




ARTÍCULO CIENTÍFICO

¿EXISTE *Biorhiza* Westwood, 1840 (HYMENOPTERA: CYNIPIDAE)
EN MÉXICO?

Juli Pujade-Villar ¹ 
Mar Ferrer-Suay ²
Víctor Cuesta-Porta ¹
Irene Lobato-Vila ¹

¹Universitat de Barcelona. Facultat de Biologia.
Departament de Biologia Animal. Catalunya.
ilobato@ub.edu
victorcp93@gmail.com

²Universitat de València. Facultat de Ciències
Biològiques. Departament de Zoologia.
Espanya.
mar.ferrer.suay@gmail.com

 jpujade@ub.edu

¹ Avda. Diagonal, 645. 08028-Barcelona. Catalunya.

²Carrer del Dr. Moliner, 50, 46100 Burjassot, València, España.

Folia Entomológica Mexicana (nueva serie), 4(3): 110–127, 2018.

Recibido: 7 de septiembre 2018

Aceptado: 22 de diciembre 2018

Publicado en línea: 4 de enero 2019

¿EXISTE *Biorhiza* Westwood, 1840 (HYM.: CYNIPIDAE) EN MÉXICO?

Does *Biorhiza* Westwood, 1840 (Hym.: Cynipidae) exist in Mexico?

Juli Pujade-Villar^{1*}, Mar Ferrer-Suay², Víctor Cuesta-Porta¹ e Irene Lobato-Vila¹

¹Universitat de Barcelona. Facultat de Biologia. Departament de Biologia Animal. Catalunya.

²Universitat de València. Facultat de Ciències Biològiques. Departament de Zoologia. España.

*Autor de correspondencia: jpujade@ub.edu

RESUMEN. Las especies de *Biorhiza* Westwood mexicanas han sido de afiliación genérica dudosa desde que Kinsey en 1937 describió 11 especies para México. Además, dos de ellas fueron transferidas a *Trigonaspis* Hartig (*B. nitellina* Kinsey, 1937 y *B. zinzala* Kinsey, 1937) y una a *Cynips* Linnaeus (*B. socia* Kinsey, 1937). En este estudio se examina el material tipo de todas las especies, indicando los problemas para seguir considerando *Biorhiza innocens* Kinsey, 1937, *B. solita* Kinsey, 1937, *B. stelis* Kinsey, 1937, *B. tanos* Kinsey, 1937, *B. tarasco* Kinsey, 1937, *B. tricola* Kinsey, 1937, *B. ulcus* Kinsey, 1937 y *B. urcea* Kinsey, 1937 en el género *Biorhiza* o en cualquier otro género válido que presente surco malar. Se reestablece el género *Sphaerotheras* Ashmead para agrupar la mayor parte de los *Biorhiza* descritos por Kinsey. Solo tres especies mexicanas son consideradas válidas en *Sphaerotheras*: *S. solita* (Kinsey, 1937) n. comb. (= *B. socia* Kinsey, 1937 n. syn. = *B. stelis* Kinsey, 1937 n. syn. = *B. tarasco* Kinsey, 1937 n. syn. = *B. tricola* Kinsey, 1937 n. syn. = *B. ulcus* Kinsey, 1937 n. syn. = *B. urcea* Kinsey, 1937 n. syn.), *S. tanos* (Kinsey, 1937) n. comb. y *S. zinzala* (Kinsey, 1937) n. comb. Las especies mexicanas *Biorhiza innocens* y *B. nitellina* son consideradas “*incertae sedis*”, así como otras especies al norte de México incluidas en *Trigonaspis*. Se discute la afiliación genérica de las especies previamente incluidas en *Sphaerotheras* al norte de México. *Atrusca pulchripennis* (Ashmead, 1896) pertenece al género *Sphaerotheras*, *S. pulchripennis* (Ashmead, 1896) n. comb. Se ilustran los caracteres morfológicos más importantes. Se comenta la validez de *Trigonaspis* en América, así como la posibilidad de que *Xanthotheras* Ashmead sea un género válido.

Palabras clave: Hymenoptera, Cynipidae, *Biorhiza*, *Sphaerotheras*, México.

ABSTRACT. Mexican species of *Biorhiza* Westwood are of doubtful generic affiliation after Kinsey described 11 species from Mexico in 1937. Moreover, two of them were transferred to *Trigonaspis* Hartig (*B. nitellina* Kinsey, 1937 and *B. zinzala* Kinsey, 1937) and another one to *Cynips* Linnaeus (*B. socia* Kinsey, 1937). The type material of all these species has been examined, detailing the problems to keep considering *B. innocens* Kinsey, 1937, *B. solita* Kinsey, 1937, *B. stelis* Kinsey, 1937, *B. tanos* Kinsey, 1937, *B. tarasco* Kinsey, 1937, *B. tricola* Kinsey, 1937, *B. ulcus* Kinsey, 1937 and *B. urcea* Kinsey, 1937 within *Biorhiza* or within any other valid genus with malar sulcus. The genus *Sphaerotheras* Ashmead is re-established to group most of the *Biorhiza* species described by Kinsey. Only three Mexican species are considered valid in *Sphaerotheras*: *S. solita* (Kinsey, 1937) n. comb. (= *B. socia* Kinsey, 1937 n. syn. = *B. stelis* Kinsey, 1937 n. syn. = *B. tarasco* Kinsey, 1937 n. syn. = *B. tricola* Kinsey, 1937 n. syn. = *B. ulcus* Kinsey, 1937 n. syn. = *B. urcea* Kinsey, 1937 n. syn.), *S. tanos* (Kinsey, 1937) n. comb. and *S. zinzala* (Kinsey, 1937) n. comb. The Mexican species *Biorhiza innocens* and *B. nitellina* are considered ‘*incertae sedis*’, as well as other species in America north of Mexico included in *Trigonaspis*. The affiliation of the species previously included in *Sphaerotheras* in America north of Mexico is discussed. *Atrusca pulchripennis* (Ashmead, 1896) belongs to *Sphaerotheras*, *S. pulchripennis* (Ashmead, 1896) n. comb. The most important morphological characters are illustrated. The validity of *Trigonaspis* in America is commented as well as the possibility that *Xanthotheras* Ashmead could be a valid genus.

Key words: Hymenoptera, Cynipidae, *Biorhiza*, *Sphaerotheras*, Mexico.

INTRODUCCIÓN

El género *Biorhiza* Westwood, 1840 fue descrito para incluir una especie europea asexual áptera (*Cynips aptera* Fabricius, 1793). Cuando Adler (1881) cerró el ciclo alternante, comprobó que la

forma sexual era alada (*Diplolepis pallidus* Olivier, 1791). Kieffer (1898) normalizó la nomenclatura considerando una única especie: *B. pallida* con la forma alternante [*B. pallida* (= *aptera*)]. En resumen, *B. pallida* se caracteriza por presentar hembras completamente ápteras en

la generación asexual, y hembras desde completamente aladas, braquípteras hasta ápteras en la generación sexual (Dalla Torre y Kieffer, 1910; Folliot, 1964; Melika, 2006).

Biorhiza es morfológicamente muy cercano a *Trigonaspis* Hartig, 1840, el cual también se caracteriza por presentar en el Paleártico especies con formas sexuadas aladas y agámicas ápteras. Morfológicamente se diferencian, entre otros caracteres (Nieves-Aldrey, 2001; Melika, 2006), por la coloración de las formas sexuadas (ambarina en *Biorhiza*, negra en *Trigonaspis*), el aspecto de las uñas tarsales en las formas sexuadas (simples en *Biorhiza*, con un diente basal en *Trigonaspis*), el margen anterior del clípeo (muy proyectado sobre las mandíbulas en las hembras sexuadas de *Trigonaspis*) y los notaulos (presentes en las formas agámicas de *Biorhiza*, ausentes en las de *Trigonaspis*). Biológicamente, estas especies producen agallas inversas: en *Biorhiza*, las agallas de la forma sexuada son aéreas situadas en las yemas (semisubterráneas en yemas adventicias de estolones o tallos de plantas jóvenes o troncos en *Trigonaspis*), mientras que las de la forma agámica son subterráneas localizadas en las raíces (siempre aéreas situadas en las hojas en *Trigonaspis*).

Biorhiza tiene en la actualidad una distribución Holártica. En el Paleártico, se conocen dos especies: *B. pallida* del occidental y *B. nawai* (Ashmead, 1904) del oriental; las especies *B. australiensis* Kieffer, 1906 de Australia y *B. cecconiana* (Kieffer, 1901) de Italia, son de adjudicación genérica dudosa, y la cita de *B. pallida* del Himalaya (Weidner, 1961) ha de corresponder a *B. nawai* o ser una especie desconocida (Pujade-Villar *et al.*, 2003). Cuatro especies son conocidas en el Neártico al norte de México: *B. caepulaeformis* (Beutenmüller, 1911), *B. eburnea* (Bassett, 1890), *B. emoryi* (Ashmead, 1897) y *B. mellea* Ashmead, 1887, siendo *B. ocala* Weld, 1922 de estatus incierto (Melika y Abrahamson, 2002). En México, Kinsey (1937) describió 11 especies: *B. nitellina* (transferida recientemente a *Trigonaspis*), *B. socia* (transferida recientemente de forma errónea a *Cynips* Linnaeus, 1758), *B. innocens*, *B. solita*, *B. stelis*, *B. tanos*, *B. tarasco*, *B. tricola*, *B. ulcus*, *B.*

urcea y *B. zinzala* (transferida recientemente de forma errónea a *Trigonaspis*).

Por lo tanto, el objetivo de este estudio es analizar las especies mexicanas de *Biorhiza* y discutir su afiliación genérica, ya que las mismas corresponden a formas agámicas aladas con agallas en las hojas en contraposición a las formas agámicas Paleárticas, que son ápteras con agallas en las raíces.

MATERIALES Y MÉTODO

Han sido examinadas las series típicas de las 11 especies de *Biorhiza* descritas por Kinsey (1937) y de *Dryophanta eburneus* Bassett, 1890 depositadas en el American Museum of Natural History (AMNH) de Nueva York (EEUU), la especie tipo del género *Sphaeroterias* (*B. mellea* Ashmead, 1887) y de *Dryophanta pulchripennis* Ashmead, 1896 depositadas en el National Museum of Natural History (NMNH) de Washington D.C. (EEUU). También han sido examinados ejemplares de *B. pallida* de ambas generaciones colectadas en distintos países del Paleártico occidental, así como las imágenes SEM depositadas en morphbank (<http://www.morphbank.net/>) y las imágenes ópticas de la base de datos en línea de los especímenes tipo de Hymenoptera depositados en el NMNH (<http://usnmhymtypes.com/default.asp>) de las especies *Biorhiza caepulaeformis* (Beutenmüller, 1911), *B. emoryi* (Ashmead, 1897) y *Sphaeroterias ocala* (Weld, 1922), además de sus correspondientes descripciones.

