

TESIS

Un territorio entomológico que con frecuencia nos pasa desapercibido es el trabajo de investigación desarrollado en el ámbito de las Tesis Doctorales. No es infrecuente que esta valiosa información, una vez que ha sido utilizada para la obtención del título y por esos avatares que tiene la vida profesional del biólogo, quede sin publicar y, por tanto, inaccesible a la sociedad en general. ¿Cuánta información entomológica yace en estantes y cajones privados sin cumplir con su principal objetivo: aumentar el nivel de nuestros conocimientos?

En esta nueva sección, no vamos a 'reproducir' las tesis doctorales (es evidente), pero sí a seleccionar aquellas que resulten especialmente interesantes y rigurosas relacionadas con la entomología para reseñarlas extensamente facilitando, de este modo, una información razonable sobre los objetivos, métodos y conclusiones más importantes del trabajo.

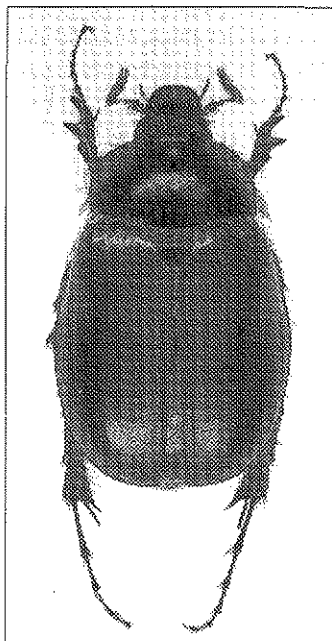


Figura 1. Habitus de *Ceramida moelleri* (Flach, 1906).

Evolución de los Pachydeminae paleárticos (Coleoptera, Scarabaeoidea, Melolonthinae)⁽¹⁾

Doctoranda: Isabel SANMARTÍN BASTIDA
Director: Fermín MARTÍN PIERA

⁽¹⁾ Defendida en la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Complutense de Madrid, Departamento de Biología Animal (Entomología), el 18 de diciembre de 1998.

Dpto. Biodiversidad y B. Evolutiva (Entomología), Museo Nacional de Ciencias Naturales (C.S.I.C.), c/ José Gutiérrez Abascal, 2; 28006 - MADRID. e-mail: fermin@mncn.csic.es

Antecedentes

En el tránsito al tercer milenio las sociedades industrializadas y en vías de desarrollo, han comenzado a percibir con claridad la necesidad de alcanzar un equilibrio entre las demandas de bienestar social y un crecimiento respetuoso con el medio natural, del cual dependen en última instancia, para su supervivencia individual y colectiva

En este contexto histórico, científico y socio-cultural, surge con fuerza un concepto unificador, tal vez un nuevo paradigma (Machado, 1998): La Biodiversidad. En los albores del siglo XXI, la conservación de la Biodiversidad en su sentido más holístico, dispara todas las alarmas de supervivencia de la sociedad civil y encauza todo el caudal científico de las tres disciplinas que a lo largo de los últimos ciento cincuenta años, se han consagrado al estudio de la Biosfera, sus elementos e interacciones, sus patrones de organización y procesos funcionales subyacentes en todos los niveles de organización, de las moléculas a los ecosistemas: La Biología Sistemática, la Ecología y la Biología Evolutiva. El nexo de unión de esta tríada natural (Edelstam *et al.*, 1992) es la Biodiversidad, el gran diccionario de la Vida que se autoorganiza y enriquece mediante innumerables experimentos de evolución (Margalef, 1997).

La investigación desarrollada profundiza en uno de estos innumerables experimentos de evolución que contribuyeron a la diversificación de los coleópteros Melolóntidos, en un escenario histórico singular: el área mediterránea. Tras resolver numerosos problemas taxonómicos, se indagan los procesos históricos que pudieron dar origen a los actuales patrones filogenéticos y biogeográficos de los Pachydeminae paleárticos y, muy particularmente, los que colonizaron la cuenca mediterránea y la Península Ibérica. Se propone así, una teoría explicativa que da cuenta de la evolución espacial y temporal de estos coleópteros, en el marco de los actuales conocimientos paleogeográficos de la región paleártica occidental, contrastándola con las hipótesis biogeográfico-históricas que sugieren otros organismos.

Introducción

La diversidad entomológica de la Península Ibérica se estima en torno a las 38.000 especies (Martín Piera, 1997), lo que equivale a la quinta parte de la entomofauna mediterránea (Balleto & Casale, 1991). De éstas, aproximadamente 11.500 son coleópteros. Esta enorme diversidad apenas comienza a ser comprendida puesto que todavía un buen número de las familias de coleópteros iberobaleares, se encuentran en un nivel muy bajo de conocimiento taxonómico y faunístico.

La superfamilia Scarabaeoidea es una de las más diversas y mejor estudiadas dentro del orden Coleoptera. Su taxonomía y filogenia ha experimentado un gran avance en las últimas décadas gracias al empleo de nuevos caracteres de valor taxonómico y filogenético. Sin embargo, esto sólo es aplicable a los Scarabaeoidea Laparosticti, un vastísimo grupo de coleópteros descomponedores que explotan recursos efímeros tales como excrementos y carroña. Los Scarabaeoidea Pleurosticti, consumidores primarios, se encuentran todavía en un nivel elemental alfa-taxonómico de investigación. Salvo unas pocas especies responsables de plagas de cultivos, muy poco se sabe sobre la biología, dinámica poblacional, adaptaciones ecológicas y comportamiento de estos coleópteros.

La presente tesis aborda el estudio taxonómico, filogenético y biogeográfico-histórico de un grupo apenas conocido de Scarabaeoidea Pleurosticti: la subfamilia Pachydeminae (Melolonthidae) (fig. 1). Los Pachydeminae forman una parte muy importante de la fauna edáfica que coloniza el horizonte radicular: la Rizosfera. Sin embargo, en comparación con otros grupos de Pleurosticti como los Melolonthinae o los Rutelinae, la taxonomía de los Pachydeminae ha sido muy poco estudiada (Baraud, 1992).

Esta investigación se circunscribe al área paleártica, donde la subfamilia reúne 16 géneros (Baraud, 1992): *Peritryssus* Reitter, 1918; *Hemictenius* Reitter, 1897; *Pachydemma* Castelnau, 1832; *Tanyproctus* Faldermann, 1835; *Atanyproctus* Petrovitz, 1955; *Leptochristina* Baraud & Branco, 1991; *Elaphocera* Géné, 1836; *Ceramida* Baraud, 1987; *Pachydemocera* Reitter, 1902; *Brenskiella* Berg, 1898; *Europrton* Marseul, 1867; *Alaia* Petrovitz, 1980; *Tanyproctoides* Petrovitz 1971; *Pseudopachydemma* Balthasar, 1930; *Otoclinius* Bredius, 1896; *Kryzhanovskia* Nikolajev & Kabakov, 1977.

