

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Zoología y Antropología Física



**MORFOLOGÍA LARVAL, FILOGENIA, BIOLOGÍA Y
ECOLOGÍA DE LAS REDES TRÓFICAS DE INQUILINOS
Y PARASITOIDES (HYMENOPTERA: CHALCIDOIDEA,
CYNIPOIDEA) EN AGALLAS INDUCIDAS POR
CYNIPIDAE EN PLANTAS DISTINTAS DE “QUERCUS”.**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR**

José Francisco Gómez Sánchez

Bajo la dirección del doctor
José Luís Nieves Aldrey

Madrid, 2008

- **ISBN: 978-84-692-0084-1**

MORFOLOGÍA LARVAL, FILOGENIA, BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DE LAS REDES TRÓFICAS DE INQUILINOS Y PARASITOIDES (HYMENOPTERA: CHALCIDOIDEA, CYNIPOIDEA) EN AGALLAS INDUCIDAS POR CYNIPIDAE EN PLANTAS DISTINTAS DE *QUERCUS*.



CONSEJO SUPERIOR DE
INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

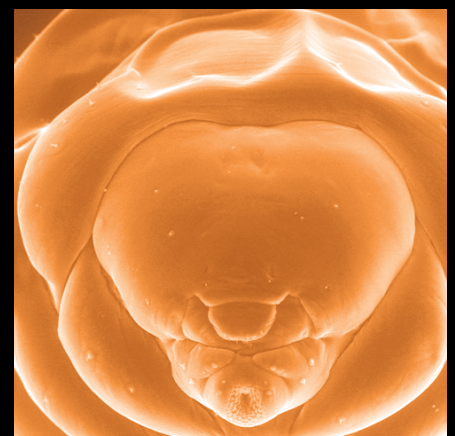
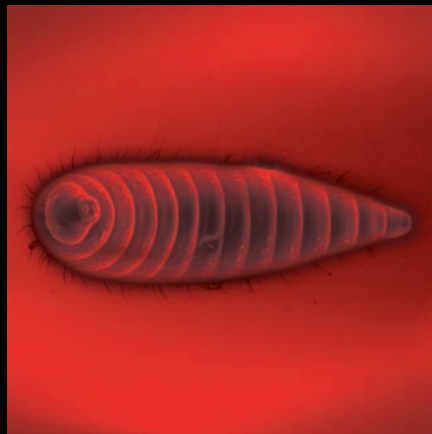
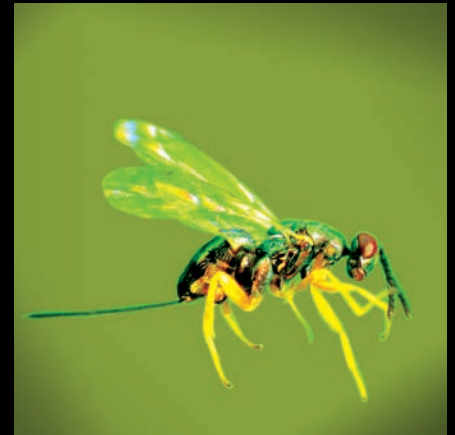
Departamento de Biodiversidad
y Biología Evolutiva

MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE
DE MADRID

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA Y
ANTROPOLOGÍA FÍSICA
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE
MADRID



Departamento de Zoología y Antropología física
Facultad de Ciencias Biológicas

CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES
CIENTÍFICAS



Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva
Museo Nacional de Ciencias Naturales

Tesis doctoral

**Morfología larval, filogenia, biología y ecología de las
redes tróficas de inquilinos y parasitoides
(Hymenoptera: Chalcidoidea, Cynipoidea) en agallas
inducidas por Cynipidae en plantas distintas de
Quercus.**

Memoria presentada por **JOSE FRANCISCO
GÓMEZ SÁNCHEZ** *para optar al Grado de
Doctor en Ciencias Biológicas*

Madrid

Noviembre, 2007

El Doctor Jose Luis Nieves Aldrey, del Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC),

HACE CONSTAR:

Que la Tesis Doctoral titulada “**Morfología larval, filogenia, biología y ecología de las redes tróficas de inquilinos y parasitoides (Hymenoptera: Chalcidoidea, Cynipoidea) en agallas inducidas por Cynipidae en plantas distintas de *Quercus***” presentada por Jose Francisco Gómez Sánchez para optar al grado de doctor en ciencias biológicas en la Universidad Complutense de Madrid, ha sido realizada bajo su dirección.

Y para autorizar su presentación y evaluación por el tribunal correspondiente, firma la presente a 14 de Noviembre de 2007.

Vº Bº Director de la Tesis

Fdo. Dr. Jose Luis Nieves Aldrey

JOSÉ FRANCISCO GÓMEZ SÁNCHEZ

*a mis padres y mi hermana.....
a Goretti.....*

.....en el interior de la habitación, apretando la puerta cada vez más, la joven mira la mano que se contrae dolorosamente a cámara lenta y las hormigas que reaparecen se dispersan por la puerta....inmediatamente ella gira la cabeza hacia el interior de la nueva habitación que es idéntica a la anterior pero la iluminación le dará un aspecto diferente; la joven ve....la cama sobre la que está tendido el personaje cuya mano está aún atrapada en la puerta. Está vestido con las manteletas y la caja sobre el pecho, sin hacer el menor gesto, los ojos muy abiertos y con una expresión supersticiosa que parece decir: ¡En este momento, va a suceder alguna cosa verdaderamente extraordinaria!....

*Un Chien Andalou
-Luis Buñuel y Salvador Dalí-*

Agradecimientos

*Si supiera que el mundo se acaba mañana, yo,
hoy todavía, plantaría un árbol.*

Martin Luther King

Concibo una tesis como un apasionante “viaje” por el mundo del conocimiento; un “viaje” con paradas, tramos difíciles y fáciles, y vivencias similares a las que experimenta un viajero cuando se enfrenta a situaciones y lugares desconocidos por primera vez. No encuentro momento más oportuno para relatar la experiencia de lo que ha sido “mi viaje”, que en estas primeras páginas introductorias.

Todos los viajes tienen un comienzo y un final. Mi comienzo se remonta a los primeros meses de 2003 en un despacho de la cátedra de entomología de la Universidad Complutense de Madrid cuando aún no había nada claro sobre el recorrido y destino de lo que serían futuras aventuras. De aquella conversación con quien considero mi primer maestro en el mundo de los insectos, y gran amigo, Víctor Monserrat, recuerdo especialmente cuando le dije que había conseguido entrar en un proyecto de investigación en el Museo y que abandonaría el departamento; él no dudó ni un momento en animarme a seguir adelante y por suerte un cúmulo de factores hicieron que pudiera pasar los siguientes cuatro años trabajando en el Museo Nacional de Ciencias Naturales.....así comenzó todo...los primeros pasos de esta aventura que ahora termina.

Esta tesis trata de muchas cosas, como la mayoría, pero el núcleo central lo constituyen los “bichos”. No sabría muy bien a quien dar las gracias por mi interés en estos pequeños animales. Muchas veces en la vida las cosas que nos atraen o interesan lo hacen sin motivo aparente....pero afortunadamente no busco explicarme nada....sólo agradecer en este momento en que concluyo una tesis, el poder haberme metido en un mundo tan apasionante como el de la entomología y haber llevado a su fin una tesis doctoral sobre insectos. Los “bichos”, los sujetos pasivos de este viaje, son los principales protagonistas en las siguientes páginas, luego pienso se merecen mi gratitud y un hueco en estos primeros tramos de “mi viaje”. Sin ellos, esta tesis no tendría sentido.

El principal culpable de que hoy pueda estar relatando todo esto aquí, en estas páginas, es sin lugar a dudas Jose Luís. Aparte de haber sido un magnífico director de tesis volcado en su labor, ha sido mi gran compañero de “viaje”. Suya es la culpa de que haya podido pasar todo este tiempo en el Museo y que despertara en mí el interés y la curiosidad por todo lo que rodea a los himenópteros parasitoides. También suya es la culpa de que al final todo haya podido llegar a buen puerto. Desde lo más profundo agradezco muchísimo la confianza que depositaste en mí para culminar una parte importante de las investigaciones que has venido realizando en los últimos 20 años. Siempre que hemos tenido que trabajar duro ahí has estado para que pudiésemos sacar todo esto adelante. Lo hemos hecho con momentos buenos y malos, pero siempre hemos tenido claro el rumbo para llevar todo esto a buen puerto. He aprendido muchas cosas en estos años que he pasado contigo en el Museo. Eres una gran persona, un gran naturalista e investigador y un magnífico director de tesis. Gracias por tu esfuerzo y por la confianza que has depositado en mí. Creo que hemos hecho un buen trabajo. Esta tesis es tan tuya como mía.

Lo más parecido a detener el tren de nuestro “viaje” en una gran estación de mucho tránsito sería asomarse al 403, el cuarto en el que se ha desarrollado y resuelto el nudo de la trama de esta tesis. Un espacio lleno de trastos diversos (alguien sabe de donde vino la silla giratoria de madera?), con temperaturas extremas y con esos horribles muros delante de nuestras ventanas que no permiten que entre la luz; cada elemento dentro de estas paredes ha jugado un papel importantísimo en el desarrollo de esta tesis, y no soy capaz de pasar por encima de vosotros/as con unas simples iniciales...por eso intentaré nombraros a todos/as!... primero Joaquín, la persona con la que me topé de bruces nada más llegar al museo; gracias por las largas conversaciones y los ánimos, por los buenos consejos y por tu valiosa ayuda que llegó recientemente hasta Silwood Park. Pero sin lugar a dudas mis dos pilares básicos en el Museo han sido Alberto y Andrés; habéis sido testigos directos de esta aventura y tengo que agradecer el haberme acompañado durante todo este tiempo; habéis sido, y sois, mis amigos además de un apoyo muy importante para mí dentro del edificio; espero que nuestra amistad dure por siempre. Además, hay mucha más gente que ha pasado por aquí, algunos/as aún corretean por los pasillos del Museo y otros/as ya se marcharon. Gracias en cualquier caso por vuestra compañía a Marisa, Tere (las tres), Paco, Ana, Noemí, Pilar, Jesus, Belén, Markus, Jaime, Sara (también las tres), David, Xavier, Pablo, Gema, Javi, Pedro, Enrique y también a alguno/a más que seguramente me dejo por ahí, pero que sin duda debería tener su mención. A todos/as ellos/as y todas aquellas personas que han hecho que mi estancia en el Museo haya sido inolvidable os doy las gracias y os deseo lo mejor.

María ha sido mi otro soporte importante en el Museo; hemos compartido muchas cosas en todos estos años y he aprendido mucho del día a día contigo. Esta tesis tiene mucho de las largas conversaciones y de los momentos buenos, y otros “menos buenos”, que hemos compartido durante el desarrollo paralelo de tu viaje y el mío. Gracias por haberme hecho fácil parte de esta aventura y haber quitado horas de tu tiempo para elaborar y discutir los análisis filogenéticos entre otras cosas. Te deseo mucha suerte en todo.

También me gustaría agradecer la confianza y apoyo del Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales. A Jorge Lobo porque además de considerarte amigo, has sido un gran consejero y nunca han faltado tus palabras de apoyo y ánimos; Jorge eres un tío fantástico, no cambies nunca; echaré mucho de menos las conversaciones a la hora de la comida y el café en el comedor del CSIC; hablando contigo se aprenden muchas cosas y haberte tenido de compañero y amigo ha sido de las mejores experiencias que he podido tener en el Museo. A Isabel Izquierdo por su calidad humana, por su grandilocuencia y por su contagioso entusiasmo por la entomología; siempre recordaré con cariño nuestro “viaje” a Sudáfrica. A todas las personas del departamento que han apoyado mi trabajo, les mando mi más sincero agradecimiento.

Mis amigos/as de Madrid han hecho también que este “viaje” sea maravilloso. Sobre todo Natxo; agradezco lo que han significado para mi todos los proyectos que hemos empezado paralelos a mis aventuras doctorales y que seguro continuaremos; también te doy mil gracias porque nunca has sabido decirme que no a ninguna de mis exigencias informáticas (perdón!!); gracias por tu apoyo, por todo lo que hemos hecho y lo que nos queda por hacer, por poner tus conocimientos a mi servicio, por todas las tardes que hemos pasado en El Automático o la Grand’Ola de Lavapies escribiendo y charlando sobre el movimiento; eres un gran amigo, gracias de verdad. Simón, ha inspirado sin saberlo mi trabajo durante todo este tiempo; su elocuencia le hace único; gracias por tus dudas, tu curiosidad por las cosas y por las conversaciones estrambóticas en el coche de Natxo a las tantas de la noche camino de Cibeles después de los ensayos; también tu has formado parte de mi “aventura”, eres grande y uno de mis mejores amigos. Alfonsito, con su entusiasmo y energía me ha hecho disfrutar mucho en todos los escenarios de los garitos de Madrid donde hemos estado machacando los oídos del personal; eres un gran cantante y un tío genial, gracias a ti también por los buenos momentos que me has hecho pasar en estos años que ha durado la elaboración de estas tesis.

Este “viaje” también se lo debo al resto de mis amigos/as por la confianza y apoyo que me han prestado....los/as de siempre, al recién casado Juanan, al recién padrazo Alfon, a Juncal porque creo que nuestra complicidad no terminará nunca...a Lucía por su amistad, consejos y compañía en momentos duros; a Pili por su cariño, confianza y sinceridad y también a ti “Alfa”...siempre me sentí orgulloso de haberte conocido....de compartir los años de instituto contigo, de nuestros primeros “gritos” en un escenario aquella banda “rockera” tan peculiar que conseguimos montar, de la extravagancia y profundidad de tus conversaciones...creo que jamás he hablado tanto con nadie sobre ovnis, extraterrestres, el espacio y la posible vida en otras galaxias...ojalá no hubieras estado en Atocha aquella mañana esperando un tren.....un 11 de Marzo de 2004, día de tu cumpleaños, que era como el de cualquier otro año... ahora no te estaríamos echando de menos.... yo siempre te recordaré porque eras grande....a ti también van los agradecimientos por la culminación de todos estos años de doctorado de los que hablábamos hace tiempo cuando nos veíamos y ni tan siquiera había empezado nada...ya ves que al final todo tiene su fin y todo terminó... la llamada de Alfon la mañana del 12 de Marzo para decirme que te habías ido me pilló en el Museo trabajando en esta tesis...jamás lo olvidaré.....

Pero sin duda hay mucha más gente que mencionar a la que me gustaría agradecer la compañía y apoyo durante el desarrollo de esta tesis.....a todo el resto de mis amigos/as y a las personas que me habéis acompañado en algún momento de este viaje: Marta (gracias por acompañarme durante un período importante de este viaje), David, Eduardo, Fernando “el Tío Sniff”, Servan, Canino, enano, Dani, Carlos, Arsenio, Jorge (los dos), Lyda (en la distancia), Gustavo, Sara, Lola, Paysa, Jose, Bibiana, Salva, Andrés.... se que mucha gente se queda fuera pero no habría espacio para agradecerlos a todos/as vuestra compañía durante estos años: gracias mil!!

This work is also dedicated to all you: Lesego, you were my home and ‘travelling companion’ for a while! our friendship will be forever; Andre, Johnny, Carlo, were my leaders in my first stay in London: I will never forget my time in the house of Marmyon rd. I am also very grateful to Regina, Elizabeth and Mompmy my dear friends in South Africa and Botswana. Special mention to Raffaele, Sophia, Tam, Juliet, Sathiya, Laurent, Lola and Ted from London and also to Grzegorz and Marcin my housemates from Talma rd. in Brixton. Thanks also to Dr. John Noyes from the Entomology Department of the Natural History Museum (London) for his friendship and provided hosting and also for the inspiration and advising to much of my research. I am also grateful to Alessandro Giusti, Sue Lewis, Cd Zhu, George Japoshvili and Hannes Baur who made easier my stay at NHM of London. Sarah Snellin, Drs. Charles J. Godfray, Donald Quicke and James Cook as well as the rest of the staff from the Centre for Population Biology (NERC) of Imperial College (London) at Silwood Park supported and helped me for my second stay in UK. Ana Guida Santos also helped and advised me in Silwood and made my stay easier; Guida thanks also for your friendship and hope you can reach your purposes.

El lugar donde he hecho las largas paradas y estancias de mi “viaje” ha sido sin duda mi familia...mis padres y mi hermana han aguantado conmigo todos estos años de intenso trabajo. Me habéis ofrecido mucho y yo os he dado muy poco, si acaso algún quebradero de cabeza o en momentos en que el estrés me desbordaba, algún gesto que no os merecíais de ningún modo. Habéis sido mi soporte durante todo este tiempo. Millones de gracias a Juan, Lola, Eva, mi padre, madre y hermana. Se que estáis orgullosos de mi y todo mi trabajo esta especialmente dedicado a los tres porque sin vosotros/as no podría haber hecho nada. Gracias de todo corazón porque para mi soís los mejores.

Además, durante mi “ausencia” por culpa de este viaje, el resto de mi familia ha experimentado cambios en dos sentidos...por un lado ahora somos más...si, ahora somos más “grandes” y la culpa de que no haya podido pasar momentos importantes con todos/as vosotros/as la tiene esta tesis que ahora termina. A todos/as va dedicado este trabajo y por supuesto especialmente a las cuatro “niñas nuevas” que ahora andan correteando por ahí entre Vallecas y Rivas: Nerea, Susana, Lucía y María; a toda mi familia que de sobra se, me teneís siempre en mente. Espero poder disfrutar un poco más de todos/as ahora que estoy “de vuelta”. Por otro lado ahora mi “familia particular” llega ahora más lejos...exactamente a 4259 Km.....a todos vosotros/as que estáis en esa pequeña y maravillosa isla tropical del atlántico y que ahora me considerais de los vuestros van los agradecimientos de esta aventura por vuestro apoyo incondicional en todo momento....a mi “pequeña” gran familia africana que empieza en Fuenlabrada y termina en Malabo, en la isla de Bioko (Guinea Ecuatorial)...a mamá Sinchoo (espero poder volver a verte pronto!) y todos los demás que estáis ya hartos de oír de mi sin más y que me teneís gran confianza y me apoyáis desde la distancia... a tía Sara por tu amor, preocupación y amistad en todo momento desde su casa de Malabo; y muchas gracias también a tí Mondita, madre de los primeros sobrinos que he tenido...sobrinos políticos, pero sobrinos de verdad...gracias por la compañía y los momentos pasados durante este periplo; gracias también a vosotros dos, a los dos pequeños, a Newton y a Cedric que acaba de cumplir su primer año de vida.

Para terminar, dos grandes experiencias han acompañado mi viaje...una ya forma parte de mi historia...la otra aún es el presente. La primera, *Morticia*, la banda de punk-rock en la que disfruté de momentos inolvidables durante muchos años. Ojalá algún día pueda volver a sentarme en una batería con vosotros sobre el escenario; gracias a todos, a mis queridos amigos, que aunque ya estáis nombrados más arriba no me canso de decir que sois únicos y siempre lo sereís...Morticia Electric Show! (Natxo, Simón, Alfonsito, David y ahora Rulo). La segunda, la ELO, desde Orcasitas para todo el mundo; desde el corazón de los movimientos sociales en Madrid; gracias también a todos/as vosotros/as que formáis parte de este proyecto desde hace muchos años y que me habéis apoyado.

Todo lo anterior es Madrid y Madrid es todo lo anterior....pero también es y ha sido muchas más cosas. Las calles de Madrid lo han sido todo durante todo este tiempo. Madrid ha sido Lavapies y el transitar por el centro; Madrid ha sido Orcasitas y la ELO; Carabanchel y los ensayos; Madrid ha sido Malasaña y la Plaza del Dos de Mayo...Madrid ha sido los domingos de Rastro y las largas caminatas de verano por la ciudad; Madrid ha sido Atocha, Villaverde, Vallecas y mucho más.....; Madrid ha sido *Rompamos el Silencio* y *La Idea*...y *Los Traficantes de Sueños*; Madrid ha sido tomar café en La Dinamo y los conciertos de *Muletrain*; Madrid ha sido mi ciudad y siempre será mi ciudad....pero Madrid en los últimos años has sido tu...Madrid ha sido para mi Goretti; Madrid es Goretti; Madrid es nuestra ciudad.....Madrid hemos sido nosotros todo este tiempo....gracias de todo corazón por tu cariño y tu apoyo....te ha tocado sufrir y trabajar duro como a mí y por eso esta tesis debería llevar tu nombre grabado...gracias Goretti porque no se que hubiera hecho sin ti todo este tiempo.

Jose

Villaverde (Madrid), Octubre de 2007

INDICE DE CONTENIDOS

Introducción	1
1. Ecología de las comunidades de parasitoides: una aproximación.	3
2. Una comunidad interesante: agallas de cinípidos (Hym., Cynipidae) y sus parasitoides (Hym. Chalcidoidea).	7
2.1. Las comunidades de parasitoides de cinípidos y su riqueza en el Paleártico y ámbito Ibero-Balear.	8
3. Las agallas constituyen complejas redes tróficas. Ecología de los complejos de parasitoides asociados a insectos gallícolas.	13
3.1. ¿Cómo se estructuran las comunidades de parasitoides en insectos gallícolas? Hipótesis relativas, condicionantes y factores.	13
3.2. Análisis de las redes y comunidades de parasitoides.	17
4. Morfología larval: una herramienta ecológica y filogenética de interés en el estudio de las comunidades de agallas de cinípidos.	18
5. Objetivos generales de la tesis.	21
6. Estructura de la tesis.	21
Parte primera:	
<i>Morfología, sistemática y biología del último estadio larval de las comunidades asociadas a agallas en plantas distintas de Quercus en Europa.</i>	25
Capítulo I: El último estadio larval de los Cynipidae inductores e inquilinos en agallas de plantas distintas de <i>Quercus</i> : morfología y biología de las especies del ámbito ibero-balear.	27
Resumen del capítulo	31
1. Introducción	31
1.1. Los hospedadores de la comunidad: breve sinopsis de la familia Cynipidae (Hymenoptera, Cynipoidea).	31
1.2. Conocimiento de la morfología y biología de los estados inmaduros; una necesidad.	33

2. Objetivos.	34
3. Material y Métodos.	34
3.1. Especies y material estudiado.	34
3.2. Muestreos y obtención de ejemplares.	35
3.3. Preparación del material para el estudio morfológico.	36
3.4. Terminología.	37
3.5. Análisis.	37
4. Resultados.	38
4.1. La larva de Cynipidae: morfología general.	38
4.1.1. La larva de Aylacini.	38
4.1.2. La larva de Diplolepidini.	40
4.2. Clave de géneros y especies del último estadio larval de los Cynipidae asociados a plantas distintas de <i>Quercus</i> en el ámbito Ibero-Balear.	41
4.3. Diagnósis de géneros y especies de Aylacini, Diplolepidini, Pediaspidini y Synergini de la comunidad.	48
4.3.1. Aylacini.	48
4.3.2. Diplolepidini.	75
4.3.3. Pediaspidini.	80
4.3.4. Synergini.	82
5. Resumen de resultados y conclusiones.	85
Apéndices.	87
I.I. Caracteres morfológicos de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas.	88
I.II. Matriz cuantitativa de codificación de caracteres de morfología larval.	92
Figuras.	93

Capítulo II: Morfología comparada, biología y filogenia del último estadio larval de las especies europeas de Toryminae (Hym., Chalcidoidea, Torymidae) parasitoides de agallas de cinípidos (Hym., Cynipidae).	119
Resumen del capítulo	123
1. Introducción.	123
2. Objetivos.	126
3. Materiales y métodos.	127
3.1. Selección de taxones.	127
3.2. Muestreos y obtención de los ejemplares.	128
3.3. Preparación de los ejemplares para el estudio morfológico.	129
3.4. Terminología morfológica.	130
3.5. Análisis filogenéticos.	130
4. Resultados.	131
4.1. Morfología general de la larva de Toryminae.	131
4.1.1. Cuerpo.	131
4.1.2. Cabeza.	132
4.2. Taxonomía.	134
4.2.1. Clave de identificación de la larva terminal de las especies y géneros de Torymidae parasitoides de especies de europeas de cinípidos.	134
4.2.2. Descripciones de la larva terminal de los géneros y especies de Toryminae incluidos en el estudio.	140
4.3. Resultados de los análisis filogenéticos.	162
5. Discusión.	163
5.1. Sobre la morfología de la larva terminal y la taxonomía de Toryminae.	163

5.1.1. Morfología general: forma del cuerpo.	164
5.1.2. Cabeza, piezas bucales y mandíbulas.	165
5.2. Morfología larval en la taxonomía y filogenia de Torymidae.	167
5.2.1. La larva terminal de las especies de Toryminae y los grupos externos.	167
5.2.2. Monofilia de la familia Torymidae.	168
5.2.3. Análisis de las diferentes tribus de Toryminae.	169
5.2.4. Grupos de especies en el género <i>Torymus</i> .	172
5.3. Características biológicas.	173
5.4. Conclusiones finales y perspectivas.	174
Apéndices.	176
II.I. Caracteres morfológicos de la larva terminal de las especies de Torymidae utilizados para los análisis filogenéticos.	177
II.II. Matriz cuantitativa de codificación de caracteres de morfología larval.	182
Tablas y figuras.	183
Capítulo III: Morfología comparada, biología y filogenia de la larva terminal de las especies europeas de Eurytomidae (Hym., Chalcidoidea) parasitoides de agallas de cinípidos (Hym. Cynipidae).	207
Resumen del capítulo	211
1. Introducción.	211
2. Objetivos.	215
3. Materiales y métodos.	215
3.1. Selección de taxones.	215
3.2. Muestreos y obtención de los ejemplares.	216

3.3. Preparacion de los ejemplares para el estudio morfológico.	217
3.4. Terminología morfológica.	217
3.5. Análisis filogenéticos.	218
4. Resultados.	219
4.1. Morfología general de la larva de Eurytomidae.	219
4.1.1. Cuerpo.	220
4.1.2. Cabeza.	221
4.2. Taxonomía.	222
4.2.1. Clave de identificación de la larva terminal de las especies y géneros de Eurytomidae parasitoides de especies de europeas de cinípidos.	223
4.2.2. Descripciones de la larva terminal de los géneros y especies de Eurytomidae incluidos en el estudio.	229
4.3. Resultados de los análisis filogenéticos.	253
5. Discusión.	254
5.1. Sobre la morfología de la larva terminal y la taxonomía de Eurytomidae.	254
5.1.1. Morfología corporal y quetotaxia.	254
5.1.2. Cabeza, piezas bucales y mandíbulas.	255
5.2. Morfología larval en la taxonomía y filogenia de Eurytomidae.	258
5.2.1. Relación entre las especies de Eurytomidae y los grupos externos.	258
5.2.2. Monofilia de la familia Eurytomidae.	259
5.2.3. Análisis de los géneros de Eurytominae estudiados.	260
5.3. Características biológicas.	262

5.4. Conclusiones finales y perspectivas.	263
Apéndices.	264
III.I. Caracteres morfológicos de la larva terminal de las especies de Eurytomidae utilizados para los análisis filogenéticos.	265
III.I. Matriz cuantitativa de codificación de caracteres de morfología larval.	270
Tablas y figuras.	271
Capítulo IV: Notas sobre la morfología comparada, sistemática y biología del último estadio larval de algunas especies de Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae (Hym., Chalcidoidea) parasitoides de agallas de cinípidos (Hym. Cynipidae) de las tribus Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini en Europa.	295
Resumen del capítulo	299
1. Introducción.	299
2. Objetivos.	303
3. Materiales y métodos.	304
4. Resultados.	304
4.1. Clave de identificación para el último estadio larval de las especies estudiadas.	304
4.2. Descripciones de la larva terminal de las especies estudiadas.	306
5. Discusión.	314
6. Conclusiones finales y perspectivas.	316
Figuras.	317
Apéndice general (Primera parte): Material estudiado.	327
<u>Parte Segunda:</u> <i>Estructura, dinámica y ecología de las redes tróficas de agallas en plantas distintas de Quercus en Europa. Inventarios de especies de parasitoides (Hym., Chalcidoidea, Cynipoidea, Ichneumonoidea) en el Paleártico Occidental y estado de conocimiento de su diversidad en el ámbito Ibero-Balear.</i>	341

Capítulo V: Estructura y diversidad de las redes de parasitoides (Hym., Chalcidoidea) y comunidades en agallas de cinípidos (Hym., Cynipidae) sobre plantas distintas de <i>Quercus</i>.	343
Resumen del capítulo	347
1. Introducción.	347
2. Objetivos.	351
3. Materiales y métodos.	352
3.1. Lugares de estudio y colecta.	352
3.2. Redes de parasitoides y análisis de redes.	353
3.3. Diagramas de solapamiento de parasitoides.	355
3.4. Estructura de la comunidad de parasitoides.	356
3.5. Anidamiento de las comunidades.	358
4. Resultados.	360
4.1. Descripción de las comunidades y la estructura trófica.	360
4.2. Estadística de redes: tamaño y grado de interrelación.	367
4.4. Potencial para interacciones indirectas.	368
4.5. Similitud y β -diversidad.	370
4.6. Estructura de las comunidades y anidamiento.	372
5. Discusión.	373
5.1. Redes de parasitoides: crítica sobre las fuentes de obtención de datos y su construcción.	373
5.1.1. Sesgos generales y de muestreo en la construcción de las redes.	373
5.1.2. Vínculos tróficos y taxonomía de los habitantes de la agalla.	376
5.2. Inventario de los complejos de parasitoides.	379

5.3. Redes y estructura de las comunidades.	381
5.3.1. Complejidad de las redes y riqueza de especies.	381
5.3.2. Potencialidad en las interacciones directas entre especies de agallas.	383
5.3.3. Estructura global de la comunidad y diversidad.	384
5.3.4. Patrones de similitud y anidamiento de las comunidades de parasitoides.	385
5. 4. Conclusiones.	387
Apéndice.	389
V.I. Tablas de datos cuantitativos de abundancias de las Comunidades de agallas de Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini.	390
Tablas y figuras.	414
Capítulo VI: Catálogo de parasitoides e inquilinos en agallas de Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini (Hym., Cynipidae) en el Paleártico Occidental.	435
Resumen del capítulo	439
1. Introducción.	440
2. Materiales y métodos.	441
3. Catálogo sistemático.	444
4. Discusión.	466
Apéndice	470
VI.I. Listado de las especies de parasitoides e Inquilinos y sus agallas de cinípidos hospedadoras.	471
Tablas.	480
Discusión general	485
1. Sistemática y filogenia larval, un paso más en el conocimiento de las especies de parasitoides y sus hospedadores.	488
2. Redes de parasitoides y patrones de diversidad:	

factores evolutivos y ecológicos explican la interacción hospedador-parasitoide.	492
3. Futuras líneas de trabajo: sistemática y filogenia larval. Patrones de diversidad y redes tróficas de parasitoides.	495
Resumen de resultados y conclusiones generales	499
Referencias bibliográficas	507

Introducción





1. Ecología de comunidades de parasitoides: una aproximación.

.....no tengo talentos especiales, pero sí soy profundamente curioso
-Albert Einstein-

Sin lugar a dudas ha sido en los últimos años del siglo XX cuando la ecología ha vivido su momento más álgido desde que Haeckel (1868) la definiera como la ciencia de las relaciones mantenidas por los organismos vivos entre sí y con su entorno fisicoquímico. El notable avance en el conocimiento de la composición y función de numerosos ecosistemas del planeta, unido a otros factores como el acopio de datos biológicos de organismos vivos y el rápido desarrollo de la tecnología computacional, ha conducido a un encumbramiento de la ecología y el estudio de la biodiversidad como uno de los puntales básicos en el avance del progreso científico actual.

Tal desarrollo ha propiciado por otro lado un acercamiento muy positivo de las cuestiones ecológicas a la sociedad, de tal forma que la conciencia política y social sobre la importancia de conservar los ecosistemas planetarios y su biodiversidad ha ido aumentando de manera considerable en estos últimos años, siendo hoy un tema de amplio respaldo social (Ehrlich & Wilson, 1991). Precisamente en el momento actual en el que de manera más patente, la población mundial está percibiendo las consecuencias fatales de la actividad humana sobre los ecosistemas y su diversidad a través de un calentamiento global (Crowley, 2000), es cuando la ciencia ecológica se prepara para afrontar desafíos futuros en la manera de compatibilizar el extraordinariamente avanzado desarrollo humano y la conservación de la biodiversidad y sus ecosistemas planetarios.

Fruto de dicha actividad humana en forma de perturbaciones de múltiples orígenes, los ecosistemas terrestres están sufriendo una degradación acelerada y la invasión de otras especies en distintos hábitat a lo largo de todo el mundo, con cambios en la distribución mundial de los organismos (Tilman, 2000; Shear McCann, 2000; Chapin III *et al.*, 2000; Araújo & Rahbek; 2006), así como alteraciones en el funcionamiento y estructura de algunas comunidades (Dobson & Carper, 1992; Poulard & Blanchard, 2005).



Introducción

Dada la rapidez con la que se está dando el proceso de extinción de especies, están surgiendo desde determinados núcleos científicos especializados llamadas de atención alertando sobre este acuciante problema, con el fin de intentar poner freno a tan dramática pérdida de diversidad. Al amparo de ello, han surgido algunas iniciativas por parte de organizaciones internacionales, que han sido ampliamente respaldadas y que han tratado de fomentar el estudio y conservación de la diversidad del planeta antes que sea demasiado tarde, aunque algunas de ellas en numerosas ocasiones hayan ido mal encaminadas o al menos, en sus planteamientos iniciales, no hayan facilitado el acceso a las herramientas y propuestas para la conservación de las especies en áreas del planeta donde el problema es más grave (Romero & Andrade, 2004). Sin embargo desde otros foros institucionales y a título internacional o continental, si han surgido algunas otras propuestas más orientadas hacia el acopio de información, organización de bases de datos y acceso a recursos sobre biodiversidad, como *Gibif*, *Edit*, *Conabio*, *Taxapad*, *Fauna Europaea* o *Fauna Iberica*, cada una con un área geográfica y/o temática de actuación específica.

En algunas de estas iniciativas se ha hecho hincapié en la necesidad de estudiar los organismos como parte de comunidades estructuradas en amplios ecosistemas distribuidos por todas las regiones naturales del planeta. Posiblemente sean dentro de los invertebrados, y entre ellos, en los insectos, donde se estén produciendo las mayores extinciones de especies sin que muchas de ellas puedan llegar siquiera a ser descritas. La necesidad de conservar los ecosistemas y las comunidades que forman estos organismos es sin duda urgente y en mayor o menor medida el mantenimiento de muchos ecosistemas dependerá de las políticas de conservación de estos animales, piezas clave en muchos ecosistemas (Samways, 2005).

Posiblemente entre las comunidades más interesantes a conservar y desde el punto de vista ecológico, se encuentren las de insectos parasitoides. Estas comunidades integran algunos de los grupos de organismos terrestres con mayor riqueza de especies, con estimas de aproximadamente entre el 20 - 25% sobre el total de insectos descritos (Godfray, 1994). De esta forma, los parasitoides se constituyen como el componente principal de muchos ecosistemas terrestres,



siendo su abundancia solamente superada por los organismos fitófagos (Godfray, 1994; Althoff 2003). Se ha observado (Hawkins & Lawton, 1987; Hawkins & Sheehan, 1994) que las cadenas nutricias que comprenden las plantas verdes, los insectos herbívoros y los parasitoides (casi todos himenópteros) incluyen la mitad de todas las especies conocidas de metazoos, por lo que la comprensión de los factores que determinan la riqueza de parasitoides pudiera ser un paso esencial para la comprensión de la diversidad de las comunidades terrestres en el planeta.

El termino parasitoide, *sensu stricto*, define un grupo de organismos caracterizados por depositar sus huevos en los estadios inmaduros de otros insectos, de tal forma que tras la emergencia de las larvas, estas consuman el organismo hospedador, e invariablemente lo maten. Se diferencian así de la mayoría de los parásitos, y a la vez se distinguen de los depredadores, en que solo necesitan una presa individual para completar su desarrollo (Quicke, 1997; Godfray, 1994; Askew & Shaw, 1986). Basándonos en distintos aspectos de su historia natural y etología, los parasitoides se pueden clasificar en varios grupos: solitarios ó gregarios, parasitoides primarios o hiperparasitoides facultativos, obligados y cleptoparasitoides. En un sentido más amplio y teniendo en cuenta su rango trófico los parasitoides se pueden clasificar en monófagos cuando atacan exclusivamente a una especie de hospedador y polífagos cuando atacan a varios hospedadores distintos; por otra parte los parasitoides pueden ser primarios o secundarios, según ataquen y alcancen todo su sustento exclusivamente de un único hospedador o se desarrollen sobre otro parasitoide, en cuyo caso se denominan hiperparásitos (Askew, 1980; Quicke, 1997).

Sin embargo, la biología de los organismos parasitoides es tan compleja que en ocasiones resulta harto difícil categorizar el amplio rango etológico y sus complicados ciclos biológicos simplemente tomando como base su rango trófico. Considerando las estrategias de parasitismo y basándose en investigaciones previas, primero Haeselbarth (1979) y despues Askew & Shaw (1986), propusieron agrupar los parasitoides en dos grupos: idiobiontes y cenobiontes. Los primeros son parasitoides que matan o paralizan a sus hospedadores en el momento de la puesta, mientras que los segundos permiten el desarrollo



Introducción

completo de sus hospedadores después del ataque. Sin embargo, pese a que esta división se encuentra relacionada con el modo de alimentación de los parasitoides y que existe una estrecha relación por tanto, entre las dicotomías idiobionte/cenobionte y ectoparasitoide/endoparasitoide, cierto es que no todos los idiobiontes son ectoparasitoides y que no todos los cenobiontes desarrollan un comportamiento endoparasitoide (Shaw, 2006). Como se comentó anteriormente en relación al rango trófico, la separación de los modos de vida de los parasitoides no es absoluta, y en muchas circunstancias se pueden observar estrategias intermedias (Godfray, 1994). Por otro lado independientemente de la estrategia de vida llevada a cabo, los organismos parasitoides solamente necesitan un hospedador para completar su desarrollo y terminan siempre con su vida, por lo que su ciclo vital posee similitudes con la predación. Además, debido a la dependencia y estrecha relación que el parasitoide posee con su hospedador, su ciclo también guarda alto parecido con el de un parásito clásico. Es por ello que el término parasitoide denomina este estilo de vida a mitad de camino entre la predación y el parasitismo de una forma más exacta (Reuter, 1913; Hassell & Waage, 1984).

Debido a la gran diversidad de hospedadores atacados por muchas especies de parasitoides, parte de la importancia de éstos como organismos modelo en ecología de comunidades (Godfray & Shimada, 1999) radica en que sus especies están organizadas en torno a los llamados “complejos de parasitoides”, constituyéndose además como piezas fundamentales dentro de ellos (Hassell & May 1986; Mill 1993). Dichos complejos presentan una gran heterogeneidad en cuanto a composición debido a que están presentes en habitat muy diferentes y abarcan grupos de organismos muy distintos, así como una muy alta complejidad de interacciones (Wilson *et al.*, 1996; Bonsall & Hassell, 1998), debido fundamentalmente al gran número de especies y estrategias tróficas que se dan en ellos.

En relación a la composición y diversidad de los complejos de parasitoides, se sabe que el número de especies que los forman depende en gran medida del hábito trófico del hospedador (Hawkins & Lawton, 1987; Hawkins, 1988, 1990) y así, no todas las comunidades de fitófagos soportan complejos de parasitoides



con la misma o parecida composición y riqueza de especies. De entre todos ellos, los insectos cecidógenos forman uno de los gremios tróficos con mayor riqueza de parasitoides asociados (Hawkins, 1994) y como consecuencia las agallas inducidas por insectos, han sido consideradas puntos calientes de diversidad, recibiendo por ello especial atención en estudios de biodiversidad y biogeografía en áreas templadas y tropicales del planeta (e. g. Gonçalves-Alvim & Fernández, 2001; Cuevas-Reyes *et al.*, 2003; Nieves-Aldrey, *et al.* 2006).

Por otro lado, dado el alto grado de complejidad estructural que además poseen en lo que se refiere a sus comunidades, las agallas han sido también utilizadas como modelos para el estudio de interacciones entre distintos niveles tróficos y otros aspectos de la ecología de comunidades. La razón fundamental es que principalmente las agallas representan microhabitat discretos con comunidades de insectos relativamente cerradas y especializadas (Stone & Schönrogge, 2003), frente a otras de grupos con otros requerimientos tróficos más heterogeneos, en los cuales las interacciones con elementos externos a la micro-comunidad son más frecuentes. Además, los insectos cecidógenos generalmente soportan más especies de parasitoides que los fitófagos externos o los endófagos no cecidógenos, aunque menos que las especies de minadores de hojas (Hawkins, 1988).

2. Una comunidad interesante: agallas de cinípidos (Hym., Cynipidae) y sus parasitoides (Hym. Chalcidoidea).

De entre todas las zoocedidias, tal vez sean las agallas de la familia Cynipidae (Hymenoptera) las que más atención han recibido debido a su extraordinaria complejidad estructural y diversidad, así como a su alta especificidad y riqueza en especies de inquilinos/parasitoides en sus comunidades. La familia Cynipidae, con entre 1.000 y 1.400 especies descritas a nivel mundial (Liljeblad & Ronquist, 1998; Nieves-Aldrey, 2001b; Nieves-Aldrey *et al.*, 2006), es una de las dos principales dentro de la superfamilia Cynipoidea (Hymenoptera) caracterizada por la fitofagia especializada de sus especies, cuyo



significado último es la inducción y formación de agallas en plantas de diferentes familias botánicas.

La sistemática de los cinípidos ibéricos se ha revisado recientemente basada en caracteres morfológicos del adulto (Nieves-Aldrey, 2001b), al tiempo que el conocimiento de las relaciones filogenéticas y la evolución de la familia ha avanzado mucho en los últimos años (Ronquist & Liljeblad, 2001; Nylander *et al.*, 2004). Sin embargo, los estudios sobre morfología de los estados inmaduros de los cinípidos, particularmente de las larvas, son muy escasos. Una amplia contribución al tema ha sido efectuada recientemente por Nieves-Aldrey *et al.* (2005), si bien supone un estudio parcial ya que la mayor parte de las larvas de los Cynipidae no han sido aún descritas y la biología de los estados inmaduros continúa estando insuficientemente estudiada.

2.1. Las comunidades de parasitoides de cinípidos y su riqueza en el Paleártico y ámbito Ibero-Balear.

Las agallas de cinípidos en particular, además de por el interés biológico que en sí mismo representa el proceso de cecidogénesis, presentan un extraordinario valor ecológico dado que se constituyen como comunidades de gran complejidad funcional (Stone *et al.*, 2002). La entomofauna asociada a las agallas de cinípidos es compleja y diversa, estando integrada fundamentalmente por tres niveles tróficos: inquilinos, parasitoides y sucesores, con gran cantidad de especies interrelacionadas entre sí muchas veces en complicadas redes tróficas (fig. 0.1) (Askew, 1961a, 1975b, 1984; Csóka *et al.*, 2005; Hawkins & Goeden, 1984; Hayward & Stone, 2005; Memmott & Godfray, 1992; Price & Clancy, 1986; Redfern & Askew, 1992; Shorthouse, 1973; Wiebes-Rijks & Shorthouse, 1992; Gómez *et al.*, en prensa). Por citar algún ejemplo, de una simple agalla de la generación ágama de *Andricus kollari* pueden depender más de 20 especies de artrópodos, mientras que las agallas con múltiples cámaras larvales de *Biorhiza pallida* o *Andricus quercusradicis* pueden albergar más de un centenar de insectos de múltiples especies (Redfern & Askew, 1992; Nieves-Aldrey, 2001b; Csóka *et al.*, 2005).

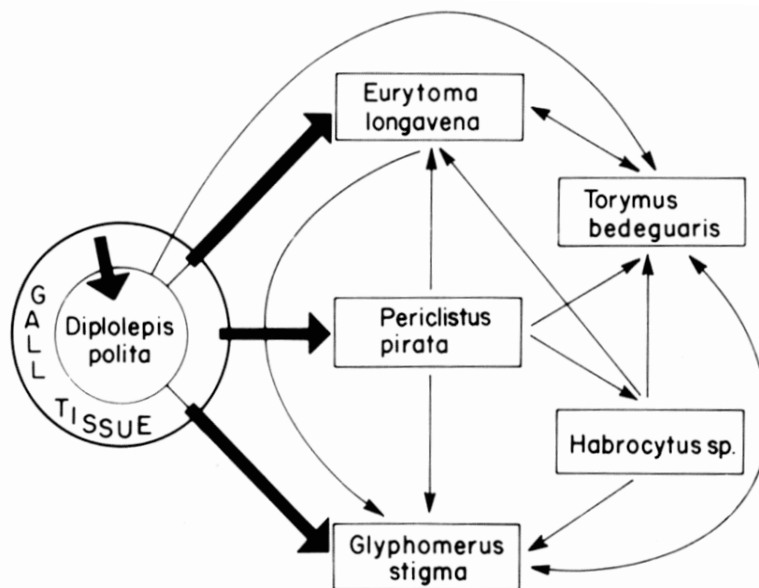


Figura 0.1.- Diagrama de conectancia de la red trófica de la comunidad asociada a las agallas de *Diplolepis polita*. Fuente: Wiebes-Rijks & Shorthouse (1992).

Desde un punto de vista taxonómico, los parasitoides de los Cynipidae inductores de agallas, pertenecen principalmente a las superfamilias Chalcidoidea, e Ichneumonoidea, si bien la mayor parte de las especies son de familias pertenecientes a la primera. La superfamilia Chalcidoidea la forman unas 21.000 especies descritas, en 19 familias (Noyes, 1990, 2003; Gibson *et al.*, 1999) aunque algunas estimaciones apuntan a que la riqueza real del grupo oscilaría entre las 60.000 y las 400.000 especies en todo el mundo (Noyes, 2003; Heraty, 2004), lo que la constituiría como una de las más amplias dentro del orden Hymenoptera. Mayoritariamente está formada por especies que desarrollan un hábito de vida parasitoide respecto de otros insectos, aunque también hay calcidoideos fitófagos con estrategias biológicas, muchas veces tan dispares como la gallícola o la seminívora (Bouček, 1988; LaSalle, 2005).

Dentro de Chalcidoidea, las familias que poseen especies que forman parte de las comunidades de agallas de cinípidos son: Eulophidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Ormyridae, Pteromalidae y Torymidae. (Askew 1961a; Nieves-Aldrey & Askew, 2002; Nieves-Aldrey, 2001b). Dicha comunidad asociada a agallas de cinípidos está formada en el Paleártico aproximadamente por entre 173



Introducción

y 194 especies, de las cuales unas 133 están presentes en el ámbito ibero-balear (Gómez *et al.*, 2006). A continuación se recoge una breve sinopsis de cada familia, con datos de biología y diversidad a nivel mundial, paleártico y Península Ibérica:

- **Eurytomidae:** Los euritómidos se constituyen como una familia amplia, con más de 1.400 especies en todo el mundo y con tipos de vida muy variados, que van desde fitófagos especializados (gallícolas, seminívoros) a ectoparasitoides o hiperparasitoides de larvas de insectos gallícolas, barrenadores o minadores (Nieves-Aldrey & Fontal-Cazalla, 1999) (fig. 0.2A). En la región paleártica se conocen unas 370 especies (Zerova, 1995) de las cuales 25 estarían presentes en el ámbito ibero-balear (Espejo-Noguera & Pujade-Villar, 2000). Sin embargo esta última cifra se ha incrementado notablemente en los últimos años. Sólo dentro de la comunidad de euritómidos asociada a agallas de cinípidos, se conocen ya 20 especies en dos géneros (de las 31 citadas en la región paleártica) (Askew *et al.*, 2006a; Nieves-Aldrey, 2001b; Nieves-Aldrey & Askew, 2002; Gómez *et al.*, 2006).
- **Torymidae:** Se trata de una familia de calcídidos integrada por cerca de 1.000 especies en todo el mundo (Grissell, 1995; Noyes, 2003). Sus representantes son fundamentalmente ectoparasitoides de dípteros e himenópteros gallícolas y, en menor medida de algunos ortópteros, coleópteros, dictiópteros y lepidópteros (fig. 0.2B). Algunas especies son seminívoras y en menor número aparecen algunas gallícolas. La entomofauna de torímidos ligada a agallas de cinípidos es bastante amplia. En el Paleártico está compuesta por 43 especies en 9 géneros (Askew *et al.*, 2006a;), mientras que en el ámbito ibero-balear nos encontramos con 30 especies en 8 géneros (Nieves-Aldrey, 2001b; Nieves-Aldrey & Askew, 2002; Gómez *et al.*, 2006).
- **Pteromalidae:** Junto a euritómidos y torímidos, los pteromálidos son una de las principales familias dentro de los complejos de parasitoides asociados a agallas de cinípidos (fig. 0.2C). Estamos en realidad ante la familia más amplia e



hiperdiversa dentro de Chalcidoidea con más de 31 subfamilias y alrededor de 4.200 especies descritas (Noyes, 2003). La riqueza de la familia en el ámbito ibero-balear se estima en más de 700 especies (Nieves-Aldrey & Fontal-Cazalla, 1999; Garrido-Torres & Nieves-Aldrey, 1990, 1999), si bien sólo unas 325 especies han sido citadas de España hasta la fecha. La calcidofauna parasitoide de pteromálicos ligada a agallas de cinípidos en el Paleártico es amplia y se cifra en 43 especies repartidas en 15 géneros (Askew *et al.*, 2006a), de las cuales en el ámbito ibero-balear se han citado 40 especies en 14 géneros (Nieves-Aldrey, 2001b; Nieves-Aldrey & Askew, 2002; Askew & Nieves-Aldrey, 2005; Gómez *et al.*, 2006).

- **Ormyridae:** Esta pequeña familia de calcidoideos está representada por 2 géneros y 74 especies en todo el mundo (Noyes, 2003), de las cuales entre 13 y 15 especies, todas incluidas en el género *Ormyrus* Westwood, 1832, se encuentran en el Paleártico (Askew *et al.*, 2006a; Gómez *et al.*, 2006) como parasitoides de agallas de cinípidos (fig. 0.2D). En el ámbito ibero-balear hasta la fecha se han citado 12 especies (Nieves-Aldrey, 1984a; Askew, 1994; Nieves-Aldrey, 2001b; Nieves-Aldrey & Askew, 2002; Pujade-Villar, 1989b; Gómez *et al.*, 2006) pertenecientes todas al género *Ormyrus*. Las especies ibéricas son parasitoides de insectos gallícolas, fundamentalmente de cinípidos, con excepción de dos especies parasitoides de Tephritidae (Diptera) en cabezuelas de compuestas de *Centaurea* e *Inula* (Asteraceae) y de Cecidomyiidae (Diptera) en agallas de *Salsola* (Chenopodiaceae), así como otra parasitoide de especies de Eurytomidae gallícolas en *Ephedra* (Ephedraceae) (Askew & Blasco-Zumeta, 1998). Los ormíridos parasitoides de agallas de cinípidos parasitan preferentemente especies de las tribus Aylacini y Cynipini, tanto en fagáceas del género *Quercus* como en herbáceas de las familias Asteraceae, Papaveraceae y Lamiaceae.
- **Eupelmidae:** Agrupa a unas 900 especies de parasitoides de himenópteros, coleópteros, lepidópteros y otros órdenes de Insecta y Araneae (Nieves-Aldrey & Fontal-Cazalla, 1999) (fig. 0.2E). En el Paleártico los eupélmidos parasitoides



de agallas de cinípidos están representados por 14 especies en dos géneros (Askew *et al.*, 2006a; Gómez *et al.*, 2006), mientras que en el ámbito ibero-balear se han citado por el momento 11 especies en dos géneros (Askew & Nieves-Aldrey, 2000, 2004, 2006; Nieves-Aldrey, 2001b; Nieves-Aldrey & Askew, 2002; Pujade-Villar, 1989a; Gómez *et al.*, 2006).

- **Eulophidae:** Se constituye como otra de las grandes familias dentro de Chalcidoidea con unas 3.900 especies descritas (Noyes, 2003), en su gran mayoría parasitoides de larvas minadoras y gallícolas de himenópteros, dípteros, coleópteros y lepidópteros (Nieves-Aldrey & Fontal-Cazalla, 1999) (fig. 0.2F). La comunidad de Eulophidae ligada a agallas de cinípidos en el Paleártico está formada por al menos 36 especies incluidas en 8 géneros (Askew *et al.*, 2006a; Gómez *et al.*, 2006). En el ámbito ibero-balear hasta la fecha se han catalogado 25 especies en 5 géneros (Nieves-Aldrey, 2001b; Nieves-Aldrey & Martín-Chicote, 1986; Nieves-Aldrey & Askew, 2002; Pujade-Villar, 1992a; 1994d; Gómez *et al.*, 2006), si bien dada la dificultad taxonómica de la familia es posible que sean muchas más.

Entre las comunidades de calcidoideos parasitoides ligadas a agallas de cinípidos, la mejor conocida y más estudiada hasta la fecha es la que abarca el Paleártico occidental y fundamentalmente, la asociada a agallas de especies de la tribu Cynipini, formadas en árboles del género *Quercus* (Fagaceae). Las comunidades en especies de la tribu Diplolepidini, ligadas a especies de *Rosa* (Rosaceae) son también relativamente bien conocidas, al igual que la comunidad parasitoide de *Pediaspis aceris* en agallas sobre especies de *Acer* (Aceraceae) (Askew, 1975a; Pujade-Villar, 1994d).

Por el contrario, las comunidades comparativamente peor estudiadas son las de agallas de cinípidos de la tribu Aylacini formadas en plantas herbáceas de las familias Asteraceae, Papaveraceae, Lamiaceae, Valerianaceae y Rosaceae. La explicación de este hecho podría estar en que las agallas en plantas herbáceas son un objeto de muestreo más escaso y aleatorio, lo que determinaría un menor número de citas y mayor complicación de su estudio. Debido a ello, ha



sido de estas últimas comunidades de donde han venido en los últimos años la mayor parte de las novedades faunísticas y taxonómicas, incluyendo descripciones de géneros y especies nuevas, para los inventarios de parasitoides de agallas de cinípidos de las faunas mundial, paleártica e ibérica.

3. Las agallas constituyen complejas redes tróficas. Ecología de los complejos de parasitoides asociados a insectos gallícolas.

3.1. ¿Cómo se estructuran las comunidades de parasitoides en insectos gallícolas? Hipótesis relativas, condicionantes y factores.

A lo largo de la historia del estudio de los parasitoides, han sido numerosas las investigaciones que han planteado hipótesis relativas a la manera en que se estructuran las comunidades de cecidógenos, y sobre todo, en relación a como interactúan las especies de parasitoides entre sí y estas con sus hospedadores gallícolas (ver Godfray, 1994 y Quicke, 1997).

Sin embargo, tal vez sean las hipótesis relativas a los factores que afectan a la riqueza de especies, su distribución en el espacio/tiempo, así como los determinantes que condicionan el acceso de los parasitoides a sus hospedadores, las que más han tratado de ser contrastadas en las diversas investigaciones llevadas a cabo sobre insectos gallícolas a lo largo del último siglo (Godfray, 1994; Hawkins, 1994; Hawkins & Sheehan, 1994).

El estudio de todos estos factores que estructuran y organizan las comunidades de parasitoides en torno a insectos gallícolas, se ha hecho mediante el contraste de las hipótesis que han intentado explicar la biología y relaciones que mantienen dichos parasitoides con sus hospedadores dentro de la agallas, bien sean, hospedadores primarios, como el propio gallícola u otros, como inquilinos o parasitoides primarios. Muchas de estas hipótesis se han fundamentado en hechos como la heterogeneidad de recursos dentro de las comunidades de agallas (Tschamntke, 1992), la densidad-dependencia de hospedadores (Ehler, 1992), la heterogeneidad en la estrategia de parasitismo (Askew, 1980) o el reparto de los recursos por parte de las especies de parasitoides (Hawkins & Goeden, 1984).



Introducción

En relación a la heterogeneidad de recursos en las comunidades de cecidógenos, Tscharrntke (1992) [aunque la hipótesis había sido planteada anteriormente por Price (1984)] propuso que la riqueza y coexistencia de especies de parasitoides en una comunidad estaba determinada por la heterogeneidad de la distribución de los recursos a lo largo de la comunidad y por la diferente respuesta de cada especie, lo cual conducía a una explotación restringida y específica de un grupo de hospedadores dentro de la comunidad por parte de cada especie parasitoide. Así mismo, sugería que la abundancia de hospedadores afectaba a la diversidad de parasitoides dentro de una comunidad. De este modo se podía afirmar que la gran disponibilidad de hospedadores, llevaría a que la comunidad de parasitoides estuviera dominada por las especies con mayores ventajas competitivas, desplazando a las menos competitivas. Sin embargo, estas hipótesis no han sido corroboradas aun por otros estudios en distintas comunidades asociadas a cecidógenos con grandes abundancias en determinados periodos del año, pero que si posean en cambio escaso número de especies de parasitoides asociadas (Tscharrntke, 1992; Force, 1974, 1985; Hawkins & Goeden, 1984; Stiling & Rossi, 1994; Briggs & Latto, 2000).

Otra de las hipótesis más extendida a la hora de intentar explicar la interacción de los complejos de parasitoides con sus hospedadores gallícolas es la planteada por Ehler (1992). En su trabajo, este autor propuso que la estructura y efecto de la comunidad de parasitoides no dependía exclusivamente de la densidad de hospedadores, sino que además el número de especies de parasitoides presentes era determinante. Esta relación se denominó "denso-dependencia" o "especie-dependencia" y sugería que no todos los parasitoides de una comunidad respondería a variaciones en la densidad de hospedadores de igual forma, y por tanto, las tasas de parasitismo rara vez se corresponderían con fluctuaciones poblacionales reales. Por otro lado, también predijo que cuanto mayor fuera el número de especies de parasitoides presentes en una fracción de la población de gallícolas, el parasitismo sería mayor. A pesar que hasta la fecha ningún estudio ha probado la existencia de respuesta "denso-dependiente" en comunidades de agallas de cinípidos, dicho fenómeno ha sido ampliamente contrastado en diferentes comunidades gallícolas de dípteros (Force, 1974;



Cameron & Redfern, 1978), si bien en otras no ha podido ser corroborado (Force, 1974; Weis, 1983; Marchosky & Graig, 2004).

Partiendo de la base que en hospedadores endofíticos, generalmente los complejos de parasitoides están dominados por ectoparasitoides idiobiontes, generalistas y polífagos (Askew, 1980; Hawkins & Goeden, 1984; Askew & Shaw, 1986; Soné, 1986; Hawkins *et al.*, 1990) se consideraría la polifagia como una ventaja competitiva (Hawkins & Goeden, 1984; Stiling & Rossi, 1994) frente a la especificidad de hospedador. En general en comunidades de agallas de cinípidos la diversidad de especies polífagas es alta (Askew, 1980; Askew *et al.*, 2006a), si bien varía en función de la familia de planta hospedadora. De este modo mientras que en agallas sobre árboles del género *Quercus* (Fagaceae) se daría una alta prevalencia de especies de parasitoides polífagos, favoreciendo así la competencia inter-específica, en agallas sobre plantas herbáceas y arbustos de diversas familias y géneros (Asteraceae, Papaveraceae, Rosaceae, etc) la proporción de especies monófagas sería superior (ver capítulo V; Askew *et al.*, 2006a) favoreciendo la especificidad y por tanto la ausencia de competencia. De igual modo Cornell (1990) y Tschardtke (1992) encontraron otras agallas y otros hospedadores endofíticos donde las comunidades poseían grandes proporciones de especialistas. Tanto en agallas de cinípidos como en estos últimos casos, la mayor presencia de monófagos podría deberse a varios factores, como escasez y aleatoriedad del hospedador (ver capítulo V), o por el contrario a una gran abundancia del hospedador primario y ausencia de otros alternativos.

Por último, en relación al solapamiento de comunidades de parasitoides, Hawkins & Goeden (1984) sugirieron que representaba en realidad un patrón de reparto de recursos. Esta hipótesis pronosticaría que algunos grupos de parasitoides podrían haberse especializado en hospedadores continuamente disponibles, mientras que otros se comportarían como generalistas sobre hospedadores más efímeros en el tiempo, teniendo como objetivo aumentar sus posibilidades reproductivas. En el caso de las agallas de cinípidos esto se traduciría en que aquellas especies con ciclos más largos presentarían especies más generalistas y polífagas, que aquellas con ciclos cortos o que representen un



Introducción

recurso más escaso, las cuales poseerían comunidades más específicas ricas en monófagos.

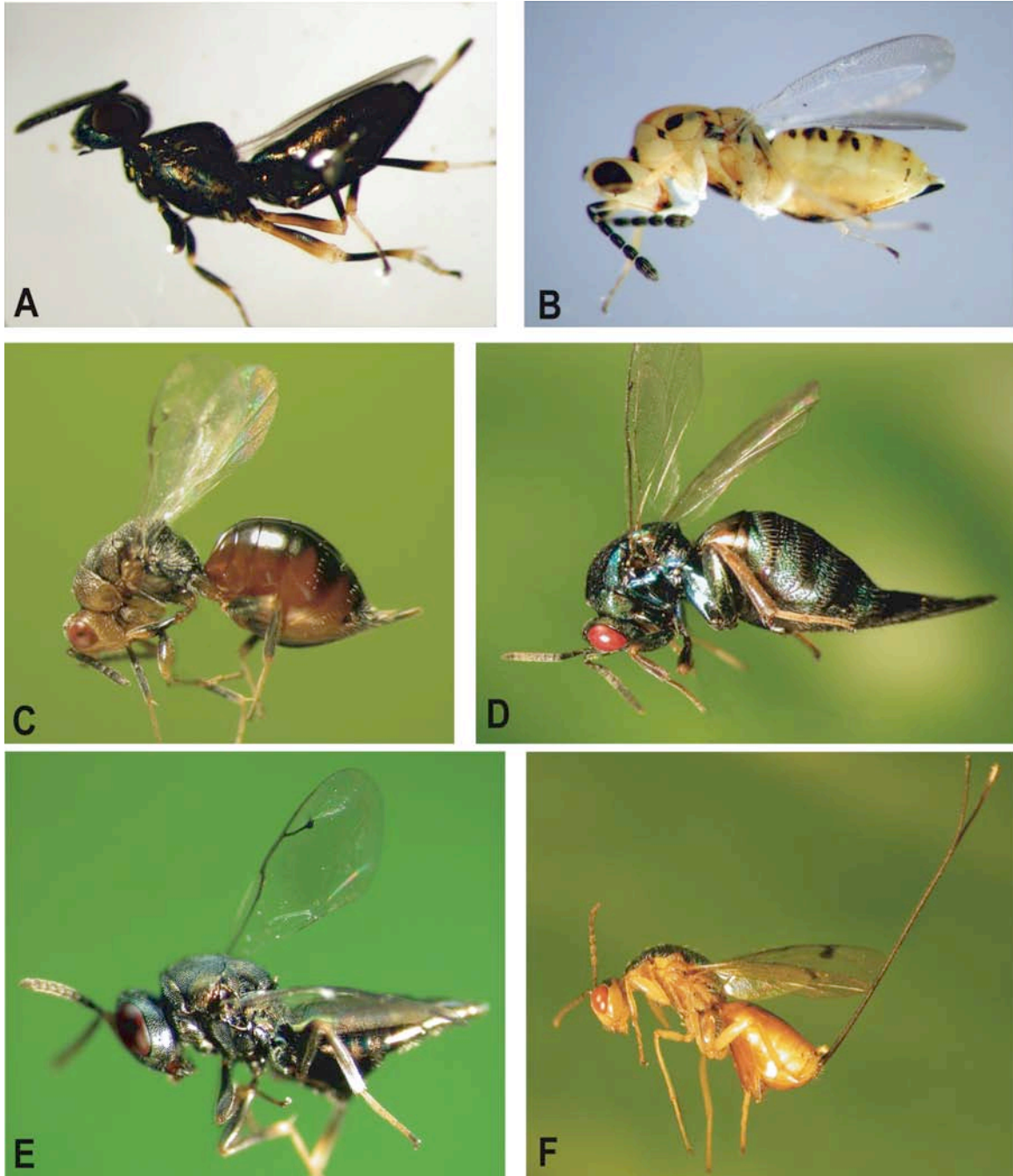


Figura 0.2.- Hembras adultas de especies representativas de las familias de Chalcidoidea presentes en la comunidad parasitoide de agallas de cinípidos : A, *Eupelmus urozonus* Dalman, 1820 (Eupelmidae); B, *Aprostocetus epicharmus* (walter, 1839) (Eulophidae); C, *Eurytoma timaspidis* (Mayr,1904) (Eurytomidae); D, *Ormyrus nitidulus* (Fabricius, 1804) (Ormyridae); E, *Pteromalus bedeguaris* (Thomson, 1878) (Pteromalidae); F, *Megastigmus stigmatizans* (Fabricius, 1798).