***Biorhiza innocens* Kinsey 1937:** HOLOTIPO ♀: "Miquihuana, Tams 25NW Mex 8500' ⊕ 11.12.35", "*Q. cordifolia* 5♀ 11.27.35 Kinsey coll", "*Biorhiza innocens* Holotipo" (red label); PARATIPOS (185♀) mismas etiquetas que el holotipo. ***Biorhiza nitellina* Kinsey 1937:** HOLOTIPO ♀: "Jacala 7NE, Hgo 5000', Mex ⊕ 11.29.35, ♀, 1.9.36", "*Q. repanda* var. *Kinsey* coll", "*Biorhiza nitellina* Holotipo" (red label); PARATIPOS (308♀) mismas etiquetas que el holotipo. ***Biorhiza socia* Kinsey 1937:** HOLOTIPO ♀: "Queretaro 28N, Qro 7300', Mex ⊕ 1.17.32, 6♀, 3.24.32", "*Q. microphylla* tree Kinsey coll", "*Biorhiza socia* Holotipo" (red label);

PARATIPOS (14♀) mismas etiquetas que el holotipo tipo. ***Biorhiza solita* Kinsey, 1937:** HOLOTIPO ♀: "Guadalajara 10K, Jal 6000', Mex ⊕ 12.16.31, 4♀, 3.11.32", "*Q. macrophylla* Kinsey coll", "*Biorhiza solita* Holotipo" (red label); PARATIPOS (23♀) mismas etiquetas que el holotipo. ***Biorhiza stelis* Kinsey, 1937:** HOLOTIPO ♀: "Pachuca 7N, Hgo 8700', Mex ⊕ 1.15.32, 29♀, 3.24.32", "*Q. rhodophlebia* Kinsey coll", "*Biorhiza stelis* Holotipo" (red label); PARATIPOS (714♀) mismas etiquetas que el holotipo. ***Biorhiza tanos* Kinsey, 1937:** HOLOTIPO ♀: "Pachuca 7N, Hgo 8700', Mex ⊕ 1.15.32, ∞♀, 3.28.32", "*Q. repanda* Kinsey coll", "*Biorhiza tanos* Holotipo" (red label); PARATIPOS (1043♀) mismas etiquetas que el holotipo. ***Biorhiza tarasco* Kinsey, 1937:** HOLOTIPO ♀: "Morelia 14E, Mich 7000', Mex ⊕ 12.29.31, 17♀, 3.25.32", "*Q. conglomerata* Kinsey coll", "*Biorhiza tarasco* Holotipo" (red label); PARATIPOS (1♀) mismas etiquetas que el holotipo. ***Biorhiza tricola* Kinsey, 1937:** HOLOTIPO ♀: "Mex (City) 20S, D.F. 9200', Mex ⊕ 1.12.32, 4♀, 3.24.32", "*Q. rhodophlebia* Kinsey coll", "*Biorhiza tricola* Holotipo" (red label); PARATIPOS (1♀) mismas etiquetas que el holotipo. ***Biorhiza ulcus* Kinsey, 1937:** HOLOTIPO ♀: "Taxco 8NE, Gro 8000', Mex ⊕ 1.17.32, 40♀, 3.20.32", "*Q. nudinervis* Kinsey coll", "*Biorhiza ulcus* Holotipo" (red label); PARATIPOS (29♀) mismas etiquetas que el holotipo. ***Biorhiza urcea* Kinsey, 1937:** HOLOTIPO ♀: "Chilpancingo, Gro 4000' 6S, Mex ⊕ 1.8.32, 30♀, 3.15.32", "*Q. nudinervis* Kinsey coll", "*Biorhiza urcea* Holotipo" (red label); PARATIPOS (1♀) mismas etiquetas que el holotipo. ***Biorhiza zinzala* Kinsey, 1937:** HOLOTIPO ♀: "Tula 22N, Tams 6100' 6S, Mex ⊕ 1.20.32, 10♀, 2.11.32", "*Q. intricata* + *Q. pringlei* Kinsey coll", "*Biorhiza zinzala* Holotipo" (red label); PARATIPOS (45♀) mismas etiquetas que el holotipo. ***Dryophanta pulchripennis* Ashmead, 1896:** LECTOTYPE: "2435" (etiqueta blanca, manuscrita), "Type n° 3059 USNM" (etiqueta roja), "*Dryophanta pulchripennis* Ashm" (etiqueta blanca, manuscrita), "USNMENT 00807764" (código QR). ***Biorhiza mellea* Ashmead, 1887:** LECTOTYPE: "Jacksville Fla" (etiqueta blanca), "Collection

Ashmead" (etiqueta blanca), "Type n° 2868 USNM" (etiqueta roja), "*Biorhiza mellea* Ashm." (etiqueta blanca), "USNMENT 00802190" (código QR). ***Dryophanta eburneus* Bassett, 1890:** LECTOTYPE: "Utah" (etiqueta blanca), "Type" (etiqueta blanca, letra roja), "*Dryophanta eburneus* type B." (etiqueta blanca, marco rojo, manuscrita); PARATIPOS (3♂ deterioradas, una sin cabeza, otra solo patas): "Utah" (etiqueta blanca), "Type" (etiqueta blanca, letra roja).

Las imágenes SEM fueron tomadas por el primer autor con microscopio electrónico ambiental (FEI Quanta 200 ESEM) en el "Servei Científic-Tècnic de la Universitat de Barcelona" (Cataluña), a 15 kV sin previo recubrimiento en oro. Las imágenes ópticas fueron tomadas por el segundo autor a partir del material tipo con un aparato de microfotografía digital con óptica Infinity y una cámara réflex digital Canon EOS 70D DSLR por capas tratadas con el programa Adobe lightroom hasta obtener la imagen final.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Especies mexicanas vs los géneros *Biorhiza* y *Trigonaspis*. Según mencionan Melika y Abrahamson (2002) y Melika (2006), las formas agámicas de *Biorhiza* se caracterizan, entre otros caracteres, por: gran tamaño (5.0-7.2 mm); mejillas dilatadas (Fig. 1a); surco malar presente (Fig. 1a); clípeo rectangular, margen ventral fuertemente emarginado, medialmente inciso (Fig. 1a); antena con 14 segmentos; mesosoma aplanado en vista lateral, mucho más largo que alto (Fig. 2a); notaulos presentes pero indistintos en la parte anterior (Fig. 2b); escutelo aplanado, situado en el mismo plano que el escudo; fosetas escutelares ausentes, indicadas por un surco transversal profundo (Fig. 2b); propodeo en el mismo plano que el tórax o sólo ligeramente inclinado; carenas laterales del propodeo paralelas en la mitad anterior y fuertemente curvado-anguladas en la mitad posterior, delimitando un espacio rugoso (Fig. 3a); metasoma mucho más largo que la cabeza + mesosoma; parte prominente de la espina ventral del hipopigio muy corta y ancha con largas setas alcanzando más allá del ápice de la espina (Fig. 4e); ápteros; uñas tarsales simples (Fig. 4a).

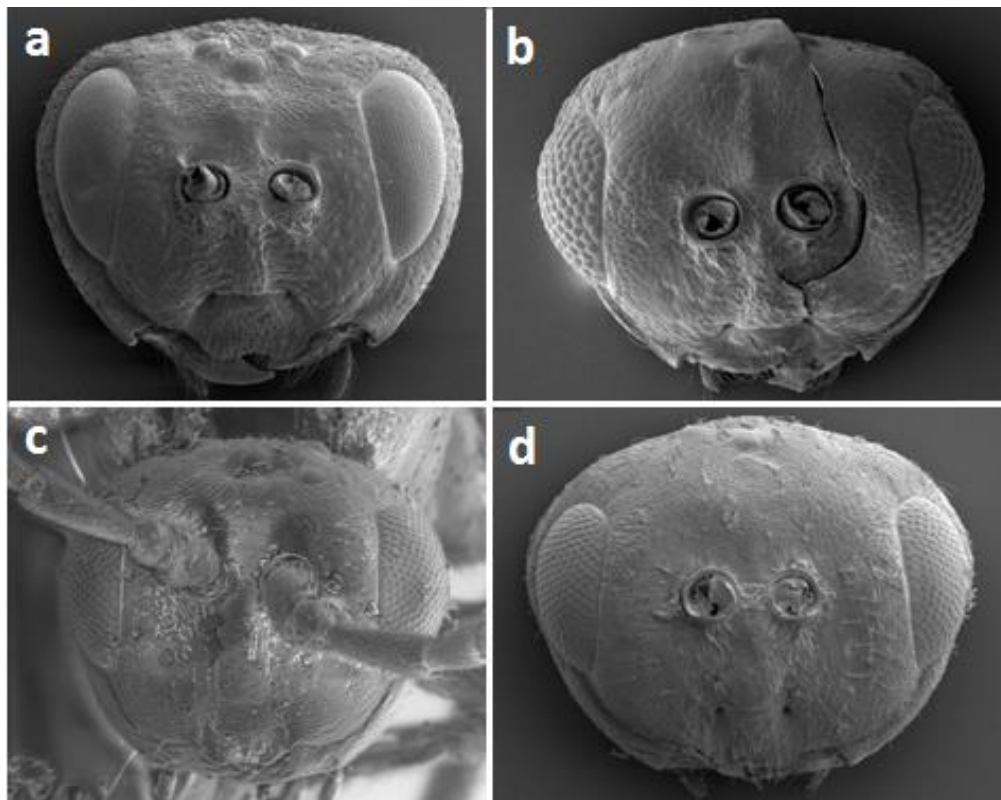


Figura 1. Cabeza en visión frontal de las formas agámicas de: (a) *Biorhiza pallida* (Morphbank), (b) *Trigonaspis mendesi* (Morphbank), (c) *Biorhiza stelis* (material tipo) y (d) *Trigonaspis quercusforticornis* (Morphbank).

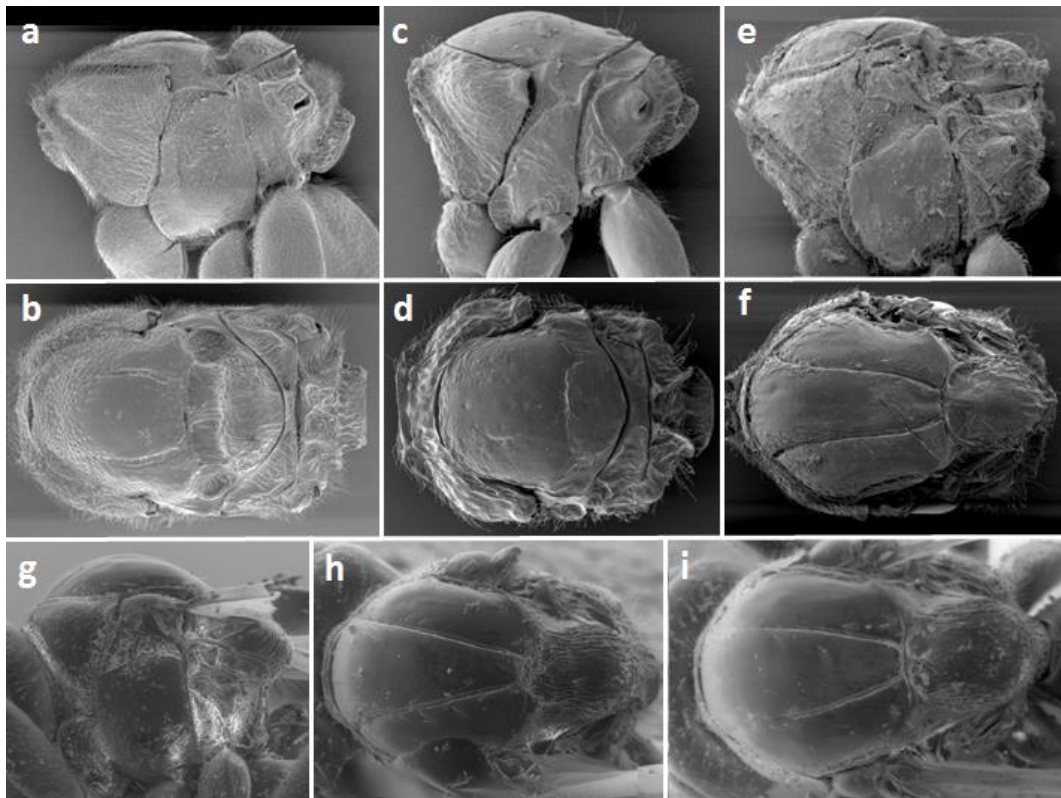


Figura 2. Mesosoma en visión dorsal y lateral de las formas agámicas de: (a, b) *Biorhiza pallida* (Morphbank), (c, d) *Trigonaspis mendesi* (Morphbank), (e, f) *Trigonaspis quercusforticornis* (Morphbank), (g, h) *Biorhiza stelis* (material tipo) y (i) *Biorhiza tarasco* (material tipo).