En la Península Ibérica, la subfamilia Pachydeminae está representada por dos géneros, *Ceramida* Baraud, 1987 y *Elaphocera* Géné, 1836, con un total de 60 especies descritas. La mayor parte presentan un acusado carácter endémico, probablemente debido a la condición braquíptero-áptera de las hembras, lo que ha determinado una escasa movilidad y rangos geográficos muy reducidos. El género *Ceramida* es prácticamente endémico de la Península, el 90% de sus especies son ibéricas, este porcentaje desciende al 50% en el género *Elaphocera*. Estos géneros se caracterizan por su gran dificultad taxonómica (Báguena, 1955; Branco, 1981; Baraud, 1992). Las especies son muy parecidas en su morfología por lo que es difícil encontrar rasgos diagnósticos de valor taxonómico. Asimismo, la escasez de material en las colecciones, dificulta la valoración de la variabilidad intraespecífica de tales rasgos. Esto ha desembocado en la frecuente descripción de nuevas especies, basadas en uno o muy pocos ejemplares (López-Colón, 1986; Blanco-Villero, 1988; Ruiz & Avila, 1995). En *Ceramida*, la falta de una taxonomía clara ha dificultado la identificación de las especies plaga y de su posible control biológico (Alvarado *et al.*, 1996).

De acuerdo con las ideas precedentes, el interés de esta investigación radicaba en tres aspectos distintos:

a) Taxonómico: Los problemas taxonómicos señalados, han propiciado una taxonomía inestable y poco fiable. Se han descrito numerosos géneros monoespecíficos de posición taxonómica dudosa (Piatella & Sabatinelli, 1996) y varios de los géneros más grandes, se han definido por caracteres de valor taxonómico poco contrastado (*Tanyproctus*, *Pachydemma*). Exceptuando la monografía de Jacques Baraud (1992), limitada a la región paleártica occidental, no existe una obra de conjunto del grupo sino tan sólo trabajos parciales en los que se revisa un género o un grupo de especies (Branco, 1981; Nikolaev, 1987; Baraud, 1991; Baraud & Branco, 1991, etc.). Además, la identificación taxonómica descansa casi exclusivamente en los caracteres de la morfología externa, que han demostrado ser insuficientes para la caracterización de los grupos.

b) Filogenético: No existe ningún estudio sobre las relaciones filogenéticas de la subfamilia Pachydeminae en este área. Una clasificación de la subfamilia basada en la inferencia filogenética, permitiría superar la inestabilidad taxonómica actual y comprobar el carácter monofilético de los géneros.

c) Biogeográfico: Los *Pachydeminae* reúnen tres condiciones que les convierten en una herramienta ideal para contrastar hipótesis biogeográficas de carácter histórico: gran

diversidad taxonómica, alta endemividad y una distribución geográfica heterogénea. Se reconocen 68 géneros en todo el mundo y su distribución disyunta sugiere un origen muy antiguo en el paleocontinente Gondwana. Se conocen Pachydeminae en el Sur de África, regiones de Australia y de las Penínsulas Malaya e Indostánica y en el continente americano: Perú, Argentina, Chile, sur de México y extremo oeste de los EE.UU (California). En el área paleártica presentan una distribución anfimediterránea meridional: Magreb, Península Ibérica e islas del Mediterráneo occidental, en el oeste, y Balcanes, Anatolia y Asia Menor en el Mediterráneo oriental; no se conocen Pachydeminae en la península italiana y mediodía francés. Algunos géneros colonizan el Cáucaso y la llanura aralo-cáspica.

A diferencia de los Melolonthinae (*Melolontha* Fabricius, 1775, *Polyphylla* Harris, 1842, *Anoxia* Castelanu, 1832), los Pachydeminae carecían de interés económico (Balachowsky, 1962) pues hasta muy recientemente, no se conocía ninguna especie que representara un problema agronómico. Tal vez, esta es una de las causas por las que apenas se tienen datos sobre la biología de las especies y sólo se han descrito estados larvarios en dos géneros: *Hemictenius* y *Tanyproctus* (Medvedev, 1960; Nikolaev, 1987). Sin embargo, en 1993 se denunció la existencia de una nueva plaga de los cultivos de olivo y vid en el Sur de España, ocasionada por larvas del género *Ceramida* (Alvarado *et al.*, 1995; Serrano *et al.*, 1996). Esta plaga, producida por cambios en las técnicas de cultivo, demuestra la capacidad de las especies de Pachydeminae para convertirse en plagas potenciales.

Objetivos

El objetivo central de la Tesis es el desarrollo de una teoría explicativa sobre la evolución espacial y temporal de los Pachydeminae en el área paleártica. Para la consecución de este objetivo, el curso de la investigación siguió tres fases:

I. Taxonomía:

i) Búsqueda de nuevos caracteres de valor taxonómico que pudieran ser utilizados para aclarar la taxonomía del grupo y, posteriormente, como hipótesis de homología en la reconstrucción filogenética. Para ello, se revisó el valor taxonómico de los caracteres de morfología externa tradicionalmente utilizados en la taxonomía del grupo, comprobando su variabilidad intraespecífica y se exploraron tres nuevas homologías no estudiadas en Pachydeminae: el aparato bucal (fig. 2), la anatomía alar (fig. 3) y la genitalia de ambos sexos (figs. 4, 5 y 6).

ii) Aplicación de los nuevos caracteres de valor taxonómico para resolver la taxonomía específica de los dos géneros ibéricos de Pachydeminae: *Elaphocera* y *Ceramida*. En este último género, se estudió también la biología de las especies plaga de los cultivos y se describió la larva de tercera edad de *Ceramida cobosi*.

II. Filogenia:

i) Reconstrucción de las relaciones filogenéticas de los géneros paleárticos de Pachydeminae, con el fin de comprobar su carácter monofilético y establecer una nueva clasificación natural de la subfamilia.

ii) Análisis de las relaciones filogenéticas de las especies de los géneros ibéricos *Ceramida* y *Elaphocera*. Esto ha permitido establecer una nueva clasificación que resuelve la inestabilidad taxonómica actual.

III. Biogeografía Histórica:

Formulación de la primera hipótesis sobre la historia biogeográfica de los Pachydeminae paleárticos. De acuerdo con los datos paleogeográficos, se exploraron hipótesis alternativas de evolución espacial en diferentes escenarios biogeográficos históricos, capaces de explicar los actuales patrones de distribución geográfica de la subfamilia en el área paleártica. Posteriormente, se establecieron las vías de colonización de los géneros ibéricos de Pachydeminae, *Ceramida* y *Elaphocera*, en la península Ibérica y en el área mediterránea.

Material Estudiado

En la revisión de los Pachydeminae, se incluyeron los 16 géneros de que consta la subfamilia en el área paleártica. Solamente en el caso de los géneros monoespecíficos *Pseudopachydemia* y *Kryzhanovskya* no se pudieron estudiar los tipos, único material conocido, por lo que los caracteres se tomaron de la descripción original.

Se estudió una muestra representativa de las especies teniendo en cuenta tres criterios: i) representación de la variabilidad geográfica del género, de forma que estuvieran representadas todas las áreas de distribución por, al menos, una especie; ii) representación de la variabilidad morfológica. Esto es especialmente importante en el caso de los géneros con gran número de especies tales como *Elaphocera*, *Ceramida*, *Tanyproctus*, *Pachydemia* y *Hemictenius*, donde la morfología externa es muy variable; iii) representación de la

variabilidad taxonómica, incluyendo al menos, una especie de cada uno de los subgéneros o grupos de especies que otros autores han distinguido en géneros muy polimorfos tales como *Pachydemia* y *Tanyproctus* (Baraud, 1985).

En el caso de los géneros ibéricos *Elaphocera* y *Ceramida*, se estudiaron todas las especies conocidas. Se revisaron además la casi totalidad de las sinonimias propuestas anteriormente, incluyendo las series típicas.

