

Sobre el status taxonómico actual de los brúquidos (Coleoptera: Bruchidae) en los *Chrysomeloidea*

R. Yus Ramos¹, J.M. Kingsolver² y Jesús Romero-Nápoles³

(1) Centro Experimental “La Mayora” (CSIC) Algarrobo (Málaga) España

(2) Resident Research Associate, FSCA: PO Box 147100; Gainesville, FL 32614-7100 (US)

(3) Colegio de Postgraduados. Km 35,5 Carr.Mexico-Texcoco. Montecillo (Mexico)

Resumen

Los gorgojos de las leguminosas o escarabajos de las semillas, científicamente conocidos como brúquidos, forman un grupo monofilético muy bien caracterizado desde el punto de vista morfológico y biológico, reuniendo características únicas que le han merecido su consideración con rango taxonómico de familia. Sin embargo, su posición taxonómica dentro del árbol filogenético de los Chrysomeloidea, que en los inicios de la Taxonomía entomológica sufrió numerosos cambios hasta consolidarse como familia independiente (Bruchidae), desde mediados del siglo XX ha estado sometida a una viva controversia, aún inacabada, entre taxónomos y filogenéticos. Para unos, los brúquidos constituyen un grupo monofilético que se separó de los restantes Chrysomeloidea, como lo hicieron anteriormente los Cerambycidae, por lo que debe mantenerse su status como familia independiente (Bruchidae). Para otros, en cambio, estos insectos deben ser incluidos dentro de la familia Chrysomelidae con rango de subfamilia (Bruchinae). En este artículo confrontamos los argumentos de ambas tendencias, a la vez que añadimos otros elementos nuevos que nos llevarán a mantener, por ahora, la tesis del status de familia para estos coleópteros.

Abstract

Pulse weevils or seed beetles, scientifically known as bruchids, make up a monophyletic group which is well characterised from a morphological and biological point of view, and exhibit unique features that have made them deserve the taxonomical label of family. However, their taxonomical position in the phylogenetic Chrysomeloidea tree, which at the beginning of the entomological Taxonomy went through many changes until it stabilised as an independent family (Bruchidae), has been under a deep controversy, still unresolved, between taxonomists and phylogenists ever since the middle of the twentieth century. On one side, bruchids are said to make up a monophyletic group that separated from the other Chrysomeloidea, as the Cerambycidae did before, as hence their status as an independent family should be preserved (Bruchidae). On the other side, by contrast, they claim that these insects are paraphyletic and must be included inside the Chrysomelidae family, at the sub-family level (Bruchinae). In this article we will provide the arguments held by both sides, and at the same time we will add new elements which will lead us to hold, for the time being, the hypothesis of the family status for these Coleoptera.

Introducción

La posición sistemática de los gorgojos de las leguminosas o, más precisamente, los escarabajos de las semillas o brúquidos (Coleoptera: Bruchidae) ha sido controvertida desde los comienzos de la historia de la Taxonomía y aún hoy día su posición, aunque mucho más consensuada, todavía está sometida a discusión entre taxónomos y filogenéticos.

En efecto, como muchos otros grupos de insectos, los brúquidos fueron inicialmente clasificados bajo denominaciones que actualmente corresponden a grupos muy diferentes, tales como los Dermestidae, Curculionidae, Meloidae, etc. De hecho, en los primeros trabajos del fundador de la Taxonomía, Linnaeus (1758), las primeras especies nombradas de estos coleópteros aparecían bajo la denominación genérica de *Dermestes* (*D. pisorum*) o bien de *Curculio* (*C. chinensis*), grupos que consideramos hoy día muy alejado de los brúquidos. Aunque más adelante (1767) el mismo autor creó el género nominal *Bruchus* para otras especies de este

grupo, la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica lo puso en sinonimia de *Dermestes*, una decisión que en la práctica no se ha respetado para evitar mayores problemas. Por la misma época, Geoffroy (1762) incluyó estas especies dentro del género *Mylabris* (Meloidae). Un poco más adelante, Scopoli (1773) creó para estos escarabajos el género *Laria*, una denominación que conduciría a la creación de un grupo específico para los brúquidos: los Lariidae, con el que se conocería hasta bien adentrado el siglo XX, a pesar de que por prioridad le correspondía su nombre actualmente reconocido (Bruchidae). En efecto, obras como la famosa “Histoire Naturelle des Coleoptères de France” de G. Portevin (1934) todavía mantenía la denominación de Lariidae para estos coleópteros. Pero al mismo tiempo coexistían planteamientos que mantenían su inclusión dentro de los Curculionidae. De hecho, una de las obras más importantes sobre estos insectos a finales del siglo XIX, el “Genera et species Curculionidum” de Schönherr (1833-1845) con la colaboración de cuatro autores más (Boheman, Fahreus, y Gyllenhal), mantenía a los brúquidos dentro de los Curculionidae.

El problema que se planteaba a finales del siglo XX consistía en determinar la familia e incluso la superfamilia, a la que debían asignarse estos insectos. En este sentido, la polémica estaba entonces entre situar estos insectos entre los Phytophaga o los Rhynchophora, esto es, si son más cercanos a los Chrysomelidae o a los Curculionidae, pues ciertamente los brúquidos aparentemente presentan caracteres intermedios que se reflejan de forma especial en su hipermetamorfosis, donde aparecen estadios de larvas móviles (llamadas “crisomeloides”) y de larvas ápodas (llamadas “curculionoides”), entendiéndose como un típico caso en el que se cumpliría aquella famosa ley ontogenética según la cual la ontogenia (desarrollo embrionario) recopila resumidamente la filogenia (evolución biológica).

En efecto, Latreille (1808) los consideraba un grupo de los Curculionidae y como hemos señalado esta posición la mantuvieron muchos de los descriptores de especies de brúquidos durante el siglo XIX (Schönherr *et al.* 1833-1845). De hecho todavía vulgarmente se mantienen denominaciones equívocas que aluden a su condición de “gorgojos” (*weevils* en inglés), un término vernáculo que actualmente se reserva únicamente para los Curculiónidos y en todo caso los Rhynchophora. Es posible que esta denominación vulgar proviniera de la coincidencia en los almacenes con otros gorgojos auténticos, pero Latreille y otros autores de su tiempo utilizaban como argumento su condición de coleópteros tetrámeros y una supuesta prolongación del rostro, más al estilo de los Anthribidae que los típicos Curculionidae. De hecho, Latreille creó una familia, los Bruchelidae, para incluir algunos Rhynchophora de rostro menos prolongado: *Rhinosimus*, *Bruchela*, *Anthribus* y *Bruchus*. Esta relación se ha mantenido incluso en revisiones de la primera mitad del siglo XX.

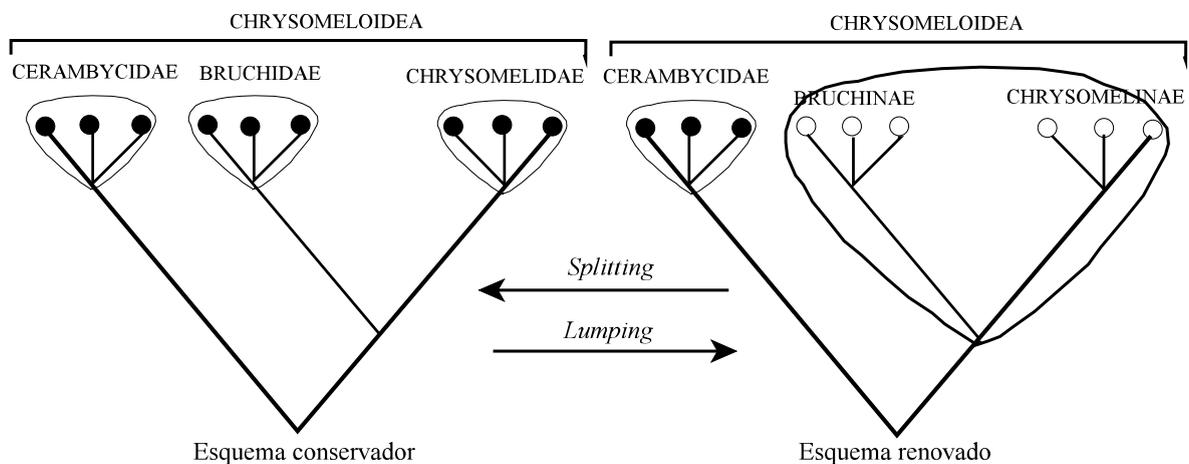
Sin embargo, fue Lacordaire (1866) quien puso en duda la relación, demasiado cercana, de los brúquidos respecto de los Anthribidae, dentro del suborden Rhynchophora (hoy superfamilia Curculionoidea), señalando una estrecha relación con los Chrysomelidae, dentro del suborden Phytophaga (hoy superfamilia Chrysomeloidea). Esta posición parece que obtuvo mayor consenso, por lo que finalmente estos insectos fueron colocados dentro del suborden Phytophaga (hoy Chrysomeloidea), con los que comparte su condición de escarabajos sin el rostro prolongado que definitivamente caracteriza a los Curculionoidea. No obstante, por este tiempo en muchas obras los brúquidos conservaron la denominación específica de Lariidae en muchas obras de la época. Fue Bridwell (1932) quien, en su revisión de la familia Bruchidae, apartó los *Bruchela* (actualmente en los Urodoninae) de Latreille, si bien apartando también a

los *Rhaebus* (entonces considerados como Chrysomelidae), que como veremos serían rescatados de nuevo para los Bruchidae a mediados del pasado siglo XX.

De este modo, el sistema que se consolidaría desde mediados del siglo XX hasta nuestros días presenta a los Bruchidae dentro del vasto suborden de los Polyphaga y la superfamilia Chrysomeloidea, sobre la base de argumentos basados en investigaciones morfológicas de los distintos estadios de desarrollo, descartándose cualquier relación cercana con los Curculionoidea, como lo reflejan los siguientes caracteres (Crowson, 1954):

- 1.- **Adulto:** cabeza sin rostro, si aparece ligeramente frente a los ojos, las suturas gulares son marcadas y separadas; cabeza nunca con ranura para la recepción del escapo antenal retraído; antenas nunca con los últimos tres segmentos formando una maza definida. **Larva:** patas usualmente evidentes (a veces reducidas y con 1-2 segmentos); mandíbulas nunca con mola; labium nunca con una barra hipofaríngea esclerotizada transversa; antenas bien desarrolladas, usualmente con 3 segmentos evidentes.....**Chrysomeloidea**
- 1'.- **Adulto:** cabeza con un rostro más o menos pronunciado, suturas gulares usualmente confluentes (si no, la larva tiene mola mandibular); antenas usualmente geniculadas y terminadas en maza, con escapo retractable en una muesca de la cabeza. **Larva:** patas normalmente ausentes; labium con una barra hipofaríngea esclerotizada transversa en su superficie interna; antenas reducidas, usualmente con 1-2 segmentos.....**Curculionoidea**

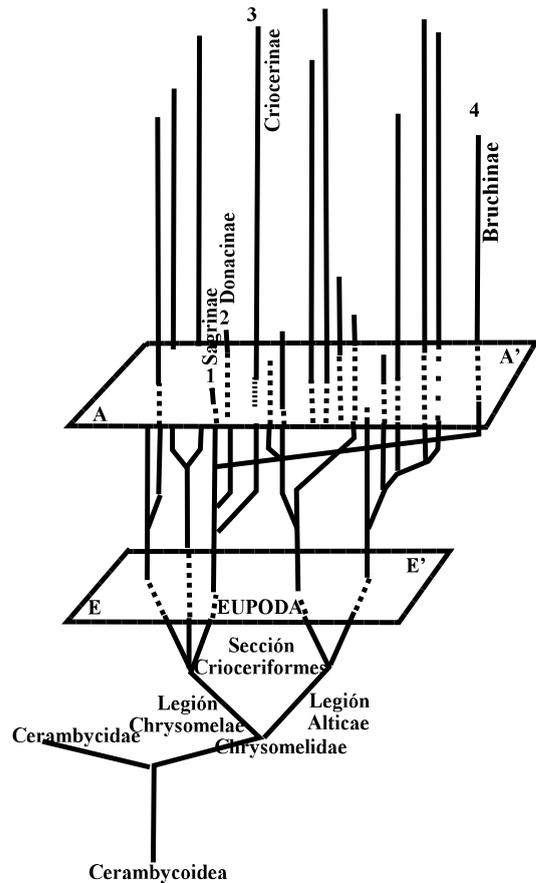
Aclarada la posición de los Bruchidae, como grupo encuadrable en los Chrysomeloidea, la cuestión que se plantea desde entonces, principalmente a partir de argumentos filogenéticos, es si los brúquidos deben mantenerse como familia separada de los Chrysomelidae (*splitting*), o bien ser incluidos en éstos con el status de subfamilia (*lumping*) (Fig.1).



