

HYMENOPTERA

Cynipoidea

SUPERFAMILIA CYNIPOIDEA.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los cinipoideos constituyen una de las principales superfamilias de himenópteros incluidas en la sección *Parasitica* del suborden *Apocrita*. Con más de 3.000 especies conocidas es, después de *Ichneumonoidea*, *Chalcidoidea* y *Proctotrupoidea* (*sensu lato*), el grupo de himenópteros parásitos más numeroso en especies a escala mundial (LaSalle y Gauld, 1991, 1993; Gaston, 1992; Nieves-Aldrey y Fontal-Cazalla, 1999; Ronquist, 1999). La superfamilia aún está relativamente poco estudiada, sobre todo los grupos de cinipoides parasitoides tropicales, y probablemente una importante fracción de las especies de la fauna de estos insectos todavía no se ha descrito. Nordlander (1984) estima que puede haber unas 20.000 especies de cinipoideos en el mundo, cifra que otros autores, entre los que nos incluimos, consideran exagerada. Siguiendo la reciente clasificación de Ronquist (1995b, 1999) se admite que en el ámbito mundial la superfamilia comprende cinco familias actuales: *Austrocynipidae*, *Liopteridae*, *Ibaliidae*, *Cynipidae* y *Figitidae*; sólo las tres últimas están representadas en la fauna ibero-balear.

Los cinipoideos son insectos de pequeño a mediano tamaño, generalmente de 1 a 6 mm de longitud aunque, excepcionalmente, algunos representantes de las familias *Ibaliidae* y *Liopteridae* pueden superar los 20 mm. Se trata de insectos de colores por lo general sombríos, negros, rojizos, ambarinos o castaños, brillantes o mates, pero nunca con las tonalidades metálicas que presentan otros himenópteros como los calcídidos o crisídidos. El carácter morfológico que identifica mejor al grupo es la venación alar reducida, con pterostigma ausente y presencia de una característica celda marginal, cerrada o no en el margen anterior de las alas anteriores (figs. 3H-L). Las antenas no están acodadas y presentan de 11 a 13 flagelómeros en la hembra, uno más, por lo general, con el primero más o menos modificado, en el macho. El pronoto alcanza posteriormente las tégulas (figs. 4A-F). El tórax, en vista lateral, tiene el escutelo tan largo como el propodeo. Los tarsos se componen de cinco artejos. El abdomen está por lo general comprimido lateralmente (figs. 3A-F).

La mayoría de los representantes de esta superfamilia son parasitoides, del tipo endoparasitoides cenobiontes (Askew y Shaw, 1986; Gauld y Bolton, 1988), de larvas de insectos holometábolos. Casi todas las subfamilias de *Figitidae* parasitan larvas de dípteros, con la excepción de los *Anacharitininae*, que son parasitoides de neurópteros de las familias *Hemerobiidae* y *Chrysopidae*, y de los *Charipinae*, los cuales son hiperparásitos de *Psyllidae* (*Homoptera*) a través de himenópteros *Chalcidoidea*, o de *Aphidoidea* por intermedio de himenópteros *Braconidae* y *Aphelinidae* (Menke y Evenhuis, 1991). Los *Ibaliidae* son parasitoides de larvas xilófagas de himenópteros *Siricidae*, mientras que las familias exóticas *Austrocynipidae* y *Liopteridae* son parasitoides, respectivamente, de *Oecophoridae* (*Lepidoptera*) y de *Cerambycidae* y *Buprestidae* (*Coleoptera*). La excepción a este tipo de vida parasitoide en el seno de los *Cynipoidea* está singularizada por la amplia familia

Cynipidae cuyos miembros son todos fitófagos especializados, inductores de agallas vegetales o inquilinos en las mismas.

La obra básica de consulta para el estudio de los *Cynipoidea* a escala mundial es la monografía clásica de Dalla Torre y Kieffer (1910). Años más tarde Weld (1952) publicó una importante revisión que supuso la continuación y actualización de dicha monografía, obra que ha servido de referencia para la mayoría de los trabajos actuales. Más recientemente, se ha producido un renacimiento de los estudios sobre el grupo y han aparecido algunos importantes trabajos referidos a la clasificación de categorías taxonómicas superiores y a la filogenia de la superfamilia (Ritchie, 1984, 1993; Fergusson, 1986, 1988, 1990, 1995; Kovalev, 1994; Ronquist, 1994, 1995a, 1995b, 1999). En el caso de la Península Ibérica los estudios sobre este grupo de himenópteros se han prodigado poco: destacan tan sólo los numerosos trabajos del portugués J. Silva Tavares en el primer tercio del presente siglo, referidos sobre todo a *Cynipidae*. Hay que mencionar también dos obras generales de referencia: *Las tribus de los himenópteros de España* (Ceballos, 1941) y el *Catálogo de los himenópteros de España* (Ceballos, 1956, 1959, 1964), si bien en lo tocante a *Cynipoidea*, la información que aportan es bastante limitada.

