



ARTÍCULO CIENTÍFICO

RECLASIFICACIÓN DE LOS GRANDES TAXA DE CYNIPOIDEA (HYMENOPTERA) DESDE WELD (1952) HASTA 2017: LA HISTORIA DE UNA LUCHA EVOLUTIVA ENTRE EL PARASITOIDISMO Y LA FITOFAGIA

Juli Pujade-Villar 

Universitat de Barcelona, Facultat de Biologia,
Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i
Ciències Ambientals

 jjpujade@ub.edu

¹Avenida Diagonal 645, 08028-Barcelona, Cataluña.

Folia Entomológica Mexicana (nueva serie), 5(1): 18–65, 2019.

Recibido: 9 de abril 2018

Aceptado: 7 de enero 2019

Publicado en línea: 6 de mayo 2019

RECLASIFICACIÓN DE LOS GRANDES TAXA DE CYNIPOIDEA (HYMENOPTERA) DESDE WELD (1952) HASTA 2017: LA HISTORIA DE UNA LUCHA EVOLUTIVA ENTRE EL PARASITOIDISMO Y LA FITOFAGIA

Reclassification of the higher-level taxa of Cynipoidea (Hymenoptera) from Weld (1952) to 2017: The history of an evolutionary struggle between parasitoidism and phytophagia

Juli Pujade-Villar.

Universitat de Barcelona, Facultat de Biologia, Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals.

*Autor de correspondencia: jpujade@ub.edu

RESUMEN. Desde que Weld publicó en 1952 su estudio ‘*Cynipoidea (Hym.) 1905-1950 being a Supplement to the Dalla Torre and Kieffer monograph the Cynipidae*’ hasta 2017 muchos de los grandes taxa de Cynipoidea han sufrido profundas variaciones. La mayoría de los cambios han sido publicados a partir de los años 90 del siglo XX, debido en su mayor parte a estudios filogenéticos. La última gran reclasificación data de 2015 y se refiere a la familia Cynipidae. En este trabajo se exponen con perspectiva histórica las grandes variaciones taxonómicas acontecidas en los últimos 75 años y las razones que las respaldan. Aspicerinae se considera sin el género *Melanips*, puesto que este taxón no contempla ninguna de las sinapomorfias de la subfamilia. Este género queda, por tanto, en este estudio como taxón de ‘ubicación incierta’, discutiéndose lo que acontece con la actual subfamilia Figitinae. Se proporcionan claves para los grandes taxa de Cynipoidea y se dan datos de biogeografía histórica proporcionados por distintos autores.

Palabras clave: Familias, subfamilias, tribus, revisión histórica, fósiles, claves, biogeografía, hospedadores.

ABSTRACT. Since Weld published in 1952 his study ‘*Cynipoidea (Hym.) 1905-1950 being a Supplement to the Dalla Torre and Kieffer monograph the Cynipidae*’ until 2017 many of the higher-level taxa of Cynipoidea have undergone profound variations. Most changes have been published since the 90s of the 20th century, mostly due to phylogenetic studies. The last major reclassification dates to 2015 and refers to the family Cynipidae. In this paper, the higher-level taxonomic variations that have occurred in the last 75 years and the reasons that support them are historically reviewed. Aspicerinae is considered to exclude *Melanips* since this genus does not include any of the synapomorphies of the subfamily, and so in this study it is considered as a genus of ‘uncertain status’. We also discuss what happens with the current subfamily Figitinae. Keys are provided for the higher taxa of Cynipoidea and historical biogeographical data from different authors are given.

Key words: Families, subfamilies, tribes, historical review, fossils, keys, biogeography, hosts.

INTRODUCCIÓN

La primera revisión global de los Cynipoidea fue publicada por Dalla Torre y Kieffer (1910). Este trabajo es un amplio estudio que agrupa todos los conocimientos de dicha superfamilia incluyendo todas las especies conocidas en ese momento, sinónimas y claves de familias, géneros y especies. Es un tratado, escrito en alemán, de casi 900 páginas que han servido a todos los entomólogos que se han dedicado a cualquier grupo de cinipoideos.

En sólo 45 años, desde 1905 hasta 1950, multitud de estudios fueron publicados. Weld

(1952) pone en orden el conocimiento taxonómico de ambientes como las playas, más aún en Piura, donde hacen falta estos estudios, por lo que el objetivo de esta investigación fue hacer un levantamiento de los Cynipoidea de este periodo de tiempo, listando casi 300 trabajos taxonómicos; también, elabora claves taxonómicas hasta nivel genérico y aglutina todos los cambios taxonómicos acontecidos, distinguiendo cuatro familias (Ibaliidae, Liopteridae, Figitidae y Cynipidae). Éste será el punto de partida del presente artículo. Los Ibaliidae y Liopteridae han sufrido pocos cambios desde 1950, mientras que en Figitidae y Cynipidae los cambios han sido muy

numerosos y profundos. Las subfamilias Eucoilinae, Charipinae y Pycnostigmatinae han pasado de estar incluidas en los Cynipidae a estarlo en los Figitinae. La familia Figitidae ha pasado de tener tres subfamilias a tener 12, y la familia Cynipidae, que incluía tres subfamilias, ahora sólo contiene a Cynipinae, subfamilia que ha pasado de tener seis tribus en 1998 a tener 12 en 2015. En 1971 se describe Austrocynipinae, una subfamilia nueva de Cynipidae, la cual fue considerada en 1995 como una familia independiente.

En la actualidad, y después de todas las reestructuraciones, los Cynipoidea no extintos se dividen en dos grupos sin valor taxonómico: los macrocinipoideos (Austrocynipidae, Ibalidae y Liopteridae) incluyen cinipoideos parasitoides de larvas de insectos xilófagos, y los microcinipoideos que incluyen especies parasitoides (Figitidae) o fitófagas (Cynipidae). El paso por distintas biología parasitoides ha condicionado la historia evolutiva de los grupos hasta la aparición de los fitófagos, el grupo más evolucionado. En los cinípidos encontramos dos modelos biológicos: los agallícolas (capaces de producir agallas o deformaciones en distintos órganos vegetales) y los inquilinos (incapaces de empezar la diferenciación de las agallas, pero capaces de modificar las agallas de múltiples especies de cinípidos agallícolas). El inquilinismo es parafilético habiendo aparecido diversas veces en la evolución de los agallícolas. Las convergencias evolutivas también están presentes; así *Parnips nigripes* (Barbotin, 1964) (Figitidae: Parnipinae), que ataca agallas de *Papaver* L., es morfológicamente muy cercano a la especie agallícola que ataca, *Barbotinia oraniensis* (Barbotin, 1964) (Cynipidae: Aylacini). La tribu Cynipini se caracteriza por producir agallas en Fagaceae, presentando en su mayoría de especies un ciclo alternante (generación sexuada y generación agámica), proveniente de un bivoltinismo ancestral.

Los fósiles también han sido reestudiados y se han colectado nuevos. Existen tres familias de Cynipoidea (Protimaspidae, Stolamissidae y Gerocynipidae), dos subfamilias de Figitidae (Rasnicynipinae y Palaeocynipinae) y una de

Cynipidae (Hodiernocynipinae) extintas, además de algunos grupos de afiliación incierta.

El estudio morfológico detallado, la biología y las filogenias tanto morfológicas como moleculares han provocado éstos y otros cambios no mencionados. En este estudio se dará cuenta de todo ello.

MATERIALES Y MÉTODO

Se han examinado todos los trabajos que, en algún momento, entre 1950 y 2015, han modificado la macrotaxonomía de la superfamilia Cynipoidea.

Matthew L. Buffington (Smithsonian Institution, Washington D. C., Estado Unidos), Mattias Forshage (Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden), Oleg V. Kovalev (Russian Academy Sciences, Sant Petersburg Russia), Johan Liljeblad (Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Suecia), Zhiwei Liu (Eastern Illinois University, Charleston, IL, Estados Unidos), George Melika (Protection, Soil Conservation and Agri-environment, Budapest, Hungría), José Luis Nieves-Aldrey (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, España), Goran Nordlander (Swedish University of Agricultural Sciences, Sweden), Johan A.A. Nylander (Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Suecia), Juli Pujade-Villar (Universitat de Barcelona, Cataluña), Fredric Ronquist (Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Suecia), Palmira Ros-Farré (Universitat de Barcelona, Cataluña), Graham N. Stone (University of Edinburgh, Edinburgh, Scotland, UK) y Simon van Noort (Natural History Department, Iziko South African Museum, Sourh Africa) son algunos de los autores y coautores de los muchos trabajos que serán citados y que han contribuido a la reorganización taxonómica de los Cynipoidea.

En el periodo de tiempo mencionado muchos taxones han sido descritos (géneros y especies). Éstos no serán tratados, ni incluso mencionados, a no ser que impliquen o puedan implicar una modificación de los grandes taxa (de familia a tribu) o que sirvan para exponer algún hecho concreto relacionado con la macrotaxonomía.

Las fotografías y dibujos que ilustran el manuscrito, si no se menciona lo contrario, son del autor o del grupo de trabajo de la Universitat de Barcelona.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Como se ha indicado previamente el punto de partida es Weld (1952), autor que distingue 4 familias (Ibaliidae, Liopteridae, Figitidae y Cynipidae). Riek (1971) describe una subfamilia nueva de Cynipidae (Austrocynipinae), endémica de Australia, para incluir una nueva especie *Austrocynips mirabilis* Riek, 1971 colectada en los conos de pino de aro (*Araucaria*

cunninghamii Aiton ex D. Don), por lo que el autor sospechó que los adultos habían surgido de las semillas, es decir, que las larvas eran fitófagas como sucedía en los Cynipidae. Ronquist (1995a) la consideró como una familia independiente (Austrocynipidae) por diversas razones morfológicas y biológicas que serán comentadas posteriormente, por lo que los Cynipoidea pasaron, a partir de ese momento, a incluir cinco familias (Austrocynipidae, Ibaliidae, Liopteridae, Figitidae y Cynipidae). Por razones morfológicas y biológicas el mismo estudio (Ronquist, 1995a) separa los cinipoideos en dos grandes grupos sin categoría taxonómica (Fig. 1): los macro y microcinipoideos.

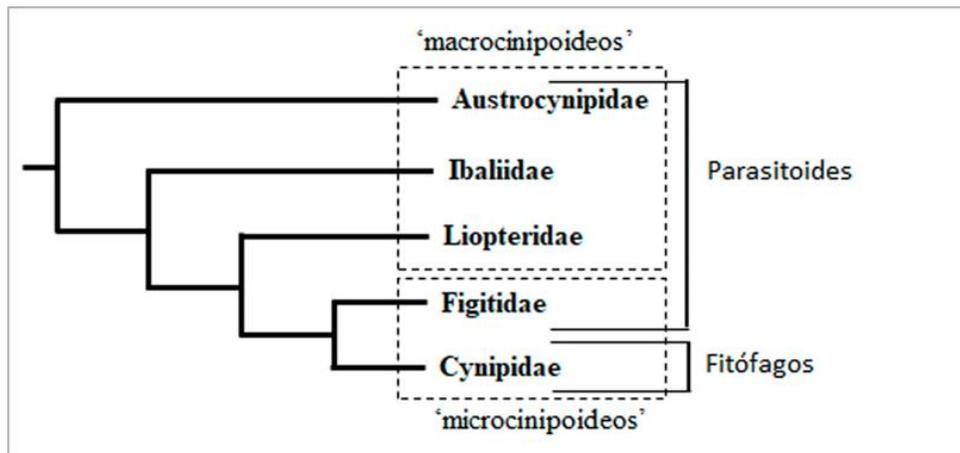


Figura 1. Relaciones filogenéticas de las familias de Cynipoidea según el análisis realizado por Ronquist (1995a) basado en 59 caracteres morfológicos.

Los macrocinipoideos (Austrocynipidae, Ibaliidae, Liopteridae) constituyen una agrupación parafilética (Fig. 1), que incluye insectos de gran tamaño (más de 7 mm, excepto algunos Liopteridae y *A. mirabilis*, pudiendo llegar a alcanzar los 20 mm), caracterizados biológicamente por ser parasitoides de larvas de insectos perforadores de madera o de conos (Ronquist, 1995a), y morfológicamente por presentar algunas adaptaciones relacionadas con su biología no exclusivas de los Cynipoidea (Ronquist, 1995a) por lo que se consideran convergencias evolutivas morfológicas que comparten con otros grupos de 'Parasitica'. Así, presentan un esqueleto fuerte, una cresta pronotal bien diferenciada y un mesoscutum transversalmente carenado (Ronquist y Nordlander, 1989; Ronquist, 1995b), debido a que los adultos han de realizar túneles en la madera para su emergencia; o bien las hembras presentan una tenebra en espiral interna y larga en reposo (Fergusson, 1988a) debido a que han de buscar las

larvas a las que parasitar en el interior de hospedador vegetal a menudo a distancia de la superficie.

Los microcinipoideos (Figitidae y Cynipidae) constituyen una agrupación monofilética (Fig. 1), que incluye insectos de pequeño tamaño (inferior a 5 mm, aunque hay algunas excepciones), caracterizados biológicamente (Ronquist, 1995a) por ser parasitoides de larvas de himenópteros, dípteros o neurópteros (Figitidae) o por ser inductores de agallas o inquilinos de éstas (Cynipidae). Morfológicamente se caracterizan por no presentar las características mencionadas en los macrocinipoideos asociadas a la madera. Además, el mesosoma y el metasoma tienden a ser más altos y cortos que en los macrocinipoideos (Ronquist, 1995a).

Macrocinipoideos. Aunque el conocimiento taxonómico y filogenético de este grupo ha aumentado enormemente, después de las contribuciones de Ronquist (1995b), para los Lipote-

ridae y, de Liu y Nordlander (1994) y Nordlander *et al.* (1996), entre otros, para los Ibalidae, lo cierto es que la macrotaxonomía ha sufrido pocas variaciones en los últimos 75 años. Puede destacarse, no obstante, algunos cambios genéricos entre las familias de los macrocynipoideos como también que la agrupación establecida por Rasnitsyn (1980, 1988) de Ibalidae + Liopteridae en una única familia (aspecto que también compartió posteriormente Fergusson en 1995) no se respalda a nivel filogenético a pesar de que presentan muchas similitudes estructurales y biológicas (Ronquist, 1995a).

Los Ibalidae (Fig. 2a), parasitoides de larvas de Siricidae (Hymenoptera), sólo han sido alterados respecto a Weld (1952) al mover el género *Heteribalia* Sakagami, 1949 (originalmente incluido en la familia Liopteridae) a los Ibalidae (ver Ronquist y Nordlander 1989; Liu y Nordlander, 1994). También hay que mencionar que, con posterioridad a Weld (1952), el género *Eileenella* Fergusson, 1992 provisionalmente incluido en Liopteridae (Fergusson, 1992), y mantenido en esta familia por Kovalev (1994), fue transferido por Ronquist (1995a) de forma incontestable a la familia Ibalidae después de un estudio morfológico (ver también Ronquist 1995b, 1999).

Los Liopteridae (Fig. 2b), parasitoides de larvas de Buprestidae y Cerambycidae (Coleoptera), han sufrido variaciones macro y micro taxonómicas a destacar después del estudio de Ronquist (1995b). Weld (1952) consideró que esta familia consistía en tres subfamilias (Dallatorrellinae, Oberthuerellinae y Liopterinae) pero el estudio filogenético de Ronquist (1995b) puso en evidencia que los Mayrellinae (incluidos por Weld en Dallatorellinae) tenían que ser considerados como una subfamilia independiente. Referente a los cambios microtaxonómicos a destacar, además de los comentados en los Ibalidae, hemos de mencionar que Weld (1952) deshace la sinonimia entre *Paraegilips* Kieffer, 1910 y *Paramblynotus* Cameron, 1908 establecida por Hedicke y Kerrich (1940) aunque duda si *Paraegilips* es realmente un Figitidae (Anacharitinae) o un Liopteridae (Mayrellinae). El análisis cladístico de Ronquist (1995a) coincide con la sinonimia hecha por Hedicke y

Kerrich (1940), y en el trabajo referido a la posición de *Acanthaegilips* Ashmead, 1897 de Ros-Farré *et al.* (2000) se menciona que *Paraegilips* es un Liopteridae sin lugar a dudas ya que presenta las 12 sinapomorfías mencionadas por Ronquist (1995b); el único rasgo, o atributo, diferente entre ambos géneros radicaría en el tamaño reducido de *Paraegilips*, por lo que este género se considera sinónimo de *Paramblynotus* (Liopteridae: Mayrellinae) después de Ros-Farré *et al.* (2000). Finalmente, el género *Stylobrachis* Belizin, 1951, considerado por Belizin (1951) como un Anacharitinae fue transferido a Liopteridae y sinonimizado con *Paramblynotus* por Kovalev (1994).

Finalmente, la subfamilia Austrocynipinae (Fig. 2c) fue ubicada, por las razones que han sido mencionadas al principio de este apartado, como una subfamilia de Cynipidae desde el momento de su descripción (Riek, 1971) y mantenida posteriormente por Quinlan (1979) y Nordlander (1982a). No obstante, un minucioso estudio morfológico realizado por Ronquist (1995a) junto con la verificación del colector (Heather *pers. com* en Ronquist, 1995a) de que las muestras de *A. mirabilis* (Austrocynipidae, monogénico y monoespecífico) en realidad se habían obtenido a partir de larvas de una mariposa nocturna no descrita de la familia Oecophoridae que atacaban los conos (cuando todavía están unidos al árbol), taladrando entre 3-6 semillas antes de pupar, ponía de manifiesto que no se trataba de un fitófago sino de un parasitoides. El análisis filogenético y morfológico (Ronquist, 1995a) posicionaba a *Austrocynips* Riek, 1971 en la base de los Cynipoidea como el grupo más arcaico por lo que pasó de ser una subfamilia de Cynipidae a ser una familia independiente (Ronquist, 1995a). Morfológicamente, presenta ciertas peculiaridades que hacen única a esta subfamilia (Paretas-Martínez *et al.*, 2013): presencia de un verdadero pterostigma alar que está ausente en todos los otros Cynipoidea (incluidos los Pycnostigmatinae, ver más adelante en Figitidae), espiráculo cubierto (visible en el resto de Cynipoidea), barras laterales del escutelo y nucha ausentes (presentes en el resto de Cynipoidea), entre otros caracteres (Ronquist, 1995a, 1999).

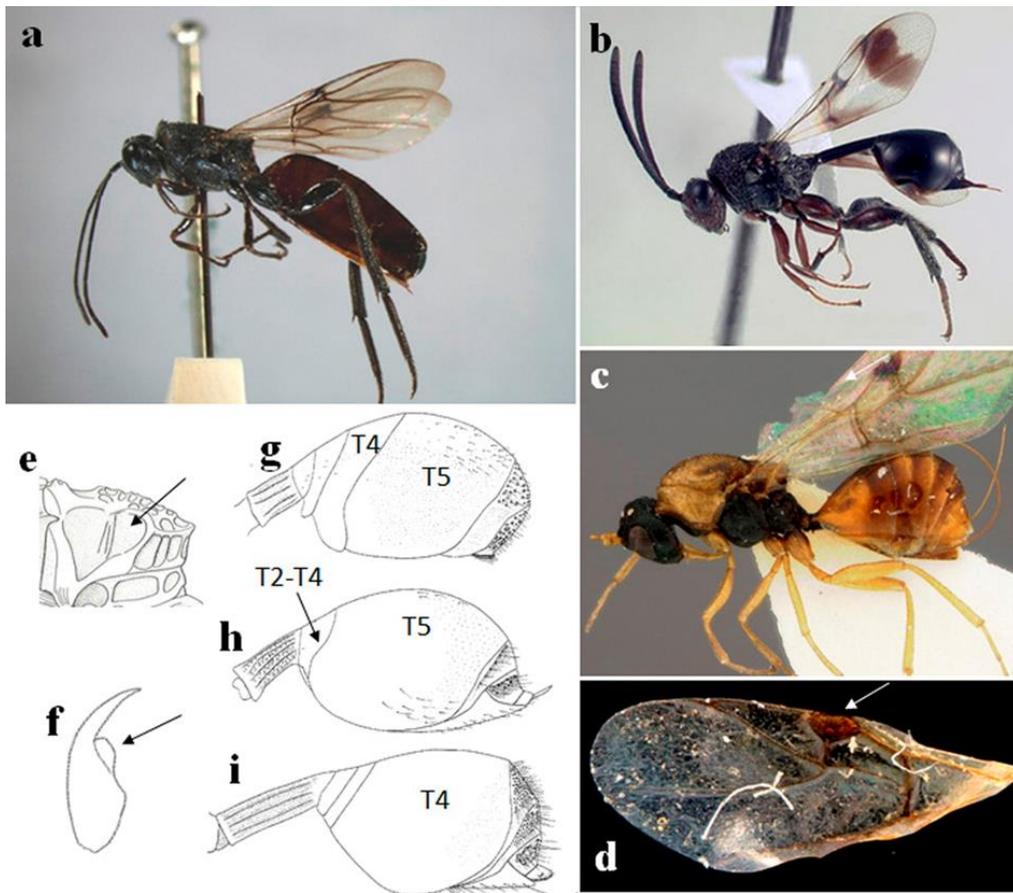


Figura 2. Macrocinipoideos: (a) habitus de Ibalidae (*Ibalia leucospoides*, Morphbank, M. Buffington), (b) habitus de Liopteridae (autor: Kevin Williams, <https://www.freshfromflorida.com/es/Divisions-Offices/Plant-Industry/Florida-State-Collection-of-Arthropods/Explore-the-Collection/Insect-Collection/Hymenoptera2/Liopteridae>), (c) habitus de Austrocynipidae (*Austrocynips mirabilis*, autor: J. Paretas-Martínez), (d) detalle del ala de *A. mirabilis* (Morphbank, M. Buffington), (e) escutelo de Liopteridae señalando la aurícula (a partir de Ronquist, 1995b), (f) uña tarsal (Ronquist, 1995b: fig. 62), (g-i) metasomas de Liopteridae (Ronquist, 1995b: fig. 74, 76, 77) indicando el número de terguito metasomal.

Los caracteres para diferenciar los grandes taxa de macrocinipoideos son los siguientes [para más información o para determinar géneros (Ibaliidae y Liopteridae) y especies (Ibaliidae) consultar Liu y Norlander (1994), Liu (1998a) y Ronquist (1995b); para las especies de Liopteridae: Dallatorrellinae consultar Liu (2001)]:

1. Alas anteriores con un verdadero pterostigma (Fig. 2d). Radícula separada del escapo por una línea. Borde posterior del pronoto proyectado sobre el margen anterior del mesopleuron, cubriendo el espiráculo mesotorácico que no es visible lateralmente. Triángulo mesopleural ausente. [Endémica de Australia]. **Austrocynipidae.**
1'. Pterostigma ausente (Figs. 2a-b). Radícula no separada del escapo. Espiráculos mesotorácicos visibles lateralmente. Triángulo mesopleural parcialmente o completamente visible. **2**

2. Celda radial muy larga, nueve o más veces más larga que ancha (Fig. 2a). Metatarso del tercer par de patas dos veces tan largo como la longitud del resto de tarsos. Metasoma largo y delgado (en forma de cuchillo) en las hembras, con peciolo inconspicuo en ambos sexos. [Holártico y Oriental, una especie de la región australiana (Papúa Nueva Guinea)]. .. **Ibaliidae.**
2'. Celda radial mucho menor. Metatarso del primer par de patas más corto. Metasoma distinto, a menudo largamente peciolado (Fig. 2b). **Liopteridae – 3.**
3. Uñas tarsales simples. Axilula del escutelo con una o varias carenas internas diferenciando una aurícula posterior semilunar (Fig. 2e). Margen posterolateral pronotal no inciso. [Especies Neárticas]. **Mayrellinae.**
3'. Uñas del primer y segundo par de patas con un lóbulo formado por una lámina basal interna (Fig. 2f). Escutelo sin diferenciación de la aurícula en la axilula. Margen posterolateral pronotal inciso delante del triángulo mesopleural. **4.**

4. Antenas con flagelómeros centrales o centrales y distales claramente hinchados medialmente o subapicalmente. Pecíolo corto, más corto que alto. Terguitos metasomales 3-5 con setas erectas largas. [Especies de las regiones Oriental y Australiana].

..... **Dallatorrellinae.**

4'. Flagelómeros centrales nunca hinchados. Terguitos 3-5 sin una pubescencia erecta. Pecíolo cilíndrico, más largo que ancho, a veces mucho más largo que alto (Fig. 2b).

5.

5. Escutelo acabado en una espina o un proceso medial posterior. El teguito metasomal 5 es el más largo, en vista lateral (Fig. 2g), a veces los terguitos 2-4 están fusionados (Fig. 2h). [Especies Afrotropicales].

Oberthuerellinae.

5'. Escutelo sin ningún proceso medial posterior. El teguito metasomal 4 es el más largo, en visión lateral (Fig. 2i) terguitos siempre libres. [Especies Neotropicales, ocasionalmente Neárticas].

Liopterinae.

La biogeografía histórica de macrocinipoideos se ha explorado a través de una serie de estudios (Ronquist, 1995a; Nordlander *et al.*, 1996; Liu, 1998b; Liu *et al.*, 2007). Tanto los Ibalidae como los Liopteridae muestran una división basal entre los grupos de Gondwana y Laurasia, lo que sugiere que su primera diversificación se remonta al Jurásico (aproximadamente 145 Ma). Esta fecha concuerda aproximadamente con una estimación basada en la cantidad de cambio de carácter morfológico en la filogenia de los Ibalidae antes y después del vicariato cruzado de Beringia (o puente terrestre de Bering), así como también estimaciones más recientes de divergencia sin reloj que utilizan datos moleculares (Buffington *et al.*, 2012). Se han identificado varios eventos de vicariancia cruzada de Beringia que presumiblemente se remontan al menos al Eoceno terminal, hace unos 33 millones de años (Ma), en Ibalidae y Liopteridae asociados a bosques de hoja ancha. Al final del Eoceno, los bosques previamente continuos de hoja ancha de Asia y América quedaron permanentemente separados en la zona de Beringia surgiendo nuevos habitats a causa del cambio climático que se estaba produciendo.

Los Ibalidae se concentran en el hemisferio norte e incluyen tres géneros. El género actual más ancestral es *Eileenella*, con una única especie encontrada en Papúa Nueva Guinea, es el único

género autóctono reportado para el hemisferio sur; un trabajo de campo más intenso podría revelar que este género se encuentra también en el noreste de Australia (Paretas-Martínez *et al.*, 2013). *Heteribalia* sólo se encuentra en el sur de Asia y Japón. Finalmente, *Ibalia* Latreille, 1802 es el género más extendido y diverso, con el subgénero *Tremibalia* Kierych, 1973 concentrado en China y las regiones orientales del Paleártico e *Ibalia* en la región holártica y en la China oriental. Los análisis filogenéticos indican que los Ibalidae se han diseminado desde el este del Paleártico y las regiones del norte de Asia a principios del Cretácico.

En Liopteridae, las cuatro subfamilias existentes posiblemente son resultantes de la ruptura de Pangea en Laurasia y Gondwana en el Jurásico medio y tardío alrededor de hace 180-145 Ma (Liu, 2001). Los Dallatorrellinae se originaron en la región oriental y posteriormente se dispersaron hacia la región australiana (Liu 2001), contrariamente a hipótesis de Ronquist (1995b), quien sugirió que Dallatorrellinae se originó en la región australiana y posteriormente se dispersó a la región oriental. Un grupo de Dallatorrellinae debió originar las subfamilias Liopterinae y Oberthuerellinae confinadas al hemisferio sur, lo cual se corresponde con la ruptura mencionada de Pangea en Laurasia (hemisferio norte) y Gondwana (hemisferio sur). Finalmente, los resultados de Liu *et al.* (2007) sugieren que la subfamilia Mayrellinae se originó en el hemisferio norte y rápidamente expandió su distribución a través del área de Bering hace 56-40 Ma. La divergencia entre *Paramblynotus* y *Kiefferiella* Ashmead, 1903 se asocia con la formación de las Montañas Rocosas hace unos 50 Ma. Un linaje temprano de *Paramblynotus* se dispersó hacia África desde el Paleártico oriental a través de Arabia hace unos 26 Ma, y posteriormente se diversificó junto con los bosques montanos de África. La relativamente alta diversidad de *Paramblynotus* en el sudeste de Asia se considera en parte causada por los frecuentes cambios en el nivel del mar desde finales del Oligoceno (29 Ma), lo que cambió drásticamente la configuración de la Tierra de esta área. La ausencia de este grupo en Europa no está clara (Buffington *et al.*, 2012), ya que, aunque

los efectos adversos del avance de los glaciares del Pleistoceno fueron más pronunciados en Europa que en otros continentes del norte los restos de los elementos termófilos sobrevivieron en los llamados refugios terciarios, sobre todo en áreas topográficamente complejas como los Balcanes y el Cáucaso. Sin embargo, no se conocen especies de Mayrellinae en estas áreas.