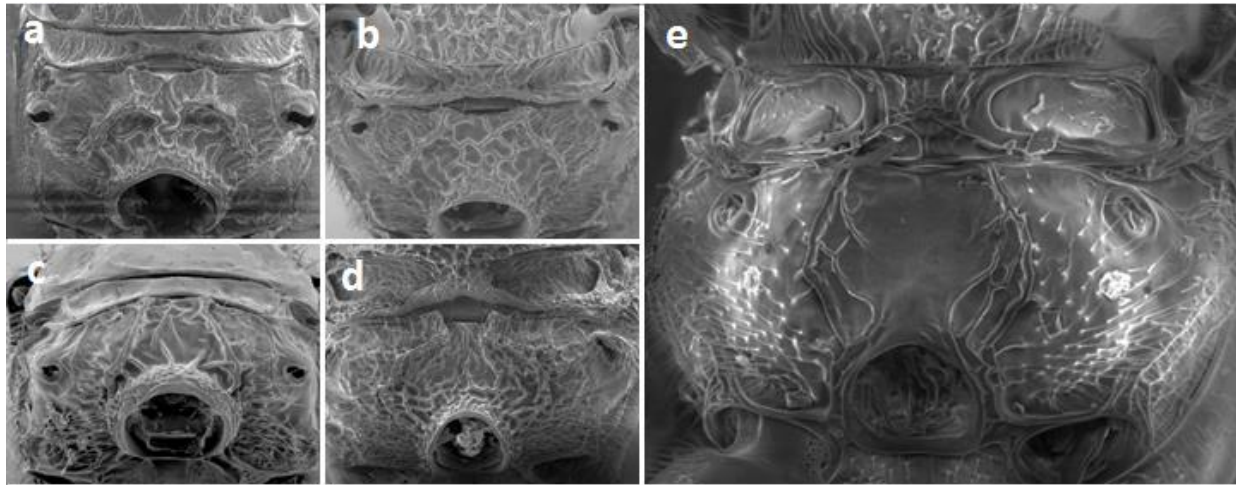


Figura 3. Propodeo de: (a) *Biorhiza pallida* forma agámica (Morphbank), (b) *Biorhiza pallida* forma sexuada (Morphbank), (c) *Trigonaspis mendesi* forma agámica (Morphbank), (d) *Trigonaspis megaptera* forma sexuada (Morphbank) y (e) *Biorhiza tarasco* forma agámica (material tipo).

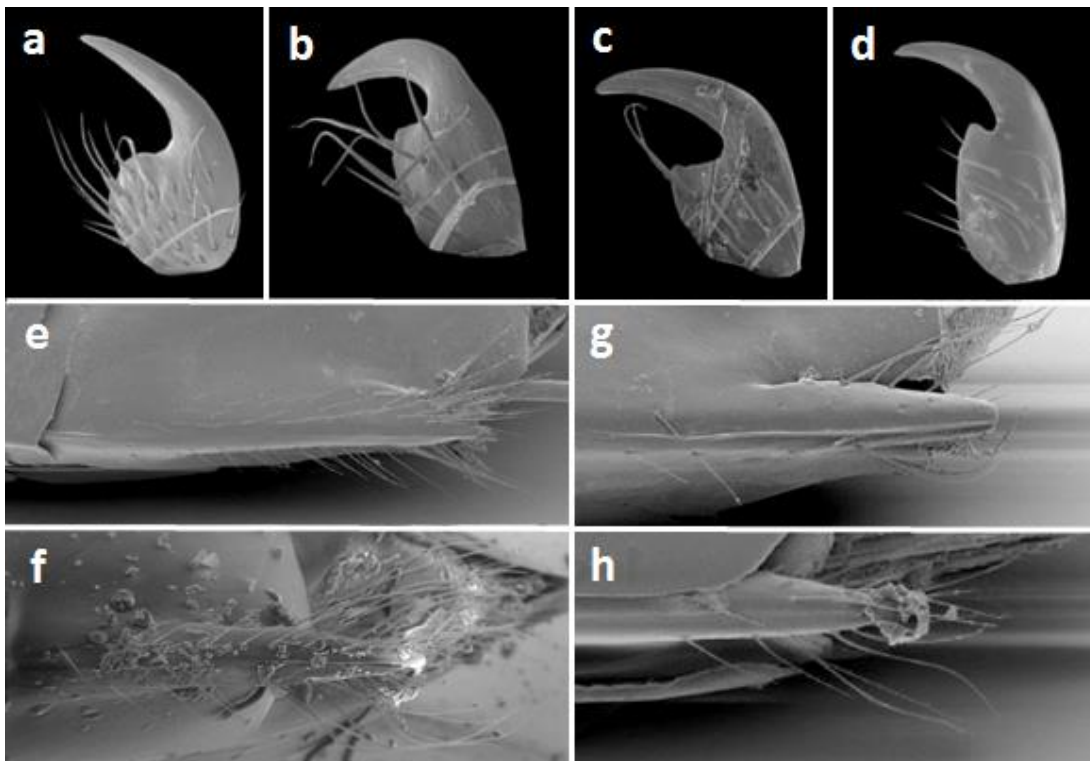


Figura 4. Uñas tarsales (a-d) y espinas ventrales (e-h) de las formas agámicas de: (a, e) *Biorhiza pallida* (Morphbank), (b, g) *Trigonaspis mendesi* (Morphbank), (c, h) *Trigonaspis quercusforticornis* (Morphbank) y (d, f) *Biorhiza stelis* (material tipo).

A diferencia de esta diagnosis de la forma agámica de *Biorhiza*, las especies mexicanas (todas ellas presumiblemente agámicas) son de tamaño pequeño o moderado (1.3-2.9 mm); no presentan las mejillas dilatadas (Fig. 1c); presentan antenas con 13-14 segmentos; el mesosoma curvo en visión lateral, poco más largo que alto (Fig. 2g), incluso en las formas

braquípteras o ápteras; notaulos completos (Fig. 2h, i) o no; foseas escutelares presentes; el propodeo casi vertical o muy inclinado tanto en las formas braquípteras como ápteras; carenas laterales del propodeo ligeramente curvadas delimitando un espacio liso (Fig. 3e); el metasoma más corto que la cabeza + mesosoma; la parte prominente de la espina ventral del hipopigio larga

(unas cuatro veces más larga que ancha), con largas setas proyectándose más allá del ápice de la espina, formando un penacho (Fig. 4f); pueden ser ápteros, braquípteros o alados; presentan uñas tarsales con un diente basal (Fig. 4d).

Hay caracteres que son de gran importancia en la separación de géneros que imposibilitan que las especies mexicanas puedan adjudicarse a *Biorhiza*. Por una parte, las diferencias morfológicas entre las formas agámicas de *Trigonaspis* y *Biorhiza* residen (Nieves-Aldrey, 2001; Melika, 2006) en la morfología de las uñas tarsales, siendo simples en *Biorhiza* (Fig. 4a), y con un diente basal en *Trigonaspis* (Fig. 4b, c) y en las formas mexicanas de *Biorhiza* (Fig. 4d). Por otro lado, la espina ventral, otro carácter utilizado para separar géneros de Cynipini, presenta una morfología incompatible que imposibilita que las especies mexicanas puedan ser incluidos en *Biorhiza*: corta y ancha en *B. pallida* (Fig. 4e) y larga acabada en punta en las especies mexicanas (Fig. 4f).

Cabe destacar también que la forma de las carenas del propodeo son muy diferentes entre las formas agámicas de *B. pallida* (Fig. 3a) y las especies mexicanas (Fig. 3e). Finalmente, la forma del mesonoto y la longitud del escutelo también son radicalmente distintas entre ambas formas (Figs. 2a-b vs Figs. 2g-i), incluso en aquellas formas mexicanas que son braquípteras o ápteras.

La forma sexuada de *B. pallida* es generalmente alada, como ocurre con las especies agámicas mexicanas, aunque *B. pallida* presenta a veces formas braquípteras o ápteras que podrían asimilarse morfológicamente a las formas braquípteras o ápteras mexicanas; sin embargo, a diferencia de éstas (y como ya se ha mencionado al hablar de las formas agámicas), en *B. pallida* (generación sexual) las uñas tarsales son simples, la espina ventral es mucho más corta (solo ligeramente más larga que ancha) y las carenas del propodeo son fuertemente curvado-angulosas delimitando una área rugosa (Fig. 3b). Por lo tanto, tampoco podemos asignar las especies mexicanas a *Biorhiza* en su generación sexual.

Atendiendo a la morfología de las uñas (entre otros caracteres también mencionados), los ejemplares de México podrían asimilarse al

género *Trigonaspis*, género morfológicamente cercano a *Biorhiza*. *Trigonaspis* es un género descrito originalmente de la región paleártica a partir de la forma sexuada alada *T. crustalis* Hartig, 1840, actualmente sinónimo de *T. megaptera* (Panzer, 1801). Adler (1881) cerró el ciclo relacionando esta forma sexuada con la forma áptera *Cynips renum* Hartig, 1840, siendo Dalla Torre y Kieffer (1910) quienes normalizaron la nomenclatura considerando una única especie: *T. megaptera* con la forma alternante [*T. megaptera* (=renum)]. Las formas americanas fueron originariamente incluidas en *Xanthoteris* Ashmead, 1897, género que, después de diversas vicisitudes taxonómicas (Melika y Abrahamson, 2002), fue sinonimizado finalmente con *Trigonaspis* por dichos autores. En la actualidad (Melika y Abrahamson, 2002), este género incluye alrededor de 30 especies, 11 de ellas en el Paleártico (cinco en el occidental). Por ello, las formas de *Biorhiza* mexicanas serán comparadas principalmente con las especies paleárticas.

En el Paleártico, las formas agámicas de *Trigonaspis* son ápteras (aladas, braquípteras o ápteras en las especies de *Biorhiza* mexicanas), tienen la fisura transescutelar ausente (Fig. 2d) [presente en todas las especies mexicanas de *Biorhiza* (Fig. 2h, i)], las carenas del propodeo son gruesas y divergentes (Fig. 3c) [finas, a menudo ramificadas, débilmente curvadas delimitando un espacio liso en todas las especies de *Biorhiza* mexicanas (Fig. 3e)], la espina ventral relativamente corta, a lo sumo tres veces más larga que ancha (Fig. 4g) [más larga en todas las especies mexicanas de *Biorhiza* (Fig. 4f)]. En contraposición, los *Biorhiza* mexicanos y las formas agámicas de *Trigonaspis* del Paleártico coinciden en que la cabeza no está dilatada detrás de los ojos (Figs. 1b-c), presentan antenas con 13 segmentos (a veces 14, pues la sutura no siempre está bien definida) y surco malar presente (Figs. 1b-c). Las diferencias morfológicas del mesoescudo, de la espina ventral y del clípeo imposibilitan que las formas mexicanas de *Biorhiza* puedan adjudicarse a la forma agámica de *Trigonaspis* (incluso en sus formas braquípteras o ápteras). Las especies americanas de *Biorhiza* (tanto aladas como braquípteras) no

modifican la morfología del mesoescudo, las carenas del propodeo son completamente distintas [fuertemente arqueadas delimitando un espacio rugoso en *Trigonaspis* parecido a las formas sexuales europeas (Fig. 3d)], la espina ventral es más corta (Fig. 4h), el pronoto presenta una escultura como mínimo puntuada lateralmente (prácticamente liso en los *Trigonaspis*) y el surco mesopleural alcanza la parte media de la mesopleura [la parte alta en los *Trigonaspis* (Fig. 2e)].