La Tabla 1 resume todo el material analizado. Se ha estudiado el 86% de las especies de Pachydeminae en el área paleártica, por lo que se considera que este trabajo representa adecuadamente su diversidad en dicha área. En total, se examinaron más de 2000 ejemplares.

Las colecciones institucionales fueron las siguientes: Museo de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN); Museo Nacional de Historia Natural de París (MNHN); Museo de Historia Natural de Hungría (HNHM); Museo de Historia Natural de Ginebra (MHNG); Museo de Historia Natural de Viena (MHNV); Museo Nacional de Historia Natural de Leiden (NNM); Museo de la Universidad Humboldt de Berlín (MUHB); Instituto de Entomología Alemán de Eberswalde (DEI); Smithsonian Institution (SI); Museo Americano de Historia Natural (AMNH); Universidad de Amsterdam (UvA); Senckenberg Instituto de Frankfurt (FSI); Museo de Zoología Comparada de Harvard (MCZ); Museo de Historia Natural de la Universidad de Coimbra (MHNCo).

También se estudiaron tres colecciones particulares: Colección Artur Serrano; Colección J. I. López-Colón, y Colección J. M. Ruiz.

Tabla 1:

Géneros paleárticos de Pachydeminae. Número de especies estudiadas dentro de cada género y porcentaje respecto al total de especies

Géneros	Nº spp. estudiadas	Nº spp. total por género y fuente	% s/. Total
<i>Alaia</i> Petrovitz, 1980	1	1 (Petrovitz, 1980)	100 %
<i>Atanyproctus</i> Petrovitz, 1955	4	6 (Petrovitz, 1980)	67 %
<i>Brenskiella</i> Berg, 1898	1	1 (Baraud, 1992)	100 %
<i>Ceramida</i> Baraud, 1987	18	18 (Baraud, 1992, y trabajos posteriores)	100 %
<i>Elaphocera</i> Géné, 1836	43	43 (Baraud, 1992 y trabajos posteriores)	100 %
<i>Europtron</i> Marseul, 1867	2	2 (Baraud, 1985)	100 %
<i>Hemictenius</i> Reitter, 1902	11	24 (Nikolaev, 1987)	46 %
<i>Kryzhanovskia</i> Nikolaev & Kabakov, 1977	1	1 (Nikolaev & Kabakov, 1977)	100 %
<i>Leptochristina</i> Branco & Baraud, 1991	4	4 (Branco & Baraud, 1991)	100 %
<i>Otoclinus</i> Brenske, 1896	4	4 (Baraud, 1991)	100 %
<i>Pachydemia</i> Castelnau, 1832	23	77 (Baraud, 1985)	30 %
<i>Pachydemocera</i> Reitter, 1902	1	1 (Baraud, 1992)	100 %
<i>Peritryssus</i> Reitter, 1918	1	1 (Baraud, 1992)	100 %
<i>Pseudopachydemia</i> Balthasar, 1930	1	1 (Baraud, 1992)	100 %
<i>Tanyproctoides</i> Petrovitz, 1971	1	1 (Petrovitz, 1971)	100 %
<i>Tanyproctus</i> Faldermann, 1835	18	50 (Reitter, 1902, Nikolaev, 1987, Zool. Record)	36 %

Listado de especies estudiadas por género

- *Alaia* Petrovitz, 1980
 - A. sexdentata* Petrovitz, 1980
- *Atanyproctus* Petrovitz, 1955
 - A. miksici* Petrovitz, 1965
 - A. simplicitarsis* Petrovitz, 1955
 - A. ernae* Petrovitz, 1980
 - A. afghanus* Petrovitz, 1968
- *Brenskiella* Berg, 1898
 - B. flavomicans* Berg, 1898
- *Ceramida* Baraud, 1987
 - C. abderramani* (Escalera, 1923)
 - C. baraudi* (Branco, 1981)
 - C. bedeau* (Erichson, 1840)
 - C. brancoi* (Baraud, 1975)
 - C. brandeiroi* (Flach, 1906)
 - C. championi* (Reitter, 1902)
 - C. cobosi* (Báguena, 1955)
 - C. dinizi* (Branco, 1981)

- C. isabellae* López-Colón, 1993
C. longitarsis (Illiger, 1803)
C. luctuosa (Báguena, 1955)
C. lusitanica (Baraud, 1975)
C. mauritanica (Rambur, 1843)
C. moelleri (Flach, 1906)
C. stenostoma (Báguena, 1955)
C. tangeriana (Kraatz, 1882)
C. transtagana (Branco, 1981)
C. zuzartei (Branco, 1981)
- *Elaphocera* Gené, 1836
E. alonsoi López-Colón, 1992
E. ampla Báguena, 1955
E. angusta Kraatz, 1882
E. ardoini Baraud, 1966
E. autumnalis Motschulsky, 1859
E. baetica Sáez-Bolaño, 1993
E. baguena Mancini, 1925
E. barbara Rambur, 1843
E. bicolora Baraud, 1966
E. cacerensis (López-Colón & Rodr.-Arias, 1986)
E. capdebouvi Schauffus, 1882
E. carteiensis Rambur, 1843
E. christina Baraud, 1966
E. churianensis Rambur, 1843
E. cretica Reitter, 1902
E. elongata Schauffus, 1874
E. emarginata (Gyllenhal, 1817)
E. erberi Kraatz, 1882
E. erichsoni Jaquelin du Val, 1860
E. ferreii (López-Colón & Plaza-Lama, 1989)
E. gracilis Waltl, 1838
E. heydeni Kraatz, 1882
E. hiemalis Erichson, 1840
E. hirticollis Kraatz, 1882
E. hispalensis Rambur, 1843
E. ibicensis Escalera, 1926
E. insularis Fairmaire, 1877
E. lajonquierei Baraud, 1966
E. margaritae (Blanco-Villero, 1988)
E. martini López-Colón, 1993
E. martorelli Fairmaire, 1879
E. nigroflabellata Burmeister, 1855
E. nupcialis Ruiz & Ávila, 1995
E. ochsi Baraud, 1987
E. perezlopezi Ruiz, 1996
E. phungae Baraud, 1987
E. segurensis (Escalera, 1923)
E. staudingeri Reitter, 1902
E. sulcatula Fairmaire, 1884
E. suturalis Schauffus, 1874
E. syriaca Kraatz, 1882
E. tethys Reitter, 1902
E. torressalai Báguena, 1955
- *Europton* Marseul, 1867
E. gracile Marseul, 1867
E. confusum Marseul, 1878
- *Hemictenius* Reitter, 1902
H. gracilipes Semen, 1890
H. latitarsis Reitter, 1891
H. lebedevi Reitter, 1908
H. magnitarsis Reitter, 1897
H. nigrociliatus Reitter, 1897
H. nitidipes Reitter, 1902
H. opacipes Reitter, 1902
H. opacus Ball, 1870
- H. ochripennis* Reitter, 1902
H. simplicitarsis Reitter, 1897
H. tekkensis Reitter, 1897
- *Kryzhanovskia* Nikolaev & Kabakov, 1977
K. olegi Nikolaev & Kabakov, 1977
- *Leptochristina* Branco & Baraud, 1991
L. pubimargo (Reitter, 1902)
L. pubicavula (Reitter, 1902)
L. variabilis (Petrovitz, 1962)
L. annamariae Branco & Baraud, 1991
- *Otoclinius* Brenske, 1896
O. fragilis Petrovitz, 1980
O. gracilipes Brenske, 1896
O. loebli Baraud, 1991
O. schauffelei Petrovitz, 1958
- *Pachydema* Castelnau, 1832
P. anthracina Fairmaire, 1860
P. bipartita (Brullé, 1838)
P. carthaginensis Rambur, 1843
P. castanea (Brullé, 1838)
P. fortunatorum Baraud, 1985
P. fuscipennis (Brullé, 1838)
P. hornbecki Lucas, 1859
P. hirticollis (Fabricius, 1787)
P. jeannei Baraud, 1985
P. lesnei Peyerimhoff, 1927
P. marmottani Fairmaire, 1868
P. menieri Baraud, 1985
P. nitidicollis Fairmaire, 1876
P. obscurata Fairmaire, 1883
P. obscura (Brullé, 1838)
P. obscurella (Wollaston, 1864)
P. palposa Reitter, 1898
P. rubripennis Lucas, 1848
P. tinerfensis Galante & Stebnicka, 1992
P. valdani Lucas, 1859
P. wollastoni 1927
P. xanthochroa Fairmaire, 1879
P. zhora Normand, 1951
- *Pachydemocera* Reitter, 1902
P. lucidicollis (Kraatz, 1882)
- *Peritryssus* Reitter, 1918
P. excisus Reitter, 1918
- *Pseudopachydema* Balthasar, 1930
P. caucasica Balthasar, 1930
- *Tanyproctooides* Petrovitz, 1971
T. arabicus Petrovitz, 1971
- *Tanyproctus* Faldermann, 1835
T. bucharicus Reitter, 1897
T. confinis Motschulsky, 1859
T. eversmanni Reitter, 1902
T. ganglbaueri Brenske, 1897
T. iranicus Petrovitz, 1968
T. jordanicus Baraud, 1991
T. kindermanni Reiche, 1861
T. ovatus Motschulsky, 1859
T. pamphilus Petrovitz, 1967
T. persicus (Ménétries, 1832)
T. rufidens Marseul, 1879
T. rugulosus Fairmaire, 1892
T. riparius Petrovitz, 1963
T. satanas Reitter, 1902
T. saulcyi Reiche, 1856
T. speculator Petrovitz, 1963
T. subciliatus Reitter, 1902
T. verrii Fairmaire, 1884

