

Evolución y Filogenia de Arthropoda

Sección III: Artropodiana

EVOLUCIÓN, FILOGENIA Y CLASIFICACIÓN DE LOS COLEOPTERA (ARTHROPODA: HEXAPODA)

Ignacio Ribera

Department of Entomology, The Natural History Museum,
Cromwell Road, London SW7 5BD, UK

Resumen

Se presenta una sinopsis del conocimiento actual de la filogenia, evolución y clasificación de los coleópteros, el grupo más numeroso de organismos vivos. La monofilia de los Coleoptera está generalmente aceptada, al igual que su proximidad a los Neuropteroidea. El grupo hermano de Coleoptera es todavía desconocido, y aunque parece que la evidencia molecular sitúa definitivamente a los Strepsiptera junto a los Diptera, algunos autores los relacionan con los Coleoptera. El suborden Archostemata se acepta como el más primitivo dentro de los Coleoptera, pero las relaciones entre el resto (Myxophaga, Adephaga y Polyphaga) no están bien definidas. Importantes temas por resolver en la filogenia de los coleópteros son: la monofilia o polifilia de las familias acuáticas de Adephaga; la situación de los cícindélidos con respecto a Carabidae; la posición de los Scarabaeoidea respecto a Hydrophiloidea dentro de Staphyliniformia; la filogenia de Byrrhoidea (Elateriformia), y la secuencia evolutiva de las transiciones al medio acuático dentro del grupo; la monofilia de Cucujoidea (Cucujiformia); y la relación entre Chrysomeloidea y Curculionoidea (también Cucujiformia). Finalmente se hacen algunas reflexiones sobre la distinta importancia que para la clasificación (reducida) y la filogenia (potencialmente enorme) tienen algunos grupos basales con un reducido número de especies.

Palabras clave: Coleoptera, Evolución, Filogenia, Clasificación.

Evolution, Phylogeny and Classification of the Coleoptera (Arthropoda: Hexapoda)

Abstract

A synopsis of the present knowledge of the phylogeny, evolution and classification of Coleoptera – the most speciose among the extant groups of organisms – is presented. The monophyly of Coleoptera is generally accepted, as well as their proximity to Neuropteroidea. However, its sister group is still in dispute, and although molecular evidence seems to definitively place Strepsiptera close to Diptera, there are still some authors who place them as sisters to Coleoptera. The suborder Archostemata is accepted as the most basal, but relationships among the other suborders (Myxophaga, Adephaga and Polyphaga) are less well defined. Some of the main questions to be solved in the Phylogeny of Coleoptera are: the monophyly or polyphyly of the aquatic families of Adephaga; the position of the tiger beetles with respect to Carabidae; the position of Scarabaeoidea with respect to Hydrophiloidea within Staphyliniformia; the phylogeny of Byrrhoidea (Elateriformia), and the evolutionary sequence of the transitions to the aquatic medium within the group; the monophyly of Cucujoidea (Cucujiformia); and the relationships between Chrysomeloidea and Curculionoidea (also Cucujiformia). Finally, the relative importance of small basal groups for the classification (negligible) and the phylogeny (potentially enormous) is commented.

Key words: Coleoptera, Evolution, Phylogeny, Classification.

INTRODUCCIÓN

De los cerca de 1,7 millones de organismos conocidos, algo más del 70% son animales, de los que un 75% son insectos. Los coleópteros son el orden más numeroso de los insectos: dos de cada cinco especies son escarabajos (y una de ellas un gorgojo). Se dice que cuando un grupo de teólogos preguntó a J. B. S. Haldane, uno de los grandes biólogos evolutivos de principios de siglo, qué podía decirse de la naturaleza del Creador en base al estudio de su creación, Haldane respondió: “*an inordinate fondness for beetles*” (un gusto desmesurado por los escarabajos) (Hutchinson, 1959). El número exacto de

especies de coleópteros descritas es desconocido. Linnaeus (1758) describió 654 especies, su discípulo Fabricius otras 4.112 entre 1775 y 1801, el catálogo de Gemminger & Harold (1868-1876) incluye aproximadamente 77.000 especies, y el último intento de catalogar todas las especies, el Coleopterorum Catalogus de Junk & Schenkling, publicado entre 1910 y 1940, incluía unas 221.500 especies. Desde entonces el número de especies descritas no ha dejado de crecer, y las estimaciones actuales varían entre 290.000 y 350.000. Si la estimación del número de especies descritas es difícil, la de

especies reales lo es todavía más: las cifras varían entre 1 y más de 10 millones (Melic & Ribera, 1997). La gran mayoría de especies se concentran en ocho grandes familias: Carabidae, Staphilinidae, Buprestidae, Scarabaeidae, Tenebrionidae, Chrysomelidae, Cerambycidae y Cuculionidae.

Los escarabajos ocupan prácticamente todos los ecosistemas excepto el mar abierto, desde cuevas y medios endogeos hasta alturas superiores a los 4.000 m, y su diversidad morfológica y ecológica es extraordinaria (Crowson, 1981). Su dieta es posiblemente la más variada de todos los órdenes de insectos, y su tamaño varía en cinco órdenes de magnitud: desde los diminutos 0,35 mm del menor de los escarabajos, el Ptiliido *Nanosella fungi*, a los gigantes del grupo, con unos 20 cm, como *Titanus giganteus* (un cerambycido neotropical), *Dynastes hercules* (un escarabeido también Neotropical), o las especies de *Goliathus* (también escarabeidos, pero Etiópicos). Desde antiguo los coleópteros han sido objeto predilecto de entomólogos profesionales y aficionados, y algunos grupos se cuentan – junto con mariposas y odonatos – entre los más conocidos desde un punto de vista taxonómico y faunístico, especialmente en Europa occidental y América del norte.

Este trabajo pretende ser un resumen del estado actual de conocimiento de la filogenia del orden Coleoptera, señalando algunos problemas y cuestiones pendientes de resolución. La clasificación adoptada se basa en la recientemente publicada de Lawrence & Newton (1995) (véase el Apéndice 1).

EL REGISTRO FÓSIL DE LOS COLEÓPTEROS

Los coleópteros aparecieron con toda probabilidad en el Paleozoico, durante el periodo Carbonífero (de 360 a 290 Ma), a partir de un antecesor común a Neuroptera y Coleoptera (véase más adelante la discusión del grupo hermano de Coleoptera), con larvas todavía sin especializar. El adulto seguramente era superficial y de vida corta (Lawrence & Newton, 1982), con un cuerpo todavía poco compacto, con grandes superficies membranosas expuestas. La aparición de las autapomorfias propias de los Coleoptera se produciría durante las primeras etapas de la evolución del orden, con la tendencia general de producir un cuerpo más compacto, más esclerotizado, sin superficies membranosas expuestas. Se supone que la fuerza selectiva detrás de estos cambios fue la adaptación a espacios más reducidos – intersticial, corticícola, humícola – , como modo de evitar la predación (Crowson, 1960; Lawrence & Newton, 1982; Kukulová-Peck & Lawrence, 1993). La reducción de la superficie membranosas expuestas contribuiría además a evitar la pérdida de agua, permitiendo la colonización de ambientes más xéricos, y dificultaría el ataque de hongos y otros patógenos, posibilitando la vida en ambientes más confinados en los que estos agentes son frecuentes (suelo, materia orgánica en descomposición, etc.). La creación de una cámara compacta formada por élitros y abdomen supuso una “preadaptación” para la invasión del medio acuático, al facilitar la creación de cámaras de aire estancas. La dieta de los primeros coleópteros fue probablemente materia vegetal en distintos grados de descomposición, algo que debió abundar en el Carbonífero.

Los primeros fósiles conocidos datan del Pérmico (de 290 a 245 Ma, ver Apéndice 2) – los “Protocoleoptera” – (Ponomarenko, 1995). Están poco relacionados con formas actuales, y son difíciles de encajar en una clasificación moderna (algunos autores los consideran un orden aparte). Tenían los élitros y las alas membranosas más largas que el abdomen, y las alas membranosas aparentemente no se plegaban, a semejanza de los neópteros (Kukulová-Peck &

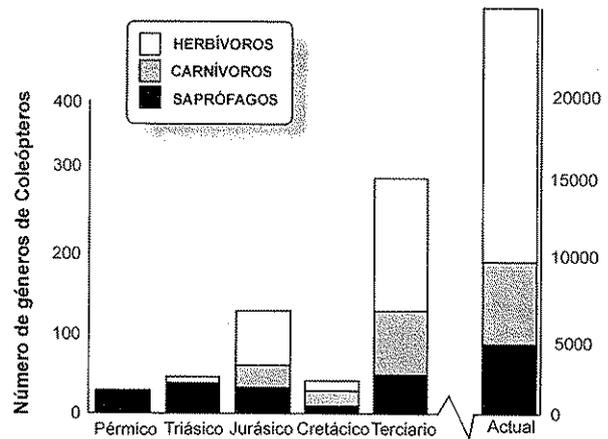


Fig. 1.- Número de géneros de Coleoptera conocidos por periodo geológico desde el Pérmico a la actualidad, divididos en tres grupos dependiendo de su régimen alimentario (de Farrell, 1998, modificado).

Lawrence, 1993). Los restos más antiguos de los que se puede decir con certeza que eran coleópteros son de Artinskian, en Moravia (medio bajo Pérmico) (Kukulová-Peck, 1969). Existen fósiles más antiguos, pero su identidad es dudosa. Durante el Pérmico la diversidad de coleópteros era relativamente pobre (hasta aproximadamente un 3% de las especies de insectos), y seguramente se trataba de especies residentes bajo cortezas, detritívoros o xilomicetófagos, aunque también parece que había formas acuáticas (Fig. 1). Los primeros depredadores son probablemente ejemplares del Pérmico tardío de China (Lin, 1982), aunque la distinción entre Adephaga y Polyphaga es cierta – solo se conservan restos de élitros. En esta época ya se puede hablar de “auténticos” escarabajos, con los élitros alcanzando la punta del abdomen, las alas membranosas dobladas dentro de los élitros, los escleritos genitales invaginados y un cuerpo compacto.

Durante el Mesozoico los coleópteros alcanzaron una gran diversificación, aunque los restos fósiles son difíciles de estudiar: la mayoría son solo restos de élitros. En el Triásico (245 a 208 Ma) los Archostemata son el grupo dominante, pero ya es posible reconocer elateroideos, hidrofiloideos, birroideos, y algunos grupos depredadores. Ya hay abundancia de formas acuáticas, y algunas especies se alimentaban de estróbilos de gimnospermas (Ponomarenko, 1995). Dos de las familias de la época todavía persisten en la actualidad: Cupedidae y Trachypachyidae (Benton, 1993).

Del Jurásico (de 200 a 145 Ma) ya se conocen algunos géneros que han persistido hasta la actualidad (p.ej. *Omma* y *Tetraphalerus*, de la familia Cupedidae). En el Jurásico tardío la diversidad, especialmente de Polyphaga, se incrementó notablemente. Muchas de las familias actuales ya están bien definidas: entre las más antiguas (inicio del Jurásico) están Byrrhidae, Carabidae, Curculionidae, Elateridae, Eucinetidae, Gyrinidae, Hydraenidae, Scarabaeidae, Silphidae y Staphylinidae (Benton, 1993).

El Cretácico (de 145 a 65 Ma) es una etapa de transición: la fauna del periodo inicial es similar a la del Jurásico, y la del Cretácico tardío similar a la del Cenozoico. Los Archostemata son mucho menos abundantes (menos del 1% del total de especies al final, Ponomarenko, 1995). Con toda seguridad, la gran mayoría de familias actuales ya existían en este periodo, hace más de 65 millones de años.

El Terciario temprano es una etapa poco estudiada, quizá por la escasez de restos bien conservados. Del Eoceno (56,5 a

35,4 Ma) se conocen 101 familias de unas 30 localidades, aunque las descripciones de especies son todavía escasas, y muchas veces incompletas (Ponomarenko, 1995) (Fig. 1). De esta etapa datan los fósiles del ámbar báltico, en los que más de la mitad de los géneros son actuales. Los fósiles del ámbar permiten el estudio de detalles morfológicos que raramente se preservan en otros tipos de restos fósiles, lo que posibilita el reconocimiento taxonómico con una precisión mucho mayor, así como el estudio de la evolución de determinados caracteres (Crowson, 1965a; Larsson, 1978). Muchas familias y subfamilias actuales tienen sus primeros fósiles conocidos a fines del Eoceno (p.ej. catópidos, cicindélidos, cléridos, geotrípidos, histéridos, lampíridos, lucánidos y meloidos, Benton, 1993). En algunos casos es probable que realmente se trate de grupos aparecidos en esta época, pero en otros la ausencia de restos anteriores es en parte atribuible a un artefacto derivado del escaso tamaño de las especies, su difícil preservación, reconocimiento y problemática identificación con respecto a fósiles más antiguos (y peor conservados).

Del Oligoceno (35,4 a 23,3 Ma) data el ámbar dominicano, con las especies tropicales más antiguas que se conocen (esto es, relacionadas con los grupos tropicales actuales, y con un aspecto típicamente "tropical"). El Mioceno (23,3 a 5,2 Ma) es un período relativamente poco conocido. Las especies acuáticas son muy abundantes y diversas, especialmente los Dytiscidae. La mayoría de los géneros son actuales, y ya empiezan a aparecer algunos fósiles que son indistinguibles de especies actuales. Paradójicamente, el Plioceno (5,2 a 1,64 Ma), un período fundamental para entender el origen de muchas faunas actuales, todavía es menos conocido: solo se conocen restos de 36 familias en 20 localidades (Ponomarenko, 1995), que en general corresponden a especies actuales.

Los restos de coleópteros del Cuaternario (los últimos 1,64 Ma) son en su inmensa mayoría – sino en su totalidad – perfectamente adjudicables a especies actuales. Prácticamente no se conocen ni extinciones ni especiaciones durante este período, en el que por el contrario sí se producen grandes cambios en la distribución de algunas especies debido a los ciclos climáticos (Coope, 1979, 1995; Elias, 1994; véase Angus & Ribera, 1997 para una revisión más accesible de la paleoentomología del Cuaternario).

EVOLUCIÓN DE LA CLASIFICACIÓN DE LOS COLEÓPTEROS

Se puede decir que las clasificaciones taxonómicas (y en general cualquier clasificación) dependen de tres factores distintos: los caracteres que se utilizan para definir los grupos y sus relaciones (que a su vez dependen en gran medida de los medios técnicos disponibles en cada momento), la metodología que se emplea en la clasificación, y el marco conceptual que la justifica, o en base a la que la clasificación se construye.

La primera clasificación sistemática de los coleópteros es la de Linnaeus (1758), que definió 22 géneros en el Ordo Coleoptera. Utiliza caracteres de morfología externa de tipo muy general (muchas veces simplemente la apariencia del insecto), no define categorías intermedias entre orden y género, y su propósito es simplemente clasificar organismos para facilitar su identificación y estudio. Las clasificaciones posteriores a la de Linnaeus (1758) no supusieron ningún cambio fundamental, limitándose a refinar la jerarquía mediante la introducción de categorías intermedias (Latreille, 1802, 1803, 1804), la utilización de caracteres morfológicos más detallados, y la descripción – y subdivisión – de nuevos grupos (véase Lawrence et al., 1995b para una detallada historia de la clasificación de los coleópteros). El mayor

cambio conceptual se produjo a inicios del siglo XX, con la incorporación (tardía) de las ideas evolutivas, y el principio, ya expuesto por Darwin (1859), de que una clasificación natural debe ser reflejo de la genealogía. Las primeras clasificaciones que explícitamente incorporaron hipótesis filogenéticas fueron las de Ganglbauer (1892-1899, 1904), Kolbe (1908) y Lameere (1938) (Lawrence et al., 1995b). El reconocimiento de que la jerarquía taxonómica debía ser reflejo de la filogenia, aunque de profundas consecuencias conceptuales, tuvo menos efecto en la práctica. Quizá por la falta de métodos precisos para elaborar hipótesis filogenéticas detalladas, la elaboración de grupos naturales (esto es, monofiléticos) fue más un propósito general que un objetivo inmediato.

En lo que se refiere a la metodología de la clasificación, a mediados del siglo XIX los rangos taxonómicos de la jerarquía Linneana estaban ya bastante bien establecidos, aunque los criterios para definir rangos superiores a la especie eran – y siguen siendo en muchos casos – muy poco comparables entre grupos diferentes. Para agrupar especies y categorías supraespecíficas se hacía un juicio intuitivo (y necesariamente subjetivo) de la importancia relativa de los distintos caracteres. La escuela fenetista significó un primer intento de introducir métodos objetivos en la clasificación, mediante técnicas estadísticas multivariantes (véase Ribera & Melic, 1996 para una exposición más detallada de las distintas escuelas en sistemática). Su trascendencia práctica en la clasificación de Coleoptera (o en la de cualquier otro grupo) fue mínima, ya que desde un inicio se pusieron de manifiesto sus limitaciones (p.ej. Crowson, 1965b), y nunca se aplicó más que de un modo anecdótico. La aparición de la metodología cladista (Hennig, 1950, 1966) sí supuso un profundo cambio en la metodología de la clasificación: por primera vez se hizo posible la elaboración de hipótesis filogenéticas detalladas en base a los caracteres de las especies actuales, lo que a su vez posibilitaba la puesta en práctica del "moto" evolucionista: que la clasificación fuese un reflejo de la filogenia. Roy A. Crowson fue el primer coleopterólogo que utilizó principios cladistas (aunque no una metodología cladista), es decir, que en sus clasificaciones aceptó la importancia de los caracteres derivados compartidos para definir grupos monofiléticos, desechando caracteres primitivos compartidos (Plesiomorfias), que podrían definir grupos parafiléticos.

En la actualidad la metodología cladista es universalmente empleada para la construcción de hipótesis filogenéticas, pero la implementación de estas hipótesis filogenéticas en la clasificación es mucho más problemática (Ribera & Melic, 1996). La tendencia general es a que cada vez las clasificaciones se ajusten más a las filogenias, evitando en lo posible la utilización de grupos parafiléticos, aunque otros aspectos de la metodología cladista (como el que cada nodo de la filogenia defina un rango taxonómico, o que nodos del mismo nivel sean del mismo rango) distan mucho de ser de uso general, y posiblemente no lo sean nunca debido a las dificultades prácticas que conllevaría su implementación estricta.

Los caracteres utilizados en la clasificación, y en la elaboración de hipótesis filogenéticas, siguen siendo en su mayoría morfológicos, y en particular de morfología externa (Lawrence et al., 1995b). Sin pretender hacer una lista exhaustiva, algunos de los caracteres más utilizados son:

- En la cabeza, estructura de las antenas, las piezas bucales, y los ojos compuestos.
- Suturas y disposición de los segmentos y placas torácicas, incluyendo la inserción de algunos músculos.
- Venación y forma de plegamiento de las alas membranosas, especialmente para categorías de alto rango (p.ej.