Microcinipoideos (consideraciones previas). El conocimiento taxonómico de ese grupo ha aumentado muchísimo después de Weld (1952), así como el número de estudios filogenéticos, lo que ha provocado profundas discusiones y una reorganización de algunos de los grandes taxa o la aparición de nuevos macrotaxones. Aunque las dos familias que incluye el grupo se diferencian muy bien desde un punto de vista biológico, los Figitidae son parasitoides y los Cynipidae fitófagos (gallicolas o inquilinos de agallas), lo cierto es que morfológicamente algunos adultos presentan problemas para la inclusión en una familia u otra. Las subfamilias que agrupa Figitidae están muy bien caracterizadas, como también lo están las tribus que configuran la familia Cynipidae, pero los caracteres del taxón familia Figitidae vs familia Cynipidae a veces se solapan. Esta problemática morfológica es lo que sin duda ha causado gran confusión entre ambos grupos y con ello profundos movimientos y reestructuraciones en estos últimos años. Ronquist (1995a) fue el primer autor que intentó resolver dicha problemática mencionando tres características morfológicas derivadas que apoyaban la monofilia de los Figitidae (*sensu lato*), a pesar de que había excepciones. En primer lugar, la dirección de la vena Rs+M que en los Figitidae se dirigía a la zona inferior de la vena basal mientras que en los Cynipidae se dirigía hacia la zona media; no obstante, este carácter presenta tres problemas para su reconocimiento (Pujade-Villar, 2002; Paretas-Martínez *et al.* (2007): (i) la vena Rs+M no siempre es visible por lo que se desconoce hacia dónde se dirige, (ii) no en todos los Cynipidae dicha vena se dirige al centro, hay géneros o especies en los que la vena Rs+M se encuentra cerca de la parte inferior de la vena basal, y (iii) en los Charipinae (Figitidae), como mínimo en varias especies, la vena Rs+M se dirige al centro

de la vena basal. Segundo, el margen posterior del tercer terguito abdominal (segundo metasomal) que es vertical o curvo en la mayoría de los cinipoideos y oblicuo en los Figitidae; este carácter no siempre es fácil de visualizar ya que los límites son imprecisos en muchas especies. Finalmente, las hembras de Figitidae tienen una articulación en el terguito abdominal 9 que permite que la parte basal del ovopositor se desenrolle y se expulse en la oviposición; este carácter sólo permite identificar hembras después de una disección lo cual evidentemente no facilita el reconocimiento a nivel de familia de un espécimen. La mejor forma hasta el momento de reconocer los Figitidae es por caracteres negativos (caracteres presentes en algunos Figitidae, pero ausentes siempre en Cynipidae). Adicionalmente, el metasoma de la mayoría de los Figitidae (a diferencia de los Cynipidae), en su parte posterior, gira o se curva hacia abajo. Un carácter larval que puede representar la única sinapomorfia de los Cynipidae es la presencia de dos o tres dientes fuertes y romos en las mandíbulas del último estadio larvario, mientras que los Figitinae y los macrocinipoideos tienen sólo un diente fuerte y afilado o varios pequeños también afilados (Haviland, 1921; James, 1928; Chrystal, 1930; Huzimatu, 1940; Wishart y Monteith, 1954; Spradbery, 1970; Rotheray, 1979; Miller y Lambdin, 1985; Nieves-Aldrey *et al.*, 2005, entre muchos otros).

Dividiremos lo acontecido históricamente en los microcinipoideos en dos partes: desde Weld (1952) hasta Ronquist (1995a) y desde 1995 hasta 2017.

Microcinipoideos (1952-1995). Weld (1952) distingue tres subfamilias de Figitidae: (Anacharitinae, Aspicerinae y Figitinae), considerando como subfamilias de Cynipidae los Cynipinae, Eucoilinae, Charipinae y Pycnostigminae. Las subfamilias de Figitidae mencionadas por Weld se mantienen a lo largo de los años de forma más o menos constante. Así, Aspicerinae solo ha perdido su condición de subfamilia en Riek (1971), autor que la consideró como una tribu de Figitinae. Anacharitinae ha sido considerada como una familia independiente por algunos autores (Nordlander, 1982a; Kovalev, 1994); el género *Stylobrachis*, conside-

rado por Belizin (1951) como un Anacharitinae fue transferido a Liopteridae y sinonimizado con *Paramblynotus* por Kovalev (1994). Finalmente, Figitinae, solo fue considerada como tribu en Riek (1971). La familia Figitidae incrementó el número de géneros al desplazar Ronquist (1994) algunos géneros de la familia Cynipidae relacionados con agallas de Cynipidae o Chalcidoidea bajo la agrupación sin valor taxonómico de ‘figitidos inquilinos’ (*Euceroptres* Ashmead, 1896; *Myrtopsen* Rübsaamen, 1908; *Thrasorus* Weld, 1944; *Plectocynips* Díaz, 1976; *Pegacynips* Brèthes, 1928 y un género por describir). En dicho estudio, Ronquist sugirió que quizás los parientes más cercanos a los figitoides eran, de hecho, sus propios hospedadores, y que este fenómeno puede considerarse un caso especial de relación hospedador-parasitoide que denominó agastoparasitismo; especificó que esta condición era responsable de la similitud morfológica inherente entre los cinípidos y los inquilinos figitoides. A este grupo se referirá explícitamente en el segundo período de tiempo histórico pues en él han surgido numerosas nuevas subfamilias. Los Eucoilinae después de Weld (1952) salieron definitivamente de la familia Cynipidae pasando a formar una familia independiente (Quinlan, 1979; Nordlander, 1982a; Kovalev, 1994), a estar incluidos como una tribu de Figitinae (Fergusson, 1995) o a ser una subfamilia de Figitidae (Riek, 1971; Rasnitsyn, 1988; Ronquist, 1995a), lugar que ocupan en la actualidad. Nordlander (1982) resumió sus 8 años de investigación previos al proponer grupos de géneros informales de Eucoilinae definidos por criterios morfológicos explícitos. Estos grupos definidos por Nordlander (1982) fueron el grupo *Gronotoma*, el grupo *Trybliographa*, el grupo *Rhoptromeris*, el grupo *Chrestosema*, el grupo *Ganaspis* y el grupo *Kleidotoma*, siendo el primer intento serio de reestructurar la clasificación interna de la subfamilia. Aunque estas hipótesis no fueron probadas cuantitativamente hasta Fontal-Cazalla *et al.* (2002), proporcionaron un punto de partida para conocer de las relaciones macrotaxonómicas de los Eucoilinae. El caso de los Charipinae es mucho más complejo. A lo largo de la historia del grupo fueron considerados como una subfamilia

de Cynipidae (Weld, 1952 y Quinlan, 1979), como una familia independiente (Kovalev, 1994 y Rasnitsyn, 1988), como una subfamilia de Eucoilidae (Nordlander, 1982a), como una tribu de Figitinae (Fergusson, 1995) o como una subfamilia de Figitidae (Riek, 1971 y Ronquist, 1995a). Internamente, los actuales Charipinae (Figitidae) también han sufrido modificaciones y agrupaciones macrotaxonómicas distintas. El primer autor en diferenciar tribus fue Kierych (1979a, 1979b). Kovalev (1994) defiende 3 grupos morfo-ecológicos con categoría de subfamilia (Alloxystinae, Charipinae y Lytoxystinae), grupos que se convertirían posteriormente y tradicionalmente en los dos establecidos por Kierych: Alloxystini y Charipini (Charipinae y Lytoxystinae de Kovalev). La tribu Alloxystini agrupaba géneros caracterizados biológicamente por ser hiperparasitoides de Aphididae (Hemiptera: Sternorrhyncha) via Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae) y Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) según Fergusson (1986), mientras que los géneros incluidos en la tribu Charipini eran hiperparasitoides de Psyllidae (Hemiptera: Sternorrhyncha) a través de Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) según Menke y Evenhuis (1991). Finalmente, los Pycnostigminae fueron considerados una subfamilia de Cynipidae desde Weld (1952) hasta Nordlander (1982a) para pasar a ser una familia independiente en Kovalev (1994) o una subfamilia de Figitinae en Rasnitsyn (1988) y Ronquist (1995a).

Posteriormente a Weld (1952) se describió una subfamilia de Cynipidae [Austrocynipinae (Riek, 1971) de Australia] y otra de Figitidae [Himalocynipinae (Yoshimoto, 1970) del Nepal]. Lo acontecido con Austrocynipinae ya ha sido mencionado en los macrocinipoideos, lugar donde está incluido este taxa como familia independiente. Los Himalocynipinae, que fueron también considerados como una subfamilia de Figitidae por Quinlan (1979) y Rasnitsyn (1988), pasaron a ser una familia independiente en Kovalev (1994), para finalmente formar parte de los Cynipidae en Ronquist (1995a), si bien esta posibilidad ya había sido mencionada previamente por Nordlander (1982a). La morfología del adulto, sobretudo en lo que se refiere al escutelo, hizo sos-

pechar a Ronquist (1995a) que *Hymalocynips vigintilis* Yoshimoto, 1970 debería estar relacionado con la tribu Pediaspidini (Cynipidae).

Después de los cambios mencionados para Eucoilinae, Charipinae, Pycnostigminae y figitidos inquilinos incluidos en Weld (1952) en la familia Cynipidae, y después de la inclusión de Hymalocynipinae en Pediaspidini (Cynipidae), los Cynipidae en 1995 agrupaban exclusivamente cinipoideos fitófagos (bien agallícolas o bien inquilinos de estas agallas). Aunque Ashmead (1903) estableció agrupaciones para los agallícolas, no es hasta Ronquist (1994) cuando se revalorizan las tribus de la familia. Ronquist (1994, 1995) reconoce cinco tribus: Aylacini (nombrada Aulacideini en Fergusson (1995)), Rhoditini, Cynipini, Eschatocerini, Pediaspidini y Synergini. Dichos grupos estaban bien caracterizados biológicamente; así, Aylacini produce agallas en plantas herbáceas principalmente en Asteraceae, Rhoditini agallas en el género *Rosa* L. (Rosaceae), Cynipini en Fagaceae, Eschatocerini en *Acacia* Mill. y *Prosopis* L. (Fabaceae), Pediaspidini en *Acer* L. (en Sapindaceae anteriormente denominada Aceraceae) y Synergini (que son inquilinos de agallas de Cynipini, y de los géneros *Diplolepis* Geoffroy, 1762 (Rhoditini) y *Diastrophus* Hartig, 1840 (Aylacini)). La monofilia de estas tribus era reconocida excepto para los Aylacini que aparecía como un grupo artificial (Ronquist, 1995a).

En resumen, en esta primera parte de la historia macrotaxonómica de los microcinipoideos, desde Weld (1952) hasta Ronquist (1995a), acontecieron numerosos cambios y descripciones de nuevos grupos hasta configurar una familia Figitidae compuesta por seis subfamilias (Anacharitinae, Aspicerinae, Charipinae, Eucoilinae, Figitinae incluyendo los figitidos inquilinos y Pycnostigminae) y una familia Cynipidae por seis tribus ('Aylacini', Rhoditini, Pediaspidini, Eschatocerini, Cynipini y Synergini). La filogenia, principalmente, aunque también estudios morfológicos detallados, han provocado profundísimas variaciones en estas dos familias en los últimos 20 años.

Microcinipoideos: Figitidae (1995-2017). La subfamilia Anacharitinae biológicamente se caracteriza por atacar larvas de Hemerobiidae (Neuroptera). Kovalev (1996) separó el género *Acanthaegilips* de los Anacharitinae y lo estableció en una subfamilia independiente, *Acanthaegilipinae*, cambio que no se contempla en Ronquist (1999). Ros-Farré *et al.* (2000) pusieron de manifiesto que *Acanthaegilips* es un Anacharitinae y caracterizaron morfológicamente la subfamilia por presentar tres sinapomorfías principales (Ros-Farré *et al.*, 2000): (i) placa pronotal redondeada y continua (Fig. 3a), (ii) cabeza triangular en vista frontal (Fig. 3b) aunque en algunos especímenes una expansión secundaria del área malar la hace más cuadrada (Fig. 3c), y (iii) mandíbulas pequeñas que se superponen ampliamente (Fig. 3b-c).

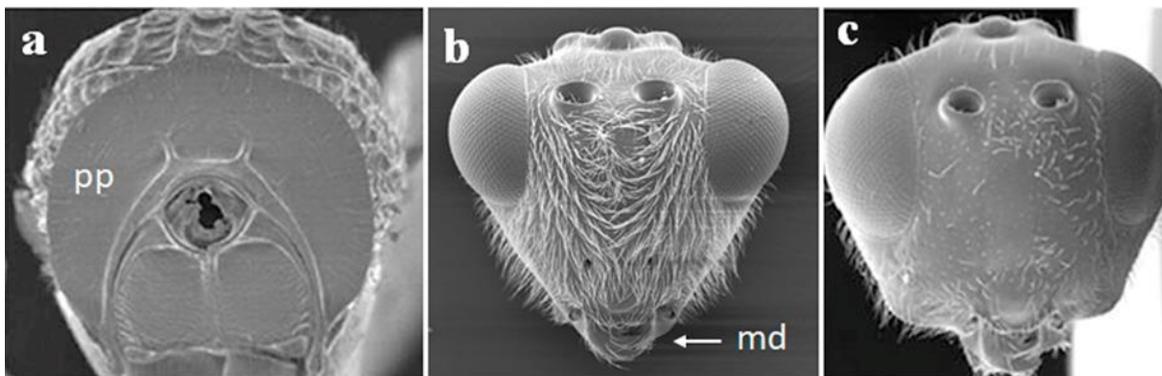


Figura 3. Anacharitinae: (a) mesosoma de *Acanthaegilips* en visión frontal, (b) cabeza de *Hexacharis* en visión frontal y (c) cabeza de *Aegilips* en visión frontal. [pp = placa pronotal, md = mandíbula].

Es un grupo homogéneo que no ha sufrido variaciones internas desde entonces salvo las derivadas del conocimiento de la diversidad; la revisión de la familia ha sido recientemente realizada por Mata-Casanova (2018). Los análisis filogenéticos más recientes (Buffington *et al.*, 2012) son concordantes con los de Buffington *et al.* (2007) en el sentido de que Anacharitinae es el grupo hermano de los Figitidae más derivados.

La filogenia interna muestra la existencia de dos grupos de géneros monofiléticos (Buffington *et al.*, 2007): los que presentan espina escutelar y los que no la presentan; en este estudio se incluyeron 5 géneros de los 10 existentes en la actualidad. Sin embargo, Buffington *et al.* (2012) no parecen respaldar la monofilia de la espina escutelar en la subfamilia; la falta de géneros en ambos análisis hace que no podamos afirmar la monofilia de este carácter. La estimación de divergencia para Anacharitinae dada en Buffington *et al.* (2012)

fue de 113 Ma, considerablemente más joven que la edad estimada de sus huéspedes Hemerobiidae y Chrysopidae (178 Ma según Winterton *et al.*, 2010).

La subfamilia Aspicerinae era un grupo homogéneo hasta 2007 fecha en la cual se incluyó *Melanips* Walker, 1835. Estaba bien caracterizada morfológicamente por tres sinapomorfías principales (Ros-Farré *et al.*, 2000): (i) la presencia de una impresión facial que encierra una depresión (Fig. 4a), (ii) la forma de la placa pronotal (Fig. 4b), que está formada por el cierre del espacio que había entre el margen ventral del pronoto elevado y la carena lateral pronotal, y (iii) la marcada forma de lengüeta (o de silla de montar) que tiene el segundo teguito metasomal (Fig. 4c); además, todos los Aspicerinae tienen la celda radial abierta, faltando además la R1 (Fig. 10c) aspecto que tampoco cumple *Melanips*, donde la celda radial es cerrada (Fig. 9n).

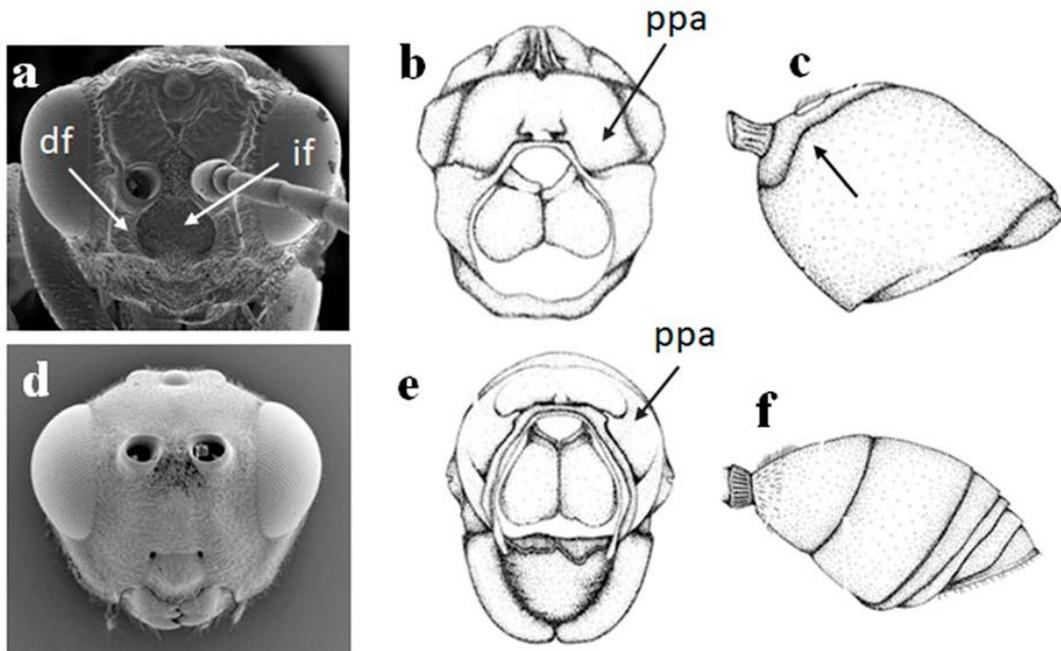


Figura 4. Aspicerinae (a-c) y *Melanips* (d-f): (a, d) cabeza en visión frontal (figura d: Morphbank, Fontal-Cazalla), (b, e) mesosoma en visión frontal y (c, f) metasoma en vision lateral. [df = depresion facial, if = impresión facial, ppa = placa pronotal anterior].

En 2007 los resultados de filogenia molecular de los Figitidae (Buffington *et al.*, 2007) colocan al género *Melanips* (previamente en Figitinae) en la base del clado de los Aspicerinae. A pesar de no presentar ninguna de las sinapomorfias mencionadas para los aspicerinos (Fig. 4), dichos

autores consicieran, de forma incomprensible desde un punto de vista morfológico, *Melanips* como un Aspicerinae, aspecto que mantienen también en Buffington *et al.* (2012) y van Noort *et al.* (2015). Según el autor de este artículo, y desde un punto de vista exclusivamente taxonómi-

co, condiderar *Melanips* como un aspicerino es un error. No hay duda de que *Melanips* y los Aspicerinae están relacionados filogenéticamente, lo que se pone en duda es que *Melanips* sea un aspicerino. Posiblemente *Melanips* y géneros semejantes morfológicamente, como *Ferpereira* Pujade-Villar, 2012 y *Nebulovena* Pujade-Villar y Paretas-Martínez, 2011, configuren en realidad una subfamilia distinta aún por describir. Por todo lo mencionado se considera el clado resultante del estudio de Buffington *et al.* (2007) como Aspicerinae + *Melanips*, no considerando *Melanips* como un aspicerino sino como un género de asignación incierta desde el punto de vista macrotaxonómico. Teniendo en cuenta esto último, la subfamilia Aspicerinae es un grupo homogéneo y monofilético que no ha sufrido variaciones internas salvo las derivadas del conocimiento de la diversidad; ha sido recientemente revisado por Ros-Farré (2012). El estudio filogenético de Buffington *et al.* (2007), con cinco de los ocho géneros de Aspicerinae conocidos, también muestra una línea evolutiva de aspicerinos con espina escutelar y otra distinta con aspicerinos sin dicha espina, al igual que sucedía en Anacharitinae. Todos los Aspicerinae y también *Melanips* son parasitoides de dípteros predadores de pulgones (Syrphidae y Chamaemyiidae). Buffington *et al.* (2012) estiman que la divergencia de los aspicerinos es de unos 88 Ma, lo cual también se encuentra dentro de la fecha de origen estimada para los áfidos (80-150 Ma, Tabla 3, von Dohlen y Moran, 2000), y de la aparición de Syrphidae (90 Ma, Tabla 3; Wiegmann *et al.*, 2011). El caso

'*Melanips*' será comentado también al referirse más adelante a la subfamilia Figitinae, lugar en el que estaba asignado hasta el trabajo de Buffington *et al.* (2007).

La subfamilia Charipinae biológicamente está muy bien caracterizada por ser los únicos integrantes de Figitidae que son hiperparasitoides; atacan Aphididae o Psyllidae (Heteroptera: Sternorrhyncha) via Aphidiinae (Hym., Braconidae) o via Aphelinidae y Encyrtidae (Hym., Chalcidoidea). Aunque la monofilia de Charipinae ha sido siempre obtenida en todos los análisis independientemente del método analítico (Buffington *et al.*, 2007) ya sean moleculares o morfológicos, las sinapomorfias no son claras. Ronquist (1999a) menciona como sinapomorfia de los Charipinae presentar el escutelo redondeado desprovisto de escultura (Figs. 5a-b), salvo en *Lytoxysta* Kieffer, 1909, género que se tratará más adelante, pues en el resto de cinipoideos el escutelo como mínimo está parcialmente esculpado o punteado; en algunos *Neuroterus* Hartig, 1840 neárticos también el escutelo es liso, pero en este caso carecen de sutura transescutelar. Por otro lado, morfológicamente se caracterizan por no presentar (Ferrer-Suay *et al.*, 2012): ni espina escutelar, ni placa, ni copa ni carena en el área dorsal escutelar; antenas con segmentos filiformes o cilíndricos, nunca globulares; primer par de alas nunca bilobulado (aunque el género *Lobopterocharips* Paretas-Martínez y Pujade-Villar, 2007 presenta una ondulación marginal) y tamaño corporal reducido (0,8-2.0 mm).

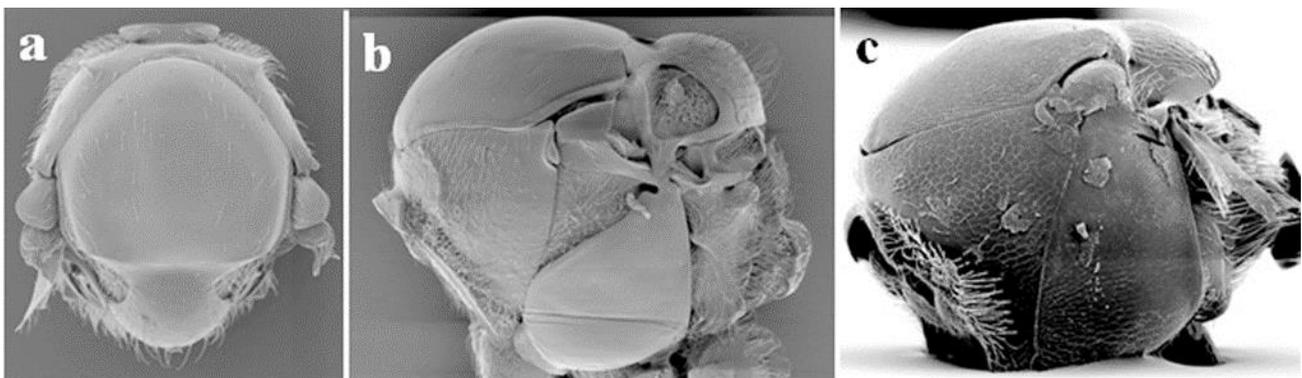


Figura 5. Charipinae: (a) mesosoma dorsal de *Alloxysta vitrix*, (b) mesosoma lateral de *Phaenoglyphis villosa* y (c) mesosoma lateral de *Lytoxysta brevipalpis*.

Ha habido dos cambios macrotaxonómicos a destacar en estos últimos 20 años: (i) la exclusión de *Emargo* de los charipinos (ver familia Emargininae) y (ii) la no validez de las tribus de Charipinae. El estudio de Paretas-Martínez *et al.* (2007), concluye que las tribus Alloxystini y Charipini no pueden ser mantenidas ya que Alloxystini es parafilética respecto Charipini tal como habían sospechado previamente Menke y Evenhuis (1991) y Ronquist (1999a). Por otro lado, el género *Phaenoglyphis* Förster, 1869, es muy fácil de reconocer pues presenta un surco mesopleural (Fig. 5b), también es parafilético. En *Phaenoglyphis* otros caracteres previamente considerados diagnósticos se han cuestionado recientemente, y el surco mesopleural sigue siendo el único carácter que lo define (Pujade-Villar y Paretas-Martínez, 2006). El análisis morfofilogenético de Paretas-Martínez *et al.* (2007) confirma que el surco mesopleural es un estado plesiomórfico y, como tal, no puede definir un clado, mientras que el estado derivado, es decir, la ausencia del surco mesopleural (estado presente en todos los demás géneros de Charipidae), apoya la monofilia de los géneros restantes. Algunas especies basales de Figitidae presentan una superficie arrugada / carinada o un surco rugoso; esto podría representar el primer paso hacia una simplificación, variando desde una superficie completamente irregular hasta una superficie lisa con solo un surco estrecho y liso. El último paso en esta transformación sería la eventual pérdida del surco, como se ve en todos los Charipinae excepto *Phaenoglyphis*. Entonces, es una condición derivada que parece haber evolucionado dos veces independientemente (en los Charipinae y en los Eucoilinae) cuyos surcos tienen un aspecto muy similar. El cuerpo de *Lytoxysta* presenta una fina escultura reticulada, formada por un reticulado hexagonal (Fig. 5c), que es único en todos los Charipinae, cuyas especies, si presentan en algunas zonas alguna débil escultura, ésta es imbricada y siempre está ausente siempre en la cabeza y la mesopleura. El análisis interno de los Charipinae invalida la posibilidad de que *Lytoxysta brevipalis* Kieffer, 1909 sea una agrupación taxonómica distinta del resto de charipinos tal como defendía Kovalev (1994) a pesar de las características tan peculiares

que presenta este género monoespecífico (Andrews, 1978; Paretas Martínez *et al.*, 2007); la escultura en *Lytoxysta* es sin duda un carácter derivado (Ronquist, 1999a; Paretas-Martínez, *et al.*, 2007).

La subfamilia Charipinae es un grupo homogéneo que ha sido recientemente revisado (Ferrer-Suay, 2014). La posición de Charipinae dentro de la familia Figitidae está sin resolver. Ronquist (1999a) obtuvo que los Anacharitinae eran el grupo hermano de Charipinae (apoyado por dos sinapomorfias) y Vårdal *et al.* (2003) encontraron la misma relación basándose en la estructura del huevo. Buffington *et al.* (2007), mediante análisis combinados, obtuvieron que los Charipinae se colocaban como grupo hermano de Emargininae + Eucoilinae si se utilizaba parsimonia o como un grupo hermano de Figitinae + Aspicerinae con análisis Bayesianos. Más tarde, Buffington *et al.* (2012) vuelven a recuperar la relación sugerida por Ronquist (1999a) y recientemente Ronquist *et al.* (2015) recupera los resultados de Buffington (2007). Es muy probable que los Charipinae estén emparentados filogenéticamente con los Emargininae + Eucoilinae ya que los valores del PBS (Partitioned Bremer Support) que respaldan [Charipinae (Emargininae + Eucoilinae)] son altos, y la mayoría del apoyo proviene de la partición de datos de morfología (Buffington *et al.*, (2007). Buffington *et al.* (2012) estiman que la divergencia de los charipinos fue hace unos 110 Ma, lo cual también se encuentra dentro de la fecha de origen estimada para los áfidos (80-150 Ma, Tabla 3, von Dohlen y Moran, 2000); a pesar de este resultado es necesario ampliar el muestreo para tener una estimación más robusta ya que el dato expuesto ha sido a través de un único taxón (*Phenoglyphis* sp.).

La subfamilia Eucoilinae es un grupo muy homogéneo morfológicamente, caracterizado, entre otras sinapomorfias (Ronquist, 1999a; Fontal-Cazalla *et al.*, 2002; Buffington *et al.*, 2007), por la presencia de una copa o placa escutelar que tiene una depresión profunda central o posterior (Figs. 6a-b); la parte inferior de la depresión está perforada con poros que están conectados a los conductos de salida de una gran glándula escutelar interna. Esta estructura es única

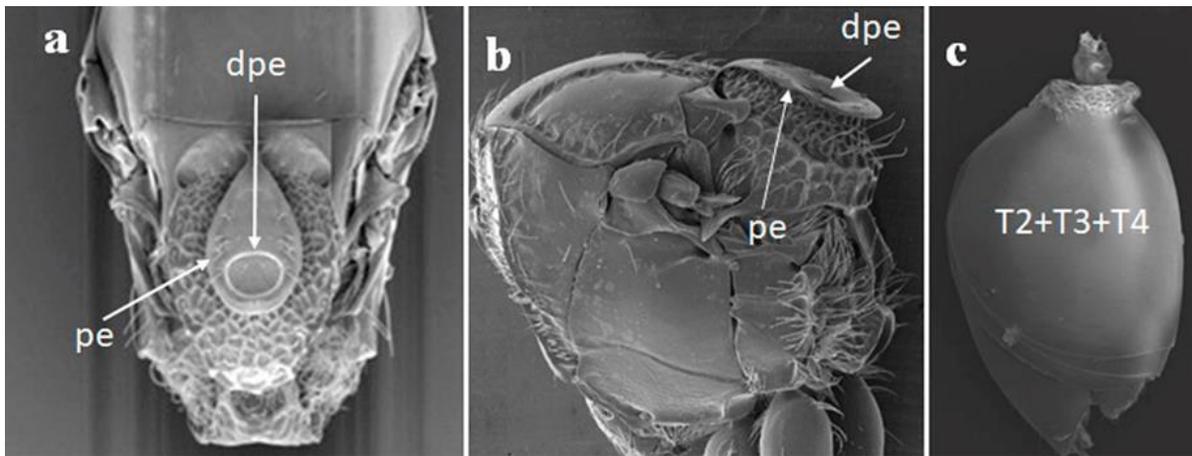


Figura 6. Eucoilinae: (a) escutelo de *Trychoplasta* sp (Morphbank, Fontal-Cazalla), (b) mesosoma en visión lateral de *Gronotoma* sp (Morphbank, Fontal-Cazalla) y (c) metasoma en visión lateral de *Trychoplasta* sp (Morphbank, Fontal-Cazalla). [pe = placa escutelar, dpe = depresión de la placa escutelar, T = terguito metasomal].

en Cynipoidea. Otro carácter inusual que se encuentra en todos los Eucoilinae viene representado por la fusión del segundo al cuarto terguito metasomal en las hembras (Fig. 6c), sólo compartido con Pycnostigminae entre los Figitidae (Ronquist, 1995a).