3.2 Análisis de las redes y comunidades de parasitoides.

El uso de redes tróficas permite el estudio de los factores y atributos, a nivel de comunidades, que intervienen en la estructura y composición de los sistemas naturales, y la variación de los sistemas entre diferentes hábitat (Müller *et al.*, 1999; Lewis *et al.*, 2002). Entre las múltiples definiciones clásicas de red trófica (ver Cohen *et al.*, 1993), la más explicativa en el contexto de los parasitoides es aquella que define la red trófica como la descripción de los patrones existentes de flujo de energía y materia entre especies o grupos de especies que se encuentran interactuando dentro de una comunidad (Cohen *et al.*, 1993; Rott & Godfray, 2000; Schönrogge & Crawley, 2000).

Históricamente el estudio de las redes tróficas ha generado numerosos trabajos (ver Cohen *et al.*, 1993) fundamentalmente en torno a la existencia de teorías sobre patrones de funcionamiento y estructura de redes tróficas en la naturaleza y como consecuencia las redes se han clasificado de acuerdo a distintos aspectos. Sin embargo desde el punto de vista de las redes de parasitoides la clasificación que más nos interesa es aquella que los agrupa en función de la forma en que se representan los vínculos tróficos entre las especies involucradas; de esta forma podemos clasificar las redes en: redes de conectancia, semi-cuantitativas y cuantitativas (fig. 0.3). Las primeras, describen la ausencia y presencia de interacciones entre los distintos elementos de la red; las segundas, incluyen la proporción relativa de las interacciones entre diferentes especies asociadas; y las últimas incorporan la abundancia relativa de los distintos niveles tróficos y de las interacciones, ambas expresadas en las mismas unidades (Memmott & Godfray, 1994).

Para que el diagrama explicativo de una red trófica fuera realmente útil, este debería incluir información de todas las interacciones tróficas entre especies que se dan en una comunidad. Sin embargo esto resulta en la práctica poco accesible dado el alto número de especies y la complejidad de algunas comunidades, sobre todo las que se dan en áreas tropicales (Reagan & Waide, 1996; Lewis *et al.*, 2002). Como alternativa, Memmott & Godfray (1994), en el



caso de comunidades con importantes complejos de parasitoides, propusieron restringir la elaboración de redes con grupos de especies cerrados, organizados alrededor de un conjunto de hospedadores y parasitoides, y limitando de este modo el estudio al subgrupo de la red trófica que incluye a parasitoides y sus hospedadores; estas redes las denominaron “redes cuantitativas de parasitoides” y en los últimos años se han elaborado redes de este tipo en comunidades tropicales de insectos minadores (Memmott *et al.*, 1994; Lewis *et al.*, 2002) y áfidos (Müller *et al.*, 1999), y en minadores (Rott & Godfray, 2000; Valladares *et al.*, 2001) y gallícolas (Schönrogge & Crawley, 2000) de áreas templadas.

Abordar la construcción de dichas redes en el caso de las comunidades de gallícolas y minadores, donde los parasitoides rara vez atacan insectos de otros nichos tróficos, es relativamente accesible si bien se requiere que todos los posibles hospedadores de un gremio de parasitoides sean incluidos además de los datos relativos a las unidades de superficie donde están ubicadas dichas comunidades (Memmott & Godfray, 1994). Es por ello que para el caso de ciertas comunidades de agallas como las de cinípidos en plantas herbáceas, que como es sabido (Nieves-Aldrey & Askew, 2002) suponen un recurso escaso y aleatorio, y máxime si las colectas están referidas a áreas geográficas muy amplias y heterogéneas, las redes de parasitoides cuantitativas no se erigen como una herramienta muy útil, pudiendo ser suplidas sin embargo por redes semicuantitativas que dan una idea aproximada de una media de las proporciones relativas de parasitismo de cada especie. Estas últimas redes, en este caso, representan además una aproximación más precisa si se incluye información de proporciones relativas de hospedadores (ver capítulo V).

4. Morfología larval: una herramienta ecológica y filogenética de interés en el estudio de las comunidades de agallas de cinípidos.

En los últimos años se han venido desarrollando numerosas facetas del conocimiento de Hymenoptera Parasitica, desarrollo que ha sido particularmente notable dentro de las superfamilias Cynipoidea y Chalcidoidea. A pesar de ello,



uno de los aspectos en los que se registra aún un importante déficit, prácticamente en casi todos los grupos de himenópteros parasitoides y en especial en estas dos superfamilias, es en lo relativo al conocimiento general de sus estados inmaduros, particularmente el de la morfología larval. La mayor parte de los trabajos llevados a cabo hasta la fecha, con alguna excepción importante, se constituyen como referencias aisladas que recogen diferentes aspectos del conocimiento de algunos estados inmaduros de Cynipidae y sus Chalcidoidea parasitoides, como son la morfología y etología larval. A lo largo de los diferentes capítulos de esta tesis, se encuentran datados los antecedentes existentes en el estudio de los estados inmaduros de los grupos estudiados; así en el capítulo I se hace referencia a los escasos trabajos publicados sobre larvas de Cynipidae; en el II y III se enumeran la mayoría de las referencias existentes sobre larvas de Torymidae y Eurytomidae (Chalcidoidea) respectivamente; por último en el capítulo IV se comentan los antecedentes más destacados en los estudios de inmaduros de otros grandes grupos de Chalcidoidea como Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae.

En líneas generales durante el siglo XIX y primera mitad del XX se realizaron algunos trabajos puntuales y comparativos sobre diversos aspectos de la morfología larval de cinípidos y diversas familias de Chalcidoidea. En relación a los cinípidos, desde los primeros trabajos pioneros sobre anatomía interna de estadios larvales de varias especies (Adler, 1877; Beyerinck, 1883; Rössig, 1904; Roth, 1949) hasta los últimos trabajos comparativos publicados sobre morfología del huevo (Vårdal *et al.*, 2003) y filogenia larval (Nieves-Aldrey *et al.*, 2005), pasaron muchos años en los que fueron apareciendo escasas referencias con descripciones breves o algunas notas sobre morfología larval (ver Nieves-Aldrey *et al.*, 2005 y capítulo I para una compilación). En cuanto a las diferentes familias de calcídidos, tras los trabajos pioneros de Parker (1924) y Parker & Thompson (1925), fueron publicados algunos estudios aislados, si bien con excepción de sendos trabajos sobre morfología comparada de Eurytomidae (Roskam, 1982; Henneicke *et al.*, 1992), la mayoría eran relativos a descripciones y datos biológicos de especies concretas fundamentalmente de Torymidae, Eulophidae y Pteromalidae.



Introducción

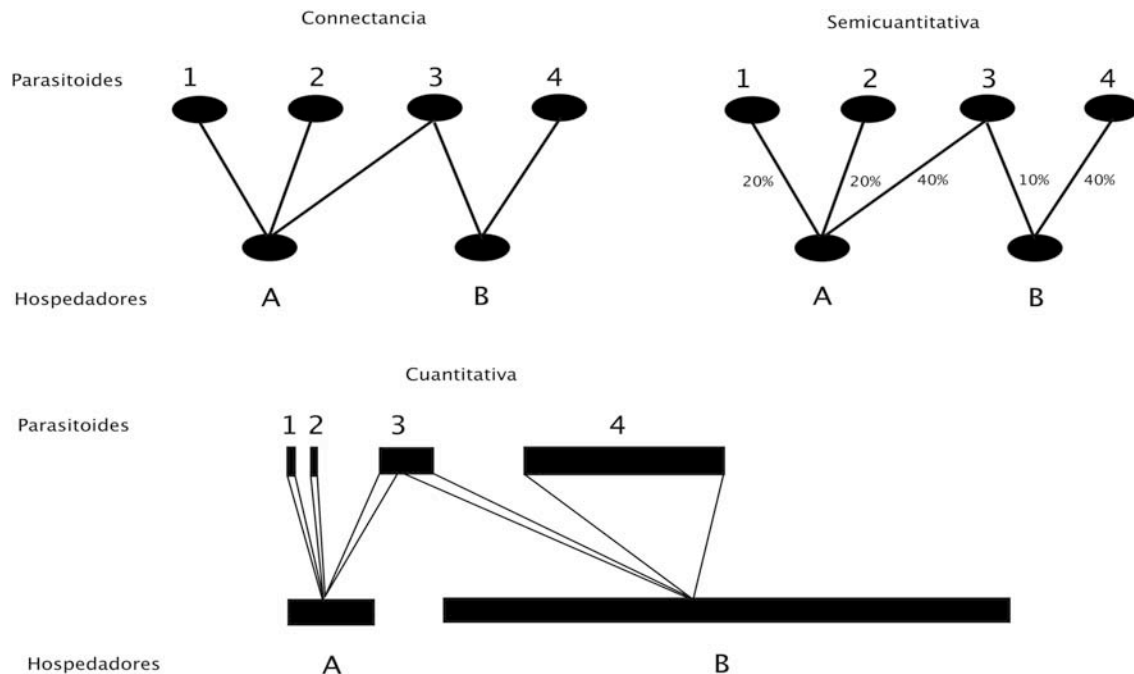


Figura 0.3.- Diagramas tipo de redes de conectancia, semicuantitativas y cuantitativas. Los diagramas ilustran los tres tipos de redes utilizando una comunidad artificial simple formada por 2 hospedadores hipotéticos y 4 parasitoides de los cuales, uno ataca a ambos hospedadores. La red de conectancia muestra exclusivamente el vínculo trófico existente entre parasitoides y hospedadores, mientras que la semicuantitativa aporta información relativa a la fracción de hospedador que es parasitada por cada especie. Por último, la red cuantitativa muestra información sobre la densidad relativa de hospedadores y parasitoides expresado en las mismas unidades. Fuente: Memmott & Godfray (1994)

Considerando este vacío de información, el estudio comparado sobre la morfología larval de las comunidades de cinípidos gallícolas y sus parasitoides, no sólo arroja información muy valiosa sobre los rasgos distintivos de cada especie permitiendo su identificación, sino que nos permite formular hipótesis filogenéticas sobre dichas especies, y reconstruir la historia evolutiva de los grupos a partir de los caracteres larvarios. Por otro lado un conocimiento profundo de la anatomía larval se constituye como una potente herramienta para abordar cuestiones ecológicas y tróficas en las citadas comunidades, permitiéndonos esclarecer la funcionalidad y papel de cada una de las especies en los distintos complejos asociados a cada especie de agalla.



5. Objetivos generales de la tesis.

- I. Describir los estados inmaduros de las especies de cinípidos gallícolas, e inquilinos y calcidoideos parasitoides que integran las comunidades de agallas de cinípidos en plantas distintas de *Quercus*, aportando datos sobre su biología.
- II. Generar claves de identificación que permitan la identificación, por un lado de las especies de parasitoides de las familias más amplias, Torymidae y Eurytomidae (Hym., Chalcidoidea) y por otro lado, de sus cinípidos hospedadores (Hym., Cynipidae) a partir de su larva terminal.
- III. Reconstruir hipótesis filogenéticas de las principales familias de parasitoides de la comunidad (Torymidae, Eurytomidae) basadas en caracteres morfológicos larvarios.
- IV. Elucidar el grado de conocimiento taxonómico y faunístico de la comunidades en torno a agallas de Cynipidae de las tribus Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini en la Península Ibérica y compilar toda la información faunística y ecológica existente sobre dichas comunidades en el área paleártica.
- V. Analizar la estructura de las interacciones existentes entre el conjunto de especies (plantas, cinípidos gallícolas e inquilinos, calcidoideos parasitoides) que integran las distintas comunidades y de las propias especies de agallas entre sí. Describir la estructura de sus relaciones tróficas, los parámetros de organización básica de sus redes tróficas y el grado de anidamiento de cada comunidad

6. Estructura de la tesis.

Con arreglo a los objetivos planteados y de acuerdo a los resultados obtenidos se ha estructurado la presente tesis doctoral en dos partes claramente diferenciadas:

- I. La primera parte presenta la sistemática larval de las especies asociadas a las comunidades de agallas estudiadas; para ello se describe el último estadio larval de las especies, se aportan datos



Introducción

biológicos; finalmente, se elaboran hipótesis filogenéticas para las dos familias de parasitoides más amplias y se discute el potencial de los caracteres morfológicos larvales en estudios de filogenia de Hymenoptera.

En el capítulo I se describe el último estadio larval de los principales géneros y especies de Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini (Hym., Cynipidae) presentes en la Península Ibérica. Se presenta además una clave de identificación ilustrada con imágenes de microscopio electrónico de barrido para el citado ámbito y se describen los rasgos diagnósticos fundamentales de cada grupo. Se aportan además datos biológicos y de distribución de las especies y se comenta la anatomía y fenología de la agalla con imágenes de fotografía digital.

En el capítulo II se presenta un estudio filogenético y taxonómico sobre la morfología y biología del último estadio larval de especies representativas de todos los géneros de Toryminae parasitoides de agallas de cinípidos en Europa. Se incluyen además especies presentes tanto en agallas de *Quercus* como en plantas herbáceas y arbustos. Se aporta además una clave de identificación ilustrada con imágenes de microscopio electrónico de barrido para el citado ámbito y se describen los rasgos diagnósticos fundamentales de cada género y especie. Se elaboran árboles filogenéticos y se discute el estado actual de conocimiento de la sistemática y filogenia del grupo, y la importancia de la morfología larval en futuros estudios evolutivos y ecológicos. Finalmente se dan datos sobre la biología y distribución de todas las especies.

El capítulo III presenta un estudio filogenético y taxonómico sobre la morfología y biología del último estadio larval de especies representativas de los dos géneros de Eurytomidae parasitoides de agallas de cinípidos en Europa. Se incluyen además especies presentes tanto en agallas de *Quercus* como en plantas herbáceas y arbustos. Se aporta además una clave de identificación ilustrada con imágenes de microscopio electrónico de barrido para el citado ámbito y se describen los rasgos diagnósticos fundamentales de cada género y



especie. Se elaboran árboles filogenéticos y se discute el estado actual de conocimiento de la sistemática y filogenia del grupo, y la importancia de la morfología larval en futuros estudios evolutivos y ecológicos. Finalmente se dan datos sobre la biología y distribución de todas las especies.

En el último capítulo de la primera parte (IV) se describe el último estadio larval de los principales géneros y especies de Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae (Hym., Chalcidoidea) presentes en las comunidades de agallas estudiadas. Se describen los rasgos diagnósticos fundamentales de cada género y especie y se discuten el estado actual de conocimiento de la sistemática del grupo, y la importancia de la morfología larval en futuros estudios filogenéticos y ecológicos. Finalmente se aportan datos sobre la biología de todas las especies.

Al final de esta primera parte se incluye un Apéndice general en el que se recoge la relación del material estudiado en esta primera parte de la tesis, con toda la información relativa a su colecta.

- II. La segunda parte presenta un estudio estructural y ecológico de las comunidades de cinípidos estudiadas. En el capítulo V se describen las redes tróficas semicuantitativas de las principales especies de Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini ibéricas, así como los principales parámetros estadísticos de las mismas. Se examina el grado de conocimiento de los inventarios de especies en las redes de parasitoides de estas comunidades en el ámbito ibero-balear, estableciendo hipótesis relativas a los complejos en los que es mayor la probabilidad de incremento de nuevas especies. Así mismo, se relaciona la complejidad de las redes con la diversidad de parasitoides en general, y en función de su rango trófico, y se examina la relación existente entre cada especie de cinípido y su correspondiente agalla, a través de sus complejos de parasitoides, analizando el nicho de la agalla y la familia de planta hospedadora. Finalmente se discute la estructura y el grado de anidamiento de toda la comunidad. En el



Introducción

capítulo VI, por último, se recopila el estado del conocimiento de los inventarios de parasitoides ligados a agallas en plantas distintas de *Quercus* del ámbito ibero-balear y paleártico occidental a través de un catálogo faunístico.

PARTE PRIMERA

Morfología, sistemática y biología del último estadio larval de las comunidades asociadas a agallas en plantas distintas de Quercus en Europa.

Capítulo I



El último estadio larval de los Cynipidae inductores e inquilinos en agallas de plantas distintas de *Quercus*: morfología y biología de las especies del ámbito ibero-balear.

*.....una ostra, para construir su valva, debe hacer pasar
por su cuerpo cincuenta mil veces su peso en agua de mar.
.....¡Adónde he ido yo a buscar lecciones de paciencia!*

-Émile Michel Cioran-



Resumen del capítulo

Se presenta un estudio taxonómico y sistemático sobre la morfología y biología del último estadio larval de 38 especies representativas de todos los géneros de Cynipidae inductores de agallas en plantas distintas de *Quercus* en la Península Ibérica. Los géneros estudiados fueron *Aulacidea* Ashmead, *Aylax* Hartig, *Barbotinia* Nieves-Aldrey, *Diastrophus* Hartig, *Iraella* Nieves-Aldrey, *Isocolus* Förster, *Liposthenes* Förster, *Neaylax* Nieves-Aldrey, *Phanacis* Förster, *Timaspis* Mayr y *Xestophanes* Förster dentro de la tribu Aylacini; *Diplolepis* Geoffroy en Diplolepidini; *Pediaspis* Tischbein como único género de Pediaspidini y *Periclistus* Förster dentro de Synergini. Para ello utilizamos principalmente la morfología corporal, estructura y composición de la cápsula cefálica y piezas bucales y morfología mandibular. Se describe detalladamente por primera vez de modo comparativo, utilizando fotografías de microscopio electrónico de barrido (SEM), el último estadio larval de todos los géneros y especies. Además se aportan caracteres diagnósticos para las tribus y para cada género estudiado, además de una clave para la identificación de los géneros y especies de las larvas terminales, tanto de cinípidos inductores de agallas, como de inquilinos.

La totalidad de las larvas de Cynipidae estudiadas están asociadas a agallas inducidas en plantas herbáceas y arbustivas de las familias Asteraceae, Lamiaceae, Papaveraceae y Rosaceae, además de a árboles del género *Acer* (Sapindaceae).

1. Introducción.

1. 1. Los hospedadores de la comunidad: breve sinopsis de la familia Cynipidae (Hymenoptera, Cynipoidea).

Los cinípidos, o avispias de las agallas, son himenópteros pertenecientes a la superfamilia Cynipoidea, grupo de insectos que comprende unas 3.000 especies en todo el mundo agrupadas en 5 familias. La familia *Cynipidae* es la más rica en especies de todos ellos y como ya se señaló en la introducción abarca entre 1.000 y 1.400 especies en todo el mundo. En el caso de la fauna del ámbito ibero-balear, hasta la fecha se han citado 140 especies de cinípidos (Nieves-Aldrey, 2001a, b), lo que supone aproximadamente entre el 10 y el 14% de la fauna mundial según estimas. Aunque la mayoría de los Cynipoidea son parasitoides de larvas de insectos holometábolos, los Cynipidae son todos fitófagos especializados, inductores de agallas vegetales o inquilinos en las mismas, lo cual por otro lado ha favorecido que hayan sido estudiados con enfoques muy distintos



y desde el punto de vista de disciplinas como la zoología, ecología, botánica, fisiología vegetal o bioquímica.

Generalmente tan estrecha es la unión entre insecto y planta, y ha alcanzado tal grado de especificidad, que dentro del estudio de los cinípidos hace tiempo que se viene considerando la propia agalla como un fenotipo extendido del insecto (Stone & Cook, 1998). Estos, están exclusivamente asociados con plantas fanerógamas de distintas familias y presentan una elevada especificidad frente a la especie de planta hospedadora atacada. Entre las plantas en las cuales podemos encontrar agallas de cinípidos, destacan las fagáceas del género *Quercus* (Fagaceae), las cuales agrupan buena parte de las especies de agallas de cinípidos conocidas hasta la fecha, proporción estimada entre un 60 y un 70% del total, mientras que el resto de las especies de cinípidos están asociadas a otras familias botánicas como Rosaceae, Sapindaceae, Papaveraceae, Lamiaceae, Valerianaceae y Asteraceae, con especial afinidad a esta última. Las agallas de cinípidos despliegan una morfología y estructura singularmente complejas y varían ampliamente en cuanto a tamaño, forma, ubicación específica sobre la planta hospedadora y órgano vegetal atacado (Nieves-Aldrey, 2001b).

Los representantes de la tribu Aylacini forman agallas en plantas herbáceas de distintas familias, especialmente en papaveráceas (un 4% de las especies ibéricas), compuestas (22%), labiadas (3%), valerianáceas y rosáceas (1%); los cinípidos de la tribu Diplolepidini (6 especies en la fauna ibérica; 6%) se asocian específicamente con rosáceas del género *Rosa* y los Pediaspidini (1%) con árboles del género *Acer* (Sapindaceae). Finalmente, el grueso de las especies, encuadradas en las tribus Cynipini y Synergini (aproximadamente el 62% de las especies ibéricas, unas 68 especies gallícolas y 30 especies de inquilinos) están asociadas a fagáceas del género *Quercus*, esto es a la encina, coscoja, alcornoque y distintas especies de robles de hoja caduca o marcescente.



1. 2. Conocimiento de la morfología y biología de los estados inmaduros; una necesidad.

A pesar del importante avance experimentado en los últimos años en múltiples campos del conocimiento de los Cynipidae (ver Nieves-Aldrey, 2001b; Liljeblad & Ronquist, 1998), una de las facetas en las que se registra aún un importante déficit es en lo relativo al conocimiento, en general, de sus estados inmaduros, particularmente en lo que se refiere a la morfología larval. No obstante, a lo largo del tiempo han sido publicados trabajos con datos sobre biología, morfología y etología larval de algunas especies, en cierto modo debido a que las agallas de cinípidos han sido foco de atención para investigadores de varias disciplinas desde hace muchos años. En este sentido durante el siglo XIX y primera mitad del XX se realizaron algunos estudios comparativos sobre diversos aspectos de la morfología larval de los cinípidos, principalmente en relación a la anatomía interna de distintos estadios larvales de algunas especies (Adler, 1877; Beyerinck, 1833; Rössig, 1904; Roth, 1949). Desde entonces la información sobre estadios larvales de los cinípidos ha ido apareciendo de manera dispersa y aislada en determinados trabajos, relativos a especies concretas de gallícolas e inquilinos (Evans, 1965; Díaz, 1973; Nordlander, 1973; Shorthouse & Leggo, 2002). Por otro lado, en los últimos años se han realizado una serie de estudios sobre especies de cinípidos ibéricos (fundamentalmente Aylacini) en los cuales también han aparecido descripciones o datos relativos al último estadio larval de algunas especies presentes en el ámbito ibero-balear (Nieves-Aldrey, 2002, 2003a, b, 2004, 2005a, b; Nieves-Aldrey & Parra, 2003; Nieves-Aldrey *et al.*, 2004). Además de ello, recientemente han sido publicados sendos trabajos, uno relativo a morfología del huevo (Vårdal *et al.*, 2003) y otro con una filogenia de Cynipoidea basada en caracteres morfológicos de las larvas (Nieves-Aldrey *et al.*, 2005), en el que además de aportar información morfológica a nivel comparado de numerosas especies de Cynipidae, se asevera la importancia relativa de dicha morfología larval en estudios filogenéticos de grupos de Parasitica Hymenoptera. Es por ello interesante ahondar en estos estudios a fin de contrastar los resultados con otras filogenias basadas en caracteres moleculares y de



morfología adulta, para lo cual se hace indispensable un conocimiento profundo de las especies y su anatomía larval.

2. Objetivos.

1. Sintetizar el conocimiento actual de la morfología del último estadio larval de los cinípidos ibéricos asociados a plantas distintas de *Quercus*.
2. Proporcionar por primera vez descripciones completas, basadas en imágenes de microscopía electrónica de barrido, de la larva terminal de la mayoría de las especies de Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini representadas en la Península Ibérica.
3. Presentar una clave de identificación basada en la morfología larval que permita la identificación de los géneros y de la mayor parte de las especies.
4. Sintetizar e ilustrar los datos conocidos sobre biología larval de las especies estudiadas.

3. Material y Métodos.

3. 1. Especies y material estudiado.

Se han estudiado un total de cuarenta especies de las cuales treinta y tres pertenecen a la tribu Aylacini, cuatro a Diplolepidini, una a Pediaspidini y dos a Synergini. El material procede de colectas realizadas principalmente en el ámbito íbero-balear durante los últimos veinte años, si bien la mayoría de los taxa han sido más intensamente muestreados en el período 2002-06. Las especies incluidas en el estudio, junto con sus plantas hospedadoras y los datos de colecta se encuentran recogidos en el apéndice general sito al final de la primera parte de la tesis.

Todos los ejemplares incluidos fueron obtenidos mediante disección de las agallas inducidas en las respectivas plantas hospedadoras. En el caso de los integrantes de la tribu Aylacini, en plantas de las familias Asteraceae, Lamiaceae, Papaveraceae y Rosaceae (géneros *Rubus* y *Potentilla*); para los Diplolepidini



exclusivamente en plantas de la familia Rosaceae (género *Rosa*); Pediaspidini en árboles del género *Acer* (Sapindaceae) y en el caso de los Synergini del género *Periclistus*, en especies de Rosaceae del género *Rosa*, en cuyas agallas, inducidas por especies de *Diplolepis* (Diplolepidini), son inquilinos.

La identificación de las agallas y los adultos obtenidos de cada agalla se realizó con las claves monográficas disponibles para los Cynipidae ibéricos (Nieves-Aldrey, 2001b). La identificación de las plantas sigue a *Flora europaea* (Tutin *et al.*, 1980).

Con fines comparativos y para completar el análisis sistemático de la morfología larval de todas las tribus de Cynipidae, a la hora de realizar la clave de identificación, se incluyó una especie de la tribu Cynipini, asociada a *Quercus*; se trata de *Andricus foecundatrix* (generación ágama), cuyos datos de colecta también aparecen en la relación de material estudiado del apéndice general.

3. 2. Muestreos y obtención de ejemplares.

Como se expuso anteriormente, las agallas fueron colectadas a lo largo del año en transectos realizados en diferentes localidades de España, aunque mayoritariamente se llevaron a cabo en primavera y otoño del periodo 2002-2006. En total se han muestreado 90 localidades del ámbito íbero-balear con algunas colectas específicas llevadas a cabo en la provincia francesa de los Pirineos Atlánticos. Un porcentaje determinado de las agallas de cada muestra, se mantuvo aislada a temperatura ambiente en bolsas o cajas de emergencia sobre un suelo de cobertura vegetal en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. El resto fueron diseccionadas con un escalpelo para extraer las larvas. Toda la fauna de parasitoides, tanto adultos como larvas, encontrada en el interior de las agallas, fue empleada para completar el estudio sistemático y ecológico de la comunidad, cuyos resultados se muestran en capítulos posteriores. De entre las larvas extraídas por disección en cada muestra, una parte fue conservada en alcohol absoluto a -10° C, mientras que otra fue introducida en cápsulas de gelatina con el fin de completar su desarrollo y obtener ejemplares adultos, de acuerdo con la técnicas descritas por Shorthouse (1972) y Shaw (1997) para la cría de larvas de Hymenoptera parasítica. Todas las larvas fueron identificadas



utilizando información proveniente de la asociación con la agalla, los adultos obtenidos de cada muestra en las bolsas, cajas de cría y cápsulas de gelatina, así como por comparación de la morfología larval con los datos de descripciones disponibles hasta la fecha (Nieves-Aldrey, 2002, 2003a, b, 2004, 2005a, b; Nieves-Aldrey & Parra, 2003; Nieves-Aldrey *et al.*, 2004, 2005). Para la identificación de los adultos se utilizaron las claves de la Fauna Ibérica de Cynipidae (Nieves-Aldrey, 2001b). Todos los ejemplares del presente estudio, tanto adultos como larvas, se encuentran depositados en la colección de entomología del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (CSIC). Las imágenes generadas en el estudio, microfotografías de microscopio electrónico de barrido (Scanning), serán depositadas en el banco de imágenes “on-line” *Morphbank* (2007) (<http://morphbank.net>) con sus correspondientes números de acceso.

3. 3. Preparación del material para el estudio morfológico.

Las larvas utilizadas para el análisis de morfología larval fueron transferidas directamente de los viales en alcohol absoluto, conservados a -10° C, a los porta-muestras circulares utilizados para observación en microscopio electrónico de barrido. Se utilizó para la toma de imágenes de cada larva un microscopio electrónico de barrido ambiental FEI Quanta 2000TM mediante la técnica de bajo vacío, sin ninguna fijación o metalización previa de la muestra. Esta técnica, que es sólo posible en el microscopio electrónico de barrido ambiental, es mucho más rápida y menos costosa que el tradicional método de fijación previa, mediante distintos fijadores o la técnica habitual, consistente en un proceso seriado de deshidratación de la muestra en alcoholes (etanol) de distinta gradación, seguido de un secado con punto crítico y metalización con oro, para observación a alto vacío. La técnica utilizada exige, sin embargo, que dado que la larvas se encuentran totalmente deshidratadas al provenir de viales con alcohol absoluto, para la observación a bajo vacío no se deba extraer la larva del alcohol hasta el mismo momento en el cual se vaya a realizar la observación con el microscopio, debido a que el proceso de degradación que sufre el material así conservado es relativamente rápido.



De cada una de las larvas se tomaron cuatro imágenes distintas siguiendo un protocolo establecido previamente para la larva de Cynipoidea en general (Nieves-Aldrey *et al.*, 2005). De este modo se tomaron: una imagen del cuerpo de la larva en visión ventral y lateral, una imagen de la cabeza en visión anterior y un detalle de las piezas bucales. Para el estudio de las mandíbulas, normalmente cubiertas por el labro en la mayoría de los casos, estas fueron diseccionadas de los ejemplares conservados en alcohol, secadas a temperatura ambiente y montadas en porta-muestras, para finalmente, previa metalización con oro, ser observadas con la técnica habitual de alto vacío, la cual da mayor contraste y calidad de imagen en el caso de estructuras duras. Se tomaron imágenes de ambas mandíbulas en visión anterior y posterior cuando fue posible.

3. 4. Terminología.

La terminología utilizada en las descripciones de las larvas sigue la general usada por Vance & Smith (1933) y Short (1952) en anatomía larval, y la empleada por Nieves-Aldrey *et al.* (2005) para la larva de Cynipoidea. También se han tenido en cuenta terminologías específicas utilizadas en las descripciones y notas informativas existentes previamente sobre determinadas especies (Evans, 1965; Díaz, 1973; Nordlander, 1973; Shorthouse & Leggo, 2002; Nieves-Aldrey, 2002, 2003a, b, 2004, 2005a, b; Nieves-Aldrey & Parra, 2003; Nieves-Aldrey *et al.*, 2004). Para cada especie, las medidas dadas en las descripciones se tomaron de una muestra de 10 larvas, o en su caso de material disponible, pertenecientes a muestras de distintas localidades provenientes del material conservado en alcohol absoluto a -10° C. El cuerpo fue medido, según el método empleado por Henneicke *et al.* (1992) para la larva de Eurytomidae, como la suma de la longitud de la cabeza con la de las longitudes del resto de segmentos corporales. Dichas medidas están directamente dadas en valor medio con el rango entre paréntesis.

3. 5. Análisis.

La variabilidad morfológica de la larva terminal de los géneros y especies incluidos en el presente estudio, fue cuantificada codificando dicha variación en



una matriz cuantitativa de estados de carácter (apéndice I.II). En total se cuantificaron 39 caracteres distintos, de los cuales 9 correspondían con morfología general del cuerpo de la larva, 8 con morfología cefálica, 13 con anatomía de las piezas bucales y 9 con morfología mandibular. La lista de caracteres codificados, junto con los estados de carácter para cada uno de ellos se muestra en el apéndice I.I.

Con la información derivada de la matriz de estados de carácter se elaboró una clave de identificación, que se muestra en el apartado 2 de los resultados. Para la elaboración de la clave previamente se llevó a cabo un análisis de agrupamiento por el método UPGMA (fig. I.20), el cual estima las distancias interespecíficas, y permite establecer agrupamientos, en los que se aprecia el grado similitud entre los distintos géneros y especies en base a los caracteres previamente codificados en la matriz de estados de carácter. La información proveniente del citado análisis, fue también utilizada a la hora de realizar las descripciones y diagnosis de géneros y especies.

4. Resultados.

A continuación realizamos una diagnosis de las tribus Aylacini y Diplolepidini de la comunidad de estudio, para continuar con una clave de identificación de géneros y especies. Posteriormente se describen de forma general los géneros con una diagnosis de las especies en la que se incluye la especie *Pediaspis aceris*, única dentro de la tribu Pediaspidini y los inquilinos del género *Periclistus* (Synergini) también incluidos en la comunidad. Los datos morfológicos se dan en base a descripciones, previamente conocidas, de algunas especies y también con el aporte de datos inéditos; así mismo se proporcionan notas sobre su biología y distribución en algún caso inéditas.

4. 1. La larva de Cynipidae: morfología general.

4. 1. 1. La larva de Aylacini.



Las larvas de Aylacini son de tipo himenopteriforme y presentan tamaño variable (figs. I.1A, B, C, D, E, F, G, H; I.2A, B, C, D, E, F, G, H; I.3A, B, C, D, E). Están formadas por una cabeza desarrollada y trece segmentos corporales, de los cuales, tres forman el tórax, nueve la región abdominal, y uno el segmento anal. La mayoría son de coloración blanquecina o amarillenta, y son más o menos fusiformes, recurvadas en U sobre su región ventral, si bien en algunos géneros se observa distinta morfología corporal. Por ejemplo las larvas de *Phanacis* y *Timaspis* son más elongadas y todos sus segmentos corporales presentan más o menos igual anchura, lo que les da una apariencia rectangular (fig. I.3C, D), mientras que la larva de *Diastrophus* presenta una constricción a nivel del cuarto segmento corporal al ser más estrecho que el resto (fig. I.2C). Por otro lado, el último segmento corporal (segmento anal) posee en la mayoría de las especies una forma particular, constituyéndose como una extensión aparte del resto de segmentos corporales; generalmente suele ser truncado y más ancho que largo.

La cabeza (figs. I.8A, B, C, D, E, F; I.9A, B, C, D, E, F; I.10A, B, C, D, E, F; I.11A, B, C) de Aylacini es típicamente redondeada con el vértex ligeramente inciso en la mayoría de los casos, exceptuando la especie *Aulacidea hieracii*, cuyo vértex aparece fuertemente inciso. El área antenal es generalmente invisible y así es en los géneros *Isocolus* (fig. I.10B), *Aulacidea* (figs. I.8A, B, C, D, E, F; I.9A, B), *Neaylax* (fig. I.10D, E, F) y en el complejo *Phanacis/Timaspis* (fig. I.11A, B), si bien es apreciable ligeramente en *Aylax* (fig. I.9C), *Barbotinia* (fig. I.9D) y *Xestophanes* (Fig. I.11C). Dentro de las piezas bucales (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14A, B, C, D, E, F, G, H; I.15A, B, C, D, E), el labro es siempre rectangular con su margen apical recto. En todas las especies excepto en *A. hieracii* (fig. I.13C), el labro cubre el ápice de ambas mandíbulas. Las maxilas son triangulares en la mayoría de las especies, mientras que el labio puede ser redondeado, triangular o de forma más o menos romboidal. En Aylacini existe un área a lo largo de la región media del labio, rodeando el orificio salival, que presenta un patrón tuberculado en *Aulacidea hieracii* (fig. I.13C), *Isocolus lichtensteini*, *Liposthenes kernerii* (fig. I.14G) y *Neaylax salviae* (fig. I.14H). Dicho patrón es especialmente marcado en las especies *Liposthenes kernerii* y *Neaylax salviae* (ambas inductoras de agallas en flores de herbáceas de la familia Lamiaceae),



donde la región tuberculada cubre una extensa área del labio. El orificio salival presenta una forma de rendija en *Iraella* (fig. I.14D, E), mientras que en el género *Barbotinia* dicho orificio se encuentra situado bajo una depresión en forma de embudo (fig. I.14B). En otras especies de Aylacini la región que rodea el orificio salival no se encuentra deprimida.

Las sedas de la cabeza de los Aylacini comprenden típicamente una seda lateral al área antenal, un par en el clípeo, dos pares en el labro, una seda en cada área genal, un par en cada maxila y otro par en cada lado del labio. Los palpos labiales y maxilares son glabros y visibles en todas las especies.

Las mandíbulas (figs. I.17A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, P; I.18A, B, C, D, E, F, G, H, I, K, L, M, N, O) son simétricas en la mayoría de especies excepto en algunas como: *Aulacidea freesei*, cuya mandíbula derecha presenta un segundo diente algo más redondeado y un tercero más desarrollado (fig. I.17C), *Diastrophus rubi*, en la que el segundo diente de la mandíbula derecha está reducido en tamaño en comparación con la izquierda (fig. I.18A) o *Iraella hispanica* cuya mandíbula derecha presenta claramente tres dientes, mientras que la izquierda está algo más acanalada y presenta sólo dos (figs. I.18B, C), dando la apariencia de poseer más de tres dientes.

Generalmente el número de dientes en las mandíbulas de Aylacini varía de dos a tres, si bien en ocasiones el margen interno mandibular puede presentar pequeñas denticulaciones como ocurre en el caso de *Aulacidea laurae* (fig. I.17F), *A. subterminalis* (fig. I.17K) o *Neaylax verbenacus* (fig. I.18J).

4. 1. 2. La larva de Diplolepidini.

Las larvas de Diplolepidini son, como las de todos los Cynipidae, de tipo himenopteriforme (figs. I.3F; 4A, B). Están formadas por una cabeza desarrollada y doce segmentos corporales, carácter que las diferencia de la larva del resto de cinípidos que constan siempre de trece segmentos corporales, de los cuales, tres forman el tórax, ocho la región abdominal, y uno se constituye como segmento anal. La mayoría son de coloración blanquecina o amarillenta y fusiformes con un segmento anal cilíndrico muy característico. El tamaño de la larva varía mucho en función de las especies, aunque también se han observado variaciones de



tamaño y coloración a nivel intra-específico, en base a su distribución geográfica y tamaño de la agalla. En *Diplolepis rosae* (fig. I.4A) el cuarto segmento corporal suele ser estrecho, provocando una constricción en el cuerpo de la larva aproximadamente hacia la mitad. Por lo general en todas las especies el último segmento corporal, segmento anal, suele ser bastante estrecho y largo y de forma cilíndrica (figs. I.3F; I.4A, B; I.7D, E, F).

La cabeza (fig. I.11D, E, F) es de tamaño pequeño en relación al cuerpo de la larva y aproximadamente hexagonal. La especies estudiadas presentan además una cresta transversal en la parte superior de la frente distintamente marcada; así mientras que en *Diplolepis eglanteriae* o *D. nervosa* (fig. I.11D) esta es poco conspicua, en *D. rosae* o *D. spinosissimae* (fig. I.11E, F) es perfectamente visible. Las áreas antenales son pequeñas e inconspicuas en todos los casos. En las piezas bucales (fig. I.15F, G, H), el labro es rectangular y presenta un margen apical recto, no cubriendo los ápices mandibulares completamente. En Diplolepidini las maxilas son más o menos triangulares y el labio, que suele estar colapsado es regularmente redondeado.

El patrón de sedas cefálicas se caracteriza por una seda corta en cada área antenal, un par de sedas genales largas, dos pares de sedas labrales también largas, una seda larga a cada lado del labio y una seda corta en cada maxila. Los palpos maxilares están ligeramente marcados, mientras que los labiales son relativamente inconspicuos.

En cuanto a las mandíbulas (figs. I.18P; I.19A, B) ambas son simétricas y presentan tres dientes, siendo los ápices dentales relativamente agudos.

4. 2. Clave de géneros y especies del último estadio larval de los Cynipidae asociados a plantas distintas de *Quercus* en el ámbito Ibero-Balear.

La clave está basada en las especies de cinípidos inductoras de agallas en plantas distintas de *Quercus* presentes exclusivamente en el ámbito íbero-balear. Se incluye además a modo comparativo, la larva terminal de la generación ágama de *Andricus foecundatrix*, especie de la tribu Cynipini asociada a *Quercus*.



- 1
- a. Cuerpo con doce segmentos (figs. I.3F; I.4A, B; I.7D, E, F).
 - b. Cuerpo en vista ventral, estrechándose abruptamente hacia la región posterior; ultimo segmento corporal (anal) siempre cilíndrico y tan largo como ancho o ligeramente más largo que ancho (figs. I.3F; I.4A, B).
 - c. Cresta transversal en la parte superior de la frente presente (fig. I.11D, E, F); sedas maxilares muy largas, al menos tan largas como la longitud de la maxila (fig. I.15F, G, H).
 - d. Mandíbulas simétricas, siempre con tres dientes; ápice del segundo diente agudo (figs. I.18P; I.19A, B).
 - e. Larvas asociadas con agallas en arbustos del género *Rosa* (Rosaceae) ..
.....**DIPLOLEPIDINI (2)**
-
- aa. Cuerpo con trece segmentos (figs. I.1A, B, C, D, E, F, G, H; I.2A, B, C, D, E, F, G, H; I.3A, B, C, D, E; I.4C, D, E, F; I.5A, B, C, D, E, F, G, H; I.6A, B, C, D, E, F, G, H; I.7A, B, C, G, H).
 - bb. Cuerpo en vista ventral, estrechándose gradualmente hacia la región posterior; ultimo segmento corporal (anal) generalmente corto y más ancho que largo, rara vez tan largo como ancho o ligeramente más largo que ancho (figs. I.1A, B, C, D, E, F, G, H; I.2A, B, C, D, E, F, G, H; I.3A, B, C, D, E; I.4C, D, E, F).
 - cc. Cresta transversal en la parte superior de la frente ausente (figs. I.8A, B, C, D, E, F; I.9A, B, C, D, E, F; I.10A, B, C, D, E, F; I.11A, B, C; I.12A, B, C, D, E) sedas maxilares cortas o invisibles, generalmente mucho más cortas que la longitud de la maxila (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14A, B, C, D, E, F, G, H; I.15A, B, C, D, E; I.16A, B, C, D, E)
 - dd. Mandíbulas simétricas o asimétricas, con entre uno y tres dientes; ápice del segundo diente desde ligeramente redondeado hasta truncado, pero rara vez aguzado (figs. I.17A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N, O, P; I.18A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N, O; I.19C, D, E, F, G, H).
 - ee. Larvas asociadas con agallas en otros géneros de plantas**4**
-
- 2 (1)
- a. Margen superior del vértex redondeado; cresta transversal en la parte superior de la frente inconspicua, situada claramente por encima de las sedas antenales (fig. I.11D).
 - b. Tegumento del primer segmento torácico sin escultura (fig. I.11D).
 - c. Labio grande y convexo (fig. I.15F).
 - d. Longitud del segundo diente de la mandíbula más corta que la mitad de la longitud del diente apical; margen interior de la mandíbula derecha con pequeñas proyecciones irregulares, a modo de pequeños dientes secundarios (fig. I.18P)**Diplolepis nervosa/eglanteriae**
-
- aa. Margen superior del vértex recto o truncado; cresta transversal en la parte superior de la frente conspicua, situada justo encima de las sedas antenales (figs. I.11E, F).
 - bb. Tegumento del primer segmento torácico con pústulas claramente discernibles, al menos parcialmente en su región ventral (figs. I.11E, F).
 - cc. Labio pequeño, cóncavo o deprimido, normalmente colapsado (figs. I.11G, H).
 - dd. Segundo diente de la mandíbula alcanzando al menos la mitad de la longitud del diente apical; margen interior de la mandíbula derecha más o menos entero o ligeramente sinuado (figs. I.19A, B)**3**



- 3 (2) a. Pústulas del tegumento extendidas por casi todo el primer segmento torácico (fig. I.11F) ***Diplolepis spinosissima***
- aa. Pústulas del tegumento reducidas solamente a la región ventral del primer segmento torácico (fig. I.11E) ***Diplolepis mayri/rosae***
- 4 (1) a. Maxilas más o menos redondeadas; palpos maxilares ausentes; sedas maxilares claramente visibles (fig. I.16A, B).
- b. Margen ventral del clípeo recto o ligeramente prolongado en su margen ventral sobre el labro (fig. I.16A, B).
- c. Segmento anal cilíndrico, tan largo como ancho o ligeramente más largo que ancho (figs. I.4C, D; I.7G)
- d. Sedas genales ausentes (fig. I.12A, B).
- e. Larvas asociadas con agallas en árboles del género *Acer* (Sapindaceae) **PEDIASPIDINI, *Pediaspis aceris* (5)**
- aa. Maxilas mas o menos de forma triangular; palpos y sedas maxilares generalmente visibles, rara vez ausentes (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14A, B, C, D, E, F, G, H; I.15A, B, C, D, E; I.16C, D, E).
- bb. Margen ventral del clípeo claramente prolongado en una pieza subrectangular o trapezoidal situada por encima del labro (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14A, B, C, D, E, F, G, H; I.15A, B, C, D, E; I.16C, D, E).
- cc. Segmento anal, corto, más ancho que largo (figs. I.1A, B, C, D, E, F, G, H; I.2A, B, C, D, E, F, G, H; I.3A, B, C, D, E; I.4E, F).
- dd. Sedas genales generalmente presentes, en algún caso ausentes (figs. I.8A, B, C, D, E, F; I.9A, B, C, D, E, F; I.10A, B, C, D, E, F; I.11A, B, C; I.12C, D, E).
- ee. Larvas asociadas con agallas en otros géneros del plantas **6**
- 5 (4) a. Mandíbulas con dos dientes (fig. I.19C); larva de gran tamaño (fig. I.4C) ***P. aceris* (gen. ágama)**
- aa. Mandíbulas con un solo diente (Fig. I.19D); larva de tamaño menor (fig. I.4D)..... ***P. aceris* (gen. sexual)**
- 6 (4) a. Área antenal grande y conspicua (fig. I.12E).
- b. Sedas genales ausentes (fig. I.12E).
- c. Palpos y sedas maxilares ausentes (fig. I.16E).
- d. Larvas asociadas con agallas en árboles del género *Quercus* (Fagaceae) **CYNIPINI, *Andricus foecundatrix* (gen. ágama)**
- aa. Área antenal pequeña e inconspicua (figs. I.8A, B, C, D, E, F; I.9A, B, C, D, E, F; I.10A, B, C, D, E, F; I.11A, B, C; I.12C, D).
- bb. Sedas genales presentes (Figs. I.8A, B, C, D, E, F; I.9A, B, C, D, E, F; I.10A, B, C, D, E, F; I.11A, B, C; I.12C, D).
- cc. Palpos y sedas maxilares presentes (Figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14A, B, C, D, E, F, G, H; I.15A, B, C, D, E; I.16C, D).
- dd. Larvas asociadas con agallas en otros géneros de plantas **7**
- 7 (6) a. Segmentos corporales aproximadamente de igual anchura, dando al cuerpo de la larva una apariencia subrectangular (figs. I.2E; I.3C, D).



- b.** Márgenes anteriores y posteriores de la región ventral del primer segmento torácico prácticamente unidos en el punto más ventral del segmento (figs. I.10A; I.11A, B).
- c.** Labio normalmente pequeño, cóncavo, deprimido, y generalmente colapsado; rara vez grande y convexo (*Iraella luteipes*) (figs. I.14E; I.15C, D) **8**
- aa.** Segmentos corporales más anchos aproximadamente hacia la mitad del cuerpo o a nivel de los segmentos 1–3; cuerpo de apariencia fusiforme (figs. I.1A, B, C, D, E, F, G, H; I.2A, B, C, D, F, G, H; I.3A, B, E; I.4E, F).
- bb.** Márgenes anteriores y posteriores de la región ventral del primer segmento torácico más o menos paralelos formando un borde posterior a la cabeza o convergiendo ligeramente en el área más ventral del segmento (figs. I.8A, B, C, D, E, F; I.9A, B, C, D, E, F; I.10B, C, D, E, F; I.11A, B, C; I.12C, D).
- cc.** Labio grande y convexo (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14A, B, C, D, F, G, H; I.15A, B, E; I.16C, D) **9**
- 8 (7)
- a.** Labio grande y convexo (fig. I.14E).
- b.** Escultura tuberculada alrededor del orificio salival ausente (fig. I.14E).
- c.** Orificio salival grande, sin márgenes definidos y en forma de rendija vertical (fig. I.14E).
- d.** Larvas asociadas con tallos de *Papaver somniferum* (Papaveraceae) ***Iraella luteipes***
- aa.** Labio normalmente pequeño, cóncavo, deprimido, y generalmente colapsado (fig. I.15C, D).
- bb.** Escultura tuberculada alrededor del orificio salival presente (fig. I.15C, D).
- cc.** Orificio salival redondeado y situado en el vértice de una depresión cónica del tegumento (fig. I.15C, D).
- dd.** Larvas asociadas con agallas en plantas de la familia Asteraceae **Complejo *Phanacis/Timaspis***
- 9 (7)
- a.** Mandíbulas con tres dientes; ápice del segundo diente de la mandíbula derecha fuertemente redondeado o truncado (figs. I.17P; I.18A, O; I.19E, F, G, H).
- b.** Orificio salival pequeño y redondeado, con márgenes claramente definidos; escultura tuberculada alrededor del orificio siempre ausente (figs. I.14C; I.15E; I.16C, D).
- c.** Larvas asociadas con agallas en Rosaceae **Clado *Xestophanes/Diastrophus/Periclistus* (10)**
- aa.** Mandíbula izquierda generalmente con dos dientes, raramente con tres; mandíbula derecha generalmente con tres dientes; ápice del segundo diente de la mandíbula derecha ligeramente romo (figs. I.17A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N, O; I.18B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L).
- bb.** Orificio salival redondeado, situado en el vértice de una depresión cónica del tegumento; escultura tuberculada alrededor del orificio salival presente; si el orificio salival es en forma de rendija vertical, entonces la escultura tuberculada no está presente (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14A, B, D, F, G, H; I.15A, B).
- cc.** Larvas asociadas con agallas en otras familias de plantas **12**



- 10 (9) a. Segundo diente de la mandíbula izquierda más corto que la mitad de la longitud del diente apical (fig. I.18O).
b. Maxilas, en vista dorsal, regularmente convexas; sedas maxilares presentes pero inconspicuas (fig. I.15E).
c. Labro trapezoidal con los márgenes laterales más o menos rectos, convergentes en un margen ventral recto (fig. I.15E).
d. Larvas asociadas con agallas en rosaceas del género *Potentilla* (Rosaceae)..... **Xestophanes**
- aa. Segundo diente de la mandíbula izquierda al menos tan largo como la mitad del diente apical (figs. I.17P; I.18A; I.19E, F, G, H) .
bb. Maxilas, en vista dorsal, con un área saliente y estrecha prolongada hacia el ápice (figs. I.14C; I.16C, D).
cc. Labro semicircular con los márgenes laterales y ventral regularmente curvados (figs. I.14C; I.16C, D).
dd. Larvas asociadas con agallas en rosáceas de los géneros *Rubus* ó *Rosa* **11**
- 11 (10) a. Ápice del segundo diente de la mandíbula derecha fuertemente redondeado (fig. I.18A); ápice del segundo diente de la mandíbula izquierda ligeramente romo (fig. I.17P).
b. Cuerpo en visión ventral estrechándose abruptamente hacia su región posterior; cuarto segmento corporal en vista ventral, claramente más estrecho que el quinto; segmento anal cilíndrico (fig. I.2C).
c. Larvas asociadas con agallas en rosáceas del género *Rubus* **Diastrophus**
- aa. Ápice del segundo diente de la mandíbula derecha truncado (fig. I.19F, H); ápice del segundo diente de la mandíbula izquierda fuertemente redondeado (fig. I.19E, G).
bb. Cuerpo en vista ventral estrechándose gradualmente hacia su parte posterior; cuarto segmento corporal en vista ventral, no más estrecho que el quinto; segmento anal corto, más ancho que largo (fig. I.4E, F).
cc. Larvas inquilinas asociadas con agallas en arbustos del género *Rosa* ...
..... **Periclistus brandtii/caninae**
- 12 (9) a. Escultura tuberculada alrededor del orificio salival ausente; orificio sin márgenes definidos, generalmente de tamaño grande y en forma de rendija vertical; raramente redondeado (*Barbotinia*) (fig. I.14A, B, D).
b. Área antenal visible aunque pequeña e inconspicua (fig. I.9C, D, F).
c. Larvas asociadas con agallas en *Papaver* **Clado Aylax/Barbotinia/Iraella (13)**
- aa. Escultura tuberculada alrededor del orificio salival presente; orificio salival redondeado, situado en el vértice de una depresión cónica del tegumento (figs. I.8A, B, C, D, E, F; I.9A, B; I.10B, C, D, E, F).
bb. Área antenal no visible (figs. I.8A, B, C, D, E, F; I.9A, B; I.10B, C, D, E, F).
cc. Larvas asociadas con agallas en otros géneros de plantas **15**
- 13 (12) a. Orificio salival redondeado, situado en el vértice de una depresión cónica del tegumento (fig. I.14B).



- b. Mandíbula con dos dientes (fig. I.17O)..... **Barbotinia**
- aa. Orificio salival grande sin márgenes definidos y en forma de rendija vertical (fig. I.14A, D).
- bb. Mandíbula derecha con tres dientes (figs. I.17N; I.18C) **14**
- 14 (13) a. Mandíbulas fuertemente asimétricas; segundo diente de la mandíbula izquierda alcanzando al menos la mitad de la longitud del diente apical; tercer diente de la mandíbula derecha relativamente largo, alcanzando la mitad de la longitud del segundo (fig. I.18B, C).
- b. Labro semicircular con el margen ventral y los laterales regularmente curvados (fig. I.14D) **Iraella hispanica**
- aa. Mandíbulas más o menos simétricas; longitud del segundo diente de la mandíbula derecha más corta que la mitad de la longitud del diente apical; tercer diente de la mandíbula derecha relativamente corto, no alcanzando la mitad de la longitud del segundo (fig. I.17N).
- bb. Labro rectangular; márgenes laterales casi paralelos o ligeramente curvados (fig. I.14A) **Aylax**
- 15 (12) a. Mandíbula izquierda con tres dientes (fig. I.18H, I, J, K, L).
- b. Área tuberculada alrededor del orificio salival extendida ventralmente en una gran superficie que alcanza el margen ventral del labio y se extiende por las áreas laterales del mismo (figs. I.14N; I.15A, B) **Neaylax (16)**
- aa. Mandíbula izquierda con dos dientes (figs. I.17A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M; I.18E, F, G).
- bb. Área tuberculada alrededor del orificio salival extendida ventralmente en una gran superficie que alcanza el margen ventral del labio pero que no se extiende por las áreas laterales del mismo (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14F, G) **18**
- 16 (15) a. Tercer diente de la mandíbula derecha en forma triangular, tan largo como el segundo y con su ápice agudo (fig. I.18L).
- b. Área tuberculada alrededor del orificio salival no extendida dorsalmente, por encima del propio orificio (fig. I.15B).
- c. Larvas asociadas con agallas en *Fumaria* (Papaveraceae).....
..... **Neaylax versicolor**
- aa. Tercer diente de la mandíbula derecha ligeramente romo o agudo, pero mucho más corto que el segundo (fig. I.18H, J).
- bb. Área tuberculada alrededor del orificio salival extendida dorsalmente, por encima del propio orificio (figs. I.14H; I.15A).
- cc. Larvas asociadas con agallas en labiadas del género *Salvia* **17**
- 17 (16) a. Mandíbulas más o menos simétricas (fig. I.18H).
- b. Margen interno mandibular más o menos entero o sinuado (fig. I.18H).
- c. Larvas asociadas con agallas en *Salvia lavandulifolia*..... **N. salviae**
- aa. Mandíbulas ligeramente asimétricas (fig. I.18I, J).
- bb. Margen interior de ambas mandíbulas con pequeñas proyecciones irregulares, a modo de pequeños dientes secundarios (fig. I.18I, J).
- cc. Larvas asociadas con agallas en *Salvia verbenaca* **N. verbenacus**



- 18 (15) a. Área tuberculada alrededor del orificio salival no extendida dorsalmente, por encima del propio orificio; dicha área se extiende ventralmente en una banda ancha que alcanza el margen ventral del labio, no alcanzando las áreas laterales del mismo (fig. I.14F).
b. Superficie de la maxila en vista dorsal regularmente convexa; sedas maxilares inconspicuas (fig. I.14F).
c. Sedas ventro-laterales del labro ausentes (fig. I.14F). **Isocolus**
- aa. Área tuberculada alrededor del orificio salival no extendida dorsalmente, por encima del propio orificio; dicha área si se extiende ventralmente en una banda ancha que alcanza el margen ventral del labio y las áreas laterales del mismo (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14G).
bb. Superficie de la maxila en vista dorsal con un área saliente y estrecha prolongada hacia el ápice; sedas maxilares conspicuas pero cortas (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14G).
cc. Sedas ventro-laterales del labro presentes (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14G) **19**
- 19 (18) a. Longitud del segundo diente mandibular más corta que la mitad de la longitud del diente apical (figs. I.18F, G).
b. Labro rectangular con los márgenes laterales casi paralelos o ligeramente curvados (fig. I.14G).
c. Superficie de la maxila, en vista dorsal, regularmente convexa (fig. I.14G).
d. Larvas asociadas con agallas en labiadas del género *Nepeta*
..... **Liposthenes**
- aa. Segundo diente de la mandíbula izquierda alcanzando al menos la mitad de la distancia del diente apical (fig. I.17A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M).
bb. Labro semicircular con el margen ventral y los laterales regularmente curvados (fig. I.13A, B, C, D, E, F, G, H).
cc. Superficie de la maxila, en vista dorsal, con un área saliente y estrecha prolongada hacia el ápice (fig. I.13A, B, C, D, E, F, G, H).
dd. Larvas asociadas con agallas en distintos géneros de Asteraceae
..... **Aulacidea (20)**
- 20 (19) a. Área dorso-lateral del primer segmento torácico con más de 15 sedas cortas, espiniformes y conspicuas (fig. I.8B).
b. Larvas asociadas con agallas en compuestas del género *Silybum*
..... **A. freesei**
- aa. Área dorso-lateral del primer segmento torácico sin sedas cortas y espiniformes; si están presentes aparecen en un número de 3 a 6 y son inconspicuas (figs. I.8A, C, D, E, F; I.9A, B).
bb. Larvas asociadas con agallas en otros géneros de compuestas **21**
- 21 (20) a. Mandíbula derecha con dos dientes (fig. I.17A).
b. Larvas asociadas con agallas en compuestas del género *Sonchus*
..... **A. follioti**



- aa.** Mandíbula derecha con tres dientes (fig. I.17E, F, G, I, K M).
bb. Larvas asociadas con agallas en otros géneros de compuestas**22**
- 22 (21) **a.** Margen interior de ambas mandíbulas entero o más o menos sinuado, a partir de la base del segundo o tercer diente (fig. I.17D, E, L M)
..... **A. hieracii/tragopogonis**
- aa.** Margen interior de ambas mandíbulas con pequeñas proyecciones irregulares, a modo de pequeños dientes secundarios ubicadas a partir de la base del segundo o tercer diente (fig. I.17F, G, H, I, J, K)**23**
- 23 (22) **a.** Margen superior del vértex recto o truncado; área medial del vértex plana (figs. I.8F; I.9A)**24**
- aa.** Margen superior del vértex redondeado o inciso medialmente; área medial del vértex plana, cóncava o deprimida (fig. I.8D, E)**25**
- 24 (23) **a.** Margen interior de la mandíbula derecha con pequeñas proyecciones separadas ampliamente de la base del segundo diente (fig. I.17K)
..... **A. subterminalis**
- aa.** Margen interior de la mandíbula derecha con pequeñas proyecciones separadas ligeramente de la base del segundo diente (fig. I.17I)
..... **A. pilosellae**
- 25 (23) **a.** Área dorso–lateral del primer segmento torácico, en vista anterior sin sedas espiniformes (fig. I.8D).
b. Margen superior del vértex redondeado (fig. I.8D).
c. Sedas antenales presentes (fig. I.8D).
d. Larvas asociadas con agallas en compuestas del género *Scorzonera*
..... **A. laurae**
- aa.** Área dorso–lateral del primer segmento torácico, en vista anterior, con 3–6 sedas espiniformes inconspicuas (fig. I.8E).
bb. Margen superior del vértex inciso medialmente (fig. I.8E).
cc. Sedas antenales ausentes (fig. I.8E).
dd. Larvas asociadas con agallas en compuestas del género *Launaea*
..... **A. martae**

4. 3. Diagnósis de la larva terminal de los géneros y especies de Aylacini, Diplolepidini, Pediaspidini y Synergini de la Península Ibérica.

4. 3. 1. Aylacini.

Aulacidea Ashmead, 1897.

En el presente estudio se han incluido las 8 especies de *Aulacidea* Ashmead citadas hasta la fecha en el ámbito íbero-balear. A pesar de su alto



parecido morfológico, la mayoría de las especies presentan rasgos distintivos que junto con datos biológicos permiten su diferenciación.

Descripción general: Larva de forma más o menos cilíndrica, recurvada en forma de U sobre su parte ventral, ligeramente más ancha en la región torácica o hacia la mitad del cuerpo y adelgazada más o menos abruptamente hacia el extremo caudal (figs. I.1A, B, C, D, E, F, G, H; I.5A, B, C, D, E, F, G). Cuerpo con 13 segmentos de forma anular; primer segmento, en vista ventral, con la porción dorsal más ancha medialmente, la ventral estrechándose en la parte inferior de la cabeza pero sin dividirse en dos porciones en ningún caso; segmentos 6 a 11 de similar longitud pero progresivamente más estrechos; último segmento truncado en el ápice. Color blanco amarillento y tegumento liso con excepción de la parte dorsal lateral del primer segmento corporal en algunos casos, y todos los segmentos corporales en otros, en la que son apreciables varias hileras irregulares de pequeños denticulos de forma triangular. Cabeza (figs. I.8A, B, C, D, E, F; I.9A, B) de forma redondeada o trapezoidal, siempre más ancha dorsalmente; vértex entero, convexo, o medialmente inciso en mayor o menor grado y cóncavo; área antenal y antenas invisibles, tan sólo con dos pares de pequeñas sedas antenales separadas. Par de sedas genales muy cortas pero siempre visibles. Piezas bucales (fig. I.13A, B, C, D, E, F, G, H); margen ventral del clipeo proyectado sobre las mandíbulas en una pieza corta y sub-rectangular; par de sedas clipeales visibles; labro de forma semicircular o sub-trapezoidal, con el margen apical recurvado y más estrecho y los márgenes laterales redondeados, convergiendo hacia el margen apical; labro cubriendo parcialmente las mandíbulas que no son completamente visibles externamente; el margen apical del labro porta dos pares de sedas, uno ventro-lateral y otro medio-apical. Maxilas de forma sub-triangular, con un área abultada y estrecha situada en la región ventro-medial de la misma y prolongada hacia el ápice y con dos pares de palpos maxilares y un par de sedas maxilares. Labio convexo de forma más o menos romboidal, más ancho apicalmente; orificio salival visible generalmente redondeado; inferiormente al mismo se aprecia un área densa de pequeñas vesículas extendida en forma de una banda ancha hasta el margen inferior del labio, pero no extendida por áreas laterales del mismo. Par de sedas labiales visibles.