- Forbes, 1922, 1926; Hammond, 1979; Kukalová-Peck & Lawrence, 1993), pero también para familias y subfamilias, incluyendo caracteres de la articulación de las alas con el tórax (p.ej. Browne & Scholtz, 1995, 1998, 1999).
- Numero de artejos en los tarsos. Fue uno de los primeros caracteres utilizados en la alta clasificación de los coleópteros (Latreille, 1804). Algunos grupos definidos inicialmente en base a este carácter todavía se mantienen (p.ej. en Tenebrionoidea, en los que la fórmula tarsal es un carácter muy conservado). En otros grupos hay mucha más variabilidad, y este carácter no puede considerarse de gran utilidad.
 - El número de segmentos abdominales visibles se ha utilizado desde antiguo para separar grandes grupos, como Adepthaga (con 6 visibles, del 2 al 7). En otros grupos el número es más variable, y menos útil para definir grupos.
 - Morfología de la genitalia externa. Desde los trabajos clásicos de Sharp y Muir (1912) la importancia de la genitalia en la clasificación, sobre todo la masculina, no ha hecho más que incrementarse, aunque su uso en la alta clasificación se ha reducido mucho tras el entusiasmo inicial (p.ej. Sharp & Muir, 1912; Jeannel & Paulian, 1944), sobre todo debido a la labor crítica de Crowson (1984, y referencias allí incluidas). La genitalia femenina ha sido mucho menos utilizada, más debido a problemas prácticos (por estar en general mucho menos esclerotizada, salvo en algunos casos el ovopositor) que por su poca utilidad, ya que cuando se ha estudiado en detalle ha probado ser tan eficaz como la masculina para resolver relaciones de alto nivel (no tanto relaciones basales entre grandes grupos, véase p.ej. Liebherr & Will, 1998).
 - Larvas. En principio, las larvas proporcionan un conjunto de caracteres, sino independiente por lo menos complementario, al del adulto. Sin embargo, debido al conocimiento incompleto de muchos grupos, solo en casos concretos se han utilizado caracteres de las larvas para establecer relaciones. Muchas veces el descubrimiento de las larvas ha sido fundamental para establecer la correcta identidad y las relaciones de algún grupo (p.ej. para establecer el suborden Myxophaga, Crowson, 1955, la identidad de algunas formas cavernícolas, etc.). El primer uso sistemático para establecer relaciones entre los grandes grupos utilizando larvas fue el trabajo de Böving & Craighead (1931). Los caracteres larvarios se están utilizando cada vez más de modo sistemático en la elaboración de filogenias detalladas (véase p.ej. el reciente volumen editado por Ball et al., 1998).
 - Los caracteres de anatomía interna se han utilizado fundamentalmente para establecer relaciones entre grandes líneas. La estructura de los testículos fue utilizada ya por Dufour (1824-1826) para la separación de grandes grupos de escarabajos (el tipo tubular de Adepthaga, y el tipo folicular de Polyphaga, que a su vez puede tener una estructura diversa). El tipo de testículos en Myxophaga y Archostemata es más controvertido, ya que hay trabajos que lo describen como tubular (p.ej. Reichart, 1973), aunque otros describen testículos foliculares en Archostemata (Galián & Lawrence, 1993). Del mismo modo, los dos grandes subórdenes (Adepthaga y Polyphaga) también tienen una estructura de los ovarios muy distinta (Emery, 1886).
- Otros caracteres de anatomía interna han sido menos utilizados, como la estructura del tubo digestivo, del cordón nervioso ventral (Kasap & Crowson, 1975), o de los túbulos de Malpígio (Poll, 1932, 1933).
- Existen algunos trabajos en los que se utiliza la composición química de las secreciones de glándulas para establecer relaciones filogenéticas, bien sea de glándulas defensivas (p.ej. Dettner, 1985, 1987, 1990; Vogler & Kelley, 1998) o feromonas (p.ej. Cognato et al., 1997). Otras técnicas, como las inmunoquímicas, han sido menos utilizadas (Crowson, 1968).
 - Desde mediados de este siglo los datos genéticos han ido tomando una importancia creciente en la taxonomía y la elaboración de filogenias. En general, los cariotipos (la caracterización de los cromosomas) no son de gran utilidad para las clasificaciones de alto nivel, aunque sí lo pueden ser para niveles menores (p.ej. géneros o grupos de especies). Se suelen utilizar más en Adepthaga que en Polyphaga (véase p.ej. Serrano, 1981; Serrano & Galián, 1998), en donde hay menos variación, aunque en algunos grupos se han estudiado de forma muy intensa (como los Chrysomelidae, Petitpierre et al., 1993; Tenebrionidae, Juan & Petitpierre, 1990, 1991; Helophoridae, Angus, 1992; o Passalidae, Serrano et al., 1998). Se conocen casos de especies gemelas para las que la única diferencia reconocida es el cariotipo (como *Helophorus calpensis* Angus y *H. minutus* Fabricius, véase Angus, 1992). La citogenética molecular es uno de los nuevos campos en los que es previsible se produzcan contribuciones interesantes al estudio de la evolución, sistemática y filogenia de los coleópteros (véase p.ej. Petitpierre, 1996).
- Las técnicas electroforéticas son muy utilizadas para la caracterización de la diversidad genética intraespecífica o para estudios biogeográficos (véase un ejemplo reciente en Epps et al., 1998), pero no son de gran utilidad para el establecimiento de relaciones filogenéticas entre especies. Por el contrario, en los últimos años la aparición de una nueva técnica para amplificar el ADN, la Cadena en Reacción de la Polimerasa ("*Polymerase Chain Reaction*" o PCR) ha significado un cambio profundo en el modo en el que se elaboran las filogenias. Mediante la PCR es posible amplificar cantidades mínimas de ADN extraídas de ejemplares frescos o conservados, con lo que se obtiene una cantidad de ADN suficiente para ser secuenciado. Debido a lo complejo de la metodología su uso todavía no está muy extendido, pero es de esperar que cada vez sea más frecuente. Hasta la fecha se ha utilizado casi de modo exclusivo para establecer relaciones filogenéticas, no clasificaciones – aunque los resultados de las filogenias obtenidas puedan afectar a las clasificaciones. La versatilidad de las técnicas moleculares hace que sean útiles a todos los niveles, desde la ubicación – y la monofilia – de Coleoptera (p.ej. Whiting et al., 1997, ver más adelante la discusión sobre el problema de los Strepsiptera) hasta la separación de poblaciones de una misma especie (p.ej. Vogler & DeSalle, 1993). En la actualidad en el Laboratorio de Sistemática Molecular del Departamento de Entomología del Natural History Museum de Londres se están llevando a cabo, bajo la dirección de Alfred Vogler, una serie de proyectos que incluyen la producción de filogenias moleculares de muy diversos grupos de Coleoptera (Scarabaeoidea, con especial atención a los Aphodiinae, Curculionoidea e Hydradephaga), así como una filogenia de los grandes grupos basales del orden. Es de esperar que en los próximos años los resultados de estos estudios resuelvan algunas de las cuestiones pendientes en la filogenia de los coleópteros.

SITUACIÓN DE LOS COLEÓPTEROS EN LOS HEXAPODA — EL PROBLEMA DE LOS STREPSIPTERA

Hay dos teorías fundamentales acerca de la posición de los Coleoptera dentro de los insectos: la que los relaciona con Blattoidea, y la que los relaciona con Neuropteroidea (Crowson, 1960). En apoyo de la primera está la presencia de élitros y la forma general del cuerpo. Los dos tipos de caracteres son probablemente homoplásicos, y la tendencia más generalizada es a considerarlos más próximos a Megaloptera y Neuroptera, basándose sobre todo en el tipo de larva y de metamorfosis. Como ya se ha comentado, el tipo de ala de los Protocoleoptera del Pérmico también los asemeja a los neopteroides (Kukalová-Peck & Lawrence, 1993). Ésta es también la opción de Lawrence & Newton (1982), que detallan una serie de posibles sinapomorfias de Coleoptera + Neuroptera (entre otras, presencia de gula en el adulto, estructura de la articulación del primer par de alas, forma del ovopositor, y estructura de los ocelos de las larvas).

En el trabajo de Whiting et al. (1997), que presenta una filogenia molecular de los ordenes de Holometabola basada en los genes ribosomales 18S y 28S, la situación de los Coleoptera (excluido Archostemata y Carabidae, ver comentarios más adelante) no aparece demasiado clara, aunque los autores también proponen una relación con los Neuropterida. En Wheeler (1998), y aunque no se comenta específicamente la posición de los Coleoptera dentro de Hexapoda, también se propone una relación de grupos hermanos entre Coleoptera y un clado formado por Neuroptera, Megaloptera y Raphidioidea, basándose en una filogenia molecular utilizando diversos genes.

La monofilia de los Coleoptera está generalmente aceptada por todos los autores, y se basa en un gran número de apomorfias. El único problema es la situación de los Strepsiptera, que algunos autores consideran parte de Coleoptera, otros su grupo hermano, y otros como un grupo no relacionado, más próximo a los dípteros.

Las primeras descripciones de Strepsiptera los identificaron como himenópteros próximos a ichneumonídeos, probablemente por ser los machos endoparásitos. Posteriormente, tras el descubrimiento de las hembras larviformes (también endoparásitas), se colocaron entre los dípteros (p.ej. Latreille, 1809), como un orden propio, o dentro de los Coleoptera, próximos a los Rhipiphoridae (también de larvas endoparásitas) (p.ej. Burmeister, 1836-37; Crowson, 1960). Según algunos autores, las semejanzas entre Strepsiptera y Rhipiphoridae son homoplásicas, y los Strepsiptera serían el grupo hermano de Coleoptera (Lawrence & Newton, 1982; Kukalová-Peck & Lawrence, 1993). Sin embargo, otros autores recientes (p.ej. Kristensen, 1981, 1991) sitúan a los Strepsiptera próximos a los Neoptera, dudando incluso de su pertenencia a los Holometabola (debido a la aparición de ojos compuestos y esbozos alares en fases iniciales del desarrollo, la continuidad de muchos órganos sin grandes cambios desde la larva al adulto, y la reducida duración del estadio de pupa — aunque estos pueden ser también caracteres derivados, por neotenia o pedogénesis). Del mismo modo, opiniones tan respetables como la de Crowson (1960, 1981) siguen considerando a los Strepsiptera dentro de los Coleoptera, como una familia (Stylopidae) próxima a los Lymexyloidea (véase Whiting et al., 1997 para una detallada historia de la taxonomía de Strepsiptera).

En los últimos años el problema de la ubicación de Strepsiptera se ha intentado solucionar utilizando técnicas moleculares. Whiting et al. (1997) utilizan dos genes ribosomales (18S y 28S), junto con una matriz de datos morfológicos, para estudiar las relaciones entre los principales ordenes

de insectos holometábolos, entre ellos los Strepsiptera. Sus resultados los sitúan claramente junto a los dípteros, constituyendo probablemente su grupo hermano. Sin embargo, en el mismo estudio los coleópteros resultan ser parafiléticos, con Archostemata, Carabidae y Raphidioptera más próximos a Neuroptera que a Polyphaga, que además incluye a Dytiscidae — una relación un tanto descabellada, que pone en duda lo acertado del análisis. El trabajo de Whiting et al. (1997) ha sido criticado posteriormente por Huelsenbeck (1998), que plantea la posibilidad de que la relación entre Strepsiptera y Diptera se deba a artefactos en el análisis de los datos producidos por ser ambos grupos muy derivados. Un reanálisis de los mismos datos sugiere que la evidencia no es suficiente como para aceptar la relación, aunque tampoco basta para negarla. En la reciente revisión de la filogenia de los dípteros por Yeates & Wiegmann (1999) se acepta que los Strepsiptera son el grupo hermano de Diptera, basándose tanto en datos moleculares (que, de acuerdo a estos autores, no presentan problemas metodológicos) como morfológicos. Según estos autores, los pseudohalterios de los Strepsiptera serían homólogos a los halterios de los Diptera, a pesar de estar situados en distintos segmentos torácicos (en el metatórax en Diptera, y en el mesotórax en Strepsiptera) (Pix et al., 1993). El cambio de segmento estaría producido por una mutación homeótica (Whiting & Wheeler, 1994). En Wheeler (1998) los Strepsiptera aparecen también como grupo hermano de los Diptera, en una posición muy alejada de los Coleoptera. Sin embargo, en el mismo volumen Kukalová-Peck (1998) reivindica de nuevo la relación entre Strepsiptera y Coleoptera, refutando algunos de los argumentos morfológicos utilizados por Whiting y Kathirithamby (1995) para desestimar las conclusiones de Kukalová-Peck y Lawrence (1993), y aportando nuevas sinapomorfias que supuestamente apoyarían un clado formado por Strepsiptera + Coleoptera. Siddall & Whiting (1999) reanalizan de nuevo los datos de Whiting et al. (1999) y la argumentación de Huelsenbeck (1998) (que desestiman), reivindicando su proposición inicial de que Strepsiptera es el grupo hermano de Diptera.

En resumen, la evidencia molecular y genética apoya claramente la relación entre Strepsiptera y Diptera, aunque algunos autores, basándose en caracteres morfológicos, siguen favoreciendo una relación entre Strepsiptera y Coleoptera.

RELACIONES BASALES ENTRE LOS SUBÓRDENES DE COLEOPTERA

En la actualidad se reconocen cuatro subórdenes dentro de Coleoptera: Archostemata, Myxophaga, Adepfaga y Polyphaga (Apéndice 1). Según Crowson (1960) en su origen los Coleoptera se dividieron en tres grupos basales: los Archostemata, barrenadores de madera; los Adepfaga, depredadores; y un tercero que mantenía el original y primitivo hábito de detritívoro o fungívoro subcortical, que incluía antecesores de los Polyphaga y Myxophaga, que se separarían con posterioridad. Este esquema coincide con el de Klausnitzer (1975), que utilizando un análisis cladista concluye que Myxophaga y Polyphaga son grupos hermanos, formando un grupo monofilético (Heterophaga) que a su vez es el grupo hermano de Adepfaga, formado los Pantophaga (Fig. 2a).

Por el contrario, Ponomarenko (1969, 1973), basándose en la venación alar y el modo de plegamiento de grupos fósiles, concluye que Myxophaga es más próximo a Adepfaga, en coincidencia con los estudios de Forbes (1926) y Kukalová-Peck & Lawrence (1993) sobre especies actuales. Utilizando la venación, las estructuras de articulación del ala y el sistema de plegamiento, estos últimos autores proponen

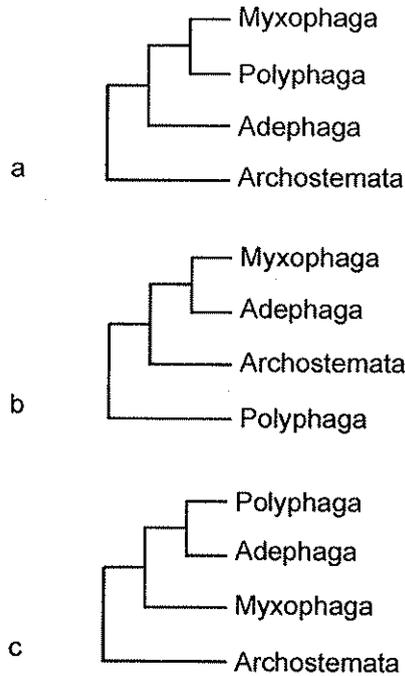


Fig. 2. -Relaciones entre los subórdenes de Coleoptera. a, filogenia según Crowson (1960) y Klausnitzer (1975); b, filogenia según Ponomarenko (1969, 1973); c, filogenia según Shull et al. (en evaluación).

que Adephaga y Myxophaga son grupos hermanos, que a su vez se relacionan con Archostemata, formando los tres subórdenes un grupo monofilético que es el hermano de Polyphaga (Fig. 2b). Hammond (1979) también encuentra similitudes entre los mecanismos de plegamiento de las alas membranosas de los Archostemata, Adephaga y Myxophaga, aunque no descarta que se puedan deber a convergencias homoplásicas debido al reducido tamaño de los Myxophaga, que obliga a simplificaciones estructurales del modelo de plegamiento básico (y que también los asemejan a los clámbidos, otro grupo de tamaño reducido). Hansen (1997a), aunque no se refiere específicamente a la alta filogenia de Coleoptera, encuentra sus resultados compatibles con el marco general propuesto por Kukalová-Peck & Lawrence (1993). En apoyo de la relación entre Archostemata y algunos grupos de Adephaga estaría la observación de que en ambos grupos se producen meiosis sin quiasmas, algo desconocido en Polyphaga (Galián & Lawrence, 1993). Por el contrario, el número de cromosomas no contribuye a solucionar el problema: el cariotipo ancestral de Coleoptera ($2n = 20$, con sistema sexual XO) se mantiene en Myxophaga y Polyphaga, y aunque en Adephaga se incrementa el número ($2n = 37$), esta distribución de caracteres es compatible con escenarios evolutivos muy diferentes (Galián & Lawrence, 1993). La ausencia de escleritos cervicales en Archostemata, Myxophaga y Adephaga si sería otra sinapomorfia que definiría el clado.

El trabajo de Howland & Hewitt (1995) es uno de los primeros en utilizar técnicas moleculares para el estudio de la filogenia de los Coleoptera. Sin embargo, debido a que utilizan un gen excesivamente variable (Citocromo oxidasa I mitocondrial) las relaciones entre familias no están bien resueltas, produciendo relaciones inverosímiles en base a la evidencia fósil y morfológica (p.ej. la proximidad de los coccinélidos con los Adephaga). Datos moleculares recientes basados en un gen más conservado (18S ribosomal), y en secuencias más largas (Shull et al., en evaluación, y datos inéditos) sitúan a Archostemata en la base de los coleópteros,

seguidos de Myxophaga, y Adephaga y Polyphaga como grupos hermanos (Fig. 2c). La posición basal de Archostemata estaría de acuerdo con el registro fósil, y algunas de las primeras ideas sobre la evolución de los Coleoptera (véase Ponomarenko, 1995).

SINOPSIS DE LA CLASIFICACIÓN Y FILOGENIA DE LOS PRINCIPALES GRUPOS DE COLEOPTERA

ARCHOSTEMATA

Como ya se ha visto, el suborden Archostemata incluye a una de las más primitivas de las familias actuales - Cupedidae, con restos fósiles desde el Anisian (Triásico). La ubicación de grupos fósiles anteriores en Archostemata es problemática. Ponomarenko (1969) incluye en este suborden a todas las formas fósiles del Pérmico y muchos grupos Triásicos, con caracteres primitivos, pero el grupo así definido es casi con toda seguridad parafilético. Otros autores se inclinan por situar a muchos de estos grupos en otros órdenes extintos, como Protocoleoptera y Archecoleoptera (Crowson, 1975; Kukalová-Peck, 1991).

Si se incluyen solo las especies actuales el grupo queda mucho mejor definido. En su reciente ordenación de los Coleoptera, Lawrence & Newton (1995) reconocen cuatro familias: Ommatidae (Neotropical y Australia); Crowsoniellidae, con una única especie endogea en Italia, *Crowsoniella relictia* Pace (Pace, 1976; Crowson, 1976); Micromalthidae, con un único género (*Micromalthus*, de distribución muy amplia debido a la dispersión antropogénica de las larvas xylophagas); y Cupedidae, presente en todas las regiones biogeográficas excepto en el Paleártico. Las relaciones filogenéticas entre las familias son, sin embargo, todavía desconocidas.

MYXOPHAGA

Crowson (1955) creó el suborden Myxophaga para cuatro géneros previamente considerados pertenecientes a las familias Hydraenidae o Hydrophilidae (*Hydroscapha* y *Lepicerus*), Staphylinioidea (*Microsporus*) y Clambidae (*Calyptromerus*). Los cuatro géneros comparten caracteres del protórax y las alas membranosas (que los relacionan con Archostemata y Adephaga, como ya se ha visto), pero con un tipo de larva más próximo a Polyphaga (con patas de cinco segmentos y una mola mandibular parecida). Con posterioridad el género *Calyptromerus* se ha vuelto a incluir entre los Clambidae, y se han descrito nuevos géneros y familias dentro del suborden (véase Lawrence & Newton, 1995; Apéndice 1).