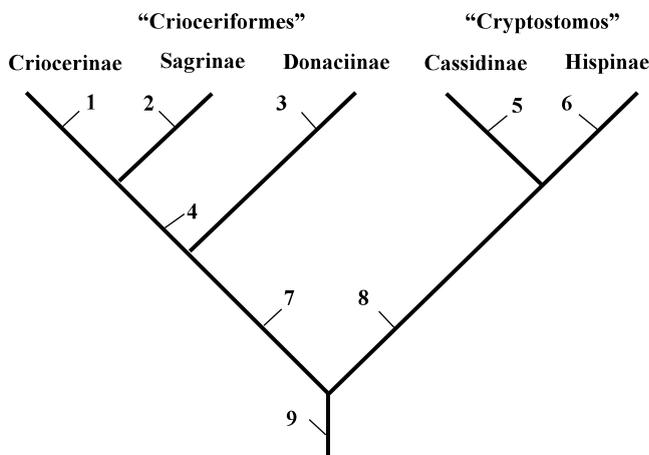
Planteamiento del problema

Si observamos el catálogo de citas de investigadores que se han pronunciado sobre este problema (Tabla 1), advertimos que el cuestionamiento sobre la separación de los Bruchidae de los Chrysomelidae ya fue planteado por Böving y Craighead (1931), sobre la base de su estudio de las formas larvales de los coleópteros, indicando que los Bruchidae deberían formar parte de los Chrysomelidae con rango de subfamilia. Sin embargo esta cita no tuvo suficiente eco entre los coleopterólogos y fue Crowson (1953) el que retomaría el problema si bien inicialmente, sin

pronunciarse de forma definitiva. Desde esta fecha, que podríamos considerar como seminal para los trabajos de taxonomía filogenética en el orden Coleoptera, se sucedieron diversos trabajos que venían a apoyar la tesis de Crowson de incluir a los Bruchidae, con rango de subfamilia, dentro de los Chrysomelidae, siendo Monros (1960) uno de los primeros autores en proponer un nuevo modelo filogenético para los Chrysomeloidea (Fig. 2), que por entonces contaba con tres familias: Cerambycidae, Bruchidae y Chrysomelidae. En su esquema evolutivo, Monros consideraba a los brúquidos como un grupo derivado de los Sagrinae, por lo que propuso llevarlo al status de subfamilia de los Chrysomelidae o bien como tribu de los Sagrinae, al considerar éstos como más pleisomórficos que los brúquidos. De este modo, en dicho esquema evolutivo, y considerando en tronco basal a los Cerambycidae, los brúquidos (línea roja) forman la 4ª subfamilia de la sección I (Chrysomelidae) y la legión B (Chrysomelae), formando un grupo que llamó Crioceriformes que comprende, además de los Bruchinae (4), los Sagrinae (1), Donaciinae (2) y Criocerinae (3). Sin embargo, el autor apenas justifica la inclusión de los brúquidos en los Crioceriformes, ni los incluye en la definición del tal grupo y tampoco en la clave de subfamilias del mismo. Anteriores a éstos existen familias primitivas (en la figura el plano inferior EE': los antiguos Eupoda) del que derivan las familias actuales (plano AA').

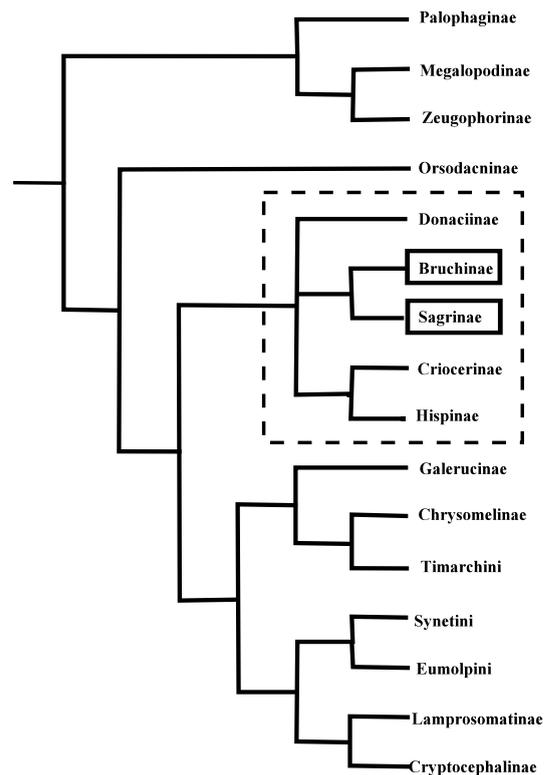


Pero no fue hasta el estudio de Mann y Crowson (1981), que los Bruchinae empezaron a ser tratados explícitamente como una subfamilia dentro de los Chrysomelidae. Las reacciones a este aparente consenso entre taxónomos y filogenéticos no llegarían hasta que Borowiec (1987), un destacado especialista en Bruchidae, defendiera la necesidad de mantener a los



Bruchidae con el rango de familia. Con posterioridad a los estudios de Crowson, diversos investigadores, desde estudios filogenéticos, siguieron defendiendo el status de subfamilia, lo que incluye a Schmitt (1989), Chen (1985), Lawrence (1991), Lawrence y Britton (1994) y Reid (1995). El trabajo de Schmitt, basado en el estudio de las subfamilias más cercanas a los Bruchidae, estableció dos clados: el de los "Crioceriformes" (Sagrinae, Criocerinae y Donaciinae) y el de los "Cryptostomos" (Hispinae

y Cassidinae). En su cladograma basado en la setas tarsales bifidas (Fig.3) el autor encontró 9 posibilidades (en la figura 1-9) para aproximar los Bruchidae en estos clados, identificando la n° 9 como la más favorable. Esto le llevó a apoyar la propuesta de Man y Crowson de colocar a los brúquidos como subfamilia dentro de los Chrysomelidae, si bien admitía el mantener el status de familia por razones de estabilidad y no ambigüedad de la comunicación científica, como se reiterara más adelante (Schmitt, 1998). Seguidamente debemos destacar los estudios de Reid (1995; 2000), quien al principio (Reid, 1995) realizó un análisis de las relaciones cladísticas de 29 taxa con rango de subfamilia, en torno a 71 caracteres morfológicos del adulto y de la larva, utilizando como grupos externos a Curculiónidos y Cerambícidos. El estudio condujo a dividir los Chrysomeloidea en 4 grupos, en uno de los cuales (Chrysomelidae) incluyó a los brúquidos en un clado con los Sagrinae (Fig.4). Este estudio será completado en un estudio posterior (Reid, 1995), pero entonces ya contó con algunas reacciones.



En efecto, ante esta creciente aceptación tácita del status de subfamilia, Kingsolver (1995), otro especialista en estos insectos, retomaría el asunto y provocaría una viva polémica en la revista *Chrysomela Newsletter* que resumiremos en este artículo. A pesar de ello, los últimos estudios (ej. Reid, 2000 y Farrell y Sequeira., 2001) y este mismo artículo demuestran que el debate científico aún no ha acabado.

Tabla 1
Referencias sobre posicionamientos científicos acerca del status de los brúquidos

Brúquidos como familia (<i>Bruchidae</i>)	Brúquidos como subfamilia (<i>Bruchinae</i>)
Yus Ramos (1977)	Boving y Craighead (1931)
Borowiec (1987,1988)	Crowson (1953)
Schmitt (1989)	Monros (1960)
Nilsson y Johnson (1993)	Mann y Crowson (1981)
Kingsolver (1995)	Chen (1985)
Verma y Saxena (1996)	Lawrence (1991)
Romero et al.(1996)	Lawrence y Britton (1994)
Verma (1998)	Lawrence and Newton (1995)
Schmitt (1998)	Reid (1995)
Romero y Johnson (2003)	Lingafelter y Pakaluk (1997)
Johnson y Romero (2004)	Reid (2000)
Johnson et al.(2004)	Farrell y Sequeira (2001)
Jolivet (2004)	Duckett et al.(2004)
Kingsolver (2004)	Pinto da Silva (2005)

El examen de las citas que muestra la Tabla 1 (no todas detalladas en la bibliografía) nos revela que, en términos generales, los defensores del mantenimiento del status de familia son principalmente taxónomos y sistemáticos especializados en los Bruchidae (y algunos también de Chrysomelidae), mientras que los detractores son principalmente filogenéticos y taxónomos de niveles supragenéricos (y especialistas en Chrysomelidae).

Sin afán de obtener conclusiones precipitadas y simplistas, al menos da que pensar esta dicotomía, que posiblemente pueda llevar al lector a considerar la influencia de aspectos extracientíficos en esta polémica. Sin embargo, como mostraremos, en realidad esta polémica se ha sustentado en argumentos sólidos y serios de una y otra parte, por lo que consideramos poco acertada, por inexacta e injusta, la afirmación de Reid (2000) de que el mantenimiento actual del status de familia para los brúquidos sólo se debe a “razones políticas y no a razones científicas”. Esperamos demostrar con este artículo que, al contrario, hay razones científicas, a nuestro juicio valiosas, como para mantener el status de familia para estos insectos.

Para plantear la base de este debate podemos resumir la polémica reflejada sobre esta cuestión en sucesivos números de la revista *Chrysomela Newsletter*. El inicio de la misma corrió a cargo de Kingsolver (1995), especialista en Bruchidae del Nuevo Mundo, que defendió, creemos que acertadamente, los puntos fuertes que mantienen la tesis de la monofilia de los Bruchidae:

1.-Adulto. Superficie del cuerpo setosa, a veces oscuramente; cabeza hipognata u opitognata; ocelos ausentes; ojos aplanados para emarginarse profundamente; antenas de 11 artejos con inserción adyacente al ojo; ápice mandibular agudo, margen medio entero, no dentado; suturas gulares cortas, terminando en fosetas tentoriales; sutura fronto-clipeal bien marcada; estrías elitrales siempre presentes, usualmente en número de 10; metatibias usualmente carenadas longitudinalmente; uñas tarsales apendiculadas; pigidio expuesta más allá de los ápices elitrales; genitalia del macho con base del lóbulo mediano y punta ventral del tegmen modificados en una bomba para eyectar el saco interno durante la cópula; lóbulos (parámeros) laterales siempre presentes.

2.-Larva. Escleroma labial presente en los estadios larvales 2-4; patas reducidas o ausentes (excepto algunas formas de primer estadio); mandíbula en forma de gubia; escleritos pronotales presentes en la larva de primer estadio.

3.-Hábitos. La larva se alimenta exclusivamente en las semillas (espermofagia); la ovoposición siempre sobre la semilla o sobre la envoltura que contiene las semillas; la pupación se produce en la cámara alimentaria larval en la semilla; la larva madura labra un túnel hasta la superficie de la semilla, o a veces a la envoltura o superficie de la vaina antes de volver a la cavidad para pupar; alrededor del 80% de las especies están asociadas con plantas huéspedes leguminosas.

El autor concluye con la hipótesis de que los brúquidos nacieron de un antecesor común con la subfamilia crisomérida Sagrinae, apuntando a una divergencia relativamente reciente de los brúquidos seguidos por el desarrollo de la espermofagia en un grado excelente.

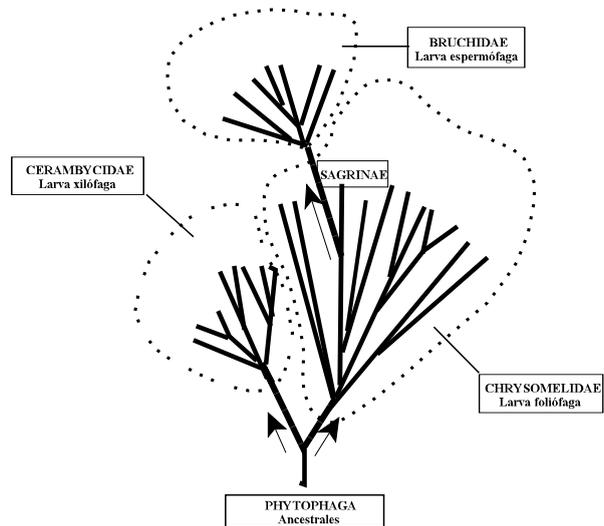
Por lo tanto, sea que los Bruchidae debieran mantenerse como familia, en cuyo caso casi

toda subfamilia de los Chrysomelidae debería ser una familia (como han sugerido Boving y Craighead, 1931) o, que la mayoría de las subfamilias no son muy diferentes unas de otras y sus relaciones no son siempre claras, la mayoría de las subfamilias, incluidas los Bruchinae, pueden ser consideradas como otra familia, los Chrysomeloidea.

Sin embargo, la asunción de esta “hermandad” entre Sagrinos y Brúquidos descalifica, en opinión de Reid (1996) la separación de los Bruchidae de los Chrysomelidae. Reid recuerda que una clasificación debería reflejar la relación con grupos hermanos con igual rango, en este caso los Sagrinae y los Bruchinae. Si se separan en familias distintas se interpreta como una no-relación, pero si comparten el mismo rango quiere decir que comparten ancestros comunes, luego la clasificación debe acomodarse a esta relación, no cuestionada, entre Bruchinae y Sagrinae. Para este autor, la alternativa a esta aproximación cladística es la confusión.