Se inicia con este volumen de Fauna Ibérica el estudio de esta superfamilia de himenópteros, y se hace con una de las familias más importantes y biológicamente singulares de las que la integran, la familia *Cynipidae*, compuesta exclusivamente por insectos inductores de agallas vegetales e inquilinos, en contraposición al resto de las familias del grupo, formadas por himenópteros parasitoides de larvas de otros insectos. La serie previsiblemente se completará con dos volúmenes más: el primero, actualmente en proceso de elaboración, dedicado a la familia *Ibaliidae* y a las subfamilias *Parnipinae*, *Charipinae*, *Anacharitinae*, *Aspicerinae* y *Figitinae* de los *Figitidae* y un último volumen de cinipoideos centrado en el amplio grupo de los eucoilinos (actuales *Eucoilinae*, *Eucoilidae* de algunos autores). Se estima que la fauna ibérica de *Cynipoidea* estaría representada por unas 280 especies; la familia *Ibaliidae* tiene una única especie y la familia *Cynipidae* cuenta con 140 especies. Por lo que se refiere a los *Figitidae*, han sido hasta hace poco pobremente estudiados en nuestra área geográfica y hasta el momento se han citado muy pocas especies. Pero si se extrapolan datos de países vecinos, cuya fauna es mejor conocida, se estima que pueden estar representados en el ámbito ibero-balear por un número de especies comparable al de los *Cynipidae*.

El objetivo principal de este primer volumen es redactar una obra básica de referencia que sintetice el conocimiento actual de la familia *Cynipidae* en el ámbito ibero-balear, actualmente muy disperso. Es la primera vez que se culmina en nuestra área geográfica una obra de tales características sobre este grupo de himenópteros, luego del ya lejano e inconcluso intento del portugués Silva Tavares hace ya más de 60 años.

Los cinípidos son insectos pobremente representados en las colecciones entomológicas ibéricas y, en consecuencia, esta obra se ha basado fundamentalmente en el material colectado por el propio autor a lo largo de muchos años de mues-

treo en el territorio ibero-balear. De relevancia para el trabajo ha sido, no obstante, también la posibilidad de acceso y consulta a la actual colección de cinípidos del Dr. J. Pujade-Villar de la Universidad de Barcelona y a las antiguas colecciones Cabrera y Vilarrúbia de los Museos de Ciencias Naturales de Madrid y Zoología de Barcelona, respectivamente. La sistemática se ha basado sobre todo en los caracteres de morfología externa del adulto, pero se han tenido en cuenta también muy especialmente los caracteres de biología: ciclo biológico, morfología y ubicación de las agallas en las especies galícolas, y plantas anfitrionas de las especies y generaciones alternantes, todos ellos de crucial importancia en el estudio taxonómico del grupo y casi siempre decisivos en la correcta determinación de las especies. En este sentido, se ha creído útil incluir en el Apéndice 2 (p. 549) una clave de identificación de las especies, profusamente ilustrada, basada en el reconocimiento por las agallas producidas y las respectivas familias y especies de plantas hospedantes. La información biológica relativa al reparto de las especies de cinípidos en las plantas hospedantes, así como el de las especies inquilinas en las agallas de cinípidos anfitrionas, se incluye también en uno de los apéndices finales. Las descripciones son todas originales, basadas en material ibérico de adultos (como norma a partir de la hembra), salvo en unos pocos casos en que se indica lo contrario. Se ha prestado una especial atención a las detalladas diagnósis y descripciones; para ello se han realizado disecciones de las principales partes del cuerpo de los adultos en las especies más representativas de todos los géneros tomando imágenes con microscopio electrónico de barrido (scanning).

Esta monografía supone una moderna puesta al día de la taxonomía del grupo, pero subsisten aún algunos problemas. Es necesaria la clarificación del estatus de los grupos más primitivos de géneros de cinípidos y la naturaleza parafilética o polifilética de la tribu *Aylacini*. En el nivel genérico y específico cabe destacar el caso del género más numeroso en especies de la familia, *Andricus* Hartig, 1840, que demanda una revisión sistemática más profunda. También es necesario un mayor trabajo biológico para descubrir las generaciones alternantes de ciertas especies, que en algunos casos implicaría poner de manifiesto sinonimias ahora no detectadas; en particular este tipo de trabajo es más urgente en las especies del género *Plagiotrochus* Mayr, 1881 y en muchas de *Andricus*, particularmente en las del grupo "*kollari*".

En cuanto a la diversidad y distribución geográfica del grupo en el ámbito ibérico no creemos probable que se produzcan muchos hallazgos de especies nuevas en el futuro, salvo quizás dentro del grupo de los *Aylacini*, en el que la mayor parte de las especies están ligadas de modo específico a distintas especies de plantas hospedantes herbáceas de diferentes familias botánicas. El conocimiento de la distribución geográfica de las especies en la Península Ibérica es, a pesar de lo hecho, aún muy desigual y sigue teniendo numerosas lagunas. Es necesario todavía más trabajo faunístico en grandes áreas de Andalucía, Aragón, Levante, cornisa cantábrica y Portugal. En particular habría que estudiar mucho más la fauna asociada a *Quercus canariensis* Willd. y *Q. lusitanica* Lam. en el sur de la Península, ahora sólo superficialmente conocida, que quizás podría ofrecer novedades.

La monografía sobre los *Cynipidae* que se incluye en este volumen representa la culminación de un trabajo, discontinuo si bien nunca totalmente interrumpido, mantenido a lo largo de 20 años, desde la ya lejana fecha en que el autor se iniciara en el estudio de este grupo taxonómico. En este largo camino y especialmente en los últimos años, cuando el trabajo ha cristalizado y ha dado sus frutos, han sido muchas las personas e instituciones que, de una u otra manera, han colaborado y hecho posible que la obra vea por fin la luz. A todas ellas expresamos nuestro agradecimiento.