El primer análisis filogenético a gran escala fue realizado por Fontal-Cazalla *et al.* (2002) en parte confirmando y en parte revisando las opiniones de Nordlander (1982); cinco años más tarde aparece el análisis de Buffington *et al.* (2007) que incluye tanto morfología como datos moleculares. Gracias a estos estudios, se tiene ahora una idea bastante buena de la filogenia de Eucoilinae y de la ubicación de los géneros, pero dado que ninguna o muy pocas claves de identificación se han basado en estos reordenamientos, la confusión sigue existiendo (Forshage y Nordlander, 2008). Esto también se manifiesta en la aceptación de tribus o 'grupos morfológicos'. En estos años se ha hecho un intento en establecer correctamente las tribus existentes. El estudio de Forshage y Nordlander (2008) reconoce un total de cinco tribus para la fauna europea, Ronquist *et al.* (2006) menciona tres tribus en la zona Neotropical, el estudio de Buffington (2009) define una tribu nueva del Neotrópico y finalmente el trabajo de van Noort *et al.* (2015) aparecen un número incierto de posibles nuevas tribus en la región Afrotropical. No existe ningún estudio que defina exactamente el número de tribus de los Eucoilinae y algunas de ellas están en discusión, pero atendiendo a los trabajos

publicados mencionados anteriormente un total de cinco tribus pueden ser consideradas como válidas (más otra descrita recientemente, Zaeucoilini): (i) Diglyphosematini que coincide con el "grupo *Gronotoma*" en el análisis de Fontal-Cazalla *et al.* (2002) y Buffington *et al.* (2007), y en parte con el "grupo *Gronotoma*" de Nordlander (1982b); (ii) Eucoilini que coincide con el "grupo *Trybliographa*" en el análisis de Fontal-Cazalla *et al.* (2002), y en la hipótesis de Nordlander (1981, 1982b); (iii) Ganaspini que coincide en gran medida con el "grupo *Zamischus*" de Buffington *et al.* (2007), uniendo así el "grupo *Ganaspis*" y el "grado neotropical" más la mayoría del "grupo *Chrestosema*" del análisis de Fontal-Cazalla *et al.* (2002); (iv) Kleidotomini que coincide con el "grupo *Kleidotoma*" en el análisis de Fontal-Cazalla *et al.* (2002) y Buffington *et al.* (2007), y en parte con el "grupo *Kleidotoma*" de Nordlander (1982b); (v) Trichoplastini que coincide con el "grupo *Rhoptromeris*" en el análisis de Fontal-Cazalla *et al.* (2002) y de Nordlander y Grijpma (1991), y en parte con la de Nordlander (1981, 1982a, b); (vi) Zaeucoilini que es parte del "grupo *Gronotoma*" de Nordlander (1982b) y otros géneros Neotropicales (Buffington, 2009). De todas estas tribus solo Diglyphosematini (revisada por Buffington, 2011) y Zaeucoilini (descrita por Buffington, 2009) son las únicas que se podrían aceptar con absoluta certeza ya que el resto de las tribus se agrupan bajo la denominación 'core Eucoilini' o núcleo de euco-

ilinos. De las cuatro tribus del ‘core Eucoilini’, Trichoplastini presenta una sinapomorfia en la placa pronotal que la hace fácilmente reconocible y la Kleidotomini se reconoce por la forma del margen alar (excepto *Cothonaspis* Hartig, 1840) y por tener una celda radial abreviada en la parte anterior, entre otras características. La tribu Ganaspidini es la tribu más grande y más difícil de Eucoilinae; los límites genéricos entre los principales géneros no son claros y una pequeña selección de formas autapomórficas tiene actualmente un estado genérico que podría trasladarse a los géneros principales (van Noort *et al.*, 2015). Finalmente, la tribu Eucoilini posiblemente no sea monofilética; esta tribu puede ser parafilética *vis a vis* con Trichoplastini y las dos tribus eventualmente tienen que fusionarse. Biológicamente (Buffington y Ronquist, 2006; Buffington *et al.*, 2012; van Noort *et al.*, 2015) se caracterizan por ser endoparasitoides de las larvas de muscomorfos (Diptera: Schizophora); un gran grupo de Eucoilinae son parasitoides de Agromyzidae, principalmente minadores de hojas en el dosel, pero la mayoría ataca larvas de varias familias de especies típicamente en hábitats en descomposición (carroña, estiércol, fruta, hojarasca, algas marinas, etc.) como los Calliphoridae, Drosophilidae, Ephydriidae, Muscidae, Phoridae, Sepsidae, Sarcophagidae y Sphaeroceridae pero también en plantas vivas, hongos y algas como los Agromyzidae, Anthomyiidae, Chloropidae y Tephritidae; aunque el número de familias de dípteros a los que pueden atacar es muy amplio, debe tenerse en cuenta que la biología de la mayoría de las especies de la subfamilia sigue siendo desconocida (van Noort *et al.*, 2015; Forshage y Buffington, *pers. obs.*). La asociación con el estiércol animal parece haber causado la pérdida de pubescencia del propodeo y del segundo terguito metasomal (Nordlander, 1978). Eucoilinae es sin duda el grupo más diverso y rico de todos los Figitidae con unos 85 géneros y casi 1000 especies descritas quedando aún muchísimas por describir en las colecciones (van Noort *et al.*, 2015). Buffington *et al.* (2012) estiman que la divergencia de los Eucoilinae es de 106 Ma lo cual también se encuentra dentro de

la fecha de la divergencia estimada de Cyclorrhapha (150 Ma, Tabla 3; Wiegmann *et al.*, 2011). Sin embargo, las radiaciones mayores en Eucoilinae ocurrieron mucho más tarde, entre 30 y 70 Ma; estas estimaciones corresponden bien con las estimaciones de Wiegmann *et al.* (2011) para la divergencia a nivel de familia en Schizophora (48-73 Ma, Tabla 3) y sugieren que las eucoilinos colonizaron los hospedadores de dípteros esquizóforos en dicho periodo, ya que éstas estaban emergiendo en el Eoceno.

La subfamilia Emargininae fue nombrada como un taxón separado (Kovalev, 1994; Ronquist, 1999a) incluyendo cinco géneros: *Thoreauella* Girault, 1930; *Emargo* Weld 1960; *Bothriocynips* Díaz, 1978; *Weldiolo* Kovalev, 1994 y *Quinlania* Kovalev, 1994. Estos géneros fueron previamente colocados en la subfamilia Figitinae [*Thoreauella* por Weld (1952) y *Emargo* por Weld (1960)], en la subfamilia Charipinae [*Bothriocynips* por Díaz (1978)], o en la subfamilia Eucoilinae [*Emargo* por Quinlan (1988) y Lin (1988)]. A pesar de la confusión clasificatoria anterior, los Emargininae forman un grupo morfológicamente homogéneo e indudablemente monofilético (Ronquist, 1999a). Muchas especies tienen dos carenas de varias formas en el disco escutelar (Fig. 7c), pero aparentemente esta estructura no está universalmente presente en el grupo (Figs 7d-e) (Quinlan, 1988). Estas carenas han sido interpretadas como el margen de una placa escutelar reducida de tipo eucoilino. Sin embargo, las carenas escutelares de Emargininae nunca asumen la forma de un plato elevado o copa y aparentemente no hay una glándula asociada (Ronquist, 1999a). Kovalev (1994) sugirió dividir Emargininae (que él trató como una familia separada, como ya se ha mencionado anteriormente) en dos tribus. Sin embargo, la división tribal de los Emargininae no está justificada, considerando la homogeneidad morfológica del grupo y la falta de conocimiento de las relaciones intergenéricas (Ronquist, 1999a). Además, Ronquist (1999a) afirma que incluso se podría argumentar a favor de tratar a toda la subfamilia como un solo género; Pujade-Villar *et al.* (2002) sinonimizan *Bothriocynips* con *Emargo*, y recientemente van Noort *et al.* (2015)

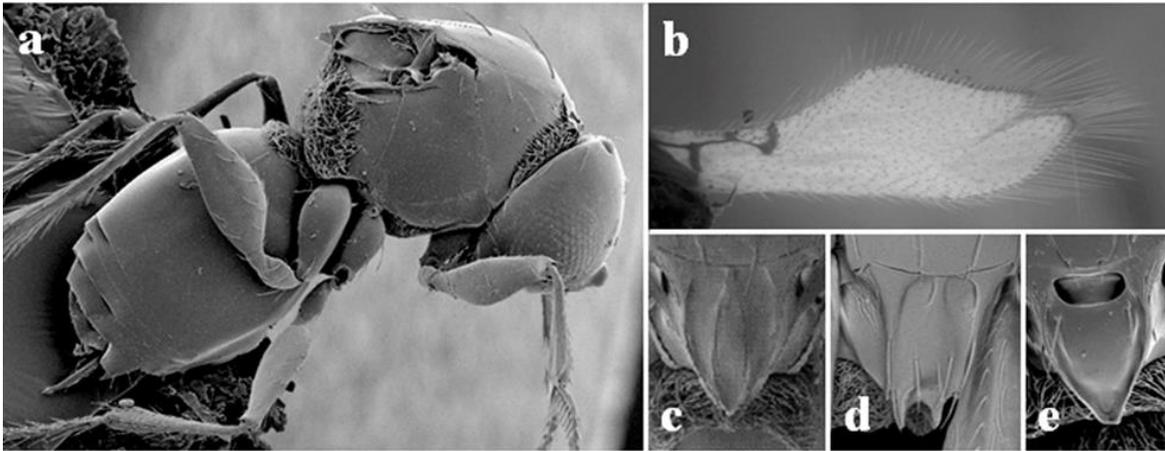


Figura 7. Emargininae: (a) aspecto de *Thoreauella* (= *Emargo*), alas cotadas; (b) primer par de alas; (c-d) escutelos: (c) *Thoreauella* (= *Emargo*), (d) *Thoreauella* (Morphbank, Buffington) (e) *Thoreauella* (= *Bothriocynips*).

sinonimizan el resto de géneros de Emargininae con *Thoreauella*, por lo que la familia es ahora monogénica aunque a su vez establecen dichos autores cuatro grupos distintos para la fauna Afrotropical; posiblemente haya habido precipitación en dejar la tribu monogénica por lo que es preciso un análisis exhaustivo de la morfología de las especies. Su biología es desconocida, aunque probablemente son parasitoides de larvas de dípteros que viven en nidos de hormigas o en depósitos de desperdicios de hormigas (Weld, 1960; Díaz 1978). Erróneamente, Ros-Farré (2007) y Pujade-Villar *et al.* (2013a) mencionaron esta familia como ‘Emarginae’. Buffington *et al.* (2012) estiman que la divergencia de los Emargininae es entre 30-35 Ma.

La subfamilia Pycnostigminae es la que ha sufrido menos cambios taxonómicos en los Cynipoidea. La apomorfia más evidente que agrupa sus especies (Ronquist, 1999a) radica en presentar la celda radial secundariamente esclerotizada, formando un pseudopterostigma (Fig. 10a) (Königsmann 1978). Además (Ronquist, 1999a), presentan un gran segmento metasomal, resultado de la fusión del segundo al cuarto segmentos tanto en los machos como en las hembras; este carácter sólo es compartido por la hembra de los Eucoilinae. La biología de los Pycnostigminae es desconocida, pero su posición filogenética sugiere que deben ser parasitoides de larvas de dípteros en la descomposición de material orgánico o dentro de las plantas (Ronquist, 1999a) aunque para Buffington *et al.*

(2012) podrían ser parasitoides de himenópteros inductores de agallas. Su distribución es fragmentada; la mayoría de las especies están en Sudáfrica, una especie está presente en el Norte de África (Argelia) y dos en el sudoeste de Asia (Armenia, Turkmenistán y Emiratos Árabes Unidos), no habiéndose encontrado esta subfamilia en las zonas intermedias. Esta peculiar distribución, según Buffington y van Noort (2007), ha de estar relacionada con la historia de formación del Continente Africano; hace unos 20 millones de años empezó la acidificación del sur de África con la formación del actual sistema de corrientes ascendentes de Benguela, que eliminó el suministro de humedad al interior del continente desde el Océano Atlántico lo cual fue aún más acusado por el levantamiento del continente que aumentó la altura de la zona oriental, consolidando aún más el gradiente de precipitación este-oeste lo cual afectó de forma drástica la geografía del bioma vegetal. Los patrones actuales de distribución corresponden a hábitats mediterráneos o desérticos en zonas templadas y semiáridas. La revisión de esta subfamilia fue publicada en Buffington y van Noort (2007). La divergencia de los Pycnostigminae está íntimamente relacionada con la divergencia de otros dos taxones (Buffington *et al.*, 2012). Los datos sugieren que los Plectocynipinae (de distribución sudamericana) se separaron de las australianas Mikeiinae + ancestros de Pycnostigminae hace c. 91 Ma; se estimó que los dos taxones en el último grupo se separaron el uno del otro c. 49 Ma, que es mucho después de

que África y Australia se separaron. Esto sugiere una subsecuente radiación del ancestro de los Pycnostigminae desde Australia a África a través de Asia. Es difícil postular los posibles mecanismos subyacentes que impulsan la dispersión y la radiación de un ancestro de Pycnostigminae dado que no se conocen las relaciones de la subfamilia. Pero debido a que los Mikeiinae atacan a agallas de hojas de Myrtaceae producidas por himenópteros, la radiación puede haber seguido la disponibilidad de hospedadores adecuados en la misma familia de plantas o en las relacionadas. Por ello, los Pycnostigminae probablemente son parasitoides de himenópteros que habitan en agallas en África, sin embargo, hay que tener precaución al inferir la biología de este grupo ya que el linaje del que deriva es el clado más grande de Figitidae.

Figitinae ha sido un cajón de sastre que agrupa figítidos con morfologías y biologías muy dispares. Ya Ronquist (1995a) mencionaba que

había géneros que se relacionaban morfológicamente con otros grupos de Figitidae o incluso con Cynipidae. En un análisis posterior, Ronquist (1999a) afirma que: *Figites* Latreille, 1802 y *Neralsia* Cameron, 1883 comparten algunas características derivadas con Aspicerinae; *Amphithectus* Hartig, 1840 (que debe eliminarse de la sinonimia con *Sarothrus* Hartig, 1840) y *Seitneria* Tavares, 1928 (que debe eliminarse de la sinonimia con *Figites*) muestran algunas semejanzas simplesiomórficas con *Melanips*; *Lonchidia* Thomson, 1862 muestra afinidades con Emargininae y posiblemente Eucoilinae + Pycnostigminae. Los Figitinae, en ese momento, se definían por la falta de caracteres derivados presentes en otras subfamilias de Figitidae. Para Ronquist (1999a) Figitinae era muy probablemente parafilético y el primer resultado en este sentido fue que *Melanips* se separaba del resto de Figitinae en su estudio filogenético (Fig. 8).

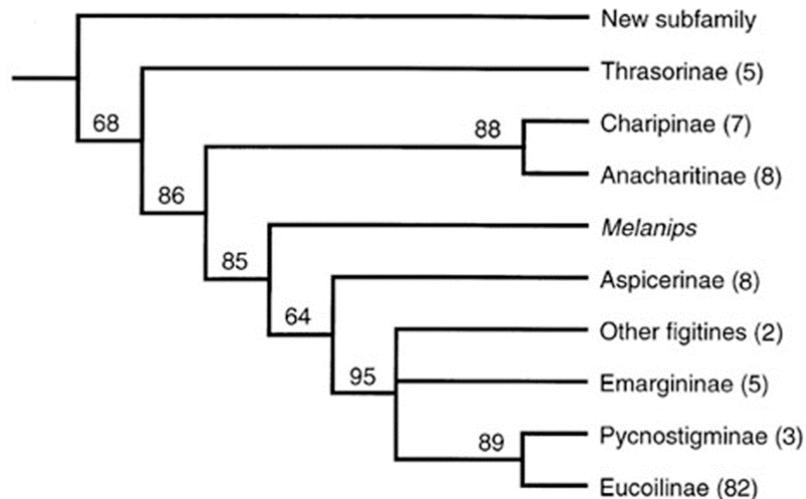


Figura 8. Relaciones entre los figítidos según Ronquist (1999b). Los números en las ramas son valores de soporte bootstrap (de 1,000 repeticiones de búsquedas de ramas y límites). Los números entre paréntesis indican la cantidad de géneros en cada taxón terminal. La nueva subfamilia corresponde a Parnipinae que fue descrita posteriormente por Ronquist y Nieves-Aldrey (2001).

Buffington *et al.* (2007), en un estudio exhaustivo, obtienen el mismo resultado (*Melanips* + Aspicerinae) por lo que llegan a la conclusión de que *Melanips* es un aspicerino, lo cual es erróneo (ver el apartado de Aspicerinae); además las esculturas del mesoescudo son completamente distintas (Figs. 9b-c) y muy homogéneas en Aspicerinae, como también en lo

que se llamará más adelante Figitinae *sensu stricto* (Fig. 9a). Sea como fuere, *Melanips* no es un Figitinae, como seguramente tampoco lo son *Nebulovena* y *Ferperira* descritos por Paretas-Martínez *et al.* (2012) y Pujade-Villar *et al.* (2013b) respectivamente. Estos tres géneros tienen en común presentar la cabeza y mesosoma (Fig. 9b) siempre fuertemente coriáceos y pubescentes;

T1 metasomal sin formar un collar, en forma de pestaña esclerotizada y carenada (Fig. 9e) y la presencia de un anillo pubescente o parches de sedas en el T2 metasomal; celda radial alargada (Fig. 9n), superficie alar siempre pubescente; y segmentos del funículo alargados (Fig. 9l). Seguramente configuren una subfamilia distinta,

aún por describir relacionada con los Aspicerinae. Una vez fuera *Melanips* de Figitinae, el grupo sigue no siendo homogéneo. Se pueden distinguir tres modelos morfológicos: (i) Figitinae *sensu stricto*, (ii) el grupo *Lonchidia*, y (iii) el grupo *Sarothrus*.

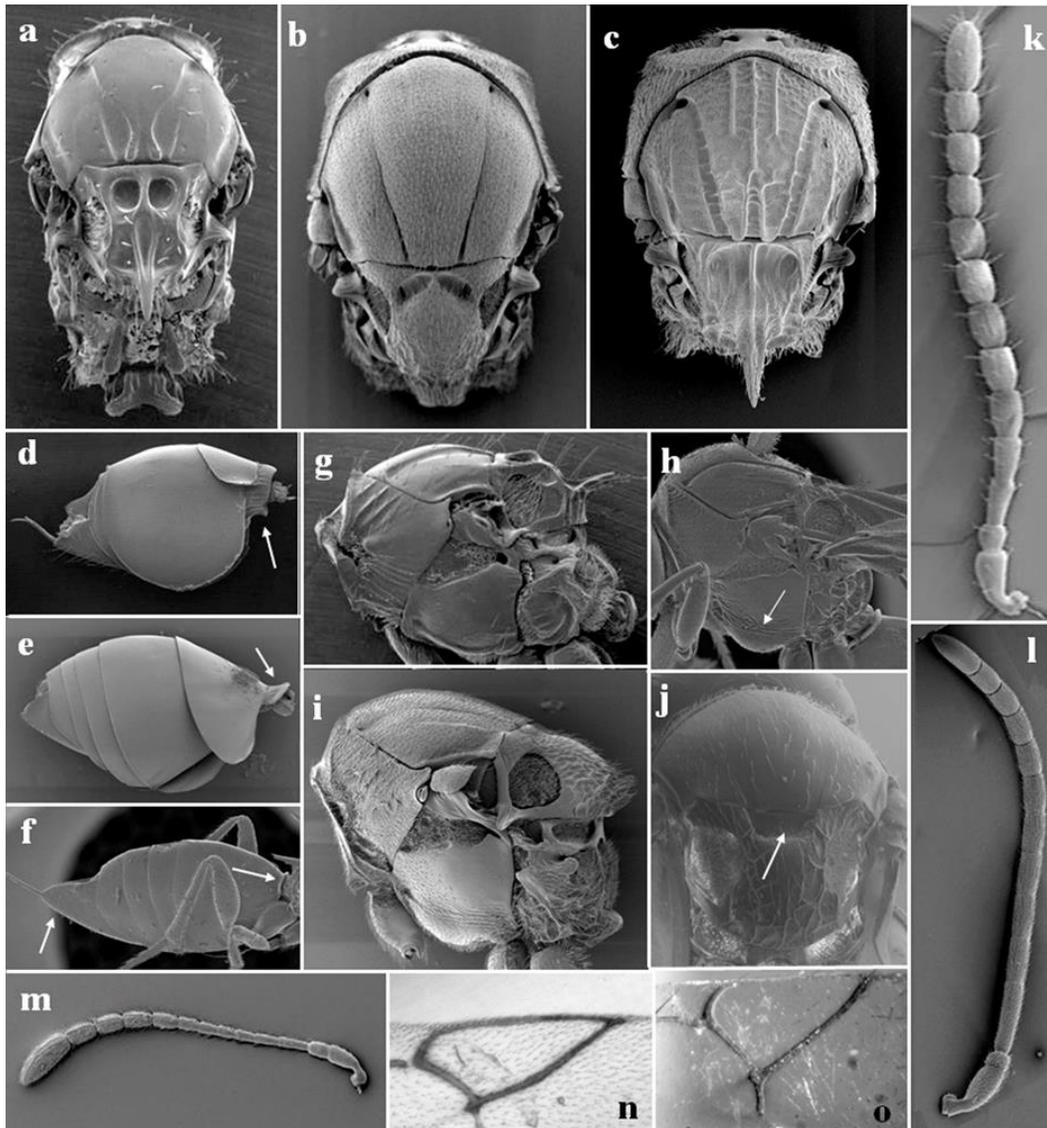


Figura 9. (a-c, j) Mesosoma en visión dorsal, (d-f) metasoma en visión lateral, (g-i) mesosoma en visión lateral, (n-o) celda radial, (k-m) antena de la hembra. (a, d, g, k, o) *Neralsia* sp., (b, e, i, l, n) *Melanips opacus*, (c) *Aspicerca scutellata*, (f, h) *Amphitectus*, (j, m) *Lonchidia*. [a-b, d-e, g, i, k, l, n-o: Morphbank, Fontal-Cazalla; m: Morphbank, Liljeblad].

Los Figitinae *sensu stricto* están representados por los géneros: *Figites*, *Foersterhomorus* Pujade-Villar y Petersen-Silva, 2011 (= *Homorus* Förster, 1869), *Neralsia*, *Trischiza* Förster, 1869, *Xyalophora* Kieffer, 1901, *Xyalophoroides* Jiménez y Pujade-Villar, 2008 y *Zygosia* Förster,

1869. Todos ellos son individuos robustos, de gran tamaño (alrededor de 3 mm, a menudo mayores); cuerpo negro, liso y brillante; cabeza ovalada o sub-esférica; antenas de las hembras siempre claramente más cortas que el cuerpo, flagelómeros de las hembras ampuliformes (Fig.

9k) con una pubescencia similar a un pincel; pronoto con carenas anteroposteriores (Fig. 9g), que pueden ser tan sólo ventrales o dorsales y ventrales; mesosoma masivo respecto a la cabeza (Fig. 9a, g); área en contacto con las tégulas siempre lisa; mesopleura sin surco transversal, superficie con un carenado más o menos extenso (Fig. 9g); foveas escutelares grandes y lisas (Fig. 9a); celda radial corta (Fig. 9o), alas a menudo muy poco pubescentes; metasoma liso, brillante, masivo con el T1 en forma de collar esclerotizado que cubre el pecíolo (Fig. 9d). En lo que se refiere a su biología los registros indican que atacan larvas de Diptera que se alimentan de materia orgánica en descomposición: carroña (*Figites*) y excrementos (*Neralsia*).

Los Figitinae *sensu stricto* se encuentran a su vez divididos en dos grupos morfológicos muy probablemente monofiléticos: aquellos con espina escutelar (*Neralsia*, *Xyalophora*, *Xyalophoroides*) y aquellos otros sin espina escutelar (*Figites*, *Foersterhomorus*, *Trischiza*, *Zygosia*); los primeros fueron revisados por Jiménez-Mercado (2007). El grupo *Lonchidia* está configurado por pocas especies incluidas en un único género de biología desconocida. Morfológicamente son muy peculiares puesto que son de pequeño tamaño (alrededor de 1mm, aunque los hay mayores), el cuerpo es liso y brillante, las foveas escutelares están fusionadas formando una única depresión (Fig. 9j), las antenas de las hembras se ensanchan distalmente (Fig. 9m) y presentan dos placas densas de setas en la base del segundo terguito metasomal. Finalmente, el grupo *Sarothrus* (con los géneros *Amphithectus* (= *Seitneria* después de Forshage y Nordlander, 2018), *Sarothroides* Belizin, 1961 y *Sarothrus*, y posiblemente también *Paraschiza* Weld, 1944) morfológicamente se diferencian de los grupos anteriores por el siguiente conjunto de caracteres: tamaño grande (alrededor de 3mm); cuerpo negro, liso, brillante; cabeza y mesosoma liso, a veces coriáceo (*Amphithectus*); mesopleura sin carenado fuerte, en su lugar hay un surco transversal débil con carenas internas (Fig. 9h); T1 metasomal en forma de pestaña esclerotizada, sin formar un collar (Fig.9f); presencia de un anillo o parches de abundantes sedas en T2 metasomal; y metasoma grande,

fuertemente punteado, hypopigium sobresaliente (Fig.9f). Los registros indican que el grupo *Sarothrus* ataca larvas de Anthomyiidae (Diptera) que se alimentan de los órganos reproductivos de Asterales (*Amphithectus* y *Sarothrus*) o de la pinnacea del género *Larix* (*Amphithectus* = *Seitneria*) (Ronquist, 1999; Forshage y Buffington, 2018). La subfamilia Figitinae muy probablemente será escindida en nuevas subfamilias en el futuro al separar el grupo *Lonchidia* y el grupo *Sarothrus* como ya sucedió con *Melanips*. Buffington *et al.* (2012) estimaron que la divergencia de los Figitinae es de 88 Ma lo cual también se encuentra dentro de la fecha de la divergencia estimada de Cyclorrhapha (150 Ma, Tabla 3; Wiegmann *et al.*, 2011). Sin embargo, las radiaciones mayores en Figitinae ocurrieron mucho más tarde, hace unos 62 Ma; estas estimaciones corresponden bien con las estimaciones de Wiegmann *et al.* (2011) para la divergencia a nivel de familia en Schizophora (48-73 Ma, Tabla 3) y sugieren que las figitinos (al igual que los eucoilinos) colonizaron los hospedadores de moscas esquizóforas en dicho periodo ya que éstas estaban emergiendo en el Eoceno.

La subfamilia Thrasorinae se utilizó (Ronquist, 1999a) para incluir los figitinos inquilinos *sensu* Ronquist (1994) excepto '*Aulacidea nigripes*, es decir los géneros *Euceroptres* y *Myrtopsen* (previamente incluidos en Cynipidae) y *Thrasorus*, *Pegacynips* y *Plectocynips* (previamente en Figitinae), aprovechando las ideas de Kovalev (1994) que consideró la familia Thrasoridae para incluir sólo al género *Thrasorus*. La subfamilia, aunque seguramente parafilética según Ronquist (1999a), se defendía por aglutinar géneros asociados a agallas de cinípidos o calcidoideos en varias especies de árboles y arbustos cuyos adultos presentaban la metacoxa claramente hinchada, carácter de consistencia dudosa (Ros-Farré y Pujade-Villar, 2007) al compararla con especies de *Xyalophora* y *Neralsia* (Figitinae). '*Aulacidea nigripes* no fue incluido en los Thrasorinae al ser un parasitoide de agallas que se localizan en plantas herbáceas y al presentar adultos con la metacoxa alargada. Posteriormente, Ronquist y Nieves-Aldrey (2001) describieron la subfamilia Parnipinae

para incluir '*Aulacidea nigripes* en un nuevo género: *Parnips* Ronquist y Nieves-Aldrey, 2001. La agrupación de géneros en Thrasorinae duró poco ya que enseguida se vio que la subfamilia estaba compuesta por grupos muy diferenciados morfológicamente. En primer lugar, fueron escindidos de esta subfamilia los géneros *Plectocynips* y *Pegascynips* que presentan una espina metatibial muy larga (tal como ya había señalado Ronquist, 1999a), agrupándolos en los Plectocynipinae, una nueva subfamilia (Ros-Farré y Pujade-Villar, 2007). El género *Euceroptres*, con una apariencia que recuerda los Cynipidae, también fue excluido de los Thrasorinae en Ros-Farré y Pujade-Villar (2007); Buffington y Liljeblad (2008) describieron la subfamilia Euceroptrinae para este género. El mismo año Buffington (2008) describió un nuevo género, *Mikeius* Buffington, 2008, y lo incluyó dentro de los Thrasorinae, pero poco más tarde Paretas-Martínez *et al.* (2011) demostraron con un estudio filogenético que no era un Thrasorinae, por lo que describieron subfamilia Mikeiinae para incluir este género y otros dos nuevos géneros (*Palmiriella* Pujade-Villar y Paretas-Martínez, 2010 y *Cicatrix* Paretas-Martínez, 2010). Finalmente, Ros-Farré y Pujade-Villar (2007) describieron del Amazonas el género *Scutimica* Ros-Farré, 2007 (Thrasorinae). Así la subfamilia Thrasorinae incluye en la actualidad los géneros *Myrtopsen*, *Palmiriella*, *Cicatrix*, *Thrasorus* y *Scutimica*. Todos ellos constituyen un grupo natural caracterizado morfológicamente por tener un surco circumtorular (Fig. 11b), sugiriendo que esto era una sinapomorfía de la subfamilia. Paretas-Martínez *et al.* (2011) confirmaron que la observación de Ros-Farré y Pujade-Villar (2007) era cierta. La subfamilia presenta una diferencia genérica en el metasoma lo cual es único en familias y subfamilias de Cynipoidea; hay dos morfologías metasomales principales: T2-T3 libre (*Thrasorus*, *Cicatrix*), y T2-T3 fusionados en un gran sinterguito (*Palmiriella*, *Scutimica*, *Myrtopsen*). Los Thrasorinae están presentes en la región australiana (*Thrasorus*, *Cicatrix* y *Palmiriella*) y en la región neotropical (*Scutimica* y *Myrtopsen*), este último con algún representante del Neártico. Paretas-Martínez *et*

al. (2011) hacen un estudio filogenético de los grupos basales de figítidos y demuestran que Thrasorinae, Plectocynipinae y Mikeiinae son grupos monofiléticos; a pesar de ello el estudio de Buffington *et al.* (2012) menciona que los Thrasorinae aparecen como parafiléticos en lo que se refiere a las especies de América del Norte con las de América del Sur. La revisión de los Thrasorinae fue realizada por Ros-Farré y Pujade-Villar (2009). Se conoce poco de su biología. Se sabe que *Myrtopsen* es parasitoide de agallas producidas probablemente por Torymidae (Chalcidoidea) y aunque de varias especies no se conoce el hospedador vegetal, los datos indican que las especies neárticas están asociadas con agallas localizadas en Myrtaceae (*Acacia* Mill. y *Mimosa* L.) mientras que las especies neotropicales atacan agallas de Fabaceae (*Blepharocalyx* O. Berg, *Myrciaria* O. Berg y posiblemente *Eugenia* P. Micheli ex L.). También se sabe que los Thrasorinae australianos (Paretas-Martínez *et al.*, 2013) están relacionadas con agallas que producen calcidoideos en especies de *Acacia* y *Eucalyptus* L'Hér., aunque la mayoría de estos registros han de ser verificados (Paretas-Martínez *et al.*, 2011). La divergencia de los Thrasorinae es incierta; seguramente aparecieron hace unos 75 Ma y existe una división entre las especies de América del Norte y América Central en torno a 35 Ma. (Buffington *et al.*, 2012).