Ante esta reacción, Verma y Saxena (1996) trataron de apoyar a Kingsolver, añadiendo a sus argumentos otro más de tipo ecológico, ya que estos argumentos son admitidos como un criterio importante para decidir si un taxón superior ha de ser tratado como familia. En efecto, Mayr (1969) decía al respecto que “la mayoría de los taxa superiores, particularmente a nivel de género y de familia, ocupan un nicho o zona adaptativa bien definida. Ellos deben su origen a la invasión de esta zona por una especie fundadora y a la consiguiente radiación activa y adaptativa que usualmente sigue a un cambio adaptativo exitoso”. También ve la posibilidad de invasiones secundarias de la zona adaptativa, conduciendo al desarrollo de adaptaciones estructurales muy similares, y dando como resultado un origen estrechamente polifilético de una familia.

La familia usualmente se distingue por ciertos caracteres adaptativos que se ajustan a un nicho particular o zona adaptativa. En este contexto, recuerda Verma, es significativo señalar que las tres familias convencionalmente reconocidas de Phytophaga son ecológicamente distintas en su vida larval: los Cerambycidae son xilófagos (madera viva o muerta). En cambio, los Chrysomelidae son foliófagos (externamente o internamente como minadoras). Finalmente, los Bruchidae son exclusivamente espermófagos, por lo que desde el punto de vista ecológico este grupo forma una familia bien definida. De este modo, el árbol filogenético que propone Verma y Saxena (Fig.4) representa unos cambios adaptativos cruciales (en la figura en línea de puntos) que conducen a la colonización de nichos ecológicos diferenciados desde donde se inicia una radiación adaptativa. En un artículo posterior, Lingafelter y Pakaluk (1997) discuten la validez de este criterio ecológico propuesto por Verma y Saxena, considerando que existe infinidad de casos de convergencia en nichos ecológicos de grupos muy apartados. A lo que Verma (1998) contestó posteriormente que su propuesta no era considerar este factor como único ni determinante, sino como uno más que sólo cobra relevancia cuando se considera dentro de un conjunto de factores como los señalados por Kingsolver (1995).



Lingafelter y Pakaluk (1997) recordaron aquí que, aunque la propuesta de incluir los brúquidos como subfamilia de los Chrysomelidae no es nueva (ej. Boving y Craighead, 1931 y Crowson, 1953), añadiendo además que los autores que aparentemente se oponen a ello, como Kingsolver y Verma, implícitamente lo reconocen también al admitir dos aspectos claves en esta discusión: a) que los brúquidos provienen de un antecesor común con los Sagrinae; y b) que los brúquidos son derivados de este antecesor relativamente recientes. Desde estas afirmaciones, los autores recuerdan que Mayr y Ashlock (1951) postulaban que ningún taxón debería caer fuera del paso de sus grupos hermanos. Según esta argumentación, los brúquidos deben ser alineados como una subfamilia, comparable con su taxón hermano (los Sagrinae). Para estos autores, aceptar a los brúquidos como familia significa que las características compartidas y derivadas que tiene con los Sagrinae (resumidas en Reid, 1995) son consideradas como irrelevantes. La consideración de los brúquidos como no puede ser lógicamente ignorada por tan sólo los únicos caracteres (autapomorfismo) y primitivos (plesiomorfismo), o singularidad ecológica de los brúquidos. Lingafelter y Pakaluk terminan recordando que la clasificación debe seguir la filogenia aceptada o de lo contrario no es predictiva, de modo que si se propone una clasificación diferente (i.e. separar a los brúquidos como familia aparte), solo puede ser porque la relación (con los Sagrinae) no es aceptada, pero entonces hay que presentar las razones para una nueva hipótesis.

Finalmente, Verma y Saxena (1996) introducen otro elemento en la discusión y es la necesidad de buscar consensos en ambas líneas de investigación, de modo que reconociendo la utilidad de los descubrimientos filogenéticos, no se debería perder de vista los principios bien establecidos de la taxonomía cuando se sugieren agrupamientos y reagrupamientos de organismos, pues de lo contrario la clasificación sería tan voluble que no sería útil para la comunidad científica.

Frente a estos argumentos, Duckett (1997) criticó la mistificación de la “estabilidad taxonómica” y resaltó la importancia de la aproximación filogenética, señalando que la filogenia destaca por su alto valor predictivo y que la clasificación basada en la filogenia es democrática dado que no favorece a ninguna disciplina en particular, lo que considera como un fuerte argumento en contra del mantenimiento de una clasificación errónea en *pro* de la “estabilidad taxonómica”. La estabilidad taxonómica, señala la autora, solamente es válida en la medida en que una clasificación dada comunique información útil a la comunidad. Dado que la comunidad científica está siendo cada vez más diversa en su interés sobre la biología de los organismos, sólo las clasificaciones que predican la mayoría de los aspectos de la mayor parte de los organismos será útil. Más aún, dado que la clasificación es el producto del método científico (aquél que propone hipótesis y comprueba estas hipótesis con congruencia con datos reales), la clasificación basada en el método científico puede necesitar ser alterada conforme nuevos datos son obtenidos y viejas hipótesis son falsadas. Por lo tanto, la “estabilidad taxonómica” no es un argumento científicamente defendible.

Más adelante (Verma, 1998) y como contestación a las críticas anteriores, recordó a estos autores que las mismas fuentes señaladas por ellos (Mayr y Ashlock, 1991) indican que suele haber arbitrariedad en la confección de taxa de orden superior, y que el papel de la arbitrariedad es más pronunciado en el caso de familia y subfamilia, por lo que es completamente natural y frecuente que haya diferencia de opinión entre especialistas sobre la categoría de un taxón superior, especialmente si es a nivel de familia, como es el caso. Por esta razón, Verma concluye

que a la vista de la arbitrariedad implicada en la decisión de si los brúquidos son tratados como familia o subfamilia, sería mejor mantener el status convencional de familia para este grupo, dado que la estabilidad es una consideración en la clasificación, aunque pueda no ser una consideración principal. Paradójicamente, una de las finalidades de la filogenia es asegurar la estabilidad del sistema y evitar la arbitrariedad en la taxonomía (Queiroz y Gautier, 1992).

Termina este foro de discusión Schmitt (1998) en una línea pragmática convergente con Verma (1998) en algunos puntos. Frente a la crítica de Duckett por la defensa de la “estabilidad taxonómica” aducida por Verma, el autor explica que esta propuesta es razonable si se considera la ciencia como un proceso social, en cuyo caso el compartir y comunicar información científica constituye una parte integral de ella. Para el intercambio de información, la estabilidad de términos y nombres es un pre-requisito necesario. Por lo tanto, señala Schmitt, el cambio de nombres establecidos no debería ser solamente un asunto de ajuste de una clasificación a las hipótesis filogenéticas más recientes, sino que también debería tener en cuenta los requerimientos de la comunicación inequívoca. Violar la lógica formal situando a grupos hermanos diferentemente o incluir una “familia” dentro de otra no es sino una desventaja de mantener clasificaciones “tradicionales” a pesar de las hipótesis filogenéticas más recientes. Esta desventaja puede ser bien compensada por la ventaja de un intercambio más fácil de información y recuperación de la información. La filogenia, como parte de la ciencia, cosecha hipótesis que están a la espera de su falsificación y rechazo. Además, señala el autor, tiene sentido tener presente que “los cambios en el orden en la clasificación no resuelven ningún problema filogenético”. Consecuentemente, podría ser apropiado presentar hipótesis filogenéticas sin cambiar ordenamientos y nombres. Por lo tanto, sería sensato no revisar demasiado pronto una clasificación de acuerdo con una hipótesis filogenética, siendo recomendable que haya algún tiempo de discusión. Por esta razón, señala Schmitt, en el momento presente, parece mejor sustanciado contemplar los Sagrinae y los Bruchidae como grupos hermanos, pero los caracteres de apoyo no son todavía tan convincentes como quieren hacernos creer los defensores del rango de subfamilia para los brúquidos.

Las afinidades de los Bruchidae y los Chrysomelidae

Pensamos que una buena forma de empezar a comentar este debate es destacar los aspectos en los que sí hay acuerdo. Estos se centran principalmente en las afinidades taxonómicas y biológicas entre los Bruchidae y los Chrysomelidae. Crowson (1954) decía al respecto que la filogenia de los Chrysomeloidea presenta una atractiva imagen en la que la evolución de los hábitos alimenticios de las larvas van siguiendo una línea ascendente desde sus raíces: las formas más primitivas se encontrarían viviendo en el suelo, alimentándose de hongos y restos vegetales (detritívoros). En un artículo posterior Crowson (1960) situaba el inicio de este proceso evolutivo en el Jurásico, de donde también arrancarían los Curculionoidea. El tipo primitivo, afirmaba Crowson, probablemente tuviera caracteres primitivos como el tipo de venación alar de los adultos, y la presencia de lígula en la larva de los Cerambycidae. La larva crisomeloide ancestral vivía internamente en el tallo, probablemente madera muerta y el adulto era de vida libre frecuentando los precursores de las Angiospermas. A partir de estas formas primitivas, se derivaría primero una rama que se especializó en madera del tronco (xilófagos: Cerambycidae) y proseguir por las partes aéreas, con una rama alimentándose de hojas (foliófagos: Chrysomelidae) y otra de carpelos (espermófagos: Bruchidae). Es decir, lo que hoy podríamos considerar como una colonización de distintos nichos ecológicos dentro de la

condición común de escarabajos fitófagos. Crowson (1960) consideraba que algunas subfamilias de los Chrysomelidae, como los Megalopodinae y los Orsodacninae eran las más primitivas, por la presencia de ciertos caracteres considerados como primitivos, como es la lima estriduladora mesonotal (presente también en algunos brúquidos) y el tegmen bilobulado del adulto, así como el tipo de larva, muy parecidos y cercanos a los Cerambycidae.

Pero esta imagen supone considerar que la vida endofita es primitiva (plesiomórfica) y la vida exofita es derivada (apomórfica), una generalización que colisiona con otras visiones que contemplan la vida exofita como más primitiva, hecho que llevaría a algunos autores, como Ganglbauer (1892-199), a sugerir que los Chrysomelidae son antecesores de los Curculionidae. Pero ya hemos visto que los Curculionidae tienen caracteres que lo alejan de los Chrysomelidae en un tronco aparte de los Polyphaga. Sin embargo, es cierto que en esta imagen del árbol de Crowson, los Bruchidae aparecen con una vida esencialmente endofita, representando ontogénicamente una evolución inversa: el paso de una vida exofita (larva móvil o crisomeloide) a una vida endofita (larva ápoda o curculionoide), una vida endofita en la larva y exofita en el adulto (que se alimenta de polen y rara vez mordisquea otros tejidos). En este caso tendríamos que considerar, si mantenemos esa imagen del árbol de Crowson, el “regreso” evolutivo (adaptación secundaria) a una vida endofita en el caso de los Bruchidae, aunque en este caso especializada en las semillas. Pero en cualquier caso estamos admitiendo la existencia de un parentesco, de antepasados comunes entre Bruchidae y los Chrysomelidae, con una individualización anterior de los Cerambycidae.

En un estudio posterior, Farrell y Sequeira (2001) trabajaron con esta misma hipótesis en su análisis cladogenético. Analizando las tasas de uso de huéspedes en los Chrysomeloidea, concluyeron que los cambios en el uso de taxones de planta huésped han evolucionado más rápidamente que los cambios en el uso de diferentes tejidos de plantas. Para estos autores, la radiación adaptativa de los Chrysomeloidea se aproxima al momento de la aparición de sus respectivas plantas huéspedes, de modo que muchas de las filiaciones con los principales grupos de taxa de plantas huéspedes son fuertemente conservadoras en todas las subfamilias. La asociación de Palophaginae fósiles con especies de *Araucaria* en capas del Jurásico indica para estos autores que muy posiblemente las primeras plantas usadas por los antecesores de los Phytophaga actuales fueran ciertas gimnospermas, hasta que se produjo la radiación de las Angiospermas. De este modo, afinando un poco más la imagen de Crowson, los antecesores de los Phytophaga se remontarían al Jurásico (hace 150 m.a.), que tenían una vida endofítica, alimentándose de los estróbilos de Gimnospermas. Esta época fue seguida de una diversificación de hábitos de alimentación de insectos y huéspedes de Angiospermas, apareciendo un cambio a hábitos foliófagos en el Cretácico, con subfamilias como los Criocerinae-Hispinae que irradiarían en el Terciario en una diversificación de formas de alimentación: minadoras de hojas, depredadoras de semillas (espermófagas) y de raíces. Para los citados autores, los fósiles y proximidad filogenética de los linajes de Donaciinae, Criocerinae e Hispinae en una posición intermedia en la filogenia, sugieren un origen común de las especies comedoras de hojas en el Cretácico, comparable con el origen de los gorgojos. Ambos grupos de coleópteros se diversificaron durante el Cretácico Medio. Se piensa que la base de esta radiación es la competición por los recursos, lo que explicaría que los crisomeloides de hábitos exofíticos (foliófagos) sufrieran mayor diversificación que los de hábito endofito (espermófagos) que muestran un espectro de huéspedes mucho más restringido.