Todas las familias actuales del suborden son acuáticas, de adultos ripícolas o lapidícolas, con un tipo de larva con un gran número de caracteres derivados supuestamente adaptados a la vida acuática (Richoux & Dolédec, 1987; Beutel, 1998). Lawrence & Newton (1995) reconocen cuatro familias: Lepiceridae (con un único género, *Lepicerus*, Neotropical); Torridincolidae (Neotropical, Etiópica y Paleártica - Japón y China); Hydroscaphidae (Neártica, Paleártica, Neotropical y Etiópica); y Microsporidae (con un único género, *Microsporus*, Neártico, Neotropical, Paleártico y Australiano). Endrody-Yöunga (1997) definió una nueva subfamilia dentro de Torridincolidae, Deleveinae, para los géneros *Delevea* (de Sudáfrica) y *Sitonia* (de Japón y China), pero según Beutel (1998a) y Beutel et al. (1999) esta subfamilia es parafilética, ya que *Sitonia* parece ser el grupo hermano del resto de Torridincolidae, no solo de *Delevea*.

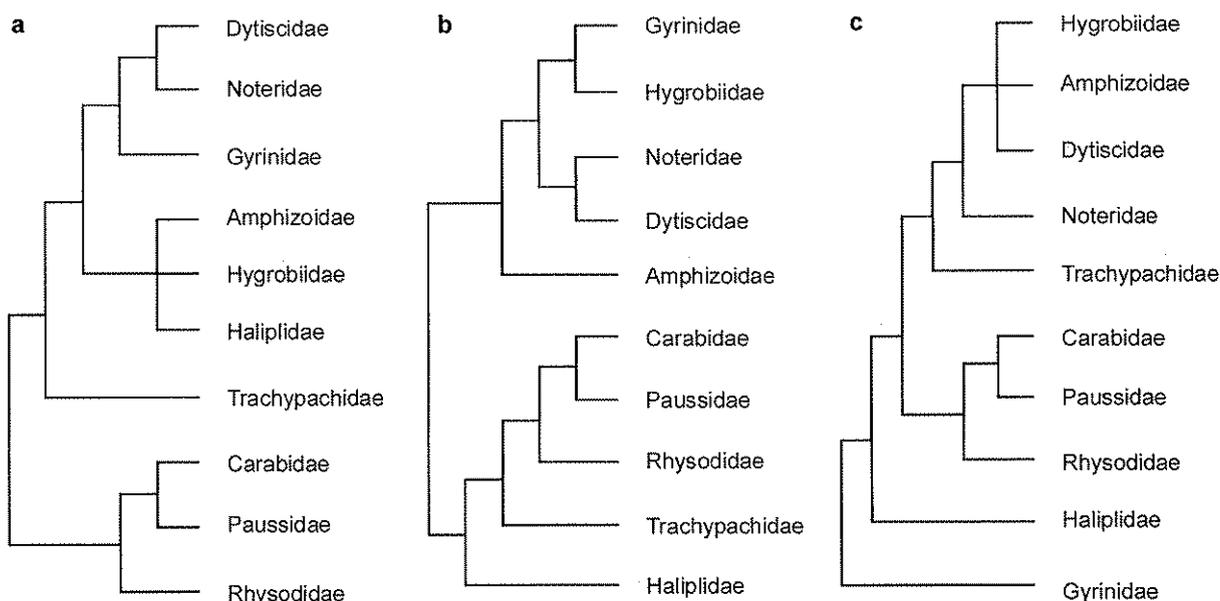


Fig. 3.- Relaciones filogenéticas entre las familias del suborden Adephaga según a, Crowson (1960); b, Kavanaugh (1986); y c, Beutel & Roughley (1988).

En Beutel et al. (1999) se estudian las relaciones filéticas del suborden. Myxophaga parece ser monofilético, aunque no se discute su situación dentro de Coleoptera (en los cladogramas obtenidos aparece incluido en Polyphaga). Hydroscaphidae y Microsporidae son familias hermanas, con Torridincolidae en una posición basal (en el trabajo no se incluye la familia Lepiceridae).

ADEPHAGA

El suborden Adephaga incluye un grupo de familias de hábitos predadores, en su mayoría acuáticas – siguiendo el criterio de Lawrence & Newton (1995), solo tres familias son terrestres (Trachypachidae, Rhysodidae y Carabidae, incluyendo Cicindelinae), aunque en número de especies los más numerosos son los Carabidae. El problema principal en la filogenia basal de los Adephaga es la relación entre las formas acuáticas (tradicionalmente consideradas como Hydradephaga) y las terrestres (Geadephaga). Está generalmente aceptado que las formas acuáticas derivan de las terrestres (aunque Ponomarenko, 1977 propuso que la forma ancestral era acuática), pero la cuestión es si hubo una sola invasión del medio acuático, o si, por el contrario, hubo varias, a partir de diferentes grupos ancestrales de Geadephaga.

A pesar de que no se conocen fósiles de Hydradephaga anteriores al Jurásico, en donde aparece la familia Gyrinidae (Benton, 1993), el origen de las formas acuáticas es probablemente más antiguo, y no debe diferir mucho del de las familias terrestres (probablemente Triásico, Crowson, 1960). La posible monofilia de los Hydradephaga, incluyendo a la familia terrestre Trachypachidae, se basaría en una serie de caracteres morfológicos comunes (p.ej. antenas glabras, extensión de las metacoxas hasta la epipleura, separando la metapleura del primer segmento abdominal visible, y la estructura de la metepisterna y las mesocoxas). Dentro de los Hydradephaga, los Gyrinidae muestran un gran número de características propias, resultado de su modo de vida especial (nadan en la superficie del agua, capturando las presas que quedan atrapadas en ella). De acuerdo a Crowson (1960), si ignoramos estas autapomorfias especializadas los Gyrinidae se deben situar próximos a los Noteridae y Dytiscidae. Las familias de

Hydradephaga se dividirían, según el mismo autor, en basales (“lower”) (Amphizoidae, Hygrobiidae y Haliplidae) y derivadas (“higher”) (Noteridae, Dytiscidae y Gyrinidae). En los Geadephaga (excluidos los Trachypachidae, que serían un grupo relicto intermedio entre Hydradephaga y Geadephaga), los Rhysodidae serían hermanos de Paussinae + Carabidae (Fig. 3a).

Roughley (1981) también apoya la monofilia de los Hydradephaga, que serían el grupo hermano de Trachypachidae (formando los Dytiscoidea). Estos a su vez serían el grupo hermano de los Caraboidea. La monofilia de Trachypachidae + Hydradephaga estaría apoyada por una serie de caracteres morfológicos (antenas glabras, estructura del proceso prosternal, cavidades coxales, fusión de las metacoxas, caracteres de las alas membranosas, estructura genital del macho y la hembra, y la presencia de cuerpos de Giardina en los ovarios). Según este autor la posición de Haliplidae y Gyrinidae dentro de los Adephaga sería dudosa, lo que confirma en estudios posteriores, en los que acepta el origen polifilético de los Hydradephaga (p.ej. Beutel & Roughley, 1988).

Hammond (1979), basándose en el mecanismo de plegamiento del ala, considera que Dytiscidae, Noteridae, Amphizoidae y Trachypachidae comparten una sinapomorfia: la mancha subcubital, utilizada para mantener las alas en posición (la pérdida en algunas especies de Dytiscidae y Noteridae sería debida a su pequeño tamaño). Otros caracteres de la venación y la estructura del ala también relacionan a estos grupos. Dentro de este clado de familias acuáticas más Trachypachidae, los Hygrobiidae ocuparían una posición basal, y toda la línea “ditiscoidea” parece ser el grupo hermano de los Gyrinidae. De ser así, los Trachypachidae serían secundariamente terrestres, lo que se vería apoyado por las autapomorfias del grupo, que se han interpretado como adaptaciones al medio acuático (antenas glabras, estructura de las metacoxas, etc.). La presencia común de estructuras para limpiar las antenas en las tibias anteriores de Trachypachidae y Carabidae sería una convergencia (estructuras similares se conocen en diversos grupos de escarabajos terrestres, por ejemplo en Staphylinidae). Otros autores que apoyan la monofilia de las familias acuáticas con Trachypachidae son Bell (1966) y Ward (1979). Por el contrario, según Hammond

(1979) los Haliplidae formarían un grupo aparte, probablemente resultado de una invasión independiente del medio acuático. Un esquema parecido es el propuesto por Kavanaugh (1986), que considera a los Hydradephaga (excluidos los Haliplidae) monofiléticos, con Amphizoidae en la base, y a los Haliplidae como hermanos de los Geadephaga (Fig. 3b).

Beutel & Roughley (1988) y Beutel (1993, 1995, 1997, 1998b) postulan tres invasiones independientes del medio acuático (algo sugerido ya por Bell, 1966 y Lawrence & Newton, 1982): una inicial por los Gyrinidae, que serían el grupo hermano del resto de Adephaga, una segunda por los Haliplidae, y una última por los ancestros de los Dytiscoidea (Noteridae, Amphizoidae, Hygrobiidae y Dytiscidae). Los Dytiscoidea serían el grupo hermano de Trachypachidae, y estos a su vez formarían el clado hermano de Carabidae más Rhysodidae (Fig. 3c). La separación temprana de los Gyrinidae sería compatible con el registro fósil: son la familia de Hydradephaga con fósiles más antiguos (en el Triásico, *Triadogyrus*, Ponomarenko, 1977). La segunda invasión (Haliplidae) se caracterizaría por las adaptaciones a una dieta compuesta de algas filamentosas o Characeas en las larvas (la dieta no es tan especializada en los adultos), con una serie de modificaciones morfológicas asociadas tanto en larvas como en adultos. El análisis de la morfología larvaria de Beutel & Haas (1996) coincide en considerar a los Gyrinidae como el grupo hermano del resto de Adephaga, pero los Hydradephaga (excluidos los Gyrinidae) y los Geadephaga aparecen como grupos hermanos monofiléticos. Los autores concluyen, sin embargo, que los caracteres que sitúan a Haliplidae como grupo hermano del resto de familias acuáticas – y no en una posición basal de Adephaga, incluyendo Carabidae, como se afirma en trabajos previos – son convergencias evolutivas. La monofilia de los Adephaga excluidos Gyrinidae y Haliplidae se apoya en cuatro caracteres de las larvas (no se conoce ninguna sinapomorfia común a los adultos de este grupo): la presencia de estructuras para romper el corion de los huevos en las larvas del primer estadio (secundariamente ausente en Noteridae y Carabidae, y presente en otras familias de coleópteros); la reducción de los canales suctores en las mandíbulas (que según los mismos autores han debido originarse de modo independiente en por lo menos algunos Gyrinidae, Haliplidae, Dytiscidae y Trachypachidae); y la forma del tentorio y la inserción de los músculos de la cabeza (también supuestamente modificados o secundariamente desaparecidos en algunos taxa) (Beutel, 1998b). La evidencia morfológica en favor de la hipótesis de las tres invasiones del medio acuático parece pues no demasiado concluyente.

Un esquema un tanto diferente fue propuesto por Bills (1976): según este autor, el género *Omophron* (Carabidae: Omophroninae según Lawrence & Newton, 1995) es considerado el grupo hermano de Trachypachidae + Hydradephaga, basándose en la musculatura y los escleritos del ovopositor. El clado formado por estos grupos sería sin embargo derivado dentro de los Carabidae, lo que convertiría a estos últimos en parafiléticos. La dicotomía principal sería entre cicindélidos y Carabidae *sensu lato*. La posición basal de los cicindélidos como grupo hermano del resto de carábidos se vería apoyada por la estructura de los ovarios (Jaglarz, 1992). Según Bills (1976) dentro de Carabidae se distinguen tres líneas principales: Harpalinae, Carabinae, y el resto (con poca resolución). Entre estos últimos están el grupo formado por Omophroninae, Trachypachidae y Hydradephaga. Nichols (1985), basándose en la articulación de las coxas, llega a conclusiones parecidas: Omophroninae sería el grupo hermano de Hydradephaga (con la posible excepción de Gyrinidae) y Trachypachidae, todo el clado sería a su vez el grupo hermano de

Notiophilus, formando un grupo derivado dentro de los Carabidae.

Una de las sinapomorfias de los Adephaga es la presencia de un tipo de glándulas secretoras particular, que es seguramente común al antecesor de todas las familias de Adephaga actuales (Dettner, 1987). Según Crowson (1981) la adquisición de glándulas defensivas estaría relacionada con los hábitos riparios de los primitivos Adephaga, para defenderse de la predación de anfibios. Los compuestos más sencillos son la p-quinonas; las modificaciones mediante vías bioquímicas adicionales son caracteres derivados (Dettner, 1987). Los Geadephaga (incluyendo Trachypachidae) comparten una misma estructura de las glándulas defensivas pigdiales, aunque las de los Cicindelinae tienen cierta semejanza con las de Hydradephaga. La estructura de las glándulas de Rhysodidae y Trachypachidae es semejante a las de los Carabidae, aunque no se conocen detalles sobre la química de sus productos. A su vez, los Hydradephaga (con excepción de los Haliplidae) comparten un mismo tipo de glándulas, alargadas y a veces ramificadas. Los Dytiscidae forman un grupo monofilético, con la única posible excepción de los Hydrophorinae (los únicos que tienen glándulas accesorias). Gyrinidae, Hygrobiidae y Amphizoidae tienen compuestos propios, aunque esto son seguramente autapomorfias, estando las estructuras básicas muy relacionadas con Dytiscidae (Dettner, 1987, 1990).

Datos moleculares recientes (Shull et al., en evaluación, y datos inéditos) apoyan la división más tradicional entre Hydradephaga y Geadephaga, con Trachypachidae en una situación intermedia incierta. El reciente trabajo de Maddison et al. (1999) también apoyaría la monofilia de Geadephaga, aunque la representación de los Hydradephaga en este trabajo es muy escasa. Los mismos autores concluyen que el gen que utilizan (ADN 18S ribosomal) puede ser insuficiente para resolver las relaciones entre los grupos basales de carábidos. Pese a ello, algunas relaciones parecen sólidas, como la monofilia de Carabidae (incluido Paussidae), y la de muchas de las tribus tradicionales. Algunos de los resultados más sorprendentes son el agrupamiento de Cicindelinae, Rhysodidae, Paussinae y Scaritinae próximos a Harpalinae, en un grupo monofilético derivado, lo que no cuenta con ningún apoyo en base a caracteres morfológicos, y parece ser debido a artefactos metodológicos.

Los problemas en la filogenia y clasificación de Carabidae se tratan con más detalle en el volumen editado por Ball et al. (1998), que recoge las contribuciones a un simposio celebrado con motivo del XX Congreso Internacional de Entomología en Florencia en 1996. Una nota dominante del volumen es la variedad de clasificaciones en uso, con autores utilizando los mismos grupos monofiléticos con rangos muy distintos (de tribu a familia, como en el caso de los tréquidos o los cicindélidos). Los autores anglosajones tienden a considerar Carabidae como una única familia (dividida en muy diversas subfamilias y tribus según cada cual), mientras que los autores franceses, ibéricos e italianos (producto de la influencia de Jeannel) tienden a separar a los carábidos en un número más o menos elevado de familias. La misma tendencia se observa en rangos inferiores, con una proliferación de taxa de alto rango que en algunos casos parece excesiva y poco fundamentada filogenética y morfológicamente. El problema de considerar con rango de familia las divisiones más o menos tradicionales dentro de los carábidos es que en algunos casos su monofilia no está bien definida, y el grado de divergencia morfológica (y molecular) no lo justifica. Algunas notas comunes a varias de las contribuciones al simposio son la inclusión de los cicindélidos como un grupo próximo a los Carabidae (*Carabus*,

Cychrus, *Calosoma* y algunos géneros australes), la consideración de los Paussidae como una familia basal hermana de los Carabidae *sensu stricto* – y poca cosa más (véase Ribera, en prensa, para un comentario más detallado de las contribuciones a este simposio).

POLYPHAGA

Los Polyphaga son el grupo más numeroso, y morfológica y funcionalmente diverso, de los coleópteros, con cerca del 90% de las especies descritas. De acuerdo a Hansen (1997b) el ancestro de los polífaga sería un escarabajo de pequeño tamaño (no más de 5 mm), terrestre, probablemente habitante de hojarasca y detrito vegetal de suelos de bosque húmedos, de hábitos alimentarios saprófagos (véase Lawrence & Newton, 1982 para una detallada lista de las sinapomorfias del grupo).

Dentro de los Polyphaga, y basándose en la estructura de las alas membranosas, Kukulová-Peck & Lawrence (1993) distinguen dos líneas principales: los hidrofíloideos (Hydrophiloidea, Staphyliinoidea y Scarabaeoidea) y los eucinetoides (el resto de superfamilias, dentro de las series Elateriformia, Bostrichiformia y Cucujiformia). A grandes rasgos esta división se correspondería con la más tradicional de “Haplogastra” y “Symphyogastra”, basada en la presencia o ausencia, respectivamente, de un esclerito pleural diferenciado en el segundo segmento abdominal (véase p.ej. Lawrence et al., 1995b). La clasificación propuesta por Lawrence & Newton (1995) divide a los Polyphaga en cinco grandes series: Staphyliniformia, Scarabaeiformia, Elateriformia, Bostrichiformia y Cucujiformia (Apéndice 1). Las relaciones filogenéticas entre las series de Polyphaga son en gran medida desconocidas.

Staphyliniformia

La serie Staphyliniformia es uno de los grupos más basales y diversos del suborden Polyphaga, con unas 60.000 especies descritas, y sin duda muchas más por describir. La mayoría son especies de pequeño tamaño (incluyen los escarabajos más pequeños que se conocen, algunos ptiliidos de 0,35 mm de largo), aunque hay formas de gran tamaño entre los Hydrophilidae (como el “pececillo de plata”, especies acuáticas del género *Hydrophilus*), Silphidae (los escarabajos enterradores) o algunos Staphylininae. En general son especies que habitan el suelo, en ambientes más o menos húmedos, aunque la diversidad ecológica es enorme – termitófilos, arborícolas, cavernícolas, acuáticos, ripícolas, ectoparásitos de mamíferos... (ver Hansen, 1997a, b para más detalles sobre la biología de los grandes grupos). Sinapomorfias del grupo serían la presencia de urogomfos articulados en las larvas (aunque algunos grupos derivados no las tienen, se supone que por pérdida secundaria) y el tipo de mecanismo de plegamiento del ala (Lawrence & Newton, 1982).

Dentro de la serie generalmente se aceptan cuatro grupos bien definidos: hidrofílicos, hidrénidos, histéridos y estafilínidos. Las relaciones entre los grupos son más contenciosas. Algunos autores agrupan a las formas acuáticas (hidrofílicos e hidrénidos) en base a semejanzas en las antenas (que están modificadas y se utilizan como órganos para la renovación del aire) y otras adaptaciones al medio acuático (Crowson, 1960, 1995; Beutel, 1994, 1997, aunque en Beutel & Molenda, 1977, los Hydraenidae se consideran con Staphyliinoidea, basándose en un detallado estudio de la anatomía de las larvas) (Fig. 4a). La tendencia general es, sin embargo, agrupar a hidrénidos con estafilínidos por un lado, e histéridos e hidrofílicos por otro, en base a semejanzas, entre otros

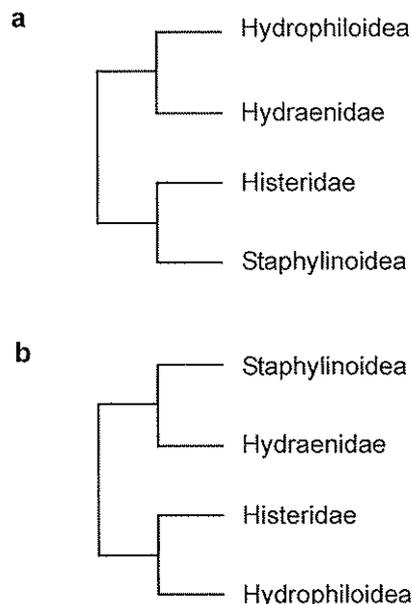


Fig. 4. –Relaciones filogenéticas entre los principales grupos de Staphyliniformia. a, Crowson (1960); b, Lawrence & Newton (1982).

caracteres, de la larva, el mecanismo de plegamiento de las alas y la estructura de los segmentos genitales (Lawrence & Newton, 1982, véase Hansen, 1991, 1997a, para una detallada discusión de la posición de Hydraenidae) (Fig. 4b). Esta hipótesis filogenética se refleja en la clasificación aceptada por Lawrence & Newton (1995), con dos grandes superfamilias dentro de los Staphyliniformia: Hydrophiloidea (incluyendo Hydrophilidae e Histeridae) y Staphyliinoidea (incluyendo Staphylinidae e Hydraenidae) (Apéndice 1). El origen de las adaptaciones al medio acuático sigue siendo una incógnita: ¿fueron adquiridas por el antecesor común a toda la serie, lo que significa que histéridos y la mayoría de Staphyliinoidea serían secundariamente terrestres – con la pérdida asociada de estas adaptaciones –, o fueron adquiridas de modo independiente por hidrofílicos e hidrénidos, lo que significaría un remarcable caso de convergencia evolutiva?