Mandíbulas (fig. I.17A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M), simétricas o ligeramente asimétricas, sin escultura ni sedas; en todos los casos, la visión anterior de la mandíbula derecha muestra un diente principal, uno secundario y basalmente uno o varios dientes terciarios más pequeños. El diente apical o externo está siempre mucho más desarrollado, casi el doble de largo que el secundario o intermedio; ápice del diente basal intermedio relativamente romo, ligeramente redondeado. La mandíbula izquierda es similar a la derecha con excepción de los dientes terciarios, que presentan algunas diferencias en cuanto a su forma y disposición respecto al diente principal.



Diversidad, distribución y Biología: La distribución del género es Holártica, habiéndose citado siete especies del Neártico y 14 en el Paleártico occidental (Nieves-Aldrey, 2001b). En la actualidad se conocen ocho especies en la Península ibérica. Todas las especies ibéricas de *Aulacidea* inducen agallas en plantas de la familia Asteraceae. Sus agallas aparecen en tallos aéreos, hojas y estolones de especies de distintos géneros de compuestas con la excepción de la agalla de *A. laurae* que se produce a expensas de los aquenios de *Scorzonera laciniata* L.

Aulacidea follioti Barbotin, 1972.

Diagnosis: n=4, longitud del cuerpo 1,6 mm (rango 1,73-1,53); anchura 0,8 mm (figs. I.1A; I.5A). Los principales rasgos diagnósticos de esta especie son los siguientes: larva fusiforme con su parte más ancha a nivel de los segmentos torácicos; primer segmento corporal con cinco pares de sedas espiniformes poco conspicuas; cabeza (fig. I.8A) de forma más o menos trapezoidal con margen superior del vértex totalmente recto y/o plano; mandíbulas simétricas, ambas con dos dientes; diente secundario con longitud inferior a la mitad de la longitud del primario (fig. I.17A).

Biología: Especie asociada de modo específico con *Sonchus asper* (L) Hill. (Asteraceae), en cuyos tallos induce la formación de agallas. Estas son engrosamientos caulinares, por lo general poco conspicuos, situados preferentemente en los tallos de las inflorescencias o en las partes altas de la planta (fig. I.21A). El grosor de los tallos afectados no suele superar los 8 mm y las cámaras larvales se encuentran aisladas o más o menos coalescentes, midiendo unos 3 mm de diámetro. El desarrollo y maduración de las agallas se produce ya entrado el verano por tratarse de una planta hospedadora de floración estival (Nieves-Aldrey, 2001b).

Aulacidea freesei Nieves-Aldrey, 1995.

Diagnosis: n=10, longitud del cuerpo 1,65 mm (rango 2,07-1,2); anchura 0,77 mm (rango 1-0,53) (figs. I.1B; I.5B). Nieves-Aldrey *et al.* (2004) proporcionan una descripción detallada del último estadio larval de esta especie. El principal carácter diagnóstico de la misma es la presencia de varias hileras irregulares de pequeñas sedas espiniformes (más de 15 pares) en la parte dorso-lateral de todos los segmentos corporales (figs. I.1B; I.5B; I.8B).



Biología: Especie asociada de modo específico con *Silybum marianum* (Asteraceae), en cuyos tallos induce la formación de agallas. Estas son crípticas, y están formadas por celdas elipsoidales, rara vez de más de 2,5 mm de longitud, situadas en el interior del tallo y adosadas entre la pared interna del mismo y el tejido medular (fig. I.21B). Las cámaras larvales son de forma oval y sus paredes están recubiertas por una delgada capa de seda que envuelve las larvas. El desarrollo y maduración de las agallas se produce ya entrado el verano por tratarse de una planta hospedadora de floración estival (Nieves-Aldrey *et al.*, 2004).

Aulacidea hieracii (Linnaeus, 1758) y *A. tragopogonis* (Thomson, 1877).

Con los ejemplares estudiados, y exceptuando la presencia en *A. hieracii* de un ligero estrechamiento del cuarto segmento corporal y la ausencia de la seda lateral en la zona facial de la cabeza (caracteres no presentes en *A. tragopogonis*), no ha sido posible encontrar caracteres diagnósticos relevantes que definan y separen con claridad ambas especies.

Diagnosis: n=10, longitud del cuerpo *A. hieracii*, 2,27 mm (rango 2,53-1,93); anchura 0,96 mm (rango 1,13-0,8) (figs. I.1C; I.5C); n=10, longitud del cuerpo *A. tragopogonis*, 1,47 mm (rango 2,2-1); anchura 0,78 mm (rango 1-0,67;) (figs. I.1H; I.5G). En ambos casos: larva fusiforme con el primer segmento corporal presentando no más de seis pares de sedas espiniformes poco conspicuas; cabeza (figs. I.8C; I.9B) de forma más o menos trapezoidal con margen superior del vértex medialmente inciso; mandíbulas en ambos casos (fig. I.17D, E, L, M) ligeramente asimétricas con el margen interior de ambas, a partir de la base del segundo o tercer diente, más o menos entero o levemente sinuado.

Biología: *Aulacidea hieracii* induce agallas conspicuas en tallos de distintas especies de *Hieracium* (Asteraceae). Las agallas (fig. I.21C) son engrosamientos irregulares, más o menos esféricos o fusiformes de la parte alta de los tallos, y próximos a la inflorescencia, con tamaños que pueden llegar a los 3 cm de largo y 18 mm de ancho (Nieves-Aldrey, 2001b). Las cámaras larvales son ovaladas o elipsoidales y alargadas, de paredes delgadas con una longitud máxima de 3,5



mm. El desarrollo y maduración de las agallas se produce en verano y la emergencia se produce en mayo-junio (Nieves-Aldrey, 2001b).

En el caso de *A. tragopogonis*, las agallas son inducidas en tallos de diversas especies de *Tragopogon* (Asteraceae), si bien generalmente no se detectan externamente salvo por una pequeña distorsión o hipertrofia de los tallos afectados (fig. I.21H). Normalmente se presentan como celdillas de forma elipsoidal aisladas o contiguas, sujetas a la pared interior de los tallos huecos de la planta (Nieves-Aldrey, 2001b). Las cámaras larvales son más o menos ovaladas y miden entre 2 y 4,5 mm de diámetro. Las agallas se desarrollan en verano y la emergencia se da entre los meses de mayo-junio del año siguiente.

Aulacidea laurae Nieves-Aldrey, 1995.

Diagnosis: n=10, longitud del cuerpo 1,58 mm (rango 2,2-1,2); anchura 0,72 mm (rango 1,07-0,53) (figs. I.1A; I.5D). Se trata de una larva característica del género *Aulacidea*, en la que las típicas sedas espiniformes, principalmente patentes en el primer segmento corporal (fig. I.8D) de las especies de casi todo el género, están ausentes. Otro de sus caracteres diagnósticos más destacados es su región del vértex que es redondeada, con el área medial plana, al igual que ocurre en *A. freseei*.

Biología: Especie asociada con *Scorzonera laciniata* L. (Asteraceae), en cuyos frutos induce la formación de agallas. Estas constituyen aquenios transformados, que aumentan de tamaño como consecuencia de la presencia del insecto (fig. I.21D), llegando a alcanzar los 10 × 2 mm (Nieves-Aldrey, 1995). Cada aquenio posee una gran cámara interna hueca en la que se aloja una única larva de *Aulacidea laurae*. El desarrollo y maduración de las agallas se produce en primavera o comienzos de verano; una vez maduras caen al suelo y la emergencia de los insectos se produce en la primavera del año siguiente.

Aulacidea martae Nieves-Aldrey, 2004.

Diagnosis: n=10, longitud del cuerpo 1,53 mm (rango 1,8-1,2); anchura 0,77 mm (rango 0,93-0,67) (figs. I.1E; I.5E). Nieves-Aldrey (2004) aporta una descripción detallada del último estadio larval de la especie. Los caracteres más significativos de *A. martae* son: presencia de un vértex



inciso medialmente (fig. I.8E) y ausencia de sedas antenales; este último, carácter exclusivo dentro del género compartido con *A. subterminalis*. El resto de rasgos son típicos en cualquier larva del género, presentando esta especie aproximadamente 6 pares de sedas espiniformes en el primer segmento corporal.

Biología: Se trata de una especie asociada exclusivamente con *Launaea arborescens* (Asteraceae), en cuyos tallos induce la formación de agallas crípticas. Estas no provocan ningún tipo de transformación en el tallo y son difícilmente localizables a no ser por la presencia de orificios de salida de alguna generación de parasitoides o del propio cinípido (fig. I.21E) (Nieves-Aldrey, 2004). El desarrollo y maduración de las agallas se produce en febrero, lo cual es relativamente temprano si lo comparamos con otras especies del género. En cualquier caso no es extraño, dado que la planta hospedadora es un arbusto perenne asociado a zonas semidesérticas halófilas con inviernos suaves y templados (Nieves-Aldrey, 2004).

Aulacidea pilosellae (Kieffer, 1901).

Diagnosis: n=10, longitud del cuerpo 1,44 mm (rango 1,67-1,2); anchura 0,64 mm (rango 0,73-0,53) (figs. I.1F; I.5F). Especie cuya larva posee los caracteres típicos del género y por tanto presenta escasos rasgos diagnósticos. Lo más significativo es la ausencia de sedas espiniformes en los segmentos corporales (figs. I.1F; I.5F; I.8F), carácter que comparte con *A. laurae* y *A. subterminalis*. Por otro lado, el margen interior de la mandíbula derecha, presenta una serie de pequeñas proyecciones que están escasamente separadas de la base del segundo diente y que son muy características (fig. I.17H, I).

Biología: *Aulacidea pilosellae* forma agallas en el nervio medio de las hojas de *Hieracium pilosella* L. (Asteraceae). Dichas agallas se conforman como pequeñas expansiones distribuidas a lo largo del nervio medio, correspondiendo cada abultamiento a una celdilla larval individual (fig. I.21F) (Nieves-Aldrey, 2001b). Las cámaras larvales internas suelen medir entre 1,5 y 3,2 mm aproximadamente. El ciclo biológico de esta especie de reproducción partenogenética fue estudiado en detalle por Folliot (1964); las agallas con una generación al año, maduran a finales de primavera o principio de verano (Nieves-Aldrey, 2001b).



Aulacidea subterminalis Niblett, 1946.

Diagnosis: n=10, longitud del cuerpo 1,3 mm (rango 1,87-1); anchura 0,52 mm (rango 0,73-0,33) (fig. I.1G). Se trata de una larva con morfología similar a la de *A. follioti* y *A. freesei*, esto es principalmente, con su región más ancha en los segmentos torácicos. Como se comentó anteriormente en referencia a otra especie (*A. subterminalis*), carece de sedas espiniformes en los segmentos corporales (figs. I.1G; I.9A). Por otro lado, la región del vértex es totalmente plana, carácter que comparte con *A. follioti* y *A. pilosellae*. A diferencia de otras especies como esta última, el margen interior de la mandíbula derecha, presenta una serie de pequeñas proyecciones pero ampliamente separadas de la base del segundo diente (fig. I.17J, K). Como en otras especies del género, el resto de caracteres son los típicos de las larvas del género *Aulacidea*.

Biología: Se trata de una especie que induce unas agallas muy características en tallos estoloníferos, o terminalmente bajo la roseta de hojas en *Hieracium pilosella* L. (Asteraceae) (Fig. I.21G) (Nieves-Aldrey, 2001b). Dichas agallas son por tanto semi-subterráneas y forman una masa morfológicamente variable con varias celdillas, las cuales se aprecian externamente. Cada celdilla puede medir entre 1,8 y 2,2 mm. Las agallas con una generación al año, están maduras en mayo-junio. (Nieves-Aldrey, 2001b).

Aylax Hartig, 1840.

El género está formado actualmente por tres especies, todas ellas asociadas a papaveráceas. En nuestra comunidad se han incluido las únicas dos que están presentes en la Península Ibérica. A pesar de su gran parecido morfológico, las agallas que forman son muy distintas y nunca aparecen en un mismo pie de planta; sus larvas presentan algunos caracteres diagnósticos que permiten diferenciarlas.

Descripción general: Cuerpo más o menos cilíndrico con 13 segmentos anulares y recurvado en forma de U sobre su región ventral (figs. I.2A; I.5H); primer segmento, en vista ventral, con la porción dorsal más ancha medial y lateralmente, la ventral estrechándose en la parte inferior de la cabeza pero sin dividirse en dos porciones en ningún caso; segmentos 6 a 11 de similar longitud



pero progresivamente más estrechos; último segmento truncado en el ápice, formando el segmento anal. Color blanco amarillento y tegumento liso. Cabeza (fig. I.9C) trapezoidal, siempre más ancha dorsalmente; vértex inciso; área antenal y antenas invisibles; sedas antenales ausentes. Par de sedas genales muy cortas y casi invisibles. Margen ventral del clípeo proyectado ligeramente, sub-rectangular; par de sedas clipeales presentes y claramente visibles; labro de forma rectangular, con el margen apical recto y de igual longitud que el anterior, y con los márgenes laterales ligeramente redondeados, convergiendo hacia el apical; labro cubriendo parcialmente las mandíbulas que no son completamente visibles externamente; sedas labrales ausentes. Piezas bucales (fig. I.14A) con maxilas de forma sub-triangular regularmente convexas; labio convexo de forma más o menos romboidal, más ancho apicalmente; orificio salival grande, en forma de rendija vertical y claramente visible; área rodeando el orificio salival sin escultura. Par de sedas labiales presentes pero poco visibles.

Mandíbulas (fig. I.17N), ligeramente asimétricas, sin escultura ni sedas; visión anterior de la mandíbula izquierda con dos dientes, uno principal y otro secundario; misma visión de la derecha con dos dientes principales y basálmente otro secundario más pequeño; diente apical o externo siempre mucho más desarrollado, casi el doble de largo que el segundo o intermedio; en la mandíbula izquierda el segundo diente alcanza la mitad de la longitud del primero; ápice del segundo diente basal relativamente romo, ligeramente redondeado.

Diagnosis general: n=10, longitud del cuerpo *Aylax minor* Hartig, 1840, 1,6 mm (rango 2-1,33); anchura 1,11 mm (rango 1,2-0,87) (figs. I.2A; I.5H); n=10, longitud del cuerpo *A. papaveris* (Perris, 1840), 1,6 mm (rango 2-1,4); anchura 0,75 mm (rango 1-0,67). Las dos especies del género, presentan una morfología muy similar y por tanto escasos caracteres diagnósticos exclusivos. Mientras que *A. minor* presenta su mayor anchura corporal en los segmentos 1-3, *A. papaveris* es más ancha aproximadamente hacia la mitad del cuerpo (segmentos 2-4 abdominales) teniendo un aspecto más fusiforme que *A. minor*. La región ventral del primer segmento corporal está diferentemente conformada en ambas especies. En el caso de *A. minor*, esta parte se adelgaza formando una banda estrecha; en *A. papaveris* dicho adelgazamiento no es tan acusado y se aprecian las áreas laterales y ventral como un continuo. Por otro lado el grado de asimetría en las mandíbulas, aunque es ligero en ambas especies, es algo más acusado en *A. papaveris*.

Biología: Ambas especies son comunes en toda Europa y relativamente abundantes en diversas localidades de la Península Ibérica. Las dos inducen agallas en cápsulas fructíferas de varias especies de *Papaver* (Papaveraceae), principalmente *Papaver dubium* y *P. rhoeas*. En el caso de *A. minor*, se trata de agallas muy pequeñas (aprox. 3 mm de diámetro), ovaladas o redondeadas situándose en las paredes de las capsulas o en los septos internos (fig. I.22A)



(Nieves-Aldrey, 2001b). Las capsulas atacadas por *A. minor* nunca se deforman o rara vez modifican su estructura externa por lo que en la mayoría de los casos son difíciles de localizar. En el interior del conglomerado que se forma, aparecen numerosas celdillas de entre 0,5 y 2 mm de diámetro. Las agallas maduran en mayo-junio, pero los adultos no emergen de las mismas hasta el siguiente año, a principios de la primavera después de haber pasado el invierno en el interior de la agalla (Nieves-Aldrey, 2001b).

Por otro lado, la presencia de agallas de *A. papaveris* en cápsulas de *Papaver* induce una hipertrofia y deformación que hace aumentar de tamaño considerablemente las propias cápsulas, haciendo que adquieran un aspecto globoso (fig. I.22B). Internamente los septos y semillas desaparecen y se transforman en una masa esponjosa, más endurecida hacía el centro, en la cual se encuentran inmersas numerosas cámaras larvales dispuestas de forma independiente y perpendiculares al eje vertical de la propia cápsula (Nieves-Aldrey, 2001b). Las celdillas internas apenas sobrepasan los 2 mm de diámetro y son característicamente ovaladas. Las agallas maduran usualmente en mayo o junio y los insectos emergen la primavera del siguiente año (Nieves-Aldrey, 2001b).

Barbotinia Nieves-Aldrey, 1994.

Se trata de un género monoespecífico cuya única especie, *Barbotinia oraniensis* (Barbotin, 1964), induce la formación de agallas en cápsulas fructíferas de distintas especies de *Papaver* al igual que las especies de *Aylax*.

Descripción y diagnosis: n=10, longitud 2.45 mm (rango 3,07-2,13); anchura 1,03 mm (rango 1,53-0,8) (figs. I.2B; I.6A). Cuerpo más o menos cilíndrico, adelgazado en los extremos, ligeramente más ancho en el tórax a nivel de los segmentos 1-3, y normalmente recurvado en forma de U sobre su región ventral. Cuerpo con 13 segmentos de forma anular; primer segmento, en vista ventral, con su porción dorsal más ancha medial y lateralmente, la ventral estrechándose en la parte inferior de la cabeza pero sin dividirse en dos partes independientes; segmentos 6 a 11 de longitud similar pero progresivamente más estrechos; último segmento truncado en el ápice formando el segmento anal. Color blanco amarillento y tegumento liso. Cabeza (fig. I.9D) redondeada, siempre más ancha dorsalmente; área del vértex regularmente convexa, sin incisión



medial; área antenal y antenas invisibles, tan sólo apreciables un par de pequeñas sedas antenales y otro de sedas laterales separadas. Par de sedas genales muy cortas, siempre visibles. Margen ventral del clípeo prolongado en una pieza sub-rectangular corta; sedas clipeales ausentes. Piezas bucales (fig. I.14B) con labro semicircular, de margen apical convexo, ligeramente más estrecho que el anterior y márgenes laterales redondeados, convergiendo hacia el apical; labro cubriendo parcialmente las mandíbulas que no están completamente expuestas; margen apical del labro con dos pares de sedas, uno ventro-lateral y otro medio-apical; maxilas sub-trianguulares, regularmente convexas con dos pares de palpos maxilares visibles; labio cóncavo de forma más o menos romboidal, más ancho apicalmente y regularmente colapsado; orificio salival claramente visible, redondeado y situado bajo una depresión en forma de embudo; sedas labiales presentes, ligeramente visibles.

Mandíbulas (fig. I.17O), simétricas; con dos dientes; diente apical o externo más desarrollado; longitud del segundo sobrepasando la mitad de la distancia del primero; ápice del diente secundario agudo.

Diversidad, distribución y Biología: La distribución del género es circunmediterránea, con escasas citas en el norte de África, España, Francia y Rumania (Nieves-Aldrey, 2001b). Sus agallas aparecen en cápsulas de diversas especies de *Papaver*, principalmente *P. dubium* L. y *P. rhoeas* L. Dichas agallas son irregularmente esféricas y de diámetro variable (fig. I.22C) y se producen como consecuencia de la transformación del interior de la cápsula fructífera (Nieves-Aldrey, 2001b). Cada agalla, de pared relativamente gruesa, alberga una única cámara larval que puede alcanzar los 3,5 mm de diámetro en los casos más grandes. En cada cápsula puede aparecer un número variable de agallas (normalmente de 1 a 2, raramente mayor). Es frecuente la aparición en la misma cápsula de agallas de *A. minor* junto con las de *B. oraniensis*. La maduración de las agallas se produce entre mediados de la primera y principios del verano, de tal forma que las larvas pasan todo el invierno en el interior, emergiendo los adultos la primavera siguiente para completar el ciclo univoltino (Nieves-Aldrey, 2001b).

Iraella Nieves-Aldrey, 1994.

Se trata de un género pequeño que hasta la fecha incluye exclusivamente dos especies, *I. luteipes* (Thomson, 1877) y la recientemente descrita *I. hispanica* Nieves-Aldrey, 2005. Ambas se encuentran asociadas a papaveráceas de manera



distinta, pero completan junto a las especies de *Aylax* y *B. oraniensis* la comunidad ibero-balear de agallas asociada a especies de *Papaver* conocida hasta la fecha.

Descripción y diagnóstico: n=10, longitud del cuerpo *Iraella luteipes* (Thomson, 1877), 2,73 mm (rango 4-1,53); anchura 0,71 mm (rango 0,87-0,53) (figs. I.2E; I.6D); n=10, longitud del cuerpo *I. hispanica* Nieves-Aldrey, 2005, 2,82 mm (rango 3,3-1,3); anchura 1,34 mm (rango 1,53-1) (figs. I.2D; I.6C). Nieves-Aldrey (2005b), da una descripción detallada de la larva de *I. hispanica*; en los siguientes párrafos solamente mostramos algunos de sus rasgos diagnósticos más destacados en comparación con la otra especie del género, *I. luteipes*. Cuerpo más o menos cilíndrico, pero significativamente diferente en ambas especies; *Iraella luteipes* posee una forma cilíndrica alargada, con bordes más o menos paralelos (figs. I.2E; I.6D), *I. hispanica* es más o menos fusiforme con la máxima anchura a nivel de los segmentos torácicos (figs. I.2D; I.6C). Las larvas de ambas especies son de color blanco amarillento, aunque *I. luteipes* presenta tonalidades más oscuras; tegumento liso en los dos casos. Cuerpo con 13 segmentos; porción ventral del primer segmento relativamente estrecha en *I. luteipes*, llegando a dividirse en dos partes, mientras que ni siquiera se adelgaza en la parte ventral de la cabeza en *I. hispanica*; en *I. luteipes* todos los segmentos corporales son similares en longitud y anchura exceptuando los torácicos y el segmento anal que aparece más estrecho y truncado; en *I. hispanica* los segmentos 6 a 11 son de similar longitud, pero progresivamente más estrechos; el último segmento aparece truncado en el ápice, formando el segmento anal. Cabeza (figs. I.9F; I.10A) redondeada en las dos especies, más ancha dorsalmente, con el vértex no inciso o cóncavo; área antenal y antenas invisibles en *I. luteipes* y pequeñas y poco conspicuas en *I. hispanica*, en la que están presentes, aunque difícilmente apreciables, dos pares de sedas antenales separadas. Sedas genales muy cortas e inconspicuas. Proyección del margen ventral del clipeo corta y sub-rectangular, con un par de sedas clipeales poco conspicuas. Piezas bucales (fig. I.14D, E) con un labro semicircular, con margen apical convexo y más estrecho y márgenes laterales redondeados, convergiendo hacia el margen apical, siendo este ligeramente más ancho en *I. hispanica*; labro cubriendo parcialmente las mandíbulas, siendo apreciable en ocasiones el ápice mandibular en ambas especies; sedas labrales ausentes; maxilas de forma sub-triangular, regularmente convexas, con dos pares de palpos maxilares y un par de sedas maxilares poco conspicuas en ambos casos; labio convexo, de forma romboidal, más ancho apicalmente; orificio salival visible en forma de rendija vertical en las dos especies pero sin ningún tipo de escultura alrededor. Par de sedas labiales visibles.

Mandíbulas (fig. I.18B, C, D), ligeramente asimétricas en el caso de *I. luteipes* y claramente asimétricas en *I. hispanica*; sin escultura ni sedas; mandíbula derecha en visión anterior con tres dientes en ambas especies; izquierda con dos en *I. hispanica* y tres en *I. luteipes*. En ambas mandíbulas el diente apical o externo está mucho más desarrollado, el segundo alcanzando más o menos la mitad de la longitud del primero; ápice de los dientes basales de la



mandíbula derecha relativamente romos, ligeramente redondeados en *I. luteipes* y agudos en *I. hispanica*. Mandíbula izquierda de *I. hispanica* con el segundo diente alargado, y de punta roma, formando con el principal, menos agudo que en la derecha, una acanaladura interna. En la mandíbula izquierda de *I. luteipes* el segundo y tercer diente son de menor tamaño respecto al primero que en mandíbula derecha.

Biología: *Iraella luteipes* se encuentra ampliamente citada por toda Europa y su distribución es amplia debido a la estrecha asociación con una planta, *Papaver somniferum* L., que ha sido introducida en numerosos países europeos. Por el contrario, la distribución de *I. hispanica* está restringida al nordeste de España (Nieves-Aldrey, 2005b). En el caso de *I. luteipes* las agallas son crípticas y aparecen en el interior del tallo de la adormidera (fig. I.22F). Los tallos, en sección transversal, muestran grupos de celdillas elipsoidales más o menos aisladas y abundantes, con diámetros entre 2 y 4 mm, dispuestas paralelamente al eje del tallo (Nieves-Aldrey, 2001b). En cualquier caso en base a observaciones recientes, se puede afirmar que la larva terminal de *I. luteipes* desarrolla, al menos en las fases iniciales de su desarrollo, un comportamiento similar a las larvas barrenadoras de otros insectos fitófagos y, en este sentido, su comportamiento es diferente a la larva relativamente inmóvil, encerrada en su cámara larval, de la generalidad de los cinípidos. Las agallas maduran al finales de la primavera y la emergencia de los adultos se produce en la primavera siguiente.

Las agallas de *I. hispanica* se forman en la flor de las especies *Papaver dubium* L. y de *P. rhoeas* L. (Papaveraceae) (fig. I.22E). El desarrollo de la agalla aborta el proceso de floración de tal manera que, previamente, las yemas florales se transforman en una roseta con pequeñas hojas y brácteas formando un área globular que incluye las celdillas larvales (Nieves-Aldrey, 2005b). Las celdillas son elipsoidales y tienen aproximadamente 3 mm de diámetro. La maduración de las mismas se produce en mayo-junio teniendo una generación anual.

Diastrophus Hartig, 1840.



Se trata de un género pequeño cuyo centro de diversidad está en la región neártica donde está ampliamente representado por al menos 13 especies, asociadas a *Rubus*, *Fragaria* y *Potentilla* (Rosaceae). En Europa hasta la fecha, sólo se han citado dos especies; *D. rubi* sobre especies de *Rubus* y *D. mayri* sobre *Potentilla argentea*. Por el momento en la Península Ibérica sólo existen citas de la primera, siendo por tanto la única especie incluida en nuestro estudio, y de la cual, a continuación aportamos datos morfológicos y biológicos de su último estadio larval.

Descripción y diagnóstico: n=10, longitud 2,84 mm (rango 3,07-2,6); anchura 1,24 mm (rango 1,47-1,07) (figs. I.2C; I.6B). Cuerpo con 13 segmentos, de forma más o menos cilíndrica, con su zona más ancha hacia la mitad, y estrechándose hacia las regiones cefálica y caudal; a nivel del segundo segmento abdominal presenta una constricción conspicua (figs. I.2C; I.6B); primer segmento, en vista ventral, con dos partes, una dorsal y otra ventral, claramente diferenciadas y separadas por una sutura; segmentos 6 al 11 de similar longitud pero progresivamente más estrechos; último segmento formando el segmento anal, truncado en el ápice y de forma cilíndrica, tan ancho como largo,. Color blanquecino y tegumento liso. Cabeza (fig. I.9E) redondeada, más ancha dorsalmente; área del vértex plana; área antenal, antenas y sedas antenales invisibles. Par de sedas genales muy cortas e inconspicuas. Margen ventral del clipeo prolongado en una pieza sub-rectangular ancha situada por encima del labro; sedas clipeales presentes, aunque de pequeño tamaño y poco visibles. Piezas bucales (fig. I.14C) con labro semicircular y margen apical curvado, ligeramente más estrecho que el anterior y márgenes laterales redondeados, convergiendo hacia un margen apical con dos pares de sedas cortas, uno ventro-lateral y otro medio-apical. Maxilas de forma sub-triangular, con un área abultada y estrecha situada en la región ventro-medial de la misma y prolongada hacia el ápice y con dos pares de palpos maxilares y un par de sedas maxilares cortas. Labio grande y convexo de forma más o menos romboidal y regularmente colapsado; orificio salival visible redondeado y bien definido sin ningún tipo de escultura alrededor.

Mandíbulas (figs. I.17P; I.18A) con acusada asimetría, sin escultura ni sedas; ambas mandíbulas con tres dientes pero con diferente morfología; mandíbula derecha, en visión anterior, con un diente principal, otro secundario mucho más corto y muy romo y ancho y un tercero más estrecho y agudo. Mandíbula izquierda con el diente secundario más aguzado y relativamente más largo, casi llegando a la mitad de la distancia del primero; diente terciario extremadamente corto y de ápice menos agudo comparado con el segundo.



Biología: *Diastrophus rubi* (Bouché, 1834) es una especie relativamente común en toda Europa, habiéndose citado también en el norte y noreste de la Península Ibérica (Nieves-Aldrey, 2001b). Induce la formación de agallas en tallos, y ocasionalmente en pecíolos o nervaduras de hojas, de diferentes especies de *Rubus* (Rosaceae), pero siempre en forma de engrosamientos alargados bastante conspicuos que pueden alcanzar tamaños de hasta 10 × 2 cm (fig. I.22D). Las cámaras larvales, de entre 1,5 y 3 mm de diámetro, son relativamente esféricas u ovaladas y se denotan externamente en la agalla en forma de pequeños glóbulos. Dichas cámaras se distribuyen regularmente por el parénquima esponjoso de la agalla de tal forma que su número puede variar en función del tamaño de la agalla, aunque en la más grandes puede llegar a varios cientos (Nieves-Aldrey, 2001b). Las agallas maduran desde mediados de primavera y a lo largo del resto del verano, emergiendo los adultos en la primavera siguiente y completando así un ciclo univoltino.

Isocolus Förster, 1869.

En el ámbito íbero-balear se han citado 5 especies de *Isocolus* Förster. *Isocolus leuzeae* Nieves-Aldrey & Parra, 2003, *I. lichtensteini* (Mayr, 1882) e *I. scabiosae* (Giraud, 1859) forma *rogenhoferi* Wachtl, 1880, son relativamente comunes, están ampliamente distribuidas, y son las que se han incluido en el presente estudio. Las otras dos especies conocidas son relativamente raras, de tal forma que hasta la fecha *I. fitchi* (Kieffer, 1898) solamente se ha citado en dos localidades de la Península Ibérica con escasamente dos registros, e *I. jaceae* se ha colectado únicamente una vez en trampas Malaise en la Comunidad de Madrid (Nieves-Aldrey, 2001b).

Dado que las tres especies incluidas en el presente trabajo presentan escasa variabilidad morfológica entre ellas, pasamos a dar una descripción general de la larva tipo del género, con una pequeña diagnosis de los escasos rasgos morfológicos destacables a nivel específico.

Descripción general: Cuerpo (figs. I.2F; I.6E) con 13 segmentos, de forma más o menos cilíndrica, adelgazada hacia los extremos, siendo más ancho aproximadamente en la región media



(segmentos 2-3 abdominales) y estando además recurvado en forma de U sobre su parte ventral; hacia la parte caudal el cuerpo se adelgaza progresivamente en todas las especies del género; segmentos 6 a 11 de similar longitud pero progresivamente más estrechos; último segmento truncado en el ápice, formando el segmento anal. Color amarillento y tegumento liso. Cabeza (fig. I.10B) trapezoidal, más ancha dorsalmente, con vértex cóncavo e inciso medialmente; área antenal y antenas invisibles. Par de sedas genales muy cortas e inconspicuas. Margen ventral del clípeo prolongado en una pieza corta y sub-rectangular; par de sedas clipeales visibles. Piezas bucales (fig. I.14F) con el labro sub-trapezoidal, con márgenes laterales rectos convergiendo en un margen apical más o menos recto y más estrecho; labro cubriendo parcialmente las mandíbulas, que no son completamente visibles externamente; margen apical del labro con un par de sedas de disposición medio-apical. Maxilas sub-trianguulares y regularmente convexas, con dos pares de palpos maxilares y un par de sedas maxilares poco conspicuas. Labio convexo de forma más o menos romboidal, ligeramente más ancho apicalmente; orificio salival redondeado y situado bajo una depresión en forma de embudo; superior e inferiormente al mismo se aprecia un área densa tuberculada extendida en forma de una banda ancha, que va del margen superior al inferior del labio, pero que no se extiende por áreas laterales del mismo; par de sedas labiales visibles.

Mandíbulas (fig. I.18E), simétricas o ligeramente asimétricas, sin escultura ni sedas; en todos los casos, la visión anterior de ambas mandíbulas muestra un diente principal largo y desarrollado y un diente secundario menos desarrollado, además de una serie de dentículos que se extienden en algunos casos desde el borde inferior del segundo diente por todo el borde interno de la cara externa de la mandíbula. La descripción detallada de la variabilidad específica mandibular dentro de *Isocolus* aparece explicada en el apartado de diagnóstico.

Diagnóstico general: n=8, longitud del cuerpo *Isocolus leuzeae* Nieves-Aldrey & Parra, 2003, 1,68 mm (rango 2-1,33); anchura 1,08 mm (rango 1,33-0,8); n=10, longitud del cuerpo *I. lichtensteini* (Mayr, 1882), 1,73 mm (rango 2,2-1,27); anchura 0,87 mm (rango 1,53-0,8); n=10, longitud del cuerpo *I. scabiosae* (Giraud, 1882) forma *rogenhoferi* Wachtl, 2,38 mm (rango 3-1,67); anchura 1,41 mm (rango 1,67-1,13) (figs. I.2F; I.6E). La diagnóstico a nivel específico dentro del género se debe a caracteres relativamente poco consistentes y por tanto la diferenciación específica es dificultosa, si bien en algunos aspectos como la morfología mandibular las diferencias son algo más acusadas. Tanto en *I. leuzeae* como *I. lichtensteini* no se encontraron caracteres diagnósticos que permitieran diferenciar las dos especies con claridad. Entre estas dos especies e *I. scabiosae* sólo se aprecian algunas diferencias como es que, mientras las dos primeras poseen dos pares de pequeñas sedas antenales separadas, estas sedas se encuentran ausentes en *I. scabiosae* (fig. I.10B). Por otro lado, las mandíbulas de *I. leuzeae* e *I. lichtensteini*, asimétricas en ambos casos, presentan una morfología similar. Mientras en la mandíbula derecha (visión anterior) el diente secundario es relativamente corto y romo y no alcanza la mitad de la longitud del principal, que por otro lado es bastante aguzado, en la izquierda, aquel presenta un borde más afilado y su longitud supera la mitad de la del primero; en ambas mandíbulas aparecen una serie de dentículos en



número variable que van por el borde interno desde el final del segundo diente en adelante, estando más desarrollados en la mandíbula derecha que en la izquierda.

En el caso de *I. scabiosae*, ambas mandíbulas (fig. I.18E) son más o menos simétricas y poseen un segundo diente ligeramente aguzado, que alcanza la mitad de la longitud del diente principal. El margen interno es algo sinuado, aunque las denticulaciones no están tan desarrolladas como en el caso de *I. leuzeae* e *I. lichtensteini*.

Diversidad, distribución y Biología: La distribución del género es paleártica, habiéndose citado seis especies en Europa occidental y unas 15 en países de Europa del este, Ucrania y Rusia (Nieves-Aldrey, 2001b). Todas las especies de *Isocolus* Förster inducen agallas en plantas de la familia Asteraceae. En el caso de la más recientemente descrita *I. leuzeae*, sus agallas aparecen en cabezuelas florales de *Leuzea confiera* L. (fig. I.22G) (Nieves-Aldrey & Parra, 2003). Los aquenios florales se transforman en agallas con una sola celdilla interna en cuyo interior se aloja la larva. Las agallas maduran a finales de primavera verano y las larvas pasan el invierno en el interior cuando las cabezuelas secas caen al suelo, emergiendo la primavera siguiente para completar un ciclo univoltino.

Isocolus lichtensteini induce agallas en tallos de especies de *Centaurea*, generalmente *C. aspera* (Asteraceae). Las agallas (fig. I.22H) son engrosamientos del tallo de tamaño variable, que en algunos casos alcanzan gran nivel de hipertrofia. Su morfología externa es globosa y en el interior se encuentran inmersas las cámaras larvales en un parénquima relativamente duro y leñoso. Las celdillas suelen ser ovaladas y pueden alcanzar los 2 mm de diámetro. Las agallas maduran dependiendo de la zona entre mayo y julio, emergiendo los adultos en la primavera siguiente (Nieves-Aldrey, 2001b).

Por último *I. scabiosae* forma *rogenhoferi*, induce agallas en las brácteas del involucreo o en los aquenios de las cabezuelas florales de *C. scabiosa* (Asteraceae) (fig. I.23A). En el caso de aparecer en aquenios, estos se sueldan formando una masa leñosa dura en cuyo interior están las cámaras larvales, mientras que las agallas en brácteas son de forma sub-esférica o elipsoidal y paredes duras y albergan en su interior una cámara larval de hasta 3 mm de diámetro. Las agallas se desarrollan a lo largo del verano emergiendo los adultos al final de la primavera siguiente (Nieves-Aldrey, 2001b).



Liposthenes Förster, 1869.

Es un género de amplia distribución en Europa, introducido también en Norteamérica, aunque escasamente citado en la Península Ibérica. Incluimos la descripción del último estadio larval de *Liposthenes kernerii* (Wachtl, 1891), una de las dos especies citadas en el ámbito ibero-balear.

Descripción y diagnóstico: n=10, longitud 1,69 mm (rango 2,47-1,2); anchura 0,73 mm (rango 0,87-0,6) (figs. I.2G; I.6F). Cuerpo más o menos cilíndrico y fusiforme y formado por 13 segmentos, que se ensancha ligeramente hacia la mitad, siendo de similar longitud del segmento 6 a 11, pero progresivamente estrechándose hacia la región caudal, donde aparece un segmento anal truncado; larva apareciendo normalmente recurvada en forma de U sobre su parte ventral (figs. I.2G; I.6F). Primer segmento, en vista ventral, con porción dorsal más ancha medial y lateralmente, la ventral estrechándose en la parte inferior de la cabeza sin dividirse en dos partes independientes. Color blanco amarillento y tegumento liso. Cabeza (fig. I.10C) redondeada, más ancha dorsalmente; vértex plano, sin ninguna incisión; área antenal y antenas invisibles, con un par de sedas antenales y laterales muy cortas y separadas. Sedas genales muy cortas e inconspicuas. Margen ventral del clipeo prolongado en una pieza sub-rectangular corta, situada encima del labro; sedas clipeales presentes. Piezas bucales (fig. I.14G) con labro rectangular, de margen apical recto, siendo éste de igual anchura que el anterior y con los márgenes laterales ligeramente redondeados y convergiendo hacia el margen apical; labro cubriendo parcialmente las mandíbulas que no son completamente visibles desde el exterior; margen apical del labro con par de sedas ventro-laterales. Maxilas sub-triangulares, regularmente convexas con dos pares de palpos maxilares visibles. Sedas maxilares conspicuas pero cortas. Labio convexo, grande, de forma más o menos romboidal, más ancho apicalmente; orificio salival visible, de forma redondeada y situado bajo una depresión en forma de embudo; inferiormente al mismo se aprecia un área densa tuberculada en forma de una banda ancha que se extiende hasta el margen inferior del labio pero no por las áreas laterales del mismo. Sedas labiales presentes aunque ligeramente visibles.

Mandíbulas (figs. I.18F, G) ligeramente asimétricas, sin escultura ni sedas; la mandíbula derecha muestra un diente principal, otro secundario más pequeño y un tercero de menor desarrollo. El segundo diente, de ápice relativamente aguzado o afilado, no sobrepasa en longitud la mitad de la longitud del primero.

Mandíbula izquierda solamente con diente primario y un diente secundario con el ápice algo más puntiagudo y más desarrollado que su homólogo derecho, cuya longitud alcanza la mitad de la longitud del primero.



Biología: *Liposthenes kernerii* no es una especie excesivamente citada y la mayoría de los registros relativamente escasos, se encuentran dispersos por el Paleártico. La Península Ibérica es igualmente muy escasa en citas de *L. kernerii*, y por ejemplo aún no ha sido citada en Portugal (Nieves-Aldrey, 2001b).

A diferencia de *L. glechomae*, cuya agalla se produce por hipertrofia de hojas y tallos en *Glechoma hederacea* L. (Lamiaceae) (fig. I.23B), *L. kernerii* produce la formación de agallas en frutos de distintas especies de plantas del género *Nepeta* (Lamiaceae). En la agalla una de las cuatro divisiones del ovario floral se hipertrofia y se transforma en una estructura elipsoidal en cuyo interior hay una única cámara larval (fig. I.23C). Estas agallas pueden llegar casi hasta los 2 mm en su diámetro mayor y 1,5 en el menor. Suelen madurar entre junio y julio tras lo cual caen al suelo, permaneciendo allí hasta que los adultos emergen en la primavera siguiente para completar el ciclo (Nieves-Aldrey, 2001b).

Neaylax Nieves-Aldrey, 1994.

El género *Neaylax* incluye un grupo de especies previamente situadas en el complicado género *Aylax*. Se trata de un género pequeño, con tres especies descritas, cuyas relaciones filogenéticas no está aún claramente definidas (Nieves-Aldrey, 2001b). Las especies del género se distribuyen por el centro y sur de Europa, estando las tres citadas en la Península Ibérica. Exceptuando *Neaylax versicolor* (Nieves-Aldrey, 1985) de dudoso emplazamiento dentro del género, las otras dos especies, *N. verbenacus* (Nieves-Aldrey, 1988) y *N. salviae* Nieves-Aldrey, 2002 están asociadas a labiadas del género *Salvia*.

Descripción general: Cuerpo más o menos cilíndrico y fusiforme, con 13 segmentos que se estrechan progresivamente hacia la región caudal, donde aparece un segmento anal truncado; larva recurvada en forma de U sobre su parte ventral (figs. I.2H; I.3A, B; I.6G, H). Primer segmento, en vista ventral, con porción dorsal más ancha medial y lateralmente, la ventral estrechándose en la parte inferior de la cabeza pero sin dividirse en dos partes independientes. Color blanco amarillento y tegumento liso. Cabeza (fig. I.10D, E, F) redondeada, siempre más ancha dorsalmente; vértex plano, sin ninguna incisión; área antenal y antenas invisibles, con un par de sedas antenales y laterales cortas y separadas. Sedas genales muy cortas e inconspicuas.



Margen ventral del cípeo prolongado en una pieza sub-rectangular corta situada en la base del labro; sedas clipeales presentes. Piezas bucales (figs. I.14H; I.15A, B) con labro trapezoidal, de margen apical recto, más estrecho que el anterior y márgenes laterales también rectos, convergiendo hacia el margen apical; labro cubriendo parcialmente las mandíbulas que no son completamente visibles externamente y con dos pares de sedas, uno ventro-lateral y otro medio-apical; maxilas sub-trianguulares, con dos pares de palpos maxilares visibles. Sedas maxilares conspicuas pero cortas. Labio convexo, grande, más o menos romboidal, más ancho apicalmente; orificio salival visible, redondeado y situado bajo una depresión en forma de embudo; inferiormente al mismo se aprecia un área densa tuberculada extendida en forma de una banda ancha que alcanza el margen inferior del labio, y puede extenderse o no por áreas laterales del mismo. Sedas labiales presentes, claramente visibles. Las mandíbulas (fig. I.18H, I, J, K, L) presentan rasgos morfológicos diferentes en las tres especies.

Neaylax salviae Nieves-Aldrey, 2002.

Diagnosis: n=10, longitud del cuerpo 2, 59 mm (rango 2,67-2,4); anchura 1,21 mm (rango 1,33-1) (fig. I.2H). En Nieves-Aldrey (2002) aparece una descripción detallada de la larva de *N. salviae*. Los principales rasgos diagnósticos de dicha especie son los siguientes: cuerpo de aspecto fusiforme con su anchura máxima aproximadamente hacia la mitad; superficie de la maxila con un área abultada y estrecha situada en la región ventro-medial de la misma y prolongada hacia el ápice; orificio salival franqueado por un área densa tuberculada extendida en forma de una banda ancha hasta el margen inferior del labio y hacia las áreas laterales del mismo (fig. I.14H); mandíbula con tres dientes (fig. I.18H); en vista dorsal con un diente exterior más largo, agudo, un diente intermedio triangular y más romo, aproximadamente la mitad de largo que el diente externo, y uno basal más pequeño y ancho, unas tres veces más corto que el intermedio (Nieves-Aldrey, 2002).

Biología: Se trata de una especie relativamente rara, con escasas citas en partes de Europa central, meridional y oriental, extendiéndose desde Francia hasta Rusia. En la Península Ibérica se ha encontrado hasta ahora solo en la comunidad de Madrid (Nieves-Aldrey, 2002). Induce la formación de agallas en flores de *Salvia lavandulifolia* (Lamiaceae) (fig. I.23D). Dichas agallas son similares a las producidas por *N. verbenacus* en *S. verbenaca*, pero a diferencia de éstas, no están coronadas por el característico mamelón, que corresponde a una de las partes del ovario no transformadas. La corola y el ovario de la flor se transforman en la agalla y esta queda encerrada, abortada, en el interior del cáliz,



sin que se aprecie externamente salvo por un ligero hinchamiento. Las agallas son sub-esféricas, de unos 2,5-3,5 mm de diámetro, con pared delgada y una única y amplia cámara larval. En el sur de la Comunidad de Madrid, las agallas aparecen y maduran en mayo y junio. Son un poco más tardías que las de *Neaylax salviae*, especie con la que coexiste en varias localidades, por la floración más retrasada de su planta hospedadora. Una vez maduras, caen al suelo y el insecto no emerge hasta la siguiente primavera, cuando comienza la floración de su planta anfitriona. El ciclo de vida es univoltino, como es norma en la mayor parte de las especies de Aylacini (Nieves-Aldrey, 2002).

Neaylax verbenacus (Nieves-Aldrey, 1988).

Diagnosis: n=10, longitud del cuerpo 1,77 mm (rango 2,33-1,33); anchura 0,88 mm (rango 1,13-0,53) (figs. I.3A; I.6G). Para *N. verbenacus* los principales rasgos diagnósticos son: cuerpo con su anchura máxima a nivel de los segmentos torácicos; superficie de la maxila con un área abultada y estrecha situada en la región ventro-medial de la misma y prolongada hacia el ápice; área tuberculada que rodea el orificio salival extendida inferiormente en forma de banda ancha hasta el margen inferior del labio y por áreas laterales del mismo (fig. I.15A); mandíbulas ligeramente asimétricas, ambas con tres dientes (fig. I.18I, J): uno principal, uno secundario y otro terciario con diferente grado de desarrollo; diente primario largo y aguzado; diente intermedio triangular más romo que el primero y más corto que la mitad de la longitud del diente externo; diente basal ancho más corto que el intermedio pero distinto en ambas mandíbulas.

Biología: Se trata de otra especie escasamente citada en el sur de Europa, principalmente en España e Italia (Nieves-Aldrey, 2002). Sin embargo en España puede ser relativamente común. Induce la formación de agallas en flores de *Salvia verbenaca* L. y *S. pratensis* L. (Lamiaceae) (fig. I.23E). Son similares a las producidas por *N. salviae* en *S. lavandulifolia* Vahl, pero a diferencia de éstas como se comentó anteriormente, se encuentran coronadas por un mamelón característico, que corresponde a una de las partes del ovario no transformadas. Por lo general la agalla queda semiculta por los sépalos del cáliz floral, de modo que sólo suele ser visible el mamelón superior. Las agallas son bastante tempranas apareciendo y madurando a finales de abril. Una vez maduras, caen al suelo y el insecto no emerge hasta principios de la siguiente primavera, cuando comienza la floración de su planta anfitriona de nuevo (Nieves-Aldrey, 2001b).



Neaylax versicolor (Nieves-Aldrey, 1985).

Diagnosis: n=10, longitud del cuerpo 1,48 mm (rango 2-1,2); anchura 0,73 mm (rango 1-0,6) (figs. I.3B; I.6H). Los principales rasgos diagnósticos de esta especie son: cuerpo con su anchura máxima a nivel de los segmentos torácicos; maxila convexa; orificio salival rodeado por un área densa tuberculada extendida en forma de una banda ancha hasta el margen inferior del labio, pero que no alcanza las áreas laterales del mismo (fig. I.15B); mandíbulas ligeramente asimétricas, ambas con tres dientes (fig. I.18K, L): uno principal, uno secundario y otro terciario con diferente grado de desarrollo; diente primario largo y más o menos aguzado; diente intermedio triangular más romo que el primario, sobre todo en la derecha y más corto que la mitad de la longitud del diente externo; diente basal más corto que el intermedio pero distinto en ambas mandíbulas; mientras que en la derecha es triangular y muy agudo, en la izquierda no pasa de ser un saliente poco conspicuo.

Biología: *N. versicolor* es una especie relativamente común, aunque cuenta con escasas citas debido a lo inconspicuo de sus agallas. En la Península Ibérica ha sido citada escasamente aparte de las antiguas en las que se basó la descripción original (Nieves-Aldrey, 2001b). La especie fue descrita de material originariamente capturado a la red y su biología permaneció inadvertida durante mucho tiempo. Años más tarde Nieves-Aldrey (2003a) describe el ciclo biológico que sorprendentemente la asocia a agallas en frutos de papaveráceas del género *Fumaria* (fig. I.23F). Posiblemente dada la dificultad que entraña el encontrar estos frutos afectados sobre la planta hospedadora, su ciclo biológico ha tardado tanto tiempo en ser descubierto. Los frutos afectados por *N. versicolor* apenas se deforman y en su interior albergan una única cámara larval de hasta 3 mm. Las agallas maduran en primavera y durante el verano caen al suelo cuando la planta está seca. Los adultos que pasan el invierno en forma de larva dentro de las agallas secas, emergen la primavera siguiente completando el ciclo univoltino (Nieves-Aldrey, 2003a).

“Complejo” *Phanacis* Förster, 1860 / *Timaspis* Mayr, 1881.

Constituyen géneros estrechamente relacionados que han sido considerados sinónimos o mantenidos con estatus taxonómico independiente



dependiendo de los distintos autores. Análisis filogenéticos recientes apuntan a que ninguno de los dos es monofilético, por lo que aquí consideramos el conjunto como un complejo taxonómico, tal y como fue definido por Ronquist & Liljeblad (2001).

Este complejo de dos géneros abarca la mayor diversidad de especies de Aylacini citadas hasta la fecha en la Península Ibérica (Nieves-Aldrey, 2001b), ambos géneros se constituyen como un grupo muy homogéneo en cuanto a morfología larval, siendo difícilmente distinguibles a nivel específico de manera aislada. Tan sólo algunos caracteres concretos característicos de algunas especies permiten aportar datos diagnósticos, pero de manera muy somera, pudiendo así identificar las distintas especies, pero casi siempre conociendo datos relativos a las agallas hospedadoras, lo cual es imprescindible en todos los casos para llegar a una correcta identificación de la especie. A continuación se aporta una descripción general de ambos géneros con las principales características morfológicas que los separan del resto; se comenta además una breve diagnosis sobre las diez especies, cuatro de *Phanacis* y seis de *Timaspis*, incluidas en el presente estudio. Las especies de las cuales se aportan datos morfológicos y biológicos de las larvas son: *Phanacis caulicola* (Hedicke, 1939), *P. centaureae* (Förster, 1859), *P. hypochoeridis* (Kieffer, 1887), *P. zwolferi* Nieves-Aldrey, 1995, *Timaspis cichorii* (Kieffer, 1909), *T. lampsanae* (Perris, 1873), *T. lusitanica* Tavares, 1904, *T. phoenixopodos* Mayr, 1882, *T. rufipes* Ionescu & Roman, 1959 y *T. urospermi* (Kieffer, 1901).

Descripción y diagnosis: n=10, *P. caulicola*, longitud 1,63 mm (rango 2-1,33); anchura 0,63 mm (rango 0,73-0,47); n=10, *P. centaureae*, longitud 2,02 mm (rango 2,2-1,73); anchura 0,79 mm (rango 0,93-0,67); n=10, *P. hypochoeridis*, longitud 1,61 mm (rango 2-1,07); anchura 0,59 mm (rango 0,8-0,4); n=10, *P. zwolferi*, longitud 1,98 mm (rango 2,27-1,73); anchura 0,78 mm (rango 1-0,6); n=3, *T. cichorii*, longitud 1,78 mm (rango 1,87-1,67); anchura 0,56 mm (rango 0,6-0,47); n=10, *T. lampsanae*, longitud 1,32 mm (rango 1,53-1,07); anchura 0,59 mm (rango 0,73-0,47); n=7, *T. lusitanica*, longitud 1,42 mm (rango 1,6-1,2); anchura 0,53 mm (rango 0,73-0,47); n=10, *T. phoenixopodos*, longitud 2,36 mm (rango 2,53-2); anchura 0,78 mm (rango 1-0,53); n=2, *T. rufipes*, longitud 1,7 mm (rango 1,65-1,81); anchura 0,94 mm (rango 0,97-0,92); n=10, *T. urospermi*, longitud 1,76 mm (rango 2,07-1,33); anchura 0,95 mm (rango 1-0,8) (figs. I.3C, D; I.7A, B); Cuerpo con 13 segmentos, por lo general deprimido dorsoventralmente. La forma es típicamente sub-



rectangular, debido a que la mayoría de los segmentos corporales poseen la misma anchura; segmentos 1 a 12 de similar longitud pero progresivamente más estrechos desde el 10; último segmento truncado en el ápice (figs. I.3C, D; I.7A, B). Color amarillento y tegumento liso; primer segmento, en vista ventral, con porción dorsal más ancha medialmente, la ventral estrechándose en la parte inferior de la cabeza y dividiéndose claramente en dos partes independientes. Cabeza (fig. I.11A, B) redondeada, siempre más ancha dorsalmente; vértex no inciso; área antenal y antenas invisibles, sedas antenales ausentes. Par de sedas genales muy cortas y poco conspicuas. Margen ventral del clípeo claramente prolongado en una pieza corta y sub-rectangular; par de sedas clipeales visibles. Piezas bucales (fig. I.15C, D) con labro de forma semicircular o sub-trapezoidal, margen apical recurvado o recto y más estrecho, márgenes laterales redondeados o rectos, convergiendo hacia el apical; labro cubriendo parcialmente las mandíbulas que ocasionalmente son visibles desde el exterior; margen apical del labro con dos pares de sedas, uno ventro- lateral y otro medio-apical. Maxilas y labio generalmente reducidos y con frecuencia colapsados; maxilas sub-trianguulares y regularmente convexas; palpos labiales visibles; sedas maxilares presentes pero poco conspicuas; labio pequeño, cóncavo (usualmente colapsado); orificio salival poco visible, redondeado y situado en una depresión; rodeado de un área poco visible de pequeñas vesículas extendida en forma de una banda ancha hasta el margen inferior del labio, pero no extendida por áreas laterales del mismo; sedas labiales visibles.

Mandíbulas (fig. I.18M, N), sin escultura ni sedas y más o menos simétricas, aunque presentan ligeras diferencias entre derecha e izquierda en algunas especies. Pueden tener dos o tres dientes; así en la mayoría de las especies de *Phanacis* y *Timaspis* aparecen tres dientes en cada una, excepto en *P. caulicola*, *T. lusitanica* y *T. phoenixopodos* que presentan dos. En todas las especies de ambos géneros, la longitud del segundo diente de ambas mandíbulas alcanza la mitad de la del diente principal, excepto en la mandíbula derecha de *T. rufipes* y *T. urospermi* y en la izquierda de *P. hypochoeridis*. El segundo diente es ligeramente romo en todos los casos.

Variación: Como reflejo de la cercanía taxonómica y filogenética de estos dos géneros, cuyo estatus taxonómico está aún en discusión, las larvas de las especies de este “complejo” son muy afines entre sí y resultan difícilmente distinguibles (Nieves-Aldrey *et al.*, 2005) por medio de caracteres morfológicos exclusivamente. En cualquier caso, se pueden observar ligeras diferencias en determinados rasgos de algunas especies, si bien en ningún caso se constituyen como rasgos diagnósticos exclusivos de ninguno de los dos géneros y mucho menos de alguna de las especies que forman parte de ellos. En este sentido, la forma del labro por ejemplo es variable y así especies como *Phanacis hypochoeridis*, *Timaspis cichorii*, *T. lamsanae*, *T. phoenixopodos*, *T. rufipes* y *T.*



urospermi presentan un labro más trapezoidal de bordes laterales rectos, mientras que especies como *P. caulicola*, *P. centaureae*, *P. zwolferi* y *T. lusitanica* tienen un labro semicircular con los márgenes laterales y ventral regularmente curvados.

Sin embargo es en las mandíbulas en las que encontramos mayores diferencias y aún así, estas son mínimas. En todos los casos ambas mandíbulas son más o menos simétricas, y en la mayoría ambas presentan tres dientes (fig. I.18N), aunque en *P. caulicola*, *T. lusitanica* y *T. phoenixopodos* aparecen dos (fig. I.18M). En todos los casos aparece un primer diente aguzado y uno secundario ligeramente romo, que alcanza la mitad de la longitud del diente apical, excepto en el caso de la mandíbula derecha de las especies *T. rufipes* y *T. urospermi* en las que ese segundo diente es mucho más corto y no alcanza siquiera la mitad de la longitud del diente primario. Finalmente, el margen interior de ambas mandíbulas desde el tercer o segundo diente, se presenta siempre regularmente entero o sinuado, aunque en el caso de la mandíbula derecha para *P. centaureae* y de ambas para *T. phoenixopodos* aparecen pequeñas e irregulares proyecciones a modo de dientes secundarios.

Diversidad, distribución y biología: Las especies de estos géneros presentan una distribución desigual a lo largo del continente europeo. Especies como *P. centaureae* están ampliamente distribuidas por todo el Paleártico occidental, mientras que otras como *T. lusitanica* poseen áreas de distribución mucho más restringidas. En cualquier caso todas estas especies presentan ciclos univoltinos e inducen agallas en plantas herbáceas de distintas especies de la familia Asteraceae. Las especies *P. caulicola*, *P. centaureae* y *P. zwolferi* inducen agallas sin producir ningún tipo de hipertrofia externamente visible, pero en diferentes especies de compuestas. Mientras que en *P. caulicola* las celdillas (de hasta 3 mm) se encuentran en el interior de los tallos de *Picris echioides* L. (Asteraceae) (fig. I.23G), en *P. centaureae* se encuentran en distintas especies del género *Centaurea* (Asteraceae) (fig. I.23H) (Nieves-Aldrey, 2001b). En *P. zwolferi* las celdillas de hasta 2,5 mm, están compartiendo nicho con las de *Aulacidea freesei* en el interior de los tallos de *Silybum marianum* (L.) Gaertn. (Asteraceae) (fig. I.21B) (Nieves-Aldrey *et al.*, 2004), pero son fácilmente



distinguibles por ser elipsoidales y más alargadas en el eje longitudinal y no tener las paredes cubiertas de seda al contrario que en el caso de *A. freesei*.

De todas las especies de *Phanacis* estudiadas, es *P. hypochoeridis* la única que induce una agalla conspicua en su planta hospedadora. Esta consiste en un engrosamiento fusiforme e irregular de diferente tamaño (hasta 60×10 mm) en tallos de diferentes especies de *Hypochoeris* (Asteraceae) (fig. I.24A), en cuyo interior se encuentran diseminadas las cámaras larvales, que por otro lado pueden alcanzar los 3,5 mm (Nieves-Aldrey, 2001b).

Entre las especies de *Timaspis* consideradas, tan sólo *T. cichorii* induce agallas crípticas en el interior de los tallos de *Cichorium intybus* L. (Asteraceae) (fig. I.24B). Sus celdillas, regularmente elipsoidales, y de hasta 2 mm, se encuentran diseminadas paralelamente al eje longitudinal del tallo en su interior (Nieves-Aldrey, 2001b).

Las agallas de *T. lamsanae* son externamente visibles al constituirse como hipertrofias de tamaño variable en tallos de *Lapsana communis* L. (Asteraceae) (fig. I.24C), que por otro lado pueden alcanzar un tamaño considerable (10×15 mm). Como en otras agallas con hipertrofias irregulares, las celdillas se encuentran dispersas en el interior de la médula dispuestas de manera irregular (Nieves-Aldrey, 2001b).

La especie *T. lusitanica* induce agallas en tallos de *Crepis vesicaria* L. (Asteraceae), siendo estas engrosamientos fusiformes de los tallos de hasta 8 mm de anchura (fig. I.24D). Los tallos se hipertrofian desde la base, donde se encuentran las hojas en roseta. Como en otros casos, las cámaras larvales, ovaladas y de hasta 3 mm se encuentran diseminadas por el interior de la médula de la agalla (Nieves-Aldrey, 2001b).

Las agallas de *T. phoenixopodos* posiblemente sean de las más conspicuas dentro del género. Estas se dan en los tallos de *Lactuca viminea* (L.) J. & C. Presl. (Asteraceae), y consisten en engrosamientos de forma variable (fig. I.24E), aunque más o menos fusiformes, que pueden alcanzar hasta los 50×20 mm; en su interior se encuentran diseminadas las celdillas larvales, las cuales son



elipsoidales y pueden llegar a medir en su diámetro mayor cerca de los 3,5 mm (Nieves-Aldrey, 2001b).

En los tallos de *Crepis pulchra* L. (Asteraceae) aparecen las agallas de *T. rufipes*. Se presentan en forma de ligeros engrosamientos alargados (fig. I.24G), en cuya médula interior se encuentran distribuidas en gran número celdillas larvales, de morfología más o menos elipsoidal (Nieves-Aldrey, 2005a).

Finalmente, las agallas de *T. urospermi* también muy características, se forman por engrosamientos alargados de los tallos de *Urospermum picroides* (L.) Scop. (Asteraceae), llegando a alcanzar un tamaño de 40 × 13 mm (fig. I.24F). En el interior de la médula de la agalla, se encuentran dispuestas de diferente forma, las numerosas celdillas larvales del cinípido (Nieves-Aldrey, 2003b).

Xestophanes Förster, 1869.

En la comunidad estudiada se han incluido dos de las tres únicas especies conocidas del género, *X. brevitarsis* (Thomson, 1877) y *X. potentillae* (Retzius, 1783), ambas de amplia distribución europea y presentes en la fauna Ibérica (Nieves-Aldrey, 2001b). A pesar de su gran parecido morfológico, las larvas de ambas especies presentan pequeñas diferencias que permiten su distinción.

Descripción general: n=10; *X. brevitarsis*, longitud 1,63 mm (rango 1,93-1,2); anchura 0,77 mm (rango 0,93-0,6); n=10, *X. potentillae*, longitud 1,95 mm (rango 2,13-1,67); anchura 1,02 mm (rango 1,13-1) (figs. I.3E; I.7C); Cuerpo compuesto de cabeza y 13 segmentos, de forma típicamente fusiforme, recurvada centralmente en forma de U, ligeramente más ancha hacia la mitad del cuerpo y adelgazada hacia las regiones cefálica y caudal (figs. I.3E; I.7C); primer segmento, en vista ventral, con porción dorsal más ancha medialmente, la ventral estrechándose en la parte inferior de la cabeza pero sin dividirse en dos piezas independientes; segmentos 6 a 11 de similar longitud pero progresivamente más estrechos; último segmento truncado en el ápice. Color amarillento y tegumento liso. Cabeza (fig. I.11C) trapezoidal, siempre más ancha dorsalmente, con el vértex cóncavo, inciso medialmente. Par de sedas genales muy cortas pero inconspicuas. Margen ventral del clípeo prolongado en una pieza corta y sub-rectangular situada en la base del labro; par de sedas clipeales visibles. Piezas bucales (fig. I.15E) con labro de forma trapezoidal, de márgenes laterales y apical rectos y cubriendo más o menos las mandíbulas que no son completamente visibles externamente; margen apical del labro con dos pares de sedas, uno ventro-lateral y otro medio-apical, situado el primero claramente por encima del segundo.



Maxilas de forma triangular y regularmente convexas; sedas maxilares presentes pero inconspicuas. Labio grande y convexo de forma más o menos romboidal, más ancho apicalmente; orificio salival pequeño y redondeado, con sus márgenes claramente definidos. Par de sedas labiales visibles.