De este modo, situados los Bruchidae junto a los Chrysomelidae en el tronco de los Chrysomeloidea más evolucionados, el problema que se plantea está en las relaciones filogenéticas entre ambos grupos, y con ello entramos en el corazón del dilema actualmente planteado: ¿los Bruchidae se individualizaron antes o después de que se consolidaran los Chrysomelidae? En el primer caso estaríamos ante un grupo con rango de familia aparte, pero en el segundo caso habría que tratarlo como una subfamilia de los Chrysomelidae.

Para Kingsolver (1995), los grupos aparentemente más cercanos a los Sagrinae están en la subfamilia de los brúquidos Pachymerinae, especialmente el género *Caryoborus* Schönherr 1833 y *Caryobruchus* Bridwell, 1929. Pero a diferencia de Crowson (1946), Kingsolver consideraba que los sagrinos más parecidos a los pachymerinos son los *Carpophagus* MacLeay, 1827 por características tales como: genitalia del macho con un lóbulo mediano simple, curvado y tubular, bases de los lóbulos laterales fusionados a modo de tirante con tan sólo los ápices extendidos; ausencia de un buche en el sistema digestivo; metafémures hinchados con dentículos ventrales; metaespisternón con un surco angular (también encontrado en algunos Cerambycidae primitivos); patrones de venación alar semejantes, incluida la presencia de una celda en forma de cuña en algunas especies; larva como depredadores internos de las plantas (en los sagrinos en los tallos o copas, en los paquimerinos en las semillas). Pero existen también importantes diferencias y el autor señala, entre otras, las siguientes: los élitros en todos los Bruchidae siempre están estriados mientras que los de *Carpophagus* MacL. y la mayoría de los restantes sagrinos les faltan estrías claras; frente con la costilla mediana en los paquimerinos, los sagrinos tienen un surco frontal en forma de X; en cuanto a las larvas, la de los paquimerinos tienen mandíbulas en forma de gubia, siendo dentadas en los sagrinos.

Esta “hermandad” entre sagrinos y brúquidos tiene implicaciones taxonómicas diferentes desde los estudios filogenéticos. De este modo, Farrell y Sequeira (2001) parten de considerar a los brúquidos como subfamilia de los Chrysomelidae, tal como anteriormente postulara Reid (1995). Aludiendo a este grupo, señalan que la relación de grupos hermanos entre espermafagos Bruchinae y comedores de tallo e inductores de agallas Sagrinae sugiere una progresión desde la alimentación ancestral interna en el tallo a la inducción de agallas y la alimentación de semillas a finales del Cretácico. De este modo, el grupo de alimentadores de semillas está entre los grupos de alimentación más jóvenes en insectos herbívoros. El grupo de alimentadores de semillas, entre los cuales destacan los Bruchidae, ha tenido muy pocas incorporaciones entre los herbívoros más recientes. Similarmente los linajes de Cerambycidae del Jurásico-Cretácico sufrieron una abrumadora diversificación, pudiendo parecer sorprendente que ningún Cerambycidae haya evolucionado a alimentación exofita, pues posiblemente esto tenga que ver con la colonización de este hábitat por los Chrysomelidae. Es más, cuando los Cerambycidae se han apartado de su nicho ecológico tradicional, se han mantenido en la vida endofita, como sucede con *Leptostylus gibbulosus* Bates, 1874, que evolucionó secundariamente a un hábito espermatofágico en semillas de *Sapindus saponaria* L. (Romero-Nápoles *et al.*, en prensa).

La cuestión que planteamos en este punto es que, admitido que los Bruchidae se apartaron precozmente de los actuales Chrysomelidae, de vida esencialmente exofita, precisamente al retornar sus antecesores a la vida endofita, este hecho, junto a otras evidencias, justificaría su separación taxonómica en calidad de familia hermana, pero separada de los Chrysomelidae. Pensamos, coherentemente con la reflexión de los citados autores, que posiblemente la competición entre los ancestrales Chrysomeloidea de vida exofita provocara la

utilización de algunos recursos primigenios de vida endofita para reconducirlas hacia un nicho ecológico (las semillas) prácticamente vacío en aquellos primeros tiempos de radiación de las Angiospermas. Éste sería un caso muy gráfico y evidente de separación de linajes supragenéricos que aparecen por especiación simpátrida que, dada la precocidad con que aparece en la historia evolutiva de los Chrysomelidae, no parece razonable mantener ambos grupos en una misma familia.

La cercanía de las subfamilias más primitivas

Si hemos de responder al interrogante anterior, tendremos que recurrir a los grupos de ambas familias que son considerados más primitivos y advertir las semejanzas y diferencias. En los Bruchidae tenemos a los Rhaebinae y los Pachymerinae como las subfamilias más primitivas, mientras que en los Chrysomelidae contemplamos a los Sagrinae y Criocerinae como las más antiguas. Aparte quedan los Megalopodinae y Orsodactinae, subfamilias aún más antiguas, que según las modernas versiones (Reid, 1995) se desgajarían primitivamente como familias individualizadas, presumiblemente después que lo hicieran los Cerambycidae.

Si comparamos las actuales subfamilias de Bruchidae y de Chrysomelidae, advertiremos que hay dos subfamilias, los Rhaebinae (por parte de los Bruchidae) y los Sagrinae (por parte de los Chrysomelidae) que mantienen las semejanzas más importantes entre ambas familias. Al mismo tiempo, estas subfamilias ostentan, en cada familia, una posición primitiva, por lo que cabría considerar que parte de la clave de las relaciones entre ambas familias haya que buscarla en estas subfamilias.

a.-**Rhaebinae.** Estos insectos han tenido una historia de difícil ubicación. Presentan caracteres intermedios entre los Bruchidae típicos y los Chrysomélidos, hecho por el cual unas veces han estado fuera y otras dentro de la familia Bruchidae. Pero otros autores contemplaron las estrechas relaciones entre Rhaebinae y Bruchidae, comenzando por Gebler (1830), aunque fue Kraatz (1879) quien los incluyó entre los Bruchidae, una posición no aceptada por autores como Schönherr (1833), Laporte (1840), Sturm (1843), Lacordaire (1845), Motschulsky (1845), Suffrian (1867), Abeille (1868), Monros (1959) y Iablokoff-Khnzorian (1966, 1967), etc., que pusieron a los Rhaebinae entre los Chrysomelidae, sea como subfamilia o incluidos dentro de los Sagrinae. Más tarde Bridwell (1932) confirmaría su exclusión en su revisión supragenérica de la familia, aún admitiendo la existencia de algunos caracteres comunes con los Bruchidae, aunque restó importancia a estos caracteres por considerarlos demasiado generales en los Chrysomeloidea; en cambio el citado autor encontró caracteres como la presencia de un segundo diente cerca del ápice de la mandíbula y el hecho de no poder doblar la cabeza hacia abajo como caracteres que le apartan de los Bruchidae.

Sin embargo, más adelante Crowson (1954) incluyó a los Rhaebinae dentro de los Bruchidae. Recoge la polémica con los géneros *Rhaebus* Fischer, 1824, *Eubaptus* Lacordaire, 1845 y *Bruchela* Dejean, 1821 (= *Urodon* Schönherr, 1826) y al respecto dice: “the first two of these genera I think are certainly Bruchid though often referred to Chrysomelidae hitherto...” y como argumento señala una característica biológica: todas las larvas de brúquidos (incluidas la de *Rhaebus*) se alimentan de semillas de plantas con flores. En las claves que aporta, utiliza caracteres como la ausencia de un meta-endosternito de tipo hilecoetoide, que está presente en ciertos Chrysomelidae como los Sagrinae. Del mismo modo, Luckjanovitch y Ter-Minassian

(1957), incluyen a los Rhaebinae en su fauna de Bruchidae de la URSS, dándoles el status de subfamilia, con la que se ha mantenido hasta hoy día.

Pero el respaldo más rotundo par la inclusión de los Rhaebinae dentro de los Bruchidae provino de Kingsolver y Pfaffenberger (1980), quienes partieron de un análisis morfológico y biológico tanto del adulto como de la larva madura (la larva I es desconocida). Dichos autores propusieron que el modo de vida espermatófagico, la forma de la genitalia del macho, las antenas subaserradas, la presencia de quilla frontal en la cabeza, costilla lateral en el pronoto, estrías elitrales y la estructura de las piezas bucales de la larva, eran suficientes para asignar a los *Rhaebus* dentro de Bruchidae y excluirlos de los Sagrinae (Chrysomelidae) donde algunos autores, como Iablokoff-Khznorian (1966), los habían situado.

Sin embargo, Kingsolver y Pfaffenberger admitían que los *Rhaebus* se apartaban del tronco principal de los Bruchidae típicos en caracteres tales como: fisura de las uñas tarsales, metafémures ensanchados (sólo en machos), ojos profundamente emarginados, venación alar, metatrocánteres elongados, metacoxas modificadas, terguitos 4° y 6° esclerotizados, puntas cruzadas de las mandíbulas, cuerpo de color metálico, y comportamiento ovoposicional aleatorio. Por otra parte, afirman que *Rhaebus* debe ser considerado un grupo ancestral de los Bruchidae, al presentar caracteres arcaicos tales como: falta de valva ventral en la genitalia del macho (aunque con lóbulos laterales formando una especie de cordón), antenas subaserradas, escleritos mesopleurales no modificados, trocánteres presente en patas anteriores y medias, presencia de costilla frontal, así como un surco parasutural, y la ausencia de palpos labiales en la larva. Sin embargo, los autores admiten que una de las mejores evidencias para asegurar esta vinculación con los Bruchidae, tal cual es la presencia de placa protorácica en forma de H o X en la larva I, no ha podido ser determinada porque todavía se desconoce este estadio.

Más tarde Borowiec (1987) confirmaba estos caracteres pero señalaba la existencia en los Rhaebinae de caracteres sagroides (plesiomórficos) y bruchoides (apomórficos). Así, según este autor, los Rhaebinae poseen los siguientes caracteres sagroides: coloración metálica del cuerpo; antenas subfiliformes, dos espolones apicales en las tibias posteriores, ancha placa mesoepimeral ancha, alcanzando a las coxas medias, celda cerrada entre la primera y segunda vena anal del ala, lóbulos medianos y laterales de tipo crisomeloide. Los caracteres bruchoides de los Rhaebinae aparecen principalmente en las adaptaciones de la larva para desarrollarse dentro de semillas de la planta huésped, en el desarrollo de quilla frontal y quilla pronotal lateral, y en el aparato bucal de la larva de 2° estadio, especialmente en la reducción de los palpos labiales. Desafortunadamente, el primer estadio larval de Rhaebinae todavía es desconocido. La presencia de placa protorácica es el mejor carácter para separar la larva de los Bruchidae de los Chrysomelidae.

b.-**Sagrinae.** Por parte de los Chrysomelidae tenemos que destacar la proximidad de los Sagrinae, una subfamilia que conserva los caracteres que se consideran más primitivos de los Chrysomelidae. Crowson (1954) distinguía entre los Sagrinae y los Bruchidae en sus claves de Chrysomeloidea por caracteres tales como la existencia, en los Bruchidae, de márgenes laterales en el protórax, estrías elitrales manifiestas, uñas tarsales más o menos apendiculadas o hendidas, que no presentan los Sagrinae, y en cambio la presencia en éstos de alas con celda anal, meta-endosternito hilecoetoide, vertex con surcos, escudete con estriolas, además de que la larva tiene palpos labiales bisegmentados, cardo maxilar bien desarrollado y patas bien desarrolladas, al

contrario que los Bruchidae, por lo que no hay duda de que forman grupos muy diferentes. De hecho, con anterioridad, el propio autor (Crowson, 1946) comparando el metaendosternito de *Rhaebus* con el de algunos Sagrinae, y con otros Bruchidae, concluyó que esta estructura es “esencialmente brúquida”.

Sin embargo, es cierto que algunas características son muy próximas a los brúquidos más primitivos, como los Rhaebinae e incluso los Pachymerinae, como es la presencia de fémures posteriores muy inflados y a menudo provistos de dientes, y tibias fuertemente arqueadas y terminadas en espolón o mucro. Con los Rhaebinae coincide en caracteres crisomeloides tales como la forma del pronoto y la coloración viva, brillante y metálica de sus tegumentos. Kingsolver (1970) encontró semejanzas entre las formas más primitivas de los Bruchidae y los Sagrinae en la forma de la genitalia del macho: lóbulo mediano curvado, estructura tubular con base cucuyoide, ápice agudo y no modificado, saco interno armado con escleritos diversos; lóbulos laterales fusionados basalmente y con porción ventral del anillo del tegmen conectado con el borde basal del orificio del lóbulo mediano por una membrana esclerotizada, formando en conjunto una estructura unitaria durante el apareamiento. La genitalia del macho de los Rhaebinae es similar, apartándose de este tipo solamente en que el cucullo y la porción apical del lóbulo mediano están articuladas al orificio basal de forma que permite una flexión, aunque limitada, del lóbulo mediano, a diferencia del tipo brúquido-sagroide, que es más rígido.

