninsula: northern Navarre region. The study of the elytral chromatic variability of *Clerus Geoffroy*, 1762 individuals from several localities of La Rioja and Navarra supports the existence of a hybrid contact zone crossing east-west north Navarre, coupled to the Eurosiberian-Mediterranean boundary. The chromatic bimodality observed in some likely clinal localities, the very probably aposematic colour patterns involved and the existence of other examples of vicariant species-pairs on both sides of the ecotone associated to that boundary, arise the hypothesis of *C. m. africanus* and *C. m. mutillarius* to be true species.

Key words: Coleoptera, Cleridae, *Clerus mutillarius*, *africanus*, Europe, Iberian Peninsula, subspecies, bimodal hybrid zone.

Introducción

Pese a tratarse de un grupo no muy diversificado y con llamativa librea y/o dimensiones, los Cleridae ibéricos continúan aportando significativas novedades corológicas y faunísticas (ver por ejemplo: Bahillo de la Puebla et al., 2003; Recalde Irurzun & San Martín Moreno, 2004; Bahillo de la Puebla & López-Colón, 2011 o Brustel, 2014), existiendo aún géneros como *Korynetes* Herbst, 1792, *Opilo* Latreille, 1802 u *Opetiopalpus* Spinola, 1844 susceptibles de ver incrementado su conocimiento. Uno de los últimos avances en esta familia ha sido la identificación de la presencia de *Clerus mutillarius africanus* Kocher, 1955 en la Península (Bahillo de la Puebla et al., 2015) subespecie a la cual, según los autores del trabajo en cuestión, pertenecen los *C. mutillarius* Fabricius, 1775 del ámbito ibérico.

Clerus mutillarius es un insecto que se extiende por el Magreb y el centro y sur de Europa, alcanzando el oeste del mar Caspio en el extremo oriental de su rango de distribución (Löbl et al., 2007). Es un depredador de xilófilos preferentemente sobre diversas frondosas como *Quercus* y *Ulmus* (J.M. Salgado, com. pers.). En base a nuestra experiencia, resulta frecuente en formaciones abiertas y veteranas de *Quercus* acaso debido a la abundancia de ramas muertas y xilófilos de este tipo de formaciones. Sus hábitos diurnos (Molina Molina & Verdugo, 2012) lo hace, al igual que a otros cléridos, conspicuo a predadores que podrían actuar como agentes de selección de morfologías y comportamientos miméticos (Mawdsley, 1994). Según este autor nunca se ha llegado a demostrar de forma satisfactoria que no resulten comestibles para los depredadores por lo que, debido a la coincidencia de libreas, se asume que *C. mutillarius*, al igual que otras especies de la misma familia, imita la coloración aposemática de himenópteros mutílidos (Fig. 2a-c) (Mawdsley, 1994), cuyas hembras provocan dolorosas picaduras y que son modelos plausibles de mimetismo batesiano (Menier, 1985).

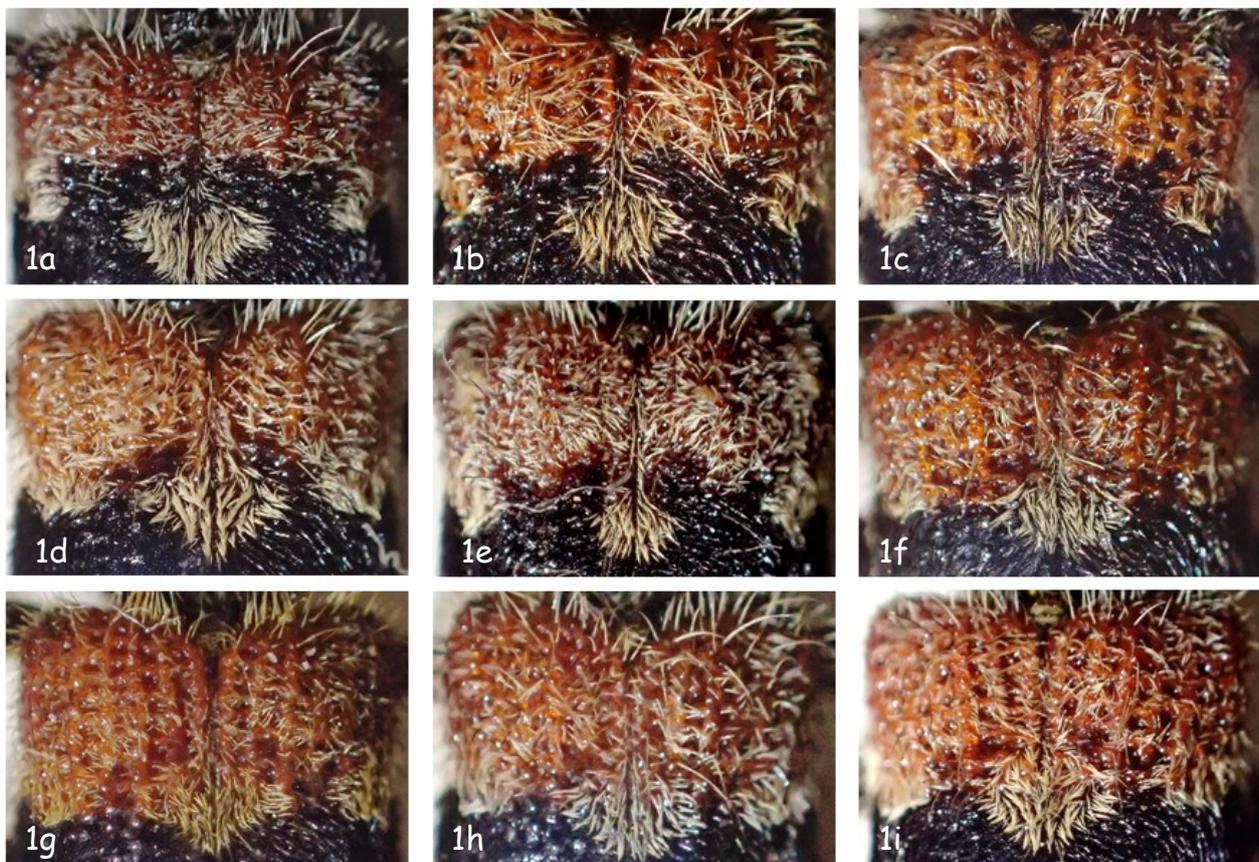


Fig. 1.- Diseños elitrales. *Clerus mutillarius mutillarius*: a.- Auritzberri-Espinal, b.- Irañeta, c.- Iriso. Ejemplos de libreas intermedias: d.- Zudaire, e.- Goñi. *Clerus mutillarius africanus*: f.- Iriso, g.- Garde, h.- Monjardín, i.- Zudaire.