La subfamilia Parnipinae incluye únicamente un género monoespecífico parasitoide de *Barbotinia oraniensis* (Cynipidae) que induce agallas esféricas dentro de las cápsulas de semillas de especies anuales de amapolas (*Papaver rhoeas* L. y *P. dubium* L.) en la región circummediterránea. Aunque esta especie (*Parnips nigripes*) es similar a un cinípido agallícola (Cynipidae), de hecho, fue descrito como un agallícola, comparte algunas características inusuales con Figitidae centrales como el género *Melanips*, por lo que primero Nieves-Aldrey (1994) lo excluye de los Cynipidae y después Ronquist (1994) lo incluye entre los figitoides inquilinos. Los análisis filogenéticos posteriores, basados en caracteres morfológicos, indicaron que (Ronquist y Nieves-Aldrey, 2001): (i) *P. nigripes* queda fuera de los Cynipidae inductores de agallas, al igual que los otros figito

ides inquilinos *sensu* Ronquist (Ronquist, 1995a, Liljebblad y Ronquist, 1998); (ii) el antiguo grupo de los inquilinos figitoides, excluyendo a *P. nigripes*, forman un único linaje (Ronquist, 1999a); (iii) *P. nigripes* forma el grupo hermano de los Figitidae restantes, incluidos los Thrasorinae *sensu* Ronquist (Ronquist, 1999a); y (iv) *P. nigripes* no es un inductor de agallas o inquilino fitófago, sino un parasitoide koinobionte de *B. oraniensis* (Cynipidae: Aylacini). Se diferencia de todos los otros Figitidae por la combinación de un mesoescudo opaco y la falta de un surco mesopleural horizontal (Ronquist y Nieves-Aldrey, 2001: Figs. 4a-b); el surco / carena mesopleural sólo se pierde secundariamente en los Charipinae más evolucionados, en Emargininae y en otros pocos Figitidae (Ronquist y Nieves-Aldrey, 2001). *Parnips nigripes* es morfológicamente muy similar a su anfitrión, *Barbotinia oraniensis*. Las similitudes son tan grandes que las especies se confunden fácilmente si no se examinan en detalle. Dada la posición filogenética basal de estos dos géneros en sus familias respectivas, y la gran proporción de plesiomorfias existentes en Figitidae + Cynipidae en los caracteres esqueléticos analizados (Ronquist y Nieves-Aldrey, 2001), parece probable que gran parte del parecido general entre ellos se deba a la herencia compartida del antecesor común más reciente de figítidos y cinípidos. Tanto *P. nigripes* como su anfitrión, *B. oraniensis*, son similares a fósiles de la familia Gerocynipidae (†). La posición filogenética de los Gerocynipidae aún no se ha analizado formalmente, pero Ronquist (1999a) sugiere que podrían pertenecer al grupo que originó los microcinipoideos (Figitidae + Cynipidae). No hay ninguna razón para que el parasitoide imite la apariencia de su hospedador, pero algunas similitudes pueden ser causadas por la convergencia inducida por el medio ambiente. Es el único caso conocido en los Cynipoidea donde exista tanta similitud entre hospedador y parasitoide por lo que la hipótesis de la herencia compartida de Ronquist y Nieves-Aldrey (2001) toma una gran importancia y es extremadamente sugerente; otro caso parecido de similitud entre huéspedes y parasitoide es Euceroptrinae. La divergencia de Parnipinae es incierta debido a la

inestabilidad del grupo según el análisis utilizado; así, *Parnips* se sitúa basalmente en los Figitidae en el análisis de parsimonia y como grupo hermano de Cynipidae en el análisis bayesiano (Buffington *et al.*, 2007). Esta subfamilia es especialmente interesante desde un punto de vista filogenético y evolutivo ya que Ronquist y Nieves-Aldrey (2001) plantearon la hipótesis de que *Parnips* era un linaje relictual que representa la biología de los primeros figitidos, que, según dichos autores, pudo producirse como parasitoides de himenópteros inductores de agallas en cápsulas de semilla de *Papaver* (Papaveraceae); se puede recordar la similitud mencionada entre *P. nigripes* y *B. oraniensis*. Si esto es así, *P. nigripes* puede ser considerado como un fósil viviente. Ronquist y Nieves-Aldrey (2001) sugieren además que la división basal entre Cynipidae y Figitidae debe ser de al menos 83 Ma (basado en fósiles), siendo la divergencia estimada de Parnipinae de unos 100 Ma (Buffington *et al.*, 2012).

La subfamilia Euceroptrinae fue establecida por Buffington y Liljebblad (2008) después de que Ros-Farré y Pujade Villar (2007) consideraran que *Euceroptres* no era un Thrasorinae por la falta de surco circumtorular. Se diferencia de todos los demás Figitidae (excepto Parnipinae) por la presencia de la areola en el ala anterior, y de Parnipinae por la presencia del surco mesopleural. Una sorprendente simplesiomorfía de *Euceroptres* es la presencia de una carena lateral pronotal muy desarrollada (Buffington y Liljebblad, 2008). Este carácter es compartido con Liopteridae (Ronquist 1995a) y Stolamissidae (†) (Liu *et al.*, 2007), los Figitidae de las subfamilias Aspicerinae y Parnipinae, el grupo Gronotoma de Eucoilinae (Buffington *et al.*, 2007) y algunos Cynipidae (Ronquist 1995b). Son parasitoides de especies de agallas del Neártico (EEUU) del género *Andricus* Hartig, 1840 (Cynipidae: Cynipini) en diversas especies de *Quercus* L. pertenecientes a secciones distintas (*Protobalanus*, *Quercus* y *Lobatae*); la única sección donde no se han encontrado es *Cerris*, pero *Cerris* no ocurre en América. Incluye un único género *Euceroptres* con 4 especies. Es posible que este género hubiese sido alguna vez un grupo más rico en especies del cual sólo unos

pocos linajes dispersos han sobrevivido hasta la fecha (Buffington y Liljeblad, 2008). Dichos autores, mediante un estudio filogenético detectan dos linajes morfológicamente distintos: uno de ellos formado por dos especies restringido a la región neártica occidental y el segundo con otras dos especies distribuidas en la región neártica oriental y sudoriental. Liu *et al.* (2007) datan la división de Cynipidae y Figitidae al menos al principio del Cretácico, proporcionando evidencia de que incluso los 'neo-eucoilinos', o 'núcleo' de Eucoilinae de Fontal-Cazalla *et al.* (2002) o grupo *Zamischus* de Buffington *et al.* (2007), estaban presentes a mediados del Cretácico. Estos datos sugieren que los Figitidae son de hecho un linaje antiguo, y los miembros de estos linajes ancestrales como Euceroptrinae, pueden representar ejemplos de los llamados taxones "fósiles vivientes", al igual que ya ha sido mencionado en Parnipinae. La estimación de divergencia de Euceroptrinae de su grupo hermano es de 109 Ma, lo cual es un problema ya que este valor es claramente mucho más antiguo que la estimación de la aparición de los Cynipidae (59 Ma) a los que atacan (Buffington *et al.*, 2012). Según estos autores, dicha diferencia podría explicarse de dos formas: (i) *Euceroptres* es simplemente el representante de América del Norte de una subfamilia Euceroptrinae mucho más grande y más diversa en espera de ser descubierta en el sudeste asiático, o bien (ii) que pudo haber existido una fauna de Euceroptrinae mucho más grande y más diversa en el pasado que se asoció con cinípidos en plantas hospedantes distintas de *Quercus*.

La subfamilia Plectocynipinae fue establecida por Ros-Farré y Pujade-Villar (2007) para acomodar dos géneros incluidos en Thrasorinae *sensu* Ronquist, *Pegascynips* y *Plectocynips*, que presentaban un espolón extraordinariamente largo (Fig. 11g), carácter que ya había señalado anteriormente también Ronquist (1999a), así como la ausencia del surco circumtorular. Ros-Farré y Pujade-Villar (2002) también notaron que las hembras de estos dos géneros poseen el séptimo esternito metasomal extremadamente largo. De distribución Neotropical, biológicamente están asociados con agallas producidas en *Nothofagus* Blume. Ronquist y

Nieves-Aldrey (2001) sugirieron que el hospedador para las Plectocynipinae podría ser *Paraulax* Kieffer, 1904 (Cynipidae: Paraulacini), basado en evidencia de crianza circunstancial (de Santis *et al.*, 1993). El género *Araucocynips* Buffington y Nieves-Aldrey, 2011, comparte el mismo hábitat con *Paraulax* que habita sólo bosques de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. La biología de *Araucocynips* es similar a la del género relacionado *Plectocynips*, entonces las agallas inducidas por especies de *Aditrochus* Rübsaamen, 1902 (Pteromalidae) en *Nothofagus obliqua* pueden ser hospedadores potenciales (Buffington y Nieves-Aldrey, 2011). La subfamilia, con tres géneros, ha sido revisada por Buffington y Nieves-Aldrey (2011). Según Buffington *et al.* (2012), Plectocynipinae se separó de las subfamilias australianas Mikeiinae + ancestros de Pycnostigminae hace 91 Ma.

La subfamilia Mikeiinae fue definida por Paretas-Martínez y Pujade-Villar (en Paretas-Martínez *et al.*, 2011) para incluir el género *Mikeius*, descrito por Buffington (2008) y erróneamente colocado en Thrasorinae pues carecía de surco circumtorular. Por otro lado, *Mikeius* posee un carácter que no está presente en las otras subfamilias del antiguo grupo de figitoides inquilinos *sensu* Ronquist: la placa pronotal marcada tan solo por dos carinas en la parte media del pronoto que no alcanzan el margen anterior del mesoescudo por lo que el margen dorsal de la placa está completamente indefinido (Fig. 11p); da la impresión de que no tiene placa pronotal por lo que para apreciar este carácter se ha de separar la cabeza del cuerpo. Incluye un único género con cuatro especies de distribución australiana. Asociado con agallas inducidas por Chalcidoidea en especies de *Acacia* (Fabaceae) y *Eucalyptus* (Myrtaceae) aunque la mayoría de estos registros de hospedadores han de ser verificados (Buffington, 2008). Referente a la estimación de divergencia de los Mikeiinae consultar la subfamilia Pycnostigminae.

Por todo lo mencionado, la familia Figitidae desde Weld (1952) hasta hoy en día ha sufrido profundísimos cambios macrotaxonómicos, con trasvase de subfamilias y descripción de nuevas, contando en la actualidad con 12 subfamilias válidas: Anacharitinae, Aspicerinae, Charipinae,

Emargininae, Euceroptinae, Eucoilinae, Figitinae, Mikeiinae, Parnipinae, Plectocynipinae, Pycnostigminae y Thrasorinae. De todas ellas tan sólo queda por solucionar desde un punto de vista taxonómico: (i) que sucede con los distintos grupos de Figitinae, (ii) definir una subfamilia distinta para el grupo *Melanips* que en este estudio se separa de los Aspicerinae, dejándose como ‘ubicación incierta’ y (iii) la posible parafilia de Thrasorinae. También hemos de mencionar que los análisis filogenéticos más recientes (Buffington *et al.*, 2012) desacreditan la monofilia de Figitidae *sensu stricto* + figitidos inquilinos.

Los caracteres que permiten diferenciar los grandes taxa de Figitidae serían los siguientes [para separar géneros o especies de algunos de estos grupos, consultar lo mencionado en cada uno de ellos; han sido consultadas las siguientes obras para confeccionar la clave: Buffington (2009, 2011), Forshage y Nordlander (2008), Paretas-Martínez *et al.* (2011), Ros-Farré y Pujade-Villar (2007) y van Noort *et al.*, 2015]:

1. Celda radial pequeña, secundariamente esclerotizada formando un pseudoestigma (Fig. 10a). [Biología desconocida. Sudáfrica; una especie del Norte de África y dos del sudoeste de Asia]. **Pycnostigminae**.
- 1'. Celda radial de tamaño variable, no esclerotizada, formando la típica celda radial de los Cynipoidea (Figs. 10b-c, 10o, 11m). **2**.
2. Escutelo con una placa dorsal ovalada, con forma de lágrima o alargada, provista de un hoyo central o posterior (Fig. 10d). [Parasitoide de larvas de Diptera: Schizophora. Cosmopolita]. **Eucoilinae – 3**.
- 2'. Escutelo diferente, ocasionalmente (en Emargininae) con carena levantada que define un área central pero nunca con un plato elevado provisto de un hoyo (Fig. 10e). **8**.
3. Impresión parascutal completa, llega al ápice de los notaulos (Fig. 10i: ip). Notaulos usualmente presentes (Fig. 10i: n). Base de metasoma glabro, anillo pubescente ausente (Fig. 10q). [Parasitoides de larvas de Agromyzidae, raramente Tephritidae. Cosmopolita]. **Diglyphosematini**. (la mayor parte de géneros de la tribu).
- 3'. Impresión parascutal incompleta (Fig. 10j: ip). Notaulos siempre ausentes. Base del metasoma usualmente setoso (Fig. 10p), anillo pubescente presente. **4**.

4. Placa pronotal amplia, al menos la mitad de ancha que la anchura del mesoescudo en vista anterior (Fig. 10m). Carena genal a menudo presente. Quilla mesoscutal a menudo presente (Fig. 10j: qm). [Parasitoides de larvas Agromyzidae y Tephritidae. Neotropical y Neártico]. **Zaeucoilini**.
- 4'. Placa pronotal estrecha, máximo 1/3 parte la anchura del mesoscutum en vista anterior. Carena genal siempre ausente. Quilla mesoscutal siempre ausente. **5**.
5. Protuberancias cónicas presentes en el clípeo (Fig. 10l) y en el espacio malar. [Parasitoides de larvas de Agromyzidae. Neártico]. **Diglyphosematini**. (sólo los géneros *Banacuniculus* Buffington, 2010 y *Ganaspidium* Weld, 1955).
- 5'. Protuberancias cónicas ausente en el clípeo, rara vez presente en el espacio malar. [Parasitoides de varias familias de dípteros, raramente de Agromyzidae] core Eucoilinae *sensu* Forshage y Nordlander (2008). **6**.
6. Placa pronotal con puentes laterales que cierran las fosetas pronotales (Fig. 10n). [Parasitoides de Chloropidae, Lonchaeidae y Drosophilidae, entre otras familias. Cosmopolita]. **Trichoplastini**.
- 6'. Fosetas pronotales abiertas lateralmente (ie. Fig. 10m) **7**.
7. Esquina posteroventral de la metapleura sobresale en forma de punta hacia atrás (Fig. 10k). Alas con tendencia a ser bilobuladas en el margen (Fig. 10o) y celda radial abreviada en la parte anterior (excepto en *Cothonaspis*). Cuerpo generalmente delgado y alargado. [Típicamente "cavadores" que buscan hospedadores en sustratos tales como estiércol viejo, algas y hongos. Cosmopolita]. **Kleidotomini**.
- 7'. Individuos con morfología distinta. [Rango de hospedadores amplísimo (Agromyzidae, Calliphoridae, Canaceidae, Chloropidae, Drosophilidae, Ephydriidae, Lauxaniidae, Lonchaeidae, Phoridae, Sarcophagidae, Sepsidae, Tephritidae, Otítidae, etc. Cosmopolita). **Eucoilini + Ganaspidini**. (separación de tribus muy compleja).
8. Espolón metatibial al menos la mitad de la longitud del metatarsómero 1 (Fig. 11g). [Asociado con agallas de himenópteros en los bosques de *Nothofagus* en la Región Neotropical]. **Plectocynipinae**.
- 8'. Espolón metatibial a lo sumo 1/4 la longitud del metatarsómero. **9**.
9. Ápice de las alas anteriores profundamente bilobulado (Fig. 10b); propodeo y parte anterior del metasoma con setas muy densas (Fig. 10f). Escutelo a veces con dos carenas que simulan una placa escutelar pero que carece de pozo central (Fig. 10e). [Pantropical, posiblemente asociado a dípteros relacio-

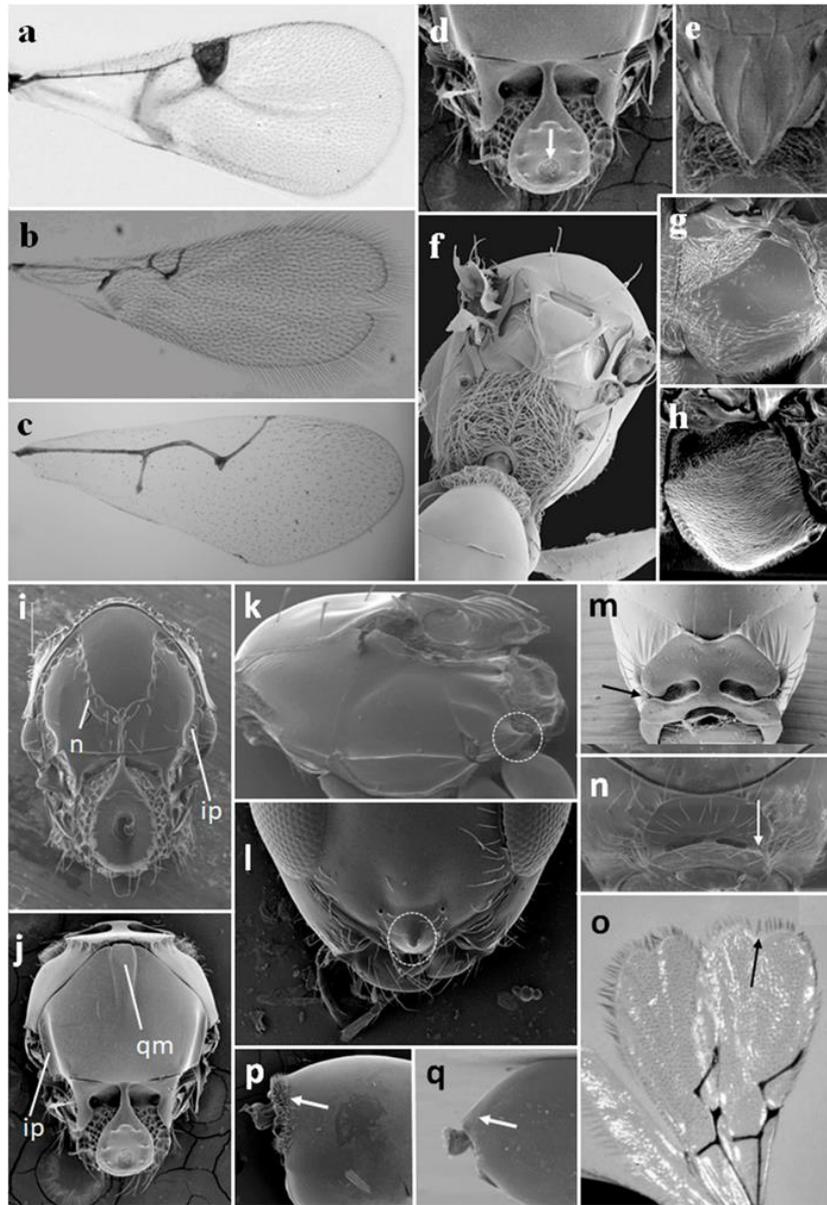


Figura 10. (a-c, p) primer par de alas, (d, e) escutelo, (f) mesoescudo en visión posterior, (g, h) mesopleura, (i, j) mesoescudo en visión dorsal, (k) mesoescudo en visión lateral, (l) cara en visión frontal, (m, n) placa pronotal y (p-q) metasoma en visión lateral. (a) Pycnostigminae; (b, e, f) Emargininae; (c) Anacharitinae; (d, j) Eucoilinae: Zaeucoilini: *Zaeucoila*; (g) Euceroptriini: *Euceroptres montanus*; (h) Parnipinae: *Parnips nigripes*; (i) Eucoilinae: Diglyphosematini: *Grototoma*; (k) Eucoilinae: Kleidotomoni: *Kleidotoma nigra*; (l) Eucoilinae: Diglyphosematini: *Ganaspidium utilis*; (m) Eucoilinae: Zaeucoilini: *Zaeucoila*; (n) Eucoilinae: Trichoplastini: *Trichoplasta*; (o) Eucoilinae: Keidotomini: *Kleidotoma* sp; (p) Eucoilinae: Diglyphosematini: *Nordlanderia plowa*; (q) Eucoilinae: Diglyphosematini: *Nordlanderia plowa*. [a-b, l, p-q: Morphbank, Buffington; h: Morphbank, modificada de Buffington; d, i, j-k, m-n: Morphbank, Fontal-Cazalla; g: Morphbank, modificada de Liljebblad; o: portal ponent, A. Ribes†]. ip = impresión parascutal, n = notaulo, qm = quilla media.

nados con las hormigas]. **Emargininae.**
9'. Ápice de las alas redondeado. Propodeo, escutelo y parte anterior de metasoma distintos. **10.**
10. Zona apical del metasoma glabro. Areola, en el primer par de alas, visible (Fig. 11m). **11.**
10'. Zona apical del metasoma setoso o glabro, si es glabro la areola del primer par de alas es ausente. **12.**

11. Carena lateral pronotal muy diferenciada formando un arco casi completo (Fig. 11l); mesopleura dorsalmente lisa, ventralmente estriada y surco mesopleural diferenciado (Fig. 10g). [Parasitoides de *Andricus* (Cynipidae) en *Quercus* (Fagaceae) en la región Neártica].
 **Euceroptriinae.**

11'. Carena lateral pronotal incompleta dorsalmente (Fig.11n); mesopleura completamente coriáceo-carenada, débilmente rugosa, surco mesopleural ausente (Fig. 10h). [Parasitoides de *Barbotinia* (Cynipidae) en *Papaver* (Papaveraceae). Paleártico, región Mediterránea]. **Parnipinae**.

12. Cabeza triangular en vista anterior (Fig. 11a), raramente más cuadrangular (Fig 3c); región de la boca pequeña, con mandíbulas ampliamente superpuestas (Fig. 11a). [Parasitoides de Neuroptera. Cosmopolita]. **Anacharitinae**.

12'. Cabeza cuadrada o redondeada en vista anterior; región de la boca ensanchada, mandíbulas más grandes y no se superponen tan ampliamente. **13**.

13. Impresión facial presente (Fig.11c); segundo terguito metasomal distintamente en forma de silla de montar con el margen posterolateral cóncavo y una parte central casi como una lengua (Fig. 11f). [Parasitoides de Diptera: Syrphidae. Cosmopolita]. **Aspicerinae**.

13'. Impresión facial ausente; segundo terguito metasomal redondeado, no en forma de silla de montar, con el margen posterolateral generalmente convexo, rara vez cóncavo. **14**.

14. Cuerpo carente de escultura (Fig. 11e), generalmente brillante y liso (excepto *Lytoxysta* que presenta una fina escultura reticulada en la cabeza y mesosoma (Fig. 5c), algunas especies de *Phaenoglyphis* tienen una fina escultura imbricada en partes en el mesoescudo y/o el escutelo); notaulos muy débiles o ausentes; escutelo ampliamente redondeado; insectos pequeños, generalmente de 1 mm de longitud. [Hiperparasitoides en Aphididae y Psyllidae. Cosmopolita]. **Charipinae**.

14'. Mesoescudo generalmente con alguna escultura transversal macro o microcarenado, a veces liso o con puntuación pilífera o coriáceo-imbricado; notaulos parcialmente o completamente presentes, fuertemente impresos; escutelo distinto; insectos más grandes, generalmente más de 2 mm de longitud. **15**.

15. Surco circumtorular presente (Fig. 11b). [Asociados a agallas de Myrtaceae y Fabaceae. América y Australia]. **Thrasorinae**.

15'. Surco circumtorular ausente. **16**.

16. Primer segmento metasomal modificado en un collar carenado (Fig. 11d), escondiendo parte del pecíolo en vista lateral y dorsal; placa pronotal grande y muy desarrollada (Fig. 11o); flagelomeros de las hembras ampuliformes (Fig. 9k) con una pubescencia similar a un pincel; pronoto con carenas anteroposteriores (Fig. 11d). [Parasitoides de Diptera: Cyclorrhapha. Cosmopolita]. **Figitinae sensu stricto**.

16'. Primer segmento metasomal distinto, pequeño y no muy esclerotizado, a menudo en forma de pestaña y sin carenas o débilmente carenado. Placa pronotal menos diferenciada y mucho menor (Figs. 11p-q). **17**.

17'. Mesoescudo brillante, liso o micro-coriáceo o con puntuación pilífera; pubescencia del mesoescudo esparcida, nunca densa. **18**.

17'. Mesoescudo provisto de elementos lineares (Fig.11k) o fuertemente coriáceo (sin espacios lisos) y con pubescencia densa (Fig. 11i). **19**.

18. Tamaño pequeño (inferior a 2 mm). Fóveas escutelares fusionadas formando una única depresión (Fig. 9j), antenas de las hembras ensanchadas distalmente (Fig. 9m); en los machos, los segmentos del funículo son muy largos (unas tres veces o más más largos que anchos); metasoma ni grande ni hipopigium sobresaliente. Celda radial corta, con las venas R1 y Rs casi paralelas. [Biología desconocida. Holártico, una especie en Sudáfrica]. **Figitinae** grupo *Lonchidia*.

18'. Tamaño mayor (como mínimo 3 mm). Fóveas escutelares bien definidas. Antenas distintas. Metasoma grande, hypopigium a menudo sobresaliente; celda radial distinta. [Parasitoides de larvas de Anthomyiidae (Diptera). Holártico]. **Figitinae** grupo *Sarothrus*.

19. Gena lisa (Fig. 11j); Placa pronotal pequeña, ocupando 1/3 la anchura del pronoto (Fig. 11p); mesoescudo microesculturado, horizontalmente estriado (Fig. 11k); tercer terguito metasomal dos veces la longitud del segundo; F1 de los machos no modificado. [Parasitoides de himenópteros inductores de agallas en Fabaceae y Myrtaceae. Australia]. **Mikeiinae**.

19'. Gena esculturada (Fig. 11h); placa pronotal más grande (Fig. 11q); escultura del mesoescudo sosa, microcoriáceo, sin elementos lineares (Fig. 11i). Segundo y tercer tergitos metasomales de longitud parecida; F1 de los machos usualmente modificado (excavado y más ancho apicalmente). [Parasitoides de larvas de Syrphidae (Diptera). Distribución]..... grupo *Melanips* 'ubicación incierta'.