Ante estas semejanzas, y obviando las diferencias señaladas entre Bruchidae y Sagrinae, Crowson inició esta polémica manifestando varias veces la necesidad de igualar el status de ambos grupos. Así, en 1954 decía: “if the present group is to be given family status, strict phylogenetic logic would probably demand the dismemberment of both Cerambycidae and Chrysomelidae...” (*sic*), de modo que llegó a sugerir que de no ser por las estrechas afinidades de los Sagrinae con los Donacinae y Criocerinae, estaría tentado en proponer la inclusión de los Sagrinae dentro de los Bruchidae. Sin embargo, en esta obra no termina de decidirse y en otra siguiente (Crowson, 1960) vuelve a plantear el problema con otros términos al decir que los caracteres larvales, y en alguna medida los de los adultos, establecen claramente la afinidad de los Bruchidae y los Sagrinae, de modo que llega a ser difícil establecer la usual separación entre ellos. Así pues, aunque Monros (1955) se pronunció claramente a favor de incluir los brúquidos como subfamilia de los Chrysomelidae, Crowson no se definió abiertamente hasta más adelante, llegando a proponer (Crowson, 1981) que en los Bruchidae entraran no sólo los Bruchinae, sino también los Sagrinae, Donaciinae y Criocerinae, pero, como dice Verma (1996), entonces también deberían incluirse los Cassidinae y los Hispinae. Sólo más tarde, Mann y Crowson (1981) llegarían a decidirse por la inclusión de los brúquidos como subfamilia en los Chrysomelidae, siendo corroborado posteriormente por Reid (1995) entre otros.

Ciertamente, la afinidad de los Sagrinae con los Bruchidae es indiscutible, pero de manera casi exclusiva con los Rhaebinae y ciertos Pachymerinae. Pero a partir de esta constación, autores como Borowiec (1987) destacan una tendencia evolutiva de los Bruchidae que les aparta de los Chrysomelidae, acumulando cada vez más apomorfías. En efecto, según este autor, en la evolución de los Bruchidae, a diferencia de los Chrysomelidae, podemos asumir las siguiente tendencias:

Bruchidae	Chrysomelidae
Adaptación larval para desarrollarse dentro de semillas de la planta huésped	Las larvas se alimentan de tejidos vegetales por exo o endofagia.
El pulimentado metálico disminuye	Usualmente es fuertemente metálico
Desarrollo de la quilla frontal	Sin quilla frontal
Modificación de las antenas para aserrarse o pectinarse	Usualmente las antenas son filiformes
Desarrollo gradual de cabeza opistognata	Cabeza usualmente prognata
Desarrollo de pubescencia corporal	Usualmente es glabro
Gran asimetría en la constitución de las patas, con fuerte desarrollo de las patas posteriores y numerosas modificaciones del fémur y la tibia	Asimetría en las patas casi ausente
Dos fases larvales separadas	Un solo tipo de larva

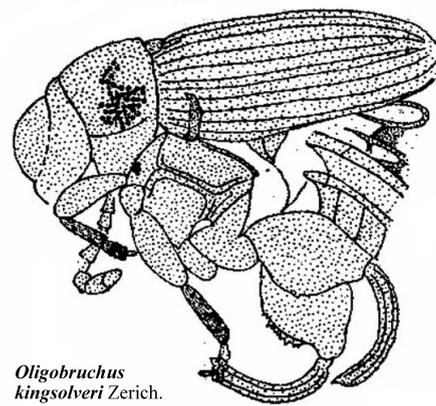
Borowiec (1987) reconoce el problema filogenético que se crea al considerar grupos hermanos o parafiléticos a los Bruchidae y los Sagrinae, según lo cual en un sistema cladístico los parafiléticos Bruchidae no pueden ser considerados como una familia separada sino que debe tratarse como una subfamilia de los Chrysomelidae. Sin embargo el citado autor admite esto y considera que los Bruchidae tienen tantos caracteres apomórficos que “desde el punto de vista de la taxonomía evolutiva deben ser tratados como una familia separada” (Fig.8).

Verma (1999) encuentra nuevos argumentos para apoyar las relaciones filogenéticas entre Bruchidae y Chrysomelidae. Se trata de la existencia de polimorfismo morfológico y fisiológico en ambos grupos. En efecto, es conocida la existencia de formas sedentarias y formas voladoras (llamadas “activas”) en algunos brúquidos, como ciertos *Callosobruchus* Pic, 1902, que al parecer también se conoce en algunos crisomélidos como *Chrysolina aurichalcea*. Verma concluye que si el polimorfismo en ambos grupos es comparable, se podría inferir que hay potenciales genéticos comunes en los dos grupos de fitófagos. Pero ante estas evidencias la autora considera que el fenómeno de polimorfismo en ambos grupos ha debido de ser resultado de una estrecha polifilia o paralelofilia, es decir, ambos grupos han evolucionado por separado conservando caracteres de varios antepasados comunes a ambas líneas evolutivas.

Las evidencias del registro fósil

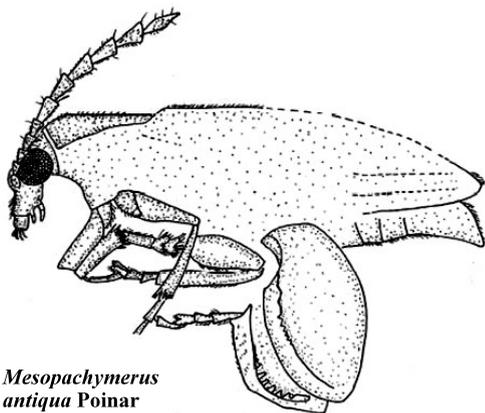
En esta discusión nos parece relevante introducir un nuevo elemento de juicio, a menudo despreciado por los investigadores filogenéticos, consistente en el registro fósil. Ciertamente éste no es muy completo y frecuentemente es difícil de estudiar, pero en ocasiones pueden ser bien caracterizados y utilizar un valioso recurso del que no disponíamos hasta el momento: la datación. Al respecto, sabemos que de los Sagrinae se disponen de escasos fósiles, siendo los más importantes los descritos por Haupt (1950) de los carbones marrones del Eoceno de Alemania (*Eosagra* Haupt, 1956), lo que a falta de más datos podría representar un punto de referencia para calibrar los árboles filogenéticos hipotéticos que relacionen Bruchidae con Sagrinae.

Seguramente el desarrollo de los Bruchidae empieza durante el periodo de evolución de las angiospermas, probablemente a finales del periodo Cretáceo. Como hemos señalado anteriormente, uno de los argumentos utilizados por Lawrence y Newton (1982) para situar a los Bruchidae como subfamilia de los Chrysomelidae es la falta de fósiles del Mesozoico. Esto ha sido cierto durante un tiempo, pues ciertamente además del *Caryobruchus dominicanus* del ámbar dominicano (Poinar, 1999), datado del Eoceno Inferior, sólo conocemos el *Oligobruchus* creado por Kingsolver (1965) para la especie tipo *Bruchus florissantensis* Wickh., procedente de la formación de Florissant, que está datado de finales del Eoceno al Oligoceno. No obstante, hay que señalar que por sus características se trata de un Pachymerinae, ciertamente uno de los grupos más primitivos, pero ya diferenciado de los Sagrinae. Borowiec (1987) dice al respecto que, aparte de las numerosas características pleisomórficas, el género muestra algunas apomorfias (disco pronotal convexo, proceso prosternal estrecho, tibias medianas con costilla y ojos profundamente emarginados). En ninguno de los Pachymerinae extinguidos está el disco protorácico tan densa y profundamente foveolado como en *Oligobruchus*. Puede presumirse por tanto que los escarabajos de las semillas ya eran un grupo bien diferenciado en el Oligoceno, y la subfamilia Pachymerinae es, después de la Rhaebinae, una de las más derivadas. Posteriormente, Zherichin (1989) describió el *Oligobruchus kingsolveri* (Fig.6), igualmente de una formación del Eoceno-Oligoceno, pero de un lugar mucho más alejado (Siberia), mostrando que el mismo género ya debió de estar ampliamente repartido por toda la región Holártica a principios del Cenozoico.



Oligobruchus kingsolveri Zerich.

Pero es relevante señalar, para el objeto de este artículo, que en la misma formación de Florissant, también fueron halladas especies del género *Bruchus* (*B.abororiginalis* Wickham,1914., *B. antaeus* Wick,1917.; *B. dormescens* Wick.,1913, etc.) y *Spermophagus* (*S. pluto* Wick,1914.), así como en la formación de White River, del género *Bruchus* (*B. anilis* Scudder,1876) y *Spermophagus* (*S.vivificatus* Scud.,1876), que representan taxones más derivados que los *Oligobruchus*, por lo que cabe suponer que los antecesores de los Bruchidae debieron de ser pre-Terciarios, pues a principios del Cenozoico muestran evidencias de una consolidación como familia y una amplia dispersión antes de la separación de los continentes por los procesos tectónicos.



Mesopachymerus antiqua Poinar

Apoya esta tesis el hallazgo reciente de otro brúquido, *Mesopachymerus antiqua* (Poinar, 2005, Fig.7) en ámbar canadiense, de la Formación Foremost (Judith River) datado del Campaniense Cretácico (79 m.a. según datación radiométrica), abre nuevas expectativas para esta discusión. Se trata de un coleóptero con caracteres sagroides, pero sin colores metalizados, lo que junto a los metafémures inflados y con un pecten en su borde inferior, lo sitúa entre los Pachymerinae, y dentro de éstos, la presencia del 1º segmento metatarsal ensanchado, rostro

corto, sin seno ocular, la estructura de pecten y prepecten y carena pronotal completa, le llevó a considerarlo de la tribu Pachymerini. Se trata de la primera descripción de un fósil de brúquido en el Mesozoico

Poinar (2005) propone una nueva hipótesis sobre el origen y dispersión de los brúquidos a la vista de estos nuevos datos. Frente a la hipótesis imperante de un origen de los Bruchidae durante el Terciario (Lawrence and Newton, 1982) y que se originaron en el primitivo Gondwana (Nilsson, 1992), esta nueva evidencia fósil indica que los brúquidos más primitivos, esto es los Pachymerinae, se originaron en la zona Neártica a finales del Jurásico y principios del Cretácico cuando las condiciones eran tropicales a subtropicales. Durante esta época estos insectos se dispersaron por la región Paleártica a través del puente de tierra de Beringia, que estuvo presente a finales del Cretácico y continuó intermitentemente abierto durante el Eoceno al Oligoceno. Estos insectos alcanzarían entonces África durante el Mioceno, cuando la placa africana estaba en contacto con el sur de Europa y también migrarían a Sudamérica a través de los puentes terrestres Thuleanos, cuando la placa del Caribe puso en contacto a ambos continentes en la zona de Centroamérica hace 65 m.a. Apoya este origen norteamericano de los Bruchidae el hecho de que allí también se encontrara en el Eoceno otros Pachymerinae como el *Oligobruchus* de Kingsolver. Dado que estos brúquidos son de la tribu Caryopemini, que hoy día están exclusivamente en el Viejo Mundo, la presencia de tanto Pachymerini (*Mesopachymerus* Poinar) como Caryopemini (*Caryobruchus* Bridw., *Oligobruchus* Kings.) en el Cretácico de la zona Neártica indica que se dieron varios tipos de Bruchidae durante el Eoceno en el Nuevo Mundo. La migración de los Caryopemini al Viejo Mundo probablemente se produjo a finales del Eoceno, ya que las masas de tierra del norte durante el Eoceno posiblemente fueran hostiles durante el Oligoceno, cuando el clima se enfrió significativamente.