• Hydrophiloidea

De acuerdo a Lawrence & Newton (1995) la superfamilia Hydrophiloidea incluiría a Hydrophilidae, Histeridae y dos familias “menores” (Synteliidae y Sphaeritidae) (Apéndice 1). Los Synteliidae e Histeridae formarían un grupo monofilético, en el que Histeridae tendría las formas más derivadas (Lawrence & Newton, 1982). La tendencia entre los especialistas en coleópteros acuáticos es considerar a Hydrophilidae *sensu* Lawrence & Newton (1995) una superfamilia, y a las subfamilias como familias (p.ej. Hansen, 1991, 1995, 1997a; Archangelsky, 1998). La diferencia es únicamente de rango, sin consecuencias directas para las hipótesis filogenéticas del grupo.

Los hidrofílicos son acuáticos, aunque una gran parte (cerca del 60% de los géneros descritos, y más del 20% de las especies) son secundariamente terrestres. Las larvas son en su mayoría depredadoras, y los adultos saprófagos o coprófagos (las formas terrestres). Según Hansen (1991), los Hydrophilinae (*sensu* Lawrence & Newton, 1995), junto con Spercheinae, serían el grupo hermano del resto de hidrofílicos. Entre los últimos, Georissinae e Hydrochinae serían grupos hermanos, y Helophoridae y Epimetopidae ocuparían una posición más basal. En la reciente revisión de Archangelsky (1998), en la que se

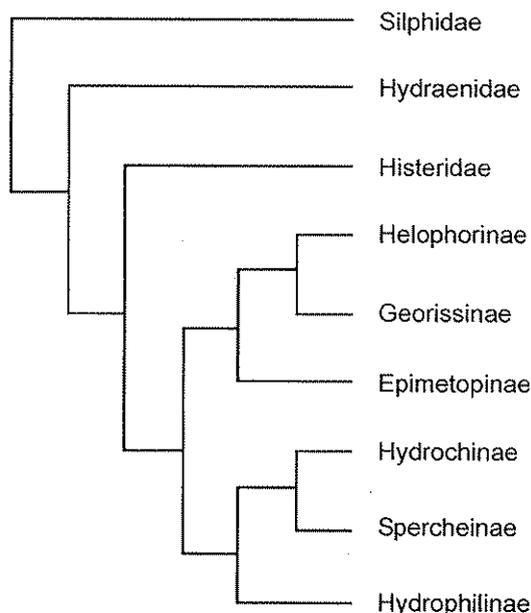


Fig. 5. -Relaciones filogenéticas entre las familias y subfamilias de Hydrophiloidea según Archangelsky (1998).

reevalúan algunos de los caracteres utilizados en Hansen (1991) (que los obtuvo de trabajos publicados, no de observación directa), Helophorinae, Georissinae y Epimetopinae forman un grupo monofilético, que es el hermano de Hydrochinae + Spercheinae e Hydrophilinae. En el mismo trabajo se confirma que los histéricidos son el grupo hermano de los hidrófilidos, y que los hidrénidos son parte de Staphyloidea (Fig. 5).

- Staphyloidea

El primer registro fósil de la superfamilia Staphyloidea es del Jurásico temprano o medio (Arnoldi et al., 1977), con especies pertenecientes a Hydraenidae y otras familias primitivas (como Agyrtidae, que incluye a parte de lo que antes se consideraba Silphidae – p.ej. el género *Necrophilus*). Grupos con élitros más cortos que el abdomen, relacionados con los Omalinae *sensu lato* (familia Staphilinidae), aparecen en el Jurásico medio. Actualmente los omalinos son considerados como un conjunto de grupos relictos, especializados, con distribuciones restringidas, con excepción de los extremadamente variados y predominantemente tropicales Pselaphinae. Grupos más derivados, como Micropeplinae y los mismos Pselaphinae, no aparecen hasta el Terciario medio, a pesar de que serían fácilmente reconocibles por su morfología especializada.

La presencia de élitros cortos, que no llegan al extremo del abdomen, es un carácter típico de la superfamilia. Esto permite una mayor movilidad del abdomen, y la posibilidad de ocupar microhábitats de espacio reducido (Hammond, 1979). El mismo autor confirma la monofilia del grupo en base a mecanismos comunes de plegamiento del ala, que son más complejos que en otros grupos debido al pequeño tamaño de los élitros.

Dentro de Staphyloidea generalmente se distinguen tres grandes grupos basales, de relación incierta entre ellos: 1, Hydraenidae + Ptiliidae (que son grupos hermanos de acuerdo a la estructura de los palpos maxilares, Beutel & Molenda, 1997, y a una extensa serie de caracteres morfológicos de larvas y adultos, Lawrence & Newton, 1982; Hansen, 1991); 2, Leiodidae + Agyrtidae; y 3, Staphilinoi-

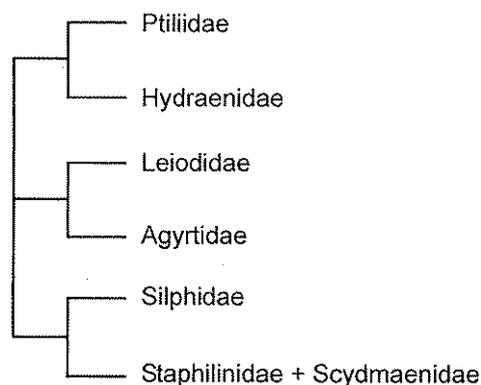


Fig. 6. -Relaciones filogenéticas entre las familias de Staphyloidea según Hansen (1997a).

dea *sensu stricto* (Lawrence & Newton, 1982; Beutel & Molenda, 1997). Dentro de estos últimos, los Silphidae ocuparían una posición basal, siendo hermanos del resto de Staphilinidae + Scydmaenidae (aunque, según Beutel & Molenda, 1997, Staphilinidae sería parafilético) (Fig. 6).

El esquema propuesto por Hansen (1997a) es algo diferente, con Hydraenidae + Ptiliidae como grupo hermano de Leiodidae, pero con Agyrtidae en la base del grupo. Los Scydmaenidae y Scaphididae estarían en la base del resto de los Staphyloidea, con los Silphidae ocupando una posición más derivada dentro del grupo.

Los pseláfidos son considerados en la actualidad como una subfamilia dentro de Staphilinidae, un grupo derivado dentro de los primitivos "Omaliinidos" (Newton & Thayer, 1995). Según estos autores, la radiación explosiva del grupo de los Omaliinae (en particular los Pselaphinae) estaría producida por la adquisición de un tipo particular de glándulas defensivas. Por el contrario, Beutel & Molenda (1997) sitúan a los Pselaphinae entre un grupo de Staphilinidae más derivados (Staphilininae, Paederinae, Steninae y Eusasthetinae), basándose en la morfología de las larvas. Y Hansen (1997a) los sitúa próximos a Dasyserinae y Micropeplinae, en una situación diferente a la de los autores previos.

Scarabaeiformia

La serie Scarabaeiformia se compone de una única superfamilia, Scarabaeoidea. La posición de los Scarabaeoidea es dudosa. En general se admite su relación con los Staphyloidea (los "Haplogastra" de Forbes, 1926; Peyerimhoff, 1933 y Jeannel & Paulian, 1944, por nombrar algunos de los primeros trabajos; ver también Kukulová-Peck & Newton, 1993 para la relación entre la venación de las alas en Scarabaeoidea y Staphyloidea), pero hasta qué punto forman grupos hermanos, o uno (Scarabaeoidea) se incluye en el otro (Staphyloidea), es disputable. La relación con Dascilloidea o Elateroidea, propuesta por algunos autores (p.ej. Crowson, 1960, 1971; Lawrence & Newton, 1982), parece poco aceptada en la actualidad: la reciente revisión de Browne & Scholtz (1999) rechaza la relación con Dascilloidea, aceptando la inclusión de Scarabaeoidea en el grupo de superfamilias de "Haplogastra" (hidrófiloideos, estafilinoideos e histéricoideos). En este sentido, Hansen (1997a) sugiere que los Scarabaeoidea (representados por la familia Trogidae en su estudio) podrían estar más próximos a Hydrophiloidea (incluyendo Histeridae) que a Staphyloidea. Esto convertiría a Staphyloidea (*sensu* Lawrence & Newton, 1995) en parafilético, aunque la

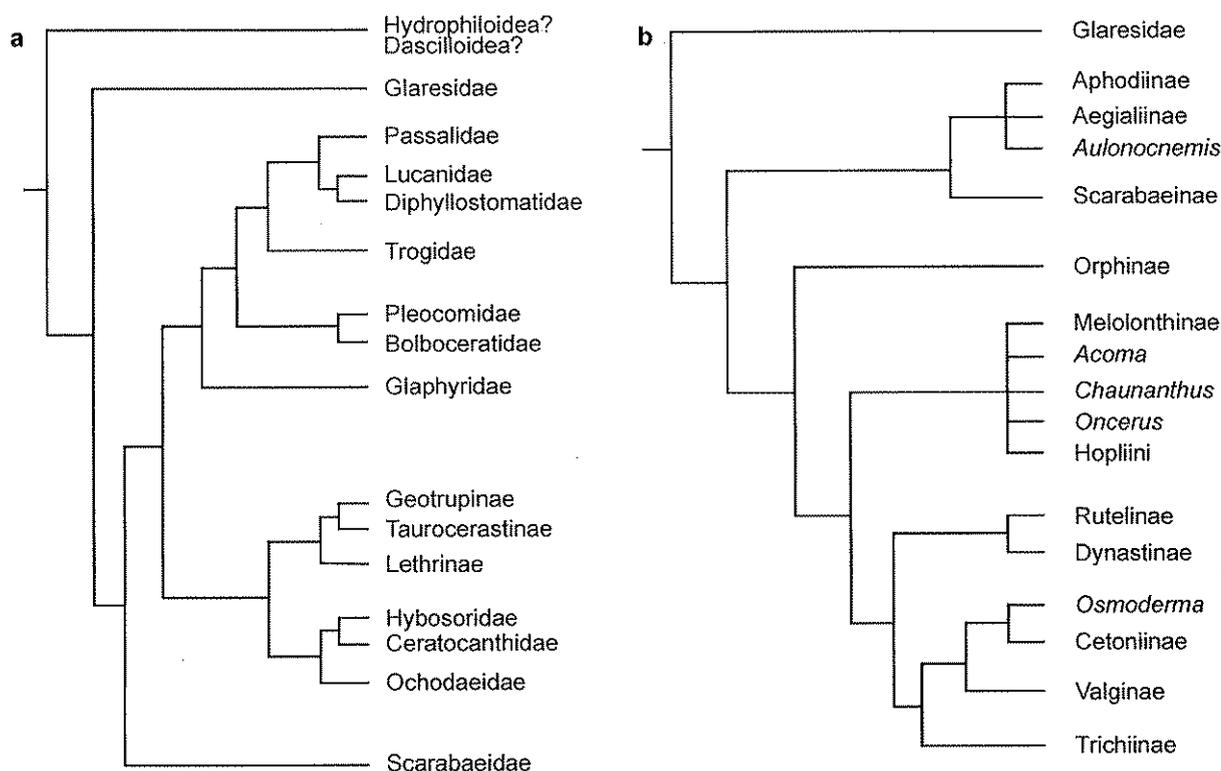


Fig. 7. -Relaciones filogenéticas entre a, familias y subfamilias de Scarabaeoidea según Browne & Scholtz (1999); b, subfamilias de Scarabaeidae según Browne & Scholtz (1998).

evidencia aportada por Hansen (1997a) es limitada, ya que inicialmente se incluyó a Trogidae como un grupo externo, y no se estudian otras familias de Scarabaeoidea.

Lawrence & Newton (1995) consideran a los escarabidos una serie (Scarabaeiformia) con una sola superfamilia (Scarabaeoidea), e igual rango que Staphyliniformia, aunque reconocen las semejanzas entre ambos linajes (Apéndice 1).

El hábito ancestral era el suelo, las larvas se alimentaban de hongos o de humus enriquecido por la descomposición microbiana o por hongos, y los adultos de hongos (Scholtz & Chown, 1995). Las familias primitivas del grupo surgieron en el Jurásico (180 - 160 Ma), y los grupos más modernos a inicios del Terciario (65 Ma). La clasificación aceptada por Lawrence & Newton (1995) se basa en la propuesta de Scholtz & Chown (1995) (a su vez basada en los trabajos de Crowson, 1955, 1981), que considera con el rango de familia los grupos primitivos Mesozoicos, y como subfamilias dentro de Scarabaeidae a los grupos originados en el Cenozoico. Las dos radiaciones son en muchos aspectos paralelas: los árboles filogenéticos tienen una topología semejante, se han repetido las mismas adaptaciones a diferentes modos de alimentación y hábitats, e incluso algunos tipos morfológicos son convergentes (Scholtz & Chown, 1995).

Las formas actuales están muy diversificadas ecológicamente, incluyendo especies xilófagas (tanto de tejido vivo como muerto), necrófagas, micófagas (tanto en suelo como arbóreos), asociadas a insectos sociales, fitófagas (tanto de tejido vivo como muerto), coprófilas, saprófilas, depredadoras, que se alimentan de queratina, florícolas, e incluso formas en las que los adultos no se alimentan de sustancias sólidas (p.ej. algunos Melolonthinae, Dynastinae o Rutelinae). Hay formas que presentan diversos grados de cuidado maternal, y algunos Passalidae tienen estructuras familiares semisociales, con cooperación de los adultos en la cría de las larvas y en la construcción de las celdas pupales.

Según Browne & Scholtz (1999), dentro de la superfamilia los Glaresidae serían el grupo más primitivo, hermano del resto de Scarabaeoidea. Dentro de estos últimos se distinguen dos grandes líneas: las familias Mesozoicas (linaje pasárido) y los más modernos Scarabaeidae. A su vez, el linaje de los pasáridos se divide en dos grandes grupos: uno incluyendo (entre otros) a los pasáridos, lucánidos, trógidos y bolbocerátidos, y otro a los geotrúpidos y ceratocántidos (Fig. 7a).

Dentro de los Scarabaeidae se distinguen dos linajes principales: los aphodiinos y los orphninos (que incluyen a los grandes grupos, como Melolonthinae, Rutelinae, Dynastinae, Trichiinae, Cetoniinae y Valginae) (Browne & Scholtz, 1998) (Fig. 7b).

Elateriformia

Lawrence & Newton (1995) dividen la serie Elateriformia en cinco superfamilias: Scirtoidea (incluidos los Clambidae), Dascilloidea, Buprestoidea, Byrrhoidea (incluidos Byrrhidae, y los Psephenoida y Dryopoidea de otros autores) y Elateroidea (Apéndice 1). La inclusión de Dascilloidea y Scirtoidea sigue el concepto inicial de Crowson (1955), aunque posteriormente el mismo autor sitúa a los Dascilloidea más próximos a los Scarabaeoidea, y a los Scirtoidea en un grupo separado (Crowson, 1960, 1971). En este sentido, la serie, en su concepción más amplia, incluiría también a los Scarabaeoidea (p.ej. Kasap & Crowson, 1975), algo poco aceptado en la actualidad, como ya se ha comentado.

La composición de la serie se puede considerar más o menos estable, pero las relaciones entre superfamilias, y la situación de algunas familias, es todavía incierta. A pesar de los múltiples trabajos que han tratado la filogenia del grupo pocos resultados son coincidentes, y ni siquiera las grandes líneas dentro de la serie se pueden considerar bien establecidas. De acuerdo a Crowson (1960) el grupo se caracterizaría

por tener larvas acuáticas o de ambientes riparios, y de desarrollo largo. Por el contrario, los adultos son de vida más corta, en algunos casos alimentándose solo de fluidos azucarados (sin proteína).

- Scirtoidea

En la base de la superfamilia se situaría Decliniinae, una familia descrita en 1994 para una especie del extremo oriental de Rusia (Lawrence et al., 1995a). Los Scirtidae tienen larvas acuáticas (aunque algunas son desconocidas) y adultos terrestres.

- Dascilloidea

Las familias de Dascilloidea fueron tradicionalmente consideradas próximas a Scarabaeiformia (p.ej. Crowson, 1971), aunque Lawrence (1988) las incluye en Elateriformia. El tipo ancestral de la superfamilia probablemente era el plesiomórfico de la serie, con larvas edáficas y adultos de corta vida, representados actualmente por algunos Dascillidae. A partir de este tipo ancestral, se desarrollaron formas termitófilas (Dascillidae: Karumiinae) y formas ectoparasitas (Rhipiceridae).

- Buprestoidea

Según Lawrence & Newton (1995) Buprestoidea incluye una única familia, Buprestidae, que estaría relacionada con los Byrrhoidea (Crowson, 1960, 1981; Lawrence, 1988). De ser así, los buprestidos tendrían ancestros acuáticos o ripícolas: de alimentarse de algas pasarían a comer madera sumergida, y de allí al medio terrestre, desarrollando secundariamente adaptaciones a este ambiente. Por el contrario, Beutel (1995), basándose en un análisis de las larvas, sitúa a los Buprestidae en la base de un clado formado por Byrrhoidea (excluido Byrrhidae) y Elateroidea (*sensu* Lawrence & Newton, 1995). De ser así, los buprestidos serían originalmente terrestres.

- Byrrhoidea

Las relaciones entre las familias de Byrrhoidea *sensu* Lawrence & Newton (1995) son muy confusas. La superfamilia así definida incluye a Byrrhidae y a los Psephenoidea y Dryopoidea de otros autores. El análisis de Lawrence et al. (1995a) no encuentra relaciones con una firme sustentación excepto para el clado formado por Lutrochidae, Dryopidae, Linnichidae y Heteroceridae, esto es, las principales familias de Dryopoidea excepto Elmidae. Todas estas familias tienen larvas y adultos acuáticos o ripícolas. La posición de Byrrhidae y Elmidae no está clara, aunque en algunos de los árboles obtenidos aparecen en la base de este grupo de familias acuáticos (en coincidencia con Crowson, 1978 y Lawrence & Newton, 1982). De ser así, y si la posición de Elmidae es basal, la invasión del medio acuático podría ser plesiomórfica en todos los grupos de Byrrhoidea que actualmente se consideran acuáticos. Otras combinaciones implican la invasión independiente del medio acuático por lo menos en dos ocasiones (una por los élmidos, y otra por el resto de familias), o la reversión al medio terrestre de los bírridos (u otros grupos), lo que parece poco probable. La otra familia acuática de los Byrrhoidea *sensu* Lawrence & Newton (1995), Psephenidae, aparece asociada con Cneoglossidae, pero su situación en la superfamilia – o en los Elateriformia – está todavía por resolver (Lawrence et al., 1995a).