Microcinipoideos: Cynipidae (1995-2017). Para la familia Cynipidae, los primeros acontecimientos en parte ya han sido expuestos al discutir los Figitidae y los macrocinipoideos; en la mayoría de los casos se ha tratado de la reubicación de subfamilias erróneamente colocadas en Cynipidae. En resumen, desde Weld (1952) Eucoilinae, Charipinae y Pycnostigminae fueron sacadas de la familia Cynipidae para colo-

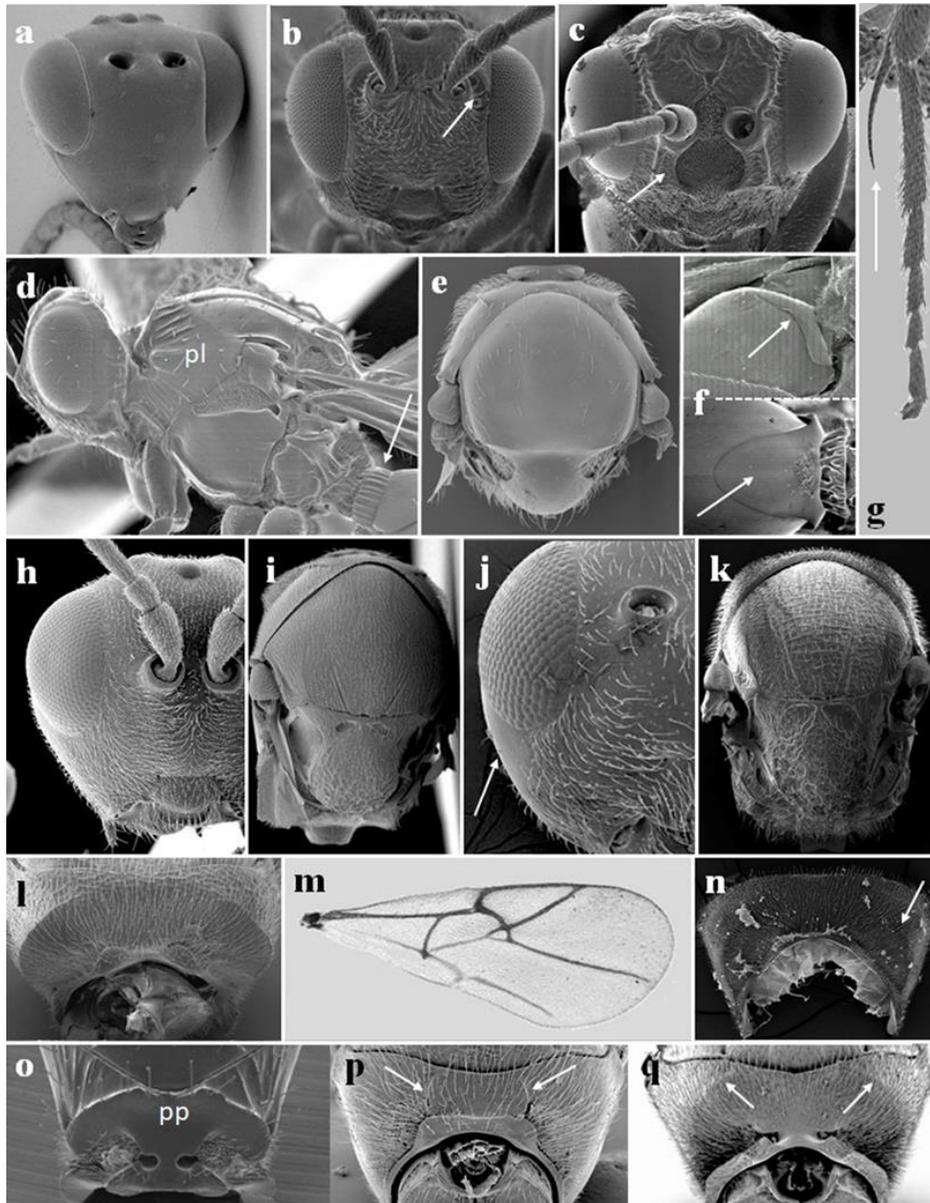


Figura 11. (a-c, h, j) Cabeza en visión frontal, (d) cabeza y mesosoma en visión lateral, (e, i, k) mesoescudo, (f) segundo terguito metasomal, (g) espina tibial del tercer par de patas, (l, n-q) pronoto en visión frontal, (m) primer par de alas. (a) Anacharitinae: *Acanthaeagilips ashmeadi*; (b) Thrasorinae: *Myrtopsen platensis*; (c) Aspicerinae: *Aspicera caminali*; (d) Figitinae: *Neralsia scutellata*; (e) Charipinae: *Alloxysta vitrix*; (f) Aspicerinae; (g) Plectocynipinae: *Plectocynips pilosus*; (h-i) *Melanips opacus*; (j) Mikeiinae: *Mikeiulus hartigi*; (k-i) Euceroptriini: *Euceroptres montanus*; (m-n) Parnipinae: *Parnips nigripes*, (o) Figitinae: *Neralsia*, (p) Mikeiinae: *Mikeiulus clavatus*, (q) *Melanips opacus*. [a, k-i, q: Morphbank, J. Liljeblad; h-i, o: Morphbank, Fontal-Cazalla; j, p: Morphbank, Buffington; m: Morphbank, modificada de Buffington; n: Morphbank, Vilhelmsen]. pl = pronoto lateral, pp = placa pronotal.

carlas en Figitidae; los géneros *Euceroptres* y *Myrtopsen* se ubicaron también en Figitidae formando subfamilias independientes; *Aulacidea nigripes* se sacó de los Cynipini para ubicarlo como una subfamilia nueva de Figitidae; los Austrocynipinae considerados en su descripción como una subfamilia de Cynipidae fueron separados como una familia independiente, pero de

macrocinipoideo. Finalmente, los Himalocynipidae pasaron, de formar parte de Figitidae, a ingresar en Cynipidae. De este modo, en 1995 y tal como menciona Ronquist (1995a), los Cynipidae *sensu stricto* agruparían solo microcinipoideos fitófagos inductores de agallas o sus inquilinos y los Figitidae *sensu lato* incluyen microcinipoideos parasitoides de insectos.

Antes de detallar los cambios desde dicha fecha hasta la actualidad, se tratará la estructuración interna de Cynipidae en 1995, siendo el punto de partida de la historia macrotaxonómica de éstos últimos 20 años.

Ashmead (1903) proporcionó una clave para 33 géneros de cinípidos de *Quercus* y una sinopsis de los Cynipidae del mundo, dividiéndolos en 5 tribus que siguen siendo válidas hoy (Aulacini, Cynipini, Rhoditini, Pediaspidini y Eschatocerini). Desgraciadamente esta separación por grupos biológicos no fue seguida por muchos autores posteriores, incluso Weld (1952) no la utilizó a pesar del estudio de Kinsey (1920) para 3 de las 5 tribus válidas en aquel momento. No es hasta Burks (1979) en América o hasta Gauld y Bolton (1988) en Europa que vuelven a recuperarse las tribus de Ashmead. A partir de Ronquist (1995a) se reconocen seis tribus: Aylacini, Rhoditini, Pediaspidini, Eschatocerini, Cynipini y Synergini. Aylacini agrupaba los agallícolas que producían agallas en plantas herbáceas y en *Rubus* L. (Rosaceae); Rhoditini las agallas en *Rosa*; Pediaspidini las de *Acer* + *Himalocynips* Yoshimoto, 1970 de biología desconocida; Eschatocerini en *Acacia* spp. y *Prosopis* (Fabaceae); Cynipini en Fagaceae (principalmente en *Quercus*); y finalmente, Synergini que incluía los géneros inquilinos.

Antes de empezar a detallar lo sucedido a partir de esa fecha, se aclaran las nuevas denominaciones: Aylacini para Aulacini utilizada por Ashmead (1903), Aulacideini para Aulacini por Fergusson (1988), Aylaxini para Aulacini por Belizin (1959), Quinlan (1968) y NievesAldrey (1985, 1988), y Diplolepidini para Rhoditini usada por muchos autores.

Ashmead (1903) propone la tribu Aulacini cuando el género tipo es *Aylax* Hartig, 1840 debido a que Hartig (1843) rectifica injustificadamente *Aylax* por *Aulax* por lo que la denominación de Aulacini de Ashmead carece de valor; del mismo modo la rectificación de Fergusson (1988b) de Aulacini por Aulacideini también carece de valor. El nombre válido del género tipo es *Aylax* Hartig, 1840, y un nombre de nivel familia-subfamilia sólo puede estar basado sobre un nombre genérico válido o disponible en sinonimia, pero no en una

enmienda injustificada o en una grafía incorrecta sea original o posterior (CNZ: Art. 35.4.1); esto implica que hay que corregir Aulacini a Aylacini; la aplicación del nombre correcto corresponde a la raíz del genitivo de *Aylax* que es ‘*Aylak-*’ (en griego) que se latiniza a ‘*Aylac-*’; este acto fue realizado correctamente por Kovalev (1982) en la categoría de subfamilia (Aylacinae), seguido posteriormente por Nieves-Aldrey (1994) en la categoría de tribu (Aylacini).

Un aspecto muy distinto es el cambio de Rhoditini por Diplolepidini. Melika y Abrahamson (2000) hacen una disertación muy bien desarrollada de lo acontecido que se reproduce a continuación. El género *Cynips* Linnaeus, 1758 contenía ocho especies inductoras de agallas, atacando robles y rosas (Linnaeus, 1758); el resto de las especies de *Cynips* eran en realidad avispa calcidoideas. Sin duda, Linnaeus erigió a *Cynips* para separar a estas avispa agallícolas de *Tenthredo* Linnaeus, 1758, donde fueron colocadas originalmente junto con himenópteros de gran tamaño (Linnaeus, 1746). El género *Tenthredo* Linnaeus en su sentido moderno pertenece a las moscas portasierra (‘Symphyta’). Varios calcídidos también se colocaron bajo el nombre de *Cynips* debido a su similitud morfológica con los cinípidos en lugar de dejarlos con los otros macrohimeópteros. Más tarde, Geoffroy (1762) erigió el género *Diplolepis* Geoffroy, 1762 para las verdaderas avispa cinípidas inductoras de agallas, y aplicó el nombre *Cynips* a especies parasitarias. En todas las ediciones de Linneo "Systema Naturae", el género *Cynips* comenzó con inductores de agallas de cinípidos e incluyó también los parasitoides de los inductores de agallas. A diferencia de *Diplolepis* de Geoffroy, Linneo nunca lo usó para diferenciar los inductores de agallas de los parasitoides. Fourcroy (1785), Olivier (1790, 1791) y Latreille (1805, 1810) siguieron a Geoffroy colocando inductores de agallas en *Diplolepis* y parasitoides en *Cynips* mientras que Fabricius (1804) y Panzer (1806) usaron el nombre *Cynips* para inductores de agallas de cinípidos y *Diplolepis* para los parasitoides calcidoideos. Westwood (1829) criticó fuertemente la clasificación cinípido-calcídido, particularmente la colocación de calcí-

didos y cinípidos en el mismo género. Förster (1869), Mayr (1881) Ashmead (1903) no mencionaron a *Diplolepis*. Dalla Torre (1893) consideró a *Diplolepis* como un sinónimo de *Cynips*, sin embargo, esto no fue aceptado y Dalla Torre y Kieffer (1910) restauraron *Diplolepis* como un género válido siendo la especie tipo *Cynips rosae* Linnaeus, 1758 designado por Karsch (1880) como la especie tipo que produce agallas en *Rosa*. Rohwer y Fagan (1917) sinonimizaron *Rhodites* Hartig, 1840 con *Diplolepis*, mientras que Belizin (1961) y Kinsey (1929) consideraron a *Diplolepis* como un sinónimo de *Cynips*. *Rhodites* fue descrito por Hartig (1840) y Förster (1869) más tarde designó *Cynips rosae* Linnaeus como tipo del género, la misma especie que en *Diplolepis*. Todas las especies que inducen agallas en las rosas se colocaron en este género mientras que Kinsey y Ayres (1922) fueron los primeros en utilizar *Diplolepis* para cipínidos que inducen agallas de *Rosa* ssp. *Diplolepis* Geoffroy, 1762 tiene prioridad respecto a *Rhodites* Hartig, 1840. No obstante, a pesar de todo lo mencionado, dada la intrincada historia de los géneros y especies implicados, la validez del nombre *Diplolepis* debe considerarse con precaución requiriendo con seguridad de un estudio más concreto.

Después de todo lo expuesto, las tribus pasan a denominarse: Aylacini, Diplolepidini, Pediaspidini, Eschatocerini, Cynipini y Synergini. La resolución macrotaxonómica de la familia Cynipidae ha ido atada a ensayos filogenéticos al querer averiguar fundamentalmente el origen de la familia, por lo que los aspectos morfológicos pasaron a un segundo plano (a diferencia de lo acontecido en Figitidae). Kinsey (1920) sugirió que los primeros cinípidos eran agallícolas de tallos herbáceos en Asteraceae; estas agallas deberían ser crípticas sin afectar de forma visible la estructura externa de la planta; los consideraba como fitófagos (se alimentaban de la planta) en lugar de verdaderos agallícolas (la deformaban). Por otro lado, Malyshev (1968) sugirió que las primeras agallas de cinípido se asociaron con robles y rosas, produciendo agallas dentro de las semillas. Sin embargo, tal como mencionan Ronquist *et al.* (2015), la mayoría de los autores posteriores han aceptado el escenario de Kinsey

en lugar del de Malyshev como más probable. Por ejemplo, Roskam (1992) argumentó que una asociación ancestral con las Asteraceae es posible ya que las avispa de las agallas constituyen una radiación reciente, consistente con la visión de Kinsey (1919) de que los cinípidos no son mucho más antiguos que el Oligoceno.

Ronquist y Liljeblad (2001) reconstruyeron la evolución de los rasgos de la historia de vida de los Cynipidae y demostraron que los primeros cinípidos indujeron distintas agallas monoloculares en los órganos reproductivos de Papaveraceae o Lamiaceae. También mostraron que ha habido una tendencia general hacia agallas más complejas en Cynipidae y que los fitófagos de tallos herbáceos evolucionaron dando lugar a los agallícolas. Los inductores fitófagos de agallas forman un grupo natural cuyas sinapomorfias no son claras (ver lo mencionado en Figitidae).

Durante las últimas dos décadas, Cynipoidea y particularmente Cynipidae han sido objeto de intensas investigaciones filogenéticas basadas tanto en caracteres morfológicos de adultos como en secuencias de genes (principalmente) y morfología de agallas (Cook *et al.*, 2002; Liljeblad, 2002; Liljeblad y Ronquist, 1998; Liljeblad *et al.*, 2002, 2008; Rokas, 2001; Rokas *et al.*, 2001, 2002, 2003; Ronquist, 1995a, 1999a; Ronquist y Liljeblad, 2001; Ronquist y Nieves-Aldrey, 2001; Stone y Cook, 1998; Nylander, 2004; Nylander *et al.*, 2004; Ronquist *et al.*, 2015, entre otros).

El primer análisis cladístico de Cynipidae indicó la existencia de tres líneas filéticas basadas sólo en características morfológicas (Fig. 12): (i) representadas por los géneros inquilinos (Synergini) + género *Liposthenes* Förster, 1869 + géneros Aylacini asociados a Rosaceae, (ii) representadas por algunos géneros de Aylacini, y (iii) representadas por Aylacini asociado a *Papaver* + *Phanacis* Förster, 1860 (= *Timaspis* Mayr, 1881) + otras tribus conocidas (Eschatocerini, Diplolepidini, Pediaspidini y Cynipini).

Este análisis incluye seis tribus, pero sólo Aylacini aparece como parafilético. Sobre la base de este análisis morfológico, la tribu Cynipini junto con Eschatocerini, Diplolepidini y Pediaspidini,

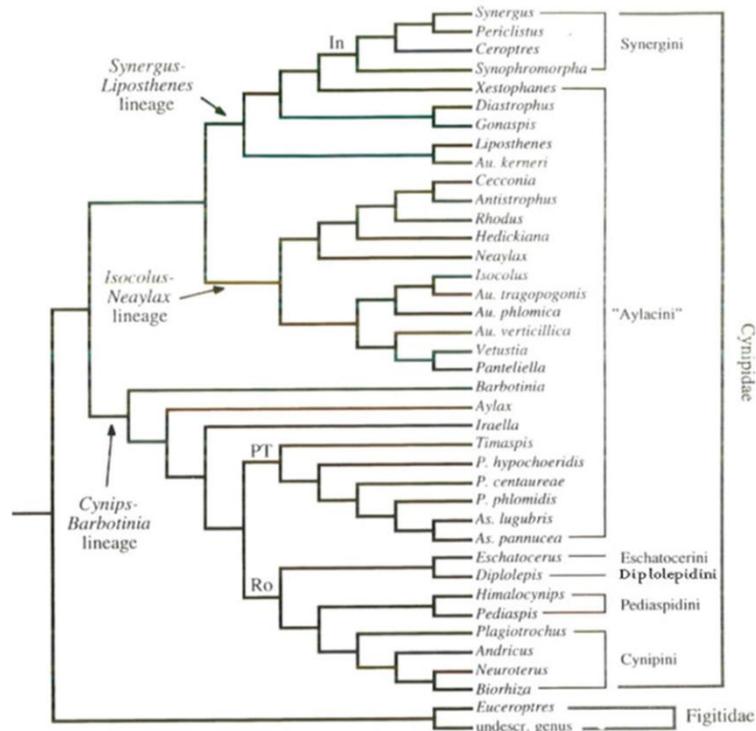


Figura 12. Comparación de las agrupaciones surgidas en el árbol más corto (Liljeblad y Ronquist, 1998) y la clasificación actual de nivel superior de los Cynipidae (indicada a la derecha). Abreviaturas de clados: In = inquilines; PT = complejo de Phanacis-Timaspis; Ro = agallícolas de rósidas leñosas.

formaban un grupo monofilético. Liljeblad y Ronquist (1998), Ronquist (1999a, b) y Ronquist y Liljeblad (2001) dividieron Cynipidae en tres grupos: (i) inquilinos (la tribu Synergini, monofilética), (ii) agallícolas de plantas herbáceas (tribu Aylacini, parafilética), y (iii) agallícolas de rósidas leñosas (tribus Diplolepidini, Eschatocerini, Pediaspidini y Cynipini, formando un clado monofilético); dentro de los agallícolas de rósidas leñosas había una fuerte relación entre Diplolepidini y Eschatocerini, y entre el Cynipini y Pediaspidini (todas ellas monofiléticas). Por otro lado, un análisis molecular de Nylander (2004) planteó un conflicto relacionado con la monofilia de los agallícolas leñoso-rósidas (Fig. 13). Las secuencias de ADN de los agallícolas leñoso-rósidas que no están asociados con robles (Diplolepidini, Eschatocerini y Pediaspidini) salían distantes entre sí y de los Cynipini y otros cinípidos. Los agallícolas que no eran leñoso-rósidas de roble se situaban en una posición basal para el resto de los Cynipidae. Además, era la primera vez que los inquilinos aparecían como un

grupo parafilético en tres clados distintos: (i) los géneros asociados con las agallas de roble (excepto *Ceroptres* Hartig, 1840), (ii) el género *Ceroptres* solamente, y (iii) los géneros asociados a agallas en Rosaceae (*Periclistus* Förster, 1869 y *Synophromorpha* Ashmead 1903) junto con agallícolas de rosáceas en plantas herbáceas y en *Rubus*. Sin embargo, este estudio no propone nuevos grupos de Cynipidae (ver más adelante Ronquist *et al.*, 2015).

En este punto existen dos problemas: (i) los Aylacini son parafiléticos y (ii) los Synergini también. Por otro lado, a finales del siglo XX y a principios del primer decenio del siglo XXI se describen dos nuevas tribus. Por un lado, el género *Paraulax* descrito por Kieffer (1904) que fue colocado tentativamente en Aylacini (Dalla Torre y Kieffer, 1910; Weld, 1952), de forma indirecta en Cynipini (Ronquist, 1999a), en Pediaspidini (Liljeblad *et al.*, 2008) y finalmente en una nueva tribu Paraulacini (Nieves-Aldrey, *et al.*, 2009). Paraulacini filogenéticamente se relacionaba, a través del análisis molecular realizado por Nieves-Aldrey, *et al.* (2009), con la

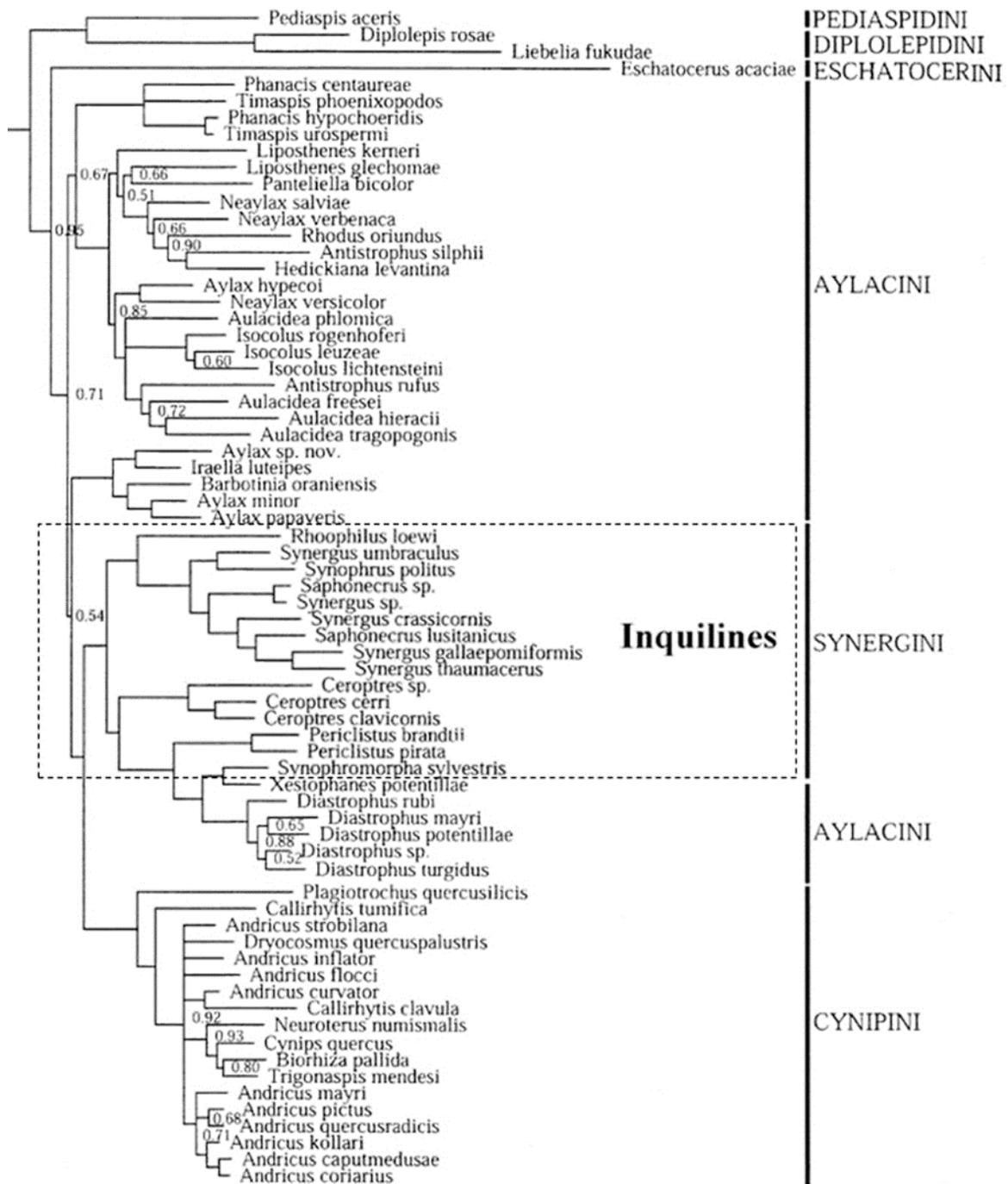


Figura 13. Árbol 'majority-rule consensus' del análisis de tres genes (EF1 α , COI, 28S) combinado con la morfología (Nylander, 2004; modificado por Melika, 2006).

tribu Pediaspidini, pero presentaba diferencias morfológicas claras: la proyección lateral de la placa pronotal, la ausencia de impresión escutelar posteromediana redondeada de escutelo, estar asociados a agallas de *Aditrochus* (Pteromalidae) en *Nothofagus*, etc. por lo que los autores describen la tribu Paraulacini.

Por otro lado, Liljeblad *et al.* (2011) describen una nueva tribu, Qwaqwaiini, para un nuevo género que induce agallas en *Scolopia* Schreb. (Salicaceae) en Sudáfrica. Los autores mencionan que la nueva tribu carece de autapomorfía realmente distintiva, pero que puede distinguirse de todos los cinípidos restantes por una combina-

ción de caracteres. Esto añade un nuevo problema: ¿qué relación tiene esta nueva tribu con las otras siete ya existentes? Recordemos que es el primer y único cinípido agallícola en Salicaceae. Finalmente existe el caso de *Rhoophilus* Mayr, 1881. Este género fue originalmente descrito como agallícola por Mayr (1881) no obstante morfológicamente está relacionado con los géneros inquilinos holárticos *Synergus* Hartig, 1840, *Saphonecrus* Dalla Torre y Kieffer, 1910 y *Synophrus* Hartig, 1843 por lo que a partir de Dalla Torre y Kieffer (1910) fue considerado como un inquilino. Su biología fue detallada en van Noort *et al.* (2007); la única especie del género, *R. loewi* Mayr, 1881, es el único cinípido inquilino de agallas de lepidópteros inducidas por *Scyrotis* Meyrick, 1909 (Lepidoptera: Cecidosidae) en especies de *Rhus* L. (Anacardiaceae) en Sudafrica. Los géneros anteriormente mencionados (*Synergus*, *Saphonecrus* y *Synophrus*) son inquilinos exclusivamente de Fagaceae. Ronquist y Liljeblad (2001) formularon la hipótesis de que la familia Cynipidae surgió en Europa, alrededor del Mar Negro, y que los géneros *Eschatocerus* (inductores de agallas en *Acacia* y *Prosopis*) y *Rhoophilus* (inquilino) se extendieron posteriormente a Sudamérica y Sudáfrica, respectivamente. Sin embargo, los resultados de Nylander (2004) y de Nylander *et al.* (2004) pueden contradecir esta hipótesis. *Eschatocerus* Mayr 1881 y *Rhoophilus* pueden representar linajes primitivos más antiguos de cinípidos y, por tanto, la historia biogeográfica de los Cynipidae basales presenta aún muchas interrogantes (Pénzes *et al.*, 2012).

Recientemente, Ronquist *et al.* (2015) volvieron a analizar la filogenia de Cynipidae usando COI, cuatro marcadores nucleares, datos morfológicos y la historia de vida de muchos taxones incluyendo además todas las familias de Cynipoidea (excepto Austrocynipidae), ocho de las doce subfamilias Figitidae (faltaban Thrasorinae, Mikeiinae, Emargininae y Pycnostigmatinae), dos de las cuatro subfamilias Liopteridae (faltaban Liopterinae y Oberthuerellinae) y uno de los tres géneros de Ibalediidae. Los principales resultados combinados

de datos morfológicos, biológicos y moleculares son los siguientes (Fig. 14):

- La monofilia de Cynipidae y de una serie de clados superiores son fuertes.
- Cuatro tribus de las ocho actualmente son reconocidas como monofiléticas y están fuertemente respaldadas: las que inducen agallas en robles (Cynipini), las que producen agallas en el género *Rosa* (Diplolepidini), los agallícolas de *Acer* (Pediapidini) y los habitantes de las agallas de *Nothofagus* (Paraulacini).
- Ni los Aylacini (agallícolas de hierbas) ni los Synergini (inquilinos) son monofiléticos.
- Aparece un nuevo clado que incluye algunos agallícolas de plantas herbáceas (*Xestophanes* Förster, 1869 y *Diastrophus*) y algunos géneros inquilinos (*Synophromorpha* y *Periclistus*), todas ellos asociados con agallas en Rosaceae; este clado pasa a denominarse tribu Diastrophini.
- Los inquilinos restantes examinados se dividen en dos clados distintos: (i) el complejo *Synergus* que incluye *Synergus*, *Saphonecrus*, *Synophrus* y *Rhoophilus* forman la verdadera tribu Synergini; y (ii) el género *Ceroptres* que formará la tribu Ceroptresini.
- Los otros cinípidos que producen agallas en plantas herbáceas se dividen en tres clados principales: (i) un pequeño clado de agallícolas de Papaveraceae que configuran la verdadera tribu Aylacini; (ii) un clado de tamaño mediano de agallícolas de los tallos, principalmente en Asteraceae, que se denominará tribu Phanacidini; y (iii) un clado grande que incluye principalmente agallícolas en Lamiaceae y Asteraceae que pasará a llamarse tribu Aulacideini.

A pesar de estos resultados sobresa-lientes, las relaciones entre estos clados siguen siendo inciertas con dos excepciones: (i) para Phanacidini y Aulacideini, y (ii) Diplolepidini y Pediapidini, que forman clados monofiléticos. En lo que se refiere a la estimación de divergencia ésta es a lo sumo de unos 90 Ma (Ronquist *et al.*, 1999a; Liu *et al.*, 2007); ver el apartado de fósiles para más datos.