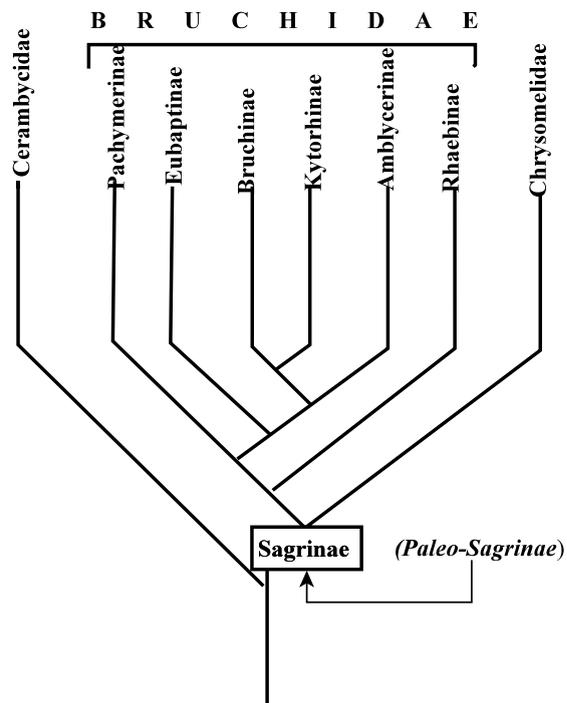
En cuanto a los huéspedes posibles, Poinar (2005) señala, para su *Mesopachymerus* que, dada la casi absoluta preferencia de los Pachymerinae por las Palmáceas, cabe pensar que las semillas de Palmáceas fueron los huéspedes originales de los brúquidos en Norteamérica, ya que no hay fósiles de Leguminosas en el Cretácico y en cambio sí hay varios fósiles de géneros de Palmáceas que actualmente son huéspedes de Pachymerinae. En cambio, Kingsolver (1965) considera que la presencia de fósiles de Leguminosas y ninguno de Palmáceas en la formación de Florissant (Oligoceno), donde se encontró el *Oligobruchus* Kings., cabe pensar que el huésped de este Caryopemini era una legumbre, como otros géneros de esta misma tribu (*Caryedon* Schönherr, 1827, *Caryopemon* Jekel, 1855), bajo un clima subhúmedo y cálido, muy parecido al actual clima preferente de este grupo.

Llegados a este punto crucial, nos encontramos con al menos una especie fósil perteneciente a la subfamilia Pachymerinae, un grupo ya diferenciado o consolidado de los Bruchidae en un momento anterior a la aparición de los primeros fósiles de Sagrinae, ya que los más antiguos que se conocen están datados del Eoceno (*Eosagra* Haupt), como hemos visto. Esto plantea un problema para los que afirman un origen hermano de Bruchidae y Sagrinae, aunque reconocemos que esto no puede ser todavía un argumento concluyente pues el registro fósil es muy escaso y no podemos saber si hay fósiles de Sagrinae más antiguos y coetáneos con los Bruchidae. Como tampoco hay evidencia fósil de un hipotético ancestro común de Rhaebinae-Pachymerinae y Sagrinae. Ciertamente se conocen fósiles atribuidos a los Chrysomelidae (Santiago-Blay, 1994), aunque como afirma Reid, son poco reconocibles, pero en cualquier caso, se sabe que al menos un Donaciinae en ámbar es pre-Terciario (Askevold,

1990). En cualquier caso es evidente que ambos grupos coexistían y ya estaban diferenciados en líneas separadas a finales del Mesozoico, prácticamente coincidiendo con el inicio de la radiación de las Angiospermas, sus plantas huéspedes, lo que pone cada vez más en tela de juicio la hipótesis de que los brúquidos son derivados de los Sagrinae, pues realmente queda muy poco tiempo para que se produzca la derivación de un grupo del otro.

Esquemas evolutivos

Crowson (1960) consideraba que los Bruchidae tenían caracteres más derivativos (apomórficos) que los Sagrinae, por lo que consideraba fácil imaginar que sus hábitos larvales fueran adquiridos a partir de los de los Sagrinae. Por debajo de éstos se situarían los Cerambycidae como pos Polyphaga más primitivos, y entre éstos y los Sagrinae se hallarían los Megalopodinae u Orsodacninae, que estarían en la base del tronco de los Chrysomelidae. El árbol filogenético que representa Crowson para esta familia tendría pues una rama de Bruchidae que derivaría de los Sagrinae, lo que significaría mantener a los Bruchidae dentro de los Chrysomelidae con el rango de subfamilia, al igual que los Sagrinae, pero con la diferencia de que mientras que los Bruchidae tuvieron una radiación evolutiva, los Sagrinae evolucionaron relativamente menos. Estas ideas las desarrolla mejor en un trabajo posterior sobre las formas más primitivas de los Chrysomelidae (Man y Crowson, 1981).



Esta propuesta ha sido aceptada por otros autores posteriores. Así, Lawrence y Newton (1982) en su revisión sobre clasificación y evolución de los Coleópteros, admiten el planteamiento de Crowson al afirmar que hay una evidente e indiscutible asociación de los Bruchidae con el complejo Sagrinae-Criocerinae, añadiendo que tanto por la distribución geográfica, como por la asociación con plantas huéspedes y la falta de fósiles Mesozoicos, sugiere que los Bruchidae forman un grupo muy joven, por lo que en el terreno filogenético, la única alternativa es tratar al grupo como una subfamilia cerca de los Sagrinae, o bien dar al conjunto de los Sagrinae-Criocerinae el rango de familia. Como hemos visto, esto ha cambiado sustancialmente, pues ahora sabemos que antes del Cenozoico ya había una diversificación de los brúquidos. Tal vez por ello, el árbol filogenético que propone Borowiec (1981) sitúa a los Sagrinae como antecesor común de Chrysomelidae y Bruchidae, son una separación previa del tronco por parte de los Cerambycidae (Fig.8), una posición difícil pues sitúa a los Sagrinae como grupo “padre” en lugar de “hermano” de los Bruchidae, como se venía aceptando.

Sin embargo, por razonable que pueda parecer esta propuesta, encontramos ciertas dificultades. Así, si se admite que tanto los Bruchidae como los Chrysomelidae derivan de los Sagrinae, es un tanto artificioso que éstos aparezcan actualmente como subfamilia con un status

igual que el resto de los Chrysomelidae (además de los Bruchidae), cuando partimos de la consideración de que éstos derivan de los Sagrinae. Esto podría contestarse señalando que los Sagrinae actuales son formas derivadas, aunque con muchos menos cambios o apomorfias, de los primitivos Sagrinae, en cuyo caso los primitivos deberían ser denominados “Paleo-Sagrinae”. Pero si esto es así, no hay motivo alguno para empeñarse en mantener un status de subfamilia a un grupo tan evolucionado como los Bruchidae, que llegó a acumular tal cantidad de caracteres apomórficos que sólo la presencia de unos pocos caracteres sagroides o pleisomórficos, más abundantes en las subfamilias primitivas de los Bruchidae (Rhaebinae, Pachymerinae) podría hacer reconocer su parentesco con los Sagrinae, con los que comparte genes de antepasados sagroides (Paleo-Sagrinae) antes de que se bifurcaran definitivamente en familias distintas.

Todos estos grupos primitivos de Bruchidae y Chrysomelidae, tienen en común un carácter muy llamativo: fémures posteriores muy ensanchados y a menudo armados (denticulados) en su borde inferior. De hecho, los brúquidos fósiles hasta ahora conocidos ya presentan este carácter. Crowson (1954) advirtió esta coincidencia y señalaba que “parece que hay cierta correlación entre el tipo fuertemente inflado de fémures posteriores que se da en Brúquidos y ciertos Chrysomélidos, y el hábito de mantenerse con cabeza hacia arriba en los tallos delgados, en cuya posición parece que el peso entero del insecto parezca estar soportado por las patas posteriores, posición que junto con el desarrollo de los ojos hacia la parte ventral del cuerpo le permitiría advertir la aproximación de enemigos potenciales por debajo”. Sin embargo, Kingsolver y Pfaffenberger (1980) consideran que, si bien la presencia de fémures inflados (al menos en los machos) frecuentemente con armadura ventral es común en Bruchidae (incluidos los Rhaebinae) y Sagrinae, no está claro que la dilatación del metafémur deba ser considerado un carácter ancestral para ambos grupos, dado que en estos dos grupos también se dan formas con fémures ligeramente inflados o normales, considerando que posiblemente éste sea un carácter derivado ligado al arqueamiento de la metatibia. Su función no está clara y el carácter es compartido por otros grupos de coleópteros, como son los Oedemeridae, donde igualmente es más destacado en los machos. En otros casos, como los Alticinae, este desarrollo tiene que ver con su habilidad para lograr dar saltos de gran envergadura, pero éste no es el caso de los Bruchidae y Sagrinae.

Estudios cladogenéticos

En los últimos años se ha ido desarrollando una nueva línea de investigación que está cosechando importantes frutos en el terreno de la taxonomía, la filogenia y la evolución. Se trata de la taxonomía filogenética, iniciada por Queiroz y Gauthier (1992), que en el caso de los Chrysomeoidea han sido desarrollada principalmente por Reid (1995) (2000). Como vimos anteriormente, este influyente trabajo ha respaldado la tesis de la inclusión de los Bruchidae dentro de los Chrysomelidae como subfamilia (Bruchinae) en íntimo parentesco con los Sagrinae, posición que ha sido seguida por otros autores posteriores (ej. Farrell y Sequeira, 2001). Sin embargo, a nuestro entender, este estudio sólo demuestra que efectivamente hay cierto parentesco (pensamos que residual o lejano) entre ambos grupos, no necesariamente que ello suponga su inclusión en la misma familia. En realidad la magnitud de esta cercanía es difícil de establecer de manera absoluta, pues depende mucho de los caracteres elegidos para establecer las asociaciones filogenéticas en el análisis cladístico. De hecho, observamos que, de los 71 caracteres que Reid utiliza hay 9 caracteres del adulto y 7 de la larva en que coinciden Brúquidos y Sagrinos, pero en realidad tan sólo el carácter nº 49 (cabeza elongada en la larva) se puede decir

que es exclusivo de ambos grupos, y en todo caso pudiera estar relacionado con la vida endofita de sus respectivas larvas, lo que podría ser una mera convergencia evolutiva. De hecho, el propio Reid (1995) señala que su cladograma alcanza un índice de consistencia de tan sólo 0,4 y no indica el índice de retención. Pensamos que el resultado habría sido muy diferente de usar, además, los caracteres que los brúquidos no comparten con los restantes Chrysomeloidea (nosotros hemos contabilizado más de 40 caracteres exclusivos de brúquidos). Presumiblemente, los resultados habrían sido muy diferentes, seguramente distanciando el supuesto parentesco con los Sagrinae. En todo caso, nos parece que la base para el cambio de status de familia a subfamilia todavía es débil. No es cuestión de sobrevalorar los argumentos taxonómicos sobre los filogenéticos. Estamos de acuerdo con Reid en que la taxonomía, como ciencia, se basa en hipótesis, pero al mismo tiempo, el propio autor (Reid, 1995 p.603) reconoce que, por su parte, la filogenia sólo es tentativa en niveles supra-genéricos.

Estos interesantes estudios se complementan con un enfoque novedoso iniciado por Becerra (1997) inspirado en la seminal obra de Ehrlich y Raven sobre la coevolución. Para la autora, la determinación de la importancia macroevolutiva de la química vegetal en los cambios de huésped en los herbívoros es crítica para comprender la evolución de las interacciones planta-insecto. Usando métodos de filogenia molecular en antiguas especies de Chrysomelidae, advirtió que los patrones históricos de cambios de huésped corresponden fuertemente con los patrones de similaridad química, indicando que la química vegetal ha jugado un papel significativo en la evolución de los cambios de huéspedes por los insectos fitófagos.

Farrell y Sequeira (2001) prosiguieron con estos estudios para determinar las tasas de radiación adaptativa de los coleópteros sobre las plantas, en especial los Chrysomeloidea, cuya diversidad se ha atribuido a su asociación con las angiospermas. Los autores encontraron una diferencia significativa en las tasas de cambio evolutivo en dos dimensiones de uso del huésped: la especialización de un taxón-huésped y el uso de tejidos especiales, siendo la más exitosa las asociaciones con varias taxa-huéspedes. La hipótesis que manejan los autores es que esta diversificación se produjo a partir de insectos ligados a gimnospermas en el Jurásico, que encontraron a partir del Cretácico, con la diversificación de las angiospermas, una rápida radiación evolutiva que incluyó la especialización en nichos ecológicos diferenciados de las plantas (hojas, semillas y raíces), momento en que se separarían los Curculionoidea de los Chrysomeloidea. En los Chrysomeloidea de vida exofita la competencia estimularía una fuerte diversificación, con excepción de grupos que regresan a la vida endofita, como los brúquidos. Pero los autores señalan que si bien los Chrysomeloidea de vida exofita usan un abanico mucho más amplio de huéspedes que los brúquidos, no está claro, a nivel de especie, si los exofitos cambiaron de huésped más rápidamente que los endofitos (brúquidos). Partiendo de la hipótesis, ya defendida por Reid (1995) de que brúquidos y sagrinos son grupos hermanos (de hecho en sus cladogramas aparecen ambos como subfamilias dentro de los Chrysomelidae), señala que la relación de hermandad entre los espermófagos (Bruchinae) y comedores de tallo e inductores de agallas (Sagrinae) sugiere una progresión desde comedores de tallos e inductores de agallas ancestrales (que podríamos llamar paleo-Sagrinae) de finales del Cretácico, de modo que los Bruchinae aparecerían como el grupo de espermófagos más joven de los insectos herbívoros, encontrando en este nuevo nicho ecológico prácticamente ninguna competencia interespecífica. Sin embargo, no encontramos justificación para mantener que este ancestro, supuestamente común, tenga que ser de tipo Sagrinae (comedor de tallos e inductor de agallas), pues aunque comparta con los Bruchinae la vida endofita y algunos rasgos morfológicos ancestrales, son

nichos ecológicos muy diferentes y con exigencias adaptativas muy distintas y tampoco hay motivo para considerar que los Sagrinae sean más antiguos que los Bruchinae, cuando, al menos por el registro fósil, resulta ser todo lo contrario. Nada nos dice que los brúquidos aparecieron cuando los crisomélidos estaban consolidados como familia, siendo verosímil considerar que más bien se tratara de una de las ramas de los paleo-crisomeloideos que radiaron con la aparición de la Angiospermas, cada rama en nichos ecológicos diferenciados.