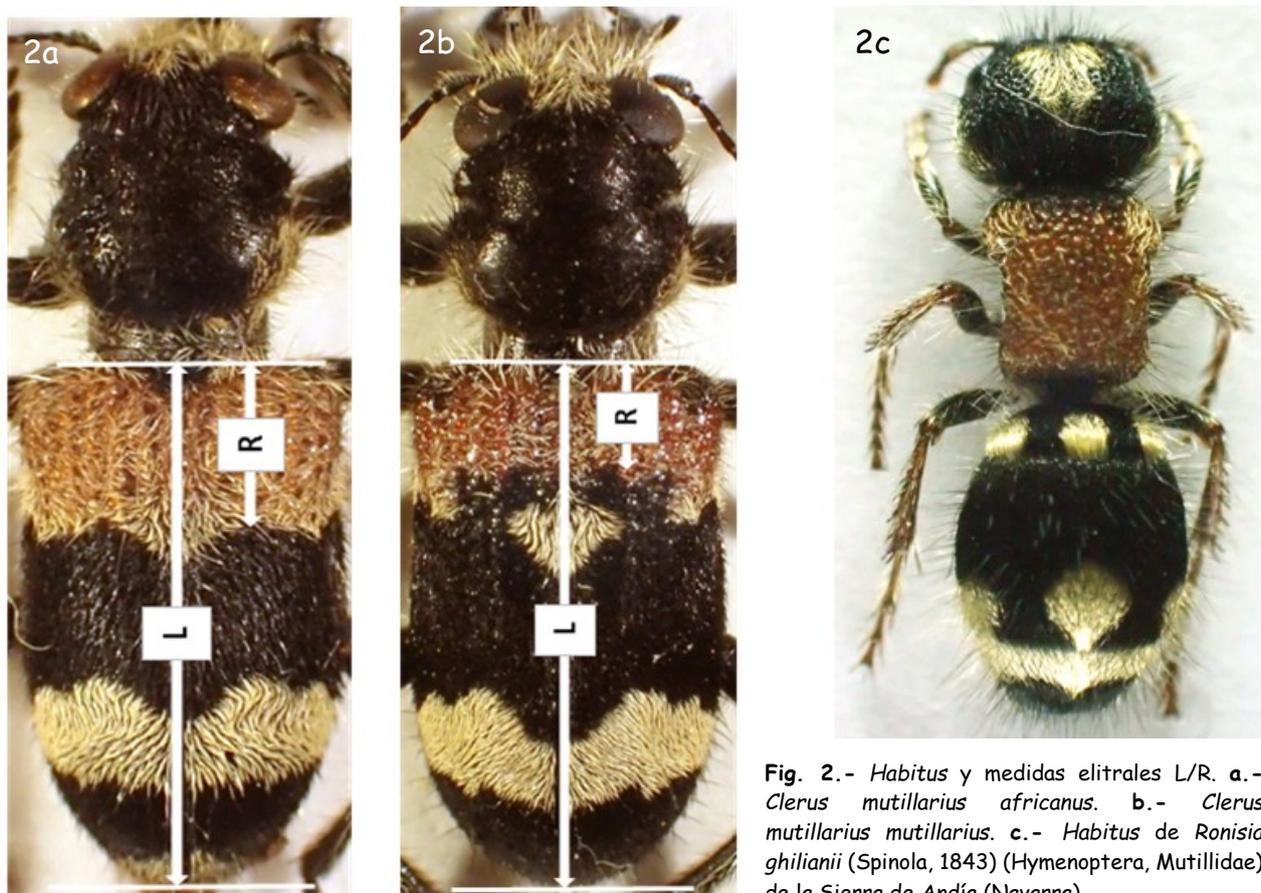


Fig. 2.- Habitus y medidas elitrales L/R. a.- *Clerus mutillarius africanus*. b.- *Clerus mutillarius mutillarius*. c.- Habitus de *Ronisia ghilianii* (Spinola, 1843) (Hymenoptera, Mutillidae) de la Sierra de Andía (Navarra).

La amplia banda roja de la base elitral de los ejemplares norteafricanos de *Clerus* Geoffroy, 1762 fue sin duda la causa de que éstos fueran inicialmente asignados a la especie *Clerus mutillaroides* Reitter, 1893 (ver, por ejemplo, Peyerimhoff, 1919; Kocher, 1955 y referencias allí citadas), clérido que habita áreas de Turquía, Azerbaiyán y Armenia (Löbl et al., 2007). Pero en 1954, Kocher pone de manifiesto diferencias entre los individuos caucásicos y magrebíes que considera de índole específico y asigna estos últimos a la especie *C. mutillarius*. Esto no dio el tema por finalizado ya que pocos meses más tarde, sabedor de las diferencias existentes entre individuos europeos y magrebíes de *C. mutillarius*, este autor describe la subespecie *C. m. africanus* caracterizada (entre otras diferencias) por la banda roja de la base elitral mayor que en *C. m. mutillarius*, y menor que en *C. mutillaroides* (Kocher, 1955). En 2015, Bahillo de la Puebla et al. amplían el área de distribución de esta subespecie al conjunto de la Península Ibérica.

Tras la publicación de esta notable aportación faunística y corológica examinamos los *C. mutillarius* de Navarra y La Rioja presentes en nuestras colecciones. Al hacerlo, se hizo evidente la presencia de individuos asignables a la subespecie *C. m. africanus* (Fig. 1f-i), pero también la de no pocos ejemplares, al menos a priori, más compatibles con las formas cromáticas de la subespecie nominal (Fig. 1a-c). A la vista de lo anterior, resultó procedente plantear la hipótesis de la presencia de *Clerus mutillarius mutillarius* en el ámbito navarro-riojano y, por tanto, en el ibérico. Este trabajo es el resultado de la investigación de dicha hipótesis.

Material y métodos

Habida cuenta de su condición subespecífica, para demostrar la presencia ibérica de *Clerus mutillarius mutillarius* Fabricius, 1775 es necesario tener en cuenta:

- i) Aspectos geográficos: la subespecie ocupa un área geográfica definida.
- ii) Aspectos estadísticos relacionados con su diagnosticabilidad: en la zona ocupada por una subespecie, la mayor parte de los individuos tienen la morfología que la caracteriza y que a su vez es muy rara o ausente en las otras subespecies (Patten, 2015).

Por fortuna, los muestreos sistemáticos realizados por los autores de este trabajo sobre coleópteros saproxílicos de Navarra y La Rioja han permitido disponer de bastante material de *Clerus* con varias localidades bien representadas en número de individuos. Esto hace que resulte factible un análisis que incluya aspectos poblacionales y geográficos.

Procedencia del material estudiado

Las comunidades autónomas uniprovinciales de Navarra y La Rioja se sitúan en el centro de la España septentrional. Desde el norte, el conjunto de este territorio parte de los aledaños del mar Cantábrico y los Pirineos, áreas de vegetación eurosiberiana. El centro de Navarra está ya dentro de las influencias mediterráneas aunque su clima es bastante húmedo. Más al sur, Navarra y La Rioja comparten la aridez de las zonas mesomediterráneas del valle medio del río Ebro, pero poco después el relieve se complica dando paso a las montañas del Sistema Ibérico septentrional, de clima más frío y húmedo en las sierras occidentales que en las orientales. Por tanto, el conjunto de estas dos provincias abarca un amplio abanico de ambientes e influencias bioclimáticas.

El material estudiado (Tabla 1) procede de 15 localidades (atlánticas, subatlánticas, pirenaicas, submediterráneas, supramediterráneas y mesomediterráneas) de Navarra y La Rioja y se encuentra repartido entre las colecciones particulares de los autores y la colección de la Universidad de La Rioja. En tres casos, localidades próximas se han reunido en un único grupo de datos con fines de simplificación gráfica y/o analítica (Garralda-Olaldea = Garralda; Basaula-Zudaire = Zudaire y Sarriés-Garde-Burgui = Burgui).

Algunos individuos se capturaron manualmente tras observación directa, pero la mayor parte procede de recolecciones mediante sistemas de trampa de interceptación del vuelo o multiembudo, utilizados durante el censo de la fauna de coleópteros saproxílicos de diversas masas forestales.

Separación de las subespecies

Kocher (1955) y posteriormente Bahillo de la Puebla et al. (2015) detallan los criterios definidos para la separación de las dos subespecies de *C. mutillarius*:

En la subespecie nominal, la banda rojiza supondría entre un 20% (1/5) y un 25% (1/4) de la longitud elitral, existiendo además una mancha humeral negra bien desarrollada y una banda negra situada delante y alrededor de las manchas blancas del tercio basal elitral que pueden ser estrechas, pero continuas (este carácter no es evidente a nuestro entender).

La subespecie *africanus* se caracteriza porque la banda rojiza basal supone entre el 25% (1/4) y el 33% (1/3) de la longitud elitral, la mancha humeral negra no existe o se limita a un débil oscurecimiento y el color negro de la zona central elitral no rebasa las manchas de pilosidad blanca, aunque en ocasiones esta zona puede presentar cierto oscurecimiento y las tres manchas blancas aparecen separadas.

Por tanto, una "transición" de *C. m. africanus* a *C. m. mutillarius* puede describirse como la progresión de la banda negra central en dirección a la base del élitro, que acaba envolviendo a las tres manchas de pilosidad blanquecina, mientras tiene lugar, simultáneamente, el oscurecimiento de la zona humeral.