Agradecemos en primer lugar la colaboración de los conservadores, investigadores y responsables de las colecciones que se han revisado para la realización de este estudio, los cuales han enviado material para su examen, que se relacionan a continuación: Mme. Casevitz-Weulersse (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; MNHNP), R. Danielsson (Museum of Zoology and Entomology Lund University, Sweden; MZLU), N. Fergusson (The Natural History Museum —British Museum—, London; NHML), M. Fischer (Naturhistorisches Museum, Vienna, Austria; NHMW), A. Menke (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington; USNM), F. Koch (Zoologisches Museum, Humboldt-Universität, Berlin; ZMHB), A. Albrecht (Zoological Museum, University of Helsinki; ZMHU), R. Abraham (Zoologisches Museum Hamburg, Hamburg; ZMH) y E. Diller (Zoologische Sammlungen des Bayerischen Staates, Munich; ZSBS).

De modo muy especial agradecemos la cooperación de las conservadoras de entomología del Museo Nacional de Ciencias Naturales, de Madrid, Isabel Izquierdo y Carolina Martín, en quienes siempre hemos encontrado la mejor disposición al respecto. Este agradecimiento se hace extensivo a todos los colegas que han cedido o donado material para estudio, especialmente a J. Pujade-Villar, F. Barbotin, A.A. Wiebes-Rijks, R. Askew, G. Stone, G. Melika, G. Csóka, G. Freese, R. Zuparko, F. Fontal, C. Rey y Luis Parra.

El trabajo se ha beneficiado y enriquecido en gran medida y en diferentes aspectos por las fructíferas discusiones con mis colegas Juli Pujade-Villar y Fredrik Ronquist. Fredrik Ronquist y Johan Liljeblad permitieron generosamente examinar los manuscritos de trabajos aún en prensa. He de agradecer también los estrechos lazos de amistad y la colaboración establecidos con el equipo de investigadores que, encabezados por Graham Stone, acometen actualmente una magna obra colectiva sobre los cinípidos de Europa. Mencionaré especialmente a Dick Askew, Karsten Schönrogge, Gyuri Csoka, Georges Melika, Csava Thurozcy y Fredrik Ronquist. Esta colaboración ha tenido un reflejo muy positivo en el resultado final de este trabajo. Mención aparte merece la ingrata tarea de minuciosa revisión y corrección del Apéndice de Nomenclatura, debida a la experta mano de mi compañero Miguel Ángel Alonso Zarazaga, la cual merece el más cálido agradecimiento.

Los aspectos técnicos del trabajo se han visto facilitados por el buen hacer, ayuda y colaboración de algunas personas. José Fernández adaptó el manuscrito original al formato de Fauna Ibérica y realizó un gran número de útiles sugerencias y correcciones. Iñiqui Díez realizó las ilustraciones,

Josefo Bedoya hizo posibles las fotografías de microscopio electrónico de barrido y el Servicio de Fotografía del MNCN fue muy eficaz en la tarea de revelado de las fotografías; por su parte, M^a Paz Martín permitió el uso de su microscopio óptico. Especial agradecimiento merecen los integrantes de mi equipo de investigación: Félix Fontal, Ana María Garrido y Juan Carlos Rodríguez por su inestimable ayuda tanto en el trabajo de campo como de laboratorio.

Por último, pero no menos importante, he de concluir diciendo que el trabajo desarrollado para culminar esta obra hubiese sido sobrellevado con mucha más dificultad sin el constante apoyo de mi familia, de mi mujer Ira y, especialmente, de mis hijas Laura y Marta, cuya presencia y cariño ha sido y es una constante fuente de estímulo. A ellas está dedicado este libro.

POSICIÓN SISTEMÁTICA Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS CYNIPOIDEA

Tradicionalmente los *Cynipoidea* se han incluido en el suborden *Apocrita*, dentro del grupo sin categoría sistemática, a veces considerado como sección o infraorden, de los "*Parasitica*". La mayoría de los autores modernos cuestionan la validez de los *Parasitica*, ya que se considera que el grupo es claramente parafilético con relación a los *Aculeata*, la otra sección en que se divide el suborden *Apocrita*. Algunos autores (Gauld y Bolton, 1988; Goulet y Huber, 1993), aunque eliminan las secciones *Parasitica* y *Aculeata*, siguen conservando la clasificación clásica en dos subórdenes de los himenópteros. Más recientemente, basándose en gran medida en los trabajos de Rasnitsyn (1980, 1988), los cuales están apoyados en sólidos datos paleontológicos y filogenéticos, hay una tendencia a abandonar la tradicional división en dos subórdenes. En este sentido la última clasificación publicada de Gauld y Hanson (1995b) reconoce únicamente superfamilias dentro del orden. Sea cual sea la clasificación de nivel supragenérico adoptada, la práctica totalidad de los autores considera a los cinipoideos un grupo claramente monofilético con el rango de superfamilia.

Registro fósil

Los *Cynipoidea* fósiles más antiguos conocidos (*Archaeocynipidae*) datan de hace más de 130 millones de años, en el Cretácico inferior, en Transbaikalia (Rusia asiática) (Rasnitsyn y Kovalev, 1988). Con la evidencia de estos fósiles se ha determinado la formación de los grupos ancestrales de aquel taxon a finales del Jurásico (Rasnitsyn, 1988). El trabajo más extenso y reciente sobre paleontología de los cinipoideos se debe a Kovalev (1994) quien apoyado en una gran cantidad de datos procedentes del registro fósil del grupo ha elaborado una nueva clasificación. Dicho autor propone el nuevo taxon, con categoría de infraorden, de los *Cynipomorpha*, dividido

en dos superfamilias: *Archaeocynipoidea*, integrada por los cinipoideos cretácicos más primitivos, y *Cynipoidea*, que agrupa otros cinipoides fósiles más recientes y todos los actuales. Esta clasificación, sin embargo, no ha tenido por el momento aceptación. Ronquist (1995b), después de examinar los restos fósiles de *Archaeocynipidae*, no ha encontrado evidencias convincentes que demuestren que constituyan la línea ancestral de los *Cynipoidea* y considera más probable que formen parte de un grupo hermano extinto de los actuales *Cynipoidea*. Más recientemente, el mismo autor concluye que el grupo antecesor de los cinipoides se separó inicialmente en el Jurásico, pero los primeros fósiles cinipoides datan del Cretácico (Ronquist, 1999).