Diagnosis general: A pesar de que ambas especies presentan una morfología muy parecida, se aprecian entre ambas ligeras diferencias, sobre todo a nivel antenal y mandibular, que pasamos a describir a continuación. En *X. brevitarsis* las antenas, área antenal y sedas antenales están ausentes o al menos no son visibles, mientras que en *X. potentillae* el área antenal está presente, aunque es pequeña e inconspicua (fig. I.11C). De igual forma los dos pares de sedas antenales, están presentes. Además *X. potentillae* presenta una cresta transversal poco conspicua situada claramente por encima de las sedas antenales en la parte superior de la frente, y que no se encuentra en *X. brevitarsis*.

En cuanto a las mandíbulas, éstas son simétricas en *X. potentillae* y ligeramente asimétricas en *X. brevitarsis*, en ambos casos sin escultura ni sedas. En el primer caso, ambas mandíbulas presentan tres dientes claramente diferenciados (fig. I.18O): uno primario de ápice agudo, otro secundario corto y romo en ningún caso alcanzando la mitad de la longitud del primario y un tercero pequeño e inconspicuo y también agudo.

En el caso de *X. brevitarsis* ambas mandíbulas poseen también tres dientes, con un primero largo de punta aguda y un segundo más romo, aunque no tanto como en el caso de *X. potentillae* y que en la mandíbula derecha alcanza la mitad de la longitud del primer diente, mientras que en la izquierda no. Considerando el tercer diente, en la mandíbula izquierda éste se presenta con longitud similar al segundo, aunque algo más estrecho y romo, mientras que en el caso de la mandíbula izquierda se trata de un denticulo poco conspicuo, aguzado y seguido por algunos denticulos más pequeños de margen irregular.

En relación a los caracteres que diferencian *Xestophanes* dentro de la comunidad, nos encontramos con la presencia de una mandíbula con tres dientes, estando el segundo diente de la mandíbula derecha fuertemente truncado (fig. I.18O). Por otro lado presentan un orificio salival pequeño y redondeado sin ninguna escultura a su alrededor (fig. I.15E). Estos caracteres son compartidos con los géneros *Diastrophus*, dentro de Aylacini y *Periclistus*, dentro de Synergini.

Diversidad, distribución y Biología: El género se encuentran ampliamente distribuido en Europa, aunque la mayor parte de las citas se limitan a Europa occidental. Las dos especies más comunes inducen agallas en estolones de rosáceas de porte herbáceo, que por tanto suelen ser subterráneas, o encontrarse al nivel del suelo o semienterradas. En *X. brevitarsis* las agallas, que aparecen en *Potentilla erecta* (L.) Raeusch (Rosaceae), son de forma esférica y



aproximadamente de 1,5 mm de diámetro, pudiendo aparecer bien aisladas o soldadas en número variable formando agregados de aspecto más o menos arrosariado (fig. I.24H). Cada esfera encierra una única cámara larval. Las agallas maduran en Junio y los adultos pueden emerger durante todo ese mismo mes a partir de agallas del año anterior (Nieves-Adrey, 2001b).

Las agallas de *X. potentillae* aparecen en *P. reptans* L. (Rosaceae) y se pueden presentar de dos formas distintas: unas se constituyen como engrosamientos de tamaño variable, situados en los estolones (fig. I.25A) y otras como abultamientos situados en la superficie de los rizomas. Tanto en una como en otra, en su interior, las celdillas ovaladas pueden presentarse aisladas, más o menos contiguas o coalescentes o bien formando un conglomerado bastante conspicuo que contiene numerosas celdillas larvales, cada una delimitada por su propia pared. Su ciclo es diferente dependiendo si aparece uno o los dos tipo de agallas en la planta, teniendo en este último caso dos generaciones anuales, una por tipo de agalla (Nieves-Aldrey, 2001b).

4. 3. 2 Diplolepidini.

La tribu incluye solamente dos géneros, *Diplolepis* y *Liebelia*, ambos específicamente asociados a arbustos del género *Rosa*. El grupo es de distribución holártica, siendo *Diplolepis* el que agrupa un mayor número de especies (más de 40). *Liebelia* es un pequeño género con una única especie citada (*L. cavarai* Kieffer, 1895), cuya distribución está restringida a la isla de Cerdeña. Por tanto *Diplolepis* es el único género representado en la Península Ibérica (Nieves-Aldrey, 2001b), siendo las especies ibéricas las incluidas en el presente estudio.

Diplolepis Geoffroy, 1762.

Se han incluido entre 4 y 5 de las seis especies de *Diplolepis* citadas hasta la fecha en el ámbito ibero-balear. Dichas especies ibéricas forman parte de las 13 descritas por ahora en la región Paleártica. Todas, como se comentó anteriormente, inducen agallas en las ramas y hojas de distintas especies de



arbustos del género *Rosa* (Rosaceae). Como ocurre en algunos géneros de Aylacini, a pesar de su alto parecido morfológico, la mayoría de las especies presentan rasgos distintivos que junto con datos biológicos permiten diferenciarlas. Las larvas de especies de *Diplolepis* han sido comparativamente mejor estudiadas que las de otros cinípidos. La larva de la especie común europea *D. rosae* ha sido descrita por Nordlander (1973), habiendo aportado datos de morfología y biología larval otros autores como Redfern & Askew (1992) y Randolph (2005), mientras que Nieves-Aldrey *et al.* (2005) han llevado a cabo por primera vez un estudio de morfología comparada basado en imágenes de microscopio electrónico de barrido. Por otro lado, descripciones morfológicas y apuntes de biología de las especies neárticas han sido contribuidas por Shorthouse (1973) y Shorthouse & Leggo (2002).

Descripción general: Cuerpo más o menos fusiforme compuesto de cabeza y 12 segmentos; cuerpo más ancho hacia la región media, adelgazándose ligeramente hacia la región anterior y abruptamente hacia la posterior; último segmento cilíndrico, ligeramente más largo que ancho (figs. I.3F; I.4A, B; I.7D, E, F). Color blanquecino o amarillento. Primer segmento, en vista ventral, con porción dorsal más ancha medialmente, la ventral estrechándose en la parte inferior de la cabeza pero sin dividirse claramente en dos porciones. Cabeza (fig. I.11D, E, F) con margen superior recto o redondeado y vértex no inciso; en la parte superior de la frente presentan una cresta transversal característica, más o menos conspicua; área antenal y antenas invisibles, sedas antenales generalmente presentes. Par de sedas genales presentes, diferentemente desarrolladas. Margen ventral del clipeo generalmente prolongado en una pieza corta y subrectangular; sedas clipeales ausentes. Piezas bucales (fig. I.15F, G, H) con labro de forma más o menos rectangular o elipsoidal, de márgenes laterales redondeados, convergiendo hacia un margen apical también redondeado; labro cubriendo parcialmente las mandíbulas; margen apical del labro con dos pares de sedas, uno ventro-lateral y otro medio-apical. Maxilas de forma subtriangular y generalmente con un área abultada y estrecha situada en la región ventro-medial de la misma y prolongada hacia el ápice; palpos maxilares conspicuos; sedas maxilares presentes y tan largas como la longitud de la maxila; labio generalmente pequeño, cóncavo y de forma más o menos romboidal; orificio salival no visible; escultura del tegumento labial ausente.

Mandíbulas (fig. I.18P; I.19A, B), sin escultura ni sedas, con dos o tres dientes agudos y más o menos simétricas, presentando en cualquier caso algunas diferencias entre especies.

Diplolepis eglanteriae (Hartig, 1840) y *D. nervosa* (Curtis, 1838).



Ambas especies producen agallas prácticamente idénticas, resultando fácil la confusión entre ellas. Ante la falta de certeza relativa a las colectas realizadas se considera que las agallas de las que fueron obtenidas las larvas podrían pertenecer a cualquiera de las dos especies, las cuales presentan caracteres morfológicos muy similares.

Diagnosis: n=4, *D. eglanteriae/nervosa*, longitud 2,18 mm (rango 2,93-1,6); anchura 0,56 mm (rango 0,67-0,4) (figs. I.3F; I.7D). Las especies *D.eglanteriae* y/o *D.nervosa* se caracterizan a diferencia del resto de especies de *Diplolepis* estudiadas por los siguientes estados de carácter: primer segmento torácico sin escultura; cabeza (fig. I.11D) con el margen superior redondeado, con el área del vértex plana; cresta transversal en la parte superior de la frente poco conspicua y situada relativamente alta en la región frontal; sedas antenales ausentes; sedas genales cortas pero conspicuas; margen ventral del cípeo generalmente prolongado en una pieza corta y subrectangular; maxilas regularmente convexas; labio grande y convexo, orificio salival visible, pequeño y redondeado (fig. I.15F). Mandíbulas (fig. I.18P) más o menos simétricas, ambas con dos dientes, aguzados si bien, el segundo es mucho más corto que la mitad de la longitud del primero en sendas mandíbulas; el margen interior de ambas mandíbulas, desde la base del segundo diente, presenta numerosas proyecciones de distinto tamaño, a modo de denticulos secundarios.

Biología: *Diplolepis eglanteriae* es una especie paleártica, ampliamente distribuida en Europa y con numerosas citas en la Península Ibérica, aunque algunas de estas citas, referidas únicamente a las agallas, podrían ser en realidad de *D. nervosa* (Nieves-Aldrey, 2001b). Las agallas aparecen en peciolos y envés de las hojas de distintas especies de rosas silvestres (*Rosa spp.*) (fig. I.25C), siendo más frecuentes en el ámbito íbero-balear las citas sobre *R. canina* L., *R. sempervirens* L. y *R. pouzini* Tratt. Dichas agallas son esféricas, uniloculares y de pequeño tamaño (3-5 mm de diámetro), con la superficie lisa y glabra. Cuando están ocupadas por el inquilino *Periclistus caninae* la superficie de la agalla es más irregular al deformarse y aumentar ésta ligeramente de tamaño. Las agallas aparecen en el verano y maduran a lo largo de los meses de junio, julio y agosto; en septiembre u octubre se desprenden de las hojas y caen al suelo donde completan su desarrollo y pupación de la larva, emergiendo los adultos la primavera siguiente y completando así un ciclo univoltino (Nieves-Aldrey, 2001b).



Diplolepis mayri (Schlechtendal, 1877) y *D. rosae* (Linnaeus, 1758).

Estas dos especies producen agallas muy diferentes, fácilmente distinguibles, resultando prácticamente imposible la confusión entre ellas. En cualquier caso tanto adultos como larvas presentan escasas diferencias morfológicas, siendo más acusado el parecido en el caso de las larvas. En el presente estudio no ha sido posible distinguir con claridad las larvas de una y otra especie salvo algún pequeño detalle, por lo que realizamos una diagnosis conjunta de ambas.

Diagnosis: n=10, *D. mayri*, longitud 2,15 mm (rango 2,33-1,8); anchura 0,83 mm (rango 1,07-0,67); n=10, *D. rosae*, longitud 3,33 mm (rango 4-2,67); anchura 1,73 mm (rango 2-1,47) (figs. I.4A; I.7E). Los rasgos distintivos de las larva terminales de *D. mayri* y *D. rosae* son: primer segmento torácico con pequeñas pústulas conspicuas y espaciadas en su región ventral; cabeza (fig. I.11E) con margen superior recto y área del vértex plana; cresta transversal conspicua, situada justo encima del par de sedas antenales; sedas genales muy largas; margen ventral del clípeo prolongado en una pieza corta y sub-rectangular en *D. mayri*; en *D. rosae*, dicha prolongación es menos aparente; maxilas con un área abultada y estrecha situada en la región ventro-medial de la misma y prolongada hacia el ápice; labio, cóncavo y colapsado, orificio salival invisible (fig. I.15G). Mandíbulas (fig. I.19A) más o menos simétricas aunque en el caso de *D. rosae* existe una ligera asimetría; ambas presentan tres dientes agudos en las dos especies. En *D. mayri* el segundo diente alcanza la mitad de la longitud del primero en ambas mandíbulas, pero en *D. rosae* solamente ocurre en la mandíbula izquierda, puesto que el segundo diente de la derecha es mucho más corto que la mitad de la longitud del primero; el tercero, que también es aguzado, es ligeramente más corto que el segundo en ambos casos; el margen interior de ambas mandíbulas, desde la base del segundo diente, es más o menos entero o sinuado.

Biología: *Diplolepis mayri* es una especie paleártica, ampliamente distribuida en Europa, Asia central y norte de África estando presente con numerosas citas en la Península Ibérica. También ha sido introducida en Norteamérica donde cuenta con importantes poblaciones en Estados Unidos y Canadá (Nieves-Aldrey, 2001b). Las agallas (fig. I.25B) aparecen en distintos órganos de numerosas especies de rosas silvestres (*Rosa spp.*), siendo más frecuentes en el ámbito ibero-balear las citas sobre *R. canina* L. y *R. micrantha* Borrer. Por lo general aparecen en las yemas de las ramas, pudiendo superar en algunos casos los 5



cm. de diámetro. Dichas agallas son de morfología variada pero están formadas por un núcleo central duro cuyo origen es la fusión de numerosas cámaras larvales, revestido de prolongaciones rígidas y espinosas, más o menos espaciadas. Las agallas aparecen en primavera y se desarrollan a lo largo del verano, madurando en agosto o septiembre, emergiendo los adultos la primavera siguiente y completando así un ciclo univoltino.

En cuanto a las agallas de *D. rosae* comparte las mismas preferencias de hábitat, siendo su biología similar a la de *D. mayri*. Las agallas (fig. 1.25D) son semejantes, pero fácilmente distinguibles dado que la superficie de las cecidias no presenta prolongaciones rígidas y espinosas, sino densos y largos apéndices filamentosos, más o menos ramificados, cuyo aspecto asemeja una rizada cabellera. En este caso es más fácil encontrar las agallas, además de en las yemas de los tallos, en ambas caras del limbo foliar o en el cáliz y/o frutos. Su tamaño puede llegar igualmente a los 5 cm de diámetro. El ciclo, es también univoltino y su fenología muy similar a la de *D. mayri* (Nieves-Aldrey, 2001b).

Diplolepis spinosissima (Giraud, 1859).

Diagnosis: n=10, *D. spinosissima*, longitud 1,96 mm (rango 2,87-1,27); anchura 1,03 mm (rango 1,53-0,67) (figs. 1.4B; 1.7F). La larva de la especie *D. spinosissima* se caracteriza por los siguientes estados de carácter: primer segmento torácico con numerosas pústulas conspicuas, tanto en la parte ventral como la dorsal; cabeza (fig. 1.11F) con margen superior recto y área del vértex plana; cresta transversal conspicua, situada justo encima del par de sedas antenales; sedas genales muy largas; margen ventral del clipeo prolongado en una pieza corta y sub-rectangular; maxilas con un área abultada y estrecha situada en la región ventro-medial de la misma y prolongada hacia el ápice; labio concavo y colapsado, orificio salival invisible (fig. 1.15H). Mandíbulas (fig. 1.19B) más o menos simétricas, con tres dientes; los dientes principal y secundario son de ápice agudo y similares en longitud; el terciario es mucho más corto que la mitad de la longitud del primario y secundario; el margen interior de ambas mandíbulas desde la base del segundo diente es más o menos entero o sinuado.

Biología: *Diplolepis spinosissima* es una especie paleártica de amplia distribución, que llega hasta el mediterráneo oriental. En la Península Ibérica, las citas están referidas exclusivamente a localidades del Pirineo (Nieves-Aldrey, 1986; Pujade-Villar, 1993, 1998; Nieves-Aldrey, 2001b). Las agallas (fig. 1.25E)



aparecen en las hojas, frutos y rara vez en los tallos de distintas especies de rosas silvestres (*Rosa spp.*), si bien Plantard (1997) afirma que se trata de una especie asociada casi exclusivamente a *R. pimpinellifolia* L. Dichas agallas son de forma variable, pero la agalla típica foliar se presenta como ensanchamientos más o menos globosos, resaltados en ambas caras del limbo de los foliolos, si bien son más conspicuos en el haz (Nieves-Aldrey, 2001b). Estos pueden estar aislados o más o menos fusionados pudiendo alcanzar entre 5 y 10 mm de diámetro. Cada una de estas masas alberga numerosas celdillas separadas por tabiques más o menos gruesos. Las agallas aparecen en el verano y maduran a lo largo de los meses de junio, julio y agosto; en septiembre u octubre se desprenden de las hojas y caen al suelo donde completan su desarrollo y pupación de la larva, emergiendo los adultos la primavera siguiente y completando así un ciclo univoltino (Nieves-Aldrey, 2001b).

4. 3. 3. Pediaspidini.

Hasta la fecha y considerando la concepción actual de los Pediaspidini, dicha tribu englobaría dos generos: *Pediaspis* e *Hymalocynips*. Mientras que el primero está distribuido en Europa, la distribución del segundo se restringe a Nepal. Se trata de una tribu asociada específicamente a árboles del género *Acer* (Sapindaceae), aunque dicha biología ha sido observada hasta la fecha exclusivamente en el género *Pediaspis* ya que la biología de *Hymalocynips* permanece aún desconocida. Sin embargo, Liljeblad & Ronquist (1998) especulan que dado que en su área nativa existen especies de dichos árboles, pudiera tener la misma asociación biológica que *Pediaspis*.

Pediaspis Tischbein, 1852.

Por el momento tan sólo hay una especie descrita dentro del género *Pediaspis*, la cual está también presente en el ámbito íbero-balear. Se trata de *P. aceris* (Gmelin, 1790), un cinípido heterogónico asociado a árboles del género *Acer* (Sapindaceae) que ha sido citado en localidades del nordeste peninsular. En el resto de Europa ha sido ampliamente citado principalmente en países



centroeuropeos como Austria, Alemania o Suiza, así como en algunas regiones más al Oeste (Rumania o Ucrania).

El último estadio larval de la generación sexual de *P. aceris* ha sido previamente estudiado por Roth (1949), Folliot (1964) y Nieves-Aldrey *et al.* (2005). A continuación se aportan los principales rasgos morfológicos, característico de la larva de cada una de sus dos generaciones, si bien ambas presentan escasas diferencias.

Descripción general: n=10, *P. aceris* (gen. ágama), longitud 2,43 mm (rango 3,33-1,33); anchura 0,95 mm (rango 1,67-0,47) (figs. I.4C; I.7G); n=5, *P. aceris* (gen. sexual), longitud 1,12 mm (rango 1,33-1); anchura 0,56 mm (rango 0,47-0,33) (fig. I.4D). Cuerpo con 13 segmentos anulares, de forma más o menos cilíndrica y ligeramente más ancho hacia la mitad (segmentos 2-3 abdominales); segmentos 6 a 11 de similar longitud pero progresivamente más estrechos; último segmento truncado en el ápice (figs. I.4C, D; I.7G). Color blanco amarillento y tegumento liso. Cabeza (fig. I.12A, B) redondeada, ligeramente más ancha dorsalmente; vértex no inciso; áreas antenales y antenas pequeñas e inconspicuas, tan sólo apreciándose dos pares de pequeñas sedas antenales separadas. Par de sedas genales ausente. Margen ventral del clipeo recto, prolongado ligeramente sobre las mandíbulas, sin ningún par de sedas clipeales visible. Piezas bucales (fig. I.16A, B) con labro de forma más o menos trapezoidal, de márgenes laterales rectos o ligeramente curvados convergiendo hacia el margen apical; el labro cubre parcialmente las mandíbulas; margen apical del labro con un par de sedas medio-apicales. Maxilas de forma redondeada y regularmente convexas; palpos y sedas maxilares ausentes o invisibles. Labio grande y convexo de forma más o menos romboidal, ligeramente más ancho en su región apical; orificio salival invisible; par de sedas labiales visibles.

Diagnosis general: Las larvas de ambas generaciones, ágama y sexual, se parecen, salvo por la mayor talla de la primera y la estructura de las mandíbulas. (fig. I.19C, D). En ambos casos son simétricas y poseen dos dientes por mandíbula. El diente apical agudo, es siempre mucho más desarrollado que el segundo en ambas mandíbulas, pero en el caso de la generación sexual, el diente secundario está muy reducido de modo que la apariencia de la mandíbula es unidentada, mientras que en la generación ágama, dicho diente, que es ligeramente romo, está bien desarrollado y sobrepasa la mitad de la longitud del primero. En las mandíbulas de ambas generaciones el margen interno a partir del segundo diente se presenta entero o más o menos sinuado.

Biología: *Pediaspis aceris* presenta un ciclo heterogónico con dos generaciones anuales, una sexual y otra unisexual de hembras que se reproducen por



partenogénesis, siendo las agallas de ambas totalmente distintas en morfología y nicho, aunque ambas aparezcan en árboles del género *Acer*, incluso en el mismo pie de planta. Las agallas de la generación sexual (fig. I.25F) se forman en el limbo o pecíolo de las hojas y más raramente en flores. Son de forma globosa o esférica de entre 4 y 8 mm de diámetro, de coloración primero verde y después rojiza a medida que avanza su maduración. Cuando están atacadas por parasitoides aparecen con morfologías mucho más irregulares y mucho más hipertrofiadas. En el interior presentan una amplia cavidad larval cuando son esféricas y no están parasitadas, y varias cámaras en una medula más o menos densa y dura cuando están muy parasitadas, o tienen presencia de inquilinos, en cuyo caso persisten más tiempo en el árbol.

Dichas agallas aparecen y se desarrollan en primavera coincidiendo con la aparición y crecimiento de las hojas del árbol. Los adultos emergen de la agalla en junio y ponen sus huevos en las raíces donde se formaran las agallas de la otra generación, la ágama (Nieves-Aldrey, 2001b) (fig. I.25G). Éstas, aparte de la raíz, también pueden aparecer en la parte subterránea del tronco del mismo arce, generalmente *Acer pseudoplatanus* L. (Sapindaceae). Suelen tener forma sub-esférica y normalmente aparecen en forma de agregados de color pardo oscuro y consistencia leñosa. También pueden aparecer de manera aislada en cuyo caso cada una no supera el tamaño de un guisante. En su interior hay una gran cámara larval en la cual se desarrollan las larvas de la generación ágama de *P. aceris* (Nieves-Aldrey, 2001b). Comienzan a formarse en otoño, pero algunas no se desarrollarán hasta después de la diapausa de los huevos de casi dos años (Folliot, 1964).

4. 3. 4. Synergini.

Las larvas de Synergini son, como las de todos los cinípidos, de tipo himenopteriforme. Están formadas por una cabeza desarrollada y trece segmentos corporales, de los cuales, tres forman el tórax, nueve la región abdominal, y uno se constituye como segmento anal. La mayoría son de coloración blanca amarillenta y apariencia fusiforme.



La tribu incluye fundamentalmente especies inquilinas en agallas inducidas por otros cinípidos, principalmente de la tribu Cynipini en árboles del género *Quercus* (Fagaceae). La tribu está formada por 7 géneros de distribución mundial mayoritariamente presentes a lo largo del área holártica, si bien al menos uno aparece en la región neotropical, otro en la oriental y otro en la etiópica.

En el Paleártico se han citado cinco géneros, todos representados en el ámbito ibero-balear con 32 especies (Nieves-Aldrey, 2001b).

Periclistus Förster, 1869.

Dentro de la comunidad de agallas de cinípidos estudiada en esta tesis, las únicas agallas en las cuales hay presencia de inquilinos de la tribu Synergini son las inducidas por especies del género *Diplolepis*, es decir *D. mayri*, *D. rosae*, y por el complejo *D. nervosa/eglanteriae* en distintas especies de *Rosa*. En ambos casos son especies del género *Periclistus*. Se trata de un género holártico con 17 especies, de las cuales 10 aparecen en el Neártico y 7 en el Paleártico, sin encontrarse ninguna especie en ambas regiones a la vez. Las dos especies más conocidas de Paleártico son las que forman parte de la fauna del ámbito ibero-balear, *P. brandtii* (Ratzeburg, 1833) y *P. caninae* (Hartig, 1840). Ambas presentan una morfología muy similar y su último estadio larval es difícilmente distinguible si no se cuenta con datos biológicos.

Descripción general: n=10, *P. brandtii*, longitud 2,11 mm (rango 2,47-1,33); anchura 1,05 mm (rango 1,2-0,8) (fig. I.4E); n=6, *P. caninae*, longitud 1,71 mm (rango 2-1,33); anchura 0,79 mm (rango 0,87-0,67) (figs. I.4F; I.7H). Cuerpo cilíndrico formado por la cabeza y 13 segmentos anulares, ligeramente más ancho hacia la región media del cuerpo (segmentos 2-3 abdominales), estando además recurvado en forma de U sobre su parte ventral; primer segmento, en vista ventral, con las porciones dorsal y ventral separadas por una sutura lateral; segmentos 6 a 11 de similar longitud pero progresivamente más estrechos; último segmento truncado en el ápice, dando lugar al segmento anal (fig. I.4E, F; I.7H). Color amarillento y tegumento liso y glabro. Cabeza (fig. I.12C, D) trapezoidal, con el vértex medialmente inciso, siempre más ancha dorsalmente; área media del vértex cóncava; área antenal y antenas invisibles. Par de sedas genales muy cortas e inconspicuas. Margen ventral del clípeo prolongado en una pieza corta y sub-rectangular situada sobre el labro; par de sedas clipeales visibles. Piezas bucales (fig. I.16C, D) con labro de forma semicircular, de margen apical recurvado y más estrecho y márgenes



laterales redondeados, convergiendo hacia el margen apical; el labro cubre parcialmente las mandíbulas que son parcialmente visibles externamente; el margen apical del labro porta dos pares de sedas, uno ventro-lateral y otro medio-apical, estando situado el primero ligeramente por encima del segundo. Maxilas de forma sub-triangular, con un área abultada y estrecha situada en la región ventro-medial de la misma y prolongada hacia el ápice, con dos pares de palpos maxilares y un par de sedas maxilares conspicuas pero cortas. Labio grande y convexo de forma más o menos romboidal, ligeramente más ancho apicalmente; orificio salival visible, redondeado, pequeño, con márgenes definidos y sin ninguna clase de escultura a su alrededor. Par de sedas labiales visibles.

Mandíbulas (fig. I.19E, F, G, H) fuertemente asimétricas, sin escultura ni sedas; En ambas especies, las dos mandíbulas presentan tres dientes. El principal es un diente largo, de ápice agudo, mientras que el secundario es distinto en las dos. En la derecha, el diente secundario es corto ancho y romo, no llegando a la mitad de la longitud del primero en ninguna de las dos especies. Sin embargo en el caso de la izquierda, dicho diente alcanza dicha longitud, siendo redondeado en su forma. En ambas especies aparece un tercer diente mucho menos desarrollado, si bien el grado de desarrollo de dicho diente es mayor en la mandíbula izquierda.

Diagnosis general: el único rasgo morfológico que permite distinguir ambas especies es la presencia o no de sedas antenales y laterales en el área antenal de la cabeza; *P. brandtii* presenta un par de sedas antenales (fig. I.12C) y carece del par lateral, mientras que en *P. caninae* se da la situación contraria, faltando el par de sedas antenales y estando presente el par lateral (fig. I.12D). Sin embargo *Periclistus* puede diferenciarse perfectamente dentro de la comunidad estudiada por una serie de caracteres que comparte con los géneros de Aylacini *Diastrophus* y *Xestophanes*; se trata de la presencia de una mandíbula tridentada con un segundo diente en la mandíbula derecha fuertemente truncado (fig. I.19F, H) y la presencia de un orificio salival, pequeño y redondeado sin ningún tipo de escultura a su alrededor (fig. I.16C, D).

Biología: Ambas especies son inquilinas en agallas de especies de *Diplolepis* en *Rosa*. *P. brandtii* aparece asociada a *D. rosae* y *D. mayri* (fig. I.24B, D). En el ámbito ibero-balear es mucho más frecuente en agallas de *D. mayri*, al contrario de lo que ocurre en Europa. Las celdillas ocupadas por este inquilino son más pequeñas e irregulares que las del cinípido hospedador; tienen unas paredes más gruesas y habitualmente son coalescentes o están fusionadas entre ellas. Su ciclo biológico es sexual normal con una generación por año (Nieves-Aldrey, 2001b).

En cambio *P. caninae* aparece asociada a agallas de *D. eglanteriae/nervosa* (fig. I.25C) o incluso *D. spinosissima* (fig. I.25E). Las agallas afectadas por esta especie inquilina presentan una obliteración de la cámara del



cinípido gallícola por la presencia de hasta seis cámaras más pequeñas en las que se alojan los inquilinos. En este caso, se trata de un inquilinismo letal, puesto que este comportamiento conduce a la muerte del cinípido hospedador. Las agallas que son uniloculares, suelen tener una apariencia externa totalmente esférica y se deforman ante la presencia del inquilino, con lo que ésta es fácilmente predecible externamente. Como en el caso de la otra especie, su ciclo biológico es sexual univoltino.

5. Resumen de resultados y conclusiones.

- Se efectúa un estudio de la morfología externa de la larva terminal de los Cynipidae asociados con plantas distintas de *Quercus* en la Península Ibérica. Además, se describen y enumeran los rasgos diagnósticos de las larvas de las tribus y los géneros estudiados.
- El estudio ha demostrado que las larvas de los distintos géneros presentan buenos caracteres diagnósticos distintivos y pueden ser utilizados en estudios de filogenia de Cynipidae basados en morfología.
- Se aporta la primera clave publicada de identificación de géneros y especies de cinípidos, basada en el estudio comparado de 39 caracteres de morfología externa de la larva terminal, codificados mediante imágenes de microscopía electrónica de barrido, y sus estados de carácter correspondientes en 40 taxa de cinípidos.
- Se describen por primera vez en conjunto y en detalle las larvas de las tres tribus, y de 14 géneros representando los principales géneros de Cynipidae de Europa asociados con plantas distintas de *Quercus*. Por primera vez para la ciencia se describen e ilustran las larvas de las especies: *Aulacidea tragopogonis*, *A. follioti*, *A. subterminalis*, *Aylax minor*, *Isocolus scabiosae* forma *rogenhoferi*, *Phanacis hypochoeridis*, *Timaspis phoenixopodos*,



Morfología y biología larva Cynipidae

Timaspis cichorii, *Neaylax verbenacus*, *Xestophanes brevitarsis* y *Diplolepis spinossisimae*.





Apéndice I.I.- Caracteres morfológicos de la larva terminal de las especies de Cynipidae codificados para la elaboración de la clave de identificación.

Cuerpo

1. Cuerpo (vista ventral): (0) adelgazándose gradualmente hacia la región posterior (figs. I.1A, B, C, D, E, F, G, H; I.2A, B, D, E, F, G, H; I.3A, B, C, D, E; I.4C, D, E, F); (1) adelgazándose abruptamente hacia la región posterior (figs. I.2C; I.3F; I.4A, B).
2. Segmentos del cuerpo: (0) más anchos aproximadamente hacia la mitad del cuerpo de la larva; cuerpo con apariencia fusiforme (figs. I.1C, D, E, F, H; I.2C, F, G, H; I.3E, F; I.4A, B, C, D, E, F); (1) más anchos a nivel de los segmentos torácicos (1-3) (figs. I.1A, B, G; I.2A, B, D; I.3A, B); (2) todos aproximadamente iguales en anchura; cuerpo con apariencia subrectangular (figs. I.2E; I.3C, D).
3. Cuarto segmento corporal (vista ventral): (0) no más estrecho que el quinto (figs. I.1A, B, D, E, F, G, H; I.2A, B, D, E, F, G, H; I.3A, B, C, D, E; I.4C, D, E, F); (1) claramente más estrecho que el quinto (figs. I.1C; I.2C; I.3F; I.4A, B).
4. Primer segmento torácico: (0) dividido en dos partes, una dorsal y otra ventral separada por una constricción o sutura (figs. I.8A, B, C, D, E, F; I.9A, B, C, D, E, F; I.10A, B, C, D, E, F; I.11A, B, C; I.12C, D, E); (1) no dividida en dos partes (figs. I.11D, E, F; I.12A, B).
5. Tegumento del primer segmento torácico: (0) liso (figs. I.8A, B, C, D, E, F; I.9A, B, C, D, E, F; I.10A, B, C, D, E, F; I.11A, B, C, D; I.12A, B, C, D, E); (1) con pústulas, al menos parcialmente en su región ventral (fig. I.11E); (2) con pústulas, extendidas por todo el segmento (fig. I.11F).
6. Sedas espiniformes dorso-laterales del primer segmento torácico (visión anterior): (0) ausentes (figs. I.8D, F; I.9A, C, D, E, F; I.10A, B, C, D, E, F; I.11A, B, C, D, E, F; I.12A, B, C, D, E); (1) presentes entre tres y seis sedas inconspicuas (figs. I.8A, C, E; I.9B); (2) presentes, más de quince sedas conspicuas (fig. I.8B).
7. Márgenes anteriores y posteriores de la parte ventral del primer segmento torácico: (0) más o menos paralelos, formando un borde posterior a la cabeza o convergiendo ligeramente hacia el área ventral más adelgazada (figs. I.8A, B, C, D, F; I.9A, B, C, D, E, F; I.10B, C, D, E, F; I.11B, C, D, E, F; I.12A, B, C, D), (1) juntándose en el punto más ventral del segmento (figs. I.10A; I.11A).
8. Segmento anal: (0) corto, más ancho que largo (figs. I.1A, B, C, D, E, F, G, H; I.2A, B, D, E, F, G, H; I.3A, B, C, D, E; I.4E, F) (1) cilíndrico, tan largo como ancho o ligeramente más ancho que largo (figs. I.2C; I.3F; I.4A, B, C, D).
9. Número de segmentos corporales (vista lateral): (0) trece (figs. I.5A, B, C, D, E, F, G, H; I.6A, B, C, D, E, F, G, H; I.7A, B, C, G, H); (1) doce (figs. I.7D, E, F).



Region cefálica

10. Margen superior y área medial del vértex: (0) redondeado; área medial plana o convexa (figs. I.8B, D; I.9E, F; I.10A, D, E, F; I.11A, B, D; I.12A, B); (1) recto; área medial plana (figs. I.8A, F; I.9A; I.10C; I.11E, F); (2) medialmente inciso; área medial cóncava o deprimida (figs. I.8E; I.9B, C, D; I.10B; I.11C; I.12A, B, E).
11. Cresta transversal en la parte superior de la frente: (0) ausente (figs. I.8A, B, C, D, E, F; I.9A, B, C, D, E, F; I.10A, B, C, D, E, F; I.11A, B, C; I.12A, B, C, D, E); (1) presente e inconspicua, situada muy por encima de las sedas antenales (fig. I.11D); (2) presente y conspicua, situada justamente encima de las sedas antenales (fig. I.11E, F).
12. Área antenal: (0) invisible (figs. I.8A, B, C, D, E, F; I.9A, B, E; I.10A, B, C, D, E, F; I.11A, B, D, E, F; I.12C, D); (1) pequeña, incompleta e inconspicua (fig. I.9C, D, F; I.11C; I.12A, B) (2) grande y conspicua (fig. I.12E).
13. Sedas antenales: (0) ausentes (figs. I.8E; I.9A, C, E; I.10A, B; I.11A, B, D; I.12D, E); (1) presentes (figs. I.8A, B, C, D, F; I.9B, D, F; I.10C, D, E, F; I.11C, E, F; I.12A, B, C).
14. Sedas laterales del área antenal: (0) ausentes (figs. I.8C; I.9C, F; I.10A; I.11A, B, D, E, F; I.12C, E); (1) presentes (figs. I.8A, B, D, E, F; I.9A, B, D, E; I.10B, C, D, E, F; I.11C; I.12A, B, D).
15. Sedas genales: (0) ausentes (figs. I.12A, B, E); (1) muy cortas e inconspicuas (figs. I.8A, B, C, D, E, F; I.9A, B, C, D, E, F; I.10A, B, C, D, E, F; I.11A, B, C; I.12C, D); (2) cortas pero conspicuas (fig. I.11D); (3) muy largas (figs. I.11E, F).
16. Margen ventral del clípeo: (0) recto o ligeramente prolongado ventralmente por encima del labro (figs. I.15G; I.16A, B); (1) claramente prolongado ventralmente en una pieza subrectangular o trapezoidal que se sitúa encima del labro (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14A, B, C, D, E, F, G, H; I.15A, B, C, D, E, F, H; I.16C, D, E).
17. Sedas clipeales: (0) presentes (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14A, B, C, D, E, F, G, H; I.15A, B, C, D, E; I.16C, D); (1) ausentes (figs. I.15F, G, H; I.16A, B).

Piezas bucales

Labro

18. Forma del labro: (0) semicircular; márgenes laterales y ventrales regularmente curvados (figs. I.13A, B, C, E, F, H; I.14C, D, E; I.15C; I.16C, D); (1) trapezoidal; márgenes laterales rectos y convergiendo hacia un margen ventral también recto (figs. I.13D, G; I.14B, F, H; I.15A, B, D, E); (2) rectangular; márgenes laterales subparalelos o ligeramente curvados (figs. I.14A, G); (3) rectangular o elipsoidales; márgenes laterales claramente curvados (figs. I.15F, G, H; I.16A, B, E).
19. Sedas ventrolaterales: (0) ausentes (figs. I.14D, E, F; I.16A, B); (1) presentes (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14A, B, C, G, H; I.15A, B, C, D, E, F, G, H; I.16C, D).
20. Sedas medioapicales: (0) ausentes (figs. I.14A, D, E, G; I.16E); (1) presentes (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14B, C, F, H; I.15A, B, C, D, E, F, G, H; I.16A, B, C, D).



21. Posición relativa de las sedas labrales: (0) sedas ventrolaterales situadas sólo ligeramente por encima de las sedas medioapicales (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14H; I.15A, B; I.16C, D); (1) sedas ventrolaterales situadas claramente por encima de las sedas medioapicales (figs. I.14B, C; I.15C, D, E, F, G, H).
22. Mandíbulas: (0) más o menos cubiertas por el labro (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14A, B, C, D, G, H; I.15A, B, C, E); (1) expuestas; al menos el ápice del principal diente mandibular visible externamente (figs. I.14E, F; I.15D, F, G, H; I.16A, B, C, D, E).

Maxilas

23. Forma de la maxila: (0) más o menos triangular con el ápice apuntado (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14A, B, C, D, E, F, G, H; I.15A, B, C, D, E, F, G, H; I.16C, D, E); (1) más o menos redondeada (figs. I.16A, B).
24. Superficie de la maxila (vista dorsal): (0) regularmente convexa (figs. I.14A, B, D, E, F, G; I.15B, C, D, E, F; I.16A, B, E); (1) con una proyección estrecha situada ventromedialmente, prolongada hacia el ápice de la maxila (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14C, H; I.15A, G, H; I.16C, D).
25. Palpos maxilares: (0) conspicuos (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14A, B, C, D, E, F, G, H; I.15A, B, C, D, E, F, G, H; I.16C, D); (1) ausentes o inconspicuos (figs. I.16A, B, E).
26. Sedas maxilares: (0) invisibles (figs. I.14A; I.16A, B, E); (1) presentes pero inconspicuas (figs. I.14B, D, E, F; I.15C, D, E); (2) conspicuas pero cortas (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14C, G, H; I.15A, B; I.16C, D); (3) largas, al menos un par tan largo como la maxila (figs. I.15F, G, H).

Labio

27. Forma del labio: (0) grande, convexo (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14A, B, C, D, E, F, G, H; I.15A, B, E, F; I.16A, B, C, D, E); (1) pequeño, cóncavo o deprimido, normalmente colapsado (figs. I.15C, D, G, H).
28. Escultura tuberculada rodeando el orificio salival: (0) presente (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14F, G, H; I.15A, B, C, D); (1) ausente (figs. I.14A, B, C, D, E; I.15E, F, G, H; I.16A, B, C, D, E).
29. Escultura tuberculada rodeando el orificio salival: (0) no extendida hacia arriba por encima del orificio salival; ventralmente extendida en una banda ancha que alcanza el margen ventral del labio, que no está extendida por las áreas laterales del mismo (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14G; I.15C, D; I.16D); (1) no extendida hacia arriba por encima del orificio salival; ventralmente extendida en una gran banda ancha que alcanza el margen ventral del labio y que está extendida por las áreas laterales del mismo (fig. I.15B); (2) extendida hacia arriba por encima del orificio salival; ventralmente extendida en una banda ancha que alcanza el margen ventral del labio, que no está extendida por las áreas laterales del mismo (fig. I.14F); (3) extendida hacia arriba por encima del orificio salival; ventralmente extendida en una gran banda ancha que alcanza el margen ventral del labio y que está extendida por las áreas laterales del mismo (figs. I.14H; I.15A).



30. Forma del orificio salival: (0) pequeño y redondeado, con los márgenes definidos (figs. I.14C; I.15E, F; I.16 C, D, E); (1) grande, en forma de rendija vertical sin márgenes definidos (figs. I.14A, D, E); (2) redondeado, situado bajo una depresión en forma de embudo (figs. I.13A, B, C, D, E, F, G, H; I.14B, F, G, H; I.15A, B, C, D).

Mandíbulas

31. Mandíbulas izquierda y derecha: (0) más o menos simétricas (figs. I.17A, F, G, N, O; I.18D, E, H, M, N, O, P; I.19A, B, C, D); (1) ligeramente asimétricas (alguna variación en la forma y/o tamaño del diente secundario) (figs. I.17B, C, D, E, H, I, J, K, L, M; I.18F, G, I, J, K, L). (2) fuertemente asimétricas (figs. I.17P; I.18A, B, C; I.19E, F, G, H).
32. Numero de dientes en la mandíbula izquierda: (0) dos (figs. I.5M; I.6G); (1) tres (figs. I.17P; I.18I, K; I.19E, G).
33. Numero de dientes en la mandíbula derecha: (0) dos (figs. I.5M; I.6G); (1) tres (figs. I.17C, E, F, G, I, K, M, N; I.18A, C, D, E, G, H, J, L, N, O, P; I.19A, B, F, H).
34. Segundo diente de la mandíbula derecha: (0) alcanzando al menos la mitad de la longitud del diente apical (0.5-0.8) (figs. I.17O; I.18C, D, M, N, O; I.19A, B, C); (1) más corto que la mitad de la longitud del diente apical (0.1-0.44) (figs. I.17C, E, F, G, I, K, M, N; I.18A, E, G, H, J, P; I.19D, F, H).
35. Segundo diente de la mandíbula izquierda: (0) alcanzando al menos la mitad de la longitud del diente apical (figs. I.17B, D, H, J, L, P; I.18B; I.19E, G); (1) más corto que la mitad de la longitud del diente apical (0.1-0.47) (figs. I.18F, I, K).
36. Forma del ápice del segundo diente de la mandíbula derecha: (0) profundamente agudo (figs. I.18P; I.19A, B); (1) ligeramente redondeado (figs. I.17A, C, E, F, G, I, K, M, N, O; I.18C, D, E, G, H, J, L, M, N; I.19C); (2) fuertemente redondeado (figs. I.18A, O); (3) truncado (figs. I.19F, H).
37. Forma del ápice del segundo diente de la mandíbula izquierda: (0) profundamente agudo; (1) ligeramente redondeado (figs. I.17B, D, H, J, L, P; I.18B, F, I, K); (2) fuertemente redondeado (figs. I.19E, G).
38. Margen interno de la mandíbula derecha desde la base del segundo o tercer diente (si están presentes) (vista anterior): (0) más o menos entero o sinuado (figs. I.17E, M, N, O; I.18C, D, G, H, M, N, O; I.19A, B, C, D, F, H); (1) con pequeñas proyecciones irregulares con apariencia de dientes secundarios (figs. I.17A, C, F, G, I, K; I.18E, J, P).
39. Margen interno de la mandíbula izquierda desde la base del segundo o tercer diente (si están presentes) (vista anterior): (0) más o menos entero o sinuado (figs. I.17B, D, L, P; I.18B, F; I.19E, G); (1) con pequeñas proyecciones irregulares con apariencia de dientes secundarios (figs. I.17H, J; I.18I, K).



Apendice I.II.- Matriz cuantitativa resultado de la codificación de los caracteres listados en el Apendice I. El signo de interrogación (?) indica falta de información debido a la imposibilidad de observar dicho caracter en los ejemplares utilizados; el guión (-) se utiliza para indicar que el caracter es inaplicable para la especie en cuestión.

Especies	Caracteres			
	1	11	21	31
<i>Aulacidea follioti</i>	0100010001	0011110011	0001020002	000--1110
<i>Aulacidea freesei</i>	0100020000	0011110011	0001020002	101101110
<i>Aulacidea hieracii</i>	0010010002	0010110011	0001020002	101101100
<i>Aulacidea laurae</i>	0000000000	0011110111	0001020002	001101111
<i>Aulacidea martae</i>	0000010002	0001110011	0001020002	001101111
<i>Aulacidea pilosellae</i>	0000000001	0011110011	0001020002	101101111
<i>Aulacidea subterminalis</i>	0100000001	0001110111	0001020002	101101111
<i>Aulacidea tragopogonis</i>	0000010002	0011110011	0001020002	101101100
<i>Aylax minor</i>	0100000002	0100110210	-0000001-10	01101100
<i>Aylax papaveris</i>	0000000002	0100110210	-0000001-11	01101100
<i>Barbotinia oraniensis</i>	0100000002	0111110111	10000101-2	000001100
<i>Diastrophus rubi</i>	1010000100	0001110011	10010201-0	211102100
<i>Iraella hispanica</i>	0100000000	0110110000	-0000101-1	201001100
<i>Iraella luteipes</i>	0200001000	0000110000	-1000101-1	011011100
<i>Isocolus leuzeae</i>	0000000002	0011110101	-000010022	101101111
<i>Isocolus lichtensteini</i>	0000000002	0011110101	-000010022	101101111
<i>Isocolus rogenhoferi</i>	0000000002	0001110101	-100010022	001101111
<i>Liposthenes kernerii</i>	0000000001	0011110210	-000020002	101111100
<i>Neaylax salviae</i>	0000000000	0011110111	0001020032	011111100
<i>Neaylax verbenacus</i>	0100000000	0011110111	0001020032	111111111
<i>Neaylax versicolor</i>	0100000000	0011110111	0000020012	-11-111-1
<i>Phanacis caulicola</i>	0200001000	0000110011	1000011002	000001100
<i>Phanacis centaureae</i>	0200001000	0000110011	1100011002	011001110
<i>Phanacis hypochoeridis</i>	0200001000	0000110111	1100011002	011011100
<i>Phanacis zwolferi</i>	0200001000	0000110011	1100011002	011001100
<i>Timaspis cichorii</i>	0200001000	0000110111	1100011002	011001100
<i>Timaspis lampsanae</i>	0200001000	0000110111	1100011002	011001100
<i>Timaspis lusitanica</i>	0200001000	0000110011	1100011002	0-0001100
<i>Timaspis phoenixopodos</i>	0200001000	0000110111	1000011002	000001111
<i>Timaspis rufipes</i>	0200001000	0000110111	1000011002	011101100
<i>Timaspis urospermi</i>	0200001000	0000110111	1100011002	011101100
<i>Xestophanes brevitarsis</i>	0000000002	0000110111	10000101-0	?1111220?
<i>Xestophanes potentillae</i>	0000000002	0111110111	10000101-0	011012200
<i>Diplolepis mayri</i>	1011100111	20103-1311	11010311--	011000000
<i>Diplolepis nervosa-eglanteriae</i>	1011000110	1000211311	11000301-0	011110011
<i>Diplolepis rosae</i>	1011100111	2010301311	11010311--	011000000
<i>Diplolepis spinosissimae</i>	1011200111	2010311311	11010311--	011000000
<i>Pediaspis aceris (sex)</i>	0001000100	0111001301	-1101001--	00011--00
<i>Pediaspis aceris (agm)</i>	0001000100	0111001301	-1101001--	000001100
<i>Periclistus brandtii</i>	0000000002	0010110011	01010201-0	211103200
<i>Periclistus caninae</i>	0000000002	0001110011	0101020100	211103200
<i>Andricus fecundatrix (agm)</i>	01000000-2	0200010300	-1001001-0	011101111



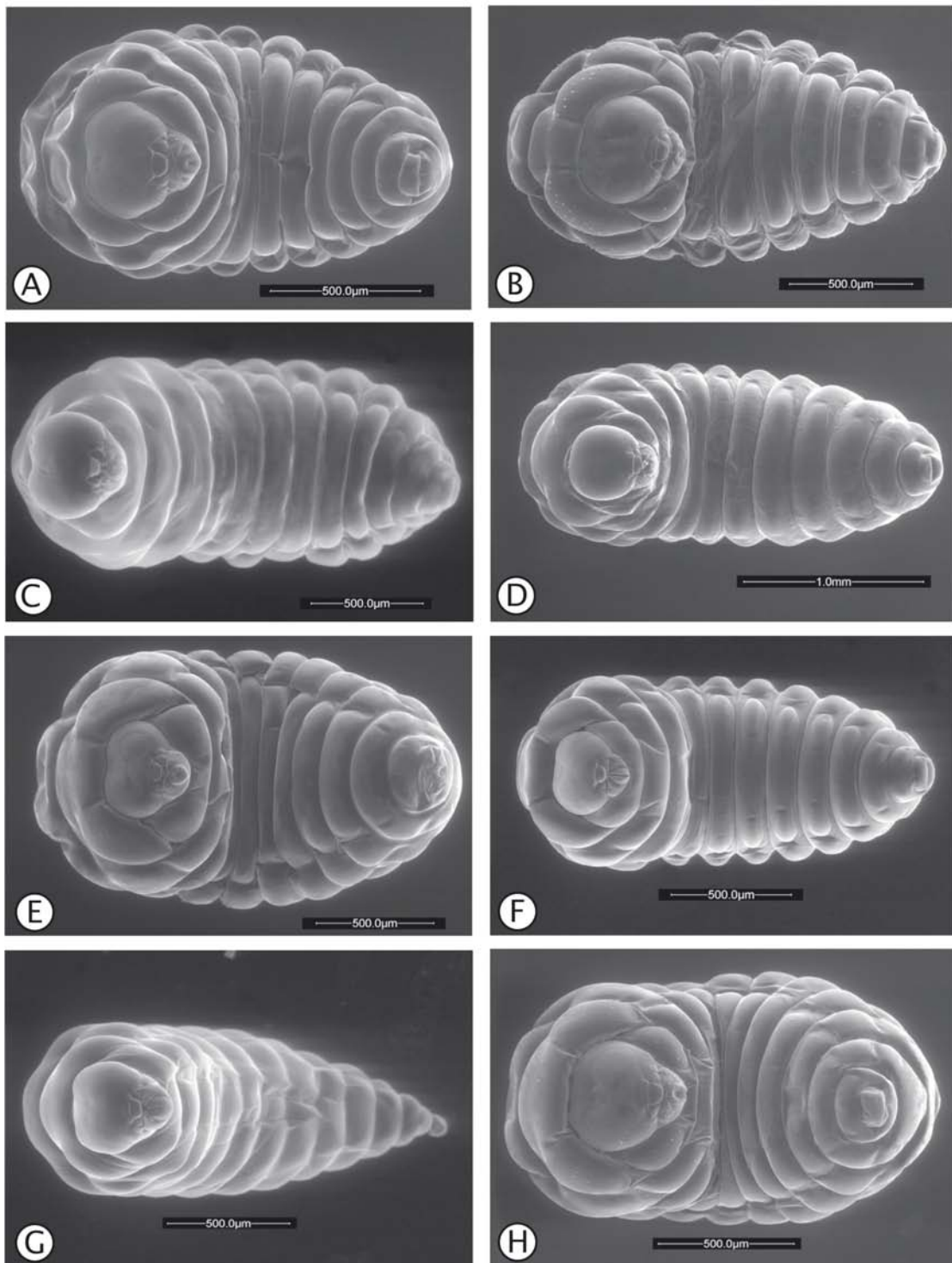


Figura 1.1.- Vista ventral del cuerpo de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. –A. *Aulacidea follioti*. –B. *Aulacidea freesei*. –C. *Aulacidea hieracii*. –D. *Aulacidea laurae*. –E. *Aulacidea martaе*. –F. *Aulacidea pilosellae*. –G. *Aulacidea subterminalis*. –H. *Aulacidea tragopogonis*.

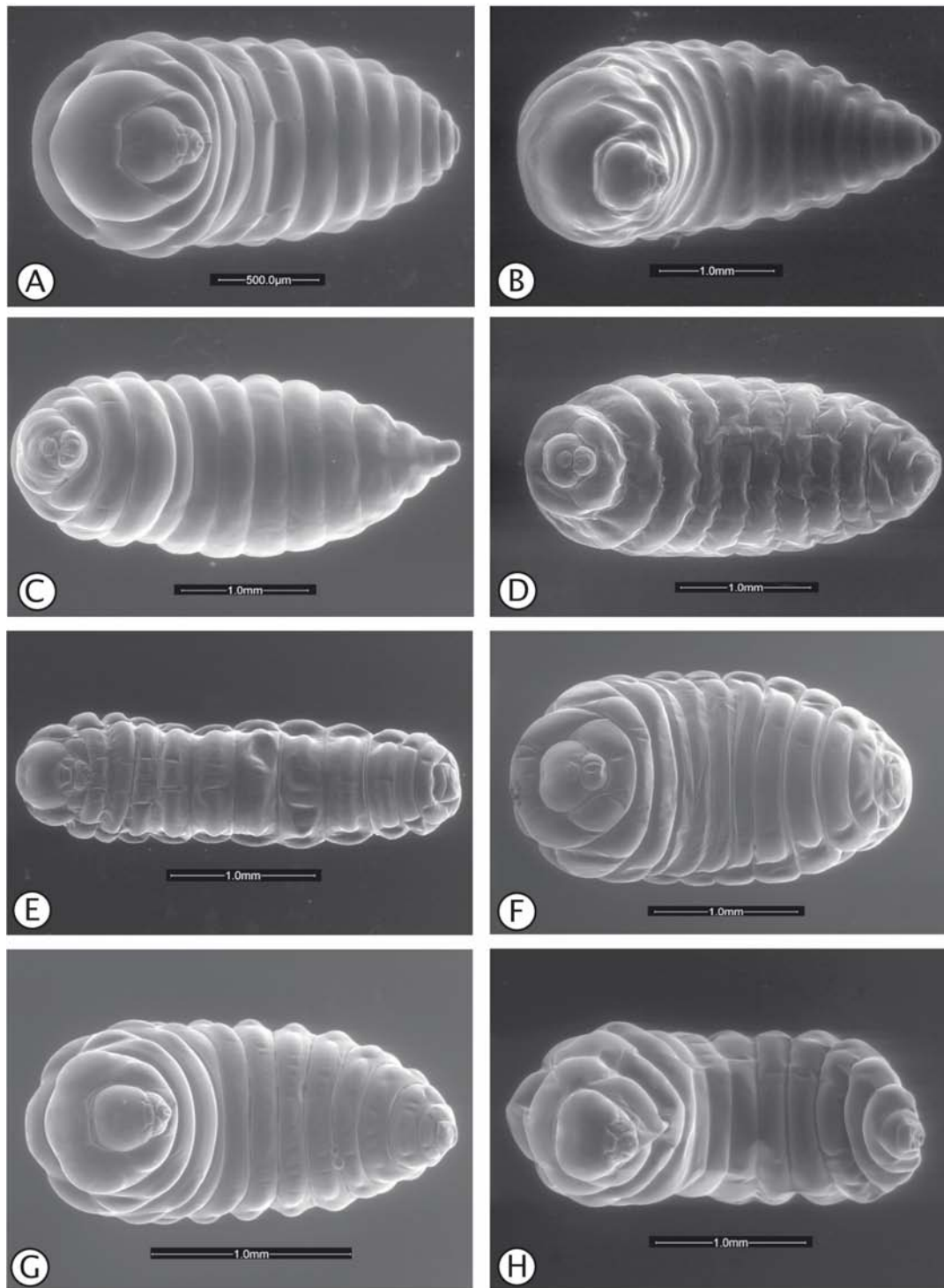


Figura 1.2.- Vista ventral del cuerpo de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. –A. *Aylax minor*. –B. *Barbotinia oraniensis*. –C. *Diastrophus rubi*. –D. *Iraella hispanica*. –E. *Iraella luteipes*. –F. *Isocolus scabiosae* forma *rogenhoferi*. –G. *Liposthenes kernerii*. –H. *Neaylax salviae*.

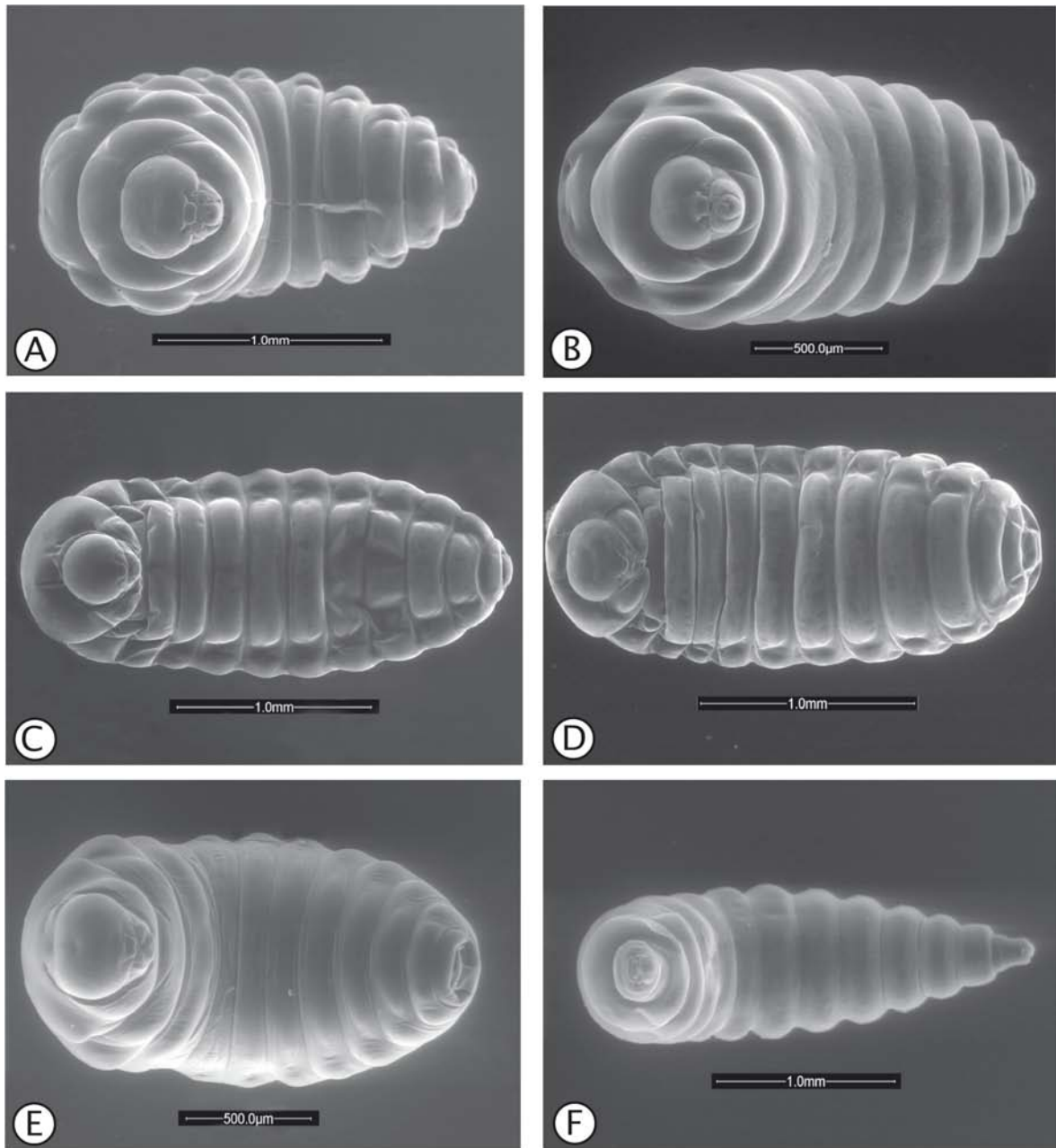


Figura 1.3.- Vista ventral del cuerpo de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. –A. *Neaylax verbenacus*. –B. *Neaylax versicolor*. –C. *Phanacis caulicola*. –D. *Timaspis lampsanae*. –E. *Xestophanes potentillae*. –F. *Diplolepis eglanteriae/nervosa*.

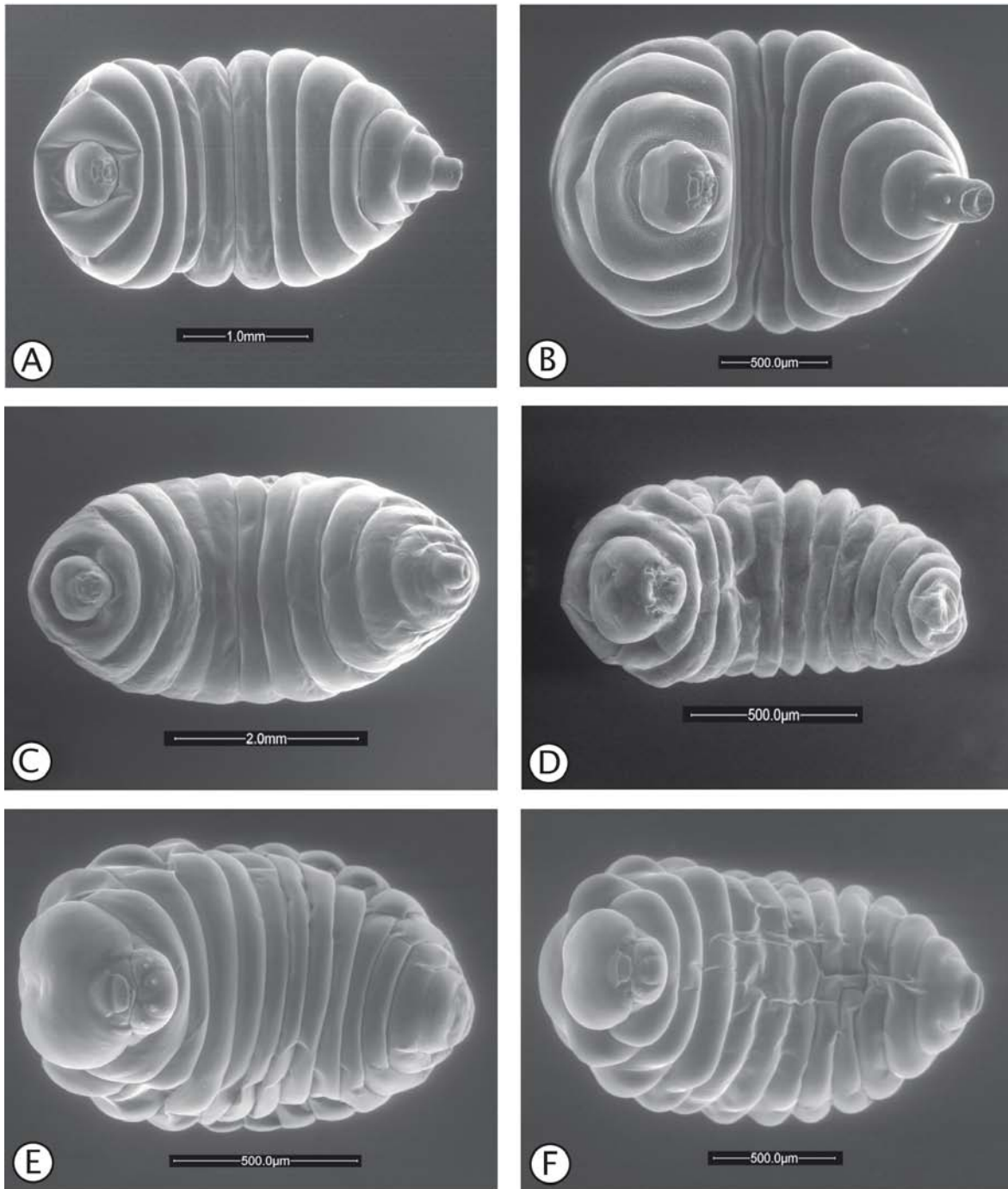


Figura I.4.- Vista ventral del cuerpo de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. –A. *Diplolepis rosae*. –B. *Diplolepis spinosissima*. –C. *Pediaspis aceris* (agm.). –D. *Pediaspis aceris* (sex.). –E. *Periclistus brandtii*. –F. *Periclistus caninae*.