Para diferenciar las tribus de Cynipidae se puede utilizar la siguiente clave que ha sido redactada a partir de los trabajos de Nieves-Aldrey (2001), Melika (2006), Liljeblad *et al.* (2011) y Ronquist *et al.* (2015):

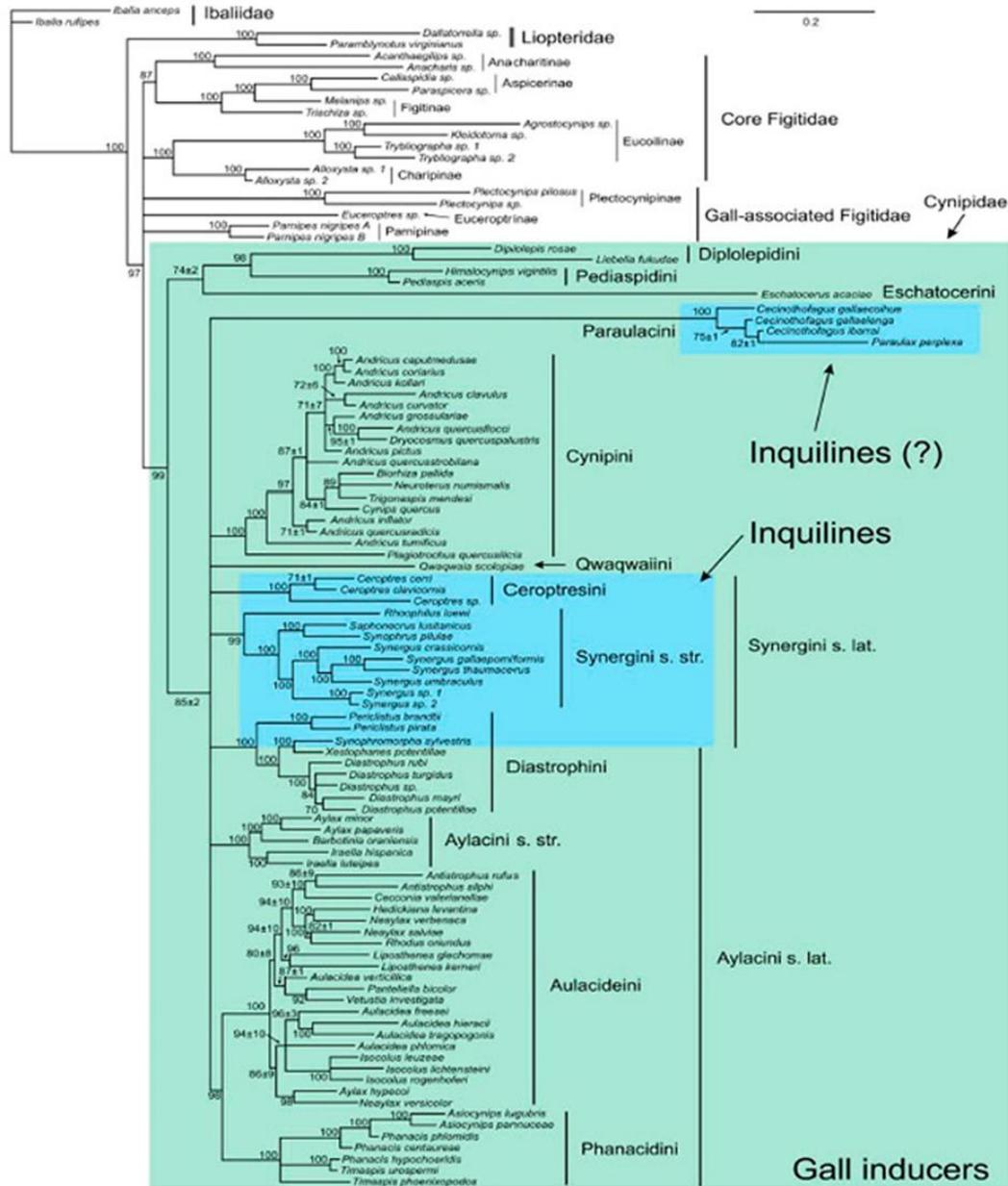


Figura 14. Resultados del análisis de los datos moleculares, morfológicos y de historia de vida combinados (Ronquist *et al.*, 2015). Los números en las ramas indican las probabilidades estimadas de clados posteriores (en % de unidades) ± error de Monte Carlo (error no inferior al 1 % no mostrado) en cuatro análisis separados. Sólo se muestran los grupos con una ‘probabilidad posterior’ superior al 70 %.

1. Pronoto dorsomedialmente ancho, al menos 1/6, usualmente 1/3, tan largo como la longitud máxima del margen lateral externo (Fig. 15a); espina ventral del hipopigio no o sólo un poco proyectada y con escasas setas (Fig. 16i), excepto en *Qwaqwaia scolopiae* Liljeblad, Nieves-Aldrey y Melika, 2011 (Qwaqwantini: Fig. 15h). 2.
 1'. Pronoto dorsomedialmente corto, 1/7 o menos en comparación con la longitud del margen lateral externo (Fig. 15b); espina ventral del hipopigio casi

siempre claramente proyectada más allá del hipopigio, en la mayoría de los casos provisto de setas largas (Fig. 16j) o hipopigio en forma de arado (Fig.16l). 10.
 2. Fosetas escutelares superficiales, de débiles a completamente ausentes. Mesopleura con una impresión longitudinal media, a veces muy débil, pero en este caso la mesopleura es casi completamente lisa y brillante. 3.
 2'. Fosetas escutelares generalmente bien diferenciadas

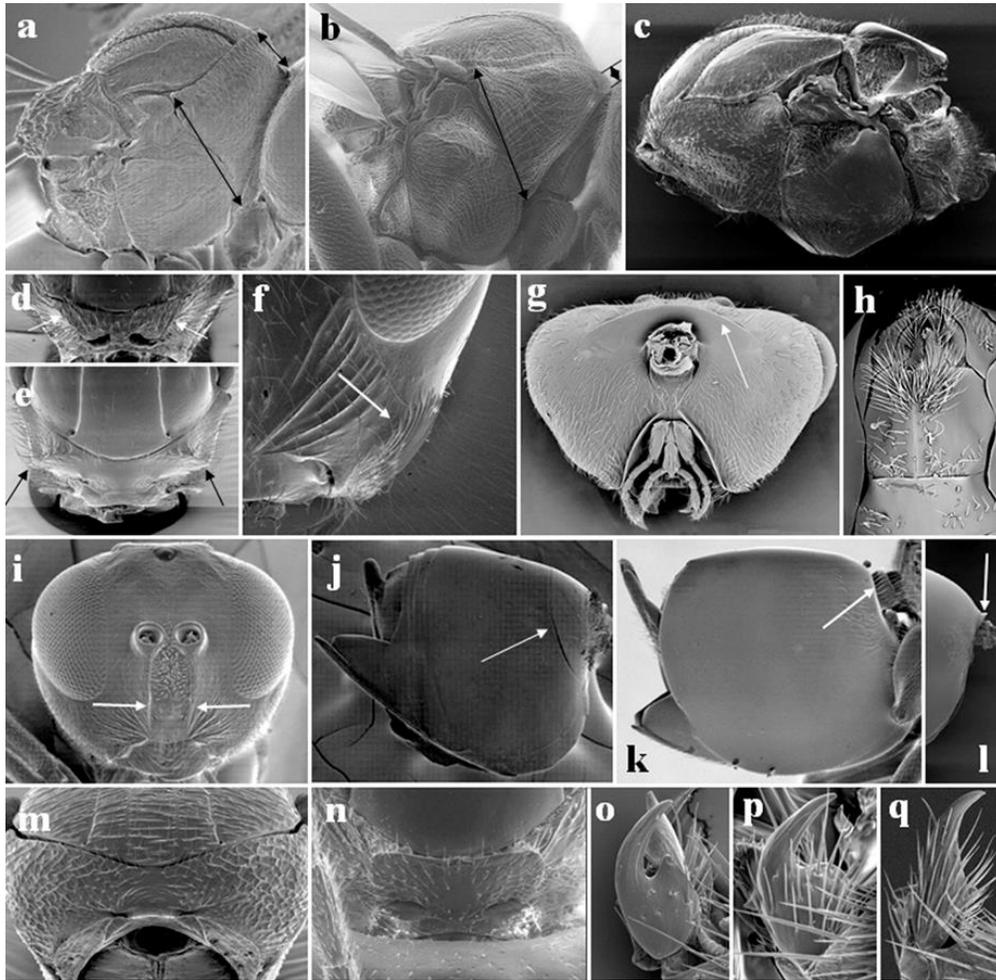


Figura 15. (a-c) mesosoma lateral, (b-e, m-n) placa pronotal, (f) cara anterior con detalle de la mejilla, (g) cabeza en visión posterior, (h) metasoma posterior en visión ventral, (i) cara en visión anterior, (j-l) metasoma, (o-q) uñas tarsales. (a) Aulacideini: *Isocolus melikai*, (b) Cynipini: *Andricus maesi*, (c-d) Pediaspidini: *Pediaspis aceris*, (e-f) Paraulacini: *Paraulax*, (g, h) Qwaqwaaiini: *Qwaqwaia scolopiae*, (i, j) Ceroptresini: *Ceroptres clavicornis*, (k) Synergini: *Synergus*, (l) Diastrophini: *Periclistus brandtii*, (m) Synergini: *Rhoophilus loewi*, (n) Diastrophini: *Diastrophus rubi*, (o) Cynipini: *Andricus quercusflocci*, (p) Diastrophini: *Periclistus brandtii*, (q) Aylacini: *Iraella ionescui*. [c-h, l-p: Morphbank, Liljebblad].

y profundas, a veces confluentes y formando una depresión transversal. Mesopleura generalmente esculpida, sin una impresión longitudinal media. **4.**
3. Antena de la hembra con 12 o más flagelómeros, el último no más ancho que el penúltimo; primeros flagelómeros de la antena del macho no modificados; área ventral de gena sin carenas verticales; margen dorsolateral de la placa pronotal no proyectada lateralmente (Fig. 15d); superficie del escutelo plana o convexa (Fig. 15c) provista de un área circular esculpada. [Paleártico, agallícolas en *Acer* (*Pediaspis*) o biología desconocida (*Hymalocynips*)].
 **Pediaspidini.**
3'. Antena de la hembra con 10 flagelómeros, el último más ancho que el penúltimo; antena del macho con el F2, F3 o ambos modificados; área ventral de gena con 5-9 carenas verticales (Fig. 15f); margen

dorsolateral de la placa pronotal sobresale fuertemente lateralmente (Fig. 15e); superficie del escutelo siempre cóncava y uniformemente esculpada. [Neotropical, habitantes de agallas en *Nothofagus*]. **Paraulacini.**
4. Occipucio con carena occipital fuerte y afilada (Fig. 15g); hipopigio abrupto, no prolongado en una espina ventral, con un penacho denso de setas largas (fig. 15h). [Sudáfrica, inductores de agallas en *Scolopia*].
 **Qwaqwaaiini.**
4'. Occipucio sin carena occipital, a veces con algunas fuertes arrugas occipitales paralelas; hipopigio con espina ventral más o menos definida, con setas subapicales que nunca forman un penacho denso. . **5.**
5. Cara con una carena vertical que sale de la base de cada fovea antenal que se dirigen hacia el clipeo delimitando un área cóncava (Fig. 15h). Segundo

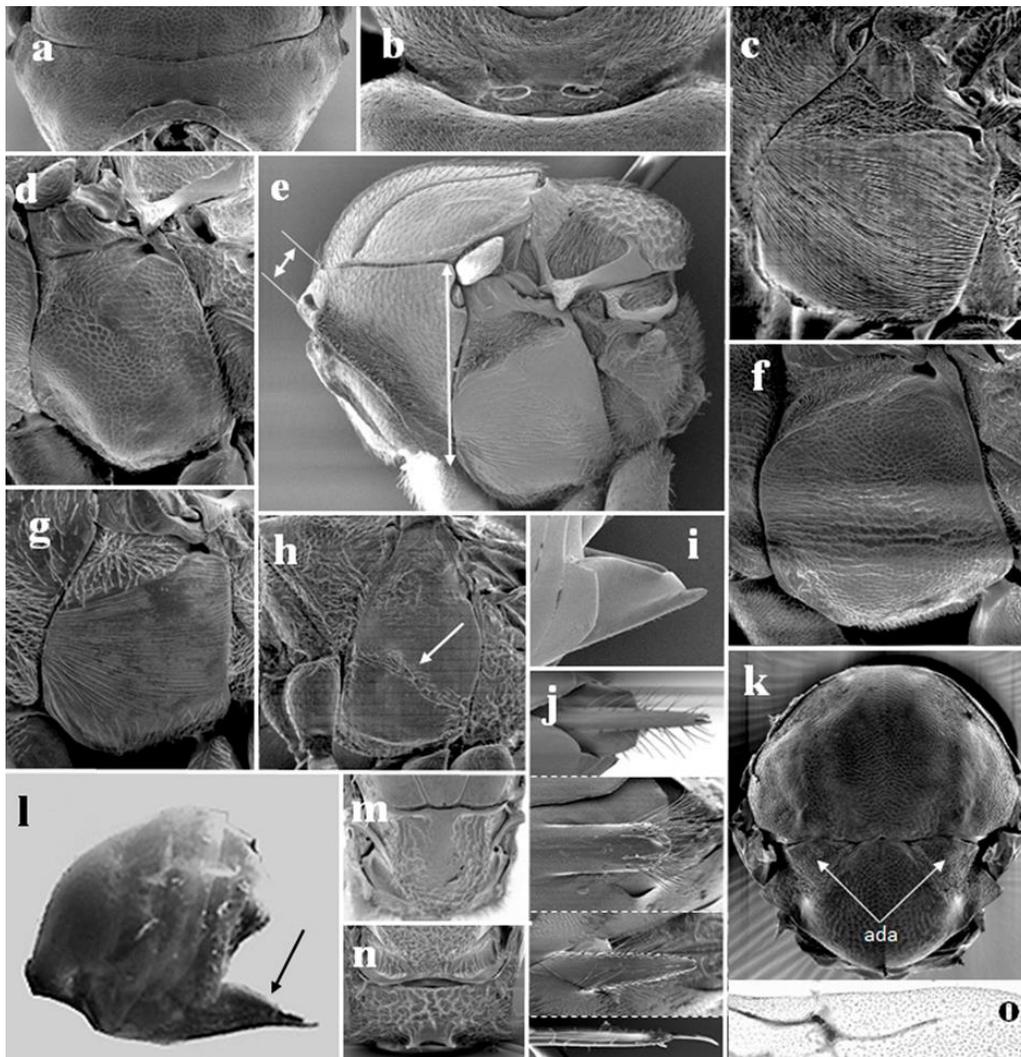


Figura 16. (a, b) Pronoto en visión frontal, (c-d, f-h) mesopleura, (e) mesosoma en visión lateral, (i) hipopigio y espina ventral en visión lateral, (j) espinas ventrales en visión ventral, (k) mesosoma en visión dorsal, (l) metasoma en visión lateral, (m) escutelo, (n) propodeo. (a, d) Phanacidiini: *Phanacis hypochoeridis*, (b, c) Aulacideini: *Isocolus melikai*, (f) Aylacini: *Barbotinia oraniensis*, (e, g) Aylacini: *Aylax papaveris*, (h, l) Diplolepidini: *Diplolepis fructuum*, (i) Aylacini: *Iraella ionescui*, (j) varias especies de Cynipini, (k, o) Eschatocerini: *Eschatocerus acaciae*, (m) Diplolepidini: *Diplolepis mayri*, (n) Diplolepidini: *Diplolepis rosae*. [a, d-g, j-k, o, n: Morphbank, Liljeblad]. ada = área dorso-axilar.

terguito metasomal pequeño y libre (no fusionado con el tercero) en ambos sexos, con un parche denso de setas dispuestas anterolateralmente (Fig. 15j). [Holártico, inquilinos de agallas de *Quercus* (Fagaceae)]. **Ceroptresini.**
5'. Carenas verticales de los torulos ausentes, pero a veces varias carenas más débiles presentes en esta región que nunca delimitan un área cóncava. Segundo terguito metasomal libre pero no pequeño, o fusionado con el tercero en un esclerito grande; parche anterolateral de setas presente o no. **6.**
6. Terguitos metasomales 2 + 3, en ambos sexos, fusionados en un esclerito que cubre casi completamente el metasoma (Fig 15k). Primer terguito metasomal en forma de anillo surcado, si es

en forma de pestaña lisa (*Rhoophilus*) la placa pronotal está completamente ausente (Fig. 15m) y las uñas tarsales con un diente no agudo, redondeado. [Holártico y Neotropical excepto *Roophilus* que es sudafricano. Inquilinos en agallas de cinípidos en Fagaceae, raramente verdaderos inductores de agallas, excepto *Rhoophilus* que es inquilino en agallas de Lepidoptera en *Rhus* spp]. **Synergini.**
6'. Terguitos metasomales 2-7 libres en la mayoría de los casos, raramente el 2 + 3 fusionados en un esclerito grande (sólo en hembras). Primer terguito metasomal siempre en forma de pestaña lisa (Fig. 15l). Placa pronotal visible y uñas tarsales variables. Holártico con alguna especie africana, inductores de agallas en plantas herbáceas o arbustivas (*Diastrophus* en *Rubus*)

o inquilinos en agallas de *Rubus* o *Rosa*. 7.

7. Parte dorsal de la placa pronotal diferenciada, con márgenes laterales completamente marcados (Fig. 15n). Uñas tarsales con un diente agudo (i.e. Fig 15o) o romo (Fig. 15p), nunca simples. Antenas de las hembras con 10 flagelómeros. Terguitos metasomales 2-7 libres en los dos sexos o 2 + 3 fusionados en las hembras y libres en los machos. Mesoescudo y mesopleura suelen ser lisos y brillantes, excepto en el género *Periclistus*. [Holártico, inductores de agallas e inquilinos asociados con Rosaceae]. **Diastrophini.**

7'. Parte dorsal de la placa pronotal suele ser menos clara y los márgenes laterales sólo se marcan ventralmente. Uñas tarsales simples (Fig. 15q). Antena de las hembras con 10-12 flagelómeros. Terguitos metasomales siempre libres, tergitos 2 + 3 no fusionados en ninguno de los sexos. Mesoescudo y mesopleura usualmente esculpido..... **8.**

8. Depresiones admedias del pronoto indistintas y superficiales, a veces unidas medialmente por una impresión transversal (Fig. 16a). Mesopleura con escultura reticulada a veces con elementos rugosos (Fig. 16d). R1 alcanza claramente el margen anterior del ala; celda radial cerrada al menos parcialmente en el margen anterior. [Inductores de agallas en Asteraceae, raramente Apiaceae y Lamiaceae. Paleártico, una especie Afrotropical; introducida en América del Sur y Australia]. **Phanacidini.**

8'. Depresiones admedias bien diferenciadas, generalmente profundas y separadas más o menos ampliamente (Fig. 16b). Mesopleura estriada longitudinalmente (Fig. 16c), raramente parcialmente reticulado Fig. 16f), pero en este caso las depresiones admedias del pronoto no son indistintas ni superficiales. R1 alcanzando o no el margen anterior del ala. Inductores de agallas en Papaveraceae, Lamiaceae, Valerianaceae y Asteraceae. **9.**

9. Pronoto dorsomedialmente relativamente largo, 1/4 a 1/3 tan largo como la mayor longitud del margen lateral externo (Fig. 15a); mesopleura estriada longitudinalmente (Fig. 16c). Antenas de la hembra con 10-11 flagelómeros. Holártico, inductores de agallas en Lamiaceae, Asteraceae, Valerianaceae y Fumarioideae (Papaveraceae). **Aulacideini.**

9'. Pronoto dorsomedialmente relativamente corto, alrededor de 1/5 tan largo como la mayor longitud del margen lateral externo (Fig. 16e); mesopleura estriada reticulada o reticulada (Fig. 16f), si es estriado sin retícula (Fig. 16g) el pronoto dorsalmente corto. Antenas de la hembra con 12 flagelómeros. [Paleártico occidental, inductores de agallas en *Papaver* (Papaveraceae)]. **Aylacini.**

10. Frente entre tórulos antenales con fuerte carena longitudinal; notaulos y fasetas escutelares ausentes (Fig. 16k); área dorso-axilar grande, triangular y situada en el mismo plano que el escutelo (Fig. 16k); Rs + M y R1 inconspicuas, de la celda radial con la vena Rs bastante separada del margen del ala anterior (Fig 16o); vena basal ausente. [Neotropical, inductores de agallas en *Acacia* o *Prosopis*]. **Eschatocerini.**

10'. Frente generalmente sin carina mediana, si está presente es débil; notaulos completo, incompletos o ausentes; fasetas escutelares presentes, confluentes o formando una depresión transversal poco profunda; área dorso-axilar mucho más pequeña; Rs + M y R1 generalmente presentes y visibles, Rs alcanzando o casi llegando al margen del ala anterior; vena basal presente. **11.**

11. Mesopleura con una impresión amplia, crenulada y transverso-oblicua (Fig 16h); usualmente con una combinación de los siguientes caracteres: hipopigio en forma de arado y espina escutelar indistinta (Fig. 16l); carenas del propodeo indiferenciadas, propodeo rugoso (Fig. 16 n); fasetas escutelares débiles o ausentes (Fig. 16m). [Holártico, inductores de agallas en *Rosa*]. **Diplolepidini.**

11'. Mesopleura sin una impresión mesopleural; sin otros caracteres juntos. [Holártico, Neotropical y Oriental, inductores de agallas en Fagaceae, principalmente *Quercus*]. **Cynipini.**

Registro fósil. A grandes rasgos se conocen fósiles de Cynipoidea de 11 yacimientos, seis de compresión y cinco de ámbar.

- Los de compresión son:

1. Florissant (Missouri, USA), Eoceno Tardío/ Oligoceno Temprano, Brues (1910), Kinsey (1919).
2. NO de la Isla de Wight (Reino Unido), Eoceno Tardío/ Oligoceno Temprano, Cockerell (1921).
3. Rott-am-Siebengebirge (Alemania), Oligoceno Tardío (Chattian)/ Mioceno Temprano (Aquitanianense), Starz (1938).
4. Bol'shaya Svetlovodnaya (Rusia), Oligoceno, Kovalev (1994).
5. Cantal (Francia), Mioceno, Nel (1996).
6. Rubielos de Mora (España), Mioceno Temprano (Burdigalianense Temprano), Peñalver *et al.*, (2013).

- Los de ámbar son:

1. depósitos bálticos (región báltica), Eoceno (Lutetianense), Kinsey (1919) y Kovalev (1995).
2. Taimyr (Siberia, Russia), Cretácico Superior (Santonianense), Kovalev (1994).
3. Grassy Lake (Alberta, Canadá), Cretácico Superior (Campanianense), Liu *et al.* (2007).
4. Sayreville (New Jersey, USA), Cretácico Superior (Turonianense), Liu *et al.* (2007).
5. Medicine Hat (Alberta, Canadá), Eoceno (Lutetianense), Liu *et al.* (2007).

De todos estos yacimientos el del ámbar del Báltico es sin duda el más importante. La región báltica es el lugar del mayor depósito conocido de ámbar, donde se concentra cerca del 80 % del ámbar mundial. Las minas más notables están en Kaliningrado (Rusia). Hay otras en Lituania, Letonia, Estonia, Polonia y en otras zonas de Rusia.

Los fósiles de los yacimientos de compresión son difíciles de estudiar por la disposición y conservación del material entomológico y el reexamen de los especímenes, con nuevas técnicas o instrumentos (Pujade-Villar y Peñalver, 2018, por ejemplo, ver más abajo) a menudo ha conducido a una reubicación de la especie en otro taxón. Por el contrario, los fósiles en ámbar son perfectos ya que mantienen intactos los caracteres taxonómicos a examinar. Por ello, no todos los fósiles originalmente descritos como pertenecientes a los Cynipoidea se han mantenido en esta superfamilia. En este sentido la familia †Archaeocynipidae descrita por Rasnitsyn y Kovalev (1988) fue eliminada de los Cynipoidea por Ronquist (1999a) al sugerir que estaba más estrechamente relacionada con Diapriidae (Proctotrupeoidea) y †*Andricus myrciae* Brues, 1910 es un sinónimo (Kinsey, 1919) del díptero nematócero †*Cecidomyia pontaniiformis* Cockerell, 1908. Un caso especial digno de mención es Hong (2002), pues tal como se afirma en Liu *et al.* (2007), la capacidad de Hong de identificar groseramente los especímenes y de dividir en demasía los taxones de modo que casi

todo resida en un nuevo género o entidad taxonómica superior es infame (todo ese material debe ser reevaluado y revisado); en este sentido y a modo de ejemplo (Liu *et al.*, 2007), varios "cinípidos" putativos en el ámbar del Eoceno de China (Hong, 2002) parecen ser identificaciones erróneas, en particular, †*Sinocynipites fushunensis* Hong, 2002 y †*Hemerocynipites wanghuacunensis* Hong, 2002 son avispas proctotrupeoideas (Proctotrupeoidea), †*Eocynipites xilutianensis* Hong, 2002 es una hormiga macho (Formicidae) y †*Eucynipites guchengzensis* Hong, 2002 y †*Asiacynipites virides* Hong, 2002 no pueden determinarse ni tan solo a nivel de superfamilia (son por tanto 'Apocrita' *incertae sedis*).

Hasta finales del siglo XX, el número de especies era muy escaso. Fue Kovalev (1994, 1995, 1996) quien describió una pequeña riqueza de Cynipoidea del Cretácico Tardío (Cenomaniense) a lo largo de las orillas del arroyo Obeshchayushchiy en el Extremo Oriente ruso y en ámbar de la Formación Kheta de la Península de Taimyr (Cenomaniense), así como taxones adicionales del ámbar Báltico (Eoceno medio). Y Liu *et al.* (2007) ampliaron el grupo a partir de ocho nuevos fósiles norteamericanos de Cynipoidea del ámbar Cretácico Tardío del condado de Middlesex en el centro de Nueva Jersey, Estados Unidos (Turonense) y de Medicine Hat, Alberta, Canadá (Campaniense). Liu *et al.* (2007) son los primeros autores que hacen un análisis cladístico a partir del registro fósil y de especies modernas proporcionando una nueva visión general de la filogenia y la historia geológica de Cynipoidea del momento (Fig. 17a). A modo de establecer los tiempos geológicos concretos que serán mencionados consultar la figura 17b.

Los Cynipoidea han sido considerados como un linaje antiguo dentro de Hymenoptera. Rasnitsyn (1988, 2002) colocó el origen de Cynipoidea en el Jurásico superior basándose principalmente en la existencia de fósiles del Cretácico Inferior de la extinta familia †Archaeocynipidae. Por otro lado, Kovalev (1994) también puso gran énfasis en los †Archaeocynipidae para comprender la evolución temprana de Cynipoidea. De hecho, este autor colocó los Cynipoidea en su propio

infraorden, Cynipomorpha, y creó una segunda superfamilia, †Archaeocynipoidea, para incluir, además de †Archaeocynipidae, las familias extintas †Gerocynipidae, †Rasnicynipidae y †Palaeocynipidae. Desafortunadamente, aunque †Gerocynipidae (familia extinta de macrocinipoideo), †Rasnicynipidae y †Palaeocynipidae (hoy subfamilias extintas de Figitidae) son de hecho cinipoideos, los †Archaeocynipidae, como se ha mencionado, no pertenecen a Cynipoidea.

Por todo lo mencionado, hasta la fecha no hay fósiles de cinipoideos del Jurásico o Cretácico Inferior (Fig. 17b), y por lo tanto no se puede

justificar directamente un origen Jurásico de la superfamilia. Sin embargo, la presencia en las primeras etapas de la Cretácico Superior (Turoniense, Santoliense y Campaniense) de diversos macrocinipoideos fósiles junto con Eucoilinae (Figitidae) indican que las divergencias más basales dentro Liopteridae y en general en toda la zona basal de los Cynipoidea deben haber ocurrido anterior al Cretácico medio. La ubicación filogenética de estos fósiles sugiere un origen de Cynipoidea en algún momento, al menos, del Cretácico Inferior (Liu *et al.*, 2007; Fig. 17a) sin que pueda eliminarse un origen anterior, en el Jurásico tardío.

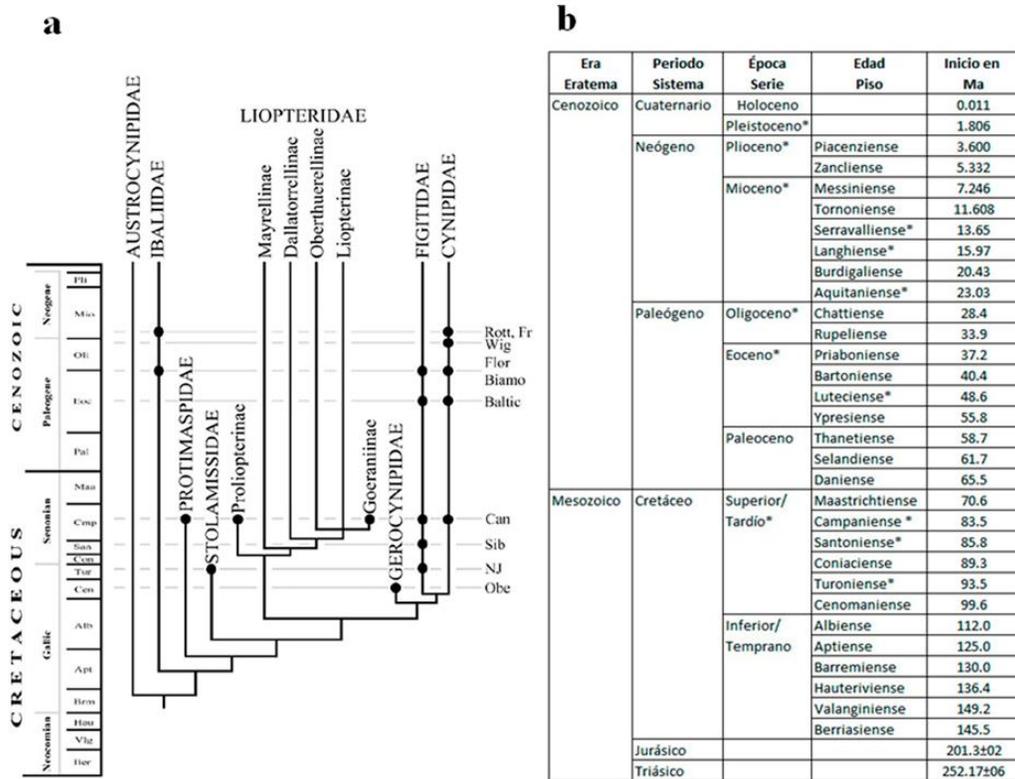


Figura 17. (a) Filogenia de Cynipoidea que resume las relaciones entre linajes principales incluyendo fósiles (Liu *et al.*, 2007); las abreviaturas para depósitos particulares son: Rott (Rott, Alemania), Fr (Cantal, Francia), Wig (Isla de Wight, Inglaterra), Flor (Florissant, Colorado), Biamo (Biamo, hoy Bol'shaya Svetlovodnaya), báltico (ámbar báltico), Can (ámbar canadiense), Sib (ámbar siberiano de la península de Taimyr), NJ (ámbar de Nueva Jersey) y Obe (arroyo Obeshchayushchiy). (b) Tiempos geológicos en los que se indica con (*) los que se han encontrado fósiles de Cynipoidea o de agallas de Cynipidae de forma incontestable [Fuente: https://ca.wikipedia.org/wiki/Taula_dels_temps_geol%C3%B2gics].

Se cuenta con fósiles del Cretácico superior de †Protimaspidae y †Stolamissidae (familias extintas de macrocinipoideos), †Proliopterinae y †Goeraniinae (subfamilias extintas de Liopteridae), †Gerocynipidae (familia extinta de microcinipoideo), †Rasnicynipinae y †Palaeocynipinae (subfamilias

extintas de Figitidae) así como también representantes de géneros extintos de las subfamilias de Charipinae, Eucoilinae y Aspicerinae (Figitidae), todos ellos preservados en ámbar.