Otra posibilidad, aunque remota, sería considerar las formas mexicanas como formas sexuales en las que el macho ha desaparecido, por lo que las especies se reproducirían por agamia indefinida (como sucede en *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu, 1951, por ejemplo). En este sentido, las formas sexuales de *Biorhiza* se diferencian de las de *Trigonaspis* (Nieves-Aldrey, 2001; Melika, 2006) por presentar las uñas tarsales simples (con un diente basal en *Trigonaspis*), el clípeo no elevado ni emarginado anteriormente y no proyectado por encima de las mandíbulas (fuertemente elevado, recto anteriormente y fuertemente proyectado entre las mandíbulas en *Trigonaspis*) y el tarsómero II del

último par de patas con una longitud similar a la mitad del tarsómero V (tarsómeros II y V de longitud similar en *Trigonaspis*). Las especies de *Biorhiza* mexicanas presentan uñas con un diente basal (similar a *Trigonaspis*), y el clípeo y los tarsómeros variables incluso dentro de las mismas series típicas (a veces similares a *Biorhiza* y a veces, a *Trigonaspis*). Por todo ello, los ejemplares mexicanos no pueden asimilarse morfológicamente a las formas sexuales de *Biorhiza* ni de *Trigonaspis*. Además de todo lo mencionado, las formas aladas no braquípteras tanto de *Biorhiza* como de *Trigonaspis* presentan la celda radial larga con la R1 recta o muy poco curvada (Figs. 5a-b), siendo mucho más corta y con la R1 fuertemente curvada en las agámicas mexicanas (Fig. 5d), y el escutelo rugoso en contraposición a las especies mexicanas en las que la superficie es lisa, surcada por carenas longitudinales paralelas como mínimo en los laterales (Figs. 2h-i).

En resumen, todo lo expuesto desestima que las especies de *Biorhiza* mexicanas puedan ser adjudicadas a *Biorhiza* o a *Trigonaspis* en cualquiera de sus formas generacionales, tanto si son alados, braquípteros o ápteros.

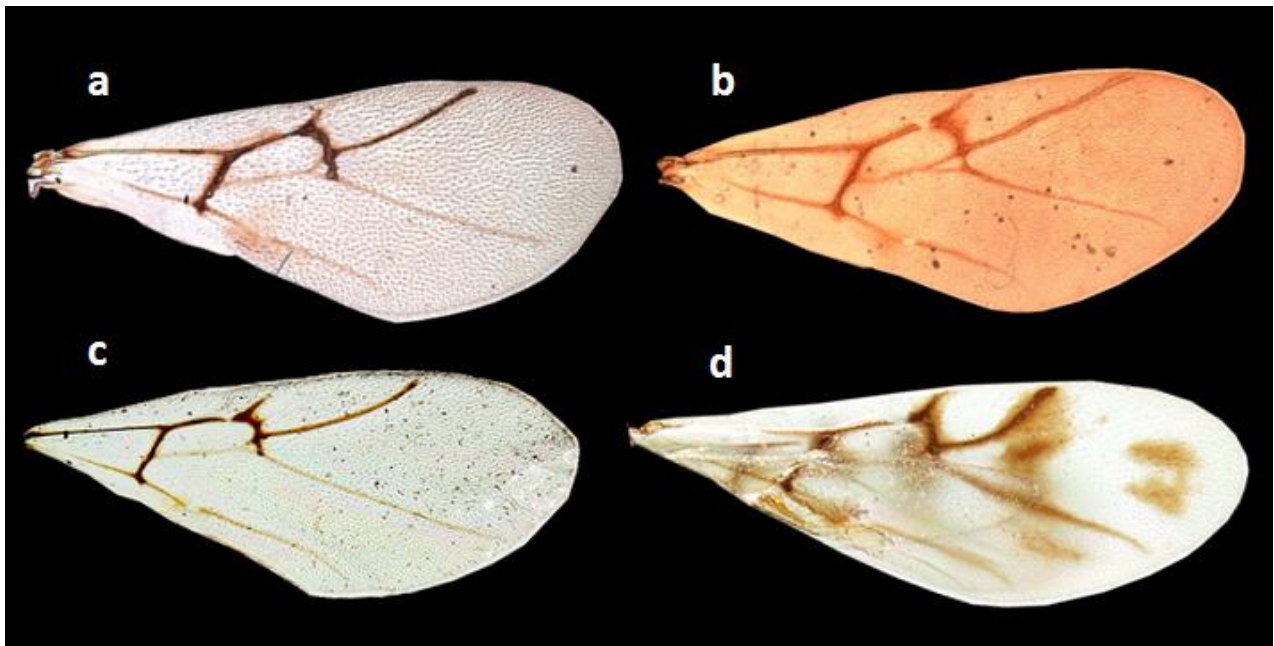


Figura 5. Primer par de alas de: (a) *Biorhiza pallida* forma sexual (Morphbank), (b) *Trigonaspis megaptera* forma sexual (Morphbank), (c) *Biorhiza innocens* (material tipo) y (d) *Biorhiza tanos* (material tipo).

Especies mexicanas vs los géneros con surco malar. Los Cynipini incluyen pocos géneros con surco malar: *Belonocnema* Mayr, 1881; *Callirhytis* Foerster, 1869; *Erythres* Kinsey, 1937; *Loxaulus* Mayr, 1881; *Melikaiella* Pujade-Villar, 2014; *Phylloteras* Ashmead, 1897 y *Zoroópteras* Ashmead, 1897. Las especies mexicanas de *Biorhiza* se diferencian de *Callirhytis* y *Loxaulus* porque la cara carece de estrías irradiando desde el clípeo y de carenas transversales en el escudo, entre otros caracteres; de *Erythres* y *Melikaiella*, porque el metasoma carece de escultura y las uñas presentan un diente basal, entre otros caracteres; de *Belonocnema*, tanto de la forma agámica como sexuada, porque este género presenta el ápice de la primera tibia extendida mucho más allá de la base del tarsómero I, uñas simples, escutelo rugoso, carenas del propodeo rectas delimitando una área rugosa y espina ventral muy corta. *Phylloteras* agrupa exclusivamente especies braquípteras o ápteras que, a diferencia de los *Biorhiza* mexicanos, presentan los notaulos ausentes o casi ausentes y el propodeo en el mismo plano que el escudo y el escutelo, entre otros caracteres. *Zoroópteras*, a diferencia de los *Biorhiza* mexicanos, presenta uñas simples, todas las especies son braquípteras o ápteras y el escutelo se eleva formando un disco protuberante en forma de perilla. Finalmente, los géneros mencionados (a excepción de *Belonocnema* y de los *Biorhiza* mexicanos) nunca tienen la espina ventral del hipopigio con un penacho de setas apicales y la celda radial no presenta la R1 muy curvada. Por todo lo mencionado, las formas de *Biorhiza* mexicanas tampoco pueden asignarse a ninguno de los géneros válidos de Cynipini con surco malar.

El género *Sphaeroter* Ashmead, 1897. El género *Biorhiza* presenta cuatro sinónimos: *Apophyllus* Hartig, 1840; *Teras* Hartig, 1840; *Heterobius* Guérin-Meneville, 1865 y *Sphaeroter* Ashmead, 1897. En los tres primeros, la especie tipo es la forma sexuada o agámica de *B. pallida*, mientras que *Sphaeroter* fue descrito por Ashmead (1897a) para incluir una especie de *Biorhiza* descrita del estado de Florida (EEUU): *B. mellea* Ashmead, 1887. Según Ashmead, y a diferencia de los verdaderos *Biorhiza*, los adultos de *B. mellea* no presentaban una carena frontal

entre las antenas, y tenían antenas con 13 segmentos, el escutelo redondeado, el tarso posterior mucho más corto que la tibia y las uñas tarsales con un diente más o menos pronunciado. Melika y Abrahamson (2002) discuten la validez de estos caracteres a excepción de las uñas tarsales.

Sphaeroter fue considerado como un sinónimo de *Biorhiza* desde Mayr (1902), hasta que Weld (1951) reestableció su validez. Recientemente, Melika y Abrahamson (2002) reestablecieron de nuevo la sinonimia considerando que, de las ocho especies incluidas en Burks (1979), solo dos de ellas (*B. mellea* y *B. caepulaeformis*) debían ser incluidas en *Biorhiza*; las otras seis se transfirieron a *Atrusca* ya que carecían de surco malar. Por otro lado, también en Melika y Abrahamson (2002) dos especies de *Xanthoter* al norte de México fueron transferidas a *Biorhiza* (*B. eburnea* y *B. emoryi*), por lo que al norte de México *Biorhiza* agrupaba cuatro especies.

El examen del material tipo del género *Sphaeroter* (*B. mellea*) pone en evidencia que esta especie y los ejemplares mexicanos son congénéricos pues, a diferencia de la forma agámica de *Biorhiza*, son de pequeño tamaño (menos de 3 mm), no presentan las mejillas dilatadas detrás de los ojos, las antenas presentan 13 segmentos (raramente se aprecia una sutura en el F13), el mesosoma es liso y no se encuentra transformado en las formas braquípteras o ápteras, los notaulos son conspicuos (raramente desvanecidos cerca del pronoto), el escutelo nunca es rugoso (a lo sumo presenta carenas longitudinales finas), la mesopleura es lisa, las carenas laterales del propodeo son ligeramente curvadas delimitando un espacio fundamentalmente liso, el metasoma es más corto que la cabeza + mesosoma, la espina ventral del hipopigio es relativamente larga provista de largas setas formando un penacho apical, las uñas tarsales presentan un diente basal, las alas presentan áreas pigmentadas y la celda radial es corta con la R1 fuertemente curvada. Estos caracteres, y el presentar un surco malar visible, además de definir el género *Sphaeroter* niegan que *Sphaeroter* sea un sinónimo de *Biorhiza*. Por ello, reestablecemos el género *Sphaeroter* Ashmead, 1897 **comb. rest.**, así como las siguientes especies: *Sphaeroter mellea*

(Ashmead, 1887) **comb. rest.**, *S. solita* (Kinsey, 1937) **n. comb.**, *S. stelis* (Kinsey, 1937) **n. comb.**, *S. tanos* (Kinsey, 1937) **n. comb.**, *S. tarasco* (Kinsey, 1937) **n. comb.**, *S. tricola* (Kinsey, 1937) **n. comb.**, *S. ulcus* (Kinsey, 1937) **n. comb.**, *S. urcea* (Kinsey, 1937) **n. comb.** y *S. zinzala* (Kinsey, 1937) **n. comb.** Por otro lado, el reexamen de *B. socia* (recientemente transferida a *Cynips*) contradice este resultado, por lo que pasa a ser *S. socia* (Kinsey, 1937) **n. comb.** Las especies *B. nitellina* y *B. innocens*, serán tratadas posteriormente.