Con esta orientación, Romero y Johnson (2002), dos conocidos especialistas en Bruchidae, también han abordaron estudios de este tipo, partiendo de la estrecha relación que existe entre brúquidos y sus huéspedes y que ello puede fundamentar mecanismos de coevolución o al menos de interacción entre brúquidos y plantas huéspedes, ya que con frecuencia los huéspedes de estos insectos presentan diversos mecanismos de defensa, especialmente la producción de sustancias aleloquímicas, a menudo tóxicas o inhibidoras de la fisiología nutricional del insecto. Si esto es así, la actual oligofagia que exhiben estos insectos podría estar justificada como el resultado de una evolución en la que el insecto ha logrado superar estas defensas. Lo pertinente de esta premisa es que los citados autores consideran que los estudios cladogenéticos en los Bruchidae deben realizarse oponiendo los cladogramas de los insectos con la de sus plantas hospedadoras. De este modo, idealmente los esquemas cladísticos son necesarios para derivar explicaciones válidas de las relaciones evolutivas entre plantas e insectos, como la hipótesis de que las subfamilias actuales de los Bruchidae se originaron de un antecesor del tipo Pachymerinae.

Siguiendo esta línea de investigación, posteriormente Kergoat *et al.*(2005) realizaron un interesante estudio sobre la evolución paralela de los dos géneros más grandes de brúquidos del Nuevo Mundo (*Acanthoscelides* Schilsky, 1905) y del Viejo Mundo (*Bruchidius* Schilsky, 1905), partiendo de la consideración de que ambos géneros acusaron una importante radiación adaptativa de estos fitófagos en angiospermas huéspedes, gracias a la enorme disponibilidad de nichos ecológicos (semillas) en el momento en que iniciaron su especiación. Estos autores emplearon modernos métodos de filogenética molecular, empleando genes de ADN mitocondrial. Los autores no se manifiestan a favor o en contra del mantenimiento del status de familia en los Bruchidae, pero lo aceptan en esta publicación por razones de “conveniencia”. Entre los interesantes hallazgos de su trabajo (entre los cuales se encuentra un perfecto ajuste de evolución de insectos y plantas huéspedes en una línea coevolutiva y la parafilia de ambos géneros) destacamos, para el objeto de este artículo, su estimación de los tiempos de divergencia mediante el reloj molecular, indicando que el origen más antiguo es de 70 m.a., una edad que les pareció más alta que la registrada por los fósiles conocidos entonces (50 m.a.), si bien el descubrimiento de *Mesopachymerus* Poin. del Cretácico, con una datación de 79 m.a., encaja perfectamente (de hecho se anticipa) con este tiempo estimado por el reloj molecular. Lo interesante del hallazgo es que esta estimación aparece referida al momento en que se produce la separación de las dos ramas de brúquidos que dieron lugar a los actuales *Acanthoscelides* Schils. para el Nuevo Mundo y *Bruchidius* Schils. para el Viejo Mundo, coincidiendo con la separación de las placas tectónicas por la expansión del océano Atlántico y la desaparición del puente terrestre Tuleano. Los autores infieren que en este momento ambos grupos experimentan una fuerte radiación adaptativa al colonizar nichos ecológicos nuevos: las semillas de Leguminosas, que también iniciarían su evolución en este momento, reforzando ello las hipótesis coevolucionistas (Herendeen *et al.*, 1992). Esta hipótesis de radiación adaptativa se apoya al menos en dos de las cuatro características señaladas por Shluter (2000) para este tipo de eventos: la existencia de ancestro

común y la utilidad de los caracteres en evolución (representados por innovaciones clave que están implicadas en los mecanismos de detoxificación de las semillas). En cambio, los autores no pudieron encontrar una fuerte correlación fenotipo-medio por la ausencia de fuertes diferenciaciones morfológicas en los Bruchidae, así como tampoco encontraron evidencias de una rápida especiación pues sus estimaciones evidenciaban un ritmo más lento y tiempos de divergencia más espaciados, por lo que los autores apuntan sobre la necesidad de investigar sobre posibles eventos vicariantes más recientes. La estimación de Kergoat et al.(2005) de la hipótesis alternativa excluye la hipótesis de un evento vicariante más antiguo, encontrado en otros Chrysomeloidea (Becerra, 2003), basado en la ruptura del oeste del primitivo Gondwana (entre Africa y Sudamérica) hace 100 m.a.

Estos hallazgos tienen relevancia para el problema que estamos analizando pues si la diversificación de dos grupos tan evolucionados respecto de los Pachymerinae, como son los dos géneros de Bruchinae examinados, se produjo hace 70 m.a. (recordemos que el fósil más antiguo, *Mesopachymerus* Poin., tiene 79 m.a.), significa que la separación de los Bruchidae de los “paleo-Chrysomelidae” se debió de producir mucho antes de lo estimado hasta ahora, aunque después de que lo hicieran los Cerambycidae, probablemente entre este evento y la aparición de las primeras Angiospermas. Recordemos que de los Sagrinae, sólo tenemos una referencia fósil muy posterior (50 m.a.) y que su distribución está menos extendida: Borowiec (1987) afirma que los primitivos Sagrinae se originarían de las partes meridionales del viejo continente desde el que migraron y se dispersaron para ocupar el conjunto del Viejo Mundo y Sudamérica. En cualquier caso, todo parece indicar que la separación del nicho ecológico endofito (espermatofágico) de los Bruchidae respecto del resto de lo “paleo-Chrysomelidae” se produjo mucho antes de consolidarse los Chrysomelidae (posiblemente a finales del Jurásico), si bien es cierto que algunas de sus actuales subfamilias conservan todavía parte del patrimonio genético del tronco común que compartían con los Bruchidae, ambos grupos evolucionaron en nichos separados acusando, a partir de la aparición de las primeras angiospermas, una fuerte radiación evolutiva y acumulando una gran cantidad de rasgos morfológicos y fisiológicos netamente diferenciados, con mucho mayor éxito evolutivo para los Bruchidae que para los Sagrinae.

Discusión

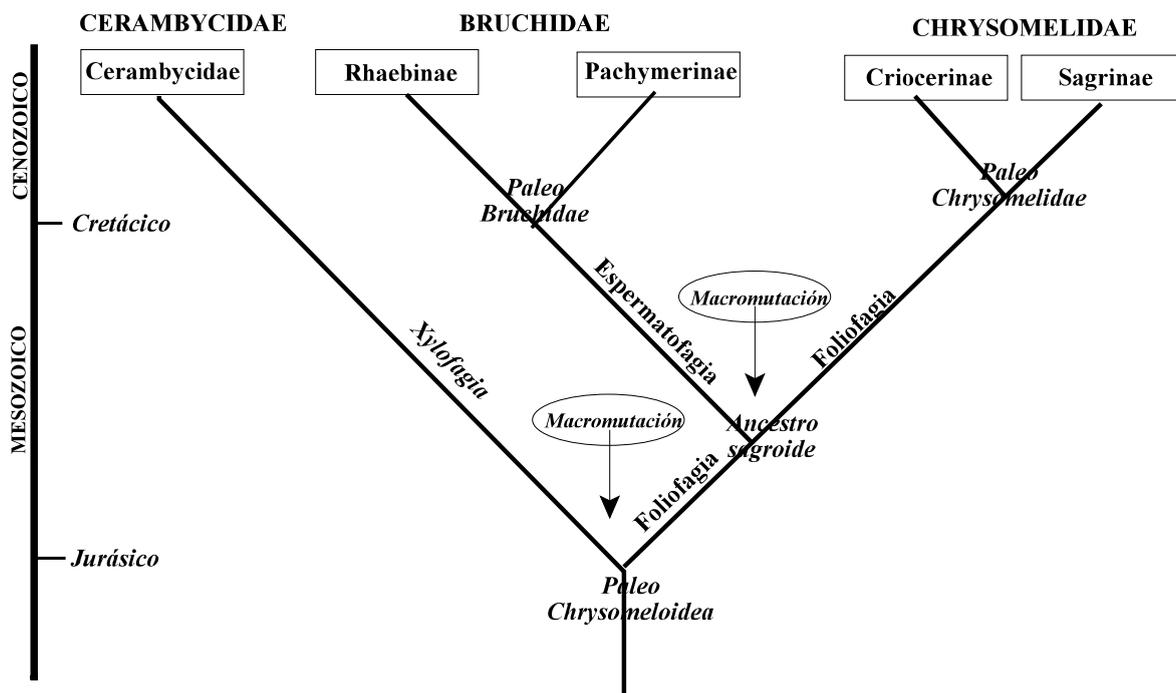
Jolivet (2004), un prestigioso y conocido especialista en los Chrysomelidae, no duda en indicar la necesidad de mantener a los Bruchidae como familia aparte de los primeros. En su reseña sobre el libro de Arnett et al.(2002) sobre los coleópteros americanos, este venerable autor decía:

“thanks to God and John Kingsolver, the Bruchidae were considered an independent family, and were not amalgamated within Chrysomelidae”

y a continuación también dejaba entrever la falta de consenso en la comunidad científica sobre la propuesta actual de dividir los Chrysomelidae en tres familias (Megalopodidae, Orsodactinidae y Chrysomelidae). Lo que es evidente, a partir de estas controversias, es que todavía no hemos acumulado los suficientes argumentos como para lograr la aceptación general de estas propuestas de renovación de los Chrysomeloidea.

No es nuestra pretensión en este artículo avivar una polémica científica (más allá de

replantearla), ni alimentar un enfrentamiento estéril entre taxónomos y filogenéticos, ni alinearnos con las corrientes, creemos que minoritarias, de “clado-escépticos”. La importancia de la labor de la filogenia es indiscutible y cualquier taxónomo debe contemplar las aportaciones de la filogenia como una lúcida contribución al conocimiento de las relaciones evolutivas entre las especies de seres vivos, habiendo resuelto problemas que de otro modo hubieran sido irresolubles y abriendo nuevos interrogantes y perspectivas, como el que nos ocupa, necesarios para el avance de la ciencia. Es innecesario, por obvio, reclamar el obligado hermanamiento fructífero entre taxonomía y filogenia para la construcción de una clasificación natural y evolutiva de los seres vivos. De hecho, en la bruquidología actualmente se está concretando esta fructífera interacción entre filogenéticos y taxónomos (ej. Kergoat et al., 2004; Romero-Nápoles, 2002; etc.), abriéndose un camino que, sin duda, cosechará importantes hallazgos.



Consideramos que posiblemente el error que ha llevado a esta polémica ha sido considerar a los Sagrinae como “grupo hermano” de los Bruchidae, tanto por parte de defensores como de detractores del status de familia, pues efectivamente en este caso habría que considerar a los Bruchidae, coherentemente con la ortodoxia filogenética, con el mismo rango: o los Sagrinae se elevan a familia (y con ello las restantes subfamilias de los Chrysomelidae) o los Bruchidae se incluyen como subfamilia en los Chrysomelidae. Cabría incluso la posibilidad de incluir los Sagrinae dentro de los Bruchidae, pero esto acabaría definitivamente con la singularidad de los Bruchidae.