Metodología

En la búsqueda de nuevos rasgos de valor taxonómico que pudieran ser utilizados posteriormente en la reconstrucción filogenética, se exploraron cuatro tipos distintos de caracteres: morfología externa, aparato bucal (fig. 2), anatomía alar (fig. 3), la anatomía y morfología genital de ambos sexos: el tegmen y saco interno del eedeago en los machos (figs. 4 y 5) y el sistema genital femenino (fig. 6). El estudio de estos caracteres implicó metodologías distintas pero ya bien establecidas en los estudios de morfología y anatomía comparada de insectos: observación directa de los ejemplares bajo lupa binocular, disección de piezas bucales y genitalia de ambos sexos (más de 600), preparaciones microscópicas, dibujo con cámara clara y videoimpresiones mediante cámara de vídeo conectada a monitor y estereomicroscopio. Para el análisis de estructuras de pequeño tamaño se empleó el microscopio electrónico de barrido ("Scanning") (fig. 7); no se utilizó el "punto crítico", ya que se comprobó que con esta técnica, el endofalo se enrollaba a veces sobre su cara interna.

En el caso del género *Ceramida*, además de los caracteres morfológicos cualitativos se emplearon caracteres continuos (medidas) en la separación de las especies. La toma de medidas se realizó con un medidor digital de resolución 0.001 mm. Estas medidas fueron analizadas utilizando técnicas de análisis morfométrico multivariante: Análisis múltiple de la varianza (MANOVA), Análisis Discriminante y Análisis de Componentes Principales. En *Ceramida* los únicos estudios morfométricos, se han limitado a la discriminación de pares de especies empleando ciertas medidas (Serrano, 1985). El problema es que la separación morfométrica de las especies se ha evaluado mediante análisis univariante de cada carácter por separado. Este tipo de enfoque es erróneo puesto que asume que no existe correlación entre los caracteres y que éstos son independientes (Willig *et al.*, 1986; Willig & Owen, 1987). Pero la respuesta de un organismo a las fuerzas selectivas no se manifiesta muchas veces como un cambio en un sólo carácter sino como la adaptación de un conjunto de caracteres morfológicos interrelacionados. Esto es especialmente importante en el caso de los caracteres continuos, fuertemente correlacionados como resultado de su integración genética: pleiotropía. Como el análisis univariante no tiene en cuenta esta integración genética, a menudo sobreestima las diferencias globales entre grupos y conduce a conclusiones sistemáticas erróneas (Willig *et al.*, 1986). El análisis multivariante, en cambio, considera la intercorrelación de los caracteres al evaluar las diferencias intergrupales. Por tanto, es el método estadístico más apropiado para estudiar la taxonomía de grupos como *Ceramida*.

La reconstrucción filogenética se realizó de acuerdo con los principios teóricos y metodológicos del análisis cladista, bajo el supuesto de máxima parsimonia. Se utilizó como criterio de polaridad el grupo externo. Como tal, se consideraron cuatro especies representantes de cuatro linajes basales de Melolonthidae (Coca Abia, 1995). Se incluyeron caracteres binarios y caracteres multiestado, ordenados y desordenados. En todos los análisis el número de caracteres fue superior al número de taxones, 63 en el análisis de la subfamilia y 39 en la filogenia de los géneros *Elaphocera* y *Cermida*.

En la búsqueda de la reconstrucción filogenética más parsimoniosa, se emplearon dos programas de análisis filogenético: HENNIG86 versión 1.5 (Farris, 1985) y PAUP versión 3.1 (Swofford, 1991). Ambos están basados en el