Medidas elitrales

Las medidas elitrales se efectuaron mediante un microscopio estéreooscópico Olympus SZ61 provisto de un ocular micrométrico. La medición de dimensión relativa de banda roja basal se efectuó

siguiendo el criterio descrito por Bahillo *et al.* (2015), registrándose el ratio "Longitud total elitral" / "Longitud mínima de la banda roja basal" (E/R), conforme a lo indicado por estos mismos autores (Figs. 2a y 2b).

Métodos estadísticos

Todos los análisis estadísticos se efectuaron con el software *Stata 12.1*. Las variables cuantitativas se presentan como media, desviación típica, mínimo, máximo y cuartiles, y mediante histogramas y gráficos de violín (Hintze & Nelson, 1998). La unimodalidad o multimodalidad se verificó mediante el *dip test* de Hartigan & Hartigan (1985). El ajuste a un modelo de mezcla de dos distribuciones normales se estudió en base a Holzmann & Vollmer (2008) que viene caracterizado por 5 parámetros (las dos medias, las dos desviaciones típicas y la fracción de sujetos en la primera distribución). Para ello se usó el código para *Stata fmm* (Deb, 2012). Para comparar la media de las localidades se utilizó un ANOVA de un criterio, seguido del test de comparaciones múltiples de Tukey.

Resultados

Ratio Longitud total elitral / Longitud mínima de la banda roja basal (E/R)

Se han estudiado y medido un total de 135 individuos de *C. mutillarius* de las mencionadas 15 localidades (Tabla 1).

Localidad	Prov	N	Media	DT	CV%	Min	Q1	Me	Q3	Max	Arbolado Dominante	P. bioclimático
Irañeta	NA	42	5,05	0,511	10,1	3,85	4,71	5,05	5,31	6,5	Q. humilis	Subatlánt.
Iriso	NA	30	4,38	0,724	16,5	3,12	3,73	4,53	4,92	5,45	Q. x cerrioides/Q. cf faginea	Submediterr.
Valdorba	NA	13	3,99	0,668	16,8	3,05	3,35	4,21	4,54	4,85	Q. cf faginea	Supramediterr.
Villarroya	LR	15	3,35	0,296	8,8	2,81	3,19	3,39	3,59	3,90	Q. ilex	Mesomediterr.
Burgui	NA	12	3,44	0,312	9,1	3,00	3,25	3,42	3,62	4,11	Q. cf humilis	Submediterr.
Almarza de Cameros	LR	1	3,75	---	---	---	---	3,44	---	---	Q. pyrenaica	Supramediterr.
Auritzberri/Espinal	NA	2	5,52	0,027	0,5	5,50	---	3,75	---	5,54	Q. robur	Atlántico
Bértiz	NA	1	4,60	---	---	---	---	5,52	---	---	Q. robur	Atlántico
Goñi	NA	1	3,90	---	---	---	---	4,60	---	---	Q. humilis	Submediterr.
Isaba	NA	1	4,50	---	---	---	---	3,90	---	---	F. sylvatica/P. sylvestris	Eurosib./Subalp.
Garralda	NA	6	3,79	0,896	23,6	3,11	3,17	3,44	4,14	5,46	F. sylvatica/Q. petraea	Atlántico
Olondritz	NA	1	4,36	---	---	---	---	3,79	---	---	Q. cf humilis	Submediterr.
Villamayor de Monjardín	NA	1	3,44	---	---	---	---	4,36	---	---	Q. cf faginea	Supramediterr.
Villoslada en Cameros	LR	1	3,45	---	---	---	---	3,44	---	---	Q. pyrenaica/F. sylvatica	Supramediterr.
Zudaire	NA	8	3,88	0,629	16,2	3,40	3,41	3,66	4,13	5,23	Q. ilex/Q. cf faginea	sub/supramedit.
TOTAL	NA/LR	135	4,29	0,845	19,7	2,81	3,45	4,46	5,00	6,50	---	---
Total 1	NA/LR	55	3,41	0,260	7,6	2,81	3,22	3,40	3,59	3,90	---	---
Total 2	NA/LR	80	4,90	0,494	10,1	4,10	4,52	4,86	5,23	6,50	---	---
Iriso 1	NA	9	3,43	0,249	7,3	3,12	3,22	3,33	3,71	3,73	Q. x cerrioides/Q. cf faginea	Submediterr.
Iriso 2	NA	21	4,79	0,396	8,3	4,10	4,47	4,69	5,00	5,45	Q. x cerrioides/Q. cf faginea	Submediterr.
Valdorba 1	NA	6	3,35	0,298	8,9	3,05	3,09	3,29	3,53	3,83	Q. cf faginea	Supramediterr.
Valdorba 2	NA	7	4,54	0,228	5,0	4,21	4,31	4,54	4,77	4,85	Q. cf faginea	Supramediterr.

Tabla 1. - Estadísticos básicos del valor E/R, especies arbóreas dominantes y piso bioclimático de las localidades de procedencia del material estudiado y sub-grupos definidos en dos localidades bimodales según un punto de corte E/R = 4. **NA:** Navarra; **LR** = La Rioja. **N:** número de individuos. **DT:** Desviación típica. **CV:** Coeficiente de variación. **Q1** y **Q3:** cuartiles. **Me:** Mediana.

En la Figura 3 se representan el histograma de los valores de E/R del conjunto de los individuos examinados junto con una estimación de su densidad kernel. El gráfico sugiere claramente que los datos se distribuyen de forma bimodal, con la antimoda situada aproximadamente en el valor 4. Un *dip test* (Hartigan & Hartigan, 1985) permite rechazar la hipótesis de unimodalidad ($P < 0,001^{**}$). Al examinar el gráfico de densidad kernel, parece obvio que la bimodalidad proviene de la mezcla de dos distribuciones normales ("*mixture model*"). En la Tabla 2 se presenta el resultado de ajustar este modelo a los datos, junto con el Test LR de razón de verosimilitud (Holzmann & Vollmer, 2008). Los resultados son compatibles con una mezcla de dos distribuciones normales ($P < 0,001^{**}$) y claramente diferenciadas (D de Holzmann > 2). Por lo tanto, estamos en condiciones de asumir que el conjunto de los individuos de *C. mutillarius* estudiados en el presente trabajo proviene de dos poblaciones normales mezcladas pero diferenciadas, al menos, en lo referente a la extensión relativa de la banda rojiza basal elitral.

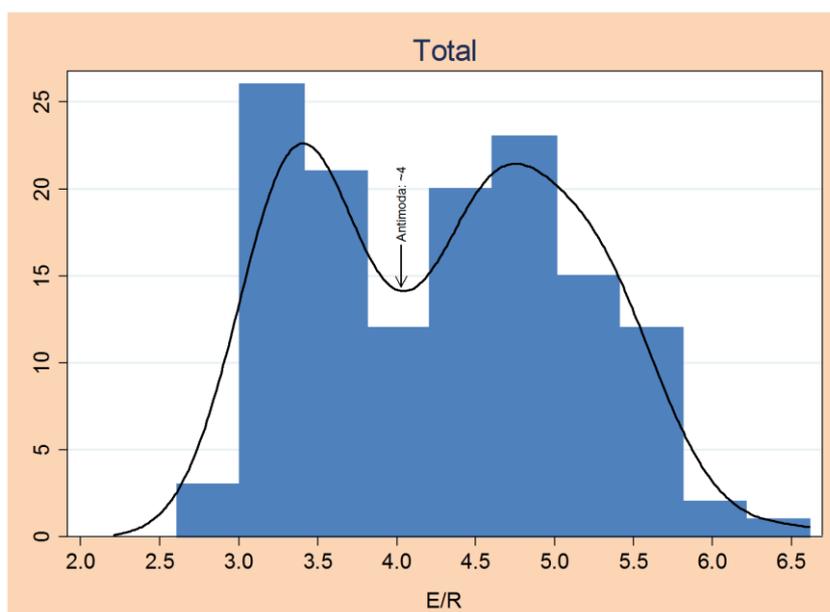


Figura 3. - Histograma de ratios E/R del total de individuos estudiados. Densidad kernel y posición de la antimoda. Los rangos de cada clase son: 2,61-3,00; 3,01-3,40; 3,41-3,80; 3,81-4,20; 4-21-4,60; 4,61-5,00; 5,01-5,40; 5,41-5,80; 5,81-6,20 y 6,21-6,60.