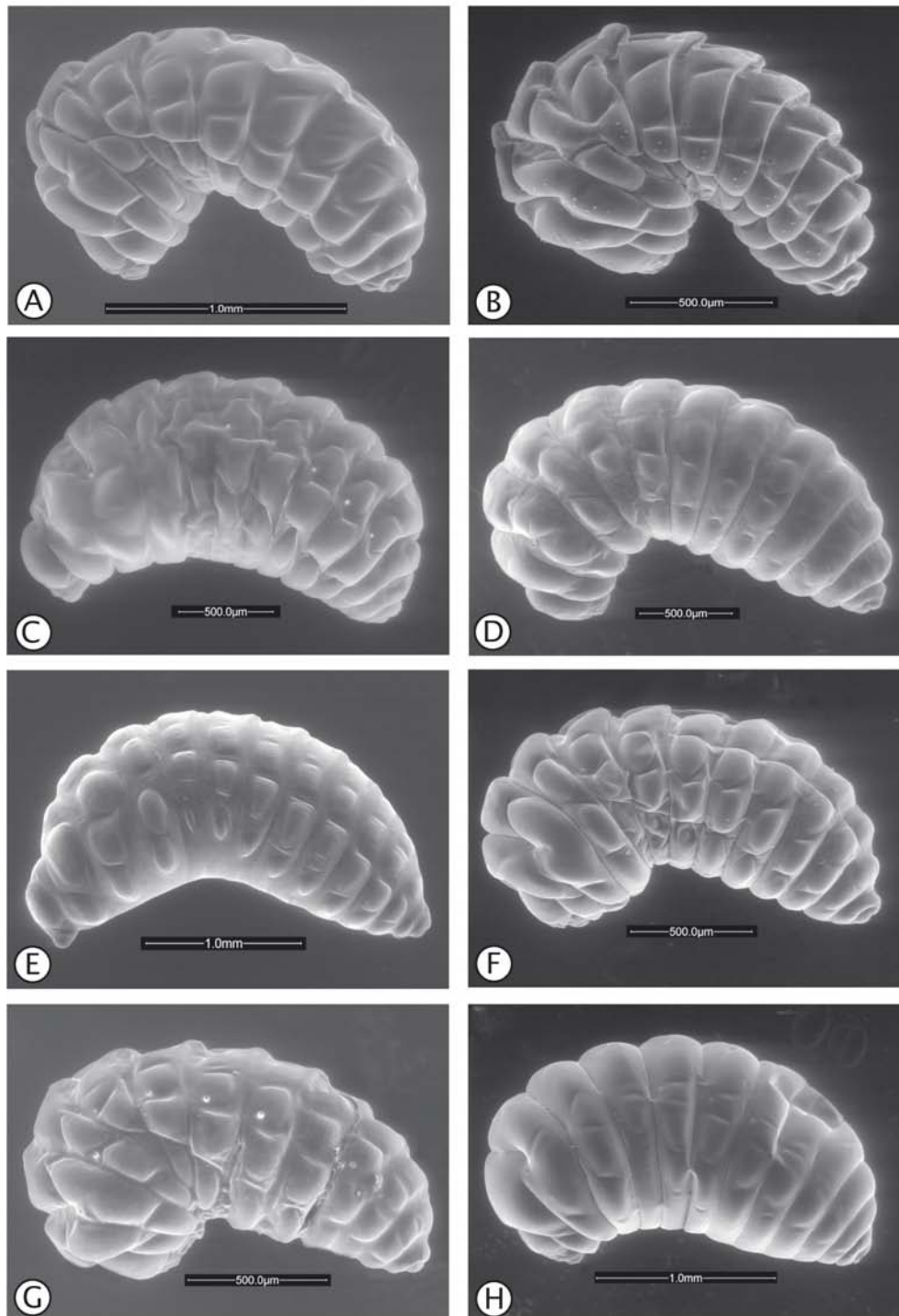


Figura 1.5.- Vista lateral del cuerpo de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. –A. *Aulacidea follioti*. –B. *Aulacidea freesei*. –C. *Aulacidea hieracii*. –D. *Aulacidea laurae*. –E. *Aulacidea martae*. –F. *Aulacidea pilosellae*. –G. *Aulacidea tragopogonis*. –H. *Aylax minor*.

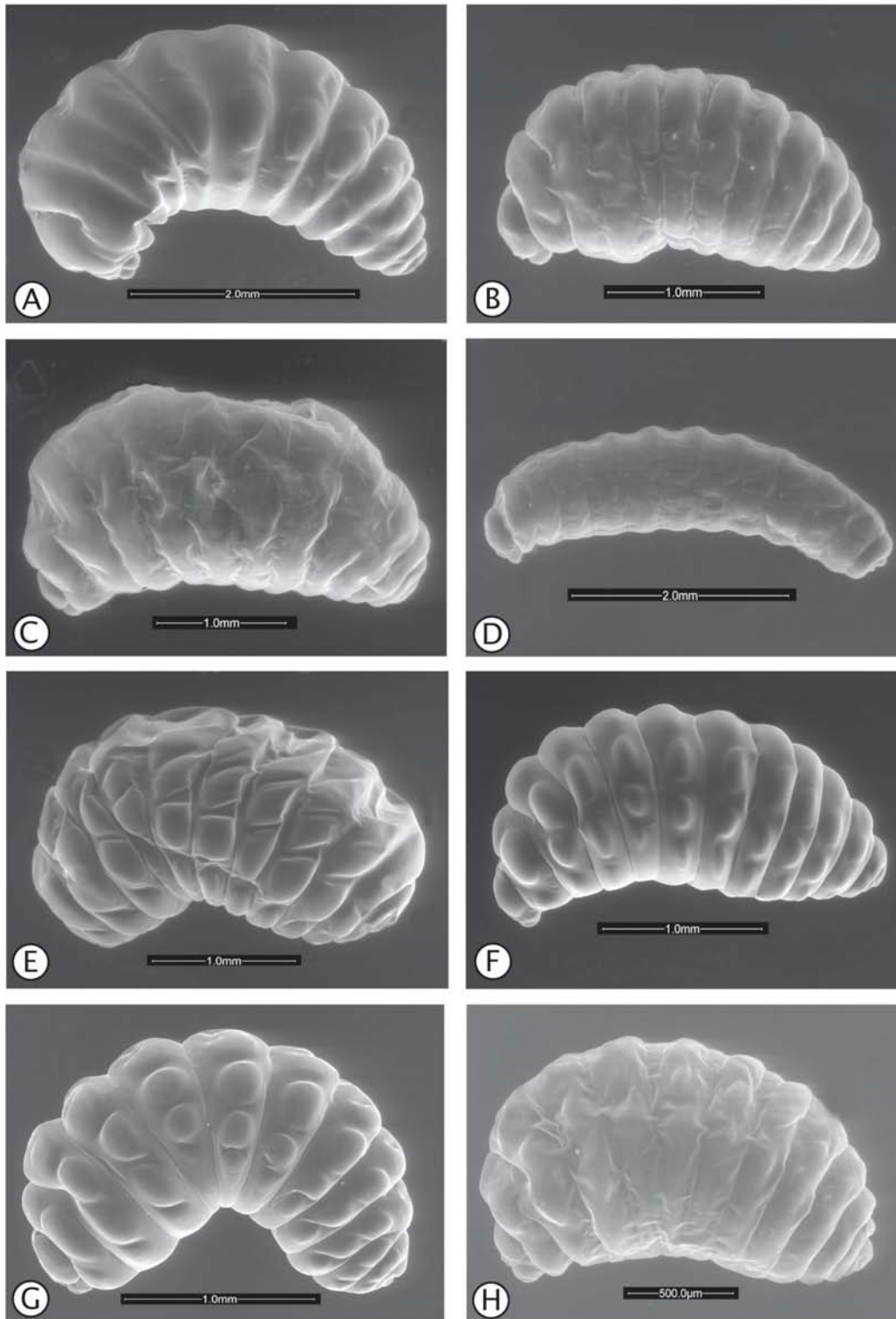


Figura 1.6.- Vista lateral del cuerpo de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. –A. *Barbotinia oraniensis*. –B. *Diastrophus rubi*. –C. *Iraella hispanica*. –D. *Iraella luteipes*. –E. *Isocolus scabiosae* forma *rogenhoferi*. –F. *Liposthenes kernerii*. –G. *Neaylax verbenacus*. –H. *Neaylax versicolor*.

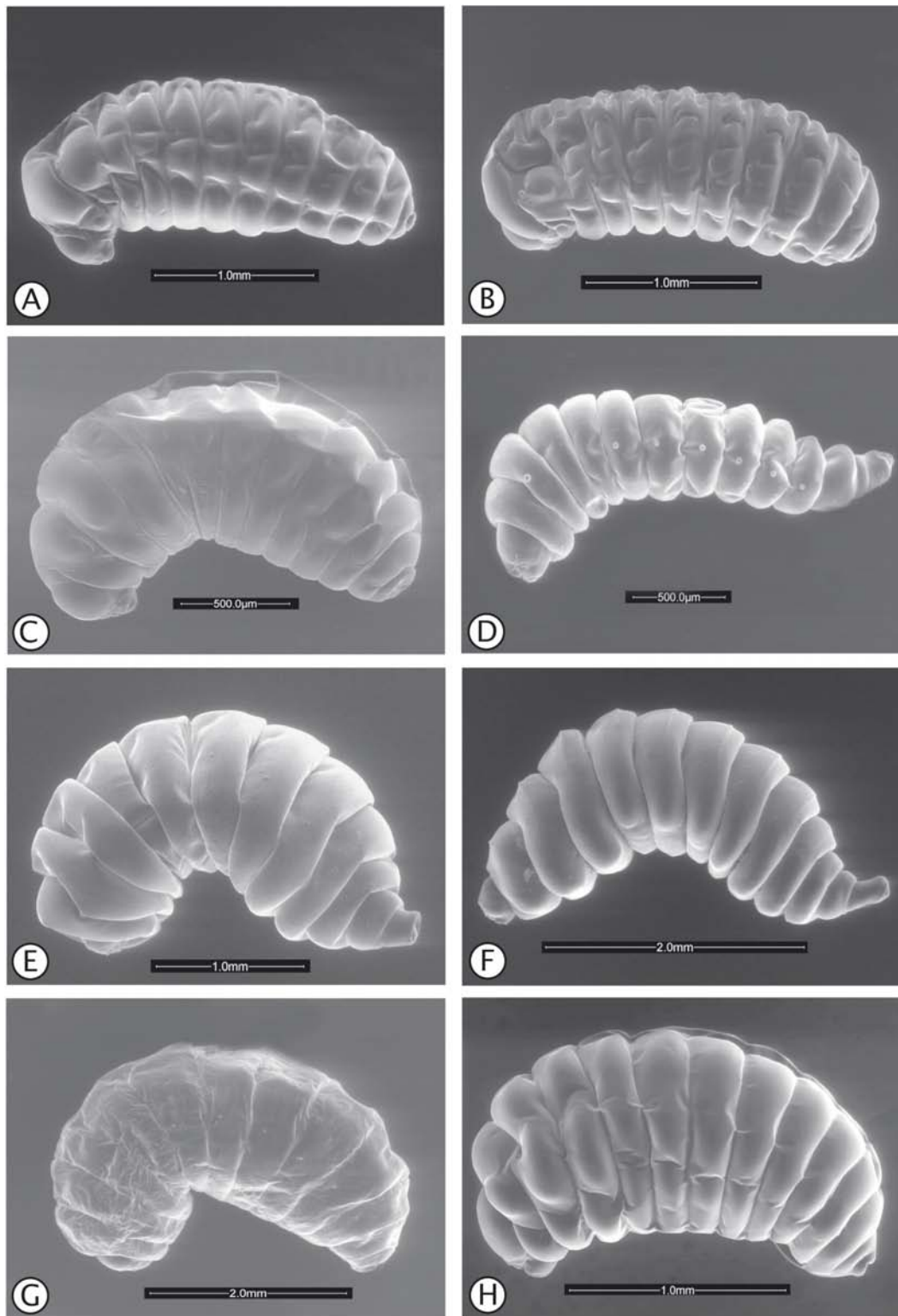


Figura 1.7.- Vista lateral del cuerpo de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. -A. *Phanacis caulicola*. -B. *Timaspis lampsanae*. -C. *Xestophanes potentillae*. -D. *Diplolepis eglanteriae/nervosa*. -E. *Diplolepis rosae*. -F. *Diplolepis spinosissima*. -G. *Pediaspis aceris* (agm.). -H. *Periclistus caninae*.

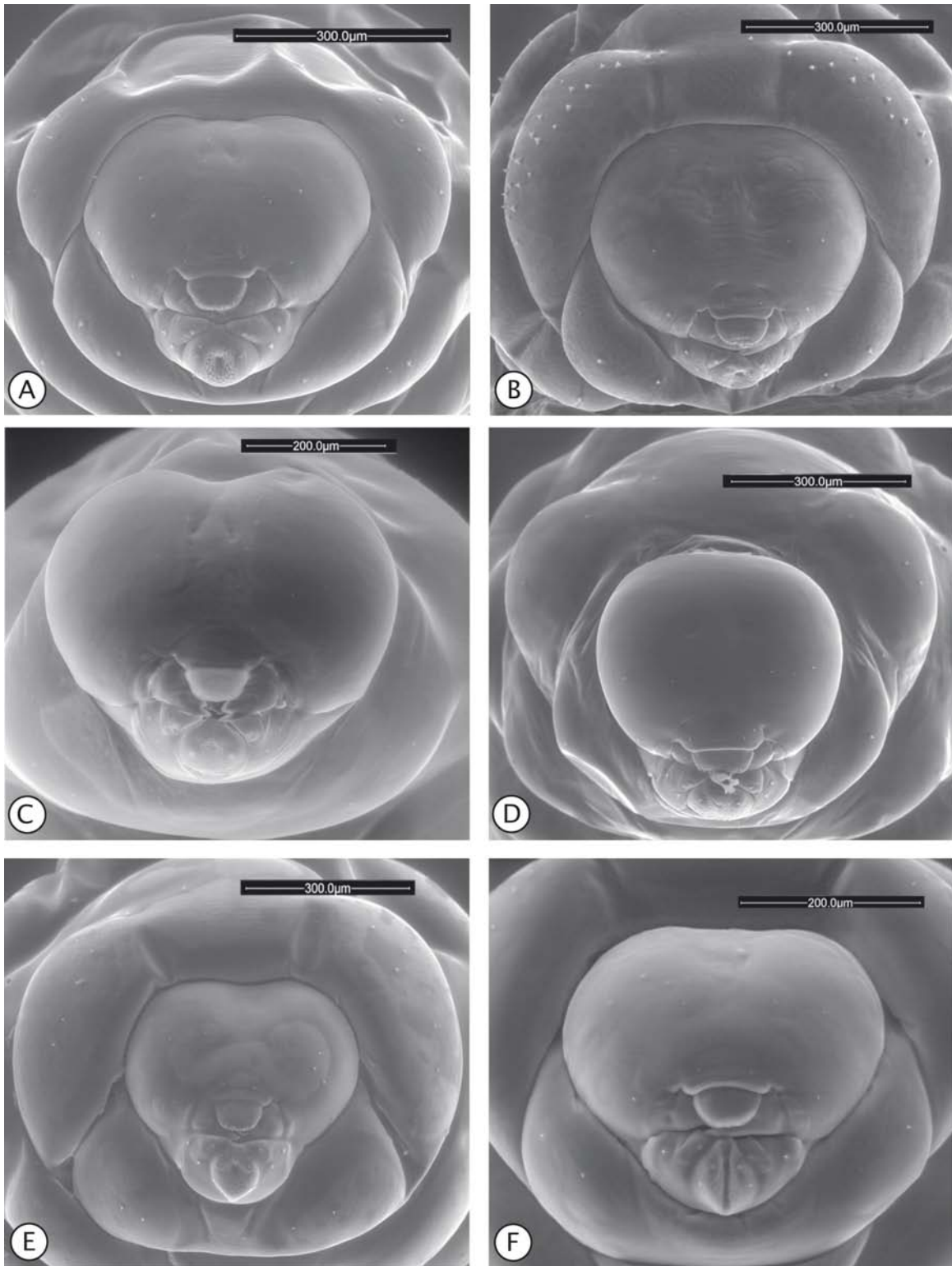


Figura 1.8.- Vista anterior de la cabeza de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. -A. *Aulacidea follioti*. -B. *Aulacidea freesei*. -C. *Aulacidea hieracii*. -D. *Aulacidea laurae*. -E. *Aulacidea martae*. -F. *Aulacidea pilosellae*.

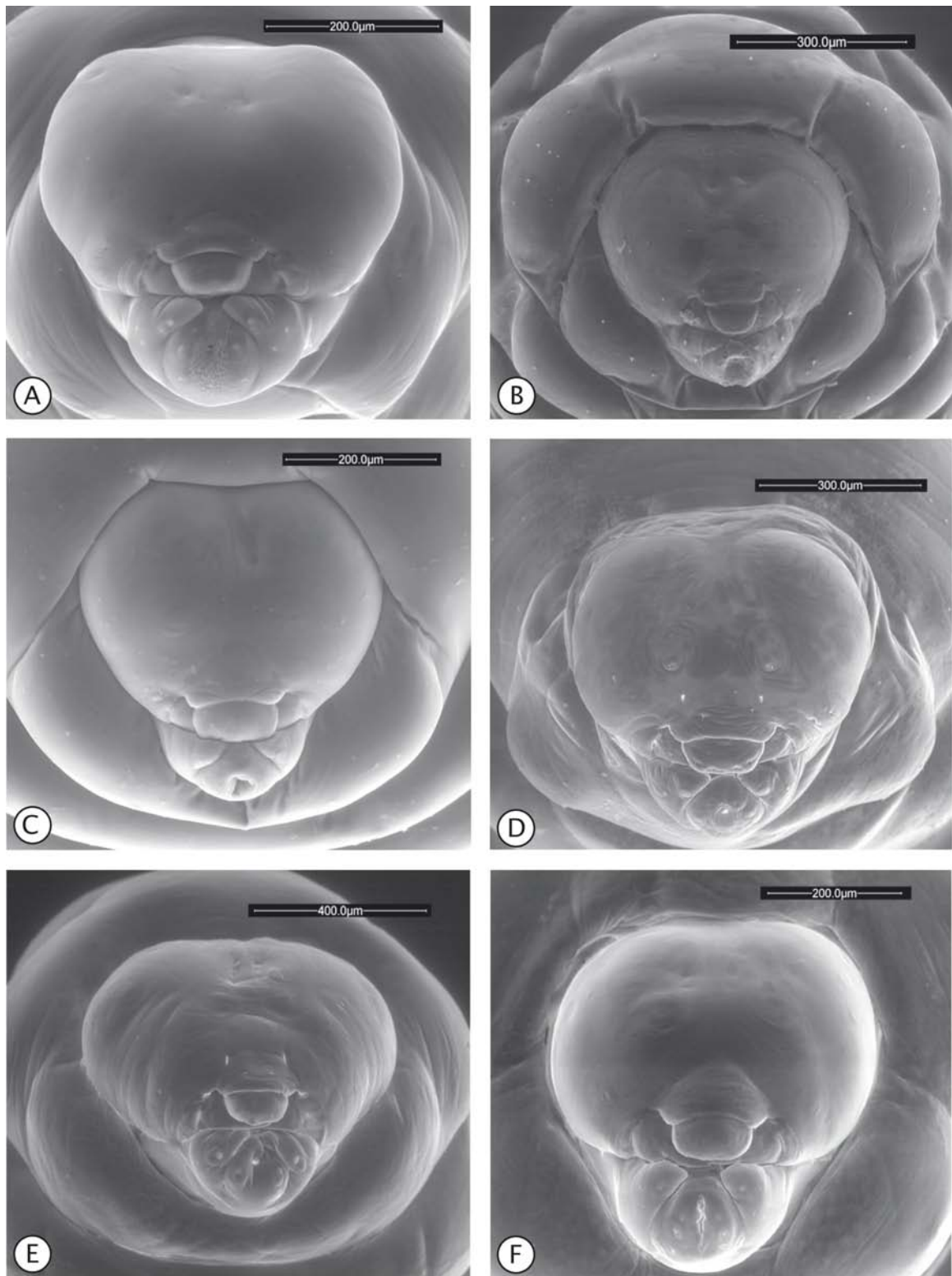


Figura I.9.- Vista anterior de la cabeza de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. –A. *Aulacidea subterminalis*. –B. *Aulacidea tragopogonis*. –C. *Aylax minor*. –D. *Barbotinia oraniensis*. –E. *Diastrophus rubi*. –F. *Iraella hispanica*.

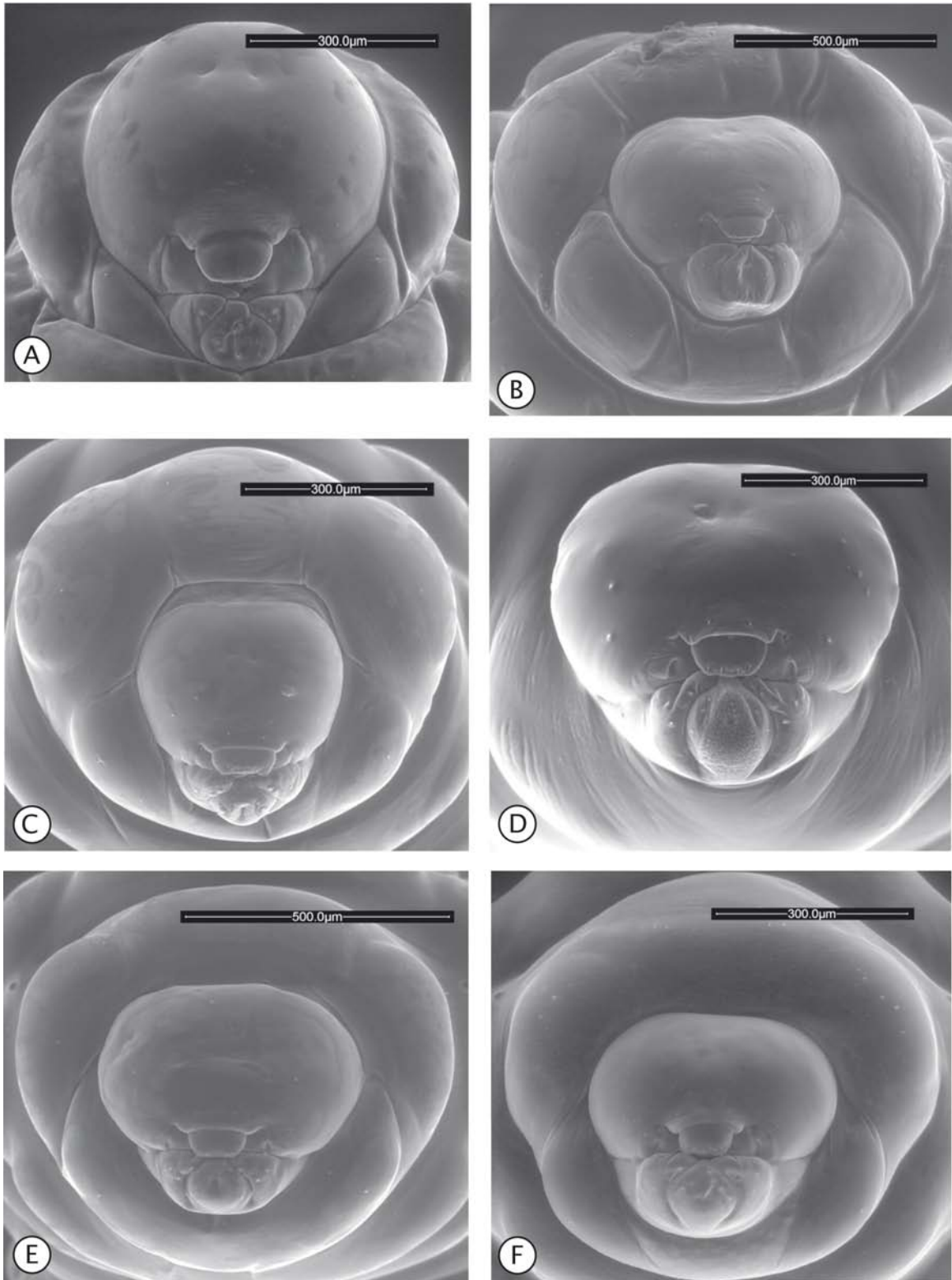


Figura I.10.- Vista anterior de la cabeza de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. –A. *Iraella luteipes*. –B. *Isocolus scabiosae* forma *rogenhoferi*. –C. *Liposthenes keneri*. –D. *Neaylax salviae*. –E. *Neaylax verbenacus*. –F. *Neaylax versicolor*.

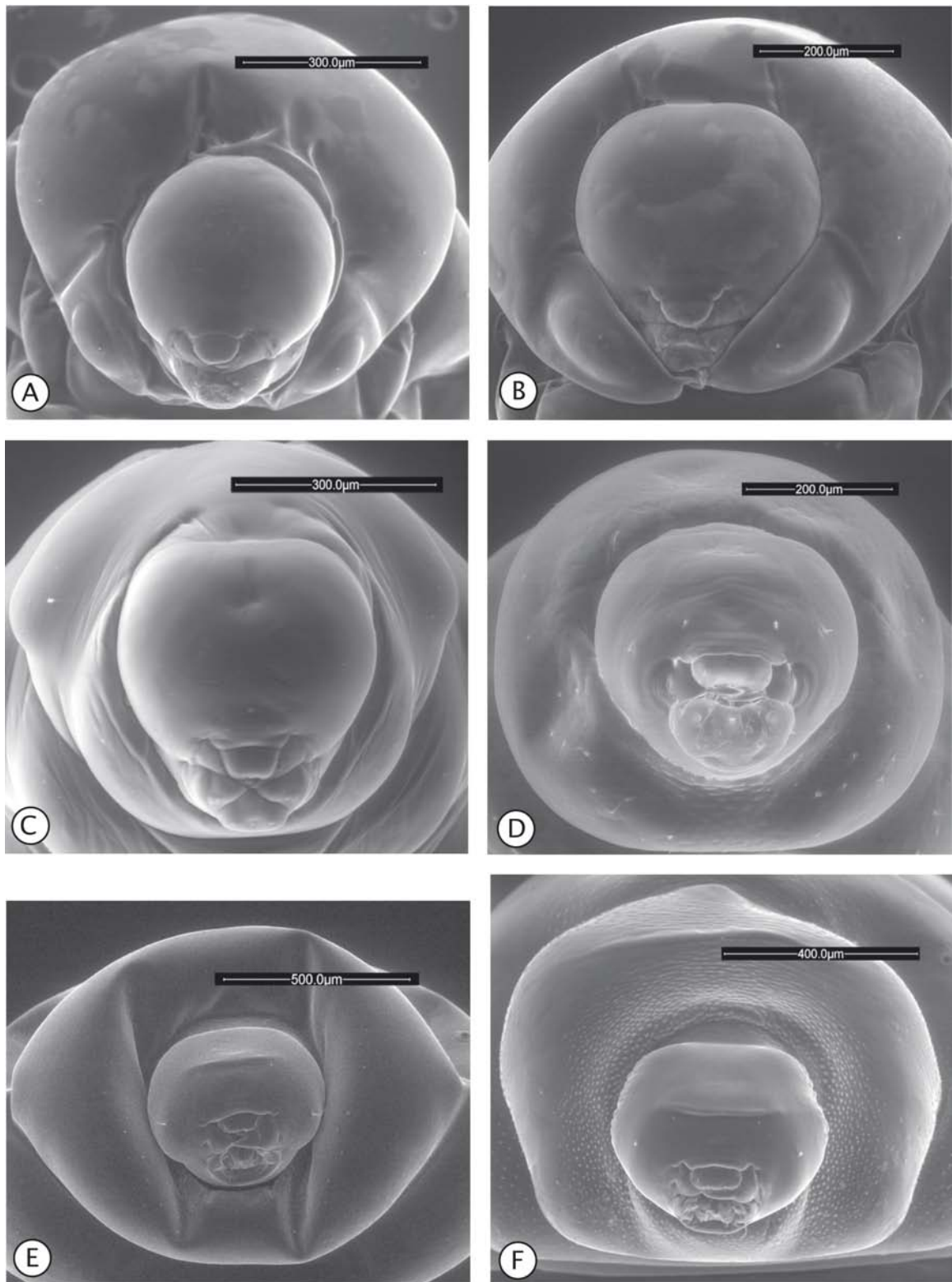


Figura I.11.- Vista anterior de la cabeza de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. -A. *Phanacis caulicola*. -B. *Timaspis lamsanae*. -C. *Xestophanes potentillae*. -D. *Diplolepis eglanteriae/nervosa*. -E. *Diplolepis rosae*. -F. *Diplolepis spinosissimae*.

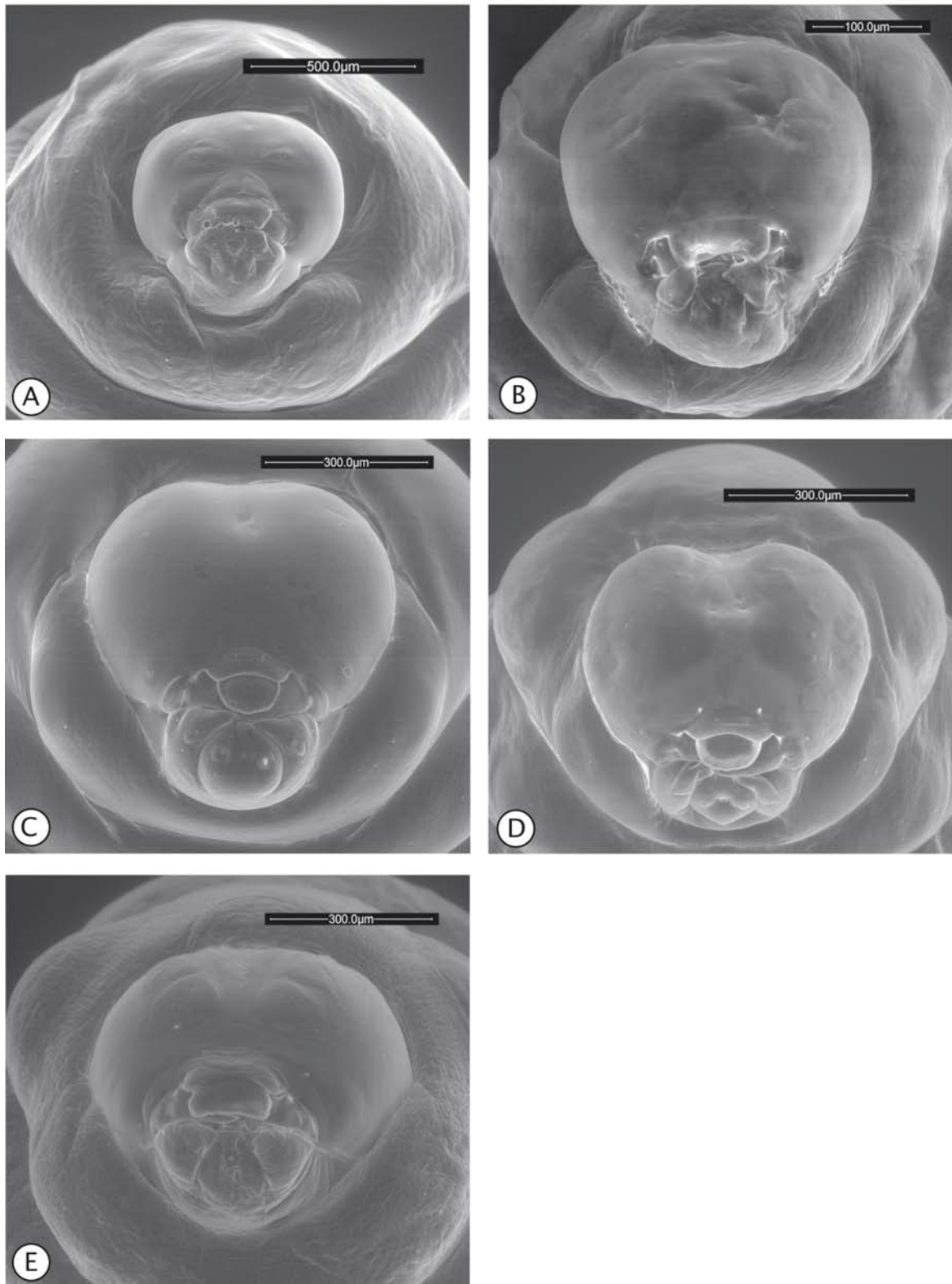


Figura I.12.- Vista anterior de la cabeza de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. –A. *Pediaspis aceris* (agm.). –B. *Pediaspis aceris* (sex.). –C. *Periclistus brandtii*. –D. *Periclistus caninae*. –E. *Andricus foecundatrix* (agm.).

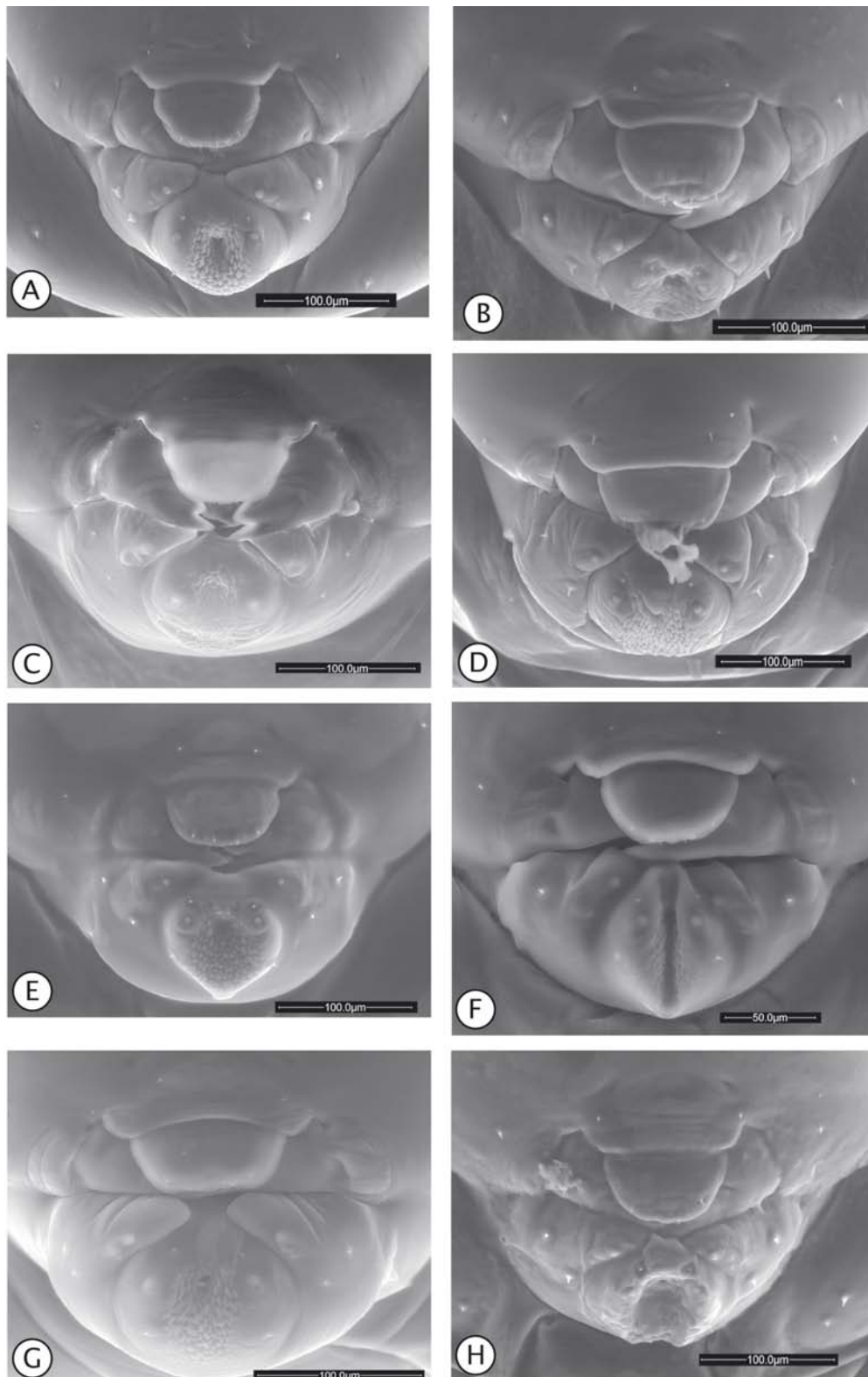


Figura 1.13.- Vista anterior de las piezas bucales de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. –A. *Aulacidea follioti*. –B. *Aulacidea freesei*. –C. *Aulacidea hieracii*. –D. *Aulacidea laurae*. –E. *Aulacidea martae*. –F. *Aulacidea pilosellae*. –G. *Aulacidea subterminalis*. –H. *Aulacidea tragopogonis*.

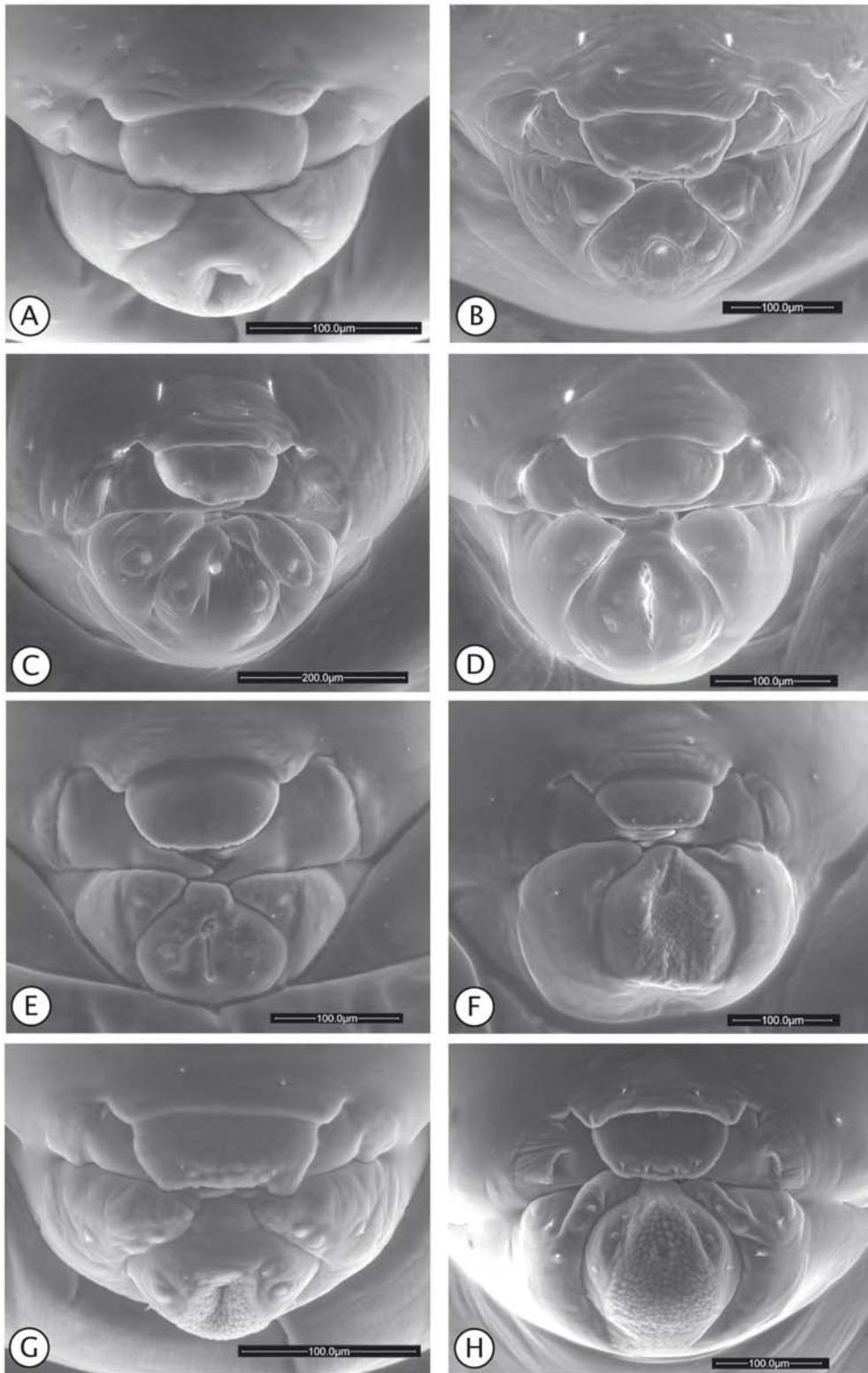


Figura I.14. -Vista anterior de las piezas bucales de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. -A. *Aylax minor*. -B. *Barbotinia oraniensis*. -C. *Diastrophus rubi*. -D. *Iraella hispanica*. -E. *Iraella luteipes*. -F. *Isocolus scabiosae* forma *rogenhoferi*. -G. *Liposthenes keneri*. -H. *Neaylax salviae*.

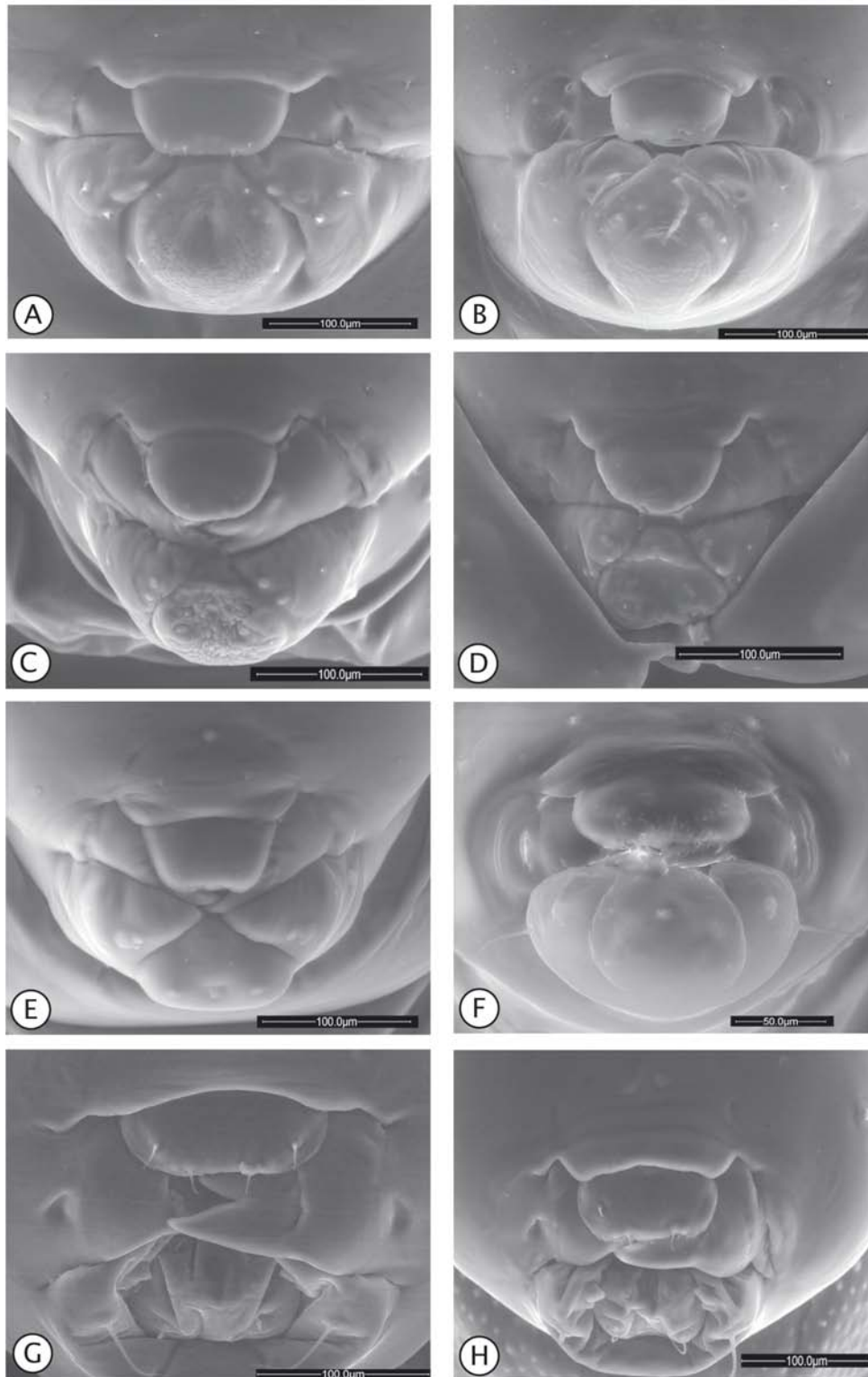


Figura 1.15.- Vista anterior de las piezas bucales de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. –A. *Neaylax verbenacus*. –B. *Neaylax versicolor*. –C. *Phanacis caulicola*. –D. *Timaspis lamsanae*. –E. *Xestophanes potentillae*. –F. *Diplolepis eglanteriae/nervosa*. –G. *Diplolepis rosae*. –H. *Diplolepis spinosissima*.

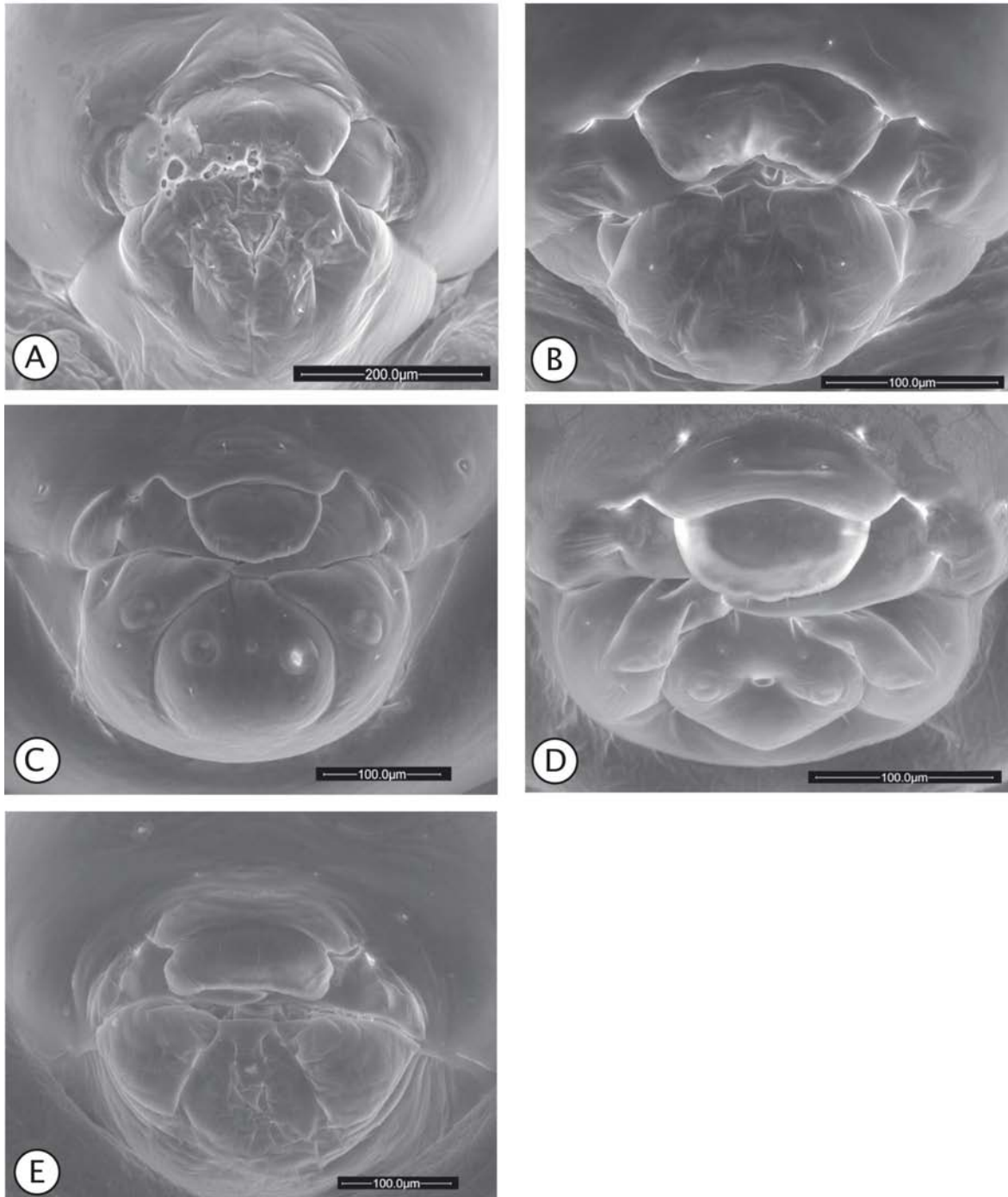


Figura 1.16.- Vista anterior de las piezas bucales de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas. –A. *Pediaspis aceris* (agm.). –B. *Pediaspis aceris* (sex.). –C. *Periclistus brandtii*. –D. *Periclistus caninae*.–E. *Andricus foecundatrix* (agm.).

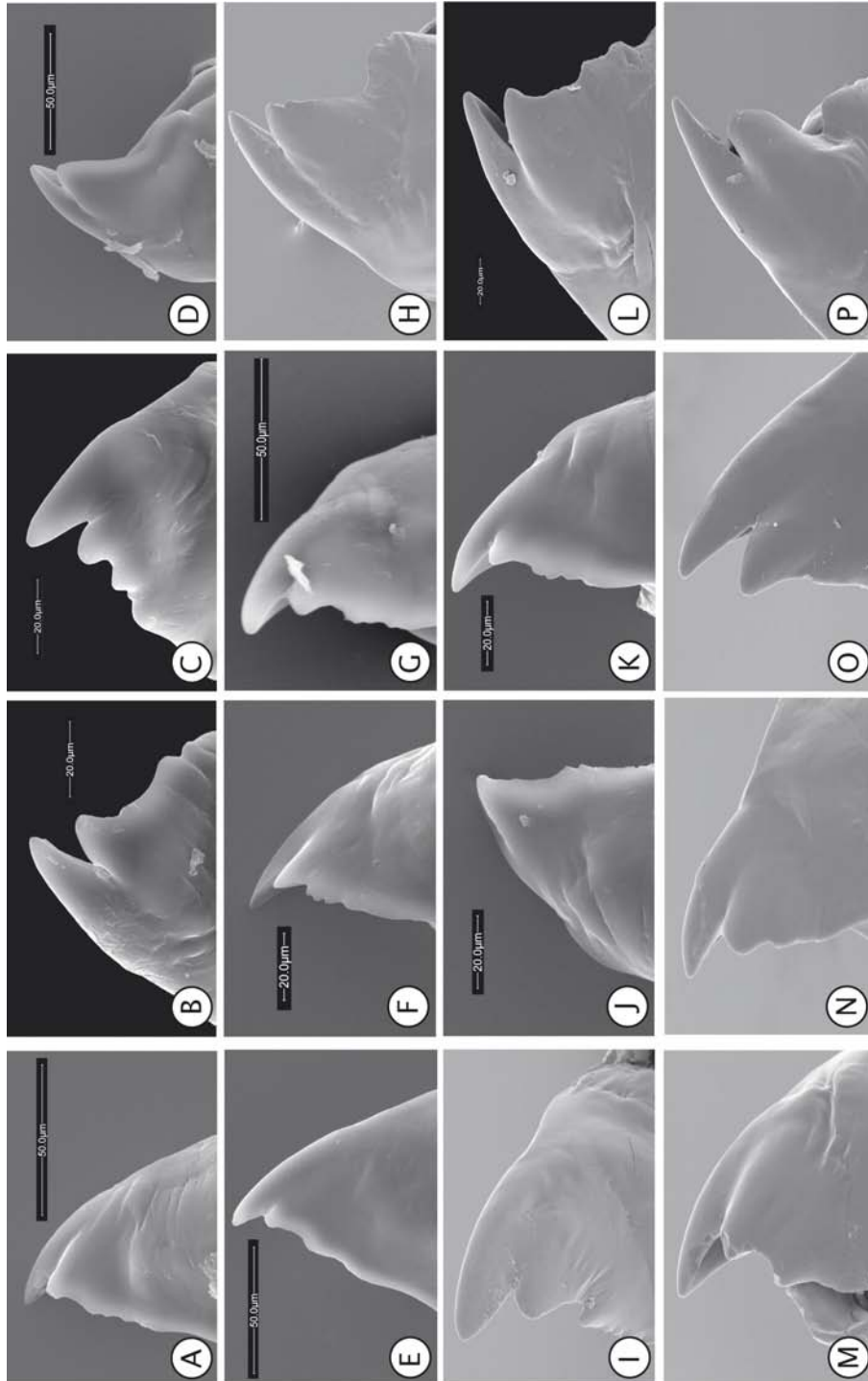


Figura 1.17.- Vista anterior de las mandíbulas de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas; Dch. se refiere a mandíbula derecha e Izq a la izquierda. -A. *Aulacidea follioti* (Dch.) -B. *Aulacidea freesei* (Izq.) -C. *Aulacidea freesei* (Dch.) -D. *Aulacidea hieracii* (Izq.) -E. *Aulacidea hieracii* (Dch.) -F. *Aulacidea laurae* (Dch.) -G. *Aulacidea laurae* (Dch.) -H. *Aulacidea pilosellae* (Izq.) -I. *Aulacidea pilosellae* (Dch.) -J. *Aulacidea subterminalis* (Izq.) -K. *Aulacidea subterminalis* (Dch.) -L. *Aulacidea tragopogonis* (Izq.) -M. *Aulacidea tragopogonis* (Dch.) -N. *Aylax minor* (Dch.) -O. *Barbotinia oraniensis* (Dch.) -P. *Diastrophus rubi* (Izq.).

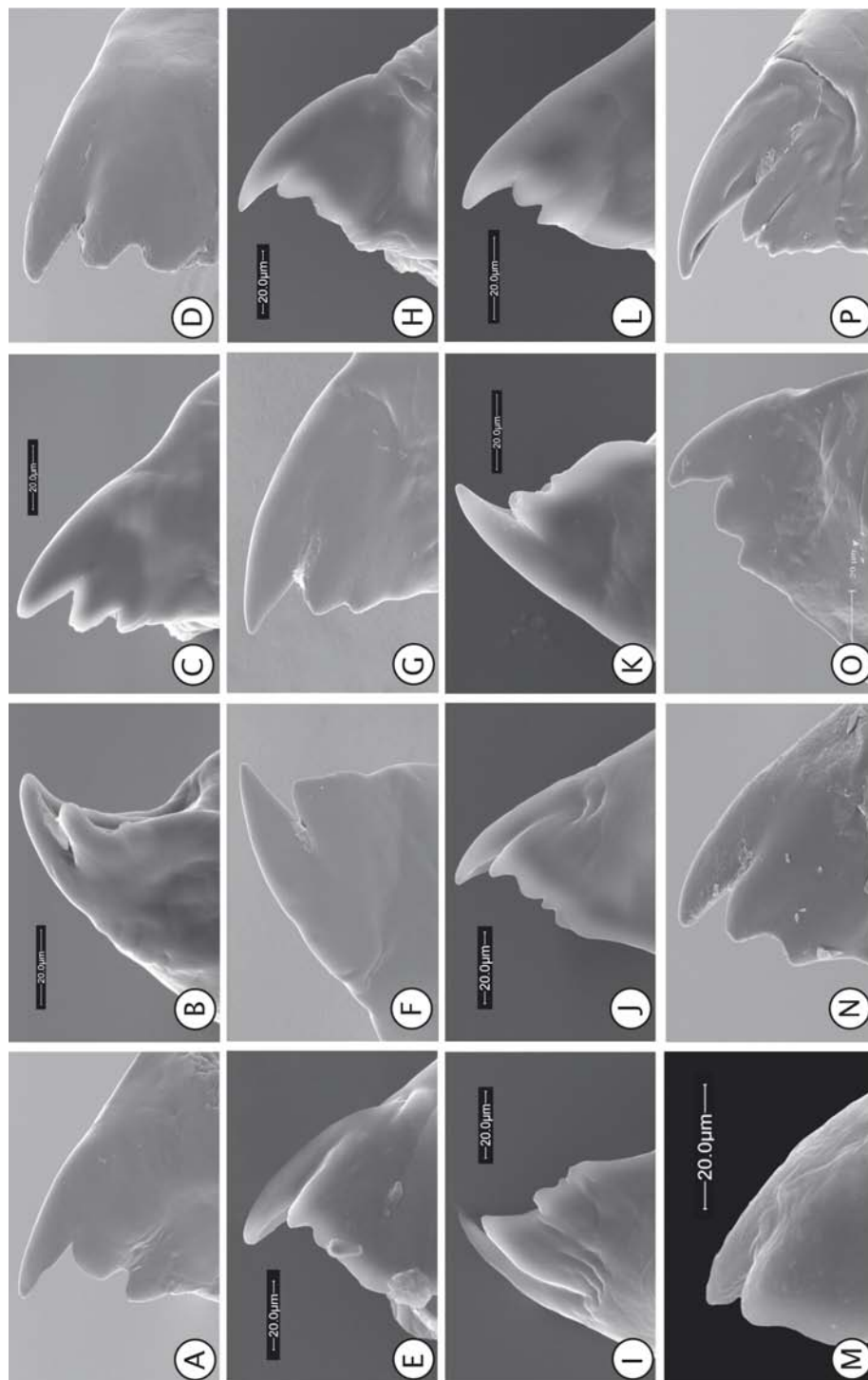


Figura 1.18.- Vista anterior de las mandíbulas de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas; Dch. se refiere a mandíbula derecha e Izq a la izquierda. -A. *Diastrophus rubi* (Dch.) -B. *Iraella hispanica* (Izq.) -C. *Iraella hispanica* (Dch.) -D. *Iraella luteipes* (Dch.) -E. *Isocolus scabiosae* forma *rogenhoferi* (Dch.) -F. *Liposthenes kernerii* (Izq.) -G. *Liposthenes kernerii* (Dch.) -H. *Neaylax salviae* (Dch.) -I. *Neaylax verbenacus* (Izq.) -J. *Neaylax verbenacus* (Dch.) -K. *Neaylax versicolor* (Izq.) -L. *Neaylax versicolor* (Dch.) -M. *Phanacis caulicola* (Dch.) -N. *Timaspis lampsane* (Dch.) -O. *Xestophanes potentillae* (Dch.) -P. *Diplolepis eglantheriae/nervosa* (Dch.).

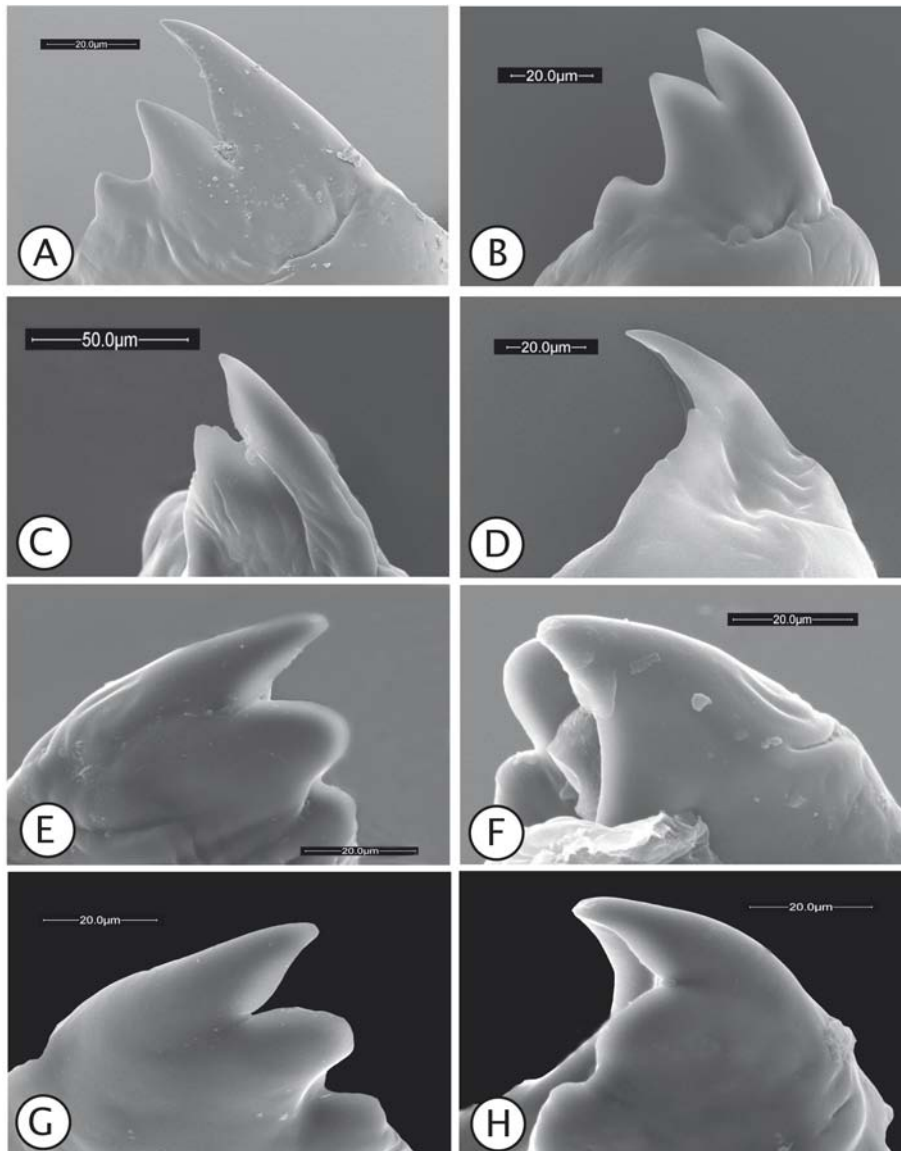


Figura 1.19.- Vista anterior de las mandíbulas de la larva terminal de las especies de Cynipidae estudiadas; Dch. se refiere a mandíbula derecha e Izq. a la izquierda. –A. *Diplolepis rosae* (Dch.) –B. *Diplolepis spinosissima* (Izq.). –C. *Pediaspis aceris* (agm) (Dch.). –D. *Pediaspis aceris* (sex) (Dch.). –E. *Periclistus brandtii* (Izq.). –F. *Periclistus brandtii* (Dch.). –G. *Periclistus caninae* (Izq.). –H. *Periclistus caninae* (Dch.).