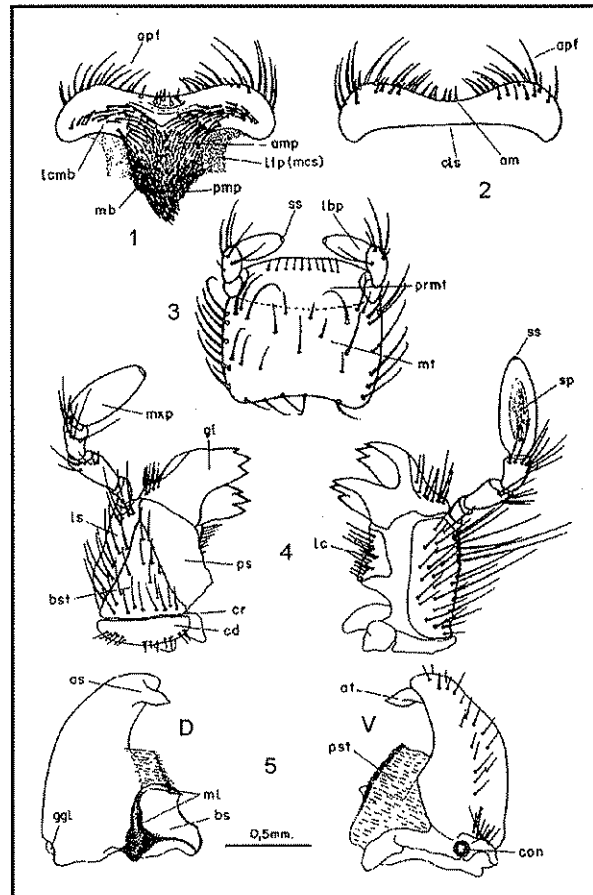


Figura 2. Aparato bucal de *Hemictenius ochripennis* Reitter, 1902. 1) Epifaringe: amp: proceso anterior mediano; apf: orla apical; lmb: peines laterales; ltp: tormas laterales; mb: cepillo mediano; mcs: microsensilas; pmp: proceso posterior mediano; 2) Labro: am: margen apical; cts: sutura cípeo labral; 3) Labio; lbp: palpos labiales; mt: mentum; prmt: prementum; ss: sensillum; 4) Maxila: Vista dorsal (D); bst: basiestipe; cd: cardo; cr: reborde cardo-estipal; gl: galea; ls: lateroestipes; mxp: palpo maxilar; ps: paraestipe; Vista ventral (V); lc: lacinia; sp: área sensorial diferenciada; 5) Mandíbulas: Vista dorsal (D): as: área incisorial; bs: área molar; ggl: gynglimus; ml: lóbulos molares; Vista ventral (V): at: diente apical; con: cóndilo; pst: prosteca.

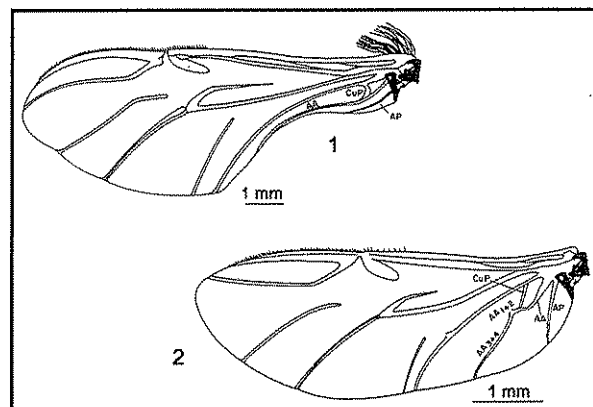


Figura 3. Estructura del ala en Pachydeminae: 1) Género *Pachydemocera*; 2) Género *Europton*. AA (1+2, 3+4): Vena anal anterior (primera y segunda división). AP: Anal posterior; CuP: Cubital posterior

principio de máxima parsimonia pero difieren en los criterios de parsimonia de los algoritmos empleados en la reconstrucción filogenética. En la búsqueda de la reconstrucción filogenética más parsimoniosa no se pudo emplear la "búsqueda exhaustiva", ya que el tamaño de las matrices de datos

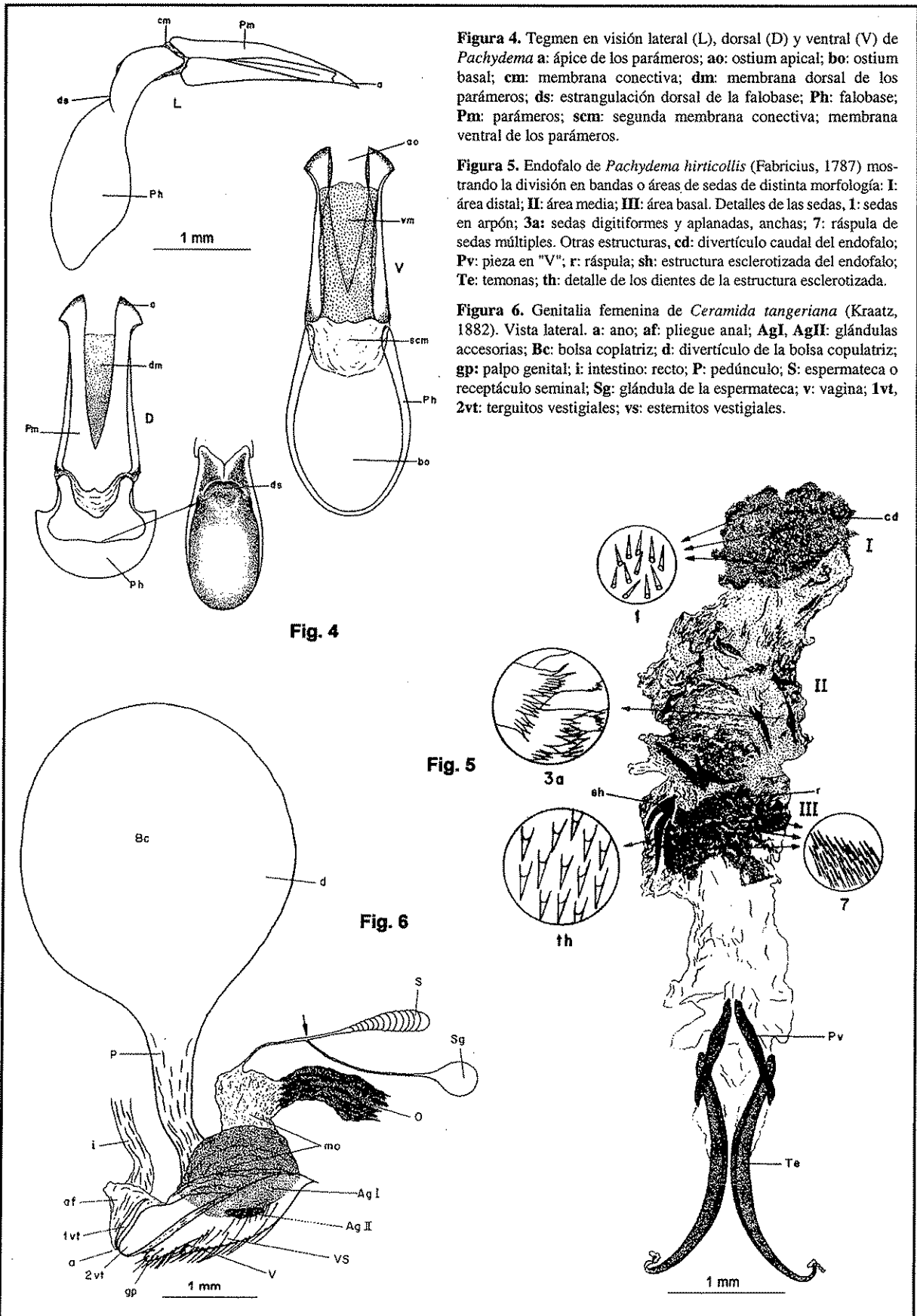


Figura 4. Tegmen en visión lateral (L), dorsal (D) y ventral (V) de *Pachydema* a: ápice de los parámetros; ao: ostium apical; bo: ostium basal; cm: membrana conectiva; dm: membrana dorsal de los parámetros; ds: estrangulación dorsal de la falobase; Ph: falobase; Pm: parámetros; scm: segunda membrana conectiva; membrana ventral de los parámetros.

Figura 5. Endofallosome de *Pachydema hirticollis* (Fabricius, 1787) mostrando la división en bandas o áreas de sedas de distinta morfología: I: área distal; II: área media; III: área basal. Detalles de las sedas, I: sedas en arpón; 3a: sedas digitiformes y aplanadas, anchas; 7: ráspula de sedas múltiples. Otras estructuras, cd: divertículo caudal del endofallosome; Pv: pieza en "V"; r: ráspula; sh: estructura esclerotizada del endofallosome; Te: temonas; th: detalle de los dientes de la estructura esclerotizada.