De los taxones mencionados, es de especial interés la familia †Gerocynipidae (conocida sólo por compresiones del Cretácico Superior del Lejano Oriente ruso). Kovalev (1994) llegó a la conclusión de que los representantes de esta familia (3 géneros y 5 especies) eran inductores de agallas ya que sólo se descubrieron hembras y sus metasomas, grandes y redondos, se asemejaban a varios linajes arcaicos de los modernos cinípidos productores de agallas. Ciertamente estas características parecen indicar que están relacionados con Cynipidae; no obstante, es imposible ver en dicho material fósil si presentan alguna de las sinapomorfias de Cynipidae por lo que Ronquist (1999a) los colocó en la base de los microcinipoideos.

Un rasgo interesante del registro fósil figitino es la familia Eucoilinae. Como ha sido mencionado repetidamente, dicha subfamilia de Figitidae se caracteriza por presentar una placa escutelar (Fig. 6a, b). Ya en el Cretácico existen géneros fósiles inequívocos de Eucoilinae, pero hay dos géneros extintos †*Jerseucoila* Liu y Engel, 2007 (Turoniense) y †*Anteucoila* Liu y Engel, 2007 (Campaniense) del ámbar norteamericano cuyos representantes tienen los segmentos metasómicos separados; la fusión del segundo al cuarto terguito metasomal es una característica de las eucoilinos modernos (Fig. 6c).

Todos los fósiles de la Superfamilia Cynipoidea del Cretácico descubiertos hasta la fecha, a excepción de †*Tanaoknemus ecarinatus* Liu y Engel, 2007 del que se hablará más adelante, pertenecen a familias parasitoides (Liopteridae, Figitidae y las familias extintas anteriormente mencionadas: †Protimaspidae, †Stolamissidae y †Gerocynipidae). Aunque los †Gerocynipidae podrían ser agallícolas como supone Kovalev (1994), esta afirmación es completamente especulativa. El registro fósil de Cynipidae está más ampliamente documentado por evidencia paleobotánica que por los fósiles de las avispas. Los fósiles de agallas son bastante diversos en el Cenozoico (Larew, 1986). La subfamilia extinta †Hodiernocynipinae (Eoceno-Oligoceno), conocida solamente por fósiles de compresión, fue incluida en la familia Cynipidae por Kovalev (1994) pero como sucedía en †Gerocynipidae, no se ha identificado ninguna sinapomorfia de la

familia Cynipidae en estos especímenes (Ronquist, 1999a). Si su ubicación en dicha familia es correcta, la fitofagia en Cynipidae es sin duda mucho más antigua que la aparición de †Hodiernocynipinae. Otro caso es el género †*Tanaoknemus* Liu y Engel, 2007 descrito en Liu *et al.* (2007) y ubicado en Cynipidae como subfamilia ‘*incertae sedis*’. Según Liu *et al.* (2007), es muy probable que †*Tanaoknemus* sea un verdadero cinípido agallícola ya que a pesar de sus peculiaridades (una impresión mesopleural, un pecíolo largo y una inusual tibia larga), la falta de la carena pronotal lateral, la presencia de bulla en la vena Sc+R1 y el hecho de que la vena Rs+M se dirija a la mitad de la vena basal sugiere afinidad con la familia Cynipidae. Si esto es así, entonces la fitofagia podría haberse originado en el Cretácico Superior y en el momento de la diversificación de las angiospermas (Liu *et al.*, 2007).

El fósil más antiguo que se puede colocar definitivamente en Cynipidae según Liu *et al.* (2007) es †*Kinseycynips succinea* (Kinsey, 1919) por lo que sería la avispa agallícola más antigua cuya agalla es desconocida. Esta especie del Eoceno (Luteciense) colectada en ámbar es controvertida; Kinsey (1919) la describió dentro del género *Aulacidea* Ashmead, 1897; Ronquist (1999a) sugiere que es un Synergini, y de hecho el habitus recuerda mucho a un *Synergus*. Liu *et al.* (2007) hacen un estudio minucioso de la morfología detallando caracteres que descartan que sea un Synergini: cara inferior no cubierta de estrías irradiantes desde el clípeo (presentes en Synergini) en su lugar hay una área media lisa (los autores mencionan ‘glabrous’, término mal utilizado ya que glabro se refiere a la pilosidad); el primer terguito metasomal tiene forma de pestaña (anillo carenado en Synergini, excepto en *Rhoophilus*); y los terguitos metasomales T2-T3 no están fusionados (si lo están en Synergini); recordar que se ha mencionado que hay fósiles de Eucoilinae en los que los segmentos están separados, a pesar de que en las formas actuales siempre están fusionados. Por otro lado, el mesoescudo es liso y glabro (‘glabrous and aetose’ según la redesccripción de Liu *et al.*, 2007), caracteres que descartan, en principio, todos los géneros inquilinos actuales a excepción

de *Synophromorpha*, pero *Synophromorpha* presenta carenas irradiantes en la cara. Por otro lado, †*K. succinea* difiere de todas las especies inquilinas según Liu *et al.* (2007), por presentar uñas simples (muy raramente son simples en las formas actuales en el género *Synergus*), el clípeo se proyecta sobre las mandíbulas teniendo un margen trapezoidal (nunca sucede en los inquilinos actuales) y no presenta surco epistomal; que los autores mencionen este último carácter es sorprendente porque tampoco *Synergini* tiene surco epistomal excepto en *Rhoophilus* en el que dicho surco es arqueado. Por todo lo mencionado, los autores afirman que †*K. succinea* se asemeja a los géneros agallícolas que producen agallas en *Rubus* y *Potentilla* L. (*Xestophanes* y *Diastrophus*), pero se diferencia de ellos en tener las uñas simples, surco epistomal ausente y la celda radial cerrada, por lo deducen que probablemente indujo agallas en plantas hospedantes herbáceas pertenecientes a la familia de las rosáceas (Liu *et al.*, 2007).

Teniendo en cuenta que las especies agallícolas de Cynipidae han existido desde al menos el Eoceno medio (como lo evidenciaría †*Kinseycynips* Liu y Engel, 2007), es razonable hipotetizar que dichas avispas probablemente se originaron mucho antes, más aún teniendo en cuenta la posición putativa de †*Tanaoknemus* en los análisis filogenéticos de Liu *et al.* (2007) en los que aparece en un clado de Figitidae + Liopteridae [(†*Tanaoknemus* (†*Micropresbyteria* (†*Prolioapterion* + lioptéridos fósiles))] pero este clado es "respaldado" por un solo carácter femenino referido al pecíolo, carácter que se desconoce al ser el ejemplar un macho y ya hemos mencionado que †*Tanaoknemus* podría ser agallícola. También el estudio de las agallas de cinípidos del Cretácico Superior (Scott *et al.*, 1994) permite hipotetizar que las avispas agallícolas se originaron mucho antes de la presencia de †*Tanaoknemus*.

Los fósiles de Cynipidae, a excepción de †*Tanaoknemus*, pertenecen al Eoceno (Luteciense), Oligoceno y Mioceno (Aquitaniense), por lo que son muy recientes. No obstante, hay que comentar ciertos aspectos de algunos de ellos.

Cockerell (1921) describió dos fósiles del Oligoceno: †*Rhodites vetus* Cockerell 1921 y †*Andricus vectensis* Cockerell 1921. Después de Ronquist (1999a), †*R. vetus* se asigna a la tribu Diplolepidini; Liu *et al.* (2007) consideraron a la especie como †*Diplolepis vetus* (Cockerell, 1921). Sin embargo, no es posible clasificar un ala aislada de cinípido a nivel de género (véase Antropov *et al.*, 2014: Fig. 17); estos autores no incorporaron el nuevo estado realizado por Liu *et al.* (2007). En consecuencia, en el presente estudio se considera que esta especie no es claramente identificable a nivel de género, pero puede ser colocada en la subfamilia Cynipinae debido a las características de su vena Rs+M. La otra especie de Cockerell (1921), †*Andricus vectensis*, tiene la celda radial cerrada o parcialmente cerrada y el metasoma tiene un gran segmento que ocupa la mayor parte del metasoma (véase Antropov *et al.*, 2014: Fig. 16). De acuerdo con esta circunstancia, no puede considerarse como un género inductor de agallas, sino inquilino. Lo más probable es que, de acuerdo con su morfología, esta especie pertenezca al género *Periclistus* porque el pronoto es muy largo medialmente con respecto a *Synergus* y *Saphonecrus*; la morfología de la antena es un carácter clave para determinar su ubicación al nivel del género, pero el fósil de compresión carece de antenas. De todas formas, si se está en lo cierto y es un *Periclistus*, es muy probable que †*Diplolepis vetus* esté bien determinado ya que *Periclistus* es inquilino de agallas de *Diplolepis*.

Por otro lado, tres especies descritas por Statz (1938), †*Figites rotundatus* (Statz), †*F. planus* (Statz) y †*F. spiniger* (Statz) fueron transferidas por Kovalev (1994) al género extinto †*Hodiernocynips* Kovalev, 1994 (Cynipidae: †*Hodiernocynipinae*) posición taxonómica que fue respetada por Liu *et al.* (2017).

Después de reexaminar los tipos (Pujade-Villar y Peñalver, 2018) son transferidos a la subfamilia Cynipinae. Finalmente, †*Figites solus* Brues, 1910 se transfiere (Pujade-Villar y Peñalver, 2018) a la subfamilia Eucoilinae dentro de un género recientemente descrito en Peñalver *et al.* (2013).

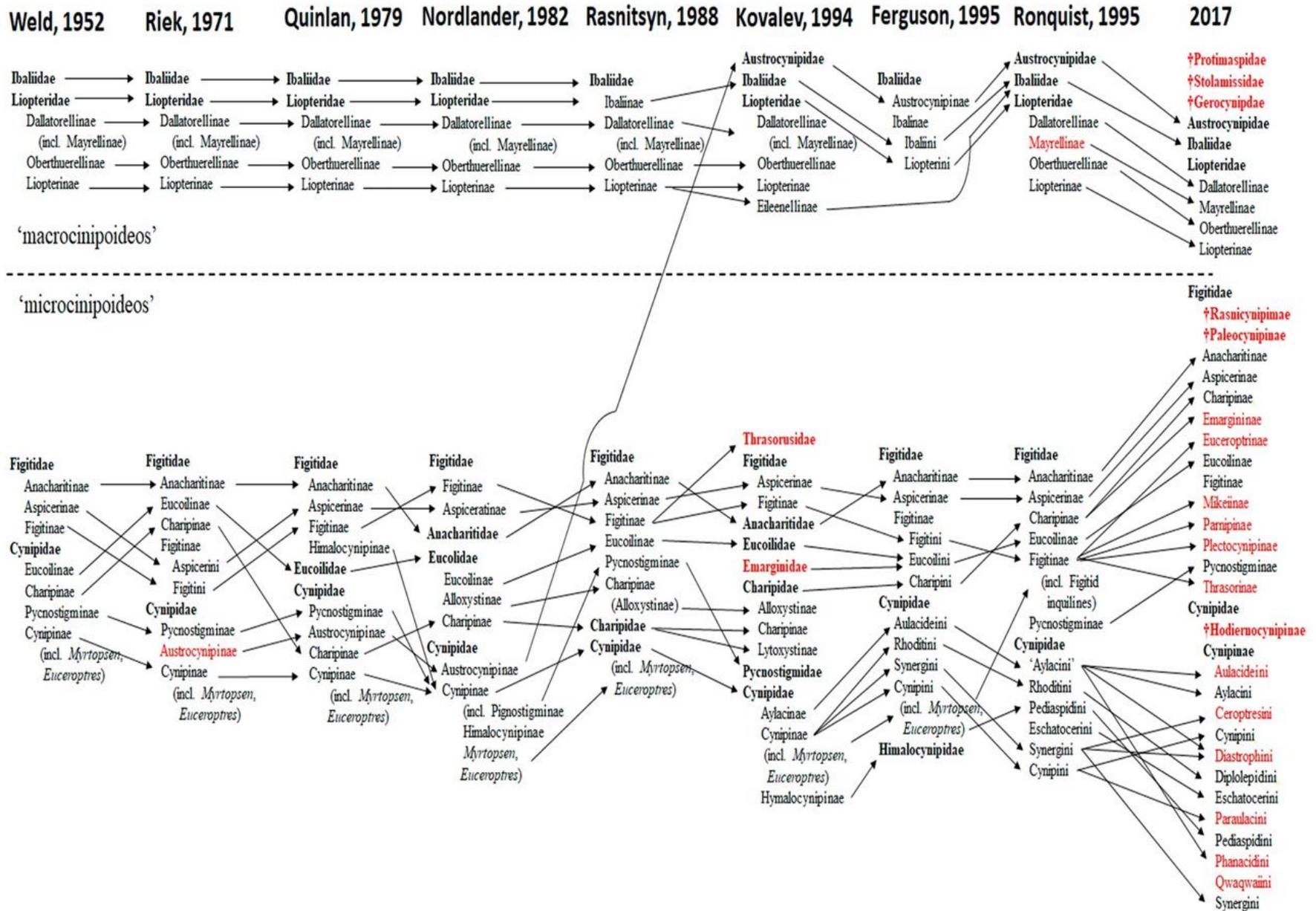


Figura 18. Resumen sinóptico de los cambios de los grandes taxa a lo largo de la historia desde Weld (1952) según la visión de distintos autores hasta llegar al momento actual. Los nuevos taxa aparecidos después de Weld (1952) están en rojo.

Es interesante mencionar que los fósiles de adultos detectados de Cynipidae corresponden a especies que producen agallas en plantas herbáceas y que posiblemente haya una especie en *Rosa* (leñosa) y su inquilino. Esto conduce a una longevidad de unos 47.5 Ma pero los agallícolas pueden de ser más antiguos. Ronquist (1999a) consideró que los Cynipidae eran de al menos 80-85 Ma en base a la datación de grupos hermanos de fósiles de Figitidae en el ámbar de Siberia (Kovalev, 1994). Liu *et al.* (2007) consideran que la familia Cynipidae es un poco más antigua, de unos 90 Ma.

También hay que señalar que sorprende que no se haya encontrado aún ningún insecto fósil agallícola en Fagáceas siendo este grupo (la tribu Cynipini) el que ha tenido el mayor éxito evolutivo de la familia. Existen registros fósiles del género *Quercus* desde el Cretácico Inferior (Albiense) en Estados Unidos y del Mioceno en Europa (Velasco-de León y Ortiz-Martínez, 2010). Las agallas fosilizadas que pueden asignarse definitivamente a Cynipidae son bastante recientes, procedentes del Terciario tardío (Mioceno y Plioceno) o incluso del Pleistoceno tardío; algunas agallas del Cretácico Medio y Superior se han atribuido tentativamente a Cynipidae, pero los insectos que las forman son inciertos (Grimaldi y Engel, 2005). Por lo tanto, en el Cenozoico la representación de Cynipini está ampliamente marcada por el registro fósil de sus agallas (ictinofósiles) por lo que parece razonable suponer que los Cynipini son quizás tan antiguos como el Eoceno, y que su radiación ocurrió en el Eoceno tardío con la diversificación de los robles durante el Mioceno. Esto está en concordancia con las estimaciones de Buffington *et al.* (2012), en cuyo análisis 'Divergence estimates and early evolutionary history of Figitidae' incluyeron sólo algunos Cynipini y un inquilino de estas agallas. Buffington *et al.* (2012) sugieren un tiempo de divergencia promedio de los cinípidos de 54 Ma. Esto es concordante con los datos de edad más fiables para *Quercus* (basado en fósiles de Huntsville, Texas, USA) que son de unos 30 Ma (Manos y Stanford, 2001), aunque algunas estimaciones sitúan los orígenes del género en 45-50 Ma (Jones, 1986).

CONCLUSIONES

Han sido muchas y diferentes las transformaciones que ha sufrido la clasificación de los grandes taxa en los Cynipoidea en los últimos 65 años, cambios que queda resumidos en la figura 18. En la actualidad existen ocho familias de Cynipoidea (†Protimaspidae, †Stolamissidae, †Gerocynipidae, Austrocynipidae, Iballiidae, Liopteridae, Figitidae y Cynipidae) cada una de ellas respaldada morfológica y filogenéticamente. Los cinipoideos surgieron en el Cretácico Inferior, los Iballiidae aparecieron hace unos 148 Ma, los Liopteridae hace 132 Ma y los microcinipoideos hace 132 Ma escindiéndose en Cynipidae y Figitidae hace 127 Ma. Desde entonces han ido diversificándose. Los Liopteridae se dividen en seis subfamilias (†Proliopterinae, †Goeraniinae, Dallatorellinae, Liopterinae, Mayrellinae y Oberthuerellinae). Los Figitidae en 14 subfamilias (†Rasnicynipinae, †Palaeocynipinae, Anacharitinae, Aspicerinae, Charipinae, Emargininae, Euceroptinae, Eucoilinae, Figitinae, Mikeiinae, Parnipinae, Plectocynipinae, Pycnostigminae y Thrasorinae) de los que Eucoilinae se define a su vez en seis tribus: Diglyphosematini, Eucoilini, Ganaspidini, Kleidotomini, Trichoplastini y Zaeucoilini (no todas con una validez absoluta y algunas por describir). En la familia Figitidae quedan unos taxones de afiliación incierta, el grupo *Melanips* formado por los géneros *Melanips*, *Ferpereira* y *Nebulovena* al sacar *Melanips* de la subfamilia Aspicerinae. También conviene mencionar que la subfamilia Figitinae posiblemente deba ser escindida en una o dos tribus nuevas ya que sigue agrupando un conjunto de géneros muy heterogéneo. Finalmente, los Cynipidae están representados por dos subfamilias (†Hodiernocynipinae y Cynipinae), y la última en 12 tribus: Aulacideini, Aylacini, Ceroptresini, Cynipini, Diastrophini, Diplolepidini, Eschatocerini, Paraulacini, Peditaspidini, Phanacidini, Qwaqwaiini y Synergini. Los inquilinos de las agallas pasan a formar parte de tres tribus distintas: Ceroptresini (*Ceroptres*), Diastrophini (*Periclistus* y *Synophromorpha*) y Synergini (*Agastoroxenia*, *Lithosaphonecrus*, *Rhoophilus*, *Saphonecrus*, *Synophrus*, *Synergus* y

Ufo). El estudio de los fósiles además pone de manifiesto la existencia de géneros con una ubicación incierta a nivel de subfamilia: †*Protoibalia* (Ibaliidae), †*Micropresbyteria* (Figitidae) y †*Tanaoknemus* (Cynipidae).

AGRADECIMIENTOS

A Mar Ferrer-Suay, Rafael Mauricio Jiménez-Mercado, Noel Mata-Casanova, Jordi Paretas-Martínez y Palmira Ros-Farré el haber realizado la Tesis en la Universitat de Barcelona bajo la dirección del autor; algunos de sus resultados han contribuido en la realización de este trabajo. También a Miguel Ángel Alonso Zarazaga (CSIC, Madrid, España) por la resolución de algunos conflictos taxonómicos. A Enrique Peñalver (Museo Geominero, Madrid, España) por el asesoramiento en los fósiles de agallas. A Adrià Casinos (Universitat de Barcelona) y a la organización del Congreso internacional ‘La evolución tras la evolución’ (Valencia 26-28 octubre 2016) por su invitación para exponer parte de lo que se menciona en este manuscrito. A Morphbank por la cesión de algunas imágenes y en especial a sus autores mencionados en los pies de figura. A Kevin Williams (Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Estados Unidos) por la imagen de Liopteridae. A nuestro amigo (Antoni Ribes†) y en especial a su hermana Maite Ribes por dejarnos utilizar una de las imágenes de su hermano. Finalmente, a los evaluadores de este manuscrito por los valiosos comentarios realizados: Paul Hanson (Universidad de Costa Rica, San Pedro, Costa Rica), Enrique Ruíz Cancino (Universidad Autónoma de Tamaulipas, Tamaulipas, México) y a un tercer evaluador anónimo.

LITERATURA CITADA

ANTROPOV, A. V., BELOKOBYSKII, S. A., COMPTON, S. G., DLUSSKY, G. M., KHALAIM, A. I., KOLYADA, V. A., KOZLOV, M. A., PERFILIEVA, K. S. Y A. P. RASNITSYN. 2014. The wasps, bees and ants (Insecta: Vespa = Hymenoptera) from the Insect Limestone (Late Eocene) of the Isle of Wight, UK. *Earth and Environmental Science Transactions of*

the Royal Society of Edinburgh, 104: 1–112. DOI: [10.1017/S1755691014000103](https://doi.org/10.1017/S1755691014000103).

ASHMEAD, W. H. 1903. Classification of the Gall-Wasps and the Parasitic Cynipoids, or the Superfamily Cynipoidea. *Psyche*, 10: 7–13, 59–73, 140–155, 210–218. DOI: [10.1155/1903/97546](https://doi.org/10.1155/1903/97546).

BELIZIN, V. I. 1951. Hymenoptera (VCynipidae) of the fauna of the USSR and adjacent countries. *Entomologicheskoye Obozreniye*, 31: 566–574. [En ruso].

BELIZIN, V. I. 1959. Gall wasps of the tribe Aylaxini (Hym., Cyn.), new for the fauna of the USSR. *Entomologicheskoye Obozreniye*, 38(3): 662–674 [En ruso].

BELIZIN, V. I. 1961. The Oak gallwasps of the Genus *Cynips* (Hymenoptera, Cynipidae). *Zoologicheskij Zhurnal*, 40(2): 207–213. [En ruso].

BRUES, C. T. 1910. The parasitic Hymenoptera of the Tertiary of Florissant, Colorado. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 54: 3–125.

BUFFINGTON, M. L. 2008. A revision of Australian Thrasorinae (Hymenoptera: Figitidae) with a description of a new genus and six new species. *Australian Journal of Entomology*, 47: 203–212. DOI: [10.1111/j.1440-6055.2008.00647.x](https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.2008.00647.x).

BUFFINGTON, M. 2009. Description, circumscription and phylogenetics of the new tribe Zaeucoilini (Hymenoptera: Figitidae: Eucoilinae), including a description of a new genus. *Systematic Entomology*, 34: 162–187. DOI: [10.1111/j.1365-3113.2008.00447.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2008.00447.x).

BUFFINGTON, M. 2011. Description, circumscription and phylogenetics of the Diglyphosematini Belizin 1961, and the description of a new genus (Hymenoptera: Figitidae: Eucoilinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 113(3): 239–290. DOI: [10.4289/0013-8797.113.3.239](https://doi.org/10.4289/0013-8797.113.3.239).

BUFFINGTON, M. L. Y F. RONQUIST. 2006. Familia Figitidae. Pp. 829–838. In: F. Fernández y M. J. Sharkey (Eds.). *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.

BUFFINGTON, M. L. AND S. VAN NOORT. 2007. A world revision of the Pycnostigminae (Cynipoidea: Figitidae) with descriptions of seven new species. *Zootaxa*, 1392: 1–30. DOI: [10.11646/zootaxa.1392.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.1392.1).

BUFFINGTON, M. L., NYLANDER, J. A. A. AND J. M. HERATY. 2007. The phylogeny and evolution of Figitidae (Hymenoptera: Cynipoidea). *Cladistics*, 23: 403–431. DOI: [10.1111/j.1096-0031.2007.00153.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2007.00153.x).

- BUFFINGTON, M. L. AND J. LILJEBLAD. 2008. The description of Euceroptinae, a new subfamily of Figitidae (Hymenoptera), including a revision of *Euceroptres* Ashmead, 1896 and the description of a new species. *Journal of Hymenoptera Research*, 17: 44–56.
- BUFFINGTON, M. L. AND J. L. NIEVES-ALDREY. 2011. Revision of Plectocynipinae (Hymenoptera: Figitidae) with descriptions of a new genus and three new species from Chile. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 113(2): 91–108. <https://doi.org/10.4289/0013-8797.113.2.91>.
- BUFFINGTON, M. L., BRADY, S. G., MORITA, S. I. AND S. VAN NOORT. 2012. Divergence estimates and early evolutionary history of Figitidae (Hymenoptera: Cynipoidea). *Systematic Entomology*, 37: 287–304. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2012.00617.x>.
- COCKERELL, T. D. A. 1921. Fossil arthropods in the British Museum, V. *Annals and Magazine of Natural History*, series 9, 7: 1–25.
- COOK, J. M., ROKAS, A., PAGEL, M. AND G. N. STONE. 2002. Evolutionary shifts between host oak sections and host-plant organs in *Andricus* gallwasps. *Evolution*, 59(9): 1821–1830. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00196.x>.
- CHRYSAL, R. N. 1930. Studies of the *Sirex* parasites. *Oxford Forestry Memoirs*, 11: 1–63.
- DALLA TORRE, K. W., VON. 1893. *Cynipidae. Catalogus Hymenopterorum hucusque descriptorum systematicus et synonymicus*. Vol. 2. Lipsiae, Sumptibus Guilelmi Engelmann. 140 pp.
- DALLA TORRE, K. W. VON AND J. J. KIEFFER. 1910. Cynipidae. Pp. 1–891. In: F. E. Schulze (Ed.). *Das Tierreich. Ein Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen*. Vol. 24. *Lieferung Hymenoptera*. R. Friedländer und Sohn, Berlin.
- DE SANTIS, L., FIDALGO, P. Y S. OVRUSKI. 1993. Himenópteros parasitoides de los géneros *Aditrochus* Ruebsaamen y *Espinosa* Gahan (Insecta, Hymenoptera, Pteromalidae) asociados a agallas en *Nothofagus* (Fagaceae) del sur de Argentina y Chile. *Acta Entomologica Chilena*, 18: 133–146.
- DÍAZ, N. B. 1978. Estudio ecológico y sistemático de Cinipoideos Neotropicales. 5 (Hymenoptera). Nuevas citas para la República Argentina, Brasil y Bolivia. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 37: 35–38.
- FABRICIUS, J. C. 1804. *Systema Piezatorum secundum Ordines, Genera, Species. Adiectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus*. Brunsvigae, Apud Carolum Reichard, 440 pp.
- FERGUSON, N. D. M. 1986. Charipidae, Ibalidae and Figitidae (Hymenoptera: Cynipoidea). *Handbook of Identification British Insects*, 8(1c). 55 pp.
- FERGUSON, N. D. M. 1988a. A comparative study of the structures of phylogenetic importance of female genitalia of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology*, 13:13–30.
- FERGUSON, N. D. M. 1988b. Cynipoidea. Ibalidae. Figitidae. Eucoilidae. Cynipidae. Charipidae. Pp. 137–146. In: I. D. Gauld and B. Bolton (Eds.). *The Hymenoptera*. Oxford University Press, New York, 332 pp.
- FERGUSON, N. D. M. 1992. A remarkable new genus and species of Cynipoidea (Hymenoptera) from Papua New Guinea. *Journal of Natural History*, 26(3): 659–662.
- FERGUSON, N. D. M. 1995. *The cynipoid families*. Pp. 247–265. In: P. E. Hanson and I. D. Gauld (Eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press. Oxford, New York, Tokyo. 893 pp.
- FERRER-SUAY, M. 2014. *Charipinae worldwide Revision with special attention to Alloxyta and Phaenoglyphis genera (Hym., Cynipoidea: Figitidae)*. Ph. D. Thesis, Department of Zoology, University of Barcelona, Barcelona, 616 pp.
- FERRER-SUAY, M., PARETAS-MARTÍNEZ, J., SELFA, J. AND J. PUJADE-VILLAR. 2012a. Taxonomic and synonymic world catalogue of the Charipinae and notes about this subfamily (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae). *Zootaxa*, 3376: 1–92. DOI: [10.11646/zootaxa.3376.1.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3376.1.1).
- FONTAL-CAZALLA, F. M., BUFFINGTON, M. L., NORDLANDER, G., LILJEBLAD, J., ROS-FARRÉ, P., NIEVES-ALDREY, J. L., PUJADE-VILLAR, J. AND F. RONQUIST. 2002. Phylogeny of the Eucoilinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae). *Cladistics*, 18: 154–199. <https://doi.org/10.1006/clad.2002.0196>.
- FORSHAGE, M. AND G. NORDLANDER. 2008. Identification key to European genera of Eucoilinae (Hymenoptera, Cynipoidea, Figitidae). *Insect systematics y evolution*, 39: 341–359. DOI: [10.1163/187631208794760885](https://doi.org/10.1163/187631208794760885).
- FÖRSTER, A. 1869. Ueber die Gallwespen. *Verhandlungen der k.k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, 19: 325–370.
- FOURCROY, A. F., DE 1785. *Entomologia Parisiensis; sive Catalogus Insectorum, quae in Agro Parisiensi reperiuntur; secundum Methodum Geoffraeanum in Sectiones, Genera et Species distributus*. Cui

- addita sunt Nomina trivialia et fere trecentae novae Species.* Pars I-II. Paris, Francia, 544 pp.
- GAULD, I. D. AND B. BOLTON. 1988. *The Hymenoptera.* Oxford University Press. Oxford. UK, 332 pp.
- GEOFFROY, E. L. 1762. *Histoire abregee des Insectes, qui se trouvent aux Environs de Paris; Dans laquelle ces Animaux sont ranges suivant un Ordre methodique.* 2. Paris, Durand 2: 1–684.
- GRIMALDI, D. AND M. S. ENGEL. 2005. *Evolution of insects.* Cambridge University Press, New York. 755 pp.
- HARTIG, T. 1840. Über die Familie der Gallwespen. *Zeitschrift für Entomologie (Germar)*, 2: 176–209.
- HARTIG, T. 1843. Zweiter nachtrag zur naturgeschichte der Gallwespen. *Zeitschrift für Entomologie (Germar)*, 4: 395–422.
- HAVILAND, M. D. 1921. On the bionomics and post-embryonic development of certain cynipid hyperparasites of aphides. *Quarterly Journal of Microbiology Science*, 65: 451–478.
- HEDICKE, H. AND G. J. KERRICH. 1940. A revision of the family Liopteridae (Hymenopt., Cynipoidea). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 90: 177–225.
- HONG, Y. C. 2002. Amber insects of China. Beijing: *Science and Technology Press*, [iii] + 4 + 653 + 48 pp. [En chino]
- HUZIMATU, K. 1940. The life history of a new cynipid fly, *Kleidotoma japonica*, n.sp. *The Science reports of the Tôhoku University*, 15: 457–480.
- JAMES, H. C. 1928. On the life-histories and economic status of certain cynipid parasites of dipterous larvae, with descriptions some new larval forms. *Annals of Applied Biology*, 15: 287–316.
- JIMÉNEZ-MERCADO, R. M. 2007 *Revisión taxonómica mundial de los figitinos con espina escutelar (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae: Figitinae).* Ph. D. Thesis, Department of Zoology, University of Barcelona, Barcelona, 319 pp.
- JONES, J. H. 1986. Evolution of the Fagaceae: the implications of foliar features. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 73: 228–275.
- KARSCH, F. 1880. Neue Zooecidien und Cecidozoën. *Zeitschrift für die Gesammten Naturwissenschaften*, 53: 286–309 + 2 plates.
- KIEFFER, J. J. 1904 Description de quelques Cynipides exotiques dont l'un forme un genre nouveau. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Metz*, 23: 59–66.
- KIERYCH, E. 1979a. Notes on the genera *Dilyta* Förster, 1869, and *Glyptoxysta* Thomson, 1877 (Hymenoptera, Cynipoidea, Alloxystidae). Part I. *Annales Zoologici*, 34: 453–460.
- KIERYCH, E. 1979b. Notes on the genera *Dilyta* Förster, 1869, and *Glyptoxysta* Thomson, 1877 (Hymenoptera, Cynipoidea, Alloxystidae). Part II. *Dilytinae* subfam. n. *Annales Zoologici*, 35: 59–64.
- KINSEY, A. C. 1919. Fossil Cynipidae. *Psyche*, 26: 44–49.
- KINSEY, A. C. 1920. Phylogeny of cynipid genera and biological characteristics. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 42: 357–402.
- KINSEY, A. C. 1929. The Gall Wasp Genus *Cynips*. A Study in the Origin of Species. *Indiana University Studies*, 16: 84–86.
- KINSEY, A. C. AND K. D. AYRES. 1922. Varieties of a Rose Gall Wasp (Cynipidae, Hymenoptera). *Indiana University Studies*, 9(53): 142–171.
- KÖNIGSMANN, E. 1978. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 3: “Terebrantes” (Unterordnung Apocrita). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 25, 1–55.
- KOVALEV, O. V. 1982. Cynipid gall-makers of the subfamily Aylacinae (stat. n.) (Hym., Cynipidae) and their species described within the family Figitidae. *Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 110: 85–93 [En ruso].
- KOVALEV, O. V. 1994. Palaeontological history, phylogeny and the system of brachycleistogastromorphs and cynipomorphs (Hymenoptera, Brachycleistogastromorpha infraorder n., Cynipomorpha infraorder n.) with description of new fossil and recent families, subfamilies and genera. *Entomologicheskoe Obozrenie*, 73(2): 385–426. [En ruso. Traducción al inglés en *Entomological Review*, 1995, 74(4): 105–147]
- KOVALEV, O. V. 1995. New taxa of fossil cynipoids (Hymenoptera, Cynipoidea) from the Cretaceous and Palaeogene. *Amber and Fossils*, 1(1): 9–16.
- KOVALEV, O. V. 1996. New higher taxa of cynipoids (Hymenoptera, Cynipoidea): Renaming of a family and description of a new family, new subfamily, and genus. *Entomologicheskoe Obozrenie*, 75(2): 408–416. [En ruso]
- LAREW, H. G. 1986. The fossil gall record: a brief summary. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 88(2): 385–388.
- LATREILLE, P. A. 1805. *Histoire naturelle, générale et particulière des Crustacés et des Insectes. Ouvrage faisant suite aux oeuvres de Leclerc de Buffon et partie du cours complete d'Histoire naturelle rédigé par C. S. Sonnini.* Vol. 13, Dufart, Paris, Francia, 391 pp.