De acuerdo a Beutel (1995) la superfamilia tal y como la entienden Lawrence & Newton (1995) es parafilética. La familia Byrrhidae se situaría en la base de un clado formado por el resto de familias de Byrrhoidea y por las familias de Elateroidea, y dentro de este clado, Eulichadidae y Ptilodactylidae (parte de Byrrhoidea) son el grupo hermano del resto (Byrrhoidea + Elateroidea) (Fig. 8). La posición basal de Byrrhidae estaría de acuerdo con Crowson (1960, 1978) y Kasap & Crowson (1975), que los consideran un grupo ancestral adaptado a la vida muscícola. Dentro de Byrrhoidea, Beutel (1995) agrupa Chelonariidae, Psephenidae, Lutrochidae y Elmidae en un clado monofilético (con Dryopidae en la base), y a Linnichidae con Heteroceridae en otro, en contradicción con Lawrence et al. (1995a).

El reciente análisis de Costa et al. (1999), basado en la morfología de las larvas y adultos, concluye que Byrrhoidea *sensu* Lawrence & Newton (1995) son un grupo monofilético con la exclusión de Eulichadidae y Callirhipidae. Dentro de los Byrrhoidea así definidos diferencian dos grandes clados: una línea con Byrrhidae en la base, compuesta por Cneoglossidae, Eubriidae, Psephenidae y Ptilodactylidae, con Chelonariidae como un grupo derivado dentro de estos últimos. La otra línea tiene en su base a Elmidae (con las dos subfamilias Elminae y Larainae parafiléticas), e incluye a los Lutrochidae, Linnichidae (también parafiléticos), Dryopidae y Heteroceridae. Esta ordenación agrupa en uno de los dos grandes clados a las familias estrictamente acuáticas (los Dryopoidea de otros autores), estando formado el otro por algunas familias totalmente terrestres (que sería el carácter plesiomórfico) y otras con larvas acuáticas y adultos terrestres, posiblemente con una única invasión del medio acuático. Los Eulichadidae, también con adultos terrestres y larvas acuáticas, formarían un grupo aparte, con un origen independiente.

- Elateroidea

Los Elateroidea *sensu* Lawrence & Newton (1995) incluyen las tradicionales superfamilias Armatopodoidea, Elateroidea y Cantharoidea, para las que ya Crowson (1972) postuló un origen común (apoyado posteriormente con un análisis más formal por Lawrence, 1988 y Beutel, 1995). La monofilia del grupo parece bien establecida, basada en autapomorfías tanto de anatomía interna (p.ej. la presencia de cuatro túbulos de Malpígio) como en caracteres de la larva y el adulto. De acuerdo a Beutel (1995) el grupo se dividiría en tres clados, uno formado por la familia Armatopodidae, y los otros correspondiendo más o menos a las antiguas superfamilias Elateroidea (incluyendo a Throscidos, Eucnemidos, Elateridos y Cebrionidos, entre otros) y Cantharoidea (incluyendo, entre otros, a Cantharidae, Drilidae, Lycidae y Lampiridae) (Fig. 8), en acuerdo a lo sugerido por Crowson (1960) y Kasap & Crowson (1975).

Bostrichiformia

La serie Bostrichiformia en el sentido de Lawrence & Newton (1995) es, según los mismos autores, muy probablemente parafilética. La componen grupos de familias que comparten algunas plesiomorfías – pero no todas – con Cucujiformia, pero también con Elateriformia (fueron incluidos en Cucujiformia en Lawrence & Newton, 1982). Incluye dos superfamilias, Derodontoidea y Bostrichoidea.

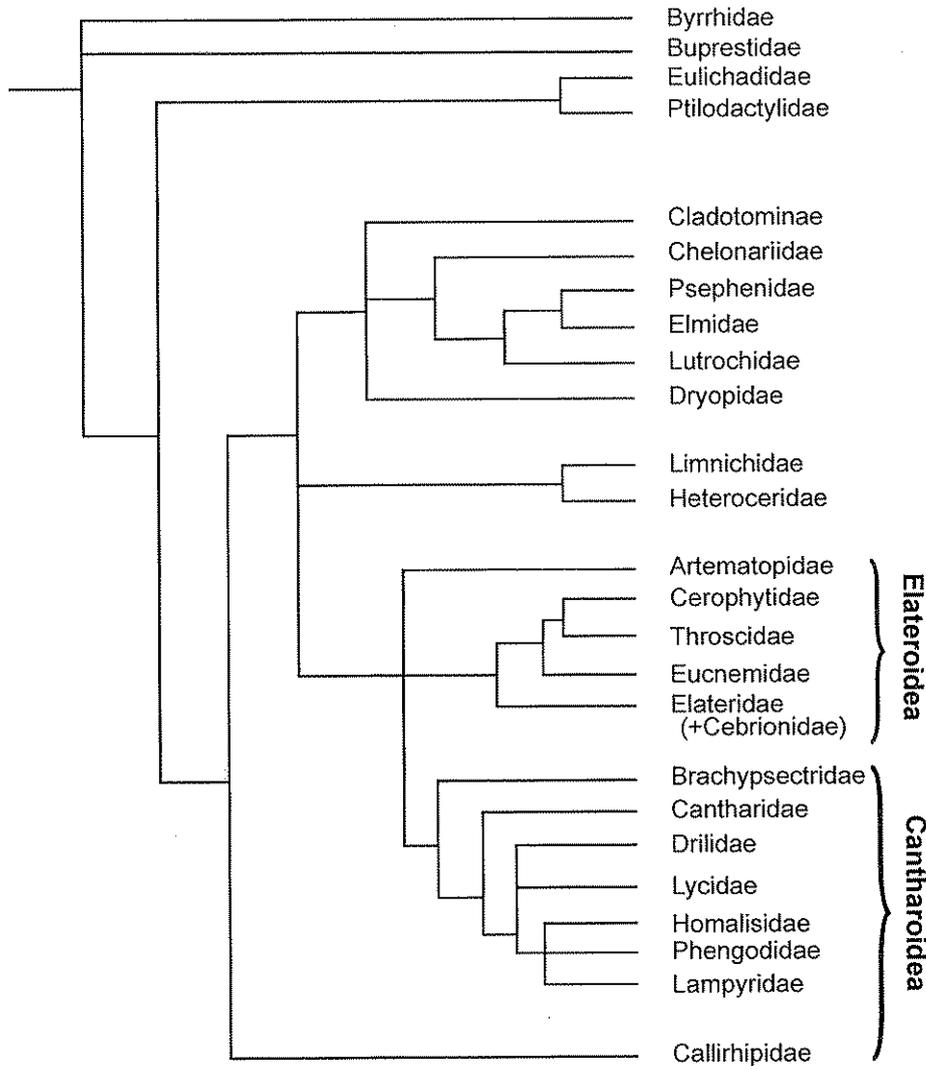


Fig. 8. -Relaciones filogenéticas entre las familias de Elateroidea según Beutel (1995).

- Derodontoidea

La superfamilia Derodontoidea incluye a una única familia (Derodontidae), que ocuparía una posición basal dentro de la serie (Crowson, 1960). De hecho, según el mismo autor algunas semejanzas entre Derodontidae e Hydraenidae, aunque posiblemente se traten de Plesiomorfias (p.ej. presencia de ocelos en los adultos y de estructuras para romper el huevo en las larvas del primer estadio), sugieren la posibilidad de una relación más estrecha entre esta familia y los Staphyliniformia.

- Bostrichoidea

La superfamilia Bostrichoidea según Lawrence & Newton (1995) incluye Bostrichidae, Dermestidae, Anobidae y algunas familias menores (Apéndice 1). Dentro de la familia Anobiidae se incluyen a los pínidos como una subfamilia, de acuerdo a la sugerencia de Crowson (1960) de que no son más que un grupo especializado de anóbidos. Del mismo modo, los Lyctinae se incluyen como una subfamilia de Bostrichidae (véase Crowson, 1960). La posición de la familia Jacobsoniidae (una pequeña familia de distribución indo-pacífica y Australiana) es incierta. Crowson (1960) la relaciona con los derméstidos, basándose sobre todo en características de la larva, pero la venación alar es de tipo stafiliniforme, y algunas estructuras lo asemejan a los Cucujiformia – no se puede pedir más.

Cucujiformia

Los Cucujiformia en el sentido de Crowson (1955) (es decir, excluyendo a los Bostrichiformia, que fueron incluidos en Cucujiformia por Lawrence & Newton, 1982) son la serie más numerosa de los coleópteros, con más de la mitad de los géneros y especies descritos. Esta enorme diversidad se debe sobre todo a la inclusión de dos grandes superfamilias, agrupadas comúnmente con el término Phytophaga: los Chrysomeloidea y los Curculionoidea. Las sinapomorfias del grupo apuntan hacia un origen muy ligado a la ocupación de ambientes xéricos, con modificaciones anatómicas y fisiológicas destinadas a reducir y controlar la pérdida de agua: la presencia de túbulos de Malpigio criptonefrídicos (excepto en algunos grupos acuáticos que los han perdido secundariamente, como el género *Donacia*, un Chrysomelidae), y la ausencia de espiráculos funcionales en el octavo segmento abdominal. Otra característica muy común en el grupo es la retención del sistema larval de cierre de los espiráculos. El grupo incluye relativamente pocas formas riparias o acuáticas (tan solo algunos grupos de crisomélidos y curculiónidos), y las formas más adaptadas a ambientes áridos extremos, como los tenebriónidos o algunos curculiónidos.

La forma ancestral de alimentación que se supone era materia vegetal en proceso de descomposición, hongos o levaduras, tanto para larvas como adultos (Lawrence & Newton, 1982). Esta forma persiste en algunos de los grupos más primitivos (p.ej. Cucujidae o Tenebrionidae), pero la mayoría de grupos han cambiado a una alimentación micófaga

o fitófaga. Los predadores – como coccinélidos o cléridos – son poco frecuentes, y algunos han desarrollado diversos tipos de parasitismo (p.ej. Meloidae o Rhipophoridae).

La enorme diversidad de los Pytophaga (Chrysomeloidea + Curculionoidea) se ha asociado al desarrollo de una dieta fitófaga basada en las angiospermas (Crowson, 1975; Anderson, 1995; Farrell, 1998; aunque Anderson, 1995 sugiere que el rostro de los curculiónidos es la adaptación clave del grupo), del mismo modo que se ha asociado a la gran diversidad de otros grupos de insectos (Ehrlich & Raven, 1964; Mitter et al., 1988). Aproximadamente la mitad de las especies de coleópteros se alimentan de tejidos vivos de angiospermas, y la radiación de los principales grupos coincide en el registro fósil con el de la radiación de las angiospermas (a inicios del Terciario). Farrell (1998), utilizando una filogenia de los Phytophaga, relaciona el cambio a una dieta basada en angiospermas con una enorme diversificación en especies: los grupos filogenéticamente más primitivos, más pobres en especies, se alimentan de coníferas y cicadas, mientras que los más modernos, mucho más diversificados, se alimentan de angiospermas. La conclusión de Farrell (1998) es que la enorme diversidad de los grupos más recientes de Chrysomeloidea y Curculionoidea se debe a la enorme diversidad de recursos que la radiación de las angiospermas puso a disposición de los grupos ancestrales de Phytophaga. Sin la radiación de las angiospermas, los curculiónidos y crisomélidos serían grupos relativamente pobres, como lo son los grupos que continúan con su dieta primitiva de coníferas y cicadas.

Aunque el trabajo de Farrell (1998) es ciertamente importante, pretender que se ha resuelto el misterio de la enorme diversidad de los escarabajos quizá sea algo prematuro. No hay que olvidar que los Phytophaga son solo la mitad de la historia: la evolución de grupos tan diversificados como los Carabidae (predadores), Cucujoidea o Staphyliniformia (con dietas muy variadas) no puede relacionarse con la aparición de las angiospermas. Por otra parte, Farrell (1998) señala una coincidencia – una correlación. Como es bien sabido, las correlaciones ni implican causalidad, ni explican el porqué de las cosas: ¿se produjo coevolución entre plantas y insectos (en el sentido de Ehrlich & Raven, 1964)? ¿Se diversificó primero un grupo (angiospermas) y como consecuencia el otro (escarabajos)? De ser así, ¿porqué se produjo una diversificación y no simplemente un incremento en la abundancia de las especies que se alimentaban de angiospermas? La correspondencia entre número de especies sugiere que la diferenciación fue “horizontal” (es decir, diferentes escarabajos se alimentan de diferentes especies de angiospermas), y no “vertical” (diferentes especies de escarabajos se alimentan de diferentes partes de una misma planta), pero, ¿hasta qué punto esto es así, y porqué? De hecho, lo primero que habría que preguntarse es si los coleópteros son realmente los más ricos en especies, o solo se debe a que órdenes como Diptera o Hymenoptera están relativamente peor estudiados. Y aún en el caso de que efectivamente los coleópteros sean los más diversos, ¿son las diferencias realmente significativas, o simplemente les ha tocado la pajita más larga en un reparto de especies que puede obedecer a múltiples factores de origen muy diverso? (es decir, que el resultado es a todos los efectos aleatorio). Como suele suceder con este tipo de trabajos, se plantean muchas más preguntas de las que se resuelven (ver Barraclough et al., 1998 para un comentario más detallado de Farrell, 1998).

Las relaciones entre los grandes grupos de Cucujiformia no están claras, y en algunos casos – sobre todo en las formas basales – la composición de estos grupos tampoco. El único

punto en el que hay acuerdo general es en considerar a Chrysomeloidea y Curculionoidea grupos hermanos, y derivados dentro de la serie. El grupo hermano de los Cucujiformia tampoco está claro, aunque Crowson (1960) apunta a los Dermestoidea como posibles candidatos.

Lawrence & Newton (1995) dividen a los Cucujiformia en seis superfamilias: Lymexyloidea, Cleroidea, Cucujoidea, Tenebrionoidea, Chrysomeloidea y Curculionoidea (Apéndice 1).

- Lymexyloidea

Los Lymexyloidea incluyen a una sola familia, Lymexyliidae, aparentemente relictas, emparentada con los Cleroidea (Lawrence & Newton, 1982). Crowson (1960) incluye en este grupo a los Strepsiptera (=Stylopidae), aunque es una opción que no cuenta con seguidores en la actualidad, como ya se ha comentado.

- Cleroidea

La composición de las familias dentro del grupo ha sufrido cambios importantes recientemente (p.ej. Crowson, 1964, 1970, en los que se describen varias familias y se redefinen otras), y probablemente todavía queden cambios por hacer. Según Crowson (1960), dentro de los Cleroidea se diferencian dos grandes grupos, una rama originando los Melyridae y la otra los Trogossitidae (y familias afines). En Crowson (1964) se describe la familia Acanthocnemidae de Australia, y en base a unas larvas que supuestamente pertenecían al grupo se sugiere que se podría tratar de una forma intermedia, plesiomórfica, entre las dos grandes líneas – aunque en la actualidad se cree que la larva en cuestión podría corresponder a una especie de Larinotinae, dentro de la familia Trogossitidae (Lawrence & Newton, 1995). En el linaje de los Trogossitidae, los Cleridae y Chaetosomatidae ocuparían una posición derivada.

- Cucujoidea

La superfamilia Cucujoidea es uno de los grupos con más diversidad morfológica y funcional, lo que se traduce en una gran número de familias, aun cuando en número de especies sea menor que otras superfamilias de la serie. Crowson (1960) incluyó en los Cucujoidea a los Tenebrionoidea, aunque reconociendo que probablemente así entendido se tratase de un grupo parafilético. Lawrence & Newton (1982, 1995) separan a los dos grupos, definiendo a los Cucujoidea como los antiguos Clavicornia, y a los Tenebrionoidea como a los antiguos Heteromera. A pesar de esta división, los Cucujoidea siguen siendo muy posiblemente parafiléticos, un “cajón de sastre” que agrupa a lo que no encaja en otros grupos de Cucujiformia mejor definidos.

Dentro de la superfamilia las relaciones, como era de esperar, no están en absoluto bien definidas. En general se admite que las formas más primitivas corresponden a algunas familias pequeñas, de distribución Gondwánica (p.ej. los Protocucujidae o los Sphindidae).

Crowson (1960) reconoce un grupo de familias en base a similitudes en la venación alar y por la fórmula tarsal (4-4-4 o 3-3-3): Cerylonidae, Discolomatidae, Endomychiidae (*sensu* Lawrence & Newton, 1995, incluyendo a los Merophysiniidae), Coccinellidae, Corylophidae y Lathridiidae (Apéndice 1).

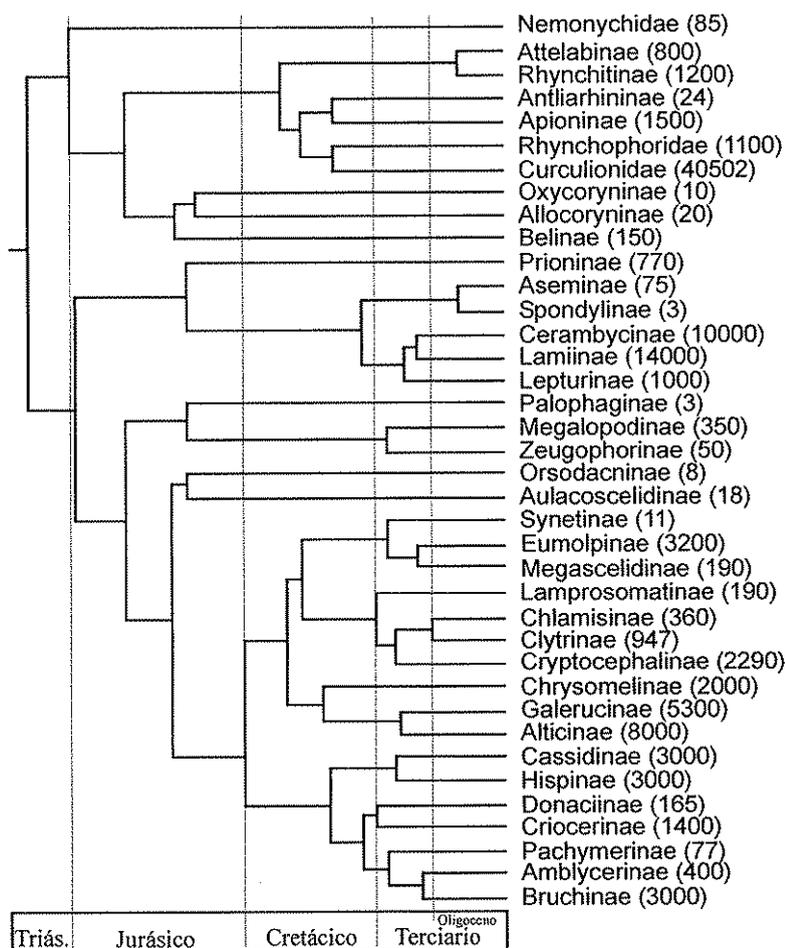


Fig. 9. -Filogenia de los Phytophaga (Chrysomeloidea + Curculionoidea) según Farrell (1998). Entre paréntesis el número de especies conocidas.

- Tenebrionoidea

Las familias de Tenebrionoidea están bien definidas por la estructura del edeago, la fórmula tarsal (5-5-4 o 4-4-4), y diversas características de las larvas (Lawrence & Newton, 1982). Muchas de las plesiomorfias del grupo se pueden encontrar en las familias micófagas, como Mycetophagidae y Tetratomidae.

Las familias más basales del grupo son probablemente Archeocrypticidae, Pterogeniidae, y Ciidae (Lawrence & Newton, 1982). De entre los grupos más derivados, Lawrence & Newton (1982) distinguen cinco linajes: tetratómidos (incluyendo Mordellidae y Rhipiphoridae entre otros), sincóridos (incluyendo Colydiidae y Tenebrionidae entre otros), oedeméridos (incluyendo Cephaloidea y Meloidae), pítidos (incluyendo Pyrochoridae entre otros) y anticídidos (incluyendo Euglenidae y Scaptiidae).

Los Rhipiphoridae son parásitos, probablemente derivados de ancestros próximos a Mordellidae, con larvas minadoras de madera.