Estas dos distribuciones (Tabla 2) vienen definidas por las siguientes medias y desviaciones típicas poblacionales: $3,37 \pm 0,240$ y $4,82 \pm 0,560$ es decir, un 30 y un 21% respectivamente, de extensión media de la zona basal rojiza. Tanto estos valores como los de las clases modales del histograma de la Fig. 3 son coherentes con los rangos definidos por Kocher (1955) para las subespecies *C. m. africanus* y *C. m. mutillarius*.

	Componente #1			Componente #2			D de Holzmann	gl=5 LL(bimodal)	gl=2 LL(unimodal)	Test LR Chi ² (3 gl)	Sig.
	μ	σ	π	μ	σ	π					
Total	3,372	0,240	0,366	4,825	0,560	0,634	3,96	-146,92	-168,40	42,95	<0.001
Iriso	3,430	0,241	0,293	4,776	0,404	0,707	4,31	-27,56	-32,39	9,67	0,022
Valdorba	3,345	0,273	0,460	4,537	0,216	0,540	4,90	-8,66	-12,68	8,04	0,045

Tabla 2. - Ajuste a una mezcla de dos distribuciones normales, en el total de los datos y en las dos localidades que presentan mayores evidencias de bimodalidad (Iriso y Valdorba).

Las cinco primeras localidades de procedencia del material de *Clerus mutillarius* (Tabla 1) están representadas por un número superior a 10 individuos y son susceptibles de ser analizadas individualmente. En la Fig. 4a-e se representan los histogramas del valor E/R de los individuos de estas cinco localidades y su ubicación dentro del histograma total:

- En la localidad de Villarroya (Fig. 4a y Tabla 1) los valores se concentran en la zona baja de la abscisa (E/R entre 2,81 y 3,90, lo que supone una extensión de la zona rojiza basal elitral entre el 26 y el 36%, con un valor medio del 30% y un coeficiente de variación del ratio E/R del 8,8%). Esta población sería asignable a *C. m. africanus*.
- El histograma de la localidad de Burgui (Fig. 4b) es muy similar al anterior, con una extensión de la zona rojiza que supone entre el 24 y el 33% y una media del 29%, por lo que se sitúa también dentro de los rangos de *C. m. africanus*. El coeficiente de variación del valor E/R es del 9,1%, próximo también al de la localidad de Villarroya (Tabla 1).
- El histograma de Irañeta (Fig. 4c) muestra otra distribución netamente unimodal pero localizada en la zona alta de la abscisa (E/R entre 4,20 y 6,50, que supone una extensión de la zona rojiza basal elitral entre el 15 y el 24%, más un valor excéntrico del 26%). La media se sitúa en el 20% y el Coeficiente de Variación en el 10,1% (Tabla 1). Con la única duda del individuo excéntrico, esta población cae claramente dentro de los rangos de la subespecie *C. m. mutillarius*.
- Las localidades de Iriso y Valdorba ponen de manifiesto casuísticas diferentes a las anteriores. Los Coeficientes de Variación (Tabla 1) son netamente superiores (16,5 y 16,8% respectivamente). El ratio E/R oscila entre valores del 3,12 (32% zona rojiza) y 5,45 (18% zona rojiza) en el caso de Iriso, y entre el 3,05 (33% zona rojiza) y el 4,84 (21% zona rojiza) en el caso de Valdorba. Los histogramas de estas localidades (Fig. 4d-e) sugieren distribuciones bimodales con las dos frecuencias máximas de E/R situadas en valores propios de *C. m. africanus* y de *C. m. mutillarius*.

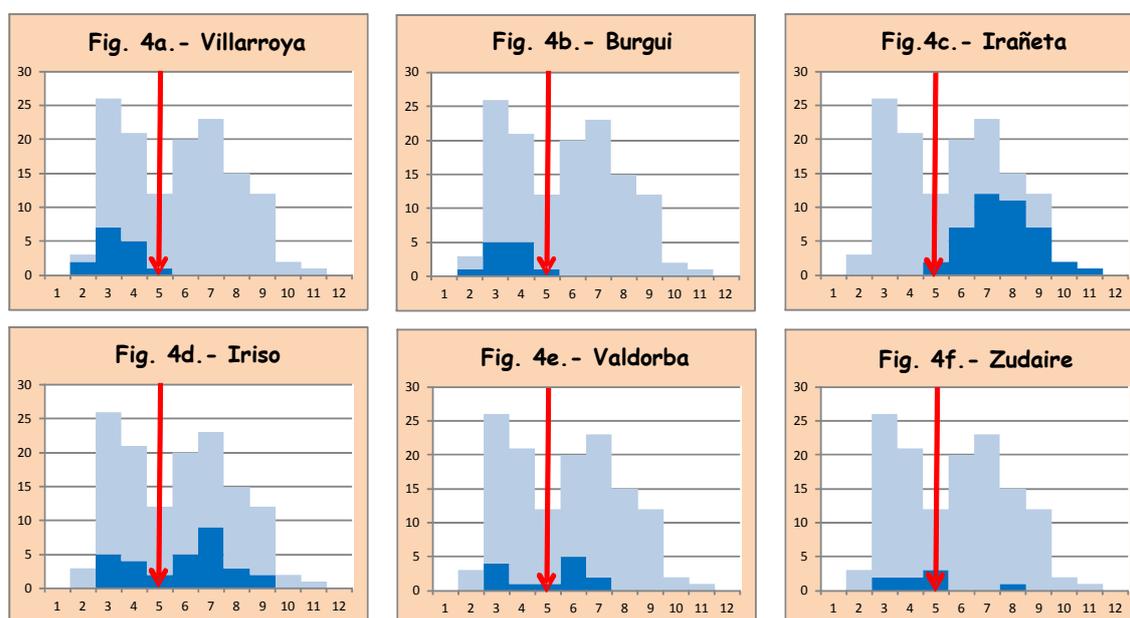


Fig. 4a-f.- Ubicación del ratio E/R de las principales localidades analizadas dentro del histograma general. Los rangos de los valores de cada clase son: 2: 2,61-3,00; 3: 3,01-3,40; 4: 3,41-3,80; 5: 3,81-4,20; 6: 4,21-4,60; 7: 4,61-5,00; 8: 5,01-5,40; 9: 5,41-5,80; 10: 5,81-6,20 y 11: 6,21-6,60.

Dado que las estimaciones de densidad de Kernel son especialmente adecuadas para la detección de bimodalidad (Silverman, 1981), en la Fig. 5 se han representado los diagramas de violín (Kernel gaussiano con anchura de banda 0,22) de los valores E/R de la población total y de las localidades con más de 10 datos. Estos diagramas llevan integrados los diagramas de caja (*box-plot*) de cada distribución. En el gráfico se hace evidente la bimodalidad del conjunto de los datos, así como la de las

localidades de Iriso y Valdorba, y cómo éstas se estrangulan en la zona próxima a $E/R = 4$, valor totalmente concordante con el 25% de zona basal elitral rojiza definida en el trabajo de Kocher (1955) y con la antimoda definida por el análisis de densidad de Kernel del conjunto de los datos (Fig. 3). Las bandas grises corresponden con el intervalo de confianza para la media poblacional de cada componente, de acuerdo al modelo ajustado presentado en la Tabla 2. Puede comprobarse cómo las distribuciones de las distintas localidades presentan máximos de densidad cerca o dentro de dichas bandas de confianza, tanto en el caso de las localidades con distribución unimodal (un máximo absoluto) como en las dos claramente bimodales (con dos máximos relativos).