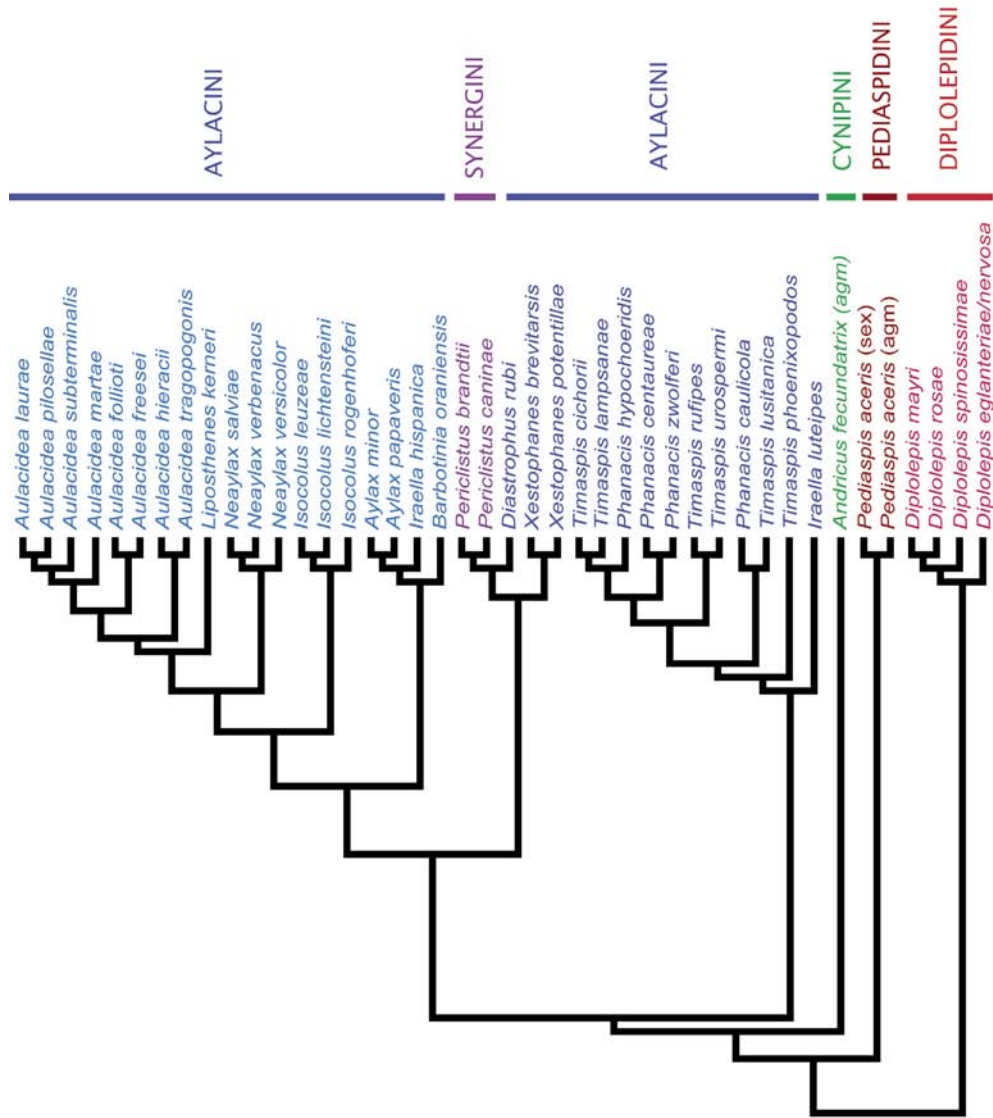


Figura 1.20.- Dendrograma de similitud fenética, correspondiente al análisis de agrupamiento (UPGMA) de los caracteres de morfología larval de las especies estudiadas, explicitados en la relación de caracteres y estados y en la matriz de los apéndices I y II.

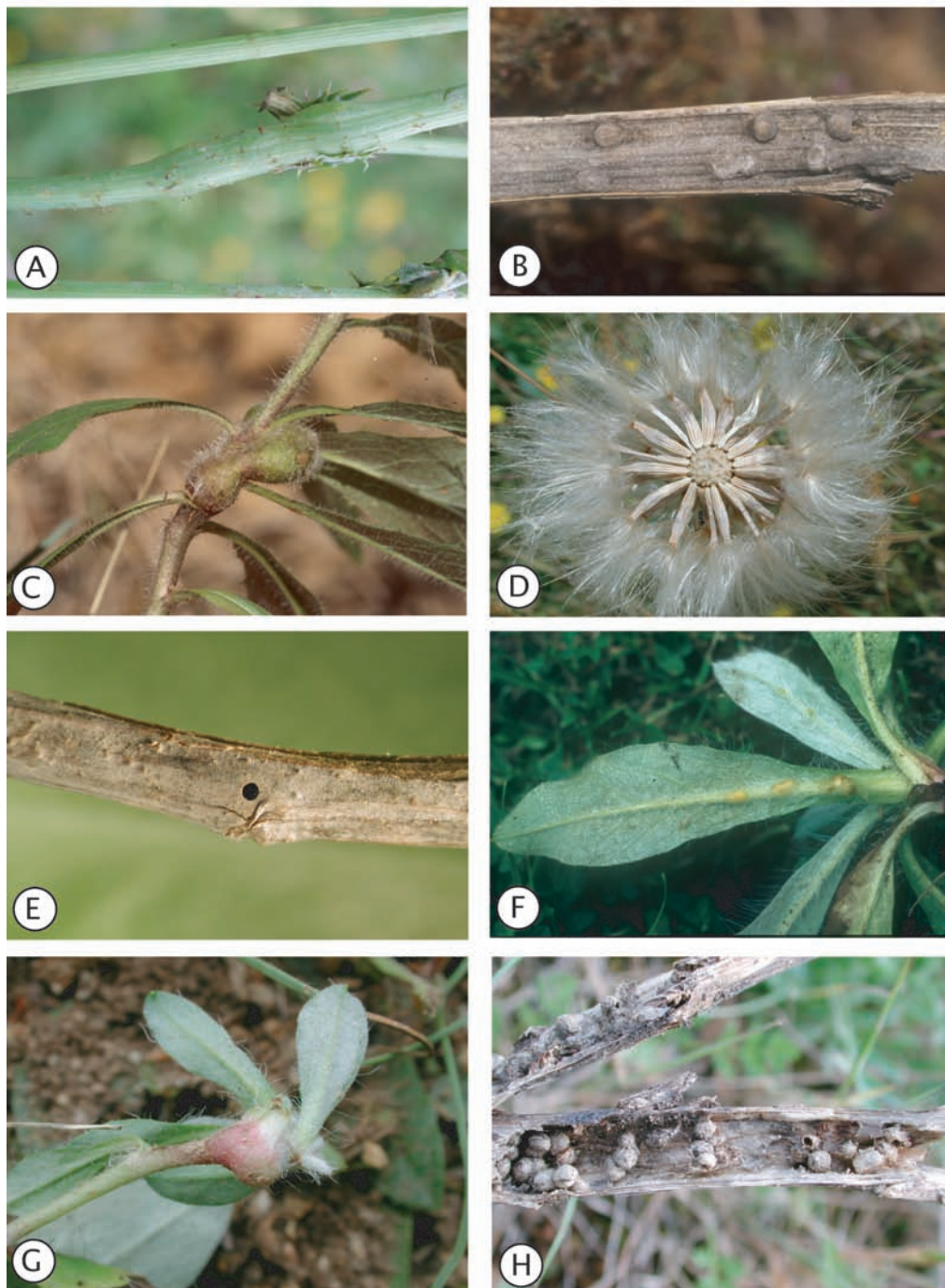


Figura 1.21.- Agallas de las especies de Cynipidae sobre plantas distintas de *Quercus* del ámbito ibero-balear: –A. tallo de *Sonchus asper* con agalla de *Aulacidea follioti*. –B. corte de un tallo de *Silybum* con agallas de *Aulacidea freesei* y *Phanacis zwoelferi*. –C. agalla de *Aulacidea hieracii* sobre *Hieracium* spp. –D. agallas de *Aulacidea laurae* en aquenios de *Scorzonera laciniata*. –E. tallo de *Launaea arborescens* con orificio de salida de celdillas de *Aulacidea martae*. –F. hoja de *Hieracium pilosella* con agallas de *Aulacidea pilosellae*. –G. agalla de *Aulacidea subterminalis* en estolón de *Hieracium pilosella*. –H. corte de tallo de *Tragopogon* con agallas de *Aulacidea tragopogonis*.

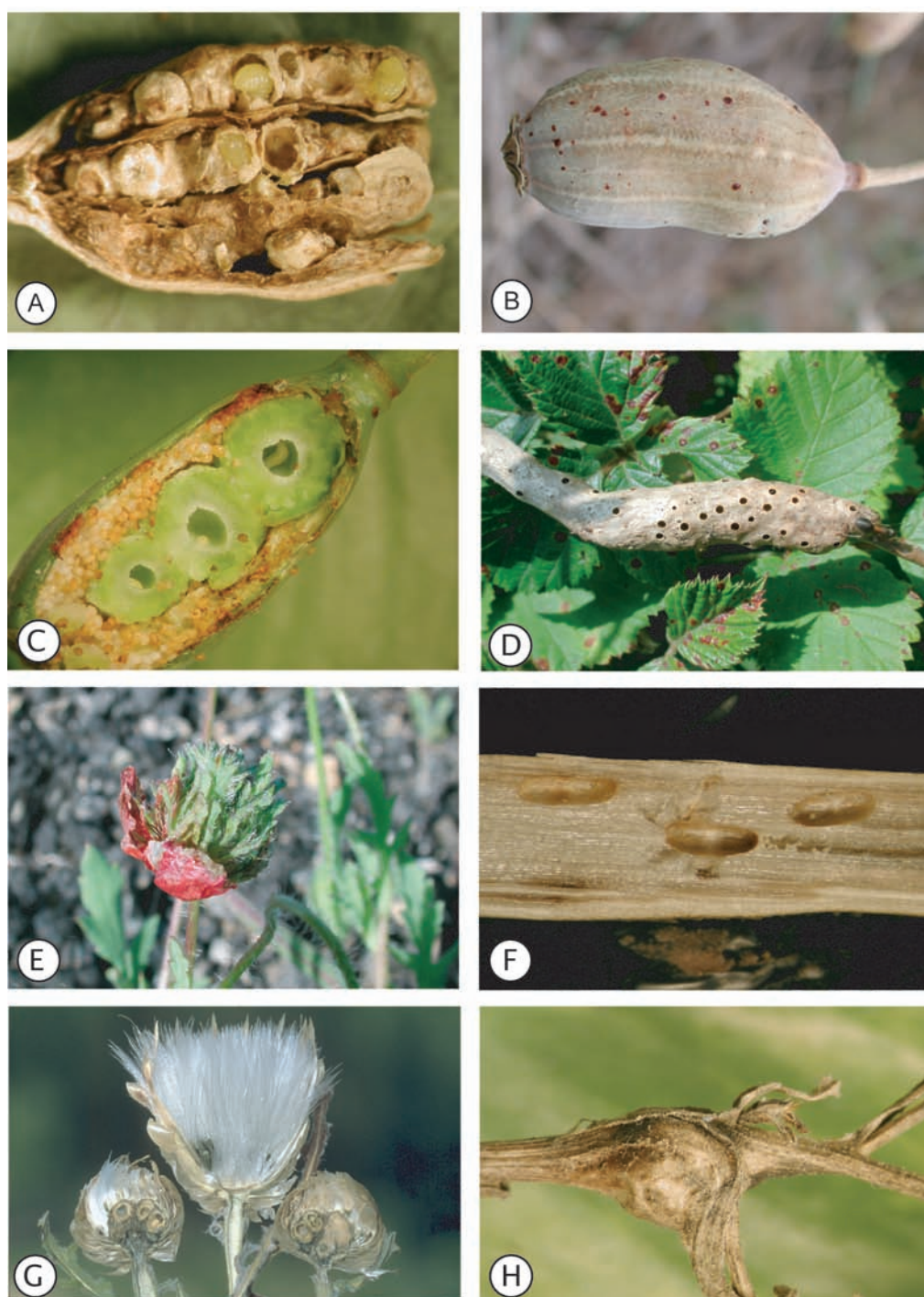


Figura I.22.- Agallas de las especies de Cynipidae en plantas distintas de *Quercus* del ámbito ibero-balear: –A. corte de cápsula de *Papaver* con celdillas de *Aylax minor*. –B. cápsula de *Papaver* atacada por *Aylax papaveris*. –C. corte de cápsula de *Papaver* con agallas de *Barbotinia oraniensis*. –D. agalla de *Diastrophus rubi* en rama de *Rubus spp.* –E. cápsula de *Papaver* con agalla de *Iraella hispanica*. –F. corte de tallo de *Papaver somniferum* con celdillas de *Iraella luteipes*. –G. corte de cabezuelas de *Leuzea conifera* con celdillas de *Isocolus leuzeae*. –H. agalla de *Isocolus lichtensteini* en *Centaurea spp.*

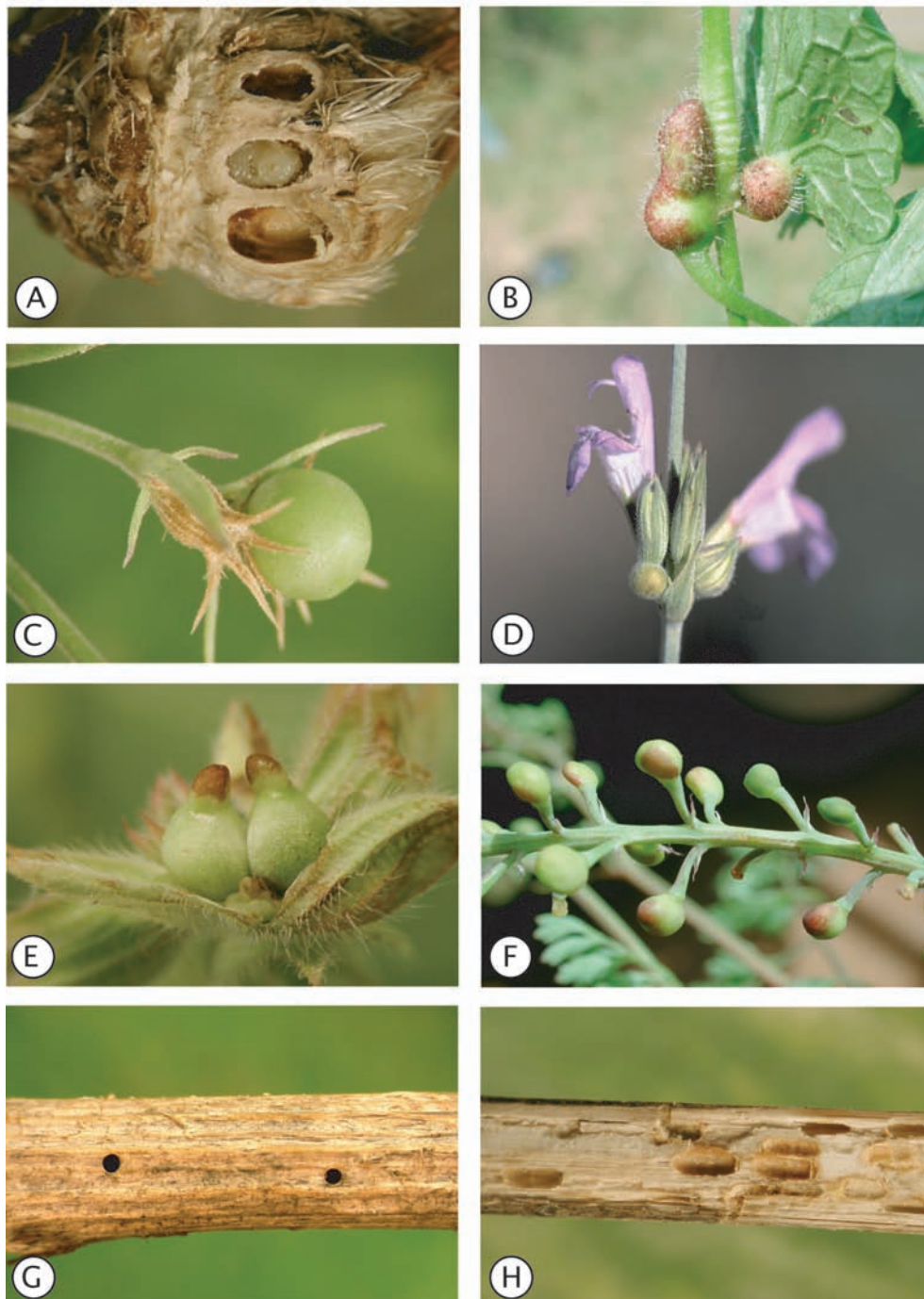


Figura 1.23.- Agallas de las especies de Cynipidae en plantas distintas de *Quercus* del ámbito ibero-baleár: –A. corte de cabezuela de *Centaurea scabiosa* con agallas de *Isocolus scabiosae* forma *rogenhoferi*. –B. tallos de *Glechoma hederacea* con agallas de *Liposthenes glechomae*. –C. agalla de *Liposthenes kernerii* en fruto de *Nepeta beltranii*. –D. agalla de *Neaylax salviae* en fruto de *Salvia lavandulifolia*. –E. frutos de *Salvia verbenaca* con agallas de *Neaylax verbenacus*. –F. frutos de *Fumaria* spp. con agallas de *Neaylax versicolor*. –G. tallo de *Picris echioides* con orificios de salida de celdillas de *Phanacis caulicola*. –H. corte de tallo de *Centaurea* spp. con celdillas de *Phanacis centaureae*.

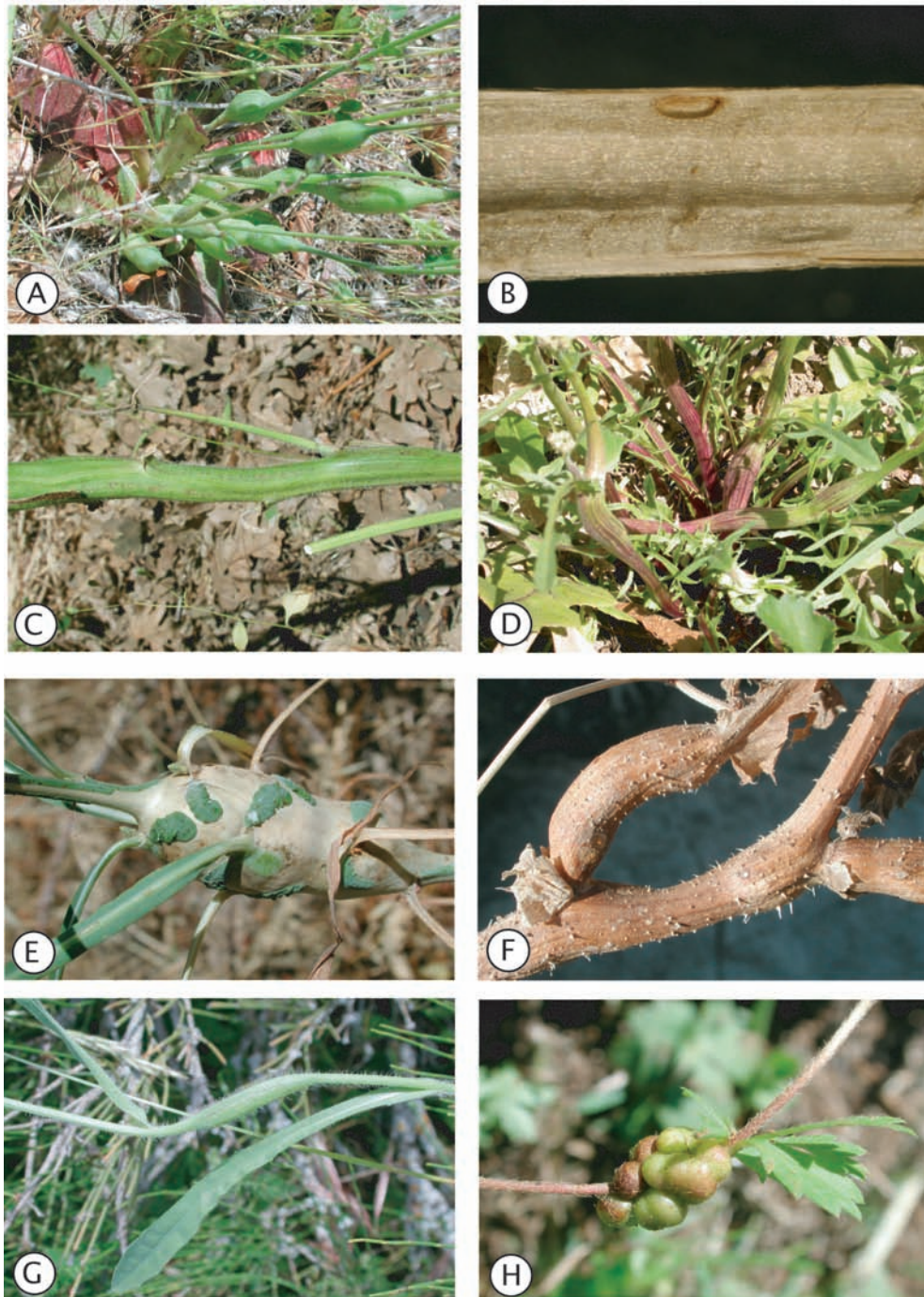


Figura 1.24.- Agallas de las especies de Cynipidae en plantas distintas de *Quercus* del ámbito ibero-balear: –A. agallas de *Phanacis hypochoeridis* e tallos de *Hypochoeris* spp. –B. corte de un tallo de *Cichorium intybus* con celdillas de *Timaspis cichorii*. –C. agalla de *Timaspis lamsanae* en tallo de *Lapsana communis*. –D. agallas de *Timaspis lusitanica* en tallos de *Barkhausia taraxacifolia*. –E. agalla de *Timaspis phoenixopodos* en tallo de *Lactuca viminea*. –F. agallas de *Timaspis urospermi* en tallos de *Urospermum picroides*. –G. agalla de *Timaspis rufipes* en tallo de *Crepis pulchra*. –H. agregado de celdillas de *Xestophanes brevitaris* en estolón de *Potentilla erecta*.

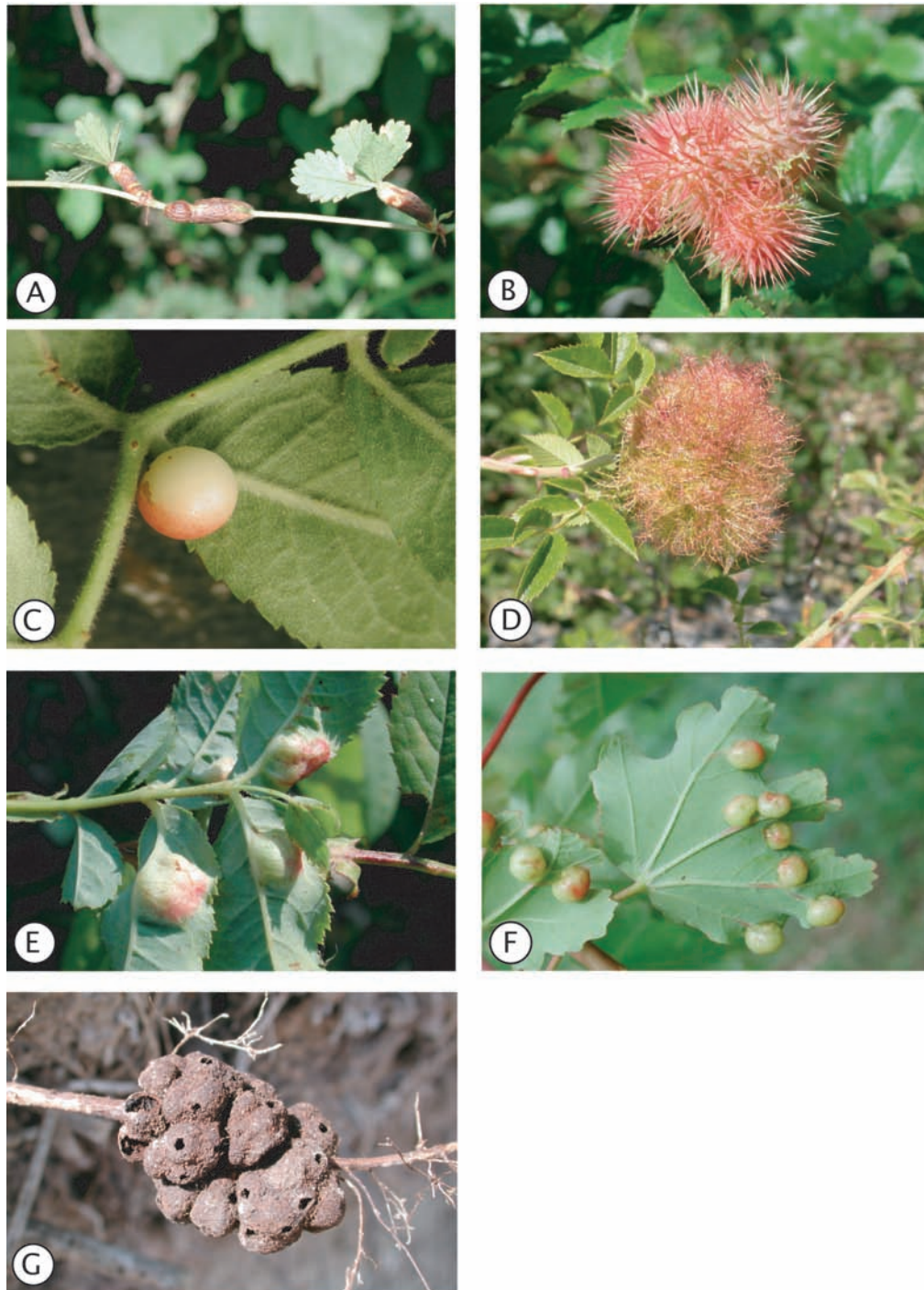


Figura 1.25.- Agallas de las especies de Cynipidae en plantas distintas de *Quercus* del ámbito íbero-baleár: –A. agalla de *Xestophanes potentillae* en estolón de *Potentilla reptans*. –B. agalla de *Diplolepis mayri* sobre *Rosa* spp. –C. agalla de *Diplolepis eglanteriae* o *D. nervosa* en hoja de *Rosa* spp. –D. agalla de *Diplolepis rosae* en sobre *Rosa* spp. –E. agallas de *Diplolepis spinosissima* en hojas de *Rosa pimpinellifolia*. –F. agallas de la generación sexual de *Pediaspis aceris* en hojas de *Acer opalus*. –G. agalla de la generación ágama de *Pediaspis aceris* en raíz de *Acer opalus*.

Capítulo II



Morfología comparada, biología y filogenia del último estadio larval de las especies europeas de Toryminae (Hym., Chalcidoidea, Torymidae) parasitoides de agallas de cinípidos (Hym., Cynipidae).

lo que puedes hacer, o sueños que puedes hacer, empieza.....

-Johann Wolfgang von Goethe-



Resumen del capítulo

Se presenta un estudio taxonómico y filogenético sobre la morfología y biología del último estadio larval de 19 especies representativas de todos los géneros de Torymidae parasitoides de agallas de cinípidos en Europa, con la única excepción del género *Megastigmus*. Los géneros estudiados fueron *Adontomerus* Nikol'skaya, *Idiomacromerus* Crawford, *Chalcimerus* Steffan & Andriescu, *Glyphomerus* Förster, *Pseudotorymus* Masi y *Torymus* Dalman. Para ello utilizamos principalmente la quetotaxia corporal y algunas estructuras cefálicas. Se describe detalladamente, por primera vez utilizando fotografías de microscopio electrónico de barrido (SEM), el último estadio larval de todas las especies. Además se aportan caracteres diagnósticos para la familia y cada género estudiado, aparte de una clave genérica y específica para la identificación de las larvas de torímidos asociadas con agallas de cinípidos.

La mayoría de las larvas estudiadas se corresponden con parasitoides solitarios y monófagos con alta especificidad con su cinípido hospedador.

Así mismo presentamos un análisis filogenético de los taxa estudiados basado en 42 caracteres de morfología larval y se comparan los resultados obtenidos con la taxonomía vigente de la familia Torymidae, con el fin de evaluar el uso potencial de los caracteres larvarios en estudios sistemáticos de la familia. Nuestros resultados sugieren que los caracteres potencialmente más útiles son la quetotaxia corporal y cefálica así como los caracteres de morfología de la cabeza y piezas bucales.

1. Introducción.

La familia Torymidae es un grupo de calcidoideos (Hym., Chalcidoidea) de distribución cosmopolita, que comprende aproximadamente 986 especies en todo el mundo, repartidas en alrededor de 68 géneros. En base a las clasificaciones más comúnmente admitidas la familia abarca dos subfamilias distintas, Toryminae (55 géneros y 808 especies) y Megastigminae (12 géneros y 174 especies) aparte de un género fósil que comprende 4 especies (Bouček, 1988; Goulet & Huber, 1993; Grissell, 1995; Noyes, 1978; 1990; 2003).

Las larvas de los torímidos poseen hábitos alimenticios muy diversos. La mayoría de las especies son parasitoides en agallas de cinípidos y cecidómidos, o atacan diferentes especies de Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Coleoptera, mientras que algunas otras parasitan primariamente ootecas de mantis (Insecta, Dictyoptera). Sin embargo, un número significativo de especies, particularmente dentro de la subfamilia Megastigminae, desarrollan un hábito fitófago y viven



como inquilinos en agallas o se alimentan de semillas de plantas, sobre todo de las familias Rosaceae, Pinaceae y Cupressaceae (Bouček, 1988; Goulet & Huber, 1993; Grissell, 1995). Hasta la fecha en Europa se han citado aproximadamente 335 especies de torímidos de las cuales 34, en 7 generos, son parasitoides en agallas de cinípidos (Askew *et al.*, 2004; Askew *et al.* 2006a; Askew, *et al.* “en prensa”; Gómez *et al.*, 2006; Nieves-Aldrey, 2001b; Hayward & Stone, 2006; Schönrogge *et al.*, 1995, 1996a, b). De esas 34 especies de torímidos parasitoides en agallas de cinípidos, aproximadamente 13 se han citado en agallas sobre árboles del género *Quercus* (tribu Cynipini), mientras que las 21 restantes forman parte de los complejos de parasitoides asociados a agallas de cinípidos sobre plantas herbáceas y arbustos (tribus Aylacini y Diplolepidini) (Nieves-Aldrey & Askew, 2002; Askew *et al.*, 2004, Askew *et al.*, 2006a).

A lo largo de la historia se han llevado a cabo numerosos estudios sobre la taxonomía y biología de la familia Torymidae desde que Walker (1833) la describiera por vez primera incluyendo los géneros *Megastigmus* Dalman, *Priomerus* Walker (ahora *Podagrion* Spinola), *Torymus* Dalman y *Callimome* Spinola. Desde entonces la sistemática y taxonomía de este grupo de calcidoideos ha sido estudiada relativamente bien basándose fundamentalmente en trabajos centrados en la morfología adulta (Bouček, 1988; Gibson *et al.*, 1997; Grissell, 1995; Graham & Gijswijt, 1998; Nikol'skaya & Zerova, 1978; Zerova & Djakonchuk, 1978; Zerova & Seryogina, 1999a, b, 2002, 2003). Sin embargo, la identificación de especies de torímidos teniendo en cuenta unicamente la morfología adulta es realmente dificultosa la mayoría de las veces, especialmente en el caso del género *Torymus*, debido fundamentalmente a la extrema uniformidad que presentan sus especies en los caracteres diagnósticos. Por otro lado las claves de identificación llevadas a cabo hasta la fecha son escasas y frecuentemente incompletas, si bien algunos autores han elaborado claves de identificación muy valiosas pero obviamente siempre basadas en el estado de conocimiento taxonómico recogido hasta la fecha; en este sentido Bouček elaboró en 1988 una clave para las especies de la región australiana y oriental-asiática en el seno de un trabajo sobre los Chalcidoidea de dicha región; Grissell (1995) realizó una clave general para géneros de Toryminae en el marco de una



revisión sistemática y filogenética de la subfamilia a nivel mundial; Graham & Gijswijt (1998) llevaron a cabo otra clave más extensa para las especies europeas del género *Torymus*, mientras que en Askew *et al.* (“en prensa”) se ha elaborado recientemente una clave para los torímidos parasitoides de agallas de cinípidos sobre *Quercus* en Europa.

Por el contrario, la morfología y biología de la larva terminal de este grupo de insectos permanece todavía actualmente poco estudiada. A pesar de ello, algunos trabajos han sido publicados relativos a diferentes aspectos de la biología y morfología de la larva de Torymidae. De este modo, encontramos la descripción de la morfología de la larva terminal y el huevo de *Torymus druparum* (Cusham, 1916); los estudios morfológicos de los estadios larvales de algunas especies de Toryminae (Parker, 1924; Parker & Thomson, 1925); la descripción del huevo y la larva terminal de *Syntomaspis* (actualmente *Torymus*) *cyanea* (Askew, 1961b) y también del último estadio larval de *Megastigmus dorsalis* (Askew, 1966); los datos morfológicos y biológicos de los estadios larvales de dos especies de *Torymus* (Annala, 1974); la descripción general de la morfología larval de algunas familias de Chalcidoidea incluida Torymidae (Finlayson & Hagen, 1977) y la de algunas especies de Toryminae aportando además notas sobre su fisiología (Sellenschlo, 1983; 1984; 1989a; b), y aparte particularmente sobre la larva de *Podagrion pachymerum* (Sellenschlo, 1982); las notas sobre los estadios larvales de algunas especies de *Torymoides* con importancia en control biológico de plagas (Melksham, 1992) y la reciente descripción de la larva terminal de *Idiomacromerus silybi* (Askew *et al.*, 2004), *I. luteus* (Nieves-Aldrey *et al.*, 2007) y *Adontomerus brevicaudatus* (Askew *et al.*, 2007).

Pero a pesar de los avances realizados en el conocimiento de las larvas de Torymidae enumerados en el párrafo anterior, los estadios inmaduros de la mayoría de los torímidos se encuentran aún sin describir, permaneciendo escasamente definida la variabilidad morfológica dentro de la familia y entre géneros. Esta falta de estudio ha conducido necesariamente a la imposibilidad de utilizar los caracteres de morfología larval en trabajos evolutivos y filogenéticos sobre la familia Torymidae.



Los hospedadores conocidos de las especies de torímidos incluidas en el presente estudio pertenecen todos a la familia Cynipidae (Hymenoptera, Cynipoidea), la cual se caracteriza por su fitofagia especializada basada en la inducción de agallas en plantas, particularmente en árboles del género *Quercus* (Fagaceae). La familia Cynipidae induce una gran variedad de agallas distintas, las cuales se constituyen como las más complejas a nivel estructural y fisiológico de entre todas las zoocedias conocidas (Nieves-Aldrey, 2001b; Stone & Cook, 1998; Stone & Schönrogge, 2003). Las especies de cinípidos distribuidas en Europa se clasifican en la actualidad en cinco tribus, de las que cuatro incluyen exclusivamente especies inductoras de agallas: Cynipini y Pediaspidini en robles y arces respectivamente; Diplolepidini en arbustos del género *Rosa* (Rosaceae); y Aylacini, como un grupo parafilético de cinípidos de linaje basal, típicamente asociado a agallas en plantas herbáceas o pequeños arbustos de familias como Asteraceae, Lamiaceae, Papaveraceae ó Rosaceae. El quinto grupo, lo constituyen los inquilinos (tribu Synergini), que a pesar de no tener capacidad para inducir agallas, son habitantes habituales de agallas producidas fundamentalmente por cinípidos de otras especies, donde se alimentan primariamente del tejido vegetal de las mismas y muchas veces provocando la muerte del cecidógeno en una estrategia llamada inquilinismo letal (Ronquist, 1999; Nieves-Aldrey, 2001b). La sistemática, morfología y filogenia de los cinípidos y sus comunidades asociadas es una línea de investigación muy activa actualmente, sobre la que hasta la fecha se han llevado a cabo numerosos trabajos centrados en distintos aspectos (Stone & Cook 1998; Nieves-Aldrey, 2001b; Rokas *et al.*, 2002, 2003; Ronquist, 1999b; Ronquist & Liljeblad, 2001) en los que la filogenia y sistemática de la larva terminal ha jugado un papel significativo (Nieves-Aldrey *et al.*, 2005), como ya se comentó con anterioridad en el capítulo uno.

2. Objetivos.

1. Contribuir al conocimiento de los estadios inmaduros de las especies de torímidos en dos aspectos distintos.



- Encontrando y describiendo caracteres larvarios y biológicos de uso potencial en estudios morfológicos, ecológicos y filogenéticos sobre la familia Torymidae.
- Desarrollando claves que permitan la identificación de los últimos estadios larvales de las especies de torímidos pertenecientes a los complejos de parasitoides con un papel importante en las cadenas tróficas de las agallas de cinípidos.

2. Presentar el primer estudio llevado a cabo hasta la fecha sobre morfología comparada y filogenia basado en la larva terminal de especies de Toryminae asociadas a agallas de cinípidos en la Península Ibérica y gran parte de Europa, utilizando imágenes de microscopio electrónico de barrido (SEM).

3. Materiales y métodos.

3. 1. Selección de taxones.

Se han estudiado un total de 310 ejemplares de 19 especies de torímidos, representantes de 6 géneros pertenecientes a las tribus Chalcimerini, Microdontomerini, Torymini y Torymoidini dentro de la subfamilia Toryminae, todas incluidas en las comunidades de parasitoides asociadas a agallas de cinípidos. El material fue mayoritariamente colectado en España, aunque se llevaron a cabo algunas colectas específicas en localidades del sur de Francia. La información relativa a los ejemplares estudiados de cada especie, sus hospedadores insectos y especies de planta así como los datos de colecta, aparece recogida en el Apéndice general al final de la primera parte de la tesis. Todas las especies fueron extraídas de agallas de cinípidos inducidas en plantas de la familias Asteraceae, Fagaceae, Lamiaceae, Papaveraceae y Rosaceae. Las agallas y las especies de Cynipidae fueron identificadas utilizando las claves de identificación para la familia publicadas en la serie Fauna Ibérica (Nieves-Aldrey, 2001b), mientras que la identificación de las plantas sigue a *Flora europaea* (Tutin *et al.*, 1980).



Con un propósito comparativo en los análisis sistemáticos y filogenéticos de morfología larval, fueron incluidas especies representativas de otras familias de Chalcidoidea parasitoides también en agallas de Cynipidae. Concretamente especies de parasitoides de las familias Eulophidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Ormyridae y Pteromalidae (Hym, Chalcidoidea) así como tres especies de *Megastigmus* (Torymidae, Megastigminae) asociadas también con agallas de cinípidos (Apéndice general).

3. 2. Muestreos y obtención de los ejemplares.

Las muestras de agallas fueron colectadas a lo largo de un año natural, y las colectas estuvieron concentradas fundamentalmente en primavera y otoño del período 2002-2006. Dichas colectas consistieron en transectos de una hora de duración en determinadas localidades previamente seleccionadas, colectando todas las agallas encontradas de las especies hospedadoras de los taxones en estudio a ambos lados del transecto. Una parte de cada muestra de agalla colectada se mantuvo a temperatura ambiente durante su ciclo anual natural en bolsas de emergencia especiales, mientras que otra fue puesta en cajas de cría almacenadas en el interior del laboratorio. Las agallas restantes de cada muestra fueron diseccionadas con un escalpelo, y mientras que una parte de las larvas de las especies de Torymidae encontradas se almacenaron en alcohol absoluto (99%) en un congelador a -10° C, otra se introdujo en cápsulas de gelatina permitiendo su desarrollo hasta la etapa adulta según la técnica descrita por Shorthouse (1972) y similar al método propuesto por Shaw (1997) para la larva de Hymenoptera parasitica. De cada larva se tomaron imágenes in vivo con una cámara digital acoplada a un estereomicroscopio (ver figs. II.19, II.20). Las larvas fueron identificadas a nivel específico utilizando información proveniente de la morfología larval, su agalla hospedadora y la asociación de ésta con su planta hospedadora. Los resultados fueron verificados mediante la identificación de los correspondientes adultos obtenidos de las respectivas cápsulas de gelatina, las cajas de cría del laboratorio y las bolsas de emergencia mantenidas en el exterior. Para la identificación de las especies adultas se utilizaron las claves disponibles para la fauna europea de Torymidae (Grissell, 1995; Zerova & Seryogina, 1999a,



2003; Graham & Gijswijt, 1998). Además la mayoría de las identificaciones fueron corroboradas por el Prof. Dr. R. R. Askew en el marco de colaboración establecido, para la edición de un catálogo de parasitoides de agallas de cinípidos cuya parte sobre plantas herbáceas y arbustivas en el Paleártico, ya ha sido publicado (Askew *et al.*, 2006a) y cuyo extracto ha sido incluido en la presente tesis doctoral como capítulo (ver capítulo VI). Los Toryminae identificados comprenden 19 especies pertenecientes a 6 géneros, 5 de los cuales están incluidos en 4 tribus diferentes, exceptuando el género *Glyphomerus* considerado *incerta sedis* por Grissell (1995). De cada especie se depositaron ejemplares de muestra en las colecciones de entomología del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid.

3. 3. Preparación de los ejemplares para el estudio morfológico.

Las larvas de Torymidae fueron transferidas de los tubos en alcohol absoluto a -10°C , directamente a porta-muestras para observación con microscopio electrónico de barrido. Se utilizó un microscopio FEI Quanta 2000TM a bajo vacío sin fijación o metalización previa de las muestras siguiendo el método descrito por Nieves-Aldrey *et al.* (2005) para la larva de Cynipoidea. De cada ejemplar observado se tomaron cuatro imágenes distintas: vista ventral del cuerpo de la larva, vista lateral, visión anterior de la cabeza y detalle de las piezas bucales en vista anterior. Adicionalmente a estas vistas, ambas mandíbulas fueron fotografiadas por su cara interna y externa, excepto en algunos casos en los que sólo fue posible obtener la visión posterior de las mismas; debido a su simetría, tan sólo se presenta la mandíbula derecha en todos los casos (ver fig. II.14). Para el estudio de las mandíbulas, previamente fueron diseccionadas, montadas en porta-muestras y metalizadas con oro antes de ser observadas en alto vacío con microscopio electrónico de barrido. Todas las imágenes obtenidas para el presente trabajo serán depositadas en el banco de imágenes “on-line” *Morphbank* (2007) (<http://morphbank.net>) con sus correspondientes números de acceso.



3. 4. Terminología morfológica.

La terminología general utilizada en las descripciones larvales sigue fundamentalmente la clásica empleada por Vance & Smith (1933) y Short (1952). Sin embargo, también se han considerado términos específicos utilizados por Sellenschlo (1983) para el género *Torymus*, Cutler (1955) en la morfología cefálica de Pteromalidae y Henneicke *et al.* (1992) en el estudio comparado de la larva de Eurytomidae. Las medidas dadas para las descripciones larvales fueron tomadas de todos los ejemplares de cada especie disponibles en la colección en alcohol absoluto. La longitud del cuerpo fue medida siguiendo el protocolo de Henneicke *et al.* (1992), como la suma de la longitud de la cabeza con la longitud del resto de segmentos corporales. Las protuberancias antero-dorsales (*adp*), descritas más adelante, fueron consideradas a la hora de estimar la máxima anchura corporal. Las medidas corporales se dan directamente como medias aritméticas, mientras que entre paréntesis aparecen los rangos de variación de todos los ejemplares medidos.

3. 5. Análisis filogenéticos.

La variación morfológica entre las larvas de las especies estudiadas fue codificada en una matriz de estados de carácter. Se codificaron un total de 42 caracteres cualitativos de morfología larval (Apéndice II.I).

Los análisis se realizaron mediante búsqueda heurística con el programa PAUP* 4.0b10b (Swofford, 2002). Se empleó el procedimiento TBR de división-reconexión (*tree bisection-reconnection*) para obtener los árboles más parsimoniosos y se enraizó con los grupos externos. Se validó la hipótesis filogenética realizando un *bootstrapping* de 200 réplicas, permutando 10 veces el árbol obtenido por cada réplica. Al igual que para análisis anteriores la validación de los clados se estimó en torno al 70%. Se hicieron dos análisis paralelos: con y sin pesaje implícito de los caracteres siguiendo la técnica propuesta por Goloboff (1993, 1996). Todos los análisis incluyeron exclusivamente caracteres informativos.



Los índices de consistencia y los ajustes de Goloboff (Goloboff, 1993) de las estimaciones filogenéticas obtenidas sin restricciones en ambas situaciones (sin y con pesaje implícito de caracteres) aparecen reflejados en la Tabla II.1.

4. Resultados.

4. 1. Morfología general de la larva de Toryminae.

La larva terminal de Toryminae presenta una gran variabilidad morfológica a nivel de tribu, género e incluso específico. El principal rasgo diagnóstico común a todos los géneros y no compartido con ninguna otra familia de Chalcidoidea excepto con algunas especies de Eupelmidae, es la presencia de un patrón denso de quetotaxia distribuido por todo el cuerpo. En cualquier caso cabe señalar que es tanto en la cápsula cefálica como en las piezas bucales donde se encuentra la mayoría de su variabilidad morfológica.

4. 1. 1. Cuerpo (figs. II.1, II.2).

a) Segmentación (figs. II.1, II.2). El cuerpo se compone de cabeza más 13 segmentos postcefálicos, de los que tres forman el tórax (THS1-THS3) y diez son considerados segmentos abdominales, incluido el último, denominado segmento anal (ABS1-ABS9, ANS). Las protuberancias anterodorsales (*adp*), visibles como cuñas intersegmentales más o menos salientes y dispuestas anterodorsalmente, están presentes en algunas especies en los segmentos abdominales y/o torácicos.

b) Espiráculos y sistema respiratorio (fig. II.2). Como ocurre con el sistema peripneústico de la larva de *Eurytoma* (Henneicke *et al.* 1992), la larva de Toryminae presenta un sistema traqueal con nueve pares de espiráculos (*epc*) visibles externamente en vista lateral, situados en los segmentos torácicos THS2-THS3 y en los abdominales ABS1-ABS7.

c) Quetotaxia en vista lateral (fig. II.2). Siguiendo la nomenclatura de Roskam (1982) para la larva de *Eurytoma*, el cuerpo de la larva de Toryminae en



vista lateral ha sido dividido en tres áreas distintas: área pleural, que incluye los espiráculos, y dos áreas situadas ventral y dorsalmente, denominadas específicamente áreas ventral y dorsal respectivamente. De este modo las sedas corporales son denominadas dorsales, pleurales o ventrales de acuerdo con el área en que se encuentren emplazadas (D, P y V respectivamente).

La larva de Toryminae presenta generalmente un patrón de quetotaxia muy característico y muy distinto del de otras familias de Chalcidoidea formado por muchas filas de sedas largas y erectas distribuidas a lo largo de todos los segmentos corporales. Los segmentos torácicos presentan normalmente numerosas sedas en un patrón muy denso distribuido en las áreas dorsales, pleurales y ventrales. Por el contrario, en la región abdominal el patrón de quetotaxia de los segmentos corporales es menos conspicuo y se va haciendo más laxo hacia la región dorsal.

d) Quetotaxia en vista ventral (fig. II.1). El cuerpo de la larva de Toryminae en visión ventral fue dividido en una región ventro-medial (*vmr*) y dos ventro-laterales (*vlr*). La región ventro-medial presenta generalmente menor densidad de sedas en comparación con las ventro-laterales, excepto en un caso, en el que se presenta el patrón contrario.

4. 1. 2. Cabeza (figs. II.1, II.2, II.3).

La cabeza es normalmente hemisférica, generalmente más ancha en la región anterior y siempre más estrecha que el primer segmento corporal (figs. II.1, II.3).

a) Cabeza (vista anterior) (fig. II.3) Más o menos redondeada, sin escultura visible pero en ocasiones con una serie de abultamientos a modo de ampollas o pústulas distribuidas en la región posterior próxima a las piezas bucales. Las regiones antenales son claramente visibles medialmente en la cabeza a ambos lados de la frente (*fr*) y debajo de la región del vertex (*vr*); las antenas son generalmente pequeñas, en forma de botón saliente, y están formadas por una región basal o foramen antenal (*af*), algunas veces difícilmente apreciable, así como por una parte superior formada por el botón antenal (*an*). El análisis de los



patrones de setación específicos aparece ampliado en las descripciones de los géneros y especies en apartados posteriores.

En disposición antero-dorsal respecto a las piezas bucales aparece el cípeo (*cl*), que es una pieza más o menos triangular con un margen ventral de morfología variable. El labro (*lb*), también forma parte de las piezas bucales y se presenta como una pieza única casi rectangular, con su margen posterior entero constituyendo el límite superior del complejo bucal (*mpu*) (fig. II.4).

En la cabeza normalmente aparecen por encima del cípeo siete pares de sedas largas constituyéndose como patrón básico de quetotaxia cefálica de la larva de Toryminae (figs. II.3, II.4); de ellas, tres pares están en el vértex y el área antenal, dos en la frente, uno en las genas (*gr*) y otro en el área hipostomal (*hr*), denominados de la siguiente forma: par de sedas antero-medial del vertex (*vam*), par antero-lateral del vertex (*val*), par antero-medial del área antenal (*am*) (generalmente situado internamente sobre la antena), par genal de las genas (*gn*), par antero-medial de la frente (*amf*) (situados entre la antena y el cípeo), par latero-clipeal (*lcs*) (situado ligeramente por encima del cípeo) y par hipostomal (*hs*). En el cípeo aparecen un par de sedas medial-clipeal (*cs*) y otro escasamente visible sobre el labro (*lbs*).

b) Piezas bucales (fig. II.4). Las piezas bucales están formadas por las mandíbulas y el complejo oral (*mpu*). Este último está compuesto a su vez por la hipofaringe (no visible externamente), un par de maxilas (*mx*) y el labio (*lbi*). En apartados posteriores se comentan en detalle los aspectos morfológicos de la mandíbula de la larva terminal de Torymidae.

La mayor parte de las veces existe una separación escasa y ambigua entre labio y maxilas, pero sin embargo ambas áreas pueden ser más o menos diferenciadas mediante un examen más detallado del tegumento y el patrón de sedas labiales y maxilares. Las maxilas son un par de estructuras triangulares situadas especularmente en ambas regiones antero-laterales del complejo oral. Los palpos maxilares (*mp*) están generalmente ausentes o son inconspicuos. El labio, pieza impar situada entre ambas mandíbulas es generalmente cóncavo medialmente. Maxilas y labio llevan cuatro pares de sedas cortas, que



normalmente son difícilmente apreciables, y denominadas como sigue: par antero-medial (*ul*), par latero-medial (*ll*), y par postero-medial (*pl*) en el labio; y par de sedas maxilares (*ms*) en uno de los dos palpos maxilares de ambas maxilas.

c) **Mandíbulas** (figs. II.5, II.14). Las larvas de Toryminae poseen un par de mandíbulas simples y bien esclerotizadas pero relativamente pequeñas. Todas las especies de Torymidae estudiadas presentan mandíbulas unidentadas (excepto en el caso de la especie del grupo externo perteneciente a la subfamilia Megastigminae, cuyas mandíbulas presentan tres o más dientes). Sin embargo, pese a su uniformidad, las mandíbulas presentan variaciones morfológicas de acuerdo con el grupo considerado. Normalmente éstas aparecen ocultas bajo el labro y nos son apreciables externamente, aunque algunas veces la punta del diente sea ciertamente visible.

4. 2. Taxonomía.

Las descripciones de los taxones estudiados están basados mayoritariamente en el estudio de material conservado en alcohol absoluto con información extra proveniente de la observación de material in-vivo. Parte de la diagnosis de los generos *Glyphomerus* y *Torymus* esta basada en trabajos previos de Askew (1961b), Parker (1924), Parker & Thomson (1925) y Sellenschlo (1984, 1989a). En apartados posteriores se completa el análisis sistemático de la larva terminal de Torymidae con una clave de identificación de géneros y especies y las descripciones de las larvas de los géneros y especies incluidos en el estudio. Todas y cada una de las descripciones larvales se presentan por primera vez, salvo que se indique lo contrario. La nomenclatura seguida para la familia Torymidae esta basada en Grissell (1995) y Noyes (2003).

4. 2. 1. Clave de identificación de la larva terminal de las especies y géneros de Torymidae parasitoides de especies europeas de cinípidos.

En la elaboración de la clave se consideraron con propósitos comparativos otras especies de Chalcidoidea de las familias Eulophidae (fig. II.21A),



Eurytomidae (fig. II.21E), Eupelmidae (fig. II.21D), Ormyridae (fig. II.21F) y Pteromalidae, también parasitoides en agallas de cinípidos. No obstante hay que tener en cuenta que los caracteres diagnósticos encontrados en estas especies seleccionadas y también incluidas pueden ser aplicados por extensión a sus respectivas familias dentro de la comunidad de parasitoides de agallas de Cynipidae.

- 1
 - a. Cuerpo en vista lateral prácticamente glabro, sin ninguna seda visible.
 - b. Antenas situadas en posición relativamente alta en la cabeza (en vista anterior); relación entre las distancias antenas-margen anterior del clípeo y antenas-margen del vertex >1.3
 - c. Cabeza sin sedas, o si están presentes como mucho con 2-3 pares de sedas siempre muy cortas e indistintas (fig. II.5A, B)..... **2**
 - aa. Cuerpo en vista lateral con al menos tres filas de sedas cortas, normalmente muy largas situadas en los segmentos torácicos (Fig. II.2)
 - bb. Antenas situadas en posición relativamente baja o hacia la mitad de la cabeza (en vista anterior); proporción de las distancias antenas-margen anterior del clípeo y antenas-margen del vértex <1.3 (fig. II.3)
 - cc. Cabeza con al menos 5-7 pares de sedas distintas presentes (fig. II.3)..
..... **3**
- 2 (1)
 - a. Cuerpo y cabeza glabro, sin sedas (fig. II.21A).
 - b. Cabeza de forma transversa; $>1,5$ veces más ancha que larga (fig. II.5A) ***Dichatomus acerinus* (EULOPHIDAE)**
 - aa. Cuerpo y cabeza con algunas sedas muy cortas.
 - bb. Cabeza de forma redondeada, y casi tan ancha como larga (fig II.5B) ..
..... ***Ptemoralus sp. nr. hieracii* (PTEROMALIDAE)**
- 3 (1)
 - a. Mandíbulas con dos o más dientes (fig. II.5G, H)
 - b. Mandíbulas expuestas, al menos en parte, siendo normalmente la punta visible.
 - c. Labro dividido en 5 lóbulos o más (fig. II.5E) **4**
 - aa. Mandíbulas generalmente con un solo diente (figs. II.4, II.5, II.6)
 - bb. Mandíbulas no expuestas, normalmente ocultas bajo el labro (fig. II.4)
 - cc. Labro sin dividir o dividido en tres lóbulos (fig. II.4) **5**
- 4 (3)
 - a. Hoyuelo medial de la frente ausente.
 - b. Mandíbulas con dos dientes (fig. II.5G)
 - c. Labro dividido en dos lóbulos laterales y una parte medial profundamente subdividida en cinco lóbulos (fig. II.5G).....
..... ***Eurytoma brunniventris* (EURYTOMIDAE)**
 - aa. Con un hoyuelo medial en la frente (figs. II.5C; II.22L)
 - bb. Mandíbulas con cuatro o cinco dientes (fig. II.5C, H)
 - cc. Margen anterior del labro dividido en numerosos lóbulos agudos y de pequeño tamaño..... ***Megastigmus, Megastigminae* (TORYMIDAE)**



- 5 (3) **a.** Sedas del cuerpo y cabeza relativamente cortas; como máximo con solo tres filas de sedas presentes en los segmentos torácicos.
b. Labro dividido en dos lóbulos laterales y otro medial de forma rectangular algunas veces subdividido a su vez en tres lobulos más (fig. II.5D)
c. Sólomente un par de sedas latero-clipeales presente (fig. II.5D)
..... ***Ormyrus pomaceus* (ORMYRIDAE)**
- aa.** Sedas del cuerpo y cabeza largas o muy largas; con muchas filas de sedas largas y erectas en todos los segmentos corporales.
bb. Labro indiviso.
cc. Dos pares o más de sedas latero-clipeales **6**
- 6 (5) **a.** Margen ventral del clípeo serrado (fig. II.5F)
b. Sedas antero-mediales del área antenal situadas al mismo nivel o ligeramente por encima de las antenas
..... ***Eupelmus microzonus* (EUELMIDAE)**
- aa.** Margen ventral del clípeo entero, recto o curvado (fig. II.4)
bb. Sedas antero-mediales del área antenal situadas claramente por encima de las antenas (fig. II.3). **Toryminae (TORYMIDAE) (7)**
- 7 (6) **a.** Antenas situadas hacia la región media de la cabeza (figs. II.10I, L; II.11E).
b. Frente no incisa medialmente y sin ningún tipo de banda o franja coloreada; si tales bandas coloreadas están presentes, entonces la densidad de sedas en los segmentos abdominales en vista ventral es superior en la región medial (fig. II.11B, F).
c. Densidad de sedas en las áreas laterales de los segmentos abdominales mucho más baja que en el área medial.
d. Labio generalmente no colapsado (recto ó convexo) (fig. II.12J, N). **8**
- aa.** Antenas situadas en posición relativamente baja en la cabeza (fig. II.10D, G).
bb. Frente deprimida o incisa medialmente, separando dos bandas o franjas coloreadas, generalmente compuestas de numerosas sedas densamente distribuidas (figs. II.10C, H).
cc. Densidad de sedas en las áreas laterales de los segmentos abdominales siempre mucho más alta que en el área medial (dicha área suele aparecer con pocas sedas o prácticamente glabra).
dd. Labio por lo general colapsado (fig. II.12 B, E, F, G). **18**
- 8 (7) **a.** Densidad de sedas en las áreas laterales de los segmentos abdominales (visión ventral) mucho más baja que en el área medial (fig. II.7B).
b. Suturas intersegmentales entre los segmentos corporales, en el área ventro-medial, con presencia de bandas pectiniformes, oscuras y coloreadas (fig. II.7B, E).
c. Con presencia de un par de franjas coloreadas y brillantes en la cabeza algunas veces visible
..... **grupo-*Torymus cyaneus* (=subgénero *Syntomaspis*) (9)**



- aa.** Densidad de sedas en las áreas laterales de los segmentos abdominales (visión ventral) mucho más alta que en el área medial (figs. II.6I, J; II.7F)
bb. Sin ninguna banda pectiniforme y oscura en las suturas intersegmentales (fig. II.7A, C)
cc. Franjas coloreadas en la cabeza nunca presentes. **11**
- 9 (8) **a.** Margen ventral de cada uno de los segmentos corporales 1-6 (en vista lateral) en forma de cuña (fig. II.9E); bandas coloreadas abdominales anchas y conspicuas.
b. Cuerpo fuertemente deprimido dorso-ventralmente; segmentos abdominales no estrechándose abruptamente hacia la región anal (figs. II.7E; II.9E).
c. Áreas antenales protuberantes, antenas no visibles. (fig. II.11F) **Torymus notatus**
- aa.** Margen ventral de cada uno de los segmentos corporales 1-6 (en vista lateral) fuertemente convexo, pero no en forma de cuña (figs. II.8J; II.9C); bandas abdominales coloreadas, más estrechas y menos conspicuas.
bb. Cuerpo no deprimido dorso-ventralmente; fusiforme o estrechándose abruptamente hacia la región anal (figs. II.6K; II.7B; II.8J; II.9C)
cc. Áreas antenales no protuberantes, antenas visibles o no (figs. II.10J; II.11C). **10**
- 10 (9) **a.** Cuerpo fusiforme no estrechándose abruptamente hacia la región anal (fig. II.6K)
b. Par de bandas coloreadas en la frente presentes; frente fuertemente rugosa (fig. II.10J)
c. Protuberancias antero-dorsales presentes (fig. II.8J)
d. Cabeza muy setosa, con numerosas sedas extra en el vértex (fig. II.9J) .
..... **Torymus affinis**
- aa.** Cuerpo estrechándose abruptamente hacia la región anal (fig. II.7B)
bb. Par de bandas coloreadas de la frente ausentes; frente lisa (fig. II.11C)
cc. Protuberancias antero-dorsales ausentes (fig. II.9C)
dd. Cabeza con patrón básico de quetotaxia; un sólo par de sedas presente en el vértex (fig. II.10C) **Torymus cyaneus**
- 11 (8) **a.** Diente de la mandíbula relativamente corto y ancho; proporción entre la anchura del diente, medida en su base, y su longitud = 0.75-0.84 (fig. II.14I) **Pseudotorymus papaveris**
- aa.** Diente de la mandíbula relativamente largo y fino; proporción entre la anchura medida en su base y su longitud < 0.6. (fig. II.14J, K, L, M, N, O, P, Q, R, S) **Torymus (Torymus) (12)**
- 12 (11) **a.** Labro corto y muy ancho, aproximadamente cuatro veces más ancho que largo; fuertemente protuberante (fig. II.12L)
b. Antena desarrollada y protuberante (fig. II.10L) **Torymus bedeguaris**
- aa.** Labro relativamente largo y estrecho, 2,5-3 veces más ancho que largo; no protuberante (figs. II.12K, M, N; II.13A, B, C, D).



- bb.** Antena más pequeña, en forma de botón y no protuberante. (figs. II.10K; II.11A, D, E, G) **13**
- 13 (12) **a.** Cabeza de forma redondeada, ligeramente más larga que ancha; margen superior del vértex redondeado (fig. II.11A)..... **Torymus chloromerus**
- aa.** Cabeza relativamente ancha o trapezoidal, 1,2-1,5 veces más ancha que larga; margen superior del vértex recto o truncado (fig. II.11D, G)..... **14**
- 14 (13) **a.** Segmentos abdominales (en vista ventral) estrechándose abruptamente hacia la región posterior (figs. II.6M; II.7F).
b. Diente mandibular largo y fino; relación entre su anchura, medida en la base, y su longitud 0,42-0,5 (fig. II.14N, S) **15**
- aa.** Segmentos abdominales (en vista ventral) estrechándose gradualmente hacia la región posterior (figs. II.7C; II.7D).
bb. Diente mandibular largo y fino; relación entre su anchura, medida en la base, y su longitud 0,56-0,62 (figs. II.14K, P, Q) **16**
- 15 (14) **a.** Márgenes ventrales del clípeo y labro rectos (fig. II.12N)
b. Tegumento de los segmentos corporales liso.
c. Solo un par de sedas antero-mediales situadas en la región frontal, entre el clípeo y las antenas (fig. II.11B) **Torymus cingulatus**
- aa.** Márgenes ventrales del clípeo y labro curvados (fig. II.13D)
bb. Tegumento de los segmentos corporales con pústulas.
cc. Más de dos pares de sedas antero-mediales situadas en la región frontal, entre el clípeo y las antenas (fig. II.11G) **Torymus rubi**
- 16 (14) **a.** Área genal sin escultura (fig. II.11E).
b. Márgenes internos del diente y de la base de la mandíbula separados por un ángulo obtuso (>90°); margen externo del diente ligeramente convexo o casi recto (fig. II.14Q) **Torymus nobilis**
- aa.** Área genal con el tegumento verrugoso.
bb. Márgenes internos del diente y de la base de la mandíbula separados por un ángulo recto, cercano a 90°; margen externo del diente claramente convexo (fig. II.14K, P) **17**
- 17 (16) **a.** Segmentos corporales con el tegumento verrugoso; frente rugosa (figs. II.6L; II.10K)
b. Vértex con tres o más pares de sedas; más de dos pares de sedas antero-mediales en la región frontal (fig. II.10K) **Torymus auratus**
- aa.** Segmentos corporales sin escultura; frente lisa (fig. II.7C; II.11D)
bb. Vértex con solo dos pares de sedas; tan sólo dos pares de sedas antero-mediales frontales (fig. II.11D) **Torymus geranii**
- 18 (7) **a.** Sedas en los segmentos corporales muy largas, normalmente mucho más largas que la longitud de un segmento corporal; densidad de sedas en los segmentos corporales alta; sedas dispuestas en dos o más filas irregulares en cada segmento corporal (figs. II.6D, E; II.8D, E).