- Chrysomeloidea

Según Lawrence & Newton (1995) la superfamilia Chrysomeloidea incluye a cuatro familias: Cerambycidae, Megalopodidae, Orsodacnidae y Chrysomelidae (Apéndice 1).

La filogenia de los Chrysomeloidea propuesta en Farrell (1998), que utiliza la secuencia completa del gen 18S ribosomal y una matriz de más de 200 caracteres morfológicos (compilada de diversas fuentes publicadas), es la más reciente y completa del grupo. Según su análisis los Chrysomeloidea son el grupo hermano de los Curculionoi-

dea, algo generalmente aceptado por todos los autores. Dentro de Chrysomeloidea se distinguen dos líneas principales: Cerambycidae y Chrysomelidae *sensu lato* (incluyendo a Megalopodidae y Orsodacnidae, consideradas como familias en Lawrence & Newton, 1995).

Dentro de los Cerambycidae, los Prioninae serían el grupo basal, hermano del resto, con Cerambycinae y Lamiinae como grupos más derivados. Dentro de los Chrysomelidae *sensu lato*, los Megalopodidae son el grupo más primitivo, hermano del resto (en coincidencia con Reid, 1995) (Fig. 9). Le siguen los Orsodacnidae (con dos subfamilias, Orsodacninae y Aulacoscelidinae) (en coincidencia con Crowson, 1960 y Mann & Crowson, 1983), y los Chrysomelidae *sensu* Lawrence & Newton (1995) (incluyendo a Bruchinae como uno de los grupos más derivados). Dentro de los Chrysomelidae, Farrell (1998) separa dos grandes grupos, que coinciden con los de Reid (1995): el primero incluye a Eumolpinae, Cryptocephalinae (incluidos los clítridos), Chrysomelinae y Galerucinae (incluyendo a los altícidos); y el segundo a Hispinae (incluidos los casídidos), Donaciinae, Criocerinae y Bruchinae (clasificación según Lawrence & Newton, 1995).

- Curculionoidea

Lawrence & Neston (1995), siguiendo fundamentalmente a Kuschel (1995), reconocen ocho familias dentro de los Curculionoidea: Nemonychidae, Anthribidae, Belidae, Attelabidae, Brentidae (que incluye a los Apioninae y Nanophyinae, Kuschel, 1995), Caridae, Ithyceridae y Curculionidae (Apéndice 1).

De acuerdo a Farrell (1998) los Nemonychidae serían la familia más primitiva de Curculionioidea, hermana del resto, que a su vez se divide en Belidae y el grupo formado por Attelabidae y las familias hermanas Brentidae y Curculionidae (incluyendo a los Neárticos Ithyceridae, considerado como parte de Brachycerinae por Kuschel, 1995, y como una familia por Lawrence & Newton, 1995) (Fig. 9). La filogenia de los grandes grupos sigue así casi literalmente el esquema propuesto por Crowson (1960) y Kuschel (1995) (lo que no es sorprendente, pues se utiliza la misma matriz de datos morfológicos). Los Anthribidae, no incluidos en la filogenia de Farrell (1998), ocuparían, según Crowson (1960) y Kuschel (1995) una posición basal próxima a los Nemonychidae.

Los escolítidos y platipódidos son considerados en la actualidad como subfamilias derivadas dentro de los Curculionidae, próximos a Cossoninae, sobre todo por ser sus larvas en todo semejantes a las de otros grupos de la familia (Crowson, 1955, 1960; Lawrence & Newton, 1982; Kuschel, 1995). La división en subfamilias de la enorme familia Curculionidae (la más numerosa de todas las conocidas, con cerca de 50.000 especies y sin duda muchas más por describir) no está en algunos casos todavía bien definida, y se basa muchas veces en similitudes generales más que en un análisis cladístico estricto (Kuschel, 1995). Basándose únicamente en la venación de las alas, Zherikhin & Gratshev (1995) proponen un esquema algo distinto al de Kuschel (1995), aunque más por la diferente definición de familias y subfamilias que por discrepancias profundas en la filogenia. Es de esperar que estudios moleculares actualmente en preparación contribuyan a resolver la filogenia del grupo (Max Barklay, comunicación personal, 1999).

A MODO DE RESUMEN

– o de los problemas que plantea el utilizar grandes grupos taxonómicos en la elaboración de filogenias.

El grado de conocimiento actual de la filogenia y sistemática de los Coleoptera seguramente es menos caótico de lo que parecería a juzgar por esta sinopsis. Existe un enorme volumen de información sobre la mayoría de los grandes grupos – y muchos de los grupos menores –, aunque existen también un gran número de incertidumbres en las relaciones de estos grandes grupos. Así, aunque se acepta que los cuatro subórdenes son monofiléticos, todavía no hay una respuesta a cual es la relación entre ellos. Como se ha visto, hay partidarios de prácticamente todas las combinaciones posibles. Del mismo modo, aunque se acepta que el grupo hermano de los Coleoptera debe buscarse entre los neopteroideos – y suponiendo que los últimos datos moleculares sobre los Strepsiptera los dejen definitivamente junto a los Diptera–, el grupo exacto todavía está por dilucidar.

Entrando ya en la filogenia de los subórdenes, en Adepshaga el principal problema pendiente es el de la monofilia o polifilia de las familias acuáticas, y el cómo se produjeron las transiciones al medio acuático. De nuevo, los últimos datos moleculares (en su mayor parte inéditos) sugieren que las familias acuáticas son monofiléticas, aunque los datos no son todavía definitivos. Las enormes diferencias morfológicas y funcionales entre Gyrinidae, Haliplidae y el resto de familias deja, sin embargo, abierta la cuestión de cómo se produjo la adaptación al medio acuático. Aún en el caso de que los

Hydradephaga sean monofiléticos, cabe la posibilidad de que el ancestro común fuese una forma riparia o poco adaptada al medio acuático, con lo que de hecho se pueden haber producido tres invasiones del medio acuático – Gyrinidae, Haliplidae y Dytiscoidea –, pero dentro de un mismo grupo monofilético. Como cuestión “menor” dentro de Adepshaga está el esclarecimiento de la posición de los cicindélidos: un grupo homogéneo y claramente monofilético donde los haya, pero que se ha situado desde la base del grupo de las familias terrestres hasta en una de las ramas más derivadas dentro de Carabidae.

En los Polyphaga las cuestiones pendientes son muchas, sin duda porque son el grupo más numeroso, variado, complicado y desconocido. Una de las grandes incógnitas siguen siendo los Scarabaeoidea (véase la discusión de la situación del grupo en Crowson, 1995). Ni siquiera está del todo claro que sean monofiléticos: recientes análisis moleculares indican que algunas de las familias de Scarabaeoidea podrían estar más relacionadas con grupos de hidrofiloideos o histeroideos que con otros Scarabaeoidea (A. Vogler, comunicación personal, 1999), algo que estaría de acuerdo con algunos de los esquemas propuestos (p.ej. Hansen, 1997a). En todo caso, parece claro que sus afinidades son con los Staphyliniformia, no con los Elateriformia, y no parece descabellado pensar que las dos series (Staphyliniformia y Scarabaeiformia) acaben fusionándose.

Dentro de los Elateriformia, la filogenia de los Byrrhoidea es uno de los grandes temas pendientes. De nuevo, los problemas van asociados a la monofilia o no de un grupo de familias acuáticas. Algunos de los caracteres morfológicos comunes a estas familias es probable que sean homoplásicos, respuestas paralelas a un mismo tipo de condicionamientos ambientales. Una de las opciones más interesantes es la posibilidad de que los Byrrhidae sean secundariamente terrestres (Crowson, 1995), aunque la alternativa – que las familias acuáticas sean polifiléticas – también tiene implicaciones de gran interés desde el punto de vista evolutivo, ya que permitiría estudiar el proceso paralelo de colonización del medio acuático por grupos emparentados, y las semejanzas y diferencias de sus respectivas adaptaciones.

Los Cucujiformia, como era de esperar debido a su enorme variedad taxonómica, morfológica y ecológica, son uno de los grupos que presenta más conflictos. La monofilia de Cucujoidea, y las relaciones entre familias – incluso la composición de algunas de ellas – está algo menos que bien establecida. Incluso una relación generalmente aceptada, como es la de que Chrysomeloidea y Curculionioidea son monofiléticos y hermanos, podría no sostenerse debido a que la ubicación exacta de grupos relativamente pequeños (como Orsodacnidae y Megalopodidae), que ocupan posiciones basales intermedias, podrían convertir a unos o a otros en parafiléticos.

Al repasar los grandes problemas pendientes de la filogenia de Coleoptera aparece un patrón común: los grandes grupos (superfamilias, series y subórdenes) se definen generalmente con criterios taxonómicos, y los estudios filogenéticos pretenden resolver las relaciones entre estos grandes grupos supuestamente bien definidos. El proceso adolece de una debilidad esencial: cuando se definen los grandes grupos, la tendencia es “adjudicar” familias pequeñas, generalmente con pocos géneros y especies y muchas veces mal definidas, a alguno de ellos. Desde un punto de vista taxonómico es un proceso natural, ya que de otro modo estas pequeñas familias quedarían “descolgadas”, con una posición incierta. El problema es que muchas de estas familias son grupos relictos, basales, de una importancia filogenética crucial: de su situación depende el que los grandes grupos

sean monofiléticos o parafiléticos. Desde un punto de vista filogenético, el número de especies de un género, o el de géneros de una familia, carece de importancia, ya que pueden perfectamente ser el grupo hermano de superfamilias con cientos de géneros y miles de especies. Desde un punto de vista taxonómico, la tendencia es a definir los grandes grupos en base a similitudes generales, ignorando el problema que puede suponer tener un género con algunos caracteres intermedios que no acaba de encajar. Así, aunque taxonómicamente el que estos grupos relictos cambien de una superfamilia a otra (o de una serie a otra) con cierta asiduidad no tiene demasiada trascendencia, de su situación filogenética

depende el que estas superfamilias o series formen grupos monofiléticos o parafiléticos – algo de suprema importancia si se quiere reconciliar la clasificación, con la filogenia, por lo menos en sus líneas principales.

AGRADECIMIENTOS

Los comentarios de Alfred Vogler y Peter Hammond, y en general los del equipo del Laboratorio de Sistemática Molecular del Departamento de Entomología del Natural History Museum de Londres, han sido de gran ayuda en la elaboración de esta sinopsis de la filogenia y sistemática de los escarabajos.

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, R. S., 1995. An evolutionary perspective on diversity in Curculionioidea. *Memoir Entomol. Soc. Wash.*, **14**: 103-114.
- ANGUS, R. B., 1992. *Stifwasserfauna von Mitteleuropa. Band 20 / 10-2: Insecta Coleoptera Hydrophilidae Helophorinae*. Gustav Fischer, Stuttgart, 244 pp.
- ANGUS, R. B. & RIBERA, I., 1997. Entomología del Cuaternario. *Bol. SEA*, **16**. Vol. Monográfico: Paleontología: 175-182.
- ARCHANGELSKY, M., 1998. Phylogeny of Hydrophiloidea (Coleoptera: Staphyliniformia) using characters from adult and preimaginal stages. *Syst. Ent.*, **23**: 9-24.
- ARNOLDI, L. V., ZERIKIN, V. V., NIKRITIN, L. M. & PONOMARENKO, A. G. (eds.), 1977. Mesozoic Coleoptera. *Trudy Palaeontologicheskogo Instituta Akademija Nauk SSSR*, **161**: 1-204 [en ruso].
- BALL, G. E., CASALE, A. & VIGNA TAGLIANTI, A. (eds.) 1998. *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adepaga)*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, 543 pp.
- BARRACLOUGH, T. G., BARKLAY, M. V. L. & VOGLER, A. P., 1998. Does flower power explain beetle-mania? *Current Biology*, **8**: R843-R845.
- BELL, R. T., 1966. *Trachypachus* and the origin of the Hydradephaga (Coleoptera). *Coleopt. Bull.*, **20**: 107-112.
- BENTON, M. J., 1993. *The fossil record 2*. Chapman & Hall, Londres.
- BEUTEL, R. G., 1993. Phylogenetic analysis of Adepaga (Coleoptera) based on characters of the larval head. *Syst. Ent.*, **18**: 127-147.
- BEUTEL, R. G., 1994. Phylogenetic analysis of Hydrophiloidea based on characters of the head of adults and larvae (Coleoptera: Staphyliniformia). *Koleopt. Rundsch.*, **64**: 103-131.
- BEUTEL, R. G., 1995. The Adepaga (Coleoptera): phylogeny and evolutionary history. En: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S. A. (eds.), *Biology, Phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 90th birthday of Roy A. Crowson*. Warszawa: Museum I Instytut Zoologii PAN, pp. 173-217.
- BEUTEL, R., 1997. *Über Phylogenese und Evolution der Coleoptera (Insecta), insbesondere der Adepaga*. Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (NF) 31, Goecke & Evers, Hamburg, 164 pp.
- BEUTEL, R. G., 1998a. Torridincolidae: II. Description of the larva of *Satonius kurosawai* (Satô, 1982) (Coleoptera). En: JACH, M. A. & Ji, L. (eds.), *Water bees of China*, Vol. II. Wien, pp 53-59.
- BEUTEL, R. G., 1998b. Trachypachidae and the phylogeny of Adepaga. En: BALL, G. E., CASALE, A. & VIGNA TAGLIANTI, A. (eds.), *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adepaga)*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, pp. 81-106.
- BEUTEL, R. G. & HAAS, A., 1996. Phylogenetic analysis of larval and adult characters of Adepaga (Coleoptera) using cladistic computer programs. *Ent. scand.*, **27**: 197-205.
- BEUTEL, R. G., MADDISON, D. R. & HAAS, A., 1999. Phylogenetic analysis of Myxophaga (Coleoptera) using larval characters. *Syst. Ent.*, **24**: 171-192.
- BEUTEL, R. G., MOLENDI, R., 1997. Comparative morphology of selected larvae of Staphylinioidea (Coleoptera, Polyphaga) with phylogenetic implications. *Zool. Anz.*, **236**: 37-67.
- BEUTEL, R. G. & ROUGHLEY, R. E., 1988. On the systematic position of the family Gyrinidae (Coleoptera: Adepaga). *Zeits. Zool. Syst. Evol.*, **26**: 380-400.
- BILS, W., 1976. Das Abdomenende weiblicher, terrestrich Lebender Adepaga (Coleoptera) und seine Bedeutung für die Phylogenie. *Zoomorphologie*, **82**: 113-193.
- BÖVING, A. G. & CRAIGHEAD, F. C., 1931. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. *Ent. Am. (N. S.)*, **11**: 1-351.
- BROWNE, J. & SCHOLTZ, C. H., 1995. Phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera) based on characters of the hindwing articulation, hindwing base and wing venation. *Syst. Ent.*, **20**: 145-173.
- BROWNE, J. & SCHOLTZ, C. H., 1998. Evolution of the scarab hindwing articulation and wing base: a contribution toward the phylogeny of the Scarabaeidae (Scarabaeoidea: Coleoptera). *Syst. Ent.*, **23**: 307-326.
- BROWNE, J. & SCHOLTZ, C. H., 1999. A phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera). *Syst. Ent.*, **24**: 51-84.
- BURMEISTER, H., 1836-37. *Handbuch der Naturgeschichte*. 2 Vols. Enslin, Berlin, xxvi + xii + 858 pp.
- COGNATO, A. I., SYBOLD, S. J., WOOD, D. L. & TEALE, S. A., 1997. A cladistic analysis of pheromone evolution in *Ips* bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Evolution*, **51**: 313-318.
- COOPE, G. R., 1979. Late Cenozoic fossil Coleoptera: Evolution, biogeography, and ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **10**: 247-267.
- COOPE, G. R., 1995. Insect faunas in Ice Age environments: why so little extinction? En: LAWTON, J. H. & MAY, R. M. (eds.), *Extinction rates*. Oxford University Press, Oxford, pp 55-74.
- COSTA, C., VANIN, S. A. & IDE, S., 1999. Systematics and bionomics of Cneoglossidae with a cladistic analysis of Byrrhoidea *sensu* Lawrence & Newton (1995) (Coleoptera, Elateriformia). *Arq. Zool. S. Paulo*, **35**: 231-300.
- CROWSON, R. A., 1955. *The natural classification of the families of Coleoptera*. Nathaniel Lloyd, Londres, 214 pp.
- CROWSON, R. A., 1960. The phylogeny of Coleoptera. *Ann. Rev. Entomol.*, **5**: 111-134.
- CROWSON, R. A., 1964. A review of the classification of Cleroidea (Coleoptera), with descriptions of two new genera of Peltidae and of several new larval types. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **116**, 275-327.
- CROWSON, R. A., 1965a. Some thoughts concerning the insects of the Baltic amber. *Proc. XII Int. Congr. Ent., London*, 133.
- CROWSON, R. A., 1965b. Classification, statistics and phylogeny. *Syst. Zool.*, **14**: 144-148.
- CROWSON, R. A., 1968. Concerning immunotaxonomy of Coleoptera. *Syst. Zool.*, **17**: 95-97.
- CROWSON, R. A., 1970. Further observations on Cleroidea (Coleoptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond. (B)*, **39**: 1-20.
- CROWSON, R. A., 1971. Observations on the superfamily Dascilloidea (Coleoptera: Polyphaga), with the inclusion of Karuniidae and Rhipiceridae. *Zool. J. Linn. Soc.*, **50**: 11-19.
- CROWSON, R. A., 1972. A review of the classification of Cantharoidea (Coleoptera), with the definition of two new families, Cneoglossidae and Omethinae. *Rev. Univ. Madrid*, **21**: 35-77.