En lo referente a las dos especies al norte de México anteriormente incluidas en *Sphaeroterax* y posteriormente transferidas a *Biorhiza* (*B. mellea* y *B. caepulaeformis*), hemos de considerar la segunda de ellas como “*incertae sedis*”; *Biorhiza mellea* es la especie tipo del género *Sphaeroterax*. Cabe mencionar que las fotografías depositadas en Morphbank correspondientes al estudio de Liljeblad *et al.* (2008) referidas a *B. mellea* son erróneas. El ejemplar expuesto en Morphbank no puede pertenecer a *Biorhiza* ya que no presenta surco malar; por otro lado, tampoco se trata de *Sphaeroterax*, el cual también presenta surco malar, ya que las uñas son simples, las antenas tienen 14 segmentos y el escudo es punteado. Dicho ejemplar presenta unas carenas del propodeo totalmente atípicas y, aunque morfológicamente podría acercarse a *Cynips sensu lato*, la cara presenta algunas estrías visibles y sus uñas son simples, lo cual imposibilita dicha adjudicación genérica. *Biorhiza caepulaeformis* (ver <https://bit.ly/2NFSsQM>) es una especie braquíptera de gran tamaño (4 mm) con mejillas claramente dilatadas detrás de los ojos que presenta una morfología similar a *Andricus* (Hartig, 1840), pero con surco malar y uñas simples; sin embargo, no puede considerarse una forma agámica de *Biorhiza* por la morfología del mesosoma, ni de *Sphaeroterax* por la morfología de las uñas (entre otros caracteres), por lo que aunque para Melika y Abrahamson (2002) *B. caepulaeformis* Beutenmüller pertenece a dicho género, a nuestro entender debe ser considerada “*incertae sedis*”.

En lo referente a las dos especies al norte de México anteriormente incluidas en *Xanthoterax* y posteriormente transferidas a *Biorhiza* (*B.*

eburnea y *B. emoryi*), también debemos considerarlas “*incertae sedis*”. *Biorhiza eburnea* (Bassett, 1890), después de examinar el material tipo depositado en el NMNH (Washington D.C., EEUU) y contrariamente a la opinión de Melika y Abrahamson (2002), se asemeja a *Trigonaspis*, pero la forma del clípeo y la espina ventral son más parecidas a las de *Cynips*; tampoco puede ser *Biorhiza* por tratarse de formas agámicas aladas con el mesosoma morfológicamente distinto, ni *Sphaeroterax* por la forma de la espina ventral y la ausencia de manchas alares; “*eburnea*” también, a diferencia de *Trigonaspis*, presenta la cabeza en vista dorsal profundamente coriácea, una carena medial roma entre los toruli y el clípeo, el escutelo coriáceo y el tarsómero V más largo que el II. Estos caracteres también son aplicables a *B. emoryi* (ver <https://bit.ly/2LOtSve>).

Por otro lado, coincidimos con Melika y Abrahamson (2002) en considerar *S. ocala* (Weld) como “*incertae sedis*”. Corresponde (ver <https://bit.ly/2PyxaoC>) a una forma sexuada que se asemeja a las formas agámicas de *Atrusca* porque la vena anterior posee manchas oscuras a lo largo de las venas, la celda radial es solo 2.0–2.5 veces más larga que ancha y la 2ª abscisa de la vena Rs está fuertemente curvada; sin embargo, la espina ventral del hipopigio es muy corta (menos de 2.5 veces más larga que ancha) y carece de surco malar (Weld, 1922), por lo que se asemeja a una forma sexual de *Cynips* imposibilitando, por los caracteres mencionados, que pueda ser incluida en *Sphaeroterax*.

Biorhiza nitellina y *B. innocens* (Fig. 7i), las dos últimas especies mexicanas descritas por Kinsey en *Biorhiza*, son completamente distintas a las que en este estudio han sido incluidas en *Sphaeroterax*. Pujade-Villar y Ferrer-Suay (2015) transfirieron *Biorhiza nitellina* al género *Trigonaspis* por ciertas similitudes morfológicas; también transfirieron erróneamente *B. zinzala* a dicho género cuando en realidad la especie que quería transferirse a *Trigonaspis* era *B. innocens* por las mismas razones que *B. nitellina*. Morfológicamente son cercanas a *B. emoryi* (ver <https://bit.ly/2LOtSve>). Las especies americanas de *Trigonaspis* son de dudosa adjudicación genérica después de que Liljeblad *et al.* (2007) obtuviera, en un análisis filogenético de Cynipini

a partir de caracteres morfológicos, que la especie tipo de *Xanthoterus* [*X. quercusforticornis* (Walsh, 1864)] se encuentra en un clado distinto al de los *Trigonaspis* europeos, clado relacionado con los géneros americanos *Philonix* y *Acraspis*. Muy probablemente *T. nitellina*, *T. innocens*, *B. eburnea* y *B. emoryi*, consideradas en este estudio como “*incertae sedis*”, configuren un género distinto relacionado con *X. quercusforticornis*. Burks (1979) colocó 12 especies de América del Norte en *Xanthoterus* de las cuales siete fueron transferidas por Melika y Abrahamson (2002) al género *Trigonaspis* al sinonimizar éste con *Xanthoterus*: *T. fumosa* Weld ♂♀, *T. mediocre* (Weld) ♂, *T. ornata* Kinsey ♂, *T. pumiliventre* (Bassett) ♂♀, *T. quercusforticorne* (Walsh) ♂, *T. radicola* (Ashmead) ♂♀ y *T. teres* (Weld) ♂; dos especies, transferidas a *Biorhiza* por Melika y Abrahamson (2002), han sido consideradas en este estudio como “*incertae sedis*”: *B. eburnea* (Bassett) y *B. emoryi* (Ashmead); transfirieron una especie a *Cynips*, *C. pulchellum* (Beutenmüller) = *X. obconicum* (Weld) y otra a *Atrusca*, *A. pulchripenne* (Ashmead). No dudamos que alguna más de las especies de *Trigonaspis* norteamericanas pertenezca al mismo grupo que *nitellina-innocens* de México, como ya ha sido afirmado anteriormente en los casos de *quercusforticorne-eburnea-emoryi*. Una revisión de los *Trigonaspis* americanos es necesaria ya que, además de lo mencionado, la forma sexual *T. fumosa* presenta el área entre las carenas del propodeo lisa (entre otros caracteres), lo cual hace sospechar que no esté bien ubicada en *Trigonaspis*; además, aunque esto no es un carácter definitivo, las especies norteamericanas correspondientes a formas sexuales son ambarinas, siendo completamente negras las formas sexuales paleárticas. Se está analizando la posibilidad de que *Xanthoterus* sea en realidad un género válido.

El género *Sphaeroterus* puede diferenciarse del resto de géneros que presentan surco malar atendiendo a la siguiente clave (no se incluyen las especies de *Trigonaspis* americanas por el conflicto genérico existente con las especies paleárticas según ha sido mencionado anteriormente):

1. Individuos completamente alados (alas sobrepasan el metasoma). **2**
- 1'. Ápteros (sin alas) o braquípteros (con alas cortas, no sobrepasan el metasoma o lo hacen muy débilmente). **10**
2. Cuerpo con una escultura muy uniforme, finamente punteado-rugosa o rugosa (no sólo en el mesoescudo, también en el pronoto, mesoescutelo, cabeza y parte dorsal de las patas). Alas anteriores no ciliadas en el margen. Metasoma pubescente en todos los segmentos. Solo de México. ***Erythres***, asexual.
- 2'. Mesoescudo brillante, liso, reticulado o carenado. Alas anteriores ciliadas, raramente sin setas marginales. Metasoma glabro. Distribución holártica. **3**
3. Mesoescudo transversalmente carenado. **4**
- 3'. Mesoescudo liso o reticulado, nunca transversalmente esculpado, nunca carenado. **5**
4. Cabeza vista desde arriba oblonga o semilunar. Cara inferior con numerosas estrías irradiando desde el clípeo (Fig. 6a). Mesoescudo con fuertes y escasas carenas transversales (Figs. 6b). Mesopleura lisa o con algunas carenas transversales. Propodeo con la carena longitudinal media ausente o muy débil, apenas trazable. Especies paleárticas (las neárticas incluidas en este género son de dudosa afiliación). ***Callirhytis***, sexual y asexual.
- 4'. Cabeza vista desde arriba masiva, más ancha que el mesosoma. Cara con pocas estrías irradiando desde el clípeo. Escudo con carenas transversales débiles delicadas y densas (Fig. 6c). Mesopleura visiblemente esculpida, coriácea, alutácea o débilmente reticulada al menos en una banda transversal. Carena longitudinal media del propodeo presente, fragmentada o no, pero siempre visible al menos en la mitad anterior (Fig. 6h). Especies neárticas y neotropicales. ***Loxaulus***, sexual y asexual.
5. Mesoescudo liso y brillante. Especies holárticas. **6**
- 5'. Mesoescudo esculpado, reticulado o con una escultura transversal delicada. Especies neárticas y neotropicales. **9**