El fósil más antiguo que podría ser asignado sin duda a los *Cynipoidea* es, de acuerdo con Ronquist (1995b), *Protimaspis costalis* Kinsey, 1937, incluido en ámbar del Cretácico superior y procedente de Manitoba (Canadá) (Kinsey, 1937), pero habría que agregar *Protocharips evenhuisi* Kovalev, 1994 también del Cretácico superior, del noreste de Asia, asignado por dicho autor a la familia *Charipidae*. Los restantes fósiles conocidos de *Cynipoidea* pertenecen todos al Terciario, del Eoceno superior al Mioceno inferior; seis de los nueve fósiles adicionales conocidos corresponderían a *Cynipidae* (Kinsey, 1937; Kovalev, 1994; Ronquist, 1995b), aunque Kovalev (1994) los incluye en la subfamilia *Hodiernocynipinae*. *Protoibalia connexiva* (Brues, 1910), descrito como *Ibaliidae*, según Ronquist (1995b) se adscribiría mejor a la familia *Liopteridae*. Los dos restantes fósiles conocidos corresponderían a *Figitidae* (*sensu lato*) (Kovalev, 1994; Ronquist, 1995b).

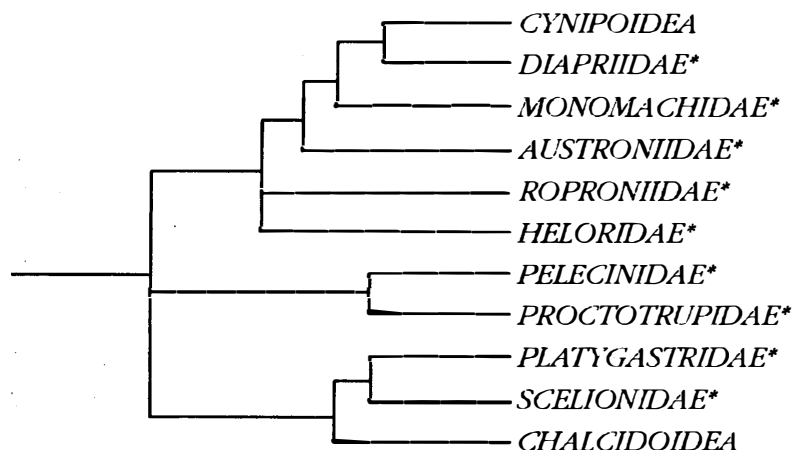


Fig. 1. Relaciones filogenéticas de los Proctotrupomorpha, *sensu* Rasnitsyn (1988)

(* = Proctotrupeoidea de la mayoría de autores). Modificado de Rasnitsyn (1988).

Filogenia

Rasnitsyn (1988) coloca los *Cynipoidea* en el rango de nivel suprafamiliar *Proctotrupomorpha* juntamente con las familias de *Proctotrupeoidea* y los *Chalcidoidea*. El grupo hermano de los *Proctotrupomorpha* sería *Evaniomorpha* (*sensu* Rasnitsyn, 1988). Las relaciones filogenéticas de las familias y superfamilias de *Proctotrupomorpha* se reproducen en la figura 1. Esta interpretación de Rasnitsyn (1988) implica que los *Cynipoidea* y los *Chalcidoidea* son parafiléticos respecto a los *Proctotrupeoidea* (Gauld y Hanson, 1995b); según el referido esquema filogenético, los *Cynipoidea* estarían estrechamente relacionados con los *Diapriidae*, lo que viene a contradecir hipótesis de otros autores que consideraban que el grupo hermano de los *Cynipoidea* era *Chalcidoidea* (Königsmann, 1978; Gauld y Bolton, 1988). Los estudios filogenéticos de los *Cynipoidea* de Ronquist (1995b) y Ronquist (1999) han permitido hallar nuevas evidencias que apoyan la monofilia del grupo; por otra parte, está de acuerdo con Rasnitsyn (1988) en considerar a los *Diapriidae* (*Proctotrupeoidea*) como el grupo de himenópteros que muestra mayor similitud estructural con los *Cynipoidea*. Al mismo tiempo, Fergusson (1995) coincide también en señalar a algunas familias de *Proctotrupeoidea* como las más cercanas filogenéticamente a los *Cynipoidea*.

Apenas existen estudios de filogenia de táxones de nivel supragenérico dentro de los *Cynipoidea*. Uno de los trabajos pioneros es el incluido en la tesis doctoral inédita de Ritchie (1984), que muestra un análisis cladístico de las relaciones filogenéticas de las subfamilias corrientemente aceptadas de *Cynipoidea*. Más recientemente, Ronquist (1995b) aborda un estudio cladístico más riguroso del grupo incluyendo 19 géneros representantes de cinco familias. El cladograma más parsimonioso encontrado por dicho autor se muestra en la figura 2. Sus resultados señalan a las familias *Austrocynipidae*, *Ibaliidae* y *Liopteridae* como los grupos basales, los más primitivos de *Cynipoidea*, lo que entra en contradicción con hipótesis anteriores de otros autores que colocaban a los *Cynipidae* (Fergusson, 1988) o a los *Figitidae* (Rasnitsyn, 1988) como los grupos más primitivos de la superfamilia. Sin embargo el trabajo de Ronquist (1995b) adolece de una desigual representación en los grupos incluidos en su análisis, con escasa presencia de géneros de *Cynipidae* y *Figitidae* (*sensu lato*), y sin duda serán necesarios nuevos estudios para elucidar más las relaciones filogenéticas en el seno de los *Cynipoidea*. Dichos estudios están ya en marcha o próximos a ser publicados cuando estas líneas se escriben (Ronquist, 1999).