- CROWSON, R. A., 1975. The evolutionary history of Coleoptera, as documented by fossil and comparative evidence. En: *Atti del X Congresso Nazionale Italiano di Entomologia, Sassari*, 20-25 Maggio 1974, Firenze, pp. 47-90.
- CROWSON, R. A., 1976. The systematic position and implications of *Crowsoniella*. *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, 2(1975): 459-463.
- CROWSON, R. A., 1978. Problems of phylogenetic relationships in Dryopoidea (Coleoptera). *Ent. Germ.*, 4: 250-257.
- CROWSON, R. A., 1981. *The biology of the Coleoptera*. Academic Press, Londres, 802 pp.
- CROWSON, R. A., 1984. The use of male terminalia in the higher classification of Coleoptera. *Entomol. Gener.*, 10: 53-58.
- CROWSON, R. A., 1995. Some interesting evolutionary parallels in Coleoptera. En: PAKALUK, J., SLIPINSKI, S. A. (eds.). *Biology, Phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Museum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 63-85.
- DARWIN, C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, Londres, ix + 502 pp.
- DETTNER, K., 1985. Ecological and phylogenetic significance of defensive compounds from pygidial glands of Hydradephaga (Coleoptera). *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.*, 137: 156-171.
- DETTNER, K., 1987. Chemosystematics and evolution of beetle chemical defenses. *Ann. Rev. Entomol.*, 32: 17-48.
- DETTNER, K., 1990. Chemische Abwehr bei der Ursprünglichen Käferfamilie der Amphizoidae – ein Beitrag zur Evolution der Pygidialdrüse der Hydradephaga. *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent.*, 7: 519-526.
- DUFOR, L., 1824-1826. Recherches sur l'anatomie des Carabiques et sur plusieurs autres Coléoptères. *Annl. Sci. Nat., Paris*, 2: 462-482, 3: 215-242, 476-491, 4: 103-125, 5: 265-283, 6: 150-206, 427-468, 8: 5-54.
- EHRlich, P. R. & RAVEN, P. H., 1964. Butterflies and plants, a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.
- ELIAS, S. A., 1994. *Quaternary insects and their environments*. Smithsonian Institution Press, Washington, 284 pp.
- EMERY, C., 1886. Über Phylogenie und Systematik der Insekten. *Biologisches Zentralblatt*, 5(1885-1886): 648-656.
- ENDRÖDY-YOUNG, S., 1997. Active extraction of water-dissolved oxygen and description of new taxa of Torridincolidae (Coleoptera, Myxophaga). *Annale van die Transvaal Museum*, 36: 309-311.
- EPPS, T. M., BRITTON, H. B. & RUST, R. W., 1998. Historical biogeography of *Eusattus muricatus* (Coleoptera: Tenebrionidae) within the Great Basin, western North America. *J. Biogeogr.*, 25: 957-968.
- FARRELL, B. D., 1998. "Inordinate fondness" explained: why are there so many beetles? *Science*, 281: 555-559.
- FORBES, W. T. M., 1922. The wing-venation of the Coleoptera. *Annl. Ent. Soc. Am.*, 15: 328-345.
- FORBES, W. T. M., 1926. The wing folding patterns of the Coleoptera. *J. New York Ent. Soc.*, 34: 42-139.
- GALIÁN, J. & LAWRENCE, J. F., 1993. First karyotypic data on a cupedid beetle (Coleoptera: Archostemata) showing achiasmatic meiosis. *Ent. News*, 104: 83-87.
- GANGLBAUER, L., 1892-1899. *Die Käfer von Mitteleuropa. Band 1-3*. C. Gerold's Sohn, Vienna, iii + 557, vi + 880, iii + 1046 pp.
- GANGLBAUER, L., 1904. *Die Käfer von Mitteleuropa. Band 4*. C. Gerold's Sohn, Vienna, 286 pp.
- HAMMOND, P. M., 1979. Wing-folding mechanisms of beetles, with special reference to investigations of Adepagan phylogeny (Coleoptera). En: EWIN, T. L., BALL, G. E. & WHITEHEAD, D. R. (eds.). *Carabid beetles, their evolution, natural history and classification*. Dr W Junk Publishers, Londres, pp. 113-180.
- HANSEN, M., 1991. The Hydrophiloid beetles. Phylogeny, classification and a revision of the genera (Coleoptera, Hydrophiloidae). *Biologische Skrifter*, 40: 1-367.
- HANSEN, M., 1995. Evolution and classification of Hydrophiloidae – a systematic review. En: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S. A., (eds.). *Biology, Phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Museum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 321-353.
- HANSEN, M., 1997a. Phylogeny and classification of the staphyliniform beetle families (Coleoptera). *Biologische Skrifter*, 48: 1-339.
- HANSEN, M., 1997b. Evolutionary trends in "staphyliniform" beetles (Coleoptera). *Steenstrupia*, 23: 43-86.
- HENNIG, W., 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin, 370 pp.
- HENNIG, W., 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana, iv+263 pp.
- HOWLAND, D. E. & HEWITT, G. M., 1995. Phylogeny of the Coleoptera based on mitochondrial cytochrome oxidase I sequence data. *Ins. Mol. Biol.*, 4: 203-215.
- HUELSSENBECK, J. P., 1998. Systematic bias in phylogenetic analysis: is the Strepsiptera problem solved? *Syst. Biol.*, 47: 519-537.
- HUTCHINSON, G. E., 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there some many kind of animals? *Am. Nat.*, 93: 145-159.
- JAGLARZ, M., 1992. Peculiarities of the organization of egg chambers in Carabid ground beetles and their phylogenetic implications. *Tissue and Cell*, 24: 397-409.
- JEANNEL, R. & PAULIAN, R., 1944. Morphologie abdominale des Coléoptères et systématique de l'ordre. *Rev. Fr. Ent.*, 11: 65-110.
- JUAN, C. & PETITPIERRE, E., 1990. Karyological differences among Tenebrionidae (Coleoptera). *Genetica*, 80: 101-108.
- JUAN, C. & PETITPIERRE, E., 1991. Evolution of genome size in darkling beetles (Tenebrionidae, Coleoptera). *Genome*, 34: 169-173.
- KASAP, H. & CROWSON, R. A., 1975. A comparative anatomical study of Elateriformia and Dascilloidea (Coleoptera). *Trans. Roy. Ent. Soc. London*, 126: 441-495.
- KAVANAUGH, D. M., 1986. A systematic review of Amphizoid beetles (Amphizoidae: Coleoptera) and their phylogenetic relationships to other Adepaga. *Proc. California Acad. Sci.*, 44: 67-109.
- KLAUSNITZER, B., 1975. Probleme der Abgrenzung von Unterordnungen bei den Coleoptera. *Entomol. Abh. Staat. Mus. Tierk. Dresden*, 40: 269-275.
- KOLBE, H. J., 1908. Mein System der Coleopteren. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Insekten-biologie*, 4: 116-123, 153-162, 219-223, 246-251, 286-294, 389-400.
- KRISTENSEN, N. P., 1981. Phylogeny of insect orders. *Ann. Rev. Entomol.*, 26: 135-157.
- KRISTENSEN, N. P., 1991. Phylogeny of extant Hexapods. En: CSIRO (ed.). *The insects of Australia: a textbook for students and research workers, Vol. 1*. 2nd Ed. Melbourne University Press, Carlton, Victoria, pp. 141-179.
- KUKALOVÁ-PECK, J., 1969. On the systematic position of the supposed Permian beetles, Tshekardocoleidae, with a description of a new collection from Moravia. *Sb. Geol. Ved. Paleontol.*, 11: 139-162.
- KUKALOVÁ-PECK, J., 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures. En: CSIRO (ed.). *The insects of Australia: a textbook for students and research workers, Vol. 2*. 2nd Ed. Melbourne University Press, Carlton, Victoria, pp. 543-683.
- KUKALOVÁ-PECK, J., 1998. Arthropod phylogeny and "basal" morphological structures. En: FORTEY, R. A. & THOMAS, R. H. (eds.). *Arthropod relationships*. Chapman & Hall, Londres, pp. 249-268.
- KUKALOVÁ-PECK, J. & LAWRENCE, J. F., 1993. Evolution of the hind wing in Coleoptera. *Can. Ent.*, 125: 181-258.
- KUSCHEL, G., 1995. A phylogenetic classification of Curculionoidea to families and subfamilies. *Memoir Entomol. Soc. Wash.*, 14: 5-33.
- LAMEERE, A., 1938. Evolution des Coléoptères. *Annl. Soc. Ent. Belg.*, 78: 355-362.
- LARSSON, S. G., 1978. *Baltic amber – a paleobiological study*. Entomograph, vol. 1, Scandinavian Science Press LTD, Klampenborg, 192 pp.
- LATREILLE, P. A., 1802. *Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Crustacés et des Insectes. Familles Naturelles des Genres. Tome 3*. F. Dufart, Paris, xii + 467 pp.
- LATREILLE, P. A., 1803. *Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Crustacés et des Insectes. Familles Naturelles des Genres. Tome 5*. F. Dufart, Paris, 406 pp.
- LATREILLE, P. A., 1804. *Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Crustacés et des Insectes. Familles Naturelles des Genres. Vols. 8-12*. F. Dufart, Paris, 411, 416, 415, 422, 424 pp.
- LATREILLE, P. A., 1809. *Genera Crustaceorum et Insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata. Vol. 4*. Koenig, Paris, 399 pp.
- LAWRENCE, J. F., 1988. Rhinorhipidae, a new beetle family from Australia, with comments on the Phylogeny of the Elateriformia. *Invertebrate Taxonomy*, 2(1987): 1-53.
- LAWRENCE, J. F. & NEWTON, A. F. Jr., 1982. Evolution and classification of beetles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 261-290.

- LAWRENCE, J. F. & NEWTON, A. F. Jr., 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). En: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S. A., (eds.). *Biology, Phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Museum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 779-1006.
- LAWRENCE, J. F., NIKITSKY, N. B. & KIREITSHUK, A. G., 1995a. Phylogenetic position of Decliniidae (Coleoptera: Scirtoidea) and comments on the classification of Elateriformia (sensu lato). En: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S. A., (eds.). *Biology, Phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Museum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 375-410.
- LAWRENCE, J. F., SLIPINSKI, S. A. & PAKALUK, J., 1995b. From Latreille to Crowson: a history of the higher-level classification of beetles. En: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S. A., (eds.). *Biology, Phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Museum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 87-154.
- LIEBHERR, J. K. & WILL, K. W., 1998. Inferring phylogenetic relationships within Carabidae (Insecta, Coleoptera) from characters of the female reproductive tract. En: BALL, G. E., CASALE, A. & VIGNA TAGLIANTI, A. (eds.). *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga)*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, pp. 107-170.
- LIN, Q.-B., 1982. Insecta. En: *Palaeontological atlas of East China. Pt. 2. Late Paleozoic*. Geol. Publ. House, Beijing, pp. 329-332.
- LINNAEUS, C., 1758. *Systema naturae... Tomus I. Editio Decima, Reformata*. Laurentius Salvius, Stockholm, 824 pp.
- MADDISON, D. R., BAKER, M. D. & OBER, K. A. Phylogeny of carabid beetles as inferred from 18S ribosomal DNA (Coleoptera: Carabidae). *Syst. Ent.*, 24: 103-138.
- MANN, J. S. & CROWSON, R. A., 1983. Phylogenetic significances of the ventral nerve cord in the Chrysomeloidea (Coleoptera: Phytophaga). *Syst. Ent.*, 8: 103-119.
- MELIC, A. & RIBERA, I., 1997. La cronodiversidad biológica. *Bol. SEA*, 16(1996): 189-206.
- MITTER, C., FARRELL, B. & WIEGMANN, B., 1988. The phylogenetic study of adaptive zones: has phytophagy promoted insect diversification? *Am. Nat.*, 132: 107-128.
- NEWTON, A. F. JR. & THAYER, M. K., 1995. Protopselaphinae new subfamily for *Protopselaphus* new genus from Malaysia, with a phylogenetic analysis and review of the Omaliine group of Staphylinidae including Pselaphidae (Coleoptera). En: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S. A., (eds.). *Biology, Phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Museum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 219-320.
- NICHOLS, S. W., 1985. *Omophron* and the origin of Hydradephaga (Insecta: Coleoptera: Adephaga). *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.*, 137: 182-201.
- PACE, R., 1976. An exceptional endogenous beetle: *Crowsoniella relicta* n. gen. n. sp. of Archostemata Tetraphaleridae from central Italy. *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, 2(1976): 445-458.
- PETITPIERRE, E., 1996. Molecular cytogenetics and taxonomy of insects, with particular reference to the Coleoptera. *Int. J. Inse. Morphol. & Embryol.*, 25: 115-134.
- PETITPIERRE, E., SEGARRA, C. & JUAN, C., 1993. Genome size and chromosomal evolution in leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). *Hereditas*, 119: 1-6.
- PEYERIMHOFF, P. de., 1933. Les larves des Coléoptères d'après A. G. Boving et F. C. Craighead et les grandes critères de l'ordre. *Annls. Soc. Ent. Fr.*, 102: 77-106.
- PIX, W., NALBACH, G. & ZEIL, J., 1993. Strepsipteran forewings are haltere-like organs of equilibrium. *Naturwissenschaften*, 80: 371-374.
- POLL, M., 1932. Contribution aa l'Etude des tubes de Malpighi des Coléoptères. Leur utilité en phylogénèse. *Recueil de l'Institut Zoologique Torley-Rousseau*, 4: 47-80.
- POLL, M., 1933. Note sur la classification des Coléoptères. *Bull. Annls. Soc. Ent. Belg.*, 73: 57-67.
- PONOMARENKO, A. G., 1969. Historical development of the Coleoptera-Archostemata. *Tr. Paleontol. Inst.*, 125: 1-240 [en ruso].
- PONOMARENKO, A. G., 1973. The nomenclature of wing venation in beetles (Coleoptera). *Entomol. Rev.*, 51: 454-458.
- PONOMARENKO, A. G., 1977. Suborder Adephaga. En: ARNOLDY, L. V., ZERIKIN, V. V., NIKRITIN, L. M. & PONOMARENKO, A. G. (eds.). *Mesozoic Coleoptera*. Trudy Palaeontologiceskogo Instituta Akademija Nauk SSSR, 161: 3-104 [en ruso].
- PONOMARENKO, A. G., 1995. The geological history of beetles. En: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S. A., (eds.). *Biology, Phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Museum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 155-171.
- REICHARDT, H., 1973. A critical study of the suborder Myxophaga, with a taxonomic revision of the Brazilian Torridincolidae and Hydroscaphidae (Coleoptera). *Arg. Zool. S. Paulo*, 24: 73-162.
- REID, C. A. M., 1995. A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae sensu lato (Chrysomeloidea). En: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S. A., (eds.). *Biology, Phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Museum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 559-631.
- RIBERA, I. [en prensa] Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga) [reseña bibliográfica]. *Syst. Ent.*, en prensa.
- RIBERA, I. & MELIC, A., 1996. Introducción a la metodología y la sistemática cladista. *Bol. SEA*, 15: 27-45.
- RICHOUX, P. & DOLÉDEC, S., 1987. *Hydroscapha granulum* (Motschulsky, 1855). Description of the larva and ecological notes. *Aq. Inse.*, 9: 137-144.
- ROUGHLEY, R. E., 1981. Trachypachidae and Hydradephaga (Coleoptera): a monophyletic unit? *Pan-Pac. Entomol.*, 57: 273-285.
- SCHOLTZ, C. H. & CHOWN, S. L., 1995. The evolution of habitat use and diet in the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach. En: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S. A., (eds.). *Biology, Phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Museum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 355-374.
- SERRANO, J., 1981. Chromosome numbers and karyotypic evolution of Caraboidea. *Genetica*, 57: 131-137.
- SERRANO, J. & GALIÁN, J., 1998. A review of karyotypic evolution and phylogeny of carabid beetles (Coleoptera). En: BALL, G. E., CASALE, A. & VIGNA TAGLIANTI, A. (eds.). *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga)*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, pp. 191-228.
- SERRANO, J., GALIÁN, J. & REYES-CASTILLO, P., 1998. Karyotypic evolution and phylogeny of Mexican Passalidae (Coleoptera: Polyphaga: Scarabaeoidea). *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 36: 159-167.
- SHARP, D. & MUIR, F., 1912. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. *Tran. Ent. Soc. London*, 1912: 477-642.
- SHULL, V., VOGLER, A. P., BAKER, M. D., MADDISON, D. R. & HAMMOND, P. M. --- Basal relationships in Adephagan beetles deduced from 18S ribosomal RNA sequences: evidence for a Monophyletic Hydradephaga. (En evaluación).
- SIDDALL, M. E. & WHITING, M. F., 1999. Long-branch abstractions. *Cladistics*, 15: 9-24.
- VOGLER, A. P. & DESALLE, R., 1993. Phylogeographic patterns in coastal North-American tiger beetles (*Cicindela dorsalis* Say) inferred from mitochondrial-DNA sequences. *Evolution*, 47: 1192-1202.
- VOGLER, A. P. & KELLEY, K. C., 1998. Covariation of defensive traits in tiger beetles (genus *Cicindela*): a phylogenetic approach using mtDNA. *Evolution*, 52: 529-538.
- WARD, R. D., 1979. Metathoracic wing structures as phylogenetic indicators in the Adephaga (Coleoptera). En: EWIN, T. L., BALL, G. E. & WHITEHEAD, D. R. (eds.). *Carabid beetles, their evolution, natural history and classification*. Dr W Junk by Publishers, Londres, pp 181-191.
- WHEELER, W. C., 1998. Sampling, groundplans, total evidence and the systematics of arthropods. En: FORTEY, R. A. & THOMAS, R. H. (eds.). *Arthropod relationships*. Chapman & Hall, Londres, pp. 87-96.
- WHITING, M. F., CARPENTER, J. C., WHEELER, Q. D. & WHEELER, W. C., 1997. The Strepsiptera problem: phylogeny of the Holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Syst. Biol.*, 46: 1-68.
- WHITING, M. F. & KATHIRITHAMBY, J., 1995. Strepsiptera do not share hind wing venational synapomorphies with Coleoptera: a reply to Kukalová-Peck and Lawrence. *J. N. Y. Ent. Soc.*, 103: 1-14.

- WHITING, M. F. & WHEELER, W. C., 1994. Insect homeotic transformation. *Nature*, **368**: 696.
- YEATES, D. K. & WIEGMANN, B. M., 1999. Congruence and controversy: toward a higher-level phylogeny of Diptera. *Ann. Rev. Entomol.*, **44**: 397-428.
- ZHERIKHIN, V. V. & GRATSHEV, V. G., 1995. A comparative study of

the hind wing venation of the superfamily Curculionoidea, with phylogenetic implications. En: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S. A., (eds.). *Biology, Phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Museum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 633-777.

Apéndice 1

Clasificación de Coleoptera (según Lawrence & Newton, 1995) (entre paréntesis, grupos sin representantes ibéricos). No se incluyen las subfamilias no ibéricas.

Orden COLEOPTERA Linnaeus, 1758

Suborden Archostemata Kolbe, 1908

- (Ommatidae Sharp & Muir, 1912)
- (Crowsoniellidae Iablokoff-Khnzorian, 1983)
- (Micromalthidae Barber, 1913)
- (Cupedidae Laporte, 1836)

Suborden Myxophaga Crowson, 1955

- (Lepiceridae Hinton, 1936 (1882))
- (Torridincolidae Steffan, 1964)
- (Hydroscaphidae LeConte, 1874)
- (Microsporidae Crotch, 1873)

Suborden Adephaga Schellenberg, 1806

- Gyrinidae Latreille, 1810
- Haliplidae Aubé, 1836
- (Trachypachidae C.G. Thomson, 1857)
- Noteridae C. G. Thomson, 1860
- (Amphizoidae LeConte, 1853)
- Hygrobiidae Régimbart, 1878 (1837)
- Dytiscidae Leach, 1815
 - Copelatinae Van den Branden, 1885
 - Laccophilinae Gistel, 1856
 - Hydroporinae Aubé, 1836
 - Colymbetinae Erichson, 1837
 - Dytiscinae Leach, 1815
- Rhysodidae Laporte, 1840
- Carabidae Latreille, 1802
 - Paussinae Latreille, 1807
 - Omophroninae Bonelli, 1810
 - Carabinae Latreille, 1802
 - Cicindelinae Latreille, 1802
 - Loricarinae Bonelli, 1810
 - Elaphrinae Latreille, 1802
 - Siagoninae Bonelli, 1813
 - Scaritinae Bonelli, 1810
 - Trechinae Bonelli, 1810
 - Harpalinae Bonelli, 1810
- Incertae sedis
 - Brachininae Bonelli, 1810

Suborden Polyphaga Emery, 1886

- Serie Staphyliniformia Lameere, 1900
 - Superfamilia Hydrophiloidea Latreille, 1802
 - Hydrophilidae Latreille, 1802
 - Helophorinae Leach, 1815
 - Georissinae Laporte, 1840
 - Hydrochinae C.G. Thomson, 1859
 - Hydrophilinae Latreille, 1802
 - Sphaeridiinae Latreille, 1802
 - Sphaeritidae Shuckard, 1839
 - (Synteliidae Lewis, 1882)
 - Histeridae Gyllenhal, 1808
 - Abraeinae MacLeay, 1819
 - Saprininae Blanchard, 1845
 - Dendrophilinae Reitter, 1909
 - Onthophilinae MacLeay, 1819
 - Tribalinae Bickhardt, 1914
 - Histerinae Gyllenhal, 1808
 - Hetaerinae Marseul, 1857
 - Superfamilia Staphyliinoidea Latreille, 1802
 - Hydraenidae Mulsant, 1844
 - Hydraeninae Mulsant, 1844
 - Ochthebiinae C.G. Thomson, 1859
 - Ptiliidae Erichson, 1845/Motschulsky, 1845
 - Ptilinae Erichson, 1845/Motschulsky, 1845
 - Nanosellinae Barber, 1924
 - Acrotichinae Reitter, 1909 (1856)
 - Agyrtidae C.G. Thomson, 1859
 - Leiodidae Fleming, 1821
 - Leiodinae Fleming, 1821