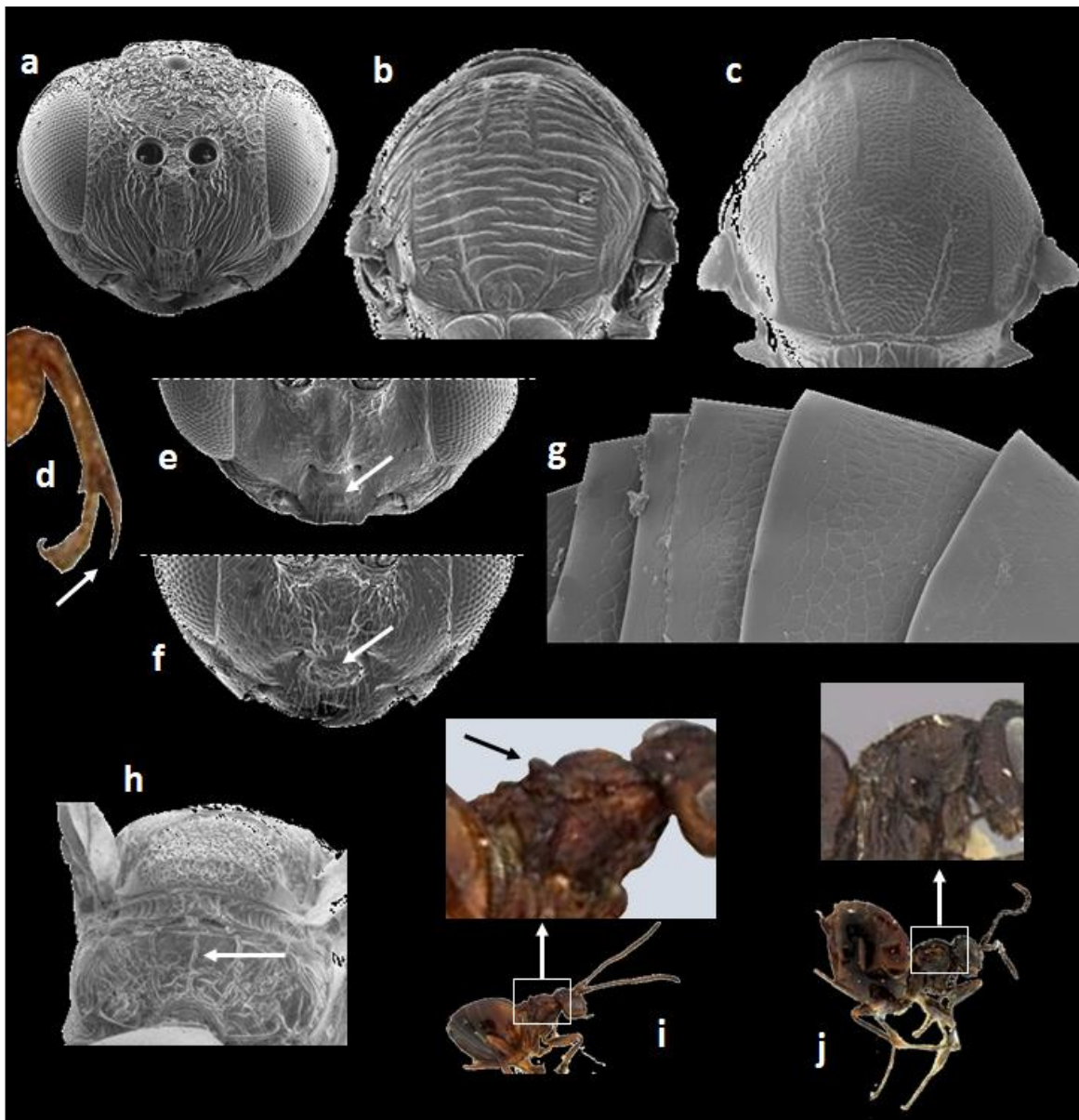


Figura 6. (a) *Callirhytis glandium* hembra sexuada (Morphbank), (b) *Callirhytis glandium* hembra sexuada (Morphbank), (c) *Loxaulus laeta* hembra agámica, (d) *Belonocnema fossoria* (Smithsonian), (e) *Trigonaspis megaptera* hembra agámica (Morphbank), (f) *Biorhiza pallida* hembra agámica (Morphbank), (g) *Melikaiella amphibolensis* hembra agámica, (h) *Loxaulus laeta* hembra agámica, (i) *Zopheroterus guttatum* (Smithsonian), (j) *Phylloteras prinum* (Smithsonian).

6. Ápice de la primera tibia extendida mucho más allá de la base del tarsómero I (Fig. 6d). Especies neárticas. ***Belonocnema***, sexual y asexual.

6'. Ápice tibia I distinta, no extendida más allá de la base del tarsómero I. Especies holárticas. **7**

7. Carenas del propodeo subparalelas o débilmente curvadas delimitando un espacio liso (Fig. 3e); primer par de alas (Fig. 5d) con manchas entre la vena Rs y M, y con la vena Rs relativamente curvada, celda radial corta (poco

más de dos veces más larga que ancha); escutelo provisto de estrías longitudinales, como mínimo en los laterales (Fig. 2h-i). Especies neárticas. ***Sphaeroterus***, asexual (en parte).

7'. Carenas del propodeo fuertemente curvado-angulosas delimitando un espacio interno rugoso (Fig. 3d); primer par de alas (Fig. 5b-c) sin manchas alares entre la vena Rs y M, y con la vena Rs recta, celda radial larga (tres o más veces más larga que ancha); escutelo rugoso. Especies paleárticas. **8**

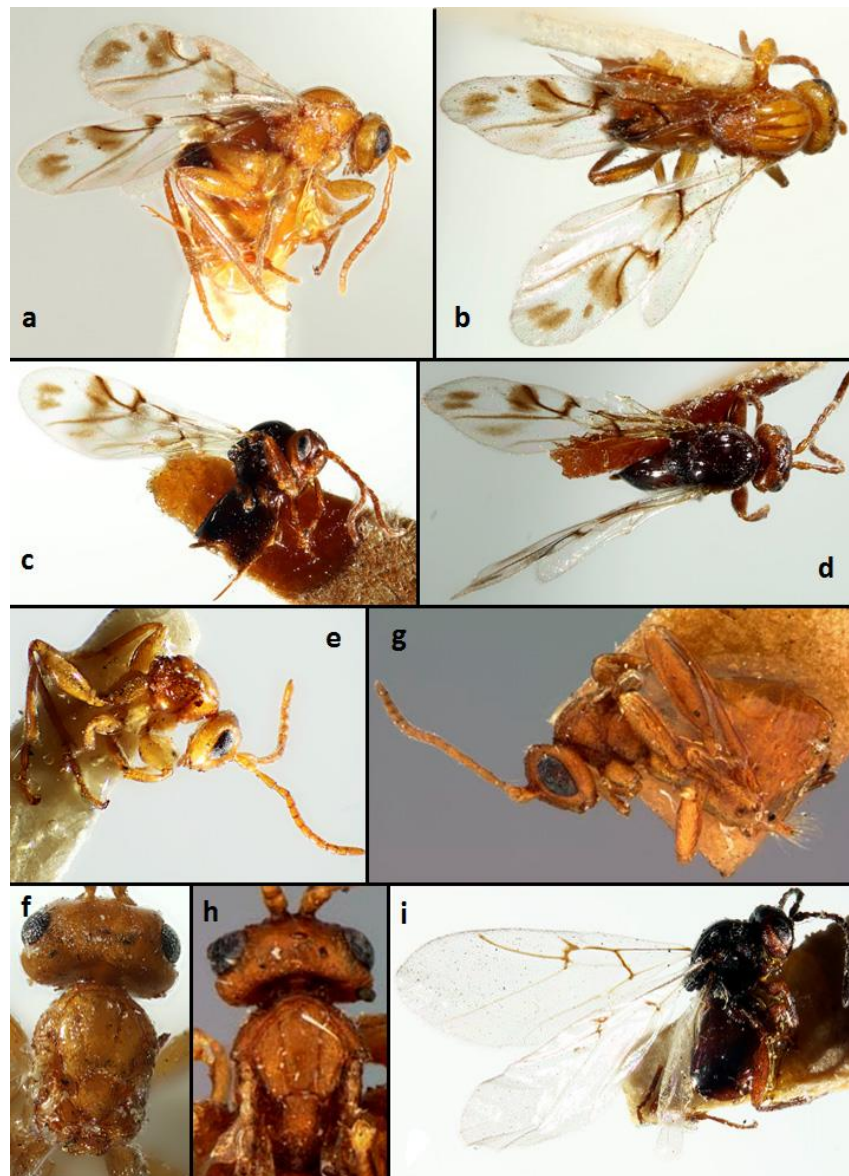


Figura 7. Habitus de los holotipos: (a, b) *Sphaeroterus solita* (= *tarasco*), (c, d) *Sphaeroterus tanos*, (e, f) *Sphaeroterus zinzala*, (g, h) *Sphaeroterus melleun* (Smithsonian) (i) *Trigonaspis innocens*.

8. Cuerpo de color negro. Uñas tarsales con diente basal (Fig. 4b). Clípeo subcuadrado, como lámina proyectada sobre las mandíbulas, elevado y recto anteriormente (Fig. 6e). Tarsómero II del último par de patas igual o sólo ligeramente más corto que el V. *Trigonaspis*, sexual.
8'. Cuerpo de color amarillento. Uñas tarsales simples (Fig. 4a). Clípeo no elevado ni emarginado anteriormente, no proyectado sobre las mandíbulas (Fig. 6f). Tarsómero II del último par de patas alcanzando una longitud similar a la mitad de la longitud del tarsómero V. *Biorhiza*, sexual (en parte).

9. Primer y/o segundo y/o subsiguientes terguitos metasomales esculpados, areolados-reticulados (Fig. 6g). Carenas del propodeo subparalelas o curvadas, sin carena media o sólo parcialmente definida. *Melikaiella*, sexual y asexual.
9'. Todos los terguitos metasomales lisos. Carenas del propodeo curvas, carena media presente (Fig. 6h). *Loxaulus*, (en parte).
10. Ápice de la primera tibia extendida mucho más allá de la base del tarsómero I (Fig. 6d). Especies neárticas. *Belonocnema*, asexual.
10'. Ápice tibia I distinta, no extendida más allá de la base del tarsómero I. Especies holárticas. **11**

11. Espina ventral del hipopigio esbelta, larga o en forma de aguja (más de 4.0 veces más larga que ancha), con setas subapicales cortas con alcanzando más allá del ápice de la espina sin formar un penacho apical. Solo formas agámicas. Especies neárticas. 12
- 11'. Espina ventral del hipopigio más corta (a lo sumo 4.0 veces más larga que ancha) o triangular, pero provista de un denso penacho truncado de setas. Formas agámicas o sexuadas. Especies holárticas. 13
12. Ápteros. Escutelo con una estrecha elevación (Fig. 6i), dando al escutelo una forma de perilla y con un profundo surco transversal en la base. Notaulos completos. *Zopheroter*s, asexual.
- 12'. Ápteros o braquípteros. Escutelo sin perilla (Fig. 6j), situado en el mismo plano que el mesoescudo o solo ligeramente elevado posteriormente. Notaulos ausentes. *Phylloteras*, asexual.
13. Uñas tarsales bífidas. Especies holárticas. 14
- 13'. Uñas tarsales simples. Especies paleárticas. 15
14. Ápteros. Mesoescudo muy modificado (Fig. 2d): notaulos ausentes o trazables solo en la parte anterior, articulación transescutelar ausente, escutelo indistintamente separado del escudo por un profundo surco. Especies paleárticas. *Trigonaspis*, asexual.
- 14'. Braquípteros, raramente ápteros. Mesoescudo no modificado (notaulos profundos, articulación transescutelar diferenciada y fosetas escutelares más o menos diferenciadas). Especies neárticas. *Sphaeroter*s, asexual (en parte).
15. Ápteros. Cara dilatada detrás de los ojos compuestos (Fig. 1a). Mesonoto muy modificado (Fig. 2b), dorsalmente casi dos veces más largo que ancho y casi dos veces más largo que alto en visión lateral. *Biorhiza*, asexual.
- 15'. Braquípteros. Cara no dilatada detrás de los ojos compuestos. Mesonoto no modificado, solo ligeramente más ancho que largo en visión dorsal y tan largo como alto en visión lateral. *Biorhiza*, sexual (en parte).