Evolución

La primitiva evolución y radiación de los *Cynipoidea* tuvo lugar posiblemente en asociación con la comunidad de insectos con larvas taladradoras de conos fructíferos, tallos y madera en plantas leñosas. Esta hipótesis se sustenta en el hecho de que los grupos de cinipoides actuales considerados más primitivos (*Austrocynipidae*, *Ibaliidae* y *Liopteridae*) son parasitoides de larvas de insectos en dichos hábitats (Ronquist, 1995b). Algunos rasgos morfológicos que presen-

Tabla 1. Resumen comparativo de las clasificaciones más recientes de la superfamilia *Cynipoidea* (modificada de Ronquist, 1995b y Ronquist, 1999). No se incluyen las subfamilias de *Liopteridae*, las subfamilias fósiles del sistema de Kovalev (1994), ni tampoco las subfamilias de *Eucoilidae* que contempla dicho autor.

Weld (1952)	Quinlan (1979)	Nordlander (1982)	Kovalev (1994)	Fergusson (1995)	Ronquist (1995b)	Ronquist (1999)
IBALIIDAE	IBALIIDAE	CYNIPIDAE	AUSTROCYNIPIDAE	CYNIPIDAE	AUSTROCYNIPIDAE	AUSTROCYNIPIDAE
LIOPTERIDAE	LIOPTERIDAE	Austrocynipinae	THRASORUSIDAE	Cynipinae	IBALIIDAE	IBALIIDAE
EUCOILIDAE	EUCOILIDAE	Cynipinae	IBALIIDAE	Aulacideini	LIOPTERIDAE	LIOPTERIDAE
FIGITIDAE	FIGITIDAE	(Pycnostigmatinae)	LIOPTERIDAE	Rhoditini	CYNIPIDAE	CYNIPIDAE
Aspicerinae	Aspicerinae	(Himalocynipinae)	CHARIPIDAE	Synergini	(Himalocynipidae)	Synergini
Anacharitinae	Figitinae	IBALIIDAE	Alloxystinae	Cynipini	FIGITIDAE	"Aylacini"
Figitinae	Anacharitinae	LIOPTERIDAE	Charipinae	IBALIIDAE	"Figitinae"	Diplolepidini
CYNIPIDAE	Himalocynipinae	ANACHARITIDAE	Lyxoxystinae	Austrocynipinae	Anacharitinae	Eschatocerini
Eucoilinae	CYNIPIDAE	FIGITIDAE	ANACHARITIDAE	Ibalinae	Charipinae	Pediaspidini
Charipinae	Austrocynipinae	Figitinae	CYNIPIDAE	Ibalini	(Alloxystinae)	Cynipini
(Alloxystinae)	Pycnostigmatinae	Aspiceratidae	Cynipinae	Lioplerini	Aspiceratinae	FIGITIDAE
Pycnostigmatinae	Charipinae	EUCOILIDAE	Aylacinae	FIGITIDAE	Pycnostigmatinae	"nueva subfamilia"
Cynipinae	(Alloxystinae)	Alloxystinae	Himalocynipinae	Anacharitinae	Eucoilinae	Thrassorinae
	Cynipinae	Charipinae	PYCNOSTIGMATIDAE	Aspicerinae		Charipinae
			FIGITIDAE	Figitinae		Anacharitinae
			Aspicerinae	Charipini		"Figitinae"
			Figitinae	Eucoilini		Aspicerinae
			EMARGINIDAE	Figitini		Emargininae
			EUCOILIDAE	HIMALOCYNIPIDAE		Pycnostigmatinae
						Eucoilinae

• Se refiere a la subfamilia *Parripinae* (Ronquist y Nieves-Aldrey, en prensa).

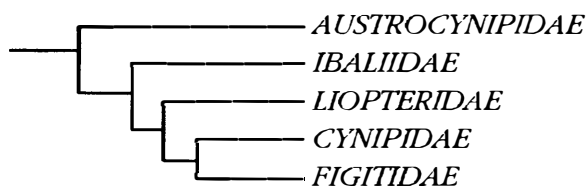


Fig. 2. Relaciones filogenéticas de los Cynipoidea, según Ronquist (1995b).

tan dichos cinipoides o macrocinipoides (*sensu* Ronquist, 1995b), como son la mayor talla relativa, el fuerte exoesqueleto, con la disposición de crestas agudas transversales en el mesoescudo, las modificaciones tarsales y la cresta pronotal, serían adaptaciones para la excavación de túneles de salida en la madera.