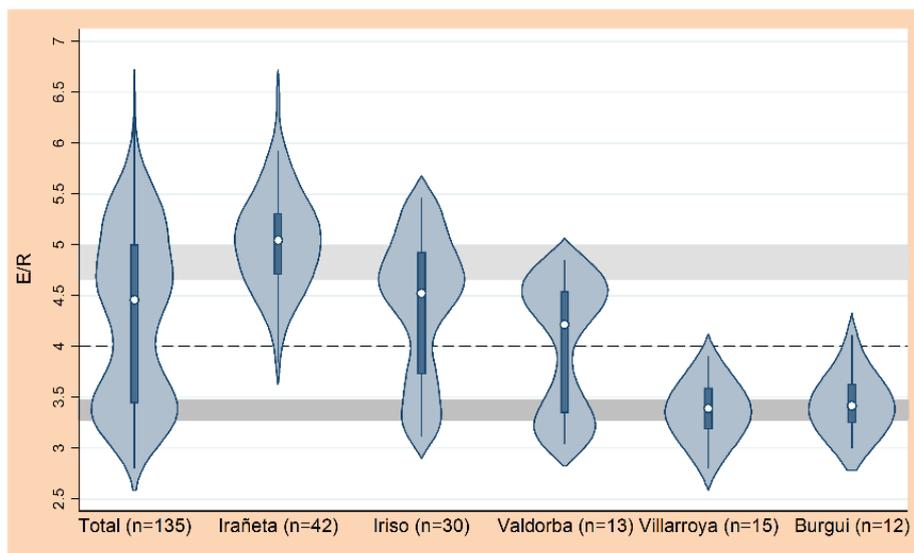


Fig. 5.- Diagramas de violín para el ratio E/R de la totalidad de los individuos estudiados y de las localidades representadas por más de 10 ejemplares.

Al realizar el Test LR de Razón de Verosimilitud a los valores del ratio E/R de Iriso y Valdorba (Tabla 2) se observa que es también significativo (Iriso $p = 0,022^*$ y Valdorba $p = 0,045^*$). Además el estadístico D de Holzmann arroja valores superiores a 4, indicativo de sub-distribuciones bien separadas. En base a ello y estableciendo $E/R = 4$ como punto de corte se han definido las sub-localidades Iriso 1 e Iriso 2 a partir de los valores de Iriso, y Valdorba 1 y Valdorba 2 a partir de los de Valdorba (Tabla 1).

Con el conjunto de distribuciones y sub-distribuciones unimodales de las cinco localidades (Tabla 1) se ha realizado un test ANOVA de 1 criterio que pone de manifiesto diferencias significativas entre las distribuciones ($F = 63,50$, $p < 0,001^{**}$; normalidad residual Shapiro-Wilk: $p = 0,323$). Los resultados de las subsecuentes comparaciones múltiples por parejas (Test de Tukey) se presentan en la Tabla 3.

	Iriso 1	Iriso 2	Valdorba 1	Valdorba 2	Villarroya	Burgui
Irañeta	<0,001 **	0,219 NS	<0,001 **	0,043 *	<0,001 **	<0,001 **
Iriso 1	X	<0,001 **	1 NS	<0,001 **	0,999 NS	1 NS
Iriso 2	X	X	<0,001 **	0,797 NS	<0,001 **	<0,001 **
Valdorba 1	X	X	X	<0,001 **	1 NS	0,999 NS
Valdorba 2	X	X	X	X	<0,001 **	<0,001 **
Villarroya	X	X	X	X	X	0,998 NS

Tabla 3.- Comparación múltiple de Tukey de las localidades y sub-localidades unimodales.

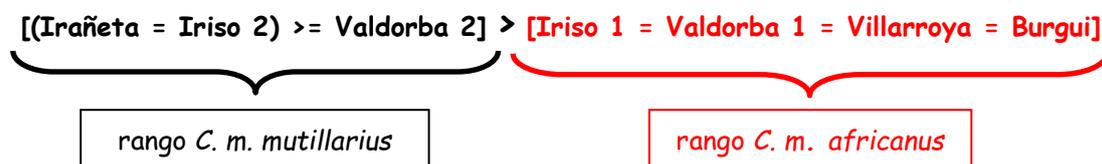
La localidad unimodal de Irañeta ($E/R = 5,05 \pm 0,51$), asignable a la subespecie nominal, es significativamente diferente de las de Villarroya ($E/R = 3,35 \pm 0,30$) y Burgui ($E/R = 3,44 \pm 0,31$), ambas dentro de los rangos de *africanus*.

La sub-distribución Iriso 2 ($E/R = 4,79 \pm 0,40$) no difiere significativamente de Irañeta y tampoco de Valdorba 2 ($E/R = 4,54 \pm 0,23$) y cae, al igual que aquellas, dentro de los valores propios de la subespecie nominal.

Aunque sin gran significación ($p = 0,043^*$), Valdorba 2 es detectada como diferente respecto de Irañeta. Esta diferencia es interpretable en base al probable mestizaje y/o flujo genético entre los taxones en las zonas de transición o de coexistencia entre *C. m. africanus* y *C. m. mutillarius*.

Las localidades de Burgui y Villarroya no son diferentes entre sí, pero tampoco difieren de las sub-distribuciones Iriso 1 ($E/R = 3,43 \pm 0,25$) y Valdorba 1 ($E/R = 3,35 \pm 0,30$), cayendo todas ellas dentro de los rangos de E/R del taxon *C. m. africanus*.

En resumen, y referente al valor del ratio E/R:



Combinación de los caracteres Mancha Humeral y Ratio E/R

En la Fig. 6 se representan las composiciones porcentuales en lo referente a las tipologías de la mancha humeral de los individuos con un valor E/R mayor y menor que 4 (detalles en el pie de figura). En las poblaciones estudiadas por lo general se cumple que los individuos con $E/R < 4$ carecen de mancha negra humeral o ésta aparece muy débilmente desarrollada, mientras que el grupo de individuos con $E/R > 4$ posee dicha mancha. No obstante, al menos entre los ejemplares estudiados en este trabajo, existen excepciones en ambos casos (Figs. 7a-7c, 8). Las diferencias en este carácter probablemente son menos acusadas en poblaciones fronterizas entre los taxones *C. m. mutillarius* y *C. m. africanus*, como la mayoría de las aquí estudiadas, que en poblaciones alejadas de zonas de contacto, transición y/o mixis.

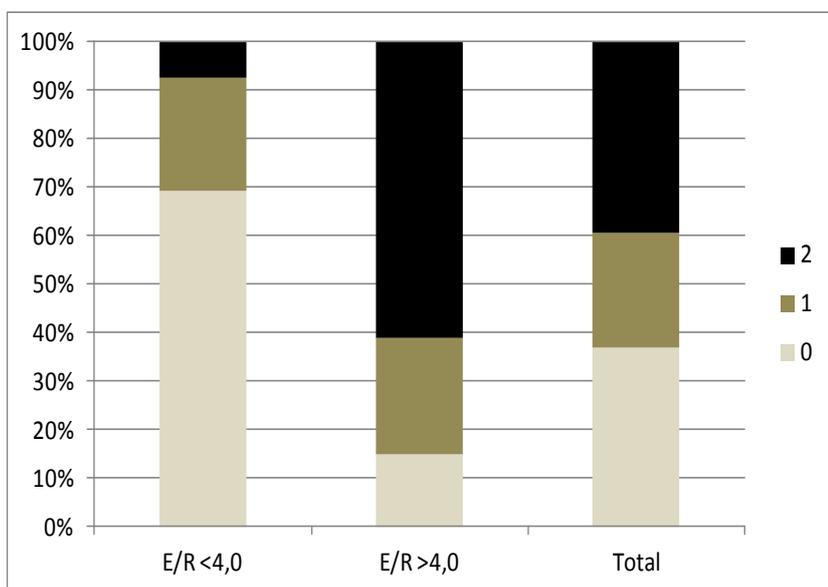


Fig. 6.- Porcentaje de ejemplares sin mancha humeral (0), débil (1) o marcada (2) en los individuos con ratio E/R <4, E/R>4 y en el conjunto de los individuos.