- Coloninae Horn, 1880 (1859)
- Cholevinae Kirby, 1837
- Platypsyllinae Ritsema, 1869
- Scydmaenidae Leach, 1815
 - Mastigininae Fleming, 1821
 - Scydmaeninae Leach, 1815
- Silphidae Latreille, 1807
 - Silphinae Latreille, 1807
 - Nicrophorinae Kirby, 1837
- Staphylinidae Latreille, 1802
 - Omaliinae MacLeay, 1825
 - Proteininae Erichson, 1839
 - Micropeplinae Leach, 1815
 - Dasycterinae Reitter, 1887
 - Psepheninae Latreille, 1802
 - Phloeocharinae Erichson, 1839
 - Olisthaerinae C.G. Thomson, 1858
 - Tachyporinae MacLeay, 1825
 - Trichophyinae C.G. Thomson, 1858
 - Habrocerinae Mulsant & Rey, 1877
 - Aleocharinae Fleming, 1821
 - Trigonurinae Reiche, 1865
 - Scaphidiinae Latreille, 1807
 - Piestinae Erichson, 1839
 - Osoriinae Erichson, 1839
 - Oxytelinae Fleming, 1821
 - Oxytorinae Fleming, 1821
 - Steninae MacLeay, 1825
 - Euaesthetinae C.G. Thomson, 1859
 - Leptotyphlinae Fauvel, 1874
 - Pseudopsinae Ganglbauer, 1895
 - Paederinae Fleming, 1821
 - Staphylininae Latreille, 1802
- Serie Scarabaeiformia Crowson, 1960
 - Superfamilia Scarabaeoidea Latreille, 1802
 - Glaresidae Semenov Tian-Shanskij & Medvedev, 1932
 - Lucanidae Latreille, 1804
 - Lucaninae Latreille, 1804
 - Aesalinae MacLeay, 1819
 - Syndesinae MacLeay, 1819
 - Passalidae Leach, 1815
 - Glaphyridae MacLeay, 1819
 - Trogidae MacLeay, 1819
 - (Pleocomidae LeConte, 1861)
 - (Dyphylostomatidae Holloway, 1972)
 - Geotrupidae Latreille, 1802
 - Geotrupinae Latreille, 1802
 - Bolboceratinae Mulsant, 1842
 - (Belohinidae Paulian, 1959)
 - Ochodaeidae Mulsant & Rey, 1871
 - Ochodaeinae Mulsant & Rey, 1871
 - (Ceratocanthidae Cartwright & Gordon, 1971)
 - Hybosoridae Erichson, 1847
 - Scarabaeidae Latreille, 1802
 - Aphodinae Leach, 1815
 - Scarabaeinae Latreille, 1802
 - Orphnidae Erichson, 1847
 - Melolonthinae Samouelle, 1819
 - Rutelinae MacLeay, 1819
 - Dynastinae MacLeay, 1819
 - Cetoniinae Leach, 1815
 - Serie Elateriformia Crowson, 1960
 - Superfamilia Scirtoidea Fleming, 1821
 - (Decliniidae Nikitsky et al., 1994)
 - Eucinetidae Lacordaire, 1857
 - Clambidae Fischer, 1821
 - Calyptomerinae Crowson, 1955
 - Clambinae Fischer, 1821
 - Scirtidae Fleming, 1821

- Superfamilia Dascilloidea Guérin-Ménéville, 1843 (1834)
 - Dascillidae Guérin-Ménéville, 1843
 - Dascillinae Guérin-Ménéville, 1843
 - (Rhipiceridae Latreille, 1834)
- Superfamilia Buprestoidea Leach, 1815
 - Buprestidae Leach, 1815
 - Julodinae Lacordaire, 1857
 - Buprestinae Leach, 1815
 - Agrilinae Laporte, 1835
- Superfamilia Byrrhoidea Latreille, 1804
 - Byrrhidae Latreille, 1804
 - Byrrhinae Latreille, 1804
 - Syncalyptinae Mulsant & Rey, 1869
 - Elmidae Curtis, 1830
 - Lararinae LeConte, 1861
 - Elminae Curtis, 1830
 - (Lutrochidae Kasap & Crowson, 1975)
 - Dryopidae Billberg, 1820 (1817)
 - Limnichidae Erichson, 1846
 - Limnichinae Erichson, 1846
 - Heteroceridae MacLeay, 1825
 - Heterocerinae MacLeay, 1825
 - Psephenidae Lacordaire, 1854
 - Eubriinae Lacordaire, 1857
 - (Cneoglossidae Champion, 1897)
 - (Ptilodactylidae Laporte, 1836)
 - (Eulichadidae Crowson, 1973)
 - (Callirhipidae Emden, 1924)
- Superfamilia Elateroidea Leach, 1815
 - (Artematopodidae Lacordaire, 1857)
 - (Brachypsectridae LeConte & Horn, 1883)
 - Cerophytidae Latreille, 1834
 - Eucnemidae Eschscholtz, 1829
 - Melasinae Fleming, 1821
 - Eucneminae Eschscholtz, 1829
 - Macraulacinae Fleutiaux, 1923
 - Throscidae Laporte, 1840
 - Elateridae Leach, 1815
 - Cebrioninae Latreille, 1802
 - Agrypninae Candèze, 1857
 - Elaterinae Leach, 1815 (incl. Melanotinae)
 - Cardiophorinae Candèze, 1860
 - Denticollinae Stein & Weise, 1877 (1856) (incl. Hypnoidinae & Dendrometrinae)
 - Negastrinae Nakane & Kishii, 1956
 - (Plastoceridae Crowson, 1972)
 - Driidae Blanchard, 1845
 - Omalidae Lacordaire, 1857
 - Lycidae Laporte, 1836
 - Lycinae Laporte, 1836
 - Erotinae LeConte, 1881
 - Calochrominae Lacordaire, 1857
 - (Telegeusidae Leng, 1920)
 - (Phengodidae LeConte, 1861)
 - Lampyridae Latreille, 1817
 - Lampyrinae Latreille, 1817
 - Luciolinae Lacordaire, 1857
 - (Omethidae LeConte, 1861)
 - Cantharidae Imhoff, 1856 (1815)
 - Cantharinae Imhoff, 1856 (1815)
 - Silinae Mulsant, 1862
 - Malthininae Kiesenwetter, 1852
- Elateriformia Incertae sedis
 - (Podabrocephalidae Pic, 1930)
 - (Rhinorhipidae Lawrence, 1988)
- Serie Bostrichiformia Forbes, 1926
 - (Superfamilia Derodontoidea LeConte, 1861)
 - Derodontidae LeConte, 1861)
 - Superfamilia Bostrichoidea Latreille, 1802
 - (Nosodendridae Erichson, 1846)
 - Dermestidae Latreille, 1804
 - Dermestinae Latreille, 1804
 - Thorictinae Agassiz, 1846
 - Orphlinae LeConte, 1861
 - Trinodinae Casey, 1900
 - Thyloidiinae Semenov-Tian-Shanskij, 1913
 - Attageninae Laporte, 1840
 - Megatominae Leach, 1815
 - (Endecatommidae LeConte, 1861)
 - Bostrichidae Latreille, 1802
 - Bostrichinae Latreille, 1802
 - Psoinae Blanchard, 1851
 - Dinoderinae C. G. Thomson, 1863
 - Lyctinae Billberg, 1820
 - Anobiidae Fleming, 1821
 - Eucradinae LeConte, 1861 (=Hedobiinae)
 - Ptininae Latreille, 1802
 - Dryophilinae LeConte, 1861
 - Ernobiinae Pic, 1912
 - Anobiinae Fleming, 1821
 - Ptilininae Shuckard, 1840
 - Xyletininae Gistel, 1856
 - Dorcatominae Thomson, 1859
 - Mesocoelopodinae Mulsant & Rey, 1864
- Bostrichiformia Incertae sedis
 - (Jacobsoniidae Heller, 1926)
- Serie Cucujiformia Lameere, 1938
 - Superfamilia Lymexyloidea Fleming, 1821
 - Lymexyloidae Fleming, 1821
 - Hylecoetinae Gistel, 1856
 - Lymexyliinae Fleming, 1821
 - Superfamilia Cleroidea Latreille, 1802
 - (Phloiophilidae Kiesenwetter, 1863)
 - Trogossitidae Latreille, 1802
 - Pellinae Kirby, 1837
 - Lophocaterinae Crowson, 1964
 - Calitinae Reitter, 1922
 - Trogossitinae Latreille, 1802
 - (Chaetosomatidae Crowson, 1952)
 - Cleridae Latreille, 1802
 - Tiliinae Leach, 1815
 - Clerinae Latreille, 1802
 - Enopliinae Gistel, 1856
 - Tarsosteninae Jacquelin du Val, 1860
 - Korynetinae Laporte, 1836
 - Acanthocnemidae Crowson, 1964
 - (Phycosecidae Crowson, 1952)
 - Prionoceridae Lacordaire, 1857
 - Melyridae Leach, 1815
 - Melyrinae Leach, 1815
 - Rhadalinae LeConte, 1861
 - Dasytinae Laporte, 1840
 - Malachiinae Fleming, 1821
 - Superfamilia Cucujoidea Latreille, 1802
 - (Protocucujidae Crowson, 1954)
 - Sphindidae Jacquelin du Val, 1860
 - Sphindinae Jacquelin du Val, 1860
 - Brachypteridae Erichson, 1845
 - Nitidulidae Latreille, 1802
 - Carpophilinae Erichson, 1842
 - Meligethinae C. G. Thomson, 1859
 - Nitidulinae Latreille, 1802
 - Cryptarchinae C. G. Thomson, 1859
 - Cybocephalinae Jacquelin du Val, 1858
 - (Smicripidae Horn, 1879)
 - Monotomidae Laporte, 1840
 - Rhizophaginae Redtenbacher, 1845
 - Monotominae Laporte, 1840
 - (Boganiidae Sen Gupta & Crowson, 1966)
 - (Helotidae Reitter, 1876/Chapuis, 1876)
 - (Phloeostichidae Reitter, 1911)
 - Silvanidae Kirby, 1837
 - Brontinae Erichson, 1845/Blanchard, 1845
 - Silvaninae Kirby, 1837
 - (Passandridae Erichson, 1845/Blanchard, 1845)
 - Cucujidae Latreille, 1802
 - Laemphloeidae Ganglbauer, 1899
 - (Propalpicidae Crowson, 1952)
 - Phalacridae Leach, 1815
 - Phalacrinae Leach, 1815
 - (Hobartiidae Sen Gupta & Crowson, 1966)
 - (Cavognathidae Sen Gupta & Crowson, 1966)
 - Cryptophagidae Kirby, 1837
 - Hypocoprinae Reitter, 1879
 - Cryptophaginae Kirby, 1837
 - Atomariinae LeConte, 1861
 - (Lamingtoniidae Sen Gupta & Crowson, 1966)
 - Languriidae Crotch, 1873
 - Xenoscelinae Ganglbauer, 1899
 - Setariolinae Crowson, 1952
 - Cryptophilinae Casey, 1900
 - Erotylidae Latreille, 1802
 - Tritominae Curtis, 1834
 - Byturidae Jacquelin du Val, 1858
 - Byturinae Jacquelin du Val, 1858
 - Biphyllidae LeConte, 1861
 - Bothrideridae Erichson, 1845
 - Tereidinae Seidlitz, 1888
 - Anommatainae Ganglbauer, 1899
 - Bothriderinae Erichson, 1845
 - Cerylonidae Billberg, 1820
 - Murrmidinae Jacquelin du Val, 1858
 - Ceryloninae Billberg, 1820

- Alexiidae Imhoff, 1856
- (Discolomatidae Horn, 1878)
- Endomychidae Leach, 1815
 - Merophysinae Seidlitz, 1872
 - Holoparamecinae Seidlitz, 1888
 - Leiestinae C. G. Thomson, 1963
 - Endomychinae Leach, 1815
 - Lycoperdininae Redtenbacher, 1844
 - Mycetæinae Jacquelin du Val, 1857
 - Anamorphinae Strohecker, 1953
- Coccinellidae Latreille, 1807
 - Sticholotidinae Weise, 1901
 - Coccidulinae Mulsant, 1846 (incl. Ortaliinae partim)
 - Scymninae Mulsant, 1846
 - Chilocorinae Mulsant, 1846
 - Coccinellinae Latreille, 1807
 - Epilachninae Mulsant, 1846
- Corylophidae LeConte, 1852
 - Corylophinae LeConte, 1852
 - Sericoderinae Matthews, 1888
 - Parmulinae Poey, 1854
- Latridiidae Erichson, 1842
 - Latridiinae Erichson, 1842
 - Corticariinae Curtis, 1829
- Superfamilia Tenebrionoidea Latreille, 1802
 - Mycetophagidae Leach, 1815
 - Esarcinae Reitter, 1882
 - Mycetophaginae Leach, 1815
 - Berginae Leng, 1920
 - (Archeocrypticidae Kaszab, 1964)
 - (Pterogeniidae Crowson, 1953)
 - Ciidae Leach in Samouelle, 1819
 - Ciinae Leach in Samouelle, 1819
 - Tetratomidae Billberg, 1820
 - Tetratominae Billberg, 1820
 - Melandryidae Leach, 1815
 - Hallomeninae Mulsant, 1856/Gistel, 1856
 - Melandryinae Leach, 1815
 - Osphyinae Mulsant, 1856 (1840)
 - Mordellidae Latreille, 1802
 - Mordellinae Latreille, 1802
 - Rhipiphoridae Gemminger & Harold, 1870 (1853)
 - Ptilophorinae Gerstaecker, 1855
 - Rhipidiinae Gerstaecker, 1855
 - Rhipiphorinae Gemminger & Harold, 1870 (1853)
 - Colydiidae Erichson, 1842
 - Pycnomerinae Erichson, 1845
 - Colydiinae Erichson, 1842
 - (Monommatidae Blanchard, 1845)
 - (Zopheridae Solier, 1834)
 - (Ulodidae Pascoe, 1869)
 - (Perimyopidae St. George, 1939)
 - (Trachelostenidae Lacordaire, 1859)
 - Tenebrionidae Latreille, 1802
 - Lagriinae Latreille, 1825 (1820)
 - Pimeliinae Latreille, 1802
 - Tenebrioninae Latreille, 1802
 - Alleculinae Laporte, 1840
 - Diaperinae Latreille, 1802
 - Coelometopinae Lacordaire, 1859/Schaum, 1859
 - Prostomidae C. G. Thomson, 1859
 - Oedemeridae Latreille, 1810
 - Calopodinae Costa, 1852
 - Oedemerinae Latreille, 1810 (incl. Nacerdinae)
 - (Stenotrachelidae C.G. Thomson, 1859)
 - Meloidae Gyllenhal, 1810
 - Meloinae Ganglbauer, 1907
- Nemognathinae Cockerell, 1910
- Mycteridae Blanchard, 1845
 - Mycterinae Mulsant, 1859
- Boridae C. G. Thomson, 1859
 - Borinae C. G. Thomson, 1859
- (Tricentenotomidae Blanchard, 1845)
- Pythidae Solier, 1834
- Pyrochroidae Latreille, 1807
- Salpingidae Leach, 1815
 - Agleninae Horn, 1878
 - Salpinginae Leach, 1815
- Anthicidae Latreille, 1819
 - Tomoderinae Bonadonna, 1961
 - Anthicinae Latreille, 1819
- Aderidae Winkler, 1927
- Scaptidae Mulsant, 1856/Gistel, 1856
 - Scaptinae Mulsant, 1856/Gistel, 1856
 - Anaspidinae Mulsant, 1856
- Superfamilia Chrysomeloidea Latreille, 1802
 - Cerambycidae Latreille, 1802
 - Vesperinae Latreille, 1829
 - Prioninae Latreille, 1804
 - Spondylidinae Serville, 1832
 - Necydalinae Latreille, 1825
 - Lepturinae Latreille, 1804
 - Cerambycinae Latreille, 1804
 - Lamiinae Latreille, 1825
 - Megalopodidae Latreille, 1802
 - Zeugophorinae Boving & Craighead, 1931
 - Orsodacnidae C.G. Thomson, 1859
 - Orsodacninae C.G. Thomson, 1859
 - Chrysomelidae Latreille, 1802
 - Bruchinae Latreille, 1802
 - Donaciinae Kirby, 1837
 - Criocerinae Latreille, 1807
 - Hispinae Gyllenhal, 1813
 - Chrysomelinae Latreille, 1802
 - Galerucinae Latreille, 1802
 - Lamprosomatinae Lacordaire, 1848
 - Cryptocephalinae Gyllenhal, 1813 (incl. Clytrinae)
 - Eumolpinae Hope, 1840
- Superfamilia Curculionoidea Latreille, 1802
 - Nemonychidae Bedel, 1882
 - Cimberidinae Gozis, 1882 (=Dodydirhynchinae)
 - Anthribidae Billberg, 1820
 - Anthribinae Billberg, 1820
 - Choraginae W. Kirby, 1819
 - Urodontinae C. G. Thomson, 1859
 - (Belidae Schoenherr, 1826)
 - Attelabidae Billberg, 1820
 - Attelabinae Billberg, 1820 (incl. Apoderinae)
 - Rhynchitinae Gistel, 1856
 - Brentidae Billberg, 1820
 - Brentinae Billberg, 1820
 - Apioninae Schoenherr, 1823
 - Nanophyinae Gistel, 1856
 - Curculionidae Latreille, 1802
 - Brachycerinae Billberg, 1820 Entiminae Hyperinae
 - Curculioninae Latreille, 1802 (incl. Baridinae, Campyloscelinae, Ceutorhynchinae, Cryptorhynchinae, Erihrininae, Lixinae, Magdalinae, Molytinae, Orobittidinae & Raymondionyminae)
 - Dryophthorinae Schoenherr, 1825 (=Rhynchophorinae)
 - Cossoninae Schoenherr, 1825
 - Scolytinae Latreille, 1807
 - Platypodinae Shuckard, 1840.

Apéndice 2 (Continuación)
 Registro fósil de las diferentes familias de Coleoptera según *The fossil record 2* (Benton, 1993)
 PÉRM = Pérmico, TRIÁS = Triásico, CUA = Cuaternario

	PÉRM	TRIÁS	JURÁSICO	CRETÁCICO	TERCIARIO	CUA
Limnichidae						
Lophocateridae						
Lucanidae						
Lycidae						
Lyctidae						
Lymexylonidae						
Melandryidae						
Meloidae						
Melyridae						
Micromalthidae						
Moordeliidae						
Mycetophagidae						
Nemonychidae						
Nitidulidae						
Nosodendridae						
Noteridae						
Oborocoleidae						
Oedemeridae						
Oxycorynidae						
Parahygrobiidae						
Passalidae						
Passandridae						
Peltidae						
Permocupedidae						
Phalacridae						
Platypodidae						
Praelateridae						
Propalticidae						
Protocucujidae						
Pselaphidae						
Psephenidae						
Ptiliidae						
Ptilodactylidae						
Ptinidae						
Pyrochroidae						
Pythidae						
Rhiphiceridae						
Rhipiphoridae						
Rhizophagidae						
Rhombocoleidae						
Rhysodidae						
Salpigidae						
Scaphidiidae						
Scarabaeidae						
Schizophoridae						
Scirtidae						
Scolytidae						
Scraptiidae						
Scydmaenidae						
Serropalpidae						
Silphidae						
Silvanidae						
Sphindidae						
Staphylinidae						
Taldycupedidae						
Tenebrionidae						
Throscidae						
Trachypachidae						
Triaplidae						
Tricoleidae						
Trogidae						
Troglossitidae						
Tschekardocoleidae						