Los microcinipoides pertenecen a dos grupos tróficos muy distintos, uno fitófago de insectos inductores de agallas e inquilinos y el otro parásito. Ronquist (1995b) plantea la hipótesis de que el origen evolutivo de todos los microcinipoides fuera una especie ancestral parasitoide de una larva, posiblemente de calcídido de hábitat gallicola. Posteriormente una línea filogenética evolucionaría hasta dar los cinípidos gallicolas y otra seguiría siendo parásita pero colonizando nuevos hábitats y daría lugar a los microcinipoides parasitoides. La clave del origen evolutivo de este último grupo, es decir, de los *Figitidae* (*sensu lato*), la tendría el grupo de los inquilinos figitoides (*sensu* Ronquist, 1994), de posición sistemática incierta, Esto pasa por aclarar definitivamente su estatus biológico real como inquilinos o verdaderos parásitos (Ronquist, 1995b). En apoyo de la hipótesis de la asociación original de los microcinipoides con agallas se ha señalado el hecho de la morfología corporal redondeada de estos insectos, que parece adaptada a la pupación dentro de las cámaras internas esféricas de las agallas (Ronquist, 1995b).

Clasificación

Como reflejo del pobre conocimiento de las afinidades y relaciones filogenéticas de los *Cynipoidea*, la clasificación dentro del grupo ha variado mucho a través del tiempo y aún hoy día es controvertida (Tabla 1). La mayoría de los autores coinciden en considerar una serie de grupos naturales, normalmente con el rango de subfamilia y basados en buena medida en características biológicas como la asociación con un tipo determinado de hospedador, pero existe gran discrepancia en cuanto al número y composición de las distintas familias (Fergusson, 1990, 1995; Ritchie, 1993; Kovalev, 1994; Gauld y Hanson, 1995b; Ronquist, 1995b). Adicionalmente, y teniendo en cuenta características estructurales y biológicas de los insectos adultos, Ronquist (1995b) propone dividir la superfamilia en dos grupos: macrocinipoides y microcinipoides. En

el primero incluye los cinípidos de gran talla, parasitoides de larvas xilófagas, dentro de las familias *Austrocynipidae*, *Ibaliidae* y *Liopteridae*; en el segundo agrupa cinípidos de menor talla que son bien gallícolas o inquilinos o parasitoides de himenópteros, neurópteros o dípteros y se integran dentro de las familias *Cynipidae* y *Figitidae* (*sensu lato*). Aquí se seguirá la clasificación propuesta por Ronquist (1995b, 1999).

Distribución geográfica

Los *Cynipoidea* están presentes en todos los continentes, pero la representación de las distintas familias es muy desigual en las distintas regiones zoogeográficas. La familia *Austrocynipidae*, que cuenta con un único género y una sola especie conocida, es endémica de Australia. La familia *Ibaliidae*, con tres géneros y 20 especies (Nordlander *et al.*, 1996; Liu, 1998), se distribuye fundamentalmente por las regiones templadas del hemisferio norte, con la excepción del género *Eileenella* Fergusson, 1992, que se encuentra en la isla de Nueva Guinea. Los *Liopteridae*, con una diversidad estimada en 130 especies, es un grupo casi enteramente tropical y subtropical, con pocas excepciones (Ronquist, 1995a). La amplia familia *Cynipidae* está virtualmente ausente en los trópicos, con excepción de ciertas áreas montañas de Asia y América central y del sur, y se distribuye en las regiones templadas de todos los continentes excepto Australia, alcanzando una diversidad notable en la región holártica. Por último, el heterogéneo grupo de los *Figitidae*, con un total de unas 1.300 especies conocidas, está presente en todas las regiones del globo. La subfamilia *Pycnostigminae* se halla representada únicamente por tres géneros y tres especies: uno de Sudáfrica y los otros dos procedentes del norte de África, por un lado, y del Cáucaso, Turkmenistán y Kazajistán, por otro; los *Charipidae* se encuentran preferentemente en la región holártica, mientras que los *Figitinae*, *Aspicerinae* y *Eucoilinae* están ampliamente distribuidos en todos los continentes, si bien muestran mayor diversidad en áreas tropicales.

Clave de las familias y subfamilias ibéricas de *Cynipoidea*

- 1. Metasoma de la hembra muy comprimido lateralmente, en forma de hoja de cuchillo; en vista lateral, el terguito más largo del metasoma es el 6º (fig. 3G). Longitud del 1º artejo metatarsal mayor que la longitud conjunta de los restantes artejos (fig. 3O); 2º tarsómero provisto de un apéndice tubular. Celda radial del ala anterior muy larga y estrecha, al menos 9 veces más larga que ancha (fig. 3N). Mesoescudo con fuerte escultura de carenas transversales. Insectos de gran talla (10-30 mm) ***Ibaliidae***
 - Metasoma de la hembra mucho menos comprimido lateralmente; el terguito más largo del metasoma es, en vista lateral, el 2º, 3º, 4º o 5º (figs. 3A-F). 1º artejo metatarsal más corto que la longitud conjunta de los restantes artejos; 2º tarsómero sin un apéndice tubular. Celda radial del ala anterior nunca más de 6 veces más larga que ancha (figs. 3H-M). Mesoescudo sin escultura o con escultura más débil. Insectos de talla inferior a 8 mm 2