- LATREILLE, P. A. 1810. *Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des Crustacés, des Arachnides et des Insectes*. Chez F. Schoell, Paris, Francia, 444 pp.
- LILJEBLAD, J. 2002. *Phylogeny and Evolution of Gall Wasps (Hymenoptera: Cynipidae)*. Ph. D. Thesis, Department of Zoology, University of Stockholm, Stockholm, 90 pp.
- LILJEBLAD, J. AND F. RONQUIST. 1998. A phylogenetic analysis of higher-level gall wasp relationships (Hymenoptera: Cynipidae). *Systematic Entomology*, 23: 229–252.
- LILJEBLAD, J., RONQUIST, F., NIEVES-ALDREY, J. L., FONTAL-CAZALLA, F. M., ROS-FARRÉ, P. AND J. PUJADE-VILLAR. 2002. Phylogeny of the oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipini) and their closest relatives. Pp. 1–90. In: *Phylogeny and Evolution of Gall Wasps (Hymenoptera: Cynipidae)* Liljebblad, J., Ph. D. Thesis, Department of Zoology, University of Stockholm, Stockholm, Suecia.
- LILJEBLAD, J., RONQUIST, F., NIEVES-ALDREY, J. L., FONTAL-CAZALLA, F. M., ROS-FARRÉ, P., GAITROS, D. AND J. PUJADE-VILLAR. 2008. Fully web-illustrated morphological phylogenetic study of relationships among oak gall wasps and their closest relatives (Hymenoptera: Cynipidae). *Zootaxa*, 1796: 1–73
- LILJEBLAD, J., NIEVES-ALDREY, J. L., NESER, S. AND G. MELIKA. 2011. Adding another piece to the cynipoid puzzle: the description of a new tribe, genus and species of gall wasp (Hymenoptera: Cynipidae) endemic to The Republic of South Africa. *Zootaxa*, 2806: 35–52. DOI: [10.11646/zootaxa.2806.1.3](https://doi.org/10.11646/zootaxa.2806.1.3).
- LIN, K. S. 1988. The Eucoilidae from Taiwan. I. (Hymenoptera: Cynipoidea). *Journal of the Taiwan Museum*, 41: 1–66.
- LINNAEUS, C. 1746. *Fauna Svecica. Sistens Animalia Sveciae Regni: Quadrupedia, Aves, Amphibia, Pisces, Insecta, Vermes, Distributa per Classes y Ordines, Genera y Species. V. Hymenoptera*. Stockholmiae, Sumtu y literis Laurentii Salvii. 411 pp.
- LINNAEUS, C. 1758. *Systema Naturae per Regna tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Classis V. Insecta. V. Hymenoptera*. Tomus I. Editio Decima. Holmiae, Impensis Direct. Laurentii Salvii. 824 pp.
- LIU, Z. 1998a. A new species of *Ibali* from Borneo, and revised phylogeny and historical biogeography of Ibaliidae (Hymenoptera: Cynipoidea). *Journal of Hymenoptera Research*, 7: 149–156.
- LIU, Z. 1998b. Phylogenetic systematics and historical biogeography of macrocynipoids parasitizing woodboring insects. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Silvestria*, 62: 1–153.
- LIU, Z. 2001. Phylogeny, biogeography, and revision of the subfamily Dallatorrellinae (Hymenoptera: Liopteridae). *American Museum Novitates*, 3353: 1–23. DOI: [10.1206/0003-0082\(2001\)353<0001:PBAROT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2001)353<0001:PBAROT>2.0.CO;2).
- LIU, Z. AND G. NORDLANDER. 1994. Review of the family Ibaliidae (Hymenoptera: Cynipoidea) with keys to genera and species of the World. *Entomologica Scandinavica*, 25: 377–392.
- LIU, Z., ENGEL, M. S. AND D. A. GRIMALDI. 2007. Phylogeny and geological history of the cynipoid wasps (Hymenoptera: Cynipoidea). *American Museum Novitates*, 3583: 1–48. DOI: [10.1206/00030082\(2007\)3583\[1:PAGHOT\]2.0.O;2](https://doi.org/10.1206/00030082(2007)3583[1:PAGHOT]2.0.O;2).
- MALYSHEV, S. I. 1968. *Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution*. Methuen, London, UK, 319 pp.
- MATA-CASANOVA, N. 2018. *Taxonomical revision of subfamily Anacharitinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae)*. Ph. D. Thesis, Department of Zoology, University of Barcelona, Barcelona, 535 pp.
- MAYR, G. 1881. Die Genera der gallenbewohnenden Cynipiden. *Jahresberichte der Communal-Oberrealschule im I. Bezirke, Wien*, 20: 1–38.
- MANOS, P.S. AND A.M. STANFORD. 2001. The historical biogeography of Fagaceae: tracking the Tertiary history of temperate and subtropical forests of the Northern Hemisphere. *International Journal of Plant Sciences*, 162: S77–S93. DOI: [10.1086/323280](https://doi.org/10.1086/323280).
- MELIKA, G. 2006. Gall Wasps of Ukraine. Cynipidae. *Vestnik zoologii*, supplement, 21(1–2): 1–300, 301–644.
- MELIKA, G. AND W. G. ABRAHAMSON. 2000. Historical review and current state of the world genera classification of oak gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae, Cynipini). Pp. 218–230 In: A. D. Austin and M. Downton (Eds.). *Hymenoptera. Evolution, Biodiversity and Biological Control*. Melbourne, Australia.
- MENKE, A. S. AND H. H. EVENHUIS. 1991. North American Charipidae: key to genera, nomenclature, species checklists, and a new species of *Dilyta* Förster (Hymenoptera: Cynipoidea). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 93: 136–158.

- MILLER, G. L. AND P. L. LAMBDA. 1985. Observations on *Anacharis melanoneura* (Hymenoptera: Figitidae), a parasite of *Hemerobius stigma* (Neuroptera: Hemerobiidae). *Entomological News*, 96: 93–97.
- NEL, A. 1996. The first fossil *Ibalia* from the Upper Miocene of Cantal (France) (Hymenoptera, Cynipoidea). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 101(2): 141–143.
- NIEVES-ALDREY, J. L. 1985. La colección de cinípidos gallícolas del Instituto español de Entomología (Hym., Cynipidae, Cynipinae). *Graellsia*, 41: 113–124.
- NIEVES-ALDREY, J. L. 1988. Los cinípidos gallícolas e inquilinos de la sierra de Guadarrama y zonas adyacentes (Hym., Cynipidae, Cynipinae). *Eos*, 64: 125–163.
- NIEVES-ALDREY, J. L. 1994. Revision of West-European genera of the tribe Aylacini Ashmead (Hymenoptera, Cynipidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 3: 175–206.
- NIEVES-ALDREY, J. L. 2001 *Hymenoptera: Cynipidae*. Fauna Ibérica. Vol. 16. Pp- 1–636. In: M. A. Ramos (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- NIEVES-ALDREY, J. L., VÅRDAL, H. AND F. RONQUIST. 2005. Comparative morphology of terminal-instar larvae of Cynipoidea: phylogenetic implications. *Zoologica Scripta*, 34: 15–36. DOI: [10.1111/j.1463-6409.2005.00175.x](https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2005.00175.x).
- NIEVES-ALDREY, J. L., LILJEBLAD, J., HERNÁNDEZ NIEVES, M., GREZ, A. AND J. A. A. NYLANDER. 2009. Revision and phylogenetics of the genus *Paraulax* Kieffer (Hymenoptera, Cynipidae) with biological notes and description of a new tribe, a new genus, and five new species. *Zootaxa*, 2200: 1–40. DOI: [10.5281/zenodo.189597](https://doi.org/10.5281/zenodo.189597).
- NORDLANDER, G. 1978. Revision of the genus *Rhoptromeris* Förster, 1869 with reference to North-Western European species. Studies on Eucoilidae (Hym.: Cynipoidea) II. *Entomologica Scandinavica*, 9: 47–62.
- NORDLANDER, G. 1981. A review of the genus *Trybliographa* Förster, 1869 (Hymenoptera, Cynipoidea: Eucoilidae). *Entomologica Scandinavica* 12: 381–402.
- NORDLANDER, G. 1982a. Identities and relationships of the previously confused genera *Odonteucoila*, *Coneucoela* and *Trichoplasta* (Hymenoptera, Cynipoidea: Eucoilidae). *Entomologica Scandinavica*, 13: 269–292.
- NORDLANDER, G. 1982b. *Systematics and phylogeny of an interrelated group of genera within the family Eucoilidae* (Insecta: Hymenoptera, Cynipoidea). Ph.D. thesis, Stockholm University, Stockholm, Suecia, 34 pp.
- NORDLANDER, G. AND P. GRIJPMAN. 1991. Systematics and biology of *Rhoptromeris strobigena* sp.n., a parasitoid of chloropids inhabiting conifer cones (Hymenoptera: Cynipoidea: Eucoilidae). *Entomologica Scandinavica*, 22: 209–218.
- NORDLANDER, G., LIU, Z. AND F. RONQUIST. 1996. Phylogeny and historical biogeography of the cynipoids wasps family Ibalidae (Hymenoptera). *Systematic Entomology*, 21: 151–166.
- NYLANDER, J. A. A. 2004. *Bayesian Phylogenetics and the evolution of gall wasps*. Ph.D. Thesis. Acta Universitatis Upsaliensis. Uppsala, Suecia, 33 pp.
- NYLANDER, J. A. A., RONQUIST, F., HUELSENBECK, J. P. AND J. L. NIEVES-ALDREY. 2004. Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology*, 53: 47–67. <https://doi.org/10.1080/10635150490264699>.
- OLIVIER, A. G. 1790. *Encyclopedie Methodique. Histoire Naturelle. Insectes*. 5 Panckoucke, Paris, Feanciam. 727 pp.
- OLIVIER, A. G. 1791. *Encyclopedie Methodique. Dictionnaire des Insectes*. 6 Article "Diplolepe". Panckoucke, Paris 6. 704 pp.
- PANZER, G. W. F. 1806. *Kritische revision der Insektenfauna Deutschlands nach dem System bearbeitet*. Nürnberg 2. 271 pp.
- PARETAS-MARTÍNEZ, J., ARNEDO, M. A., MELIKA, G., SELFA, J., SECO-FERNÁNDEZ, M. V., FÜLOP, D. AND J. PUJADE-VILLAR. 2007. Phylogeny of the parasitic wasp subfamily Charipinae (Hymenoptera, Cynipoidea, Figitidae). *Zoologica Scripta*, 36:153–172. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2006.00269.x>.
- PARETAS-MARTÍNEZ, J., RESTREPO-ORTIZ, C., BUFFINGTON, M. AND J. PUJADE-VILLAR. 2011. Systematics of Australian Thrasorinae (Hymenoptera, Cynipoidea, Figitidae) with descriptions of Mikeiinae, new subfamily, two new genera, and three new species. *Zookeys*, 108: 21–48. DOI: [10.3897/zookeys.108.829](https://doi.org/10.3897/zookeys.108.829).
- PARETAS-MARTÍNEZ, J., RAKHSHANI, E., FATHABADI, K. AND J. PUJADE-VILLAR. 2012. Description of *Nebulovena persa* Pujade-Villar y Paretas-Martínez gen. n. and sp. n. (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae: Figitinae) from Iran, with a key to the genera of Figitinae. *Zootaxa*, 3177: 43–51. DOI: [10.11646/zootaxa.3177.1.4](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3177.1.4).
- PARETAS-MARTÍNEZ, J., FORSHAGE, M., BUFFINGTON, M., FISHER, N. LA SALLE, J. AND J. PUJADE-VILLAR. 2013. Overview of Australian

- Cynipoidea (Hymenoptera). *Australian Journal of Entomology*, 52: 73–86. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.2012.00877.x>.
- PÉNZES, ZS., TANG, C. T., BIHARI, P., BOZSÓ, M., SCHWÉGER, S. AND G. MELIKA. 2012. Oak associated inquilines (Hymenoptera, Cynipidae, Synergini). *TISCIA monograph series*, 11: 1–84.
- PEÑALVER, E., FONTAL-CAZALLA, F.M. AND J. PUJADE-VILLAR. 2013. *Palaeogronotoma* nov. gen. from the Miocene of Spain, the first Tertiary fossil record of the subfamily Eucoilinae (Hymenoptera: Figitidae). *Geodiversitas*, 35(3): 643–653. DOI: 10.5252/g2013n3a7.
- PUJADE-VILLAR, J. 2002. Comentario Bibliográfico. Una presentación excelente para un volumen con demasiados errores. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 26 (3-4): 143–159.
- PUJADE-VILLAR, J., DÍAZ, N., EVENHUIS, H. H. AND P. ROS-FARRÉ. 2002. South American Charipinae: review and description of two new species (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 95: 541–546. DOI: 10.1603/0013-8746(2002)095[0541:SA CRAD]2.0.CO;2.
- PUJADE-VILLAR, J., ARCAYA, E., ROJO, S. Y P. ROS-FARRÉ. 2013. Primeros datos de los huéspedes del género *Balna* Cameron y propuesta de sinonimia para *Balna sinuosa* Ros-Farré y Pujade-Villar, 2010 (Hym., Figitidae: Aspicerinae). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 37(1-2): 23–30.
- PUJADE-VILLAR, J. AND E. PEÑALVER. 2018. A revision of the fossil figitid wasps (Insecta: Hymenoptera: Cynipoidea) described from compression deposits during the first half of the 20th century. *Estudios Geológicos*, (submitted)
- PUJADE-VILLAR, J., PETERSEN-SILVA, R. AND J. PARETAS-MARTÍNEZ. 2013b. Description of a new genus and three new species of Figitinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae) from Colombia. *Neotropical Entomology*, 42(1): 63–71. DOI: 10.1007/s13744-012-0095-z.
- QUINLAN, J. 1968. Cynipidae (Hymenoptera) occurring on *Phlomis* L. *Transactions of the Entomological Society of London*, 120: 275–286.
- QUINLAN, J. 1979. A revisionary classification of the Cynipoidea (Hymenoptera) of the Ethiopian Zoogeographical Region. Aspicerinae (Figitidae) and Oberthuerellinae (Liopteridae). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology*, 39: 85–133.
- QUINLAN, J. 1988. A revision of some Afrotropical genera of Eucoilidae (Hymenoptera). *Bulletin of the British Museum Natural History (Entomology)*, 56: 171–229.
- RASNITSYN, A. P. 1980. Origin and evolution of Hymenoptera. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademiyi Nauk SSSR*, 123: 1–196. [En ruso].
- RASNITSYN, A. P. 1988. An outline of evolution of the hymenopterous insects (order Vespida). *Oriental Insects*, 22: 115–145.
- RASNITSYN, A. P. 2002. SUPERORDER VESPIDEA LAICHARTING. 1781. Order Hymenoptera Linné, 1758 (5 Vespida Laicharting, 1781). Pp: 242–254. In: A. P. Rasnitsyn and D. L. J. Quicke (Eds.). *History of insects*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 517 pp.
- RASNITSYN, A. P. AND O. V. KOVALEV. 1988. The oldest Cynipoidea (Hymenoptera: Archaeocynipidae fam. n.) from the Early Cretaceous Transbaikalia. *Vestnik Zoologii*, 1988(1): 18–21. [En ruso].
- RIEK, E. F. 1971. A new subfamily of cynipoid wasps (Hymenoptera: Cynipoidea) from Australia. Pp. 107–112. In: S. Asahinas, J. L. Gressitt, Z. Hidaka, T. Nishida and K. Nomura (Eds.). *Entomological essays to commemorate the retirement of Professor K. Yasumatsu*. Hokuryukan, Tokyo, Japón.
- ROHWER, S. A. AND M. M. FAGAN. 1917. The type-species of the genera of the Cynipoidea, or the gall wasps and parasitic cynipoids. *Proceedings of the United States Natural History Museum*, 53(2208): 357–380.
- ROKAS, A. 2001. *Three-Thinking, Molecules and Gallwasps; Analysing Evolutionary Patterns in European Gallwasp Using a Molecular Phylogenetic Approach*. PhD. diss. Edinburgh University. Edinburgh, UK. 306 pp.
- ROKAS, A., ATKINSON, R. J., BROWN, G., WEST, S. A. AND G. N. STONE. 2001. Understanding patterns of genetic diversity in the oak gall wasp *Biorhiza pallida*: demographic history or a *Wolbachia* selective sweep? *Heredity*, 87: 294–305. DOI: 10.1046/j.1365-2540.2001.00872.x.
- ROKAS, A., MELIKA, G., ABE, Y., NIEVES-ALDREY, J. L., COOK, J. M AND G. N. STONE. 2002. Lifecycle closure, lineage sorting, and hybridization revealed in a phylogenetic analysis of European oak gallwasps (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini) using mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26(2003): 36–45. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00329-9](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00329-9).
- ROKAS, A., ATKINSON, R. J., WEBSTER, L. M. I., CSÓKA, GY. AND G.N. STONE. 2003. Out of Anatolia: longitudinal gradients in genetic diversity support an eastern origin for a circum-Mediterranean

- oak gallwasp *Andricus quercustozae*. *Molecular Ecology*, 12: 2153–2174. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01894.x>.
- RONQUIST, F. 1994. Evolution of parasitism among closely related species: phylogenetic relationships and the origin of inquilinism in gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). *Evolution*, 48(2): 241–266. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1994.tb01310.x>.
- RONQUIST, F. 1995a. Phylogeny and early evolution of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology*, 20: 309–335. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.1995.tb00099.x>.
- RONQUIST, F. 1995b. Phylogeny and classification of the Liopteridae, an archaic group of cynipoid wasps (Hymenoptera). *Entomologica Scandinavica Supplements*, 46: 1–74.
- RONQUIST, F. 1999a. Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zoologica Scripta*, 28: 139–164. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6409.1999.00022.x>.
- RONQUIST, F. 1999b. Phylogeny of the Hymenoptera (Insecta): The state of the art. *Zoologica Scripta*, 28(1-2): 3–11. DOI: 10.1046/j.1463-6409.1999.00019.x.
- RONQUIST, F., HANSON, P. E., BUFFINGTON, M. FONTAL-CAZALLA, F. AND P. ROS-FARRÉ. 2006. *Familia Figitidae*. Pp: 280–293. In: P. Hanson and I. D. Gauld (Eds.). *Hymenoptera de la Región Neotropical*. Memoirs of the American Entomological Institute, 77. Gainesville, FL, Estados Unidos.
- RONQUIST, F. AND J. LILJEBLAD. 2001. Evolution of the gall wasp-host plant association. *Evolution*, 55(12): 2503–2522. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00765.x>.
- RONQUIST, F. AND G. NORDLANDER. 1989. Skeletal morphology of an archaic cynipoid, *Ibalia rufipes* (Hymenoptera, Ibalidae). *Entomologica Scandinavica Supplements*, 33:1–60.
- RONQUIST, F. AND J. L. NIEVES ALDREY. 2001. A new subfamily of Figitidae (Hymenoptera, Cynipoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 133: 483–494. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2001.tb00636.x>.
- RONQUIST, F., NIEVES-ALDREY, J. L., BUFFINGTON, M. L., LIU, Z., LILJEBLAD, J. AND J. A. A. NYLANDER. 2015. Phylogeny, evolution and classification of gall wasps: The plot thickens. *PLoS ONE*, 10(5): e0123301. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123301>.
- ROS-FARRÉ, P. 2007. *Pujadella* Ros-Farré, a new genus from the oriental region, with a description of two new species (Hymenoptera: Figitidae: Aspicerinae). *Zoological Studies*, 46(2): 168–175.
- ROS-FARRÉ, P. 2012. *Revisió taxonòmica de dues subfamílies de figítids i posició filogenètica del gènere Acanthaegilips (Hymenoptera; Figitidae: Aspicerinae, Thrasorinae, Anacharitiniae)*. Ph. D. Thesis, Department of Zoology, University of Barcelona, Barcelona, 560 pp.
- ROS-FARRÉ, P., RONQUIST, F. AND J. PUJADE-VILLAR. 2000. Redescription of *Acanthaegilips* Ashmead 1987, with characterization of the Anacharitiniae and Aspiceratinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 129: 467–488. <https://doi.org/10.1006/zjls.1999.0204>.
- ROS-FARRÉ, P. AND J. PUJADE-VILLAR. 2002. A new *Plectocynips* species (Hymenoptera: Figitidae: Thrasorinae). Pp. 124–128. In: G. Melika and C. Thuróczy (Eds.). *Parasitic wasps: evolution, systematics, biodiversity and biological control*. Agriform, Kiado y Nyomda KFT, Budapest, Hungary.
- ROS-FARRÉ, P. AND J. PUJADE-VILLAR. 2007. *Plectocynipinae*, a new subfamily of Figitidae and description of a new Neotropical genus of Thrasorinae (Hymenoptera: Cynipoidea). *Zootaxa*, 1583: 1–13.
- ROS-FARRÉ, P. AND J. PUJADE-VILLAR. 2009. Revisión del género *Myrtopsen* Rübsaamen, 1908 (Hymenoptera: Figitidae: Thrasorinae). *Dugesiana*, 16 (1): 21–33
- ROSKAM, H. C. 1992. *Evolution of the gall-inducing guild*. Pp. 34–49. In: J. D. Shorthouse and O. Rohfritsch (Eds.). *Biology of insect induced galls*. Oxford University Press, Oxford, U.K..
- ROTHERAY, G. E. 1979. The biology and host searching behaviour of a cynipid parasite of aphidophagous syrphid larvae. *Ecological Entomology*, 4: 75–82.
- SCOTT, A. S., STEPHENSON, J. AND M. E. COLLINSON. 1994. The fossil record of leaves with galls. Pp: 447–470. In: M. A. J. Williams (Ed.). *Plant galls: organisms, interactions, populations*. Oxford: Clarendon Press.
- SPRADBERY, J. P. 1970. The biology of *Ibalia drewseni* Borries (Hymenoptera: Ibalidae), a parasite of siricid woodwasps. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)*, 45: 104–113.
- STATZ, G. 1938. Neue funde parasitischer Hymenopteren aus dem Tertiär von Rott am Siebengebirge. *Decheniana*, 98A: 71–144.

- STONE, G. N. AND J. M. COOK. 1998. The structure of cynipid oak galls: patterns in the evolution of an extended phenotype. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, 265: 979–988.
- VAN NOORT, S., STONE, G. N., WHITEHEAD, V. B. AND J. L. NIEVES-ALDREY. 2007. Biology of *Rhoophilus loewi* (Hymenoptera: Cynipoidea: Cynipidae), with implications for the evolution of inquilinism in gall wasps. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90: 153–172. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00719.x>.
- VAN-NOORT, S., BUNGTON, M. L. AND M. FORSHAGE. 2015. Afrotropical Cynipoidea (Hymenoptera). *ZooKeys*, 493: 1–176. <https://doi.org/10.3897/zookeys.493.6353>.
- VÅRDAL, H., SAHLÉN, G. AND F. RONQUIST. 2003. Morphology and evolution of the cynipoid egg (Hymenoptera). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139: 247–260. <https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2003.00071.x>.
- VELASCO-DE LEÓN, M. P. Y E. L. ORTIZ-MARTÍNEZ. 2010. Nuevas especies de *Quercus* (Fagaceae) en el Plioceno de Santa María Amajac, Hidalgo, México. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 27(2): 264–277.
- VON DOHLEN, C. D. AND N. A. MORAN. 2000. Molecular data support a rapid radiation of aphids in the Cretaceous and multiple origins of host alternation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71: 689–717. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01286.x>.
- WELD, L. H. 1952. *Cynipoidea (Hym.) 1905-1950 being a Supplement to the Dalla Torre and Kieffer monograph the Cynipidae in Das Tierreich, Lieferung 24, 1910 and bringing the systematic literature of the world up to date, including keys to families and subfamilies and list of new generic, specific and variety names*. Ann Arbor, Michigan, Privately Printed. 351p.
- WELD, L. H. 1960. A new genus in Cynipoidea. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 62: 195–196.
- WESTWOOD, J. O. 1829. On the Chalcididae. *The Zoological Journal*, 4: 3–31.
- WIEGMANN, B. M., TRAUTWEIN, M. D., WINKLER, I. S., BARR, N. B., KIM, J. W., LAMBKIN, C., BERTONE, M. A., CASSEL, B. K., BAYLESS, K. M., HEIMBERG, A. M., WHEELER, B. M., PETERSON, K. J., PAPE, T., SINCLAIR, B. J., SKEVINGTON, J. H., BLAGODEROV, V., CARAVAS, J., KUTTY, S. N., SCHMIDT-OTT, U., KAMPMEIER, G. E., THOMPSON, F. C., GRIMALDI, D. A., BECKENBACH, A. T., COURTNEY, G. W., FRIEDRICH, M., MEIER, R. AND D. K. YEATES. 2011. Episodic radiations in the fly tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108: 5690–5695. <https://doi.org/10.1073/pnas.1012675108>.
- WINTERTON, S. L., HARDY, N. AND B. M. WIEGMANN. 2010. On wings of lace: phylogeny and Bayesian divergence time estimates of Neuropterida (Insecta) based on morphological and molecular data. *Systematic Entomology*, 35, 349–378. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2010.00521.x>.
- WISHART, G. AND E. MONTEITH. 1954. *Trybliographa rapae* (Westw.) (Hymenoptera: Cynipidae), a parasite of *Hylemya* spp. (Diptera: Anthomyiidae). *Canadian Entomologist*, 86: 145–154.
- YOSHIMOTO, C. M. 1970. A new subfamily of Cynipoidea (Hymenoptera) from Nepal. *The Canadian Entomologist*, 112: 1583–1585.

*Estudio presentado en el Primer Simposio de Hymenoptera Parasítica celebrado en Zapopan (Jalisco, México) del 17 al 20 de junio de 2018.