Figura 6. Genitalia femenina de *Ceramida tangeriana* (Kraatz, 1882). Vista lateral. a: ano; af: pliegue anal; Ag I, Ag II: glándulas accesorias; Bc: bolsa copulatrix; d: divertículo de la bolsa copulatrix; gp: palpo genital; i: intestino: recto; P: pedúnculo; S: espermateca o receptáculo seminal; Sg: glándula de la espermateca; v: vagina; 1vt, 2vt: terguitos vestigiales; vs: esternitos vestigiales.

requería un tiempo de cálculo excesivo. En su lugar se emplearon dos técnicas distintas que reducen el tiempo de búsqueda: "branch and bound" (poda y reinjerto) y "búsqueda heurística". Cuando el análisis filogenético proporcionó más

de un árbol igualmente parsimonioso, se realizaron dos análisis diferentes: pesaje sucesivo (Farris, 1969) y la obtención de árboles de consenso; estos últimos se obtuvieron con el programa COMPONENT 2.0 (Page, 1993). Una vez

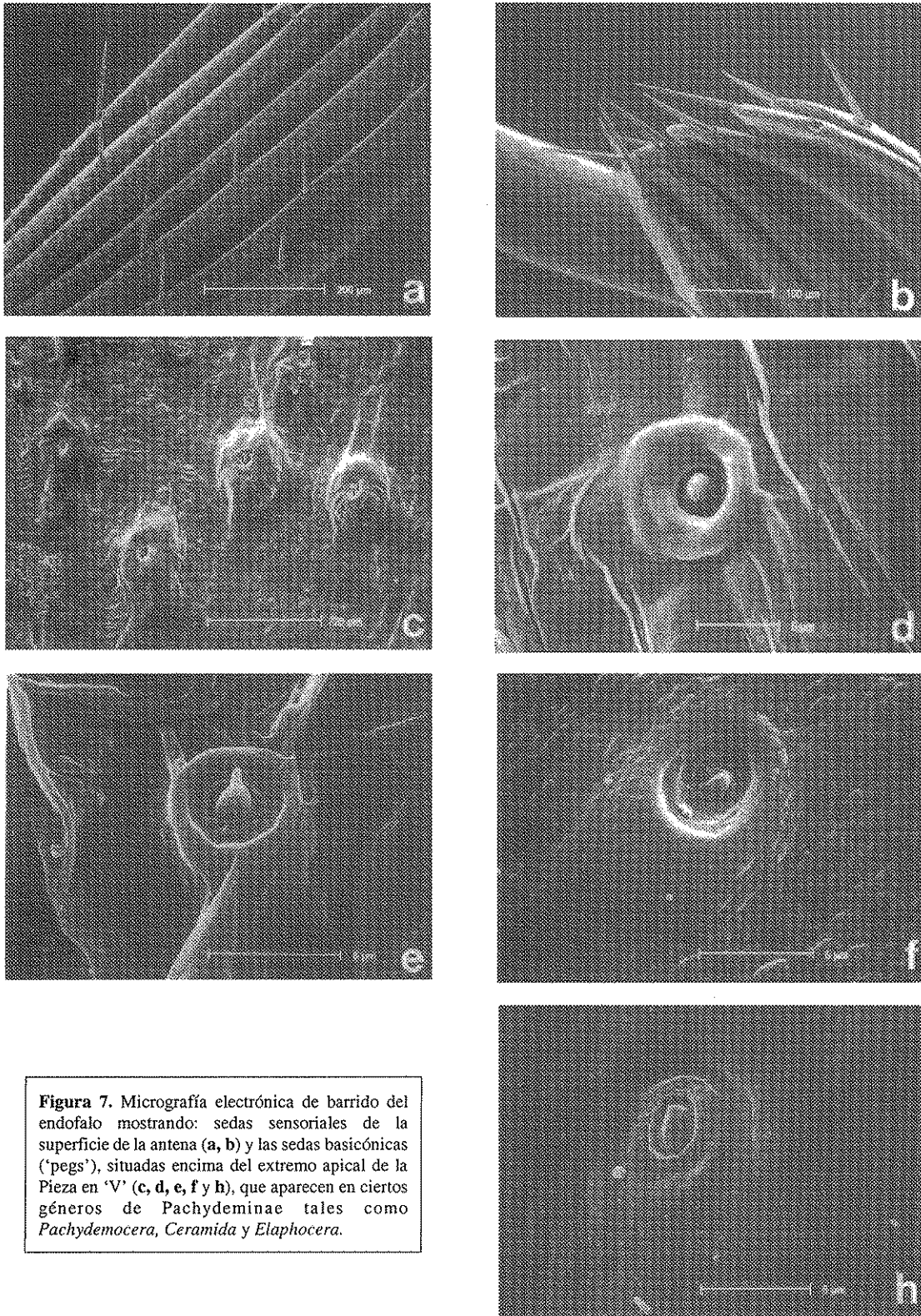


Figura 7. Micrografía electrónica de barrido del endofalo mostrando: sedas sensoriales de la superficie de la antena (a, b) y las sedas basicónicas ('pegs'), situadas encima del extremo apical de la Pieza en 'V' (c, d, e, f y h), que aparecen en ciertos géneros de Pachydeminae tales como *Pachydemocera*, *Ceramida* y *Elaphocera*.

obtenidos los árboles más parsimoniosos, se mapeó la distribución y los cambios entre estados de carácter dentro de cada árbol, mediante el programa CLADOS 1.1. (Nixon, 1992). CLADOS efectúa los dos procesos de optimización de caracteres con los que trabajan PAUP y HENNIG86: DELTRAN ("delayed transformation optimization") y ACTRAN ("accelerated transformation optimization").

El análisis biogeográfico histórico se efectuó con la ayuda del programa DIVA (Ronquist, 1996, 1997): "dispersion-vicariance analysis". DIVA no restringe las

relaciones entre áreas a un patrón cladogenético jerárquico, ni hace ninguna asunción *a priori* sobre la forma o la existencia de un único escenario biogeográfico. Por tanto, permite que las relaciones entre áreas sean reticuladas y múltiples, es decir, puede utilizarse en grupos afectados de distinta forma por sucesivos eventos geológicos. El resultado del análisis no es un cladograma de áreas, sino una reconstrucción de la evolución histórica de las áreas ancestrales del grupo estudiado. Por otro lado, en la reconstrucción de distribuciones ancestrales, DIVA considera explícitamente los eventos de

dispersión y extinción buscando la hipótesis biogeográfica más parsimoniosa, es decir, aquella en la que es necesario postular el menor número de dispersiones y extinciones para explicar la distribución geográfica actual.