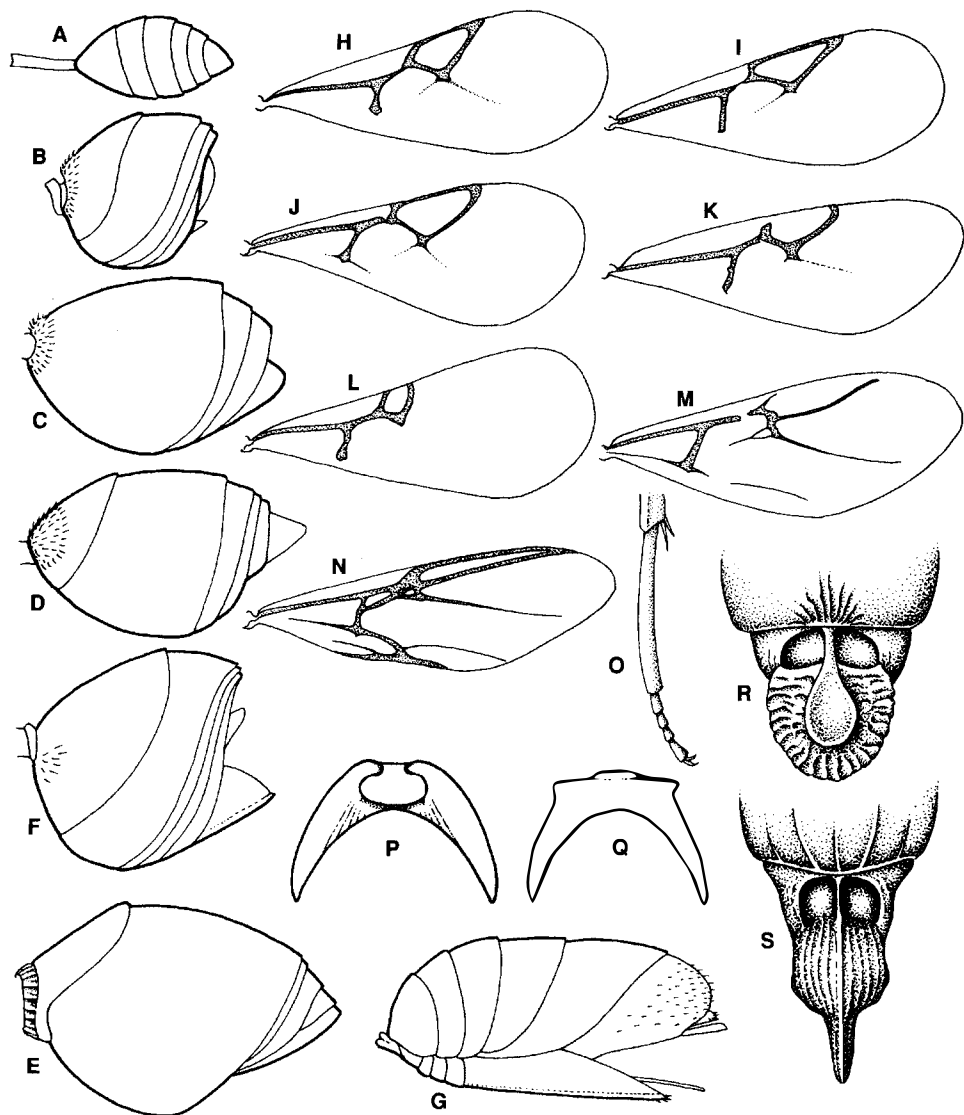


Fig. 3. Metasoma en visión lateral y alas anteriores de Anacharitinae (Anacharis) (A, H), Charipinae (Alloxysta) (B, L), Eucoilinae (C, D), Figitinae

(Melanips) (D, J), Aspicerinae (Callaspidia) (E, K), Cynipidae (Andricus) (F, M) y de Ibalidae (Ibalia) (G, N). Metatarso de Ibalidae (Ibalia) (O); pronoto en

visión dorsal de Eucoilinae (P) y de Charipinae (Q); escutelo en visión dorsal de Eucoilinae (R) y de Aspicerinae (Aspicera) (S).