- b. Área entre clípeo y antena con sólo dos pares de sedas; densidad de sedas en la frente relativamente baja (figs. II.10D, E; II.12D, E) **Glyphomerus (19)**
- **Glyphomerus (19)**
- aa. Sedas en los segmentos corporales no tan largas, como mucho solo escasamente más largas que la longitud de un segmento corporal; densidad de sedas en los segmentos corporales baja; sedas normalmente dispuestas en una única fila (figs. II.6A, B, C, F, G, H; II.8A, B, C, F, G, H).
- bb. Área situada entre el clípeo y la antena con más de dos pares de sedas; densidad de sedas en la frente muy alta (figs. II.10A, B, C, F, G, H; II.12A, B, C, F, G, H)..... **20**
- 19 (18) a. Con un par de fosetas profundas y de color oscuro, muy desarrolladas y en forma de riñón situadas entre ambas antenas. Área medial del vértex profundamente cóncava (fig. II.10E) **Glyphomerus stigma**
- aa. Sin fosetas profundas entre ambas antenas. Área medial del vértex convexa (fig. II.10D)..... **Glyphomerus tibialis**
- 20 (18) a. Área antenal indistinta; antena pequeña y en forma de botón, nunca sobresaliente (fig. II.10C).
- b. Par de bandas frontales coloreadas separadas por un surco glabro medial ancho (fig. II.10C)
- c. Diente de la mandíbula recurvado desde la mitad hacia el ápice (fig. II.14C) **Chalcimerus borceai**
- aa. Área antenal distinta; antena grande y sobresaliente (fig. II.10A, B, F, G, H)
- bb. Par de bandas frontales coloreadas separadas por un surco glabro medial estrecho (fig. II.10A, B, F, G, H)
- cc. Diente de la mandíbula no recurvado (fig. II.14A, B, F, G, H)..... **21**
- 21 (20) a. Cuerpo relativamente corto y ancho; segmentos abdominales estrechándose gradualmente hacia el segmento anal (figs. II.6A, B; II.8A, B)
- b. Diente de la mandíbula relativamente corto; proporción entre la anchura, en su base, y su longitud > 0.5 (fig. II.14A, B)..... **Adontomerus (22)**
- aa. Cuerpo relativamente largo y estrecho; segmentos abdominales estrechándose abruptamente hacia el segmento anal (figs. II.6F, G, H; II.8F, G, H)
- bb. Diente de la mandíbula relativamente largo; proporción entre la anchura, en su base, y su longitud < 0.5. (fig. II.14F, G, H) **Idiomacromerus (23)**
- **Idiomacromerus (23)**
- 22 (21) a. Áreas antenales y antenas inconspicuas, ampliamente separadas; distancia entre áreas antenales cerca de 6,5 veces la longitud del diámetro del área antenal (fig. 10A)
- b. Larva relativamente pequeña; longitud 1.2-2.1 mm. (figs. II.6A, II.8A) **Adontomerus impolitus**
- **Adontomerus impolitus**



- aa.** Áreas antenales y antenas conspicuas, no tan separadas; distancia entre áreas antenales unas 3 veces la longitud del diámetro del área antenal (fig. II.10B).
- bb.** Larva relativamente grande; longitud 1.8-3.1 mm. (figs. II.6B, II.8B) ***Adontomerus crassipes***
- 23 (21) **a.** Área antenal profundamente sobresaliente y marcada; antena apuntada (fig. II.10G) ***Idiomacromerus papaveris***
- aa.** Área antenal no sobresaliente o marcada; antena en forma de botón (fig. II.10F, H) **24**
- 24 (23) **a.** Vértex con mas de 10 sedas largas, consistentes y erectas (fig. II.10H) ...
..... ***Idiomacromerus silybi***
- aa.** Vértex con a lo sumo 4 sedas largas, consistentes y erectas (fig. II.10F)
..... ***Idiomacromerus centaureae***

4. 2. 2. Descripciones de la larva terminal de los géneros y especies de Toryminae incluidos en el estudio.

MICRODONTOMERINI

***Adontomerus* Nikol'skaya, 1955.**

Descripción: Cuerpo en vista ventral (fig. II.6A, B) fusiforme, ligeramente más ancho a nivel de los segmentos ABS3-ABS4 y estrechándose gradualmente hacia el segmento anal, que es más ancho que largo; en vista lateral (fig. II.8A, B) cuerpo ventralmente curvado, más o menos en forma de U; margen ventral de la mayoría de los segmentos corporales vistos en perfil, fuertemente convexos. Protuberancias antero-dorsales visibles entre los segmentos ABS1-ABS5. Coloración del tegumento blanquecina. Tegumento con diferente escultura dependiendo de las especies pero generalmente con el area genal y la frente verrugosa y el cuerpo en parte rugoso. Cuerpo densamente setoso; quetotaxia compuesta de numerosas filas de sedas largas y erectas en todos los segmentos corporales, siendo las sedas normalmente tan largas como un segmento corporal (entre 1-1,5 veces tan largas como la longitud del segmento); sedas más numerosas en los segmentos torácicos que en los abdominales, llevando cada segmento abdominal normalmente una única fila transversal de sedas ampliamente espaciadas, especialmente a nivel ventral. En vista ventral existe mayor densidad de sedas en las área laterales que en la central.

Cabeza en vista anterior (fig. II.10A, B) ligeramente más ancha que larga, con las piezas bucales protuberantes; cabeza aproximadamente 1-1,5 veces tan ancha como larga, con el margen anterior del vértex recto y su área medial ligeramente deprimida. Cabeza, al igual que el cuerpo, intensamente setosa con numerosas sedas además de los 5-7 pares normalmente presentes en las larvas de Chalcidoidea. Frente deprimida, prolongada ventralmente en un surco



estrecho que separa medialmente dos bandas de color marrón oscuro, compuestas por bandas de sedas relativamente espaciadas. Vértex con tres pares de sedas largas, siendo el par más largo, tanto como la longitud del primer segmento, además de algunas sedas más cortas; sedas antero-mediales del área antenal situadas claramente sobre la antena, la longitud casi tan larga como la mitad de la distancia entre antenas. Área antenal conspicua, con antenas relativamente largas y protuberantes (fig. II.10A, B); antenas situadas relativamente bajas en la cabeza, siendo la proporción entre la distancia de las antenas al margen anterior del clípeo y desde las antenas al margen del vértex $<0,6$; par de sedas latero-clipeales situadas sobre el par de sedas clipeales, siendo en longitud al menos igual o más larga que la anchura del labro; sedas genales muy largas, alcanzando el margen ventral del labio. Margen ventral del clípeo recto. Labro sub-rectangular y no dividido. Maxilas pequeñas, no diferenciadas; labio profundamente cóncavo, generalmente colapsado (fig. II.12A, B); palpos maxilares y labiales inconspicuos. Mandíbulas cubiertas por el labro y no visibles exteriormente en vista anterior; diente mandibular agudo, delgado y fino y de tamaño intermedio con una relación entre la anchura en su base y su longitud de 0,56 (*A. crassipes*, fig. II.14A) a 0,62 (*A. impositus*; fig. II.14B); ángulo de separación entre el margen interno del diente y la base de la mandíbula obtuso ($>90^\circ$), siendo el margen externo del diente ligeramente convexo o casi recto.

Monofilia y diagnosis general: La larva terminal de las especies de *Adontomerus* comparten con la larva de *Idiomacromerus*, *Chalcimerus* y *Glyphomerus* numerosos caracteres diagnósticos: un cuerpo intensamente setoso, solamente glabro ventro-medialmente en los segmentos abdominales, con numerosas sedas adicionales en la cabeza y la frente deprimida o hendida medialmente separando dos bandas o áreas coloreadas con abundantes sedas (fig. II.19A, B); antenas relativamente largas y protuberantes y labio profundamente colapsado.

Las larvas de *Adontomerus* son taxonómicamente muy cercanas a las de *Idiomacromerus*. Se distinguen apenas por la forma del cuerpo y la longitud relativa del diente mandibular.

Algunos estudios sobre morfología de los adultos de algunas especies sugieren que el género *Adontomerus* podría no ser monofilético (Askew *et al.*, 2004). Ambos géneros fueron señalados como estrechamente emparentados por Grissell (1995). Los resultados obtenidos con el estudio de la morfología larval confirman la hipótesis de que el género no es monofilético.



Biología: Las dos especies estudiadas son parasitoides de especies de Cynipidae de la tribu Aylacini inductoras de agallas en plantas de la familia Asteraceae.

Adontomerus crassipes (Bouček, 1982).

Diagnosis: n=19; longitud del cuerpo 2,4 mm (rango 1,9-3,1); anchura corporal 1,7 mm (rango 1,2-2). Segmentos corporales lisos sin ningún tipo de escultura visible. Áreas antenales y antenas relativamente grandes, con una separación no muy amplia; distancia entre áreas antenales tres veces el diámetro del area antenal (figs. II.6B; II.10B).

Biología: *Adontomerus crassipes* es un ectoparasitoide monófago y univoltino de la especie *Isocolus lichtensteini* (Mayr, 1882), un cinípido, inductor de agallas conspicuas en tallos de *Centaurea aspera* L. y *C. melitensis* L. (Asteraceae). La larva totalmente desarrollada pasa el invierno en celdillas larvales en el interior de los tallos, emergiendo los adultos en la primavera siguiente. Existe una sincronización del periodo de vuelo de *Adontomerus* con la oviposición de *Isocolus* en los tallos y el desarrollo de las nuevas cámaras en las agallas.

Adontomerus impolitus (Askew & Nieves-Aldrey, 1988).

Diagnosis: n=18; muy similar a la larva de *A. crassipes*. Tamaño corporal relativamente menor, con una longitud de 1,7 mm (rango 1,2-2,2); anchura corporal 1,1 mm (rango 0,7-1,8). Escultura de las áreas hipostomal y genal en parte pustulada con zonas verrugosas; áreas antenales y antenas de menor tamaño relativo, con una separación más amplia (figs. II.6B; II.10B).

Biología: *Adontomerus impolitus* es un ectoparasitoide monófago y univoltino obtenido de agallas crípticas de *Aulacidea tragopogonis* (Thomson, 1877) inducidas en tallos de numerosas especies de *Tragopogon* (Asteraceae). Como en la otra especie de *Adontomerus* estudiada, la larva totalmente desarrollada generalmente pasa en invierno en el interior de las celdillas del tallo (fig. II.19C). Existe una sincronización del periodo de vuelo de *Adontomerus* con la puesta de *Aulacidea* en los tallos y el desarrollo de las nuevas cámaras en las agallas.



Idiomacromerus Crawford, 1914.

Descripción: Cuerpo en vista ventral (fig. II.6F, G, H) fusiforme, ligeramente más ancho a nivel de los segmentos ABS3-ABS4 y estrechándose gradualmente hacia el segmento anal, que es más ancho que largo; en vista lateral (fig. II.8G, H, I) cuerpo ventralmente curvado, con el margen ventral de los segmentos corporales 1-6 fuertemente convexos. Protuberancias antero-dorsales visibles en los segmentos ABS1-ABS5 (excepto en *I. papaveris*: TSH1-ABS5). Coloración del tegumento blanquecina o amarillenta. Tegumento con diferente escultura según las especies. Cuerpo fuertemente setoso con numerosas filas de sedas largas y erectas en todos los segmentos corporales; sedas normalmente más largas que un segmento corporal (entre 1-1,5 veces más largas que la longitud de un segmento) y más numerosas en los segmentos torácicos que en los abdominales; cada segmento abdominal porta generalmente una única fila transversa de sedas que están ampliamente espaciadas, especialmente a nivel ventral. En vista ventral con mayor densidad de sedas en las áreas laterales de los segmentos abdominales que en el área medial.

Cabeza en vista anterior (fig. II.10F, G, H) ligeramente más ancha que alta, con las piezas bucales protuberantes; fuertemente setosa, con numerosas sedas además de los 5-7 pares usualmente presentes en la larva de Chalcidoidea. Frente deprimida, prolongada ventralmente en un surco estrecho que separa medialmente dos bandas coloreadas, compuestas por varias filas de sedas escasamente espaciadas las unas de las otras. Más de tres pares de sedas presentes en el vértex, siendo el par más largo, igual a la longitud del primer segmento; sedas antero-mediales del área antenal situadas claramente por encima de las antenas; su longitud casi tan larga como la mitad de la distancia que separa ambas antenas. Área antenal conspicua con una antena desarrollada y protuberante (fig. II.10F, G, H); antenas situadas relativamente bajas en la cabeza, siendo la proporción entre la distancia de las antenas al margen anterior del clípeo y desde las antenas al margen del vértex <0.6 . Par de sedas latero-clipeales situadas por encima del par clipeal, su longitud al menos igual o más largas que la anchura del labio; sedas genales muy largas, alcanzando el margen ventral del labio. Margen ventral del clípeo entero, recto. Labro rectangular y no dividido. Maxilas pequeñas, indiferenciadas; labio profundamente cóncavo, generalmente colapsado (fig. II.12F, G, H); palpos maxilares y labiales inconspicuos. Mandíbulas cubiertas por el labro y no visibles exteriormente en vista anterior de la cara; diente mandibular agudo, delgado y fino; morfología del diente diferente en función de la especie; ángulo de separación entre el margen interno del diente y la base de la mandíbula obtuso ($>90^\circ$), siendo el margen externo del diente ligeramente convexo o casi recto (fig. II.14F, G, H).

Monofilia y diagnosis general: Como fue previamente mencionado en el caso de *Adontomerus*, las larvas de *Idiomacromerus* son bastante similares a las de aquel género. En cualquier caso hemos encontrado algunos caracteres que permiten hacer la distinción entre ambos géneros. Los análisis llevados a cabo en



el presente estudio encontraron relaciones filogenéticas poco resueltas entre las especies de ambos géneros, lo cual es congruente con los resultados y las hipótesis formuladas hasta la fecha en base a datos de morfología del adulto (Grissell, 1995; Askew *et al.*, 2004) y también sobre datos moleculares incluidos en estudios que están ahora en proceso de elaboración (Nieves-Aldrey, *et al.* “datos sin publicar”).

Biología: Las treinta o más especies descritas de este género son en su mayoría parasitoides de insectos gallícolas y seminívoros (Grissell, 1995). De todas ellas seis se encuentran asociadas con agallas de cinípidos sobre plantas herbáceas en el Paleártico occidental (Askew *et al.*, 2006a). Las tres especies incluidas en el presente estudio son todas parasitoides en agallas de Cynipidae sobre cápsulas fructíferas de distintas especies de *Papaver* (Papaveraceae) y en tallos de *Silybum* y *Centaurea* (Asteraceae).

Idiomacromerus centaureae Askew & Nieves-Aldrey, 1988.

Diagnos: n=1; longitud del cuerpo 1,6 mm; anchura corporal 0,9 mm. Tegumento pustulado, verrugoso en varias regiones de la cabeza (fig. II.10F). Dentro del grupo de los *Idiomacromerus* incluidos en el presente estudio, la larva de *I. centaureae* se caracteriza por un margen superior del vértex recto o truncado en el que aparecen no más de cuatro sedas rígidas y erectas; las antenas no son extremadamente protuberantes como en otras especies de *Idiomacromerus*. Por otro lado las maxilas no están bien diferenciadas del labio y el diente mandibular es corto, siendo la proporción entre su longitud y anchura =0,5 (fig. II.14F).

Biología: Se trata de una especie monófaga univoltina que actúa como parasitoide primario en agallas de *Phanacis centaureae* (Förster, 1859) sobre tallos de diferentes especies de *Centaurea* (Asteraceae). La larva terminal completamente desarrollada pasa el invierno en las celdillas del interior de los tallos de *Centaurea* (fig. II.19D) emergiendo los adultos la primavera siguiente, y sincronizando su periodo de vuelo con la oviposición de las hembras de *Phanacis* en los tallos y el subsiguiente desarrollo de nuevas agallas susceptibles de ser atacadas por el parásito.



Idiomacromerus papaveris (Förster, 1856).

Diagnosis: n=8; longitud del cuerpo 1,6 mm (rango 0,9-2,1); anchura corporal 0,9 mm (rango 0,5-1,3). Tegumento liso. Margen superior del vértex redondeado, siendo el vértex moderadamente setoso (fig. II.10G). Área antenal fuertemente protuberante, antenas agudas y prominentes; maxilas indiferenciadas del labio; diente mandibular acusadamente largo y fino, siendo la relación entre su longitud y anchura =0,42 (fig. II.14G).

Biología: *Idiomacromerus papaveris* es un ectoparasitoide oligófago generalmente obtenido de agallas de diferentes especies de cinípidos asociadas a cápsulas fructíferas de amapolas. Aparece formando parte de los complejos parasitoides de *Aylax minor* Hartig, 1840, *A. papaveris* (Perris, 1840) y *Barbotinia oraniensis* (Barbotin, 1964). Como ocurre con otras especies univoltinas la larva terminal completamente desarrollada pasa el invierno en el interior de las cápsulas fructíferas viejas sobre el suelo, emergiendo los adultos en la primavera siguiente. En la emergencia, el periodo de vuelo del parasitoide suele estar sincronizado con la oviposición de la hembra sobre las cápsulas y la formación de nuevas agallas.

Idiomacromerus silybi Askew, 2004.

Diagnosis: n= 8; longitud del cuerpo 1,7 mm (rango 1,8-2,1); anchura corporal 1 mm (rango 0,7-1,2). Especie con el tegumento pustulado, con numerosas pequeñas protuberancias, a modo de ampollas, distribuidas en la cabeza, sobre todo por el área genal; el margen superior del vértex es redondeado como en *I. papaveris* pero en esta especie el vértex posee más de 10 sedas largas, rígidas y erectas (fig. II.10H); el área antenal no es protuberante aunque la antena tiene forma de botón, de modo similar a *I. centaureae*; maxilas triangulares y bien diferenciadas del labio; diente mandibular como en *I. centaureae* corto, siendo la relación entre su longitud y anchura =0,5 (fig. II.14H).

Biología: El adulto y la larva de esta especie han sido recientemente descritos, obtenidos de agallas de *Aulacidea freesei* Nieves-Aldrey, 1995 y *Phanacis zwolferi* Nieves-Aldrey, 1995 en tallos de *Silybum marianum* (Asteraceae) (Askew *et al.*, 2004). Se trata de un ectoparasitoide univoltino de rango oligófago. Como ocurre con la mayoría de los parasitoides asociados a agallas sobre plantas



herbáceas, la larva terminal completamente desarrollada pasa el invierno en el interior de las cámaras viejas (fig. II.19E) emergiendo los adultos en la primavera siguiente y sincronizando su periodo de vuelo con la aparición de las nuevas agallas.

CHALCIMERINI

Chalcimerus Steffan & Andriescu, 1962.

Descripción: n=23; longitud del cuerpo 2,9 mm (rango 1,9-3,4); anchura corporal 2,1 mm (rango 1,2-2,3). Cuerpo en vista ventral (figs. II.6C; II.21G) fusiforme alargado, estrechándose gradualmente hacia el segmento anal, el cual es más ancho que largo; en vista lateral (fig. II.8C) cuerpo ventralmente curvado, ligeramente convexo. Protuberancias anterodorsales visibles entre los segmentos TSH2-ABS4. Coloración del tegumento blanquecina. Tegumento liso. Cuerpo fuertemente setoso; quetotaxia de sedas largas y erectas presente en todos los segmentos corporales, siendo las sedas a nivel del torax generalmente más largas que la longitud de un segmento (entre 1-1,5 veces más largas que la longitud de un segmento) y mucho más cortas en los segmentos abdominales (en ambos casos medidas a nivel de los espiráculos); sedas más numerosas en los segmentos torácicos en comparación con los abdominales; segmentos abdominales generalmente con una única fila transversa de sedas dispuestas relativamente espaciadas, especialmente a nivel ventral. En vista ventral estas larvas muestran mayor densidad de sedas en las áreas laterales que en la región ventral.

Cabeza en vista anterior (fig. II.10C) ligeramente más ancha que larga, con las piezas bucales protuberantes; cabeza aproximadamente 1-1,5 veces más ancha que larga, con el margen anterior del vértex recto y su área medial ligeramente deprimida. Cabeza, como el cuerpo, intensamente setosa con numerosas sedas adicionales a los 5-7 pares característicos de la larva de Chalcidoidea. Frente deprimida, prolongada ventralmente en una hendidura ancha que separa dos bandas o franjas de color marrón brillante (fig. II.19G), compuestas por filas de sedas relativamente espaciadas unas de las otras. Vértex con numerosas sedas cortas y tres pares de sedas largas y erectas, siendo el par más largo al menos tanto como la longitud del primer segmento corporal; sedas antero-mediales del área antenal situadas claramente por encima del nivel de inserción de la antenas, siendo casi tan largas como la mitad de la distancia que separa ambas antenas. Área antenal indistinta, con pequeñas antenas en forma de botón (fig. II.10C); antenas situadas relativamente bajas en la cabeza siendo la proporción entre la distancia de las antenas al margen anterior del clipeo y desde las antenas al margen del vértex <0.6 . Par de sedas latero-clipeales situadas por encima del par de sedas clipeales; su longitud más corta que la mitad de la anchura del labro; sedas genales muy largas, alcanzando el margen ventral del labio. Margen ventral del clipeo recto. Labro sub-rectangular y no dividido. Maxilas más o menos



triangulares y bien diferenciadas del labio, que es cóncavo y generalmente se encuentra colapsado profundamente (fig. II.12C); palpos maxilares y labiales inconspicuos. Mandíbulas cubiertas por el labro y por tanto invisibles en vista anterior de la cara; diente mandibular agudo, afilado y fino (fig. II.14C) y recurvado desde la mitad hacia la punta; proporción entre la anchura medida en su base y su longitud =0,5; ángulo de separación entre el margen interno del diente y la base de la mandíbula obtuso ($> 90^\circ$).

Monofilia y diagnosis general: El género *Chalcimerus* está representado por una única especie, *C. borceai* Steffan & Andriescu, 1962. Se trata de un taxon con características singulares lo cual ha hecho que se erija una tribu para incluirle, Chalcimerini (Grissell, 1995). Sin embargo sus relaciones filogenéticas dentro de la familia aún son inciertas. Análisis preliminares basados en morfología del adulto le situaron como un género primitivo en la subfamilia Toryminae posiblemente relacionado con *Glyphomerus* (Grissell, 1995).

La larva terminal de *Chalcimerus* es muy similar a las de *Adontomerus*, *Idiomacromerus* y *Glyphomerus*, debido a la presencia del par de franjas o bandas setosas coloreadas en la frente. Pero además presenta una serie de rasgos morfológicos distintivos que permite su perfecta separación de los otros géneros mencionados. Éstos son principalmente: antenas pequeñas, en forma de botón, no prolongadas y con el área antenal indistinta y diente mandibular recurvado. Otras pequeñas diferencias suplementarias son: su quetotaxia cefálica es menos densa y las bandas coloreadas frontales se encuentran mucho más separadas y son menos conspicuas.

Biología: *Chalcimerus borceai* es un ectoparásitoide primario de ciclo univoltino ligado exclusivamente a agallas de *Barbotinia oraniensis* (Barbotin, 1964) (Cynipidae) sobre cápsulas fructíferas de diferentes especies de amapolas (*Papaver spp.*, Papaveraceae). La especie es monófaga, atacando exclusivamente el cinípido hospedador. Aunque se conocen algunos registros sobre agallas de *Aylax*, hay que considerarlos dudosos y posiblemente se deban a que ambas agallas (*Aylax* y *Barbotinia*) a veces aparecen juntas compartiendo la misma cápsula. La larva terminal totalmente desarrollada de *Chalcimerus* pasa el invierno en el interior de las cápsulas fructíferas viejas en el suelo (fig. II.19F);



los adultos emergen en primavera sincronizando su vuelo con el desarrollo de las nuevas agallas.

INCERTAE SEDIS

Glyphomerus Förster, 1856.

Descripción: Cuerpo en vista ventral (fig. II.6D, E) fusiforme, distintamente más ancho hacia la mitad (ABS2-ABS3) y estrechándose abruptamente hacia el segmento anal, el cual es más ancho que largo; en vista lateral (fig. II.8D, E) segmentos corporales de diferente forma en las dos especies; margen ventral de cada uno de los segmentos corporales fuertemente convexo. Protuberancias anterodorsales visibles entre los segmentos ABS1-ABS5. Coloración blanquecina ó débilmente amarillenta. Tegumento con diferente escultura según las especies. Cuerpo fuertemente setoso con numerosas filas de sedas largas y erectas presentes en todos los segmentos corporales, las cuales son generalmente más densas hacia las regiones laterales; sedas generalmente más largas que la longitud de un segmento corporal (entre 1-1,5 más largas que la longitud del segmento); sedas más numerosas en los segmentos torácicos; segmentos abdominales portando cada uno dos o más filas de sedas escasamente espaciadas. En vista ventral con mayor densidad de sedas en las áreas laterales que en el área medial del cuerpo.

Cabeza en vista anterior (fig. II.10D, E) con el margen superior y el área medial del vértex de diferente forma en las dos especies. Cabeza, como el cuerpo, fuertemente setosa con numerosas sedas además de los 5-7 pares normalmente presentes en la larva de Chalcidoidea. Frente deprimida y prolongada ventralmente en una hendidura medial ancha que separa dos bandas o franjas setosas marrón oscuro, compuestas por varias filas de sedas escasamente espaciadas. Vértex con numerosas sedas cortas, además de tres pares de sedas erectas y más largas; sedas antero-mediales del área antenal situadas claramente por encima de la antena, siendo casi tan largas como la mitad de la distancia entre antenas. Áreas antenales conspicuas, con antenas relativamente desarrolladas y protuberantes (fig. II.10D, E); antenas situadas relativamente en posición baja en la cabeza siendo la relación entre la distancia de las antenas al margen anterior del clipeo y desde las antenas al margen del vértex $<0,6$; Par de sedas latero-clipeales situadas por encima del par de sedas clipeales siendo su longitud al menos igual ó más larga que la anchura del labro; sedas genales muy largas, alcanzando el margen ventral del labio. Margen ventral del clipeo recto. Labro sub-rectangular e indiviso. Maxilas pequeñas; labio profundamente cóncavo, generalmente colapsado (fig. II.12D, E); palpos maxilares y labiales inconspicuos. Mandíbulas cubiertas por el labro y por tanto invisibles en vista anterior de la cara; diente mandibular agudo, afilado y fino; generalmente el diente es largo y delgado, la proporción entre la anchura, medida en su base, y la longitud $=0,5$; ángulo de separación entre el margen interno del diente y la base de la mandíbula obtuso ($> 90^\circ$) (fig. II.14D, E).



Monofilia y diagnosis general: Se trata de un taxon de posición sistemática y filogenética incierta, por lo que ha sido clasificado como *incertae sedis* por Grissell (1995). Los análisis filogenéticos basados en morfología del adulto sitúan al género *Glyphomerus* en una posición basal dentro de la familia Torymidae.

Las larvas de las dos especies incluidas en el presente estudio se reconocen por poseer sedas largas en todos los segmentos corporales, generalmente más largas que la longitud del propio segmento. Sin embargo la densidad de sedas en la región frontal de la cabeza es más baja comparándola con la de los géneros de Microdontomerini y Chalcimerini. La especie más común dentro del género, *G. stigma*, presenta una autopomorfía muy característica, consistente en la presencia de un par de fosetas profundas en forma de riñón en la parte superior de la cara, estando este carácter ausente en la otra especie del género, *G. tibialis*. Sobre la base de este importante carácter el género no es monofilético.

Biología: *Glyphomerus* incluye especies asociadas con agallas de Cynipidae habiendo sido citadas también algunas especies en comunidades de agallas de Eurytomidae (Chalcidoidea) sobre plantas de la familia Poaceae (Grissell, 1995).

Glyphomerus stigma (Fabricius, 1793).

Diagnosis: n=65; longitud del cuerpo 2,8 mm (rango 1,5-5,4); anchura corporal 1,3 (0,7-2,4) (fig. II.19H); la larva corresponde a una de las especies de Torymidae más fácilmente reconocibles dentro de la comunidad asociada a agallas de cinípidos, debido fundamentalmente a la presencia del carácter autopomórfico ya comentado y consistente en un par de fosetas profundas, oscuras y en forma de riñón situadas entre las antenas en la parte superior de la cara (figs. II.10E; II.21I); otros rasgos diagnósticos de la larva de esta especie son un tegumento liso; cabeza 1-1,5 veces más ancha que alta; margen superior del vértex recto o truncado; margen ventral de los segmentos corporales 1-6 en vista lateral en forma de cuña; longitud relativa de las sedas de los segmentos abdominales más de 1,5 veces la longitud de un segmento corporal; maxilas más o menos triangulares y bien diferenciadas del labio.

Biología: La especie es fácilmente obtenida de agallas de *Diplolepis mayri* (Schlechtendal, 1877) y *D. rosae* (Linnaeus, 1758) sobre distintas especies de



Rosa (Rosaceae). Se trata de un ectoparasitoide univoltino de rango oligófago, que no solamente parasita a la larva de *Diplolepis* dentro de la comunidad sino que también ataca a la especie de cinípido inquilino *Periclistus brandtii* y actúa además como hiperparasitoide de la especie *Eurytoma rosae* Nees, 1834 (Redfern & Askew, 1992). También ha sido documentado como un elemento de la comunidad parcialmente fitófago, revertiendo su dieta hacia el consumo del tejido vegetal de la agalla una vez que el hospedador ha sido consumido (Shorthouse, 1998). Para ello se sirve de la habilidad de inducir la aparición de nuevas células nutricias en el interior de la agalla y así poder alimentarse hasta completar su desarrollo (Leggo & Shorthouse, 2006). La larva terminal totalmente desarrollada pasa el invierno en el interior de las agallas viejas, emergiendo los adultos en primavera y verano cuando se están desarrollando las agallas nuevas de *Diplolepis*.

Glyphomerus tibialis (Förster, 1856).

Diagnosis: n=6; longitud del cuerpo 1,4 mm (rango 1-2,1); anchura corporal 1 mm (rango 0,7-1,4); difiere de la otra especie estudiada del género en la ausencia de las dos profundas fosetas situadas en la parte superior de la cara (fig. II.19J). Además, la especie posee los siguientes rasgos diagnósticos: tegumento pustulado en la cabeza y primer segmento corporal (fig. II.10D), cabeza ligeramente más alta que ancha, con un área medial del vértex cóncava o deprimida, margen superior del vértex redondeado; margen ventral de los segmentos 1-6 convexo, sedas de los segmentos abdominales 1-1,5 veces tan largos como un segmento corporal.

Biología: *Glyphomerus tibialis* es un ectoparasitoide primario polífago asociado a numerosas especies de cinípidos inductores de agallas en planta herbáceas. Los ejemplares del presente estudio fueron obtenidos de agallas de *Phanacis hypochoeridis* (Kieffer, 1887) en tallos de *Hypochoeris radicata* (Asteraceae). Como ocurre en otras especies parasitoides de agallas de cinípidos en plantas herbáceas y arbustos, esta especie es univoltina y la larva terminal totalmente desarrollada pasa el invierno en el interior de las agallas viejas. La emergencia de los adultos tiene lugar la primavera siguiente, sincronizando su periodo de vuelo con la aparición de larvas jóvenes del cinípido anfitrión en cámaras larvales de nuevas agallas.



TORYMOIDINI

Pseudotorymus Masi, 1921

El género *Pseudotorymus* tal y como fue definido por Grissell (1995) está integrado por 43 especies. Es un género de distribución mundial cuyos miembros poseen un rango trófico extraordinariamente amplio, que incluye entre sus hospedadores especies de los órdenes, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera y Lepidoptera (Grissell, 1995).

En el presente estudio se ha incluido la única especie citada hasta la fecha potencialmente asociada a comunidades de agallas de cinípidos, *Pseudotorymus papaveris* (Thomson, 1876).

Pseudotorymus papaveris (Thomson, 1876).

Descripción: n=2; longitud del cuerpo 2,3 mm (rango 1,5-3,1); anchura corporal 1 mm (rango 0,8-1,2). Cuerpo en vista ventral (fig. 6I) relativamente corto y estrechándose gradualmente hacia el segmento anal, el cual es más ancho que largo; en vista lateral (fig. II.8I) cuerpo ventralmente curvado, ligeramente convexo. Protuberancias anterodorsales visibles entre los segmentos ABS1-ABS5. Tegumento liso y de coloración blanquecina. Cuerpo intensamente setoso; quetotaxia de sedas largas y erectas presente en todos los segmentos corporales, siendo las sedas del tórax, 1-1,5 veces más largas que la longitud de un segmento y mucho más cortas en los segmentos abdominales; sedas más numerosas en los segmentos torácicos que en los abdominales; segmentos abdominales generalmente con una única fila transversa de sedas dispuestas relativamente espaciadas, especialmente a nivel ventral. En vista ventral las sedas son más densas en las áreas laterales que en la región ventral.

Cabeza en vista anterior (fig. II.10I) ligeramente más ancha que larga, con las piezas bucales protuberantes; cabeza aproximadamente 1-1,5 veces más ancha que larga, con el margen anterior del vértex redondeado y su área medial plana o convexa. Cabeza no tan intensamente setosa como el cuerpo, quetotaxia cefálica compuesta por siete pares de sedas. A los cinco pares de sedas característicos de la larva de Chalcidoidea, se añade un par adicional de sedas en el vértex y otro de sedas latero-clipeales. Sedas antero-mediales del área antenal situadas claramente por encima del nivel de inserción de las antenas, siendo casi tan largas en longitud como la mitad de la distancia que separa ambas antenas. Área antenal indistinta, con una antena grande y protuberante (fig. II.10I); antenas situadas hacia la mitad de la cabeza, siendo la relación entre la distancia de las antenas al margen anterior del clípeo y desde las antenas al margen del vértex 1.25; par de sedas latero-clipeales situadas por encima del par de sedas clipeales siendo su



Morfología, biología y filogenia larva Torymidae

longitud mucho más corta que la mitad de la anchura del labro; sedas genales muy largas, alcanzando el margen ventral del labio. Margen ventral del clípeo recto. Labro sub-rectangular y no dividido. Maxilas más o menos triangulares y bien diferenciadas del labio, que es plano o convexo y no colapsado (fig. II.12I); palpos maxilares y labiales inconspicuos. Mandíbulas cubiertas por el labro y por tanto invisibles en visión anterior de la cara; mandíbula aguda, afilada y fina con el diente relativamente corto y ancho; proporción entre la anchura, medida en su base, y su longitud entre 0,75-0,84; ángulo un poco mayor de 90° separando el margen interno del diente y la base de la mandíbula, por lo que el margen externo del diente es ligeramente convexo y sinuado (fig. II.14I).

Diagnosis general: la larva de *P. papaveris* se encuentra emparentada con las larvas de las especies del género *Torymus* (*sensu stricto*). Únicamente difiere de ellas en que posee un diente mandibular relativamente más corto y ancho que aquellas.

Biología: *Pseudotorymus papaveris* es la única especie dentro del género *Pseudotorymus* asociada con agallas de cinípidos sobre diferentes especies de amapolas (*Papaver* spp., Papaveraceae); se sabe sin embargo que dicha especie es en realidad un ectoparasoitode común de *Dasineura papaveris* (Winnerzt, 1890), un cecidómido (Diptera: Cecidomyiidae) específicamente asociado con cápsulas frutíferas de diversas especies de amapolas. Ciertamente no hay evidencias, y por el momento no está claro si la especie *P. papaveris* está asociada a alguna de las especies de cinípidos que comparten habitat con el cecidómido dentro de la cápsula frutífera de las especies de amapola en las que aparece. Para corroborar la hipótesis de la asociación es necesario obtener más datos biológicos sobre las especies de Aylacini implicadas.

En general la mayoría de las especies del género *Pseudotorymus* asociadas a agallas en plantas herbáceas son parasitoides de especies de cecidómidos (Askew, 2002).

TORYMINI

Torymus Dalman, 1820.



Descripción: Cuerpo fusiforme pero variable en morfología según las especies; Protuberancias anterodorsales presentes o ausentes. Coloración mayoritariamente blanquecina o amarillenta; en vista lateral presenta numerosas sedas largas y erectas, dispuestas en una única fila y relativamente espaciadas, a lo largo de todos los segmentos corporales, y siendo generalmente más densas hacia la región ventral; sedas tan largas o más que la longitud de un segmento corporal, variando en función de la especie; la densidad de sedas varía en vista ventral en función de la especie considerada pero las sedas abdominales son siempre entre 1 y 1,5 veces tan largas como la longitud de un segmento corporal; en vista ventral segmentos distintamente separados en el área ventro-medial de acuerdo con cada especie, pero alguna veces con bandas de coloración oscura y aspecto pectiniforme dispuestas en las suturas intersegmentales. Cabeza en vista anterior ligeramente más ancha que larga; margen superior del vértex siempre redondeado mientras que el área medial del mismo varía dependiendo de la especie considerada. Quetotaxia cefálica, así como la mayoría de los caracteres de interés asociados a la cápsula cefálica, variables en función de cada especie: sedas antero-mediales del área antenal situadas siempre claramente por encima del nivel de la antena; relación entre la distancia de las antenas al margen anterior del clípeo y desde las antenas al margen del vértex entre 0,6 y 1,3. Piezas bucales y mandíbulas variables en las distintas especie aunque el labro es siempre más o menos rectangular y está bien diferenciado del labio; mandíbula unidentada y de estructura delgada, estrecha y ápice agudo.

Monofilia y diagnosis general: Con cerca de 350 especies descritas, *Torymus* es el género más rico de la familia Torymidae (Grissell, 1995; Graham & Gijswijt, 1998). Su gran diversidad hace que su estudio plantee numerosos problemas taxonómicos, aún por resolver.

Las larvas de las especies de *Torymus* analizadas en el presente estudio pertenecen a cuatro de los dieciocho grupos de especies propuestos por Graham & Gijswijt (1998) para las especies europeas; éstos son, los grupos de especies *cyaneus*, *bedeguaris*, *erucarum* y *cingulatus*. Las diferencias morfológicas entre las larvas de los diferentes grupos de *-Torymus-* se discuten posteriormente.

Las larvas de las especies de *Torymus* difieren de la larva de *Microdontomerini*, *Chalcimerini* y de la de *Glyphomerus*, por tener una quetotaxia corporal menos densa y conspicua, con sedas generalmente más cortas y menos densas, especialmente en la frente. La cabeza generalmente presenta un patrón de siete pares de sedas y generalmente carece de las dos bandas setosas y



coloreadas características de los Microdontomerini; las antenas no son protuberantes y el labio aparece generalmente muy cóncavo o colapsado.

Biología: Las especies del género *Torymus* están predominantemente asociadas con agallas de Cecidomyiidae (Diptera) y Cynipidae (Hymenoptera). Todas las incluidas en el presente estudio son parasitoides en agallas de Cynipidae sobre plantas de las familias Lamiaceae, Asteraceae, Rosaceae y Fagaceae.

Torymus affinis (Fonscolombe, 1832).

Diagnosis: n=10; longitud del cuerpo 2 mm (rango 1,5-2,1); anchura corporal 1,25 mm (rango 1-1,5). Cuerpo estrechándose gradualmente hacia el segmento anal, el cual es más ancho que largo (figs. II.6K; II.21K). Protuberancias anterodorsales visibles entre los segmentos THS1-ABS5. Margen ventral de los segmentos corporales ligeramente convexo. En vista ventral (fig. II.8J) densidad de sedas en las áreas laterales de los segmentos abdominales mucho más baja que en el área media. Tegumento de la cabeza y del primer segmento torácico pustulado. Suturas intersegmentales de los segmentos corporales en el área ventro-medial con presencia de bandas fusiformes coloreadas con aspecto pectiniforme. Cabeza (fig. II.10J) setosa, con el área medial del vértex deprimida. Quetotaxia cefálica compuesta por numerosas sedas además de las que componen el patrón básico. Frente intensamente rugosa y deprimida o hendida medialmente, separando dos bandas ligeramente coloreadas formadas por un conjunto no muy denso de sedas; las bandas aparecen separadas medialmente por un surco ancho casi glabro. Vértex con más de tres pares de sedas; sedas antero-mediales del área antenal casi tan largas como la mitad de la distancia entre antenas. Área antenal y antena indistintas (fig. II.10J); par de sedas latero-clipeales tan largas como la mitad de la anchura del labio. Margen ventral del clípeo recto; maxilas más o menos triangulares y bien diferenciadas del labio que generalmente es plano o convexo y no colapsado. Mandíbulas unidentadas, cubiertas por el labio y por tanto invisibles en vista anterior de la cara; diente con una proporción entre la anchura medida en su base y su longitud =0,56; ángulo de separación entre el margen interno del diente y la base de la mandíbula recto por lo que el margen externo del diente es claramente convexo (figs. II.14J).

Biología: *Torymus affinis* es un ectoparasitoide primario, solitario y monófago asociado a agallas de la generación sexual de *Biorhiza pallida* (Olivier, 1791) en numerosas especies de la sección *Quercus* (Fagaceae) (fig. II.19L). Su ciclo vital es univoltino. La larva terminal completamente desarrollada pasa el invierno en el



interior de las agallas viejas, y sincroniza su periodo de vuelo con la aparición de las nuevas agallas de la generación sexual de *B. pallida* la primavera siguiente.

Torymus auratus (Müller, 1764).

Diagnosis: n=3; longitud del cuerpo 4,2 mm (rango 3,6-5,1); anchura corporal 1,8 mm (rango 1,4-2,1). Cuerpo estrechándose gradualmente hacia el segmento anal, que es más ancho que largo (figs. II.6L; II.8K). Protuberancias anterodorsales visibles entre los segmentos ABS1-ABS4. Margen ventral de los segmentos corporales ligeramente convexo. En vista ventral densidad de sedas en las áreas laterales de los segmentos abdominales mucho más alta que en el área media. Tegumento de la cabeza y de todo el cuerpo rugoso; vesiculoso en el área genal. Área medial del vértex plana o convexa. Quetotaxia cefálica compuesta por no más de siete pares de sedas (fig. II.10K). Frente no hendida medialmente, con más de tres pares de sedas en el vértex. Longitud de las sedas antero-mediales del área antenal y separación entre antenas de igual longitud que la mitad de la distancia entre las antenas. Área antenal inconspicua, con antena pequeña en forma de botón no protuberante (fig. II.10K). Par de sedas latero-clipeales más cortas que la mitad de la anchura del labro. Margen ventral del clípeo curvado. Maxilas triangulares y bien diferenciadas del labio que generalmente es plano o convexo y no colapsado (fig. II.12K). Mandíbulas unidentadas, cubiertas por el labro y por tanto invisibles en vista anterior de la cara. Diente con una relación entre la anchura medida en su base y su longitud =0,62; ángulo de separación entre el margen interno del diente y la base de la mandíbula cercano a 90°; margen externo del diente claramente convexo (fig. II.14K).

Biología: *Torymus auratus* es una especie ectoparasitoide polífaga comúnmente obtenida de diferentes especies de cinípidos asociados a *Quercus* (Fagaceae). Los ejemplares estudiados en el presente trabajo fueron obtenidos de agallas de la generación agama de *Cynips quercusfolii* sobre *Quercus petraea* (fig. II.19M). Se trata de una especie bivoltina que por tanto tiene dos generaciones anuales, y ataca tanto al cinípido inductor de la agalla, como a diferentes especies de parasitoides primarios e inquilinos habitantes de la misma (Askew, 1965).

Torymus bedeguaris (Linnaeus, 1758).

Diagnosis: n=50; longitud del cuerpo 3,4 mm (rango 1,5-5,4); anchura corporal 1,25 mm (rango 0,7-2). Cuerpo estrechándose abruptamente hacia el segmento anal, el cual es más largo que ancho (figs. II.6J; II.8L). Protuberancias anterodorsales visibles entre los segmentos THS2-ABS6.



Morfología, biología y filogenia larva Torymidae

Margen ventral de los segmentos corporales ligeramente convexo. En vista ventral densidad de sedas en áreas laterales más alta que en área medial. Tegumento liso en la frente y áreas genales, mientras que en los segmentos corporales aparece parcialmente pustulado. Cabeza (fig. II.10L) con área medial del vértex plana o convexa (fig. II.10L). Quetotaxia cefálica, compuesta por no más de siete pares de sedas. Vértex con dos pares de sedas, uno antero-lateral y otro antero-medial. Sedas antero-mediales del área antenal casi tan largas o de la misma longitud que la mitad de la distancia entre antenas (fig. II.10L). Sedas latero-clipeales mucho más cortas que la mitad de la anchura del labro. Labro aproximadamente cuatro veces más ancho que largo. Maxilas más o menos triangulares y bien diferenciadas del labio, el cual es cóncavo y aparece profundamente colapsado (fig. II.12L). Diente largo y fino, con una relación entre la anchura medida en su base y la longitud =0,5. Ángulo de separación entre el margen interno del diente y la base de la mandíbula obtuso; el margen externo del diente es ligeramente convexo ó casi recto (figs. II.14L).

Biología: Ectoparásitoide primario frecuentemente obtenido de agallas de diferentes especies de *Diplolepis* (Cynipidae, Diplolepidini) sobre arbustos del género *Rosa spp.* (Rosaceae). La larva terminal de *Torymus bedeguaris* parasita la de la especie de *Diplolepis* hospedadora (fig. II.19N) y ocasionalmente también la de *Orthopelma mediator* (Ichneumonidae) (Nordlander, 1973; Redfern & Askew, 1992). La especie es univoltina y de rango oligófago. La larva terminal completamente desarrollada pasa el invierno en el interior de las agallas viejas y sincroniza su periodo de vuelo con la aparición de las nuevas agallas de *Diplolepis*.

Torymus chloromerus (Walker, 1833).

Diagnosis: n=20; longitud del cuerpo 1,8 mm (rango 2,1-1,4); anchura corporal 1 mm (rango 1,1-0,9). Cuerpo estrechándose abruptamente hacia el segmento anal, el cual es más ancho que largo (figs. II.7A; II.9A). Protuberancias anterodorsales visibles entre los segmentos THS2-ABS5. Margen ventral de los segmentos corporales ligeramente convexo. En vista ventral densidad de sedas en las áreas laterales más alta que en el área medial. Tegumento generalmente liso excepto en la región frontal en donde es pustulado. Área medial del vértex plana o convexa. Quetotaxia cefálica de no más de siete pares de sedas (fig. II.11A). Dos pares de sedas en el vértex presentes, uno antero-lateral y otro antero-medial. Sedas antero-mediales del área antenal casi tan largas o de la misma longitud que la mitad de la distancia entre antenas. Áreas antenales inconspicuas; antenas pequeñas, en forma de botón y no protuberantes (fig. II.11A). Par de sedas latero-clipeales al menos igual en longitud que la anchura del labro. Margen ventral del clípeo



recto. Maxilas más o menos triangulares y bien diferenciadas del labio, que normalmente aparece profundamente colapsado (fig. II.12M). Mandíbulas unidentadas. Diente largo y fino, con la proporción entre la anchura medida en su base y la longitud =0,3; ángulo de separación entre el margen interno del diente y la base de la mandíbula recto; margen externo del diente claramente convexo (fig. II.14M).

Biología: Esta especie es un ectoparásitoide primario monófago en agallas de *Aulacidea hieracii* (Linnaeus, 1758) sobre *Hieracium spp.* grupo *sabaudum* (Asteraceae) (fig. II.19O). Sin embargo, *T. chloromerus* también se ha obtenido recientemente de agallas caulinares de la especie de tefrítido *Urophora cardui* (Linnaeus, 1758) en Finlandia (Vikberg, 2005). En cualquier caso se trata de un parasitoide univoltino y por tanto sólo desarrolla una generación anual. La larva terminal completamente desarrollada pasa el invierno en el interior de las agallas maduras emergiendo los adultos el verano siguiente, cuando las nuevas agallas de *Aulacidea* se están desarrollando en los tallos de *Hieracium*.

Torymus cingulatus Nees, 1834.

Diagnosis: n=2; longitud del cuerpo 2.2 mm (rango 2.1-2.3); anchura corporal 1 mm (rango 1-1.2). Cuerpo estrechándose abruptamente hacia el segmento anal, el cual es tan ancho como largo (figs. II.6M, II.9B). Protuberancias anterodorsales visibles entre los segmentos THS3-ABS5. Margen ventral de los segmentos corporales ligeramente convexo. En vista ventral densidad de sedas en las áreas laterales más alta que en el área medial. Tegumento liso. Área medial del vértex plana o convexa. Quetotaxia cefálica de no más de siete pares de sedas (fig. II.11B). Dos pares de sedas en el vértex presentes, uno antero-lateral y otro antero-medial. Sedas antero-mediales del área antenal casi tan largas o de la misma longitud que la mitad de la distancia entre antenas. Áreas antenales inconspicuas y antenas pequeñas, en forma de botón, y no protuberantes. Par de sedas latero-clipeales más cortas que la mitad de la anchura de labro. Margen ventral del clípeo recto. Maxilas más o menos triangulares y bien diferenciadas del labio, el cual es plano o convexo y aparece normalmente no colapsado (fig. II.12N). Mandíbulas unidentadas, cubiertas por el labro y por tanto invisibles en vista anterior de la cara. Diente largo y fino, con una relación entre la anchura medida en su base y su longitud =0,47; ángulo de separación entre el margen interno del diente y la base de la mandíbula obtuso, siendo el margen externo del diente ligeramente convexo (fig. II.14N).



Biología: Es un ectoparasitoide primario monófago que ataca agallas del cinípido *Liposthenes glechomae* (Linnaeus, 1758) sobre hojas y tallos de *Glechoma hederacea* L. (Lamiaceae) (fig. II.20A). La larva terminal completamente desarrollada hiberna en el suelo, en el interior de las agallas viejas, emergiendo los adultos en verano cuando la agallas nuevas de *Liposthenes* se están desarrollando.

Torymus cyaneus (Walker, 1847).

Diagnosis: n=3; longitud del cuerpo 2,3 mm (rango 2-2,7); anchura corporal 1,4 mm (rango 1,3-1,4). Cuerpo estrechándose abruptamente hacia el segmento anal, que es tan ancho como largo (figs. II.7B ; II.9C; II.22D). Protuberancias anterodorsales ausentes. Margen ventral de los segmentos corporales fuertemente convexo. En vista ventral, densidad de sedas en las áreas laterales de los segmentos abdominales mucho más baja que en el área medial. Tegumento liso en todos los segmentos corporales y regiones de la cabeza. Suturas intersegmentales del área ventro-medial con bandas pectiniformes y coloreadas. Área medial del vértex plana o convexa. Quetotaxia cefálica de no más de siete pares de sedas. Un sólo par de sedas presente en el vértex (fig. II.11C). Sedas antero-mediales del area antenal casi tan largas como la mitad de la distancia entre antenas. Áreas antenales inconspicuas; antenas pequeñas, en forma de botón y no protuberantes. Sedas latero-clipeales mucho más largas que la anchura del labro. Margen ventral del clípeo recto. Maxilas más o menos triangulares y bien diferenciadas del labio, que es plano o convexo y generalmente no aparece colapsado (fig. II.12O). Mandíbulas unidentadas, expuestas en parte y con la punta visible. Diente de tamaño intermedio, con una relación entre su anchura medida en su base y su longitud =0,58; ángulo de separación entre el margen interno del diente y la base de la mandíbula casi recto, por lo que el margen externo del diente es claramente convexo (figs. II.14O).

Biología: *Torymus cyaneus* es una especie ectoparasitoide asociada con la generación ágama de diferentes especies de *Cynips* inductoras de agallas en hojas de distintos *Quercus* (Fagaceae). En el presente estudio, el material analizado fue obtenido de agallas de *Cynips quercus* (Geoffroy, 1785) (gen. ágama) sobre *Quercus faginea* Lam. (fig. II.20B) y *Q. pyrenaica* Willd. Su ciclo vital es univoltino y de rango oligófago, atacando fundamentalmente a la larva del cinípido inductor dentro de la comunidad. La larva terminal completamente desarrollada pasa el invierno en el interior de las agallas viejas, de tal manera que



los adultos sincronizan su emergencia con la aparición de las nuevas agallas de la generación ágama de las distintas especies de *Cynips*.

Torymus geranii (Walker, 1833).

Diagnosis: n=4; longitud del cuerpo 2,65 mm (rango 2,5-3); anchura corporal 1,3 mm (rango 1,1-1.5). Cuerpo estrechándose gradualmente hacia el segmento anal, el cual es más ancho que largo (figs. II.7C; II.9D). Protuberancias anterodorsales visibles entre los segmentos THS3-ABS5. Margen ventral de los segmentos corporales ligeramente convexo. En vista ventral, densidad de sedas en las áreas laterales de los segmentos abdominales más alta que en el área medial. Tegumento liso excepto en las áreas genales las cuales aparecen cubiertas por una serie de vesículas o ampollas verrugosas. Área medial del vértex plana o convexa (fig. II.11D). Patrón básico de quetotaxia cefálica compuesto por siete pares de sedas, con dos pares de sedas en el vértex, uno antero-lateral y otro antero-medial. Sedas antero-mediales del área antenal mucho más cortas que la mitad de la distancia entre antenas. Área antenal inconspicua; antenas pequeñas, en forma de botón y no protuberantes. Sedas latero-clipeales más largas que la mitad de la anchura del labro, el cual es 2,5-3 veces más ancho que largo. Margen ventral del clípeo curvado. Maxilas y labio como en otras especies de *Torymus* (*sensu stricto*) (fig. II.13A). Mandíbulas unidentadas, cubiertas por el labro y por tanto invisibles en vista anterior de la cara. Diente de tamaño intermedio, con una relación entre la anchura medida en su base y la longitud =0,56; ángulo de separación entre el margen interno del diente y la base de la mandíbula recto, siendo el margen externo del diente claramente convexo (fig. II.14P).

Biología: La presente especie, como en el caso de *T. auratus*, se comporta como ectoparasitoide polífago en agallas de diferentes especies de cinípidos sobre árboles del género *Quercus*, aunque también forma parte, como especie introducida, de los complejos parasitarios de las agallas de la especie *Dryocosmus kuriphilus* Yatsumatsu, 1951 (Cynipidae) sobre *Castanea* (Fagaceae), sobre todo en el área oriental de la región Paleártica (Kim, *et al.*, 2005). En el caso del material estudiado, los ejemplares fueron obtenidos de agallas de la generación ágama de *Trigonaspis synaspis* (Hartig, 1841) sobre *Quercus pyrenaica* (fig. II.20C). Se trata de un parasitoide bivoltino que presenta dos generaciones anuales.



Torymus nobilis Boheman, 1834.

Diagnosis: n=5; longitud del cuerpo 2,5 mm (rango 1,2-3,3); anchura corporal 1,1 mm (rango 0,6-1,5) (figs. II.7D; II.9G). Protuberancias anterodorsales visibles entre los segmentos THS2-ABS6. Margen ventral de los segmentos corporales y patrón de setación corporal como en *T. geranii*. Tegumento irregularmente estriado-rugoso excepto en la cabeza, donde es liso. Área medial del vértex plana o convexa (fig. II.11E). Patrón de quetotaxia cefálica como en *T. geranii* aunque en este caso las sedas antero-mediales del área antenal son casi tan largas como la mitad de la distancia entre antenas. Áreas antenales y antenas como en *T. geranii*. Margen ventral del clipeo curvado. Maxilas y labio similar a *T. geranii* (fig. II.13B). Mandíbulas no visibles externamente y cubiertas por el labro. Mandíbulas unidentadas con una estructura similar a la de *T. geranii* (fig. II.14Q).

Biología: *Torymus nobilis* es un ectoparasitoide polífago comúnmente obtenido de agallas de la generación ágama de algunas especies de cinípidos, inductoras de agallas subterráneas en las raíces de distintos *Quercus*. En el presente trabajo los ejemplares estudiados provenían de agallas de *A. testaceipes* Hartig, 1840 y *Biorhiza pallida* (ambas gen. ágama) sobre *Quercus pyrenaica* Willd. La larva de *Torymus nobilis* presenta un comportamiento gregario y se la encuentra fácilmente dentro de las cámaras larvales del cinípido inductor de la agalla (fig. II.20E); se trata de un comportamiento no observado con anterioridad en ninguna de las especies del género *Torymus* pertenecientes a nuestro estudio. Su ciclo de vida es univoltino, y los adultos emergen en verano de las viejas agallas subterráneas, justo cuando las nuevas se están desarrollando.

Torymus notatus (Walker, 1833).

Diagnosis: n=35; longitud del cuerpo 1,1 mm (rango 1-2,6); anchura corporal 0,8 mm (rango 0,6-1,1). Cuerpo generalmente deprimido dorso-ventralmente, relativamente corto y ancho medialmente, estrechándose gradualmente hacia el segmento anal, el cual es más ancho que largo (figs. II.7E; II.9E). En vista lateral margen ventral de los segmentos corporales con forma de cuña, proporcionándole un perfil serrado. Protuberancias anterodorsales ausentes. En vista ventral densidad de sedas en las áreas laterales de los segmentos abdominales mucho más baja que en el área medial. Tegumento liso en todos los segmentos corporales y regiones de la cabeza. Suturas intersegmentales del área ventro-medial con bandas pectiniformes y coloreadas (fig. II.20F). Área medial del vértex cóncava o deprimida (fig. II.11F). Quetotaxia cefálica de no más de



siete pares de sedas. Un sólo par de sedas presente en el vértex. Sedas antero-mediales del area antenal casi tan largas como la mitad de la distancia entre antenas. Áreas antenales conspicuas y diferenciadas, pero con ambas antenas claramente indistintas. Sedas latero-clipeales tan largas como la mitad de la anchura del labro. Margen ventral del clípeo recto. Maxilas escasamente diferenciadas del labro, el cual es plano o convexo y generalmente aparece colapsado (fig. II.13C). Mandíbulas unidentadas, cubiertas por el labro y por tanto invisibles en su mayor parte en vista anterior de la cara, si bien generalmente con la punta visible. Diente de tamaño intermedio, con una relación entre la anchura medida en su base y la longitud =0,61; ángulo de separación entre el margen interno del diente y la base de la mandíbula cercano a 90°, lo que hace que el margen externo del diente sea claramente convexo (fig. II.14R).

Biología: *Torymus notatus* es un ectoparasitoide solitario, primario y polífago, que ataca a un número reducido de agallas de cinípidos sobre especies de *Quercus* de ambas secciones *quercus* y *cerris*. Los ejemplares estudiados en el presente trabajo fueron obtenidos de agallas de las generaciones sexuales de *Andricus pseudoinflator* sobre *Quercus faginea* Lam. (fig. II.20G) y de diferentes especies de *Plagiotrochus* sobre *Quercus ilex* L. y *Q. coccifera* L. Posee un ciclo de vida univoltino y los adultos emergen en primavera o verano cuando las agallas de la generación sexual de sus hospedadores están desarrollándose.

Torymus rubi Schrank, 1781.

Diagnosis: n=24; longitud del cuerpo 2,4 mm (rango 1,3-4); anchura corporal 0,9 mm (rango 0,5-1,5). Cuerpo estrechándose abruptamente hacia el segmento anal, el cual es más ancho que largo (figs. II.7F; II.9F; II.22H). Protuberancias anterodorsales visibles entre los segmentos THS2-ABS6. Margen ventral de los segmentos corporales ligeramente convexo. En vista ventral densidad de sedas en las áreas laterales más alta que en el área medial. Tegumento irregularmente estriado-rugoso, liso en la región frontal de la cabeza y verrugoso con vesículas u ampollas en las áreas genales. Área medial del vértex plana o convexa (fig. II.11G). Patrón básico de quetotaxia cefálica compuesto por no más de siete pares de sedas. Dos pares de sedas en el vértex presentes, uno antero-lateral y otro antero-medial. Sedas antero-mediales del área antenal mucho más cortas que la mitad de la distancia entre antenas. Áreas antenales no conspicuas siendo las antenas pequeñas, en forma de botón y no portuberantes. Más de dos pares de sedas latero-clipeales presentes, siendo la longitud del par más anterior mucho más corta que la mitad de la anchura del labro, el cual es además dos veces más ancho que largo. Maxilas más o menos triangulares y bien diferenciadas del labio, que es plano o convexo y generalmente no aparece colapsado (fig. II.13D). Mandíbulas unidentadas, cubiertas por el labro y por tanto invisibles en vista anterior de la



cara. Diente largo y fino, con una relación entre la anchura medida en su base y su longitud =0,47; ángulo de separación entre el margen interno del diente y la base de la mandíbula obtuso ($>90^\circ$), con el margen externo del diente ligeramente convexo (fig. II.14S).

Biología: *Torymus rubi* es un ectoparasitoide primario monófago de agallas de *Diastrophus rubi* (Bouché, 1834) sobre diferentes especies de *Rubus* (Rosaceae) (fig. II.20I). La larva terminal completamente desarrollada pasa el invierno en el interior de las agallas viejas, y los adultos emergen en primavera cuando las nuevas agallas de *Diastrophus* se están desarrollando en las ramas en crecimiento de *Rubus*.

4. 3. Resultados de los análisis filogenéticos.

El estudio condujo a una matriz de estados de carácter con 42 caracteres morfológicos de 27 taxones diferentes (22 grupos internos, 5 externos) (Apéndice II.II). Las búsquedas heurísticas sin pesaje implícito, enraizadas en *Eurytoma bruniventris*, proporcionaron una isla con 200 árboles igual de parsimoniosos. De entre todos, el árbol elegido (fig. II.15) tenía una longitud de 140 pasos, un índice de consistencia (CI) de 0,478, y un índice de retención (RI) de 0,702.

El árbol de consenso estricto obtenido en el análisis de máxima parsimonia estaba en gran medida poco resuelto (fig. II.16). De hecho el grupo más alto — Torymini— previamente establecido (Grissell, 1995) aparecía como parafilético y solamente el clado de Megastigminae aparecía claramente monofilético, soportado con un *bootstrapping* del 99% de las réplicas. Los taxones soportados con un *bootstrapping* de más del 50% de las réplicas se agruparon en sendos grupos formados uno por las tribus Microdontomerini, *Chalcimerus* y el género *Glyphomerus*, y otro incluyendo ambas especies de *Torymus* pertenecientes al grupo *cyaneus*. Un grupo con todas las especies de Torymidae excepto las de Megastigminae, cuyo clado estaba soportado con un *bootstrapping* del 99% de las réplicas, incluía la especie de eupélmido *Eupelmus microzonus* (fig. II.17).

Realizando el mismo análisis pero con pesaje implícito de caracteres (Goboloff, 1993) se encontraron dos árboles iguales de 1916,4 pasos (fig. II.18). Estos tuvieron un índice de consistencia (CI) de 0,57 y un índice de retención (RI)



de 0,79. En cualquier caso el árbol de máxima parsimonia con pesaje implícito estuvo más resuelto que el anterior sin pesaje.

Además de los clados soportados en el análisis de máxima parsimonia sin pesaje de caracteres, el árbol obtenido del análisis con pesaje implícito soportaba un clado politómico con todas las especies de la tribu Microdontomerini. Simultáneamente este clado estaba soportado con otro que emplazaba el género *Glyphomerus* con un *bootstrapping* del 84% de las réplicas, si bien considerando Chalcimerini, el clado final estaba soportado con un *bootstrapping* del 94% de las réplicas. En el análisis de pesaje implícito señalado, los géneros *Adontomerus*, *Idiomacromerus*, *Glyphomerus* y *Chalcimerus* aparecen como monofiléticos. Por el contrario, para el género *Torymus* el árbol aparece completamente sin resolver, excepto para el grupo de especies *cyaneus* formado por *T. cyaneus* y *T. notatus*, con un *bootstrapping* del 91% de las réplicas. La subfamilia Megastigminae aparece como un grupo monofilético soportado externamente como grupo hermano de Toryminae y otros grupos de Chalcidoidea excepto Eurytomidae, como en el análisis sin pesaje de caracteres. Aparece además un clado agrupando el grupo externo *Eupelmus* con el clado parafilético de Toryminae soportado con un *bootstrapping* del 91% de las réplicas. El género *Ormyrus* + un clado bien soportado incluyendo *Dichatomus* + *Pteromalus*, aparece anidado basalmente con el de Toryminae + *Eupelmus*.

5. Discusión.

5. 1. Sobre la morfología de la larva terminal y la taxonomía de Toryminae.

Como ha sido señalado previamente, los análisis anteriores sobre morfología larval de torímidos han sido escasos y parciales, habiéndose llevado a cabo un esfuerzo muy limitado en el uso de caracteres larvales en la taxonomía de la familia. En el presente apartado se discuten los principales rasgos morfológicos larvales de Torymidae obtenidos en los análisis desarrollados en el estudio, así como su valor potencial para la taxonomía y filogenia de la familia.



5. 1. 1. Morfología general: forma del cuerpo.

La larva de Torymidae presenta una morfología corporal relativamente uniforme, caracterizada por ser más o menos fusiforme y ventralmente curvada como ocurre en otras familias de Chalcidoidea (Sellenschlo, 1983) aunque con algunas variantes en determinados rasgos morfológicos según las especies. Las variaciones más significativas aparecen en *Chalcimerus borceai*, en ambas especies de *Glyphomerus*, y en algunos *Torymus* como *T. bedeguaris* ó *T. cyaneus* (figs. II.5, II.6), cuyas larvas terminales se estrechan abruptamente desde la mitad del cuerpo hacia el segmento anal, mientras que las larvas de la mayoría de especies de Torymidae analizadas convergen y se estrechan gradualmente. Una característica biológica común de las especies comentadas es que las cámaras larvales de sus hospedadores son redondeadas y se encuentran en el interior de agallas esféricas o globosas, mientras que aquellas cuyos cuerpos convergen gradualmente hacia el segmento anal atacan hospedadores habitantes de agallas con celdillas más alargadas y/o elipsoides, usualmente dentro de agallas crípticas. En este sentido cabría esperar que la morfología corporal de la larva del parasitoide se adaptase a la forma de la cámara del hospedador atacado. A pesar de lo señalado consideramos la morfología larval como un carácter de escasa relevancia en líneas generales dentro de la anatomía larval, y probablemente sin implicaciones destacadas en la sistemática de Torymidae.