Resumen de Resultados y Conclusiones

1. Exploración de Caracteres de Valor Taxonómico

El estudio de nuevas estructuras anatómicas, como el aparato bucal, la anatomía alar, o el sistema genital, proporcionaron nuevos caracteres de valor taxonómico. Estos caracteres presentan menor variabilidad interespecífica que los caracteres de morfología externa utilizados tradicionalmente. En particular, el aparato bucal (fig. 2) y la anatomía alar (fig. 3) proporcionan buenos caracteres en los rangos genéricos. El sistema genital proporciona caracteres de valor filogenético y la genitalia masculina permite, además, distinguir especies (figs. 3 y 4). La genitalia femenina, en cambio, tan sólo muestra rasgos sistemáticos en el rango de género (fig. 6)

2. Taxonomía

2.1. Género *Elaphocera* Gené, 1836:

La revisión taxonómica del género *Elaphocera* Gené, 1836 permitió reconocer 19 especies. Este nuevo catálogo supone una reducción importante del número de taxones incluidos hasta ahora en el género: veinticinco taxones pasan a ser nuevas sinonimias. Se describe además una nueva especie. De las 19 especies, diez son endemismos ibero-baleares (ver Apéndice) (50% de las especies), mientras que el resto colonizan Cerdeña (dos), el Mediterráneo oriental (cinco) y el Norte de África (dos especies). El elevado número de sinonimias se explica porque hasta hoy, carecíamos de un estudio comparado de todas las especies del género. Por otro lado, la obra de conjunto de Jacques Baraud (1992) introdujo numerosos errores al no estudiar el autor el material tipo de muchas especies. Estos errores fueron luego recogidos por otros autores contribuyendo, de esta forma, a incrementar la confusión taxonómica.

2.2. Género *Ceramida* Baraud, 1987

Como resultado de la revisión taxonómica, se reconocieron once especies dentro del género. Ocho taxones pasan a ser nuevas sinonimias. El estudio de caracteres cualitativos y el análisis morfométrico, confirman este resultado y proporcionan nuevos caracteres diagnósticos para separar las once especies.

Sin embargo, en ocho de estas once especies se encontraron individuos con caracteres en mosaico y morfotipos de morfología 'intermedia' en los que los rasgos diagnósticos no son concluyentes. La presencia de estos morfotipos intermedios, implica la posibilidad de fenómenos de hibridación entre especies o, al menos, la existencia de morfoclines de especies muy polimórficas representadas por poblaciones divergentes en vías de especiación, pero en las que todavía no se han fijado los caracteres morfológicos. En resumen, de las dieciocho especies tradicionalmente reconocidas dentro del género *Ceramida*, solo cuatro pueden ser calificadas de 'buenas especies' según el concepto biológico y filogenético de especie: mantienen el aislamiento reproductor y son diagnósticamente, al menos, por un carácter (ver Apéndice).

3. Filogenia y Biogeografía

Las ideas básicas de la investigación sobre la evolución de los Pachydeminae en el área paleártica, pueden resumirse en los siguientes puntos:

1. Los Pachydeminae paleárticos constituyen un grupo monofilético definido por tres sinapomorfías: i) esternitos abdominales no soldados en la mitad del segmento; ii) el quinto y el sexto esternito están separados por una gruesa membrana; iii) parámetros no esclerotizados ventralmente. Otras novedades evolutivas son el ensanchamiento de los artejos tarsales del macho, con un cepillo de sedas en su cara inferior y las uñas hendidas en el ápice. Los caracteres referidos al aparato bucal (fig. 2) y a la genitalia masculina (interna y externa; figs. 4 y 5) constituyen las mejores hipótesis de sinapomorfías en la definición de las relaciones entre géneros. Estos caracteres presentan menor variabilidad que los caracteres de morfología externa utilizados tradicionalmente.

2. Se acepta el carácter monofilético de los géneros *Pachydema* y *Hemictenius*, otros, en cambio, como *Leptochristina* son parafiléticos. *Tanyproctus* y *Otoclinius*, no tienen base filogenética. Tampoco es muy consistente la posición y definición taxonómica de algunos géneros menores como *Atanyproctus* y otros monoespecíficos tales como: *Kryzhanovskya*, *Pseudopachydema*, *Tanyproctoides*, *Brenskiella*, *Alaia* y *Pachydemocera*. Asimismo, algunas especies han de ser reubicadas; e.g.: *Pachydema zhora* Normand, 1951 y *Elaphocera barbara* Rambur, 1843. Esta última, es la especie hermana del género *Ceramida* y ambos representan a su vez el grupo hermano del género *Elaphocera*. Estos dos géneros ibéricos son también monofiléticos.

3. El origen de los Pachydeminae está ligado a la zona occidental del paleocontinente Gondwana. Los linajes más antiguos de posición basal en el cladograma, todavía subsisten en el África paleártica y el grupo hermano de la subfamilia (*Perytrissus*) en Sicilia. Se trata por tanto, de un grupo muy primitivo cuyo origen es difícil precisar en el amplio lapso de tiempo que transcurre entre el Cretácico superior y el Oligoceno inferior.

4. Las primeras vicarianzas dividieron la fauna africana (género *Pachydema*) de los linajes asiáticos (Mioceno medio) y luego la fauna asiática en dos áreas: una occidental (Asia Occidental) y otra más oriental (Asia Central: llanura aralo-cáspica) en la que se diferenció el género *Hemictenius* (Mioceno superior).

5. La presencia de los clados más derivados en tierras laurásicas, Península Ibérica y los Balcanes, se debió a dispersiones posteriores.

6. Los géneros ibéricos *Elaphocera* y *Ceramida* se originaron a partir de un linaje ancestral presente en Asia Menor que, al menos en dos ocasiones, se dispersó hacia el oeste por vía meridional (norteafricana). Estas dispersiones dieron lugar a sendas vicarianzas este-oeste que separaron primero al género *Ceramida* de *Elaphocera* y luego a éste último, en dos linajes: oriental y occidental (Mioceno superior-Plioceno). Posteriormente estos géneros especieron repetidamente, pero esta especiación ha sido menor que la que sugieren los estudios taxonómicos anteriores a nuestra revisión.

7. La presencia de Pachydeminae en la Península Ibérica es una condición biogeográfica derivada, resultado de la dispersión de linajes transmediterráneos de origen asiático, a través del África paleártica. Este patrón coincide aproximadamente con el cladograma de áreas propuesto recientemente por De Jong (1998) para otros grupos mediterráneos pero en cambio, contradice la hipótesis de Oosterbroek & Arntzen (1992) según la cual la Península Ibérica representa el área plesiocórica (primitiva) para los grupos de distribución mediterránea.