En lo que se refiere a las especies de *Sphaeroter*s mexicanas encontramos, después de examinar minuciosamente los ejemplares, tres morfoespecies: una forma braquíptera (*S. zinzala*, Figs. 7e-f), una forma alada oscura (*S. tanos*, Figs. 7c-d) y otra alada de color ambarino (*S. solita* y seis especies más descritas por Kinsey (Figs. 7a-b). Este último grupo habitualmente presenta los notaulos completos (ocasionalmente poco impresos en el tercio anterior en algunos ejemplares de *S. stelis* y *S. tarasco*, por ejemplo) y las fosetas escutelares más o menos impresas (a veces poco definidas en algunos ejemplares de *S. urcea*, por ejemplo). El resto de caracteres son muy homogéneos, por lo que no permiten diferenciar las especies propuestas por Kinsey. El sistema de especiación de Kinsey fue construido en su totalidad bajo la premisa del aislamiento geográfico, por lo que dudamos que dichas agrupaciones sean entidades naturales; de hecho, en la descripción de este grupo de especies, Kinsey (1937) menciona, por ejemplo: “*tricosa* from the southwestern corner of the Valley of Mexico is an intermediate step between *stellis* to the north of this Valley and *ulcus* to the southwest. *Ulcus* indeed, is found in the very same mountain range as *tricosa* and not ten miles away by direct air-line. But *ulcus* is found on the west slopes of the range, *tricosa* on the east face of the mountain”. Recientemente, se ha invalidado el grupo de *Atrusca* “Sierra del Este – alas cortas” tras considerar que solo era válida una especie (Pujade-Villar *et al.*, 2016). Atendiendo a los caracteres morfológicos y a los hospedadores, consideramos que existen tres especies de *Sphaeroter*s en México: *S. solita* (Kinsey, 1937) [= *S. socia* (Kinsey 1937) **n. syn.** = *S. stelis* (Kinsey, 1937) **n. syn.** = *S. tarasco* (Kinsey, 1937) **n. syn.** = *S. tricosa* (Kinsey, 1937) **n. syn.** = *S. ulcus* (Kinsey, 1937) **n. syn.** = *S. urcea* (Kinsey, 1937) **n. syn.**], *S. tanos* (Kinsey, 1937) y *S. zinzala* (Kinsey, 1937). No descartamos la posibilidad de que, en un futuro, las formas cromáticas *S. solita* (Figs. 7a-b) y *S. tanos* (Figs. 7c-d) sean consideradas la misma especie. Por el momento, además de la coloración, estas especies están separadas por los hospedadores en los que se encuentran las agallas; así, *S. solita* produce agallas en múltiples especies de *Quercus* (*Q. arizonica* Sarg., *Q. chihuahuensis*

Trel., *Q. deserticola* Trel., *Q. jaralensis* Trel., *Q. magnoliifolia* Née, *Q. microphylla* Née, *Q. rugosa* Née y *Q. undulata* Trel.), mientras que *S. tanos* solamente en un hospedador que, además, es distinto a los anteriores (*Q. repanda* Humb.). *Sphaerotheras zinzala* (Figs. 7e, f) ha sido colectado en dos hospedadores distintos a las otras dos especies de *Sphaerotheras* mencionadas (*Q. intricata* Trel. y *Q. pringlei* Seemen. Ex Loes).

Las agallas de las tres especies de *Sphaerotheras* de México son indistinguibles. Kinsey (1937) menciona que son como las de *B. pulchripennis*. Se caracterizan (Figs. 8a-c) por ser más o menos circulares, de entre 3-4.5 mm de diámetro, estar situadas en el envés de las hojas a veces en gran número, estar sujetas a la nerviación principal o secundaria, ser de color amarillo a marrón claro, tener la superficie lisa y brillante cubierta de una corta pilosidad fácilmente caduca al tacto con algunas cortas protuberancias más oscuras, tener la base más o menos plana con una depresión longitudinal correspondiente al punto donde se encuentra la nerviación de la hoja; la celda larval es excéntrica, sujeta a la pared de la agalla con finos filamentos blancos (Fig. 8a). Las agallas de las dos especies mexicanas consideradas “*incertae sedis*” (*T. innocens* y *T. nitellina*) producen también agallas idénticas a las de *Sphaerotheras*, pero los adultos son completamente distintos como ya ha sido mencionado (Fig. 7i). Finalmente, cabe mencionar que *B. pulchripennis* fue transferido por Melika y Abrahamson a *Atrusca*; sin embargo, cuando se examinaron fotografías del Holotipo (<https://bit.ly/2LTfQs3> y Figs. 8d-f), concluimos que esta especie no puede pertenecer a *Atrusca* ya que el surco malar es perfectamente visible (Fig. 8d); por ello, sospechamos que se trataba del mismo grupo de especies que describió Kinsey para México, lo cual también es coincidente con la morfología de las alas y de la espina ventral (Fig. 8f), por lo que proponemos el cambio genérico de ésta especie: *S. pulchripennis* (Ashmead, 1896) **n. comb.**

Las especies de *Sphaerotheras* pueden diferenciarse atendiendo a la siguiente clave:

- 1. Formas aladas. 2
- 1'. Formas braquípteras o ápteras. 4

- 2. Coloración oscura, casi negra. Pronoto alutáceo lateralmente. Mesonoto con setas dispersas en la parte antero-lateral y al lado de los notaulos. ***S. tanos***.
- 2'. Coloración clara, amarilla, ambarina o castaño claro. Pronoto liso o casi liso. Mesonoto a menudo prácticamente glabro. **3**
- 3. Distancia transfacial larga, 1.8x más larga que la altura del ojo compuesto. Carenas longitudinales del escutelo inconspicuas, solo débilmente visibles en la parte lateral anterior. ***S. pulchripennis***.
- 3'. Distancia transfacial más corta, alrededor de 1.5x la altura del ojo compuesto. Escultura longitudinal del escutelo por lo general muy marcada. ***S. solita***.
- 4. Cabeza transversal en visión dorsal, unas 2x más ancha que larga (Fig. 7h); ocelos conspicuos, POL de longitud similar a OOL. Antenas (Fig. 8i) con F1 largo, unas 4x más largo que ancho, débilmente más grueso distalmente (casi filiforme); F2 y F3 filiformes, siendo F3 como mínimo 2x más largo que ancho. Escutelo entre fuertemente coriáceo, soso. ***S. melleum***.
- 4'. Cabeza en visión dorsal maciza, alrededor de 1.5 veces más ancha que larga (Fig. 7f); ocelos poco aparentes (muy pequeños), distancia POL menor que OOL. Antenas (Fig. 8j) con el F1 corto, poco más de 3x más largo que ancho, más grueso distalmente; F2 y F3 también gruesos distalmente siendo F3 claramente menor de 2x más largo que ancho. Escutelo desde casi liso a alutáceo, brillante. ***S. zinzala***.

ADENDA: Cambios nomenclaturiales mencionados en este estudio

***Sphaerotheras* Ashmead 1897a: 67**

Etimología. Griego, neutro; ‘*sphaero*’ + ‘*teras*’: prodigio esférico.

Especie tipo: *Biorhiza mellea* Ashmead, 1887. Designado por Ashmead (1897a).

***Sphaerotheras melleum* (Ashmead) Ashmead comb. rev.**

Biorhiza mellea Ashmead, 1887: 138; Mayr, 1902: 289; Melika y Abrahamson, 2002: 167.

Biorhiza mellea (Ashmead) Ashmead, 1897a: 67. (error escritura).

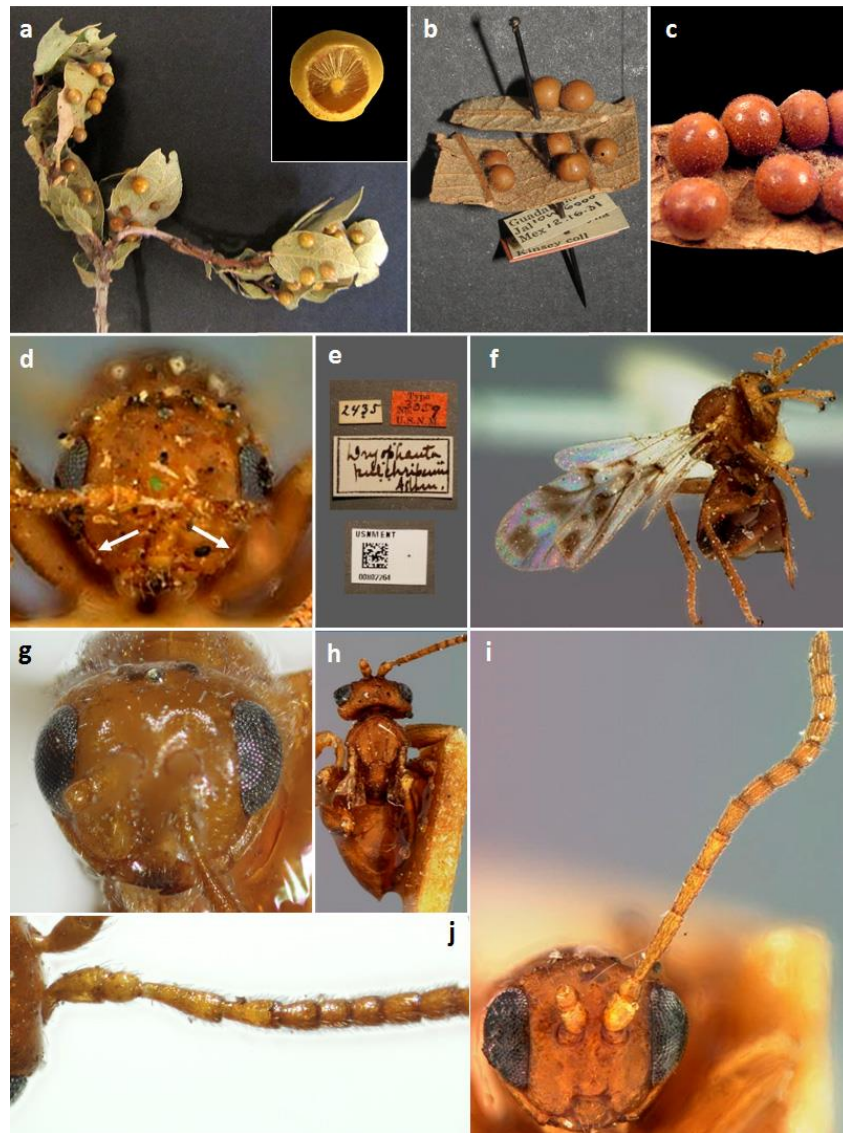


Figura 8. (a) Agallas de *Sphaerotheras solita* colectadas por nosotros, (b, c) agallas procedentes de la colección Kinsey, (d-f) holotipo de *Sphaerotheras pulchripennis* (fuente Smithsonian), (g) cabeza en visión frontal de *S. solita* (= *S. tarasco*), (h) *S. melleum* en visión dorsal (fuente Smithsonian), (i) antena *S. melleum* (fuente Smithsonian), (j) antena de *S. zinzalla*.

Sphaerotheras melleum (Ashmead) Ashmead (1897a: 67); Weld, 1951: 642.

Cynips (Acraspis) mellea (Ashmead) Kinsey, 1930: 308.

***Sphaerotheras pulchripennis* (Ashmead) n. comb.**

Dryophanta pulchripennis Ashmead, 1896: 115.

D. porterae Cokerell, 1900: 91 (Sinonimia en Beutenmüller, 1911: 357).

Diplolepis pulchripennis (Ashmead) Dalla Torre y Kieffer, 1910: 357.

Diplolepis porterae (Cokerell) Dalla Torre y Kieffer, 1910: 357.

Xanthotheras pulchripenne (Ashmead) Weld, 1951: 626.

Atrusca pulchripenne (Ashmead) Melika y Abrahamson, 2002: 163.

***Sphaerotheras tanos* (Kinsey) n. comb.**

Biorhiza tanos Kinsey, 1937: 453.

***Sphaerotheras solitum* (Kinsey) n. comb.**

Biorhiza solita Kinsey, 1937: 449.

Biorhiza ulcus Kinsey, 1937: 457.

Biorhiza urcea Kinsey, 1937: 458.

Biorhiza socia Kinsey, 1937: 448.

Cynips socia (Kinsey) Pujade-Villar y Ferrer-Suay, 2015: 12.

Sphaerotheras solitum (Kinsey) **n. syn.**

Sphaerotheras stelis (Kinsey) **n. syn.**

Sphaerotheras tarasco (Kinsey) **n. syn.**

Sphaerotheras tricoso (Kinsey) **n. syn.**

Sphaerotheras ulcus (Kinsey) **n. syn.**

Sphaerotheras urcea (Kinsey) **n. syn.**

Sphaerotheras socia (Kinsey) **n. syn.**

***Sphaerotheras zinzala* (Kinsey) n. comb.**

Biorhiza zinzala Kinsey, 1937: 459.