Nosotros no negamos el parentesco entre estos grupos, pero no tan próximos como considerarlo como “hermanos”, pues pensamos que no se han tenido en cuenta otros factores como los de tipo paleoecológico, paleontológico y paleobiogeográfico que podrían conciliarse admitiendo la posible existencia de ancestros comunes no-Chrysomelidae, aunque ciertamente con caracteres sagroides. Pensamos que lo más sensato, a la vista de los datos disponibles, es admitir que, efectivamente, los Sagrinae tienen antepasados comunes con los Rhaebinae-Pachymerinae, pero previamente a la individualización de los Chrysomelidae (Fig.9). Desde estos

ancestros sagroides no-Chrysomelidae (que hemos llamado Ancestro Sagroide), se individualizarían las dos familias en dos nichos ecológicos bien diferenciados de vida: espermófaga (paleo-Bruchidae) y foliófaga (paleo-Chrysomelidae), paralelamente a la explosión de las Angiospermas. Los actuales Sagrinae (de los Chrysomelidae) y Rhaebinae-Pachymerinae (de los Bruchidae) conservan aquellos caracteres del eslabón primitivo que hemos llamado sagroide, pero al evolucionar en nichos ecológicos diferenciados, han llegado a diversificarse cada uno en las diversas subfamilias actualmente conocidas de cada familia. Si, tal como muestra el registro fósil, los brúquidos primitivos (que darían lugar a los Rhaebinae y Pachymerinae) se aislaron ecológicamente (posiblemente por una macromutación, si seguimos la corriente macroevolucionista) respecto a los restantes Chrysomelidae, antes de que iniciaran su fortísima radiación evolutiva como foliófagos que diera lugar a sus actuales subfamilias, es razonable pensar que, aún reconociendo un tronco sagroide común, ambos grupos se bifurcaron ecológica y morfológicamente desde muy temprano en la evolución de la superfamilia (y posiblemente antes de que aparecieran los Sagrinae), dando lugar a dos familias bien diferenciadas: los Bruchidae, por un lado y los Chrysomelidae, por el otro. En este esquema, los Sagrinae representarían un grupo que hoy conserva, como también lo hacen los Rhaebinae-Pachymerinae, rasgos residuales (sagroides) del patrimonio genético del primigenio tronco común, algo de lo cual todavía se conserva puntualmente en otros grupos de Chrysomelidae, como los Criocerinae, Donacinae, Hispinae, etc. Dicho de otra manera, el clado que resuelve la parafilia de brúquidos y chrysomélidos no es la familia, sino la superfamilia, pues no está claro que el nodo de bifurcación entre ambos grupos sea un chrysomélido en sentido estricto (Fig.6).

Conclusión

En este artículo reflejamos nuestras dudas de que los hallazgos desde la investigación filogenética conduzcan necesariamente a la consideración de los brúquidos como subfamilia dentro de los Chrysomelidae. Mantenemos que, por ahora, los argumentos para mantener a los brúquidos como familia son más *convincientes* (si nos atenemos no sólo a los ya conocidos argumentos morfológicos y ecológicos, sino también los más recientes datos paleontológicos y paleogeográficos) y también más *convenientes* (si partimos de la base de que a fin de cuentas lo importante, en este intervalo de confrontación científica, es mantener la estabilidad del sistema en aras de una fluida e inequívoca comunicación), por lo que desde nuestra modesta posición, nos sumamos a la comunidad de científicos que todavía sostienen la necesidad de mantener por ahora el status de familia para los brúquidos, obviamente manteniéndonos abiertos a los posibles cambios que pueda ir introduciendo la investigación científica en torno a este problema taxonómico. En todo caso queremos dejar bien claro que nuestra posición no obedece solo a “razones políticas” (Reid, 2000) o “de conveniencia” (Schmitt, 1989), sino también a razones científicas que consideramos dignas de consideración.

Referencias bibliográficas

- ASKELVOLD, I. 1990. Classification of Tertiary fossil Donaciinae of North America and their implications about evolution of Donaciinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Canad.Journ.Zool.* **68**: 2135-2145.
- BECERRA, J.X. 2003. Synchronous coadaptation in an ancient case of herbivory. *Proceed. Nat. Acad.Sc.US*, **100**: 12804-12807.
- BOROWIEC, L.1987. The seed-beetles (Coleoptera, Bruchidae) from Middle East. *Bull.Entom.Pologne*, **57**: 601-616.
- BÖVING, A.G. & CRAIGHEAD, F.C. 1931. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. *Entomol.Americ. (NS)*, **11**: 1-351.
- BRIDWELL, J.C. 1932. The sub-families of the Bruchidae. *Proc.Entom.Soc.Wash.*, **34(6)**:100-106
- SCUDDER, S.H. 1876. Fossil Coleoptera from the Rocky Mountain Tertiaries. *Bull.Geol.Geograph.Surv.Territ.*, **2**: 77-87
- CHEN, S.1985. Phylogeny and classification of Chrysomeloidea. *Entomology*, **3**: 465-475
- CROWSON, R.A.1946. A revision on genera of the Chrysomelid group Sagrinae (Coleoptera). *Trans.R.Entomol.Soc.London*, **97**: 75-115.
- CROWSON, R.A. 1953. The classification of the families of British Coleoptera (continued). *Entomol.Month.Magaz.*, **89**: 181-198.
- CROWSON, R.A. 1955. *The natural classification of the families of Coleoptera*. E.W.Classey. Middlesex (UK).
- CROWSON, R.A. 1960. The phylogeny of Coleoptera. *Ann.Rev.Entomol.*, **5**: 111-154
- DUCKETT, C.N. 1997. The Scientific Method and the Predictive Value of Classification. *Chrysomela Newsl.*, **34**: 3-4
- FARRELL, B.D. & SEQUEIRA, A.S. 2001. Evolutionary rates in the adaptative radiation of beetles on plants. *Evolution*, **58** (9): 1984-2001.
- GANGLBAUER, L.1892-1899. *Die Käfer von Mitteleuropa*, 1-4. Vienna (Austria).
- HAUPT, H. 1950. Die Käfer aus der Eozänen Braunkohle des Geseltales. *Geologica Berlin*, **6**: 1-168.
- HENNING, W. 1996. *Phylogenetic Systematics*. Univ. Illionois Press. Urbana (US).

- HERENDEEN, P.S.; CREPT, W.L & DILCHER, D.L. 1992. The fossil history of the Leguminosae: phylogenetic and biogeographic implications (in: *The Fossil Record*, p.303-316). Royal Botanic Gardens. Kew (UK).
- JOLIVET, P. 2004. Review of book: (Arnet, R.H. et al.: *American Beetles*, vol2. Poyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. CR Press, Boca Raton, Florida). *Florida Entomologist*, **87** (3): 422.
- KERGOAT, G.; ALVAREZ, M.; HOSSAERT, M.K.; FAURE, N. & SILVAIN, J.F. 2005. Parallels in the evolution of the two largest New and Old World seed-beetle genera (Coleoptera, Bruchidae). *Mol.Ecol.*, **14**: 4003-4021.
- KINGSOLVER, J.M. 1965. A new fossil bruchid genus and its relationships to modern genera (Coleoptera: Bruchidae: Pachymerinae). *The Coleopt.Bull.*, **19**: 25-30
- KINGSOLVER, J.M. 1970. A study of male genitalia in Bruchidae (Col.). *Proc. Entom. Soc. Washing.*, **72** (3): 370-386.
- KINGSOLVER, J.M.& PFAFFENBERGER, G.S. 1980. Systematic relationship of the genus *Rhaebus* (Coleoptera: Bruchidae). *Proc.Entomol.Soc.Wash.*, **82** (2): 293-311.
- KINSOLVER, J.M. 1995. "On the family *Bruchidae*". *Chrysomela Newsl.*, **30**: 3.
- LAWRENCE, J.F. & NEWTON, A.E. 1982. Evolution and Classification of Beetles. *Ann.Rev.Ecol.Syst.*, **13**: 261-290.
- LAWRENCE, J.F. and BRITTON, E.B. 1991. Coleoptera (Beetles) (in: *The insects of Australia. A Textbook for Students and Research Workers*, p.543-683). CSIRO Division of Entomology. Cornell Univesity, Ithaca.
- LINGAFELTER, S. and PAKULUK, J. 1997. Comments on the Bruchinae Chrysomelidae". *Chrysomela Newsl.*, **33**: 3-4.
- LUCKJANOVITCH, F.T. & TER-MINIASSAN, M.E. 1957. Fauna de Rusia: familia Bruchidae" (en ruso), *Zool. Ins. Akad. Nank. SSSR*, **67**:1-209.
- MANN, J.S. & CROWSON, R.A. 1981. The systematic position of *Orsodacne* Latr. And *Syneta* Lac. (Coleoptera, Chrysomelidae) in relation to characters of larvae, internal anatomy, and tarsal vestiture. *Jour.Nat.Hist.*, **15**: 727-749.
- MAYR, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. McGraw Hill, Inc.New York.
- MAYR, E. and ASHLOCK, P. 1991. *Principles of Systematic Zoology* (2° Ed). McGraw Hill, Inc.New York.
- MONROS, F.1955. Remarques sur les affinities des familles de Cerambycoidea (Coleoptera). *Inst. Roy.Sci.Nat.Belg.*, **31**: 1-7.

- PINTO DA SILVA, J.A. 2005. *Morfologia comparada e análise cladística do grupo Merobruchus (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae: Bruchini: Acanthoscelidina)*. Tese Posgraduação. Universidade Federal do Paraná. Curitiba (Brasil).
- POINAR, G. 1999. A fossil palm bruchid: *Caryobruchus dominicanus* sp.n. (Pachymerinae: Bruchidae) in Dominican amber. *Entom.Sandinav.*, **30**: 210-224.
- POINAR, G. 2005, A Cretaceous Palm Bruchid, *Mesopachymerus antiqua*, n. gen., n. sp. (Coleoptera: Bruchidae: Pachymerini) and biogeographical implications. *Proc.Entomol.Soc.Wash.*, **107** (2): 392-397.
- PORTEVIN, G. 1934, “LXXXV^e Famille: *Lariidae*” (in: *Histoire Naturelle des Coléoptères de France*. Tome III. Polyphaga, p.324-333). Paul Lechevalier &Fils. Paris.
- QUEIROZ, K. De & GAUTHIER, J. 1992. Phylogenetic taxonomy. *Ann.REv.Ecol.System.*, **23**: 449-480.
- REID, C.A.M. 1995, A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae sensu lato (Crysomeloidea) (in: Pakaluk and Slipinski: *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera*, p.559-631). Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson, vol.2. Warsaw (Poland).
- REID, C.A.M. 2000. *Spilopyrinae* Chapuis: a new subfamily in the Chrysomelidae and its systematic placement. *Invertebrate Taxonomy*, **14**: 837-862.
- REID, Ch. 1996. More on the Family Bruchidae. *Chrysomela Newsl.*, **31**:3.
- ROMERO-NÁPOLES, J.; AYERS, T.J. & JOHNSON, C.D. 2002. Cladistics, Bruchids and host plants: evolutionary interactions in *Amblycerus* (Coleoptera: Bruchidae). *Acta Zool.Mex. n.s.*, **86**: 1-16.
- ROMERO-NÁPOLES, J.; CHEMSAK, J.A, & RODRÍGUEZ-HERNÁNDEZ, C. (in press), “A new host and distribution record for *Leptostylus gibbulosus* Bates (Coleoptera: Cerambycidae), with notes on the biology”. *Coleopt.Bull.*
- SANTIGAGO-BLAY, J.A. 1994. Paleontology of leaf beetles (in: Jolivet, P.H. et al.: “*Novel aspects of the biology of Chrysomelidae*”,p.1-68). Kluwer, Dordrecht.
- SCHMITT, M. 1989. On the phylogenetic position of the Bruchidae within the Chrysomeloidea (Coleoptera). *Entomography*, **6**: 531-537.
- SCHMITT, M. 1998. Again, Bruchid Classification. *Chrysomela Newsl.*, **36**: 3-4
- VERMA, K.K and SAXENA, R. 1996, The Status of *Bruchidae* as a Family. *Chrysomela Newsl.*, **32**: 3
- VERMA, K.K. 1998. More on the Bruchid Controversy. *Chrysomela Newsl.*, **35**: 3.

VERMA, K.K. 1999. Polymorphism in *Bruchidae* and *Chrysomelidae*. *Chrysomela Newsl.*, **37**: 4

YUS RAMOS, R. 1977. *Estudio taxonómico y biológico de la familia Bruchidae (Col.) En la Península Ibérica e Islas Baleares*. Trab-Mongr.Est.Exper."La Mayora"(CSIC). Nº 2. Algarrobo (España).

ZERICHIN, V.W. 1989. Oligocene *Bruchidae* and *Curculionidae* weevils from the Bolskaya Suetlovodnaya River (Northern Primorye)" (in: Kasilov, V.A. and Klimova, R.S.: "*The Caenozoic of the Soviet Far East*", p.1-250). Dalnevostchnoe otdelenia AN USSR, Vladivostok.

LEYENDAS DE FIGURAS

- Figura 1.-** Esquemas evolutivos conservador y renovado de los Chrysomeloidea (elaboración propia).
- Figura 2.-** Esquema evolutivo de los Chrysomeloidea a partir de Monros (1960) (retocado del original).
- Figura 3.-** Cladograma de los Crioceriformes y los Cryptostomos según Schmitt (1989) (retocado del original).
- Figura 4.-** Cladograma de consenso estricto de siete árboles en los Chrysomelidae de Reid (2000) (retocado del original).
- Figura 5.-** Esquema evolutivo de los Chrysomeloidea según Verma y Saxena (1996) (retocado del original).
- Figura 6.-** Dibujo de *Oligobruchus kingsolveri* Zerichin (1989)
- Figura 7.-** Dibujo de *Mesopachymerus antiqua* Poinar (2005).
- Figura 8.-** Esquema evolutivo de los Chrysomeloidea según Borowiec (1981) (retocado del original).
- Figura 9.-** Esquema evolutivo propuesto para los Chrysomeloidea (elaboración propia).