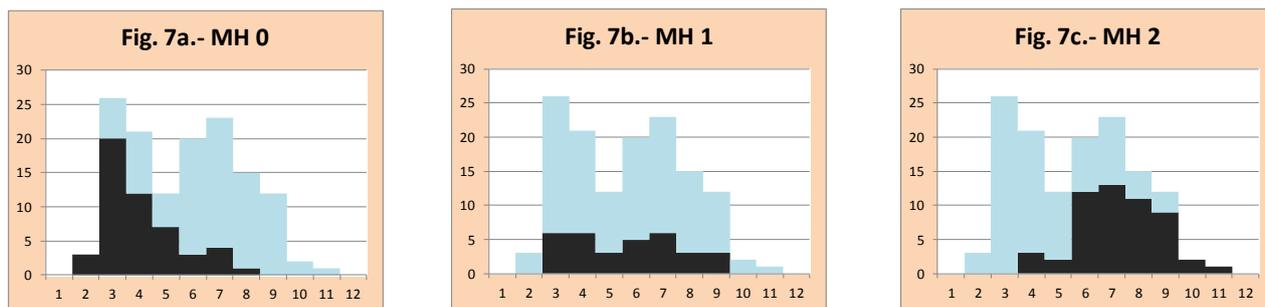


Fig. 7a-c.- Ubicación del ratio E/R en el histograma total en función de la tipología de mancha humeral: sin mancha humeral (MH=0), mancha humeral de intensidad intermedia (MH=1) y mancha humeral marcada (MH=2).

Para analizar este punto se han combinado las tres tipologías de mancha humeral con los dos grupos de ratio E/R obteniéndose seis grupos de individuos (Tabla 4). Atendiendo a las diferencias definidas por Kocher (1955) para las dos subespecies cabe agruparlos en tres categorías de librea:

- **Categoría M:** Los dos grupos de individuos con valor E/R>4 y desarrollo de mancha humeral (MH 1 y 2) presentan librea muy próxima o coincidente con la subespecie *C. m. mutillarius*.
- **Categoría A:** Los dos grupos con E/R<4 y sin desarrollo o con desarrollo incompleto de mancha humeral presentan librea muy próxima o coincidente con la subespecie *C. m. africanus*.
- **Categoría H:** Las restantes dos combinaciones, E/R<4 con gran desarrollo de mancha humeral (MH=2) y E/R>4 sin mancha humeral (MH=0), constituyen combinaciones anómalas que cabe suponer asociadas a la mixis entre las dos subespecies.

La abundancia relativa de cada una de las tres categorías de librea en las principales localidades analizadas se representa en la Fig. 8. En Villarroya no se han hallado individuos asignables a la categoría H y éstos son escasos en Burgui e Irañeta (8 y 10% respectivamente). En estas tres localidades una de las categorías A o M es muy predominante. En cambio tanto en las localidades de Valdorba como de Iriso las categorías A y M están bien representadas y ello se acompaña de una proporción significativa de individuos en la categoría H, que llegan a suponer el 23 y el 17% respectivamente.

MH/B roja	E/R < 4	E/R > 4
0	A	H
1	A	M
2	H	M

Tabla 4.- Delimitación de las categorías de librea. Detalles en el texto.

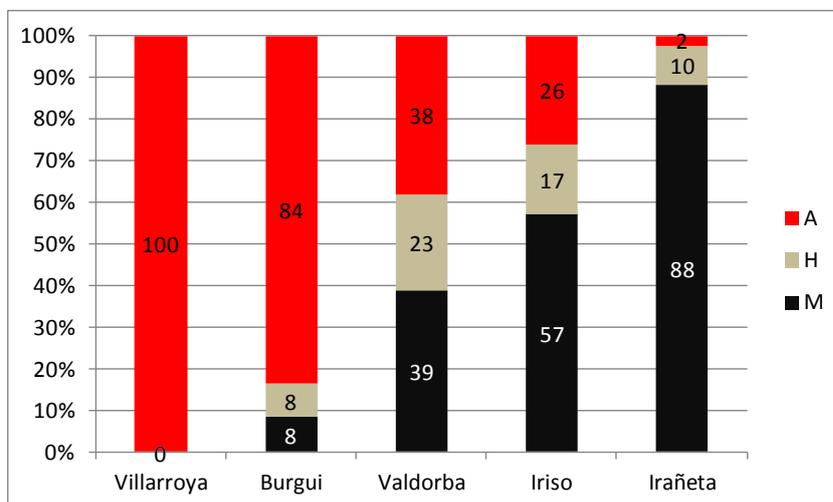


Fig. 8.- Porcentaje de cada una de las tres categorías de librea (A, M y H) en las cinco principales localidades estudiadas.

Análisis geográfico

En el mapa de la Fig. 9 se han insertado gráficos de las formas cromáticas halladas en las localidades navarro-riojanas de *C. mutillarius*. Las claves coloreadas y los recuentos se corresponden con las categorías de librea definidas en la Tabla 4. Varias localidades cuentan única o muy preferentemente con representantes exhibiendo libreas del taxon *mutillarius mutillarius* y se localizan en el extremo septentrional y el cuadrante noroccidental de Navarra, áreas de influencia bioclimática eurosiberiana. Las localidades con formas total o muy predominantemente asignables a *mutillarius africanus* se sitúan en La Rioja, sur de los valles de Roncal y Salazar y más al sur de las sierras de Urbasa y Lokiz. Entre estas dos grandes áreas asumimos la existencia de una zona de transición (Fig. 10) o contacto entre ambos taxones y donde las formas intermedias pueden ser más o menos frecuentes. Por otra parte, las bimodalidades observadas en las localidades de Valdorba e Iriso abren la puerta a interpretaciones diferentes de la mera mixis entre estos dos taxones en las zonas de contacto.