Trigonaspis zinzala (Kinsey) Pujade-Villar y Ferrer-Suay, 2015: 12.

“*Incertae sedis*”

***Trigonaspis ? quercusforticorne* (Walsh, 1864)**

Cynips q. forticornis Walsh, 1864: 490.

Cynips (Teras) forticornis (Walsh) Osten Sacken, 1865: 340, 350, 353.

Cynips forticornis (Walsh) Bassett, 1870: xvi.

Xanthotheras forticornis (Walsh) Ashmead 1897b: 262.

Biorhiza forticornis (Walsh) Mayr, 1881: 32.

Biorrhiza forticornis Dalla Torre, 1893: 60 (error escritura).

Xanthotheras quercusforticornis (Walsh, 1864) Weld, 1951: 625.

Trigonaspis quercusforticorne (Walsh) Melika y Abrahamson, 2002: 181.

***Trigonaspis ? nitellina* (Kinsey)**

Biorhiza nitellina Kinsey, 1937: 446.

Trigonaspis zinzala (Kinsey) Pujade-Villar y Ferrer-Suay, 2015: 12.

***Trigonaspis? innocens* (Kinsey) n. comb.**

Biorhiza innocens Kinsey, 1937: 445.

***Biorhiza ? eburnea* (Bassett)**

Dryophanta eburneus Bassett, 1890: 70.

Dryophanta similis Bassett, 1890: 71. (Sinonimia en Weld, 1951: 625).

Dryophanta simillima Dalla Torre, 1893: 54. (Sinonimia en Weld, 1951: 625).

Dryophanta glabra Gillette, 1894: 237. (Sinonimia en Beutenmüller, 1907: 466).

Diplolepis eburnea (Bassett) Dalla Torre y Kieffer, 1910: 368.

Xanthotheras eburneum (Bassett) Weld, 1951: 625.

Biorhiza eburnea (Bassett) Melika y Abrahamson, 2002: 167.

***Biorhiza ? emoryi* (Ashmead)**

Dryophanta emoryi Ashmead, 1896: 115.

Diplolepis emoryi (Ashmead) Dalla Torre y Kieffer, 1910: 367.

Xanthotheras emoryi (Ashmead) Weld, 1951: 625.

Biorhiza emoryi (Ashmead) Melika y Abrahamson, 2002: 167.

CONCLUSION

Se reestablece el género *Sphaerotheras* para incluir cinco especies agámicas americanas, cuatro de ellas incluidas hasta este estudio en *Biorhiza*: *S. mellea* (Ashmead), *S. solita* (Kinsey), *S. tanos* (Kinsey) y *S. zinzala* (Kinsey); y una especie erróneamente incluida en *Atrusca*: *S. pulchripennis* (Ashmead). *Sphaerotheras* se separa morfológicamente de *Biorhiza* por tener las uñas con un diente basal, ser formas aladas (con alas provistas de manchas y la celda radial corta) o formas braquípteras (raramente ápteras), no tener el mesosoma modificado, presentar el escudo liso con notaulos, el escutelo provisto de una escultura longitudinal, tener las carenas del propodeo débilmente curvadas delimitando un área lisa, presentar la espina ventral relativamente larga y producir agallas foliares. Las especies al norte de México *S. ocala* (Weld), *B. caepulaeformis* (Beutenmüller), *B. emoryi* (Ashmead) y *B. eburnea* (Bassett) son consideradas “*incertae sedis*” así como también las especies mexicanas *B. innocens* Kinsey y *B. nitellina* Kinsey. Las especies *Biorhiza socia* Kinsey, *B. stelis* Kinsey, *S. tarasco* Kinsey, *B. tricoso* Kinsey, *B. ulcus* Kinsey y *B. urcea* Kinsey son consideradas como nuevas sinonimias de *S. solita* (Kinsey).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos muy sinceramente a nuestro amigo y colega Matt Buffington del NMNH (Washington D.C., EEUU) el habernos cedido el material tipo de *Biorhiza mellea* Ashmead y

Dryophanta pulchripennis Ashmead, así como por permitírnos utilizar algunas imágenes que ilustran el presente manuscrito procedentes de la web de especímenes tipo de Hymenoptera depositados en esta institución. También agradecemos a Johan Liljeblad (Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Suecia) el haber depositado las imágenes del estudio filogenético en Morphbank, algunas de las cuales han sido incluidas en este estudio. También a James M. Carpenter y a Christine Lebeau del AMNH (Nueva York, EEUU), por todas las facilidades dadas para el estudio del material de Kinsey. Finalmente, a Miguel A. Alonso Zarazaga por la ayuda en los conflictos nomenclaturiales. El proyecto ha sido apoyado por un contrato postdoctoral "The Kalbfleisch Fellowship" otorgado por la "Richard Gilder Graduate School" en el "American Museum of Natural History" (Nueva York, EEUU).

LITERATURA CITADA

- ADLER, H. 1881. Über den Generationswechsel der Eichen-Gallwespen. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie, Leipzig*, 35: 151–246, plates X–XII.
- ASHMEAD, W. H. 1887. On the Cynipidous Galls of Florida, with Descriptions of New Species and Synopses of the Described Species of North America. *Transactions of the American Entomological Society and Proceedings of the Entomological Section of the Academy of Natural Sciences*, 14: 125–158.
- ASHMEAD, W. H. 1896. Descriptions of new cynipidous galls and gall-wasps in the United States National Museum. *Proceedings of the United States National Museum*, 19(1102): 113–136.
- ASHMEAD, W. H. 1897a. Description of some new genera in the family Cynipidae. *Phyche*, 8: 67–69.
- ASHMEAD, W. H. 1897b. Descriptions of five new genera in the family Cynipidae. *Canadian Entomologist*, 29: 260–263.
- BASSETT, H. F. 1870. Proceedings for 1870. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1870: i–lxix.
- BASSETT, H. H. 1890. New species of North American Cynipidae. *Transactions of the American Entomological Society*, 17: 59–92.
- BEUTENMÜLLER, W. 1907. Notes on a few North American Cynipidae, with descriptions of new species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 23: 463–466 + 1 plate.
- BEUTENMÜLLER, W. 1911. The North American species of *Dryophanta* and their galls. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 30: 343–369 + 17 plates.
- BURKS, B. D. 1979. Superfamily Cynipoidea, pp. 1045–1107. In: K. V. KROMBEIN, P. D. HURD, JR., D. R. SMITH AND B. D. BURKS (Eds.). *Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico*. Volume 1. Symphyta and Apocrita. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- COCKERELL, T. 1900. A new oak-gall from New Mexico. *The Canadian Entomologist*, 32(3): 91–92.
- DALLA TORRE, DE C. G. 1893. *Catalogus Hymenopterorum hucusque descriptorum systematicus et synonymicus. Cynipidae*. Lipsiae. Sumptibus Guilelmi Engelmann, 2.
- DALLA TORRE, K. W. AND J. J. KIEFFER. 1910. Cynipidae. Das Tierreich, 24. Berlin, Friedlander & Sohn, 35: 1–891 pp.
- FOLLIOU, R. M. 1964. Contributions a l'étude de la biologie des Cynipides gallicoles (Hymenopteres, Cynipoidea). *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, Paris, 12(6): 407–564 + 5 plates.
- GILLETTE, C. P. 1894. New Cynipidae. *The Canadian Entomologist*, 26: 235–238.
- KIEFFER, J. J. 1898. Ueber neue und bekannte Cynipiden. *Wiener Entomologische Zeitung*, 17: 257–267.
- KINSEY, A. C. 1930. The gall wasp genus *Cynips*. A study in the origin of species. *Indiana University Studies*, 84-86: 1–577.
- KINSEY, A. C. 1937. New Mexican gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). II. *Revue de Entomologia*, 7: 428–471.
- LILJEBLAD, J., RONQUIST, F., NIEVES-ALDREY, J. L., FONRAL-CAZALLA, F., ROS-FARRÉ, P., GAITROS, D. AND J. PUJADE-VILLAR. 2007. A fully web-illustrated morphological phylogenetic study of relationships among oak gall wasps and their closest relatives (Hymenoptera: Cynipidae). *Zootaxa*, 1796: 1–73.
- MAYR, G. 1902. Ueber Nordamerikanische Cynipiden. *Verhandlungen der k.k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, 52: 287–290.
- MAYR, G. 1881. Die Genera der gallenbewohnenden Cynipiden. *Jahresberichte der Communal-Oberrealschule im I. Bezirke, Wien*, 20: 1–38.
- MELIKA, G. AND W. G. ABRAHAMSON. 2002. Review of the World Genera of Oak Cynipid Wasps

- (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini). Pp. 150–190. In: G. MELIKA AND C. THURÓCZY (Eds.). *Parasitic Wasps: Evolution, Systematics, Biodiversity and Biological Control*. Agroinform, Budapest.
- MELIKA, G. 2006. *Gall wasps of Ukraine. Cynipidae*. Vestnik Zoologii, Supplement, 21(1-2): 1–644.
- NIEVES-ALDREY, J. L. 2001. *Hymenoptera, Cynipidae*. In: M. A. RAMOS (Eds.). *Fauna Ibérica*, vol. 16. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 636 pp.
- OSTEN-SACKEN, R. 1865. Contributions to the natural history of the Cynipidae of the United States and of their galls. *Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia*, 4: 331–380.
- PANZER, G. W. F. 1801. *Faunae Insectorum Germanicae initia oder Deutschlands Insecten*. 7. Jahrgang, 79(7): 1–24.
- PUJADE-VILLAR, J., ROS-FARRÉ, P. AND G. MELIKA. 2003. Revision of the genus *Chilaspis* Mayr, 1881 (Hymenoptera: Cynipoidea: Cynipidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 39(2): 167–178.
- PUJADE-VILLAR, J. Y M. FERRER-SUAY. 2015. Adjudicació genèrica d'espècies mexicanes d'ubicació dubtosa descrites per Kinsey i comentaris sobre la fauna mexicana (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini). *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 79: 7–14.
- PUJADE-VILLAR, J., SERRANO-MUÑOZ, M., GARCÍA-MARTIÑÓN, R. D., VILLEGAS-GUZMÁN, G. A., EQUIHUA-MARTÍNEZ, A., ESTRADA-VENEGAS, E. G. Y M. FERRER-SUAY. 2016. Sobre la validez de cuatro especies mexicanas del género *Atrusca* con alas cortas (Hymenoptera: Cynipidae). *Entomología mexicana*, 3: 898–904.
- WEIDNER, H. 1961. Gallen aus Indien und neue Grundsätze für eine Einteilung der Gallen. *Abhandlungen und Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Verlag, Hamburg*, 11: 19–67.
- WALSH, B. M. A. 1864. On dimorphism in the Hymenopterous genus *Cynips*; with an appendix, containing hints for new classification of Cynipidae and a list of Cynipidae, including descriptions of several new species, inhabiting the oak-galls of Illinois. *Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia*, 2: 443–500.
- WELD, L. H. 1922. American gallflies of the family Cynipidae producing subterranean galls on oak. *Proceedings of the United States National Museum*, 59 (2368): 187–246.
- WELD, L. H. 1951. Superfamily Cynipoidea. Pp. 594–654. In: C. F. W. MUESEBECK, K. V. KROMBEIN AND H. K. TOWNES (Eds.). *Hymenoptera in America north of Mexico. Synoptic Catalogue*. Agricultural Monograph No. 2. United States Department of Agriculture.