Literatura Citada

- ALVARADO, M., SERRANO, A., DE LA ROSA, A. & DURÁN, J. M., 1995. Problemática de los gusanos blancos en el olivar de la provincia de Sevilla. *V Jornadas Científicas de la Sociedad Española de Entomología Aplicada*, Sevilla, 1995.
- ALVARADO, M., SERRANO, A., DURÁN, J. M. & DE LA ROSA, A., 1996. Problemática de los gusanos blancos (Coleoptera, Scarabaeidae) en el olivar de la provincia de Sevilla. *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas*, 22: 319-328.
- BÁGUENA, L., 1955. Observaciones sobre las especies ibéricas de *Elaphocera* Gené. *Eos*, 31 (1-2): 123-153.
- BALACHOWSKY, A. S., 1962. *Entomologie appliquée à l'Agriculture*, vol. 1^o. Coléoptères. Masson et Cie., Paris: 564 pp.
- BALLETO, E. & CASALE, A., 1991. Mediterranean Insect Conservation. En: *The Conservation of Insects and their Habitats*. pp: 121-140. Collins, N. M. & Thomas, J. A. eds., Academic Press. 1991.
- BARAUD, J., 1985. Coléoptères Scarabaeoidea. *Faune du Nord de l'Afrique: du Maroc au Sinaï*. Encyclopédie Entomologique, XLVI. Lechevalier. 651 pp.
- BARAUD, J., 1991. *Otoclinus loebli*, nouvelle espèce d'Iran (Coleoptera, Melolonthidae, Pachydeminae). *Arschs. Sci Genève*, 44 (3): 289-291.
- BARAUD, J., 1992. Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe. *Faune de France et régions limitrophes*, 78. Société Linnéenne de Lyon et Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles. Lyon. 850 pp.
- BARAUD, J. & BRANCO, T., 1991. Scission du genre *Pachydemocera* Reitter, 1902 (Coleoptera, Melolonthidae, Pachydeminae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 96 (2): 175-181.
- BLANCO-VILLERO, J. M., 1988. *Elaphocerida margaritae*, nueva especie de la Península Ibérica (Coleoptera, Melolonthidae). *Nouvelle Revue Entomologie (N.S.)*, 5 (3): 238-286.
- BRANCO, T., 1981. Contribution à la connaissance des *Elaphocera* Gené ibériques: quatre nouvelles espèces du Portugal (Col. Scarabaeoidea, Melolonthidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 86, 124-144.
- COCA ABIA, M., 1995. *Taxonomía, Filogenia y Biogeografía del género Rhizotrogus (Col. Melolonthidae) en el Mediterráneo occidental*. Tesis Doctoral (inédita). UCM. Madrid. 234 pp.
- DE JON, H., 1998. In search of historical biogeographic patterns in the Western Mediterranean terrestrial fauna. *Biological Journal of the Linnean Society*, 65: 99-164.
- EDELSTAM, C., SKOOG, G. LUNDBERG, H. & RAMEL, C., 1992. *Perspective in the maintenance of Biodiversity*. Report. Royal Academy of Sciences, 30 p.
- FARRIS, J. S., 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology*, 18: 374-385.
- FARRIS, J. S., 1988. *HENNIG86 version 1.5; software and MSDOS program*.
- LÓPEZ-COLÓN, J. I., 1986. *Elaphocerida cacerensis*, nueva especie extremeña (Coleoptera, Melolonthidae). *Nouvelle Revue Entomologie (N. S.)*, 3 (1): 99-101.
- MACHADO, A., 1998. *Biodiversidad. Un paseo por el concepto y las Islas Canarias*. Ed. Cabildo insular de Tenerife. Sanata Cruz de Tenerife. 67 pp.
- MARGALEF, R., 1997. Our Biosphere. En: *Excellence in Ecology*, 10 (ed. O. Kinner). Ecology Institute, Oldendorf, 176 pp.
- MARTÍN PIERA, F., 1997. Apuntes sobre Biodiversidad y Conservación de Insectos: Dilemas, Ficciones y ¿Soluciones?. *Boletín de la Sociedad entomológica aragonesa*, 20: 25-55.
- MEDVEDEV, S. I., 1960. Description of larvae of eight Scarabaeid species from the Ukraine and Central Asia. *Zoologicheskij Zhurnal*, 39: 381-393.
- NIKOLAEV, G. V., 1987. *Scarabaeoidea (Coleoptera) of Kazakhstan and Central Asia*. Nauka, Alma Ata.
- NIXON, K. C., 1993. *CLADOS version 1.4. Computer software and documentation*. published by the author. P. O. Box 270, Tumbansburg, NY, 14886 USA.
- OOSTERBROECK, P. & ARNTZEN, J. W., 1992. Area-Cladograms of circummediterranean taxa in relation to Mediterranean paleogeography. *Journal of Biogeography*, 19: 3-20
- PAGE, R. D. M., 1993. 'COMPONENT'. Users manual and software. Release 2.0. Published by the author.
- PIATELLA, E. & SABATINELLI, G., 1996. Una nuova specie di *Tanyproctus* delle Sporadi meridionale. *Fragmenta entomologica*, 27 (2): 361-368.
- RONQUIST, F., 1996. 'DIVA', version 1.1. *User's Manual*. Computer program for MacOS and Win32. Available from www.systbot.uu.se/personel/f_ronquist.html.

A p e n d i c e

Los Pachydeminae de la Península Ibérica e Islas Baleares

Género *Elaphocera* Gené, 1836

- Elaphocera capdebouti* Schaufuss, 1882 (*)M
Elaphocera emarginata (Gyllenhal, 1817)
Elaphocera ibicensis Escalera, 1926 (*)H
Elaphocera baguena Mancini, 1925
Elaphocera hispalensis Rambur, 1843
Elaphocera barbara Rambur, 1843
Elaphocera churruanensis Rambur, 1843
Elaphocera carteiensis Rambur, 1843
Elaphocera sp. nov.
Elaphocera autumnalis Motschulsky, 1859
Elaphocera granarenis Rambur, 1843
Elaphocera martorelli Fairmaire, 1879

Género *Ceramida* Baraud, 1987

- Ceramida adusta* (Kraatz, 1882) (**)
Ceramida barandii (Branco, 1981)
Ceramida bedeauti (Erichson, 1840)
Ceramida brandeiroi (Flach, 1906)
Ceramida broncoi (Baraud, 1975) (**)
Ceramida cobasi (Báguena, 1935) (**)
Ceramida dimizi (Branco, 1981) (**)
Ceramida longitarsis (Hilger, 1803)
Ceramida moelleri (Flach, 1906) (*)
Ceramida malacensis (Rambur, 1843) (*)
Ceramida mauritanica (Rambur, 1843) (*)

Las especies marcadas con (*) son endemismos del archipiélago balear. (*)M: Mallorca; (*)H: Ibiza. Las marcadas con (**) presentan individuos con mosaicismo de caracteres y morfotipos 'intermedios', en los que los rasgos diagnósticos no son concluyentes.

- RONQUIST, F., 1997. Dispersal-Vicariance analysis : a new biogeographic approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46(1) : 195-203.
- RUIZ, J. L. & ÁVILA, J. M., 1995. *Elaphocera nupcialis* n. sp. del Sureste de la Península Ibérica (Coleoptera, Scarabaeoidea: Melolonthinae). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 19 (1-2): 243-251.
- SERRANO, A. R. M., 1985.-Contribution à l'étude du genre *Elaphocera* Gené, 1836 en Algarve (sud de Portugal). Description de deux espèces nouvelles (Coleoptera, Melolonthidae). *Nouvelle Revue de Entomologie (N. S.)*: 2 (4), 359-370.
- SERRANO, A., ALVARADO, M., DURÁN, J. M. & DE LA ROSA, A., 1996. Contribución al conocimiento de *Ceramida (Elaphocera)* spp. (Coleoptera: Scarabaeidae) plaga de los olivares de la provincia de Sevilla. *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas*, 22: 203-211.
- SWOFFORD, D. L., 1991. 'PAUP': *Phylogenetic analysis using parsimony*, version 3. 1. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- WILLIG, M.R. & OWEN, R.D., 1987.- Univariate analyses of morphometric variation do not emulate the results of multivariate analyses. *Systematic Zoology*, 36 (4): 398-400.
- WILLIG, M.R., OWEN, R.D. & COLBERT, R.L., 1986.- Assessment of morphometric variation in natural populations: the inadequacy of the univariate approach. *Systematic Zoology*, 35 (2), 195-203.