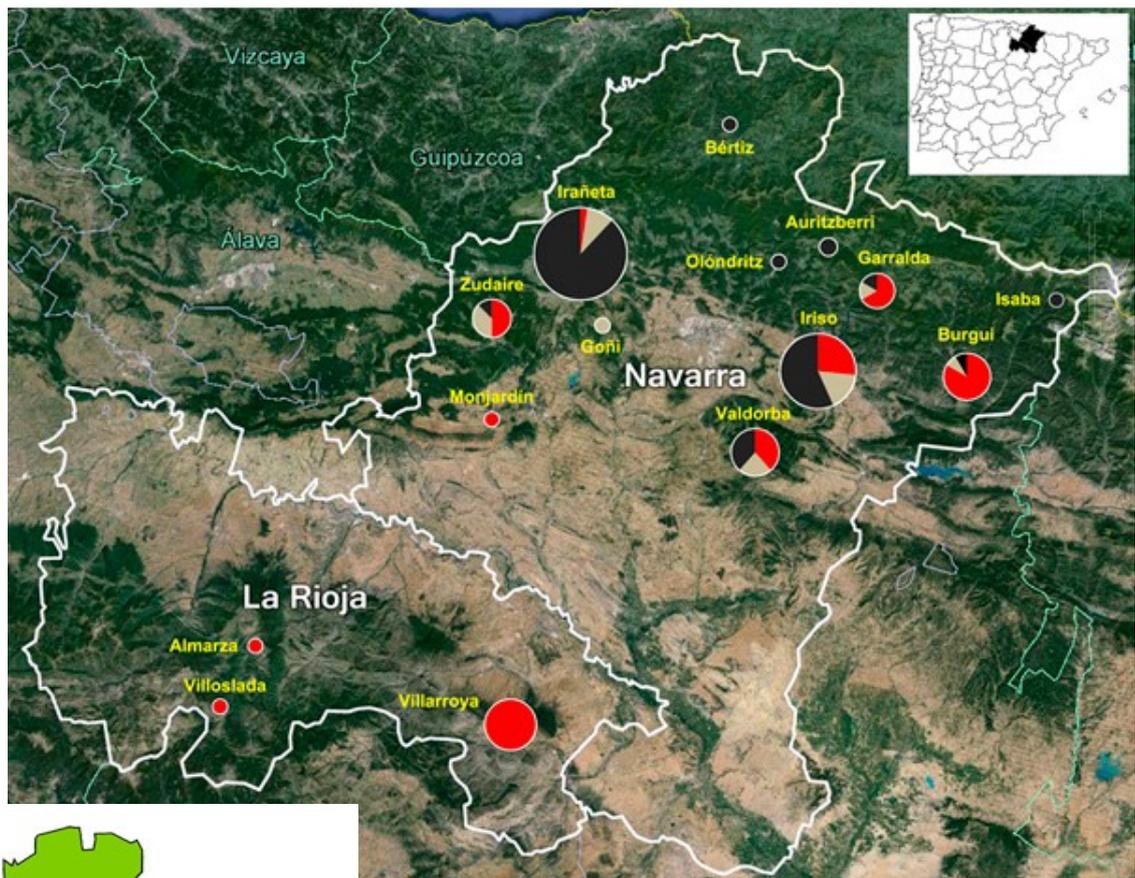


Fig. 9.- Porcentaje de las categorías de librea definidas en la Tabla 4 combinando el ratio E/R y el desarrollo de la mancha humeral, en las localidades estudiadas. En color rojo las libreas asimilables a la subespecie *africanus*, en color negro las libreas asimilables a la subespecie *mutillarius* y en color gris libreas anómalas ($E/R < 4$ con $MH=2$; $E/R > 4$ con $MH=0$).

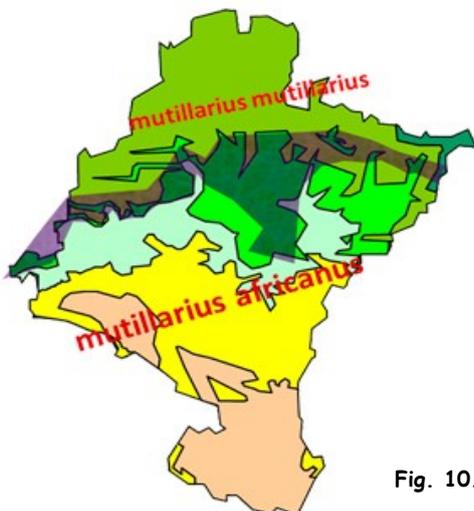


Fig. 10.- Estimación de la zona de contacto *africanus/mutillarius* en Navarra.

Discusión

Respecto del trabajo de Bahillo de la Puebla et al. (2015) la presente aportación incorpora dos observaciones relevantes basadas en el análisis de caracteres cromáticos de poblaciones locales concretas de *Clerus* ibéricos:

- 1) Una población (Irañeta) de *Clerus mutillarius mutillarius* en el noroeste de Navarra.
- 2) Dos poblaciones netamente bimodales (Valdorba e Iriso) de *Clerus mutillarius* con notables proporciones de individuos exhibiendo libreas asignables a las dos subespecies.

La hipótesis inicial de este trabajo (¿está presente en la Península Ibérica *Clerus mutillarius mutillarius*?) puede quedar directamente demostrada con los datos aportados sobre la localidad de Irañeta, la gran mayoría de cuyos individuos caen dentro de los rangos de ratio E/R y mancha humeral definidos para esa subespecie (Figs. 4c y 8). No obstante, hay otros datos y hallazgos estadísticos y geográficos que apoyan o corroboran esta hipótesis:

- la bimodalidad, el valor de la antimoda y el rango de valores E/R (Fig. 3) del conjunto de los individuos.
- las significativas diferencias (ANOVA) existentes entre poblaciones y sub-poblaciones en valores E/R (Tabla 3).
- las libreas de individuos de varias localidades del extremo septentrional y noroccidental de Navarra, compatibles con una zona habitada por la subespecie nominal (Figs. 1a-b, 8 y 9).
- la existencia de poblaciones bimodales en el centro de Navarra sugiriendo una "zona híbrida" (Figs. 4d-f, 5, 8 y 9).
- la bimodalidad en la intensidad de la mancha humeral (Fig. 6).

La existencia de una zona *mutillarius* y otra zona *africanus* en el área estudiada debe implicar el contacto entre ambas. Los datos estudiados sugieren que se trata de una franja próxima al ecotono eurosiberiano-mediterráneo del tercio septentrional de Navarra (Figs. 9 y 10).

Esta idea resulta reforzada por la existencia de otros ejemplos dentro del territorio navarro de coleópteros vicariantes y parapátricos a un lado y otro de la frontera fitogeográfica eurosiberiano-mediterránea (por ejemplo, *Clytra espanoli* Daccordi & Petitpierre, 1977/*Clytra laeviuscula* (Ratzeburg, 1837) (Recalde et al., 2001; Debreuil, 2006) o *Cetonia aurata* (Linnaeus, 1758)/*Cetonia aurataeformis* (Curti, 1913) (San Martín et al., 2001). Destacar que todos los integrantes de estas dos parejas de vicariantes poseen la categoría de especie.

La bimodalidad del valor de la extensión de la franja roja elitral de las localidades de Iriso (Fig. 4d) y Valdorba (Fig. 4e), y probablemente también Zudaire (Fig. 4f), así como su espectro de categorías de librea (Fig. 8), corroboran la existencia de la zona de contacto entre *mutillarius* y *africanus* y sugieren la posibilidad de que, al menos en algunas de las localidades de contacto, ésta tiene lugar como "zona híbrida bimodal".

Por otra parte, y entre otros datos, los valores relativamente bajos del ratio E/R de Valdorva 1 (Fig. 5), la existencia de excepciones en lo referente a la mancha humeral (presencia en algunos individuos de $E/R < 4$ y ausencia en otros de $E/R > 4$: Fig. 7a, c y Tabla 4), el espectro de categorías de librea en localidades de la zona de contacto (Fig. 8) y la menor tendencia de los individuos de los rangos bajos de E/R asignables a *mutillarius* a desarrollar mancha humeral intensa junto con la mayor de los altos de *africanus* a desarrollarla, sugieren la existencia de mestizaje y flujo génico entre ambos insectos en las zonas de contacto o transición.

La bimodalidad cromática observada en algunas localidades de la zona híbrida sugiere taxones bien diferenciados (¿mixis limitada?, ¿mestizos no favorecidos?,...). Al respecto se han examinado las

genitalias de algunos individuos no habiéndose hallado, a ojos de los autores, diferencias destacables entre los de uno y otro tipo de librea. No obstante, cabe además tener en cuenta que las diferencias entre *africanus* y *mutillarius* se refieren a una coloración muy probablemente aposemática que, a diferencia de otros insectos miméticos, no es polimórfica en el caso de los cléridos (Menier, 1985, pero ver también Mawdsley, 1992). La coloración aposemática es relevante para una especie por la protección que confiere, y modificaciones en la misma pueden llegar a incrementar seriamente la depredación que sufra (Mallet & Barton, 1989; Mawdsley, 1994); por otra parte, también hay evidencias en ciertas especies de insectos de la importancia de las coloraciones miméticas en reconocimiento y apareamiento (Jiggins *et al.*, 2001). Por lo tanto, los cambios en las coloraciones miméticas pueden ser trascendentes desde el punto de vista de la especiación (selección natural de unas sobre otras incluyendo las de híbridos o mestizos, apareamientos preferenciales entre individuos de especies incipientes,...).

Así las cosas, las diferencias de librea (probablemente aposemática y no polimórfica) existentes entre *africanus* y *mutillarius* junto con el hecho de que ésta se manifieste de forma bimodal en poblaciones de la zona de contacto (sugiriendo un zona híbrida bimodal entre taxones parapátricos) invita a considerar e investigar la hipótesis de que se trate de especies diferentes habida cuenta, además, que este tipo de zonas de contacto a menudo están asociadas a procesos de especiación (Jiggins & Mallet, 2000). También resulta pertinente a este respecto la cautela promovida por Mawdsley (1992) acerca de las subespecies basadas en criterios cromáticos en el caso de los cléridos.