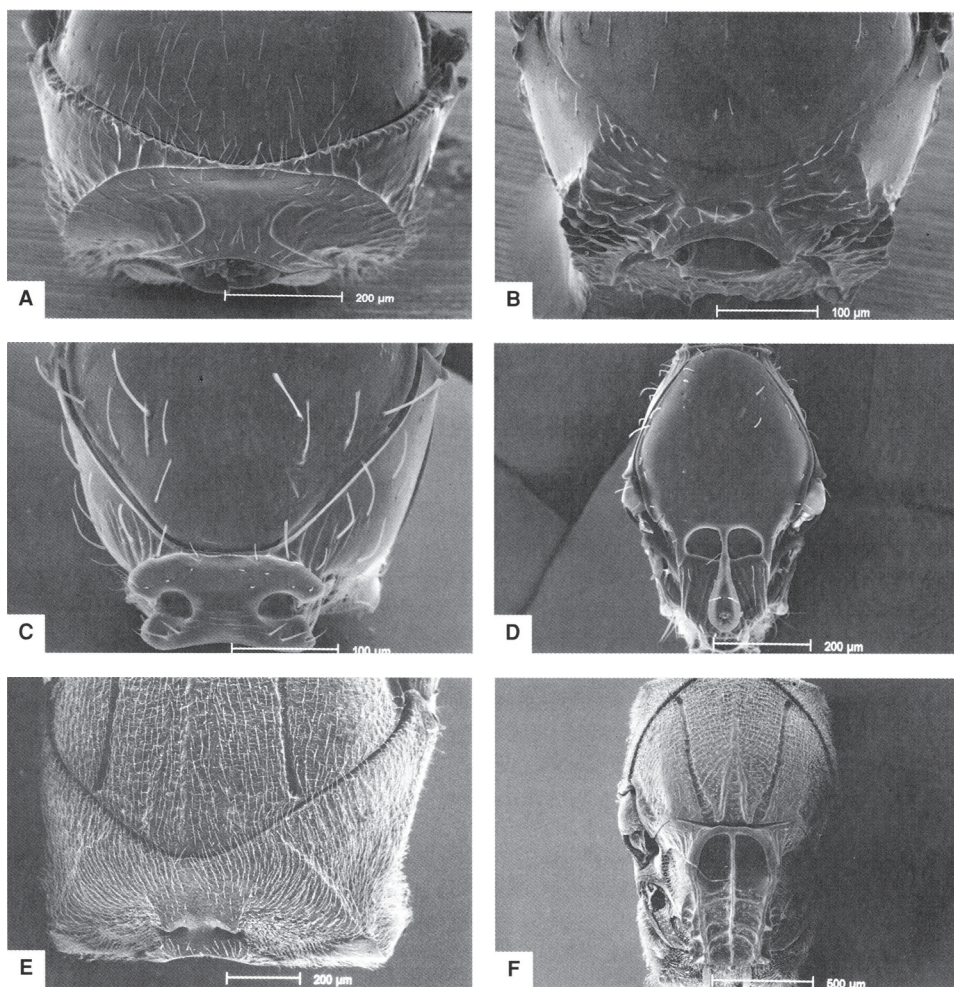


Fig. 4. Fotomicrografías del pronoto, en visión anterior, de Anacharitinæ (Xyalaspis) (A),

(Apocharips) (B), Eucoilinae (Kleidotoma) (C) y de Aspicerinae (Callaspidia) (E); fotomicrografías del

mesosoma, en visión dorsal, de Kleidotoma (Eucoilinae) (D) y de Callaspidia (Aspicerinae) (F).

2. Alas anteriores con el extremo visible de la vena Rs+M dirigido a un punto intermedio de la vena basal (fig. 3M). El terguito metasomal más largo de la hembra, con excepción del género *Ceroptres*, es usualmente el 2º o el 2º+3º fusionados (fig. 3F); 8º terguito frecuentemente con un área deprimida en su margen posterior; nunca con un anillo de pubescencia en la base del segundo terguito metasomal, aunque a veces presenta una placa lateral de sedas, más o menos densa. Mesoescudo y mesopleuras usualmente con escultura. El escutelo nunca dispone de una placa o copa dorsal o se halla prolonga-

do posteriormente por una espina o espolón. 1^{er} flagelómero del macho generalmente modificado. Insectos fitófagos, gallícolas o inquilinos **Cynipidae** (p. 27)

- El extremo visible de la vena Rs+M, en las alas anteriores, alcanza o está dirigido al punto de confluencia de la vena basal con la vena M+Cu₁ (figs. 3H-L). El terguito metasomal más largo de la hembra es el 3º o el 2º; 8º terguito siempre sin área deprimida en su margen posterior; frecuentemente con un anillo de pubescencia en la base del 2º terguito (figs. 3A-E). Mesoescudo y mesopleuras por lo común sin escultura, liso y brillante. Escutelo a veces con una placa o copa dorsal o bien prolongado posteriormente por una espina o espolón (figs. 3R, 3S). 1^{er} flagelómero del macho generalmente no modificado o modificado el 2º. Insectos parasitoides **Figitidae**

3. Pronoto en vista frontal con una carena lateral formando un arco completo (fig. 4A). Peciolo abdominal relativamente largo; al menos 1,5 veces más largo que alto, con un collar ventral y lateral, pero no dorsal (fig. 3A); 2º terguito metasomal más largo que el 3º en vista lateral. Propodeo sin 2 fuertes carenas laterales subparalelas. Uñas tarsales con una espina basal **Anacharitinae**

- Pronoto en vista frontal con una carena indistinta o incompleta, sin formar un arco continuo, o con una placa pronotal dorsal desarrollada (figs. 4B, 4C). Peciolo abdominal relativamente más corto; menos de 1,5 veces más largo que alto; en caso de tener un collar presenta un elemento dorsal; 2º terguito metasomal usualmente más corto que el 3º en vista lateral. Propodeo generalmente con 2 fuertes carenas laterales subparalelas. Uñas tarsales sin espina basal 4

4. 2º terguito del metasoma liguliforme o en forma de silla de montar (fig. 3E). Escutelo con 3 fuertes carenas dorsales longitudinales, la central prolongada posteriormente o no en una espina o espolón medial (figs. 3S, 4F). Tibias posteriores con fuertes crestas o carenas longitudinales. Mesoescudo con escultura. Carena genal desarrollada **Aspicerinae**

- 2º terguito del metasoma con otra morfología distinta (figs. 3B-D). Escutelo sin tres fuertes carenas dorsales longitudinales, prolongado posteriormente en una espina o sin ella. Tibias posteriores sin carenas longitudinales o con carenas mucho más débiles. Mesoescudo generalmente liso y brillante, esculpido con menos frecuencia. Carena genal por lo común menos desarrollada 5

5. Escutelo con una placa elevada oval plana o en forma de cuenco (figs. 3S, 4D). Placa pronotal usualmente muy conspicua (figs. 3P, 4B) **Eucoilinae**

- Escutelo sin placa elevada oval. Placa pronotal por lo general menos desarrollada o indistinta (figs. 4F, 3Q) 6

6. Carena lateral pronotal corta y poco resaltada (fig. 4B). Escutelo y/o mesoescudo por lo general casi completamente lisos y brillantes. Venación alar reducida, limitada al cuarto antero-proximal del ala. Talla muy pequeña (1-2 mm) **Cbaripinae**

- Carena lateral pronotal más resaltada (fig. 4E). Escutelo y/o mesoescudo siempre más o menos esculpidos. Venación alar no reducida. Talla usualmente superior a 2 mm **Figitinae**