La existencia de cierta mixis y flujo genético entre ambos *Clerus* no parece argumento suficiente para descartar esta posibilidad dado que, si bien las barreras genéticas pueden no estar plenamente definidas, es plausible suponer la existencia de barreras ecológicas, bien conocidas como factores relevantes en los procesos de especiación en simpatria y coherentes con un concepto actual de especie (Jiggins & Mallet, 2000; Mallet, 2008).

Tanto el hecho de que *C. mutillarius africanus* viva en Europa y ocupe la mayor parte de la Península Ibérica como el hecho de que *C. mutillarius mutillarius* ocupe el norte de Navarra, hacen emerger la cuestión de la completa delimitación de las áreas de distribución de ambos *Clerus* en Europa. En este sentido puede resultar interesante el estudio los *Clerus* de la cornisa cantábrica, el norte de Cataluña y los departamentos mediterráneos del sureste de Francia.

Conclusiones

- *Clerus mutillarius mutillarius* está presente en algunas zonas del extremo septentrional de la Península Ibérica.
- *C. m. mutillarius* y *C. m. africanus* son entidades taxonómicas bien diferenciadas más allá de las diferencias cromáticas y de sus rangos geográficos parapátricos.
- En Navarra, la zona de contacto entre ellos está relacionada con el ecotono eurosiberiano-mediterráneo existiendo indicios de mixis, que al menos en algunas localidades se antoja limitada.
- La puesta en juego de coloración aposemática, la existencia de otros casos de especies vicariantes a uno y otro lado del ecotono eurosiberiano-mediterráneo y la bimodalidad cromática observada en dos localidades plausiblemente clinales, permiten plantear la hipótesis de que las diferencias entre ambos taxones sean en realidad de índole específico.

Agradecimientos

Estamos en deuda con Josean Bizkai, que colaboró de manera importante en el muestreo de la mayor parte de las localidades haciendo su estudio mucho más factible y con Jorge Agoiz, que nos proporcionó interesante material de Zudaire. José Luis Zapata y Antonio Sánchez-Ruiz accedieron

amablemente a darnos su opinión crítica del texto; José Luis nos ayudó además en la determinación de *Ronisia ghilianii*. Finalmente y con especial gratitud, a José María Salgado y Julio Ferrer quienes revisaron el texto propuesto proporcionando aportaciones y opiniones especialmente enriquecedoras. A todos, nuestro agradecimiento.

Bibliografía

Bahillo de la Puebla, P. & López-Colón, J.I. 2011. *Opilo lencinai* nov. sp., nuevo clérido de la Península Ibérica (Coleoptera: Cleridae). *Heteropterus Revista de Entomología*, **11**(1): 21-28.

Bahillo de la Puebla, P.; López-Colón, J.I. & Brustel, H. 2015. Sobre la identidad de los *Clerus mutillarius* Fabricius, 1775 ibéricos (Coleoptera: Cleridae). *Heteropterus Revista de Entomología*, **15**(2): 125-130.

Bahillo de la Puebla, P.; López-Colón, J.I. & García París, M. 2003. Una especie nueva de *Tillus* Olivier, 1790 (Coleoptera, Cleridae) de la Península Ibérica. *Graellsia*, **59**(1): 57-62.

Brustel, H. 2014. Cleridae, pp. 465-467. In: Tronquet, M. 2014. *Catalogue des Coléoptères de France*. Supplément au Tome XXIII de la Revue de l'Association Roussillonnaise d'Entomologie. 1052 pp.

Deb, P. 2012. *FMM: Stata module to estimate finite mixture models*. Disponible online en: <http://econpapers.repec.org/software/bocbocode/s456895.htm> Fecha de consulta: 2-I-2017.

Debreuil, M. 2006. *Clytra espanoli* Daccordi & Petitpierre, 1977: une espèce nouvelle pour la faune de France (Coleoptera Chrysomelidae Clytrinae). *Bulletin Rutilans*, **IX**(2): 41-45.

Hartigan, J.A. & Hartigan, P.M. 1985. The dip test of unimodality. *Annals of Statistics*, **13**: 70-84.

Hintze, J.L. & Nelson, R.D. 1998. Violin Plots: A Box Plot-Density Trace Synergism. *The American Statistician*, **52**(2): 181-84.

Holzmann, H. & Vollmer, S. 2008. A likelihood ratio test for bimodality in two-component mixtures with application to regional income distribution in the EU. *Advances in Statistical Analysis*, **92**: 57-69.

Jiggins, C.D. & Mallet, J. 2000. Bimodal hybrid zones and speciation. *Tree*, **15**(6): 250-255.

Jiggins, C.D.; Naisbit, R.E.; Coe, R.L. & Mallet, J. 2001. Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry. *Nature*, **411**: 302-305.

Kocher, L. 1955. Observations sur *Clerus (Pseudoclerops) mutillarius* F., avec description d'une sous-espèce nouvelle: *africanus* s. sp. nov. (Col., Cleridae). *Comptes Rendus des Séances Mensuelles de la Société des Sciences Naturelles et Physiques du Maroc*, **21**: 39.

Löbl, I. ; Rolčík, J.; Kolibac, J. & Gerstmeier, R. 2007. Cleridae, pp. 367-384. In: Löbl, I. & Smetana, A. (eds.). *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*, Vol. 4: *Elateroidea, Derodontoidea, Bostrichoidea, Lymexyloidea, Cleroidea and Cucujoidea*. Stenstrup: Apollo Books, 935 pp.

Mallet, J. 2008. Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **363**: 2971-2986.

Mallet, J. & Barton, N.H. 1989. Strong natural selection in a warning-color hybrid zone. *Evolution*, **43**(2): 421-431.

- Mawdsley, J.R. 1992. A discussion of the phenology of *Perilypus ornaticollis* (LeConte) (Coleoptera: Cleridae), with a review of subspecies taxa in the family Cleridae. *Psyche*, **99**: 199-206.
- Mawdsley, J.R. 1994. Mimicry in Cleridae (Coleoptera). *The Coleopterist Bulletin*, **48**(2): 115-125.
- Menier, J.J. 1985. Quelques aspects du "mimetisme" chez les Cleridae. *Bulletin de la Société entomologique de France*, **90**: 1071-1083.
- Molina Molina, D. & Verdugo, A. 2012. Primeros registros de *Clerus mutillarius* (Fabricius, 1775) (Coleoptera, Cleridae) para la Comunidad Valenciana, España. *Revista gaditana de Entomología*, **III**(1-2): 93-96.
- Patten, M.A. 2015. Subspecies and the philosophy of science. *The Auk*, **132**(2): 481-485.
- Peyerimhoff, P. de. 1919. Notes sur la biologie de quelques coléoptères phytophages du nord-africain (troisième série) avec les descriptions de cinq espèces nouvelles et de sept sous-espèces ou variétés. *Annales de la Société entomologique de France*, **88**: 169-258.
- Recalde, J.I.; Agoiz, J.L. & Petitpierre, E. 2001. Acerca de la presencia de *Clytra laeviuscula* Ratzeburg, 1837 y *Coptocephala unifasciata* (Scopoli, 1763) en la Península Ibérica, y otros datos faunísticos sobre crisomélidos de Navarra (Coleoptera: Chrysomelidae). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, **25**(1-2): 115-126.
- Recalde Irurzun, J.I. & San Martín Moreno, A.F. 2004. *Dermestoides sanguinicollis* (Fabricius, 1782), nuevo clérido para la fauna Ibérica (Coleoptera: Cleridae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **35**: 207-210.
- San Martín, A.F.; Recalde, J.I. & Agoiz, J.L. 2001. Corología de los cetónidos de Navarra (Coleoptera: Cetonidae). *ZAPATERI Revista aragonesa de Entomología*, **9**: 65-74.
- Silverman, B.W. 1981. Using Kernel Density Estimates to Investigate Multimodality. *Journal of the Royal Statistical Society B*, **43**(1): 97-99.