Sin embargo el patrón de quetotaxia corporal posee un claro y significativo valor taxonómico. Es sabido que la presencia de sedas conspicuas es un rasgo común en los cuerpos de las larvas de ectoparasitoides, estando mucho más reducidas en las de los endoparasitoides (Parker, 1924; Hagen, 1964). En el grupo estudiado, el género utilizado como grupo externo *Eupelmus* (ectoparasitoide), comparte con los torímidos el tener un patrón de setación formado por numerosas sedas conspicuas distribuidas por todos los segmentos corporales, mientras que otros géneros utilizados como grupos externos, *Ormyrus* e *Eurytoma* (ambos mayoritariamente ectoparasitoides), sufren una reducción considerable en el número de sedas, si bien conservan algunas conspicuas y bien desarrolladas en la cabeza y segmentos torácicos. Continuando con el análisis, el grupo de endoparasitoides formado por la subfamilia Megastigminae presenta una



reducción considerable en el patrón de sedas, carácter incluso más evidente en las larvas de Eulophidae y Pteromalidae cuyo cuerpo es prácticamente glabro, siendo en ambos casos tales especies utilizadas como grupos externos también endoparasitoides.

La larva de la subfamilia Toryminae presenta un patrón característico formado por numerosas filas de sedas erectas y largas presentes en todos los segmentos corporales, con algunas de estas sedas igual o más largas que la longitud de un segmento corporal. Este patrón es solo parcialmente compartido por Eupelmidae entre los grupos externos de Chalcidoidea analizados. Mientras las larvas de Megastigminae y del resto de grupos externos considerados (Ormyridae, Eurytomidae, Pteromalidae y Eulophidae) poseen tan sólo sedas muy cortas en los segmentos abdominales o son completamente glabras. Considerando los géneros y especies estudiados, mientras que la mayoría de los géneros de Toryminae presentan un patrón de sedas relativamente espaciadas en los segmentos abdominales, normalmente dispuestas en una única fila, las sedas en el género *Glyphomerus* están menos espaciadas, teniendo además dos o más filas por segmento.

Las especies *T. affinis*, *T. cyaneus* y *T. notatus* son las únicas en las que la densidad de sedas en las áreas laterales de los segmentos abdominales (en vista ventral) es más baja que la del área medial. Es interesante resaltar que todas estas especies pertenecen al grupo *cyaneus* (Graham & Gijswijt, 1998), cuyas especies pertenecen al antiguamente denominado subgénero *Syntomaspis* Förster (1856) (Bouček & Graham, 1978), el cual fue posteriormente sinonimizado con *Torymus* por Grissell (1995).

5. 1. 2. Cabeza, piezas bucales y mandíbulas.

La mayoría de los caracteres de la larva terminal de Torymidae con potencial valor taxonómico y filogenético se encuentran en la cabeza. La cabeza de los géneros de la tribu Microdontomerini (Grissell, 1995) es siempre intensamente setosa, con un patrón de quetotaxia formado por numerosas sedas adicionales a las usualmente presentes en la cabeza de las larvas de Chalcidoidea. Esta condición es compartida con otros grupos de especies como *Chalcimerus borceai*,



y algunos Torymini. La frente y el vértex de la larva de los Microdontomerini, y también de *Chalcimerus* y *Glyphomerus* es densamente setosa mientras que en las especies de *Torymus* y *Pseudotorymus* la densidad de sedas es mucho menor, presentando por lo general una quetotaxia formada por siete pares de sedas (con la excepción de la larva de *T. affinis*).

Otro carácter distintivo relacionado es la presencia en la frente de un par de franjas o bandas coloreadas, separadas medialmente por un surco, y formadas por densos grupos de sedas. Este estado de carácter es compartido por todos los géneros de Microdontomerini, por *Chalcimerus*, *Glyphomerus* estando también presente en *T. affinis*. En el caso de los géneros *Adontomerus* e *Idiomacromerus*, la densidad de la setación de las bandas coloreadas es mayor y aparece claramente resaltada en la larva viva. Este carácter está asociado con la presencia de varias largas sedas en el vértex, de longitud mucho mayor que el resto de las sedas del vértex.

Una autopomorfía destacable de la larva de *Glyphomerus stigma* es la presencia de un par de profundas fosetas en forma de riñón, revestidas de una estructura a modo de denticulos, situadas en la región frontal. En trabajos previos Redfern & Askew (1992) se refirieron a ellas como hoyos faciales de función desconocida, mientras que Sellenschlo (1984, 1989b) los identifica como orificios faciales con función de órganos secretores de sustancias microbicidas extraordinariamente ricas en muco-polisacáridos.

La piezas bucales de la larva de Torymidae están en general relativamente poco diferenciadas y por tanto ofrecen escaso número de caracteres con potencial valor taxonómico o filogenético. Con frecuencia el complejo bucal situado bajo el labro aparece colapsado, como estado de carácter, y eso hace que las maxilas se vuelvan difícilmente distinguibles. Sin embargo la forma del labro es un carácter útil en el reconocimiento de la especie.

Las mandíbulas de las larvas de Torymidae son relativamente uniformes en estructura, teniendo exclusivamente un único diente agudo. Sin embargo muestran diferencias en cuanto a la morfología, longitud relativa y anchura del diente, y también en relación al ángulo que forma el margen interno del diente y la base de la mandíbula. En el grupo interno analizado aparecen tan sólo dos



especies que destacan de las demás por la forma de sus mandíbulas, situándose en ambos extremos de la línea general de caracteres mandibulares; se trata de *Pseudotorymus papaveris*, la cual posee una mandíbula con un diente relativamente corto y ancho, y *Chalcimerus borceai* cuyo diente presenta un ápice característico, fino y recurvado.

5. 2. Morfología larval en la taxonomía y filogenia de Torymidae.

La revisión de los Toryminae del mundo realizada por Grissell (1995) incluye una reclasificación de las tribus y los géneros y una propuesta de filogenia de taxones supra-específicos. En la discusión del presente capítulo, se ha seguido como referencia dicha obra basada en el estudio de morfología del adulto, para comparar los resultados obtenidos relativos a la morfología general de las larvas de Torymidae. Se asume el valor limitado de los resultados obtenidos en la presente investigación dado la limitada representación de géneros de Torymidae incluidos. Sin embargo es importante señalar que los géneros y especies analizados permiten hacer generalizaciones importantes sobre el valor de los caracteres de morfología larval en la taxonomía de Torymidae y la congruencia con las filogenias de la familia basadas tanto en caracteres de morfología adulta como moleculares.

5. 2. 1. La larva terminal de las especies de Toryminae y los grupos externos.

El árbol consenso utilizando análisis de pesaje implícito (fig. II.18) muestra los clados Toryminae+Eupelmidae como monofiléticos en relación con los agrupamientos formados por las otras familias de Chalcidoidea utilizadas como grupos externos, más Megastigminae. Mientras que la larva terminal de las especies de Eulophidae y Pteromalidae aparecen estrechamente relacionadas, las de Eurytomidae, Ormyridae y Megastigminae aparecen claramente diferenciadas entre sí.

La larva de la especie *Eupelmus microzonus* sin embargo aparece asociada al clado de los Toryminae. De hecho la larva de Eupelmidae comparte con la larva



general de los torímidos el estado de carácter de la quetotaxia de los segmentos corporales, que hace que sus larvas sean superficialmente similares.

Existen sin embargo dos importantes diferencias diagnósticas entre ambos taxones como son, la forma del margen ventral del clípeo, que es serrado en Eupelmidae y recto en Toryminae, y la posición de las sedas antero-mediales del área antenal situadas al mismo nivel de las antenas en Eupelmidae, y a diferente nivel en Toryminae.

Las larvas de las restantes familias de Chalcidoidea incluidas en el análisis como grupos externos presentan características claramente distinguibles respecto a la larva de Toryminae, como aparece reflejado en la clave de identificación incluida en los resultados del capítulo.

5. 2. 2. Monofilia de la familia Torymidae.

Grissell (1995), basándose en morfología del adulto y utilizando Pteromalidae como grupo externo, propuso a la familia Torymidae como monofilética, considerando Megastigminae como grupo basal de Toryminae. De acuerdo con esta referencia, Torymidae podría ser definido como monofilético en base exclusivamente a la estructura del tergo metasomal 8 de las hembras, siendo este dorsalmente transverso, sobresaliendo ampliamente del margen en la región posterior y con los cercos insertados en una subdivisión translúcida y curvada del tergo postero-lateral. Sin embargo los resultados obtenidos en el presente estudio no pueden confirmar la monofilia de Torymidae y en base al análisis de la morfología larval no existen sinapomorfías que soporten la monofilia de Toryminae+Megastigminae. De hecho las larvas de los representantes de las dos subfamilias estudiadas aquí son muy diferentes y muestran al menos tres caracteres que las diferencian, como sigue:

- Megastigminae: Segmentos corporales prácticamente glabros, sin sedas o sólo con sedas muy cortas; mandíbulas con cuatro-cinco dientes; margen anterior del labro dividido en numerosos lóbulos pequeños.
- Toryminae: Segmentos corporales fuertemente setosos; mandíbulas unidentadas; margen del labro indiviso.



Además, las especies de Megastigminae estudiadas en el presente trabajo poseen un estado de carácter autopomórfico, como es la presencia de un hoyuelo medial en la frente, carácter que no es compartido por ningún otro taxón de entre los estudiados.

5. 2. 3. Análisis de las diferentes tribus de Toryminae.

La subfamilia Toryminae, incluyendo Thaumatoryminae y Monodontomerinae, es considerada por Grissell (1995) como presumiblemente monofilética. En el presente estudio han sido incluidos representantes de tres de las siete tribus propuestas por Grissell (Microdontomerini, Chalcimerini y Torymini), además del género *Glyphomerus* calificado como *incertae sedis*.

- *Microdontomerini.*

La tribu Microdontomerini en cuanto a su morfología adulta se define por la ausencia de carina occipital, por su venación alar y fémures posteriores simples. La hipótesis de Grissell (1995) la contempla como una tribu monofilética, primitiva, estrechamente emparentada con Torymini/Torymoidini. Las larvas de los dos géneros de esta tribu incluidos en el presente estudio, *Adontomerus* e *Idiomacromerus*, comparten claramente los siguientes caracteres: cabeza fuertemente setosa, con la frente deprimida y medialmente hendida separando dos bandas coloreadas densamente setosas; áreas antenales y antenas conspicuas y situadas relativamente bajas en la cabeza; vértex densamente setoso (con algunas sedas muy largas) y labio pequeño y cóncavo, generalmente colapsado. El clado está relativamente bien soportado y en nuestro análisis de filogenia aparece como monofilético, incluyendo *Chalcimerus*, y estrechamente emparentado con *Glyphomerus*.

El análisis llevado a cabo en el presente estudio no encontró diferencias significativas entre las larvas de los géneros *Adontomerus* e *Idiomacromerus*. Este hecho es por otro lado congruente con el estatus taxonómico incierto de ambos géneros señalado por Askew *et al.* (2004).



- *Chalcimerini*.

La presente tribu, en base a su único género y especie *Chalcimerus borceai*, se define en su morfología adulta, por una corta vena marginal, fémures posteriores alargados y tibias muy curvadas (Grissell, 1995).

La larva de *Chalcimerus* está relacionada con la larva de Microdontomerini y también con la de *Glyphomerus*, por el patrón de quetotaxia, el labio colapsado y la presencia del par de bandas setosas y coloreadas en la frente. Sin embargo, en la especie existen algunos caracteres morfológicos distintivos muy claros, incluyendo las antenas de pequeño tamaño y en forma de botón, sedas cortas y más ampliamente espaciadas en la frente y el vértex, y un diente mandibular muy característico que está recurvado en el ápice.

Grissell (1995) afirmó que, a pesar de una hipotética relación como grupo hermano de Podagrionini, *Chalcimerus* es único y primitivo respecto a esta tribu. Posteriormente expone que el hecho que *Chalcimerus* ataque un hospedador cinípido sugiere una relación con los grupos primitivos de Toryminae (especialmente *Glyphomerus*, Microdontomerini y Torymini), y entonces concluye que “su emplazamiento como taxón hermano de Podagrionini es cuestionable y debería ser emplazado como un género primitivo en la subfamilia Toryminae, *incertae sedis* con la necesidad de un estudio profundo posterior”. Los resultados del presente trabajo muestran una estrecha relación de *Chalcimerus* con Microdontomerini y *Glyphomerus* pero también confirman su estatus como taxón con rasgos únicos y distintivos en ambos aspectos, morfología adulta y larval.

- *Glyphomerus*.

El presente género, clasificado como *incertae sedis* por Grissell (1995), se define por una combinación de estados primitivos de carácter. Las hipótesis filogenéticas existentes lo consideran un grupo basal con relaciones de parentesco inciertas. Sin embargo Grissell (1995) reconoció el género como emparentado con Microdontomerini. Los resultados del presente estudio no contradicen la hipótesis de Grissell. Las larvas de las especies de *Glyphomerus* estudiadas aquí comparten muchos más estados de carácter con la larva de



Microdontomerini+Chalcimerini que con Torymini. En el árbol del análisis de pesos implícitos (fig. II.18) *Glyphomerus* aparece como grupo hermano de Microdontomerini+Chalcimerini.

La larva de *Glyphomerus* se caracteriza por la presencia de numerosas filas de sedas muy largas en todos los segmentos corporales. Previamente se hizo referencia a la presencia de un estado de carácter en la larva de *G. stigma*, que se considera una autapomorfía relevante y que consiste en un par de fosetas profundas en la región frontal. Este estado de carácter no es compartido con la otra especie estudiada, *G. tibialis*, indicando de esta manera que el género *Glyphomerus* no es homogéneo en lo que se refiere a su morfología larval.

Un caso similar se da en el género *Megastigmus*, dado que la larva de las especies parasitoides presentan un hoyuelo medial en la frente que está ausente en las especies fitófagas (Nieves-Aldrey *et al.*, “en revisión”).

- *Torymoidini* y *Torymini*.

Como resultado de los mismos análisis filogenéticos, Grissell (1995) erigió una nueva tribu, Torymoidini, incluyendo en ella el género *Pseudotorymus*. Del mismo modo formuló la hipótesis de que Torymini (que incluye el género *Torymus*) y Torymoidini derivaban de un ancestro común, viendo que los géneros dentro de Torymini estaba estrechamente emparentados con *Pseudotorymus*.

Los rasgos de morfología larval tal y como se presentan en las larvas de las especies de *Pseudotorymus* y *Torymus* en el presente estudio son congruentes con la proximidad taxonómica de las dos tribus en las que están incluidas. Los árboles filogenéticos (figs. II.17, II.18) muestran a *Torymus* + *Pseudotorymus* juntos en un clado no resuelto situado basalmente a Microdontomerini + Chalcimerini + *Glyphomerus*.

Los estados de carácter distintivos de *Pseudotorymus* + *Torymus* son un patrón simple de quetotaxia en la cabeza, sin bandas frontales coloreadas, y con sedas relativamente escasas en frente y vértex; labio generalmente grande y no colapsado y antena situada en una posición alta en la cabeza. La única autapomorfía discernible de *Pseudotorymus* respecto a *Torymus* es la presencia de un diente mandibular relativamente más corto y ancho.



5. 2. 4. Grupos de especies en el género *Torymus*.

Para las especies europeas del género *Torymus* Graham & Gijswijt (1998) propusieron varios grupos de especies. Sin embargo cabe mencionar que esta clasificación artificial no se basó en ninguna hipótesis filogenética y fue realizada en base a la experiencia taxonómica e intuición de los autores. En el presente estudio se incluyeron representantes de cuatro de los grupos mencionados:

- Grupo *Torymus cyaneus*: se incluyeron las especies *T. affinis*, *T. notatus*, *T. cyaneus*.
- Grupo *Torymus bedeguaris*: se incluyeron las especies *T. auratus*, *T. bedeguaris*, *T. geranii*, *T. rubi*, *T. chloromerus*.
- Grupo *Torymus erucarum*: se incluyó la especie *T. nobilis*
- Grupo *Torymus cingulatus*: se incluyó la especie *T. cingulatus*

En relación al grado de congruencia entre los resultados obtenidos por el análisis filogenético de los caracteres morfológicos de las larvas terminales y la clasificación actual, los análisis realizados soportan en parte el grupo de especies *cyaneus* (figs. II.17, II.18). Un clado con *T. cyaneus* + *T. notatus* aparece bien soportado mientras que *T. affinis* aparece separada. Sin embargo las tres especies del grupo *cyaneus* comparten los estados de carácter para los caracteres 6 y 9. Estas especies presentan alta densidad de sedas en los segmentos abdominales (en vista ventral), pero mucho más alta en el área medial que en las áreas laterales, una condición que por otro lado no aparece en ningún otro taxón analizado en el presente estudio. Las especies de este grupo también poseen bandas coloreadas en forma de peine en las suturas inter-segmentales de los segmentos abdominales principalmente, las cuales son fácilmente visibles en vista ventral con microcopio estereoscópico. Una de ellas, *T. affinis*, posee un par de franjas coloreadas en la frente, y una alta densidad de sedas en el vértex y debido a ello está más cercanamente emparentada con *Microdantomerini*, *Chalcimerus* y *Glyphomerus*.

El grupo de especies *cyaneus* formaba parte del antiguo subgénero *Syntomaspis* Förster, 1856 (Bouček & Graham, 1978) que fue posteriormente



sinonimizado con *Torymus* por Grissell (1976), mantenido sin cambios posteriormente por Grissell (1995) y también aceptado por Graham & Gijswijt (1998).

Los resultados obtenidos en el presente estudio arrojan evidencias fuertes en apoyo de mantener con un estatus distinto fuera de *Torymus* al grupo de especies *cyaneus*. Sin embargo, la cuestión de si debería ser necesario o no resucitar el subgénero *Syntomaspis* o incluso crear uno nuevo para el grupo, requeriría una revisión sistemática más amplia, incluyendo no solo datos morfológicos de adultos y larvas, sino también datos moleculares, tarea que por tanto queda fuera del contexto y objetivos del presente estudio.

5. 3. Características biológicas.

Entre las 19 especies incluidas en el presente estudio (Apéndices general y II.II) es destacable que la mayoría de ellos sean parasitoides con rangos estrechos de hospedadores. Mientras que la monofagia parece ser común dentro de las comunidades de parasitoides asociadas a agallas de Aylacini y Diplolepidini, los parasitoides polípagos son más comunes en las comunidades de agallas de especies asociadas *Quercus* (Askew *et al.*, 2006a). Este hecho puede deberse a la alta disponibilidad de agallas hospedadoras como recurso dentro del grupo de las asociadas a *Quercus*, al contrario e lo que pasa con las agallas asociadas a arbustos y plantas herbáceas, las cuales son más escasas y se encuentran más aisladas.

Atendiendo a la estrategia parasitoide, se han propuesto numerosas clasificaciones que dividen a los parasitoides en grupos diferentes en función de su comportamiento frente al hospedador. La más útil fue propuesta por primera vez por Haeselbarth (1979) y reelaborada posteriormente por Askew & Shaw (1986). Esta clasificación divide a los parasitoides en dos grupos sobre la base de si permiten o no el desarrollo del hospedador después de ser atacado; estos grupos son parasitoides idiobiontes y cenobiontes. Los primeros paralizan completamente el desarrollo de sus hospedadores en el momento de la puesta y sus larvas consumen un recurso alimentario inmóvil e indefenso; los segundos en cambio, adoptan una estrategia distinta que consiste en no paralizar a sus



hospedadores una vez que la hembra adulta del parásito ha efectuado la puesta sobre ellos permitiendo de este modo que la larva de hospedador continúe desarrollándose mientras el parásito se va alimentando de sus órganos no vitales. En el presente estudio y a partir de las observaciones realizadas, los representantes de la subfamilia Toryminae comparten todos un comportamiento idiobionte.

La comunidad de torímidos parasitoides de agallas de cinípidos está formada en su mayoría por ectoparasitoides solitarios. Sin embargo en el caso de *Torymus nobilis* se ha observado un comportamiento gregario, de tal forma que la hembra de esta especie deposita numerosos huevos sobre un único hospedador. La evolución del comportamiento gregario en Chalcidoidea sugiere que taxones con alta riqueza de especies y cuerpo pequeño tienen más probabilidad de albergar especies de parasitoides gregarios que aquellas que son menos diversas y poseen tamaños corporales grandes (Mayhew, 1998). Dentro de la superfamilia Chalcidoidea, las familias Trichogrammatidae y Eulophidae son las que presentan mayor número de especies de parasitoides gregarios debido fundamentalmente a la forma y comportamiento de sus puestas y a la historia y evolución de sus estrategias de parasitismo (Godfray, 1987; Rosenheim, 1993); La mayoría de las especies de estas familias poseen cuerpos de tamaño muy pequeño y ambos grupos soportan a su vez tasas de diversidad muy altas. El gregarismo en las especies de Torymidae parece ser un rasgo destacable que apareció en la evolución de la familia de manera aislada como ha ocurrido en otros grupos de Chalcidoidea y de Hymenoptera parasitica en general (Mayhew, 1998).

5. 4. Conclusiones finales y perspectivas.

A pesar del alto grado de semejanza de algunas especies dentro de los respectivos géneros, el presente estudio demuestra que la larva de Torymidae presenta una fuente sorprendentemente rica de caracteres morfológicos externos. El estudio profundo de la variación morfológica en la larva de Torymidae nos ayudará sin lugar a dudas en el futuro a separar con mayor seguridad las especies de torímidos en estudios biológicos de comunidades de agallas de cinípidos y redes tróficas, donde las identificaciones precisas poseen más



importancia y el margen de error permitido es muy estrecho. La habilidad para distinguir estados inmaduros es particularmente útil en aquellas especies de agallas de cinípidos que normalmente cuentan en sus cortejos parasitoides con más de una especie de Torymidae, y en las que simultáneamente los hospedadores disponibles que aparecen son la especie inductora de la agalla, especies de inquilinos y otras especies parasitoides, presentándose entonces un alto riesgo de una identificación incorrecta de la larva de una o varias especies de Torymidae.

Desde este punto de vista el presente estudio ha podido demostrar y encontrar evidencias y diferencias consistentes entre diferentes grupos de especies de larvas de Torymidae, aunque con toda seguridad otras permanezcan aún sin estudiar o por descubrir. Profundizar en las investigaciones de estas diferencias y en las relaciones existentes entre los diferentes grupos de géneros y especies, podría ser muy útil para clarificar la dudosa posición sistemática de algunos taxones dentro de la familia.

Por otro lado, ha quedado en evidencia que los caracteres larvales son altamente valiosos desde un punto de vista filogenético y que podrían ser indicadores potenciales de relaciones evolutivas en estudios más profundos, añadiéndolos a datos provenientes de diferentes fuentes, como los de morfología del adulto y los moleculares. Es por ello, que desde los resultados y conclusiones del presente estudio se plantea una necesidad urgente de un mejor y más profundo estudio de la diversidad de la larva terminal de Chalcidoidea con propósitos sistemáticos, ecológicos y filogenéticos.





Apéndice II.I: Caracteres morfológicos de la larva terminal de las especies de Torymidae utilizados para los análisis filogenéticos.

Los caracteres presentes en el siguiente listado aparecen desordenados y no representan en ningún caso una serie natural de transformación lineal. Estos aparecen así mismo agrupados según la región corporal, para todo el cuerpo, cabeza y complejo bucal, el cual aparece a su vez subdividido en labro, maxilas y mandíbulas.

Cuerpo

1. Cuerpo (vista ventral): (0) adelgazándose gradualmente hacia la región posterior; segmento anal generalmente más ancho que largo (figs. II.6A, B, F, G, H, I, K, L; II.7A,C, D, E) (1) adelgazándose abruptamente hacia la región posterior; segmento anal tan largo como ancho o más largo que ancho (figs. II.6C, D, E, J, M; II.7B).
2. Forma del margen ventral de los segmentos 1-6 (vista lateral): (0) ligeramente convexa (figs. II.8I, J, K, L; II.9A, B, D, F, G) (1) fuertemente convexa (figs. II.8A, B, C, E, F, G, H; II.9C); (2) en forma de cuña, perfil con apariencia de sierra (figs. II.8D; II.9E).
3. Protuberancias antero-dorsales (vista lateral): (0) presentes, al menos en un segmento (figs. II.8A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L; II.9A, B, D, F, G); (1) ausentes (figs. II.9C, E).
4. Sedas en los segmentos corporales (vista lateral): (0) numerosas filas de sedas largas y erectas en todos los segmentos corporales, generalmente más densas hacia la región abdominal; sedas normalmente tan largas o más que la longitud de un segmento corporal (figs. II.8A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L; II.9A, B, C, D, E, F, G); (1) generalmente con sólo tres filas de sedas presentes al menos en los segmentos torácicos (dorsal, lateral y ventral); sedas mucho más cortas que la longitud de un segmento corporal, excepto en el caso de los segmentos torácicos que podrían tener relativamente las sedas más largas, aunque nunca mucho más que la longitud de un segmento corporal (no ilustrado); (2) cuerpo casi glabro, sin ninguna seda visible (fig. II.5A, B).
5. Densidad de sedas en los segmentos abdominales (vista lateral): (0) sedas escasamente espaciadas; dos o más filas irregulares de sedas escasamente espaciadas en cada segmento corporal (figs. II.8D, E); (1) sedas más ampliamente espaciadas; generalmente dispuestas en una única fila (figs. II.8A, B, C, F, G, H, I, J, K, L; II.9A, B, C, D, E, F, G); (2) normalmente con sólo tres sedas cortas en cada segmento (no ilustrado); (3) sedas ausentes (fig. 5A, B).
6. Densidad de sedas en los segmentos abdominales (vista ventral): (0) densidad de sedas en las áreas laterales mucho más alta que en el área medial (figs. II.6A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, L, M; II.7C, D, F); (1) densidad de sedas en las áreas laterales mucho más baja que en el área medial (figs. II.6K; II.7B, E); (2) densidad de sedas en las áreas laterales no más alta que en el área medial, o sin sedas presentes (fig. 5A, B).



7. Longitud relativa de las sedas abdominales (vista lateral): (0) mucho más corta que la longitud de un segmento corporal, medido a nivel de los espiráculos (fig. II.8C); (1) 1-1,5 veces tan largo como la longitud de un segmento corporal (figs. II.8A, B, E, F, G, H, I, J, K, L; II.9A, B, C, D, E, F, G); (2) más de 1,5 veces la longitud de un segmento corporal (fig. II.8D).
8. Escultura de los segmentos corporales: (0) lisa (figs. II.8A, C, D, H, I, J; II.9A, B, C, D, E); (1) pustulada (con vesículas verrugosas) al menos en parte (fig. II.8B, D, F, G, K, L); (2) irregularmente estriado-rugoso (fig. II.9F, G).
9. Separación de los segmentos corporales en el área ventro-medial: (0) sin la presencia de bandas intensamente coloreadas, fusiformes y con apariencia pectiniforme (figs. II.6A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, L, M; II.7A, C, D, F); (1) con presencia de bandas intensamente coloreadas, fusiformes y con apariencia pectiniforme (figs. II.6K; II.7B, E).

Region cefálica

10. Forma de la cabeza: (0) ligeramente más larga que ancha (figs. II.10D; II.11A); (1) ligeramente más ancha que alta, 1-1,5 veces más ancha que alta (figs. II.5B, C; II.10A, B, C, E, F, G, H, I, J, K, L; II.11B, C, D, E, F, G); (2) transversa, >1,5 veces más ancha que alta (fig. II.5A).
11. Margen superior del vértex: (0) redondeado (figs. II.10D, G, H, I, J, K, L; II.11B, C, D, E, F, G); (1) recto o truncado (figs. II.5A; II.10A, B, C, E, F; II.11A); (2) medialmente inciso (fig. II.5B, C).
12. Área medial del vértex: (0) cóncavo o deprimido (figs. II.5C; II.10A, B, C, D, F, G, H, J; II.11A, F); (1) plano o convexo (figs. II.5A, B; II.10E, I, K, L; II.11B, C, D, E, G).
13. Hoyuelo medial frontal: (0) ausente (figs. II.5A, B; II.10A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L; II.11A, B, C, D, E, F, G); (1) presente (fig. II.5C).
14. Par de fosetas grandes y profundas, oscuras, y con forma de riñón situadas en la parte superior de la cara entre las antenas: (0) ausentes (figs. II.5A, B, C; II.10A, B, C, D, F, G, H, I, J, K, L; II.11A, B, C, D, E, F, G); (1) presentes (fig. II.11E).
15. Área antenal: (0) indistinta (figs. II.5A, C; II.10C, I, J, K; II.11A, B, C, D, E, G) (1) distinta (figs. II.5B; II.10A, B, D, E, F, G, H, L; II.11.F).
16. Antenas: (0) indistintas (fig. II.11F); (1) pequeñas y en forma de botón; en ningún caso, protuberantes (figs. II.5A, B, C; II.10C, J, K; II.11A, B, C, D, E, G); (2) grandes y protuberantes (fig. II.10A, B, D, E, F, G, H, I).
17. Posición relativa de las antenas en la cabeza (vista anterior): (0) más o menos en la mitad de la cabeza; relación: distancia entre las antenas al margen anterior del clipeo y de las antenas al margen superior del vértex= 0,6-1,3 (figs. II.5C; II.10I, J, K, L; II.11A, B, C, D, E, F, G); (1) situadas relativamente bajas en la cabeza; relación < 0,6 (fig. II.10A, B, C, D, E, F, G, H); (2) situadas relativamente altas en la cabeza; relación > 1,3 (fig. II.5A, B.)



18. Patrón de quetotaxia cefálica: (0) Sedas muy cortas, indistintas ó ausentes (fig. II.5A, B); (1) patrón básico de quetotaxia presente, compuesto por no más de 5-7 pares de sedas siempre presentes (fig. II.5C; II.10I, K, L; II.11A, B, C, D, E, G); (2) Cabeza intensamente pubescente; patrón de quetotaxia compuesto por numerosas sedas extra (fig. II.10A, B, C, D, E, F, G, H, J).
19. Escultura en las áreas genales (vista anterior): (0) lisa (figs. II.5A, B; II.10C, D, I, L; II.11A, B, C, E, F) (1) con vesículas verrugosas (figs. II.5C; II.10A, B, E, F, G, H, J, K; II.11D, G).
20. Escultura de la frente (vista anterior): (0) lisa (figs. II.5A, B, C; II.10I, L; II.11B, C, D, E, F, G); (1) con vesículas verrugosas (figs. II.10D; II.11A); (2) rugosa, al menos en parte (figs. II.10A, B, C, F, G, H, J, K).
21. Forma y pilosidad de la frente: (0) frente deprimida ó hendida medialmente separando dos bandas coloreadas algunas veces compuestas por sedas escasamente espaciadas (fig. II.10A, B, C, D, E, F, G, H, J); (1) frente no hendida medialmente, sin bandas coloreadas (figs. II.5A, B, C; II.10I, K, L; II.11A, B, C, D, E, F, G).
22. Par de bandas setosas coloreadas en la frente (en fotos de microscopio electrónico de barrido no aprecible el color): (0) separadas medialmente por un surco estrecho; densidad de pilosidad alta en las bandas frontales (fig. II.10A, B, F, G, H); (1) separadas medialmente por un surco ancho; densidad de pilosidad intermedia (fig. II.10C); (2) separadas medialmente por un surco ancho; densidad de pilosidad baja (figs. II.10D, E, J).
23. Número de sedas en el vértex: (0) sedas del vértex ausentes (fig. II.5A, B); (1) un par presente (figs. II.5C; II.11C, F); (2) dos pares presentes, uno antero-lateral y otro antero-medial (figs. II.10I, L; II.11B, D, E, G); (3) tres o más pares presentes (figs. II.10A, B, C, D, E, F, G, H, J, K; II.11A).
24. Posición de las sedas antero-mediales del área antenal: (0) al mismo nivel o ligeramente por encima de las antenas (fig. II.5A, B); (1) claramente por encima de las antenas (figs. II.5C; II.10A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L; II.11A, B, C, D, E, F, G).
25. Distancia entre antenas con relación al diámetro del área antenal: (0) larga; relación >6 (fig. II.10B); (1) más corta; relación entre 2-4 (fig. II.10A, C, F, G, H, L); (2) tan larga como el diámetro del área antenal (fig. II.11F).
26. Longitud de las sedas antero-mediales del área antenal (relación con la separación entre antenas): (0) cortas, mucho más cortas que la mitad de la distancia entre antenas (figs. II.5B, C; II.11C, D, G); (1) intermedias, casi tan largas como la mitad de la distancia entre antenas (figs. II.10A, B, C, D, E, F, G, H, I, K, L; II.11A, B, E, F); (2) largas, casi tan largas como la distancia entre antenas (fig. II.10J).
27. Número de pares frontales de sedas antero-mediales (situadas medialmente entre el clipeo y las antenas): (0) un par (no ilustrado); (1) dos pares (figs. II.5A, B, C; II.10D, E, I, L; II.11B, C, D, E, F); (2) más de dos pares (figs. II.10A, B, C, F, G, H, J, K; II.12A, G).
28. Posición del par más anterior de sedas latero-clipeales en relación a las sedas clipeales: (0) al mismo nivel que las sedas clipeales (fig. II.5F); (1) ligeramente por encima de las



- sedas clipeales (fig. II.5A, E); (2) claramente por encima de las sedas clipeales (figs. II.5B, C, D; II.12A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N, O; II.13A, B, C, D).
29. Longitud del par más anterior de sedas latero-clipeales en relación a la anchura del labro medido en su parte más ancha: (0) corta, mucho más corta que la mitad de la anchura del labro (figs. II.5A, B, C, D, E, F; II.12C, I, J, K, L, N; II.13A, B, C, D); (1) larga, al menos igual o más larga que la mitad de la anchura de labro (fig. II.12A, B, D, E, F, G, H, M, O).
30. Forma del margen ventral del clipeo: (0) recto (figs. II.5A, B, C, D, E; II.12A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, M, N, O; II.13B, C, D); (1) curvado (figs. II.12K, L; II.13A); (2) recto y en forma de sierra (fig. II.5F).

Piezas bucales

Labro

31. Forma del labro: (0) más o menos sub-rectangular, no dividido (figs. II.5A, B, F; II.12A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N, O; II.13A, B, C, D); (1) dividido en dos lóbulos laterales y uno medial rectangular algunas veces subdividido a su vez en tres lóbulos más (fig. II.5E); (2) dividido en dos lóbulos laterales y una pieza medial profundamente subdividida en cinco sub-lobulos más pequeños (fig. II.5D); (3) margen apical con numerosos flecos; labro apareciendo como parcialmente dividido en numerosos lóbulos (fig. II.5C).
32. Proporción entre la anchura/longitud del labro: (0) dos veces más ancho que largo (fig. II.13D); (1) 2,5-3 veces más ancho que largo (figs. II.12K, II.13A, B); (2) cerca de cuatro veces más ancho que largo (fig. II.12L).

Maxilas

33. Forma de las maxilas: (0) más o menos triangulares, perfectamente diferenciadas del labio (figs. II.5C, D, E, F; II.12B, C, E, G, I, J, K, L, M, N, O; II.13A, D); (1) indistintas, indiferenciadas respecto al labio (figs. II.5B; II.12A, D, F, H; II.13B, C).

Labio

34. Forma del labio: (0) generalmente no colapsado (plano o convexo) (figs. 5A, B, D, E, F; II.12I, J, K, N, O; II.13A, B, C, D); (1) normalmente profundamente colapsado (cóncavo) (figs. II.5C; II.12A, B, C, D, E, F, G, H, L, M).

Mandíbulas

35. Mandíbulas: (0) invisibles, cubiertas por el labro (fig. II.14A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N, P, Q, R, S); (1) expuestas en parte, generalmente siendo visible la punta (figs. II.5G, H; II.14O).
36. Número de dientes en cada mandíbula: (0) uno (fig. II.14A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N, O, P, Q, R, S); (1) dos (fig. II.5H); (2) más de dos (fig. II.5G).
37. Estructura del diente mandibular: (0) agudo, delgado y fino (fig. II.14A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N, O, P, Q, R, S); (1) robusto y romo (fig. II.5G, H).



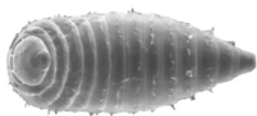
38. Forma del diente mandibular: (0) relativamente corto y ancho; relación entre la anchura (medida en su base) y su longitud = 0,75-0,84 (figs. II.14I); (1) forma intermedia; relación entre la anchura (medida en su base) y su longitud = 0,56-0,62 (fig. II.14A, B, J, K, O, P, Q, R); (2) largo y fino; relación = 0,32-0,5 (fig. II.14C, D, E, F, G, H, L, M, N, S).
39. Ángulo de separación entre la cara interna del diente y la base de la mandíbula: (0) recto, cercano a 90°; margen externo del diente claramente convexo (fig. II.5G, H; II.14J, K, M, O, P, R); (1) ángulo más obtuso, >90°; margen externo del diente débilmente convexo o casi recto (sinuado en un caso) (fig. II.14A, B, C, D, E, F, G, H, I, L, N, Q, S).
40. Parte apical del diente mandibular: (0) no recurvado desde la mitad hacia la punta (figs. II.5G, H; II.14A, B, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N, O, P, Q, R, S); (1) recurvado desde la mitad hacia la punta (fig. II.14C).
41. Separación entre el tercer y cuarto diente mandibular (sólo para el género *Megastigmus*): (0) no tan amplia como entre el segundo y el tercero; (1) más amplia que entre el segundo y el tercero.
42. Número de dientes en la mandíbula izquierda (sólo para el género *Megastigmus*): (0) cuatro; (1) cinco.



Apéndice II.II.- Matriz de datos basada en la codificación de los caracteres enumerados en el apéndice II.I. El símbolo '?' indica falta de información debido a la imposibilidad de observar ese estado de carácter en los ejemplares utilizados; el símbolo '-' se usa si el carácter es inaplicable en una especie particular.

Especies	Caracteres				
	1	11	21	31	41
<i>Adontomerus crassipes</i>	0100101001	1000121212	0031112210	0-11000110	--
<i>Adontomerus impolitus</i>	0100101101	1000121212	0031012210	0-01000110	--
<i>Idiomacromerus centaureae</i>	0100101101	1000121212	0031112210	0-11000210	--
<i>Idiomacromerus papaveris</i>	0100101001	0000121212	0031112210	0-11000210	--
<i>Idiomacromerus silybi</i>	0100101101	0000121212	0031112210	0-01000?10	--
<i>Chalcimerus borceai</i>	1100100001	1000011202	0131112200	0-01000211	--
<i>Glyphomerus stigma</i>	1200002001	110112120-	0231-11210	0-01000210	--
<i>Glyphomerus tibialis</i>	1100001100	0000121211	0231-11210	0-11000210	--
<i>Pseudotorymus papaveris</i>	0000101001	0100020100	1-21-11200	0-00000010	--
<i>Torymus affinis</i>	0000111011	0000010212	0231-22200	0-00000100	--
<i>Torymus auratus</i>	0000101101	0100010112	1-31-12201	0100000100	--
<i>Torymus bedeguaris</i>	1000101101	0100120100	1-21111201	0201000210	--
<i>Torymus chloromerus</i>	0000101000	1000010101	1-31-12210	0-01000200	--
<i>Torymus cingulatus</i>	1000101001	0100010100	1-21-11200	0-00000210	--
<i>Torymus cyaneus</i>	1110111011	0100010100	1-11-01210	0-00100100	--
<i>Torymus geranii</i>	0000101001	0100010110	1-21-01201	0100000100	--
<i>Torymus nobilis</i>	0000101201	0100010100	1-21-11201	0110000110	--
<i>Torymus notatus</i>	0210111011	0000100200	1-11211200	0-10100100	--
<i>Torymus rubi</i>	1000101201	0100010110	1-21-02201	0000000210	--
<i>Megastigmus dorsalis</i>	0001220101	2010010110	1-11-01200	3-01121-00	00
<i>Megastigmus dumicola</i>	0001220101	2010010110	1-11-21210	3-01121-00	00
<i>Megastigmus stigmatizans</i>	0001220101	2010010100	1-11-11210	3-01121-00	11
<i>Dichatomus acerinus</i> (EUL)	0??2320002	1100012000	1-00--1100	0-?0000??0	--
<i>Eupelmus microzonus</i> (EUP)	0000101201	0100010100	1-10-21002	0-00000110	--
<i>Eurytoma brunniventris</i> (EUR)	0001220201	1100010100	1-10-01200	2-00111?00	--
<i>Ormyrus pomaceus</i> (ORM)	0001220101	0100010111	1-10-01100	1-00000??0	--
<i>Pteromalus hieracii</i> (PTE)	1??2320001	2100112000	1-00-01200	0-10000000	--





Caracteres	Sin pesaje			Pesos implícitos	
	GF	CI	RI	CI	RI
1. Forma del cuerpo	0.375	0.167	0.286	0.143	0.143
2. Margen ventral de los segmentos 1-6 (vista lateral)	0.600	0.500	0.750	0.500	0.750
3. Protuberancias anterodorsales	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
4. Sedas de segmentos corporales (vista lateral)	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
5. Densidad de sedas en segmentos abdominales (vista lateral)	0.750	0.750	0.833	1.000	1.000
6. Densidad de sedas en segmentos abdominales (vista ventral)	0.750	0.667	0.875	0.667	0.875
7. Longitud de sedas abdominales	0.750	0.667	0.857	0.667	0.857
8. Escultura de segmentos corporales	0.300	0.222	0.417	0.167	0.167
9. Separación de segmentos corporales en área ventro-medial	0.750	0.500	0.500	0.500	0.500
10. Forma de la cabeza	0.750	0.667	0.000	0.667	0.000
11. Margen superior del vértex	0.375	0.286	0.500	0.286	0.500
12. Área medial del vértex	0.500	0.250	0.750	0.250	0.750
13. Orificio fronto-medial	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
14. Foveas faciales en forma de riñón	1.000	1.000	—	1.000	—
15. Área antenal	0.500	0.250	0.667	0.250	0.667
16. Morfología antenal	0.600	0.500	0.750	0.667	0.875
17. Posición de las antenas	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
18. Patrón de quetotaxia cefálica	0.600	0.500	0.800	0.667	0.900
19. Escultura del área genal	0.333	0.143	0.500	0.143	0.500
20. Escultura de la frente	0.600	0.500	0.778	0.600	0.778
21. Forma y pilosidad de la frente	0.750	0.500	0.875	1.000	1.000
22. Bandas coloreadas frontales	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
23. Número de sedas del vértex	0.750	0.750	0.923	1.000	1.000
24. Posición de sedas antero-mediales del área antenal	0.600	0.333	0.500	0.500	0.750
25. Distancia entre antenas en relación con diámetro área antenal	1.000	1.000	—	0.600	0.600
26. Relación longitud sedas antero-mediales/separación antenas	0.375	0.286	0.375	0.333	0.250
27. Número pares de sedas antero-mediales	0.500	0.250	0.667	0.500	0.889
28. Posición par más anterior de sedas latero-clipeales	0.750	0.667	0.000	0.667	0.000
29. Longitud del par más anterior de sedas latero-clipeales	0.429	0.200	0.600	0.250	0.700
30. Forma del margen ventral del clipeo	0.600	0.500	0.500	0.500	0.500
31. Forma del labro	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
32. Relación anchura/longitud del labro	1.000	1.000	—	0.750	0.500
33. Forma de la maxilas	0.375	0.167	0.167	0.167	0.167
34. Forma del labio	0.600	0.333	0.833	0.250	0.750
35. Visibilidad exterior de mandíbulas	0.750	0.500	0.800	0.500	0.800
36. Número de dientes en cada mandíbula	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
37. Estructura del diente mandibular	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
38. Forma del diente mandibular	0.500	0.400	0.667	0.375	0.545
39. Ángulo cara interna del diente/base de la mandíbula	0.750	0.500	0.900	0.200	0.600
40. Parte apical del diente mandibular	1.000	1.000	—	1.000	—
41. Separación tercer/cuarto diente mandibular	1.000	1.000	—	1.000	1.000
42. Número de dientes en mandíbula izquierda	1.000	1.000	—	1.000	1.000

Tabla II.1.- Valores de ajuste de los caracteres para las hipótesis filogenéticas obtenidas en los análisis del presente estudio. Se dan los valores de ajuste de Goloboff (GF) y de los índices de consistencia (CI) y retención (RI) para análisis sin y con pesaje de caracteres. Los caracteres no informativos (—), en los cuales el número máximo y mínimo de pasos es el mismo, fueron omitidos.

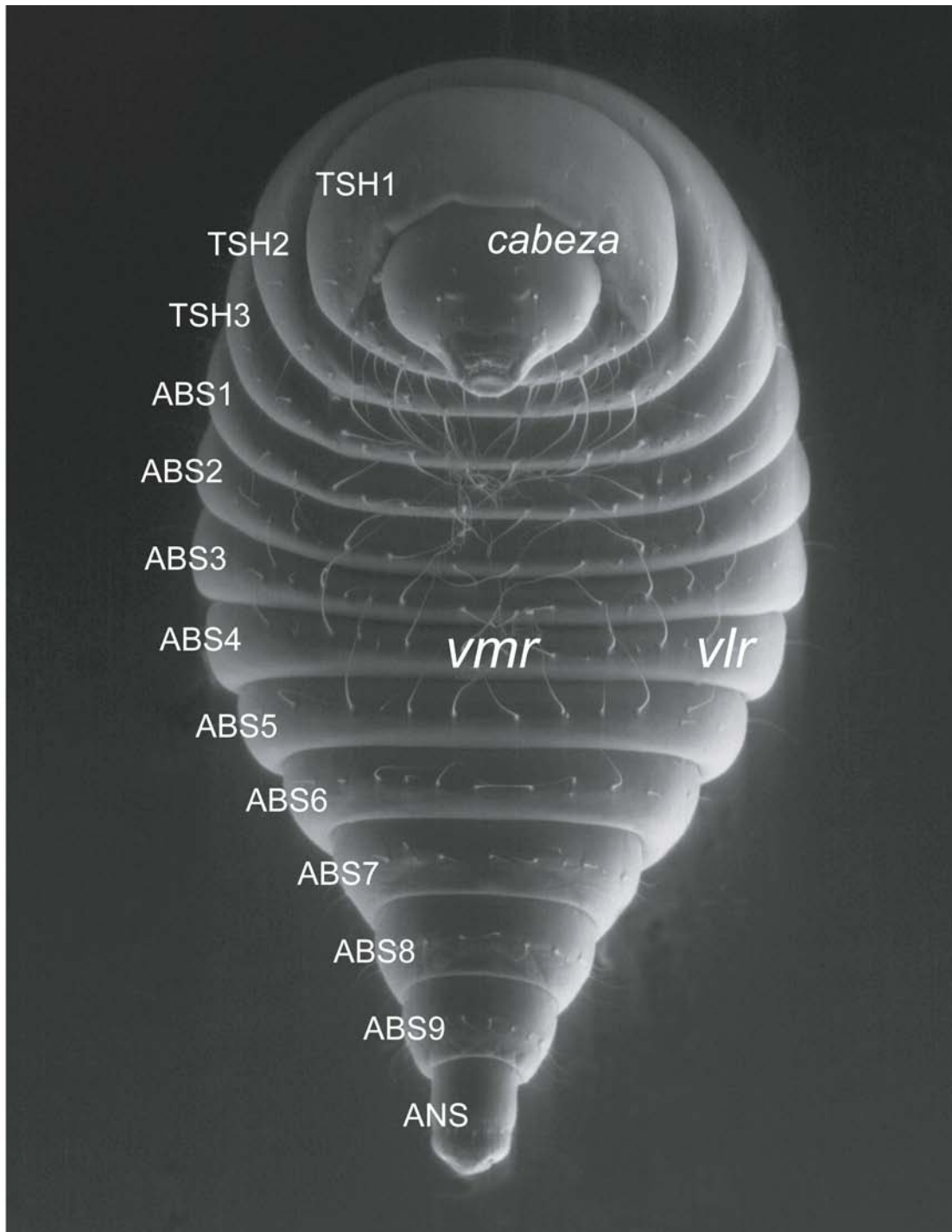


Figura II.1.- Cuerpo en vista ventral de *Torymus cyaneus* Walker ilustrando la terminología utilizada en las descripciones generales (ver apartado de 2 en texto). Las letras definen diferentes partes anatómicas de la manera siguiente: ABS1-ABS9, segmentos abdominales; ANS, segmento anal; TSH1-TSH3, segmentos torácicos; vlr, region ventro-lateral; vlm, region ventro-medial.

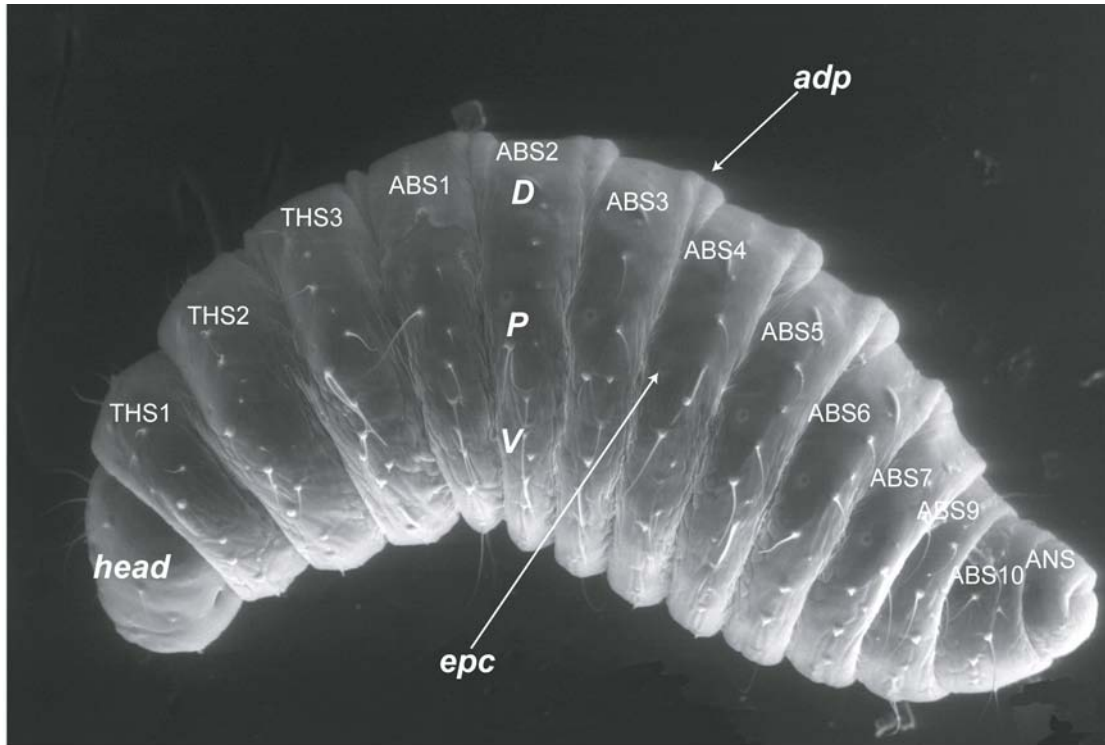


Figura II.2.- Cuerpo en vista lateral de *Torymus nobilis* Boheman. Las letras definen diferentes partes anatómicas de la manera siguiente: *ABS1-ABS9*, segmentos abdominales; *ANS*, segmento anal; *THS1-THS3*, segmentos torácicos; *adp*, protuberancias anterodorsales; *epc*, espiráculos. De acuerdo con esta vista, las sedas serán referidas a diferentes regions corporales de la siguiente manera: área dorsal, *D*; área pleural, *P*; area ventral, *V*.

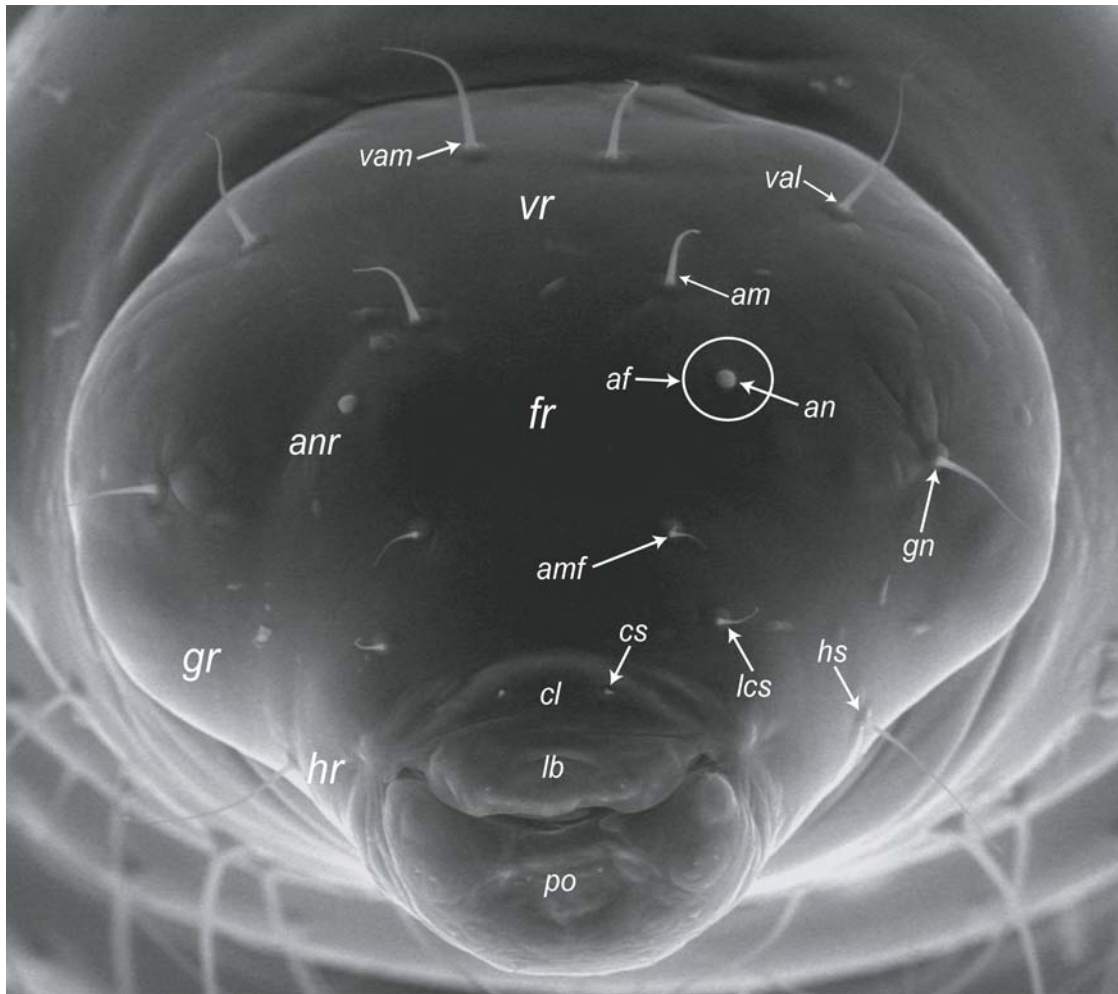


Figura II.3.- Vista anterior de la cabeza de *Torymus cingulatus* Nees ilustrando la terminología utilizada en las descripciones generales (ver apartado de 2 en texto). Las letras definen diferentes partes anatómicas de la manera siguiente: *af*, foramen antenal; *am*, sedas antero-mediales de la región antenal; *amf*, sedas antero-mediales de la frente; *an*, antena; *anr*, area antenal; *cl*, clípeo; *cs*, sedas clipeales; *fr*, frente; *gn*, sedas genales; *gr*, region genal; *hr*, region hipostomal; *hs*, sedas hipostomales; *lb*, labro; *lcs*, sedas latero-clipeales; *po*, cavidad preoral; *val*, sedas antero-lateral del vértex; *vam*, sedas antero-mediales del vértex; *vr*, region del vértex.

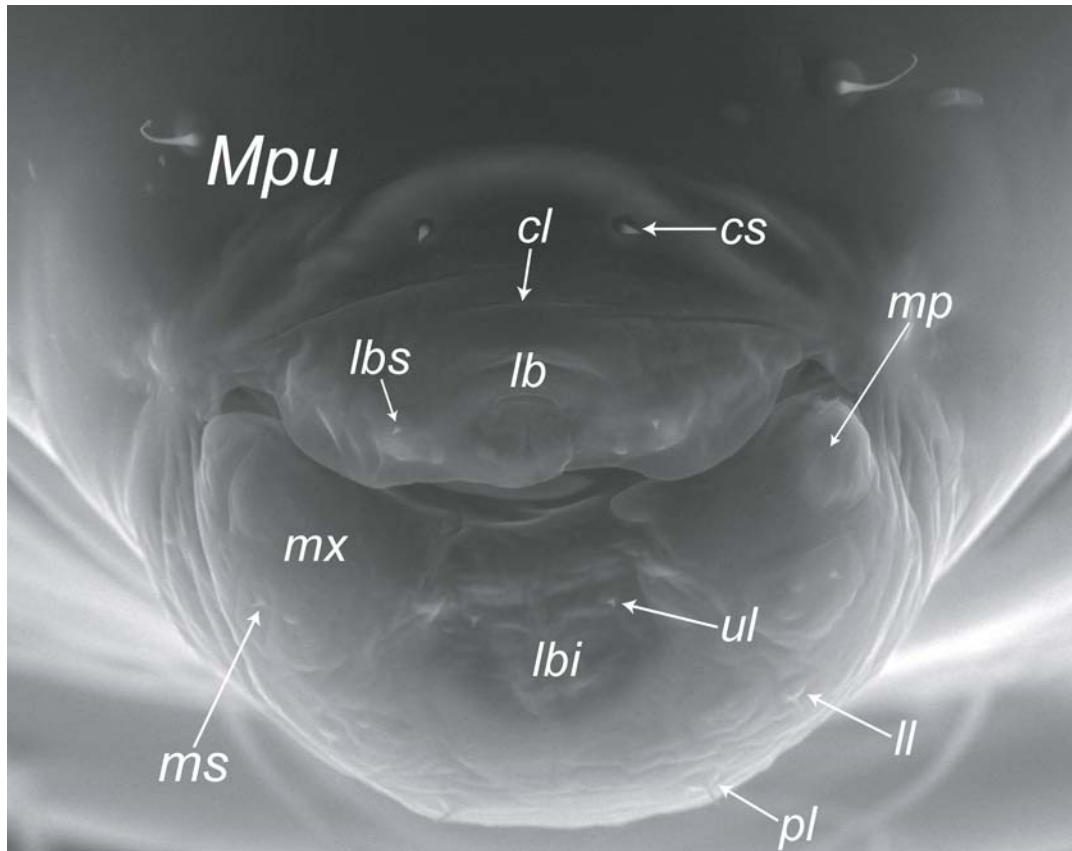


Figura II.4.- Vista anterior de las piezas bucales (Mpu) de *T. cingulatus* Nees. La imagen muestra el clipeo con las sedas clipeales (cs), el labro con las sedas labrales (lbs) y el complejo oral: lbi, labio; ll, sedas latero-mediales del labio; mp, palpos maxilares; ms, sedas maxilares; mx, maxilas; pl, sedas postero-mediales del labio; ul, sedas antero-mediales del labio.

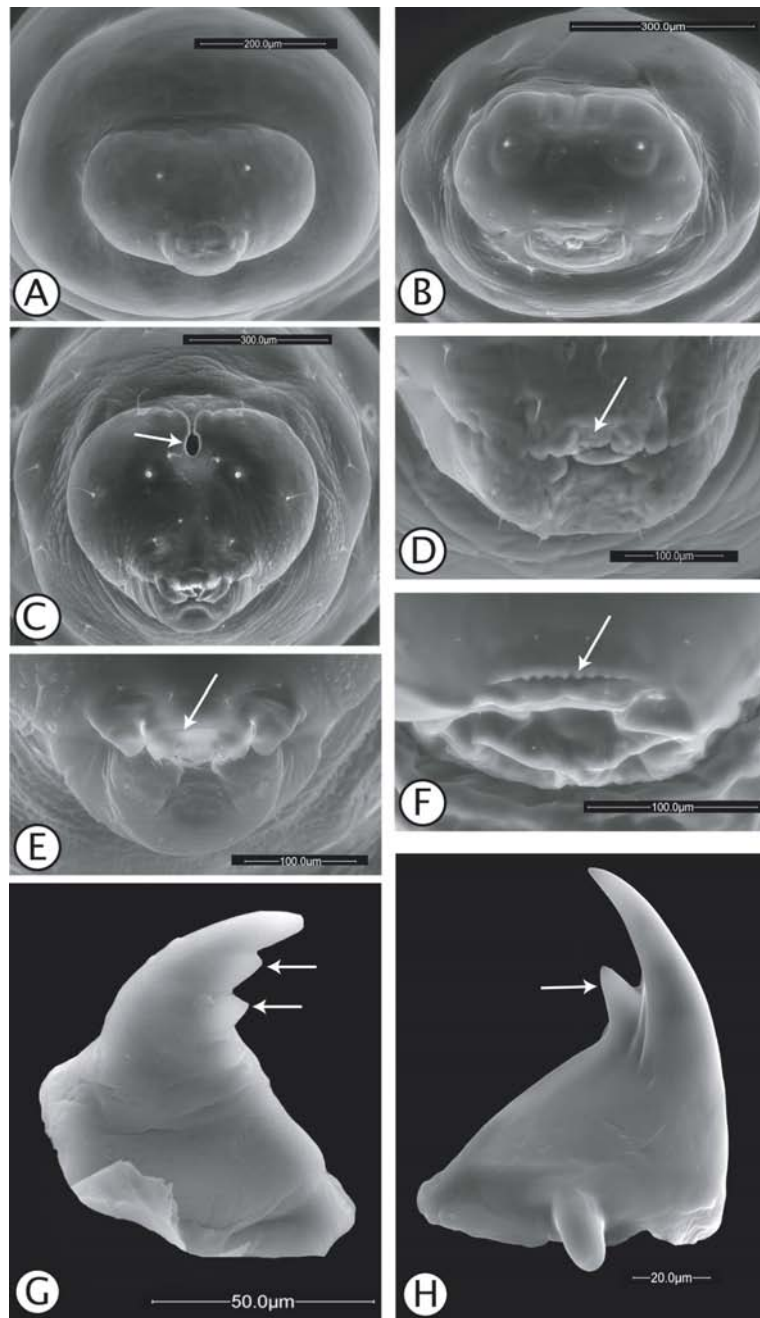


Figura II.5.- Vistas diferentes mostrando rasgos morfológicos destacables en las especies de Chacidoidea de distintas familias utilizadas como grupos externos en el estudio. –A. Vista anterior de la cabeza de *Dichatomus acerinus* (Eulophidae). –B. Vista anterior de la cabeza de *Pteromalus hieracii* (Pteromalidae). –C. Vista anterior de la cabeza de *Megastigmus dorsalis* (Torymidae); la flecha señalan el orificio fronto-medial característico. –D. Vista anterior de las piezas bucales de *Eurytoma brunniventris* (Eurytomidae); la flecha señala el labro. –E. Vista anterior de las piezas bucales de *Ormyrus pomaceus* (Ormyridae); la flecha señala el labro. –F. Vista anterior de las piezas bucales de *Eupelmus microzonus* (Eupelmidae); la flecha señala el margen ventral del cípeo. –G. Vista anterior de la mandíbula izquierda de *M. dorsalis* (Torymidae); las flechas señalan los dos dientes secundarios. –H. Vista posterior de la mandíbula izquierda de *E. brunniventris* (Eurytomidae); la flecha señala el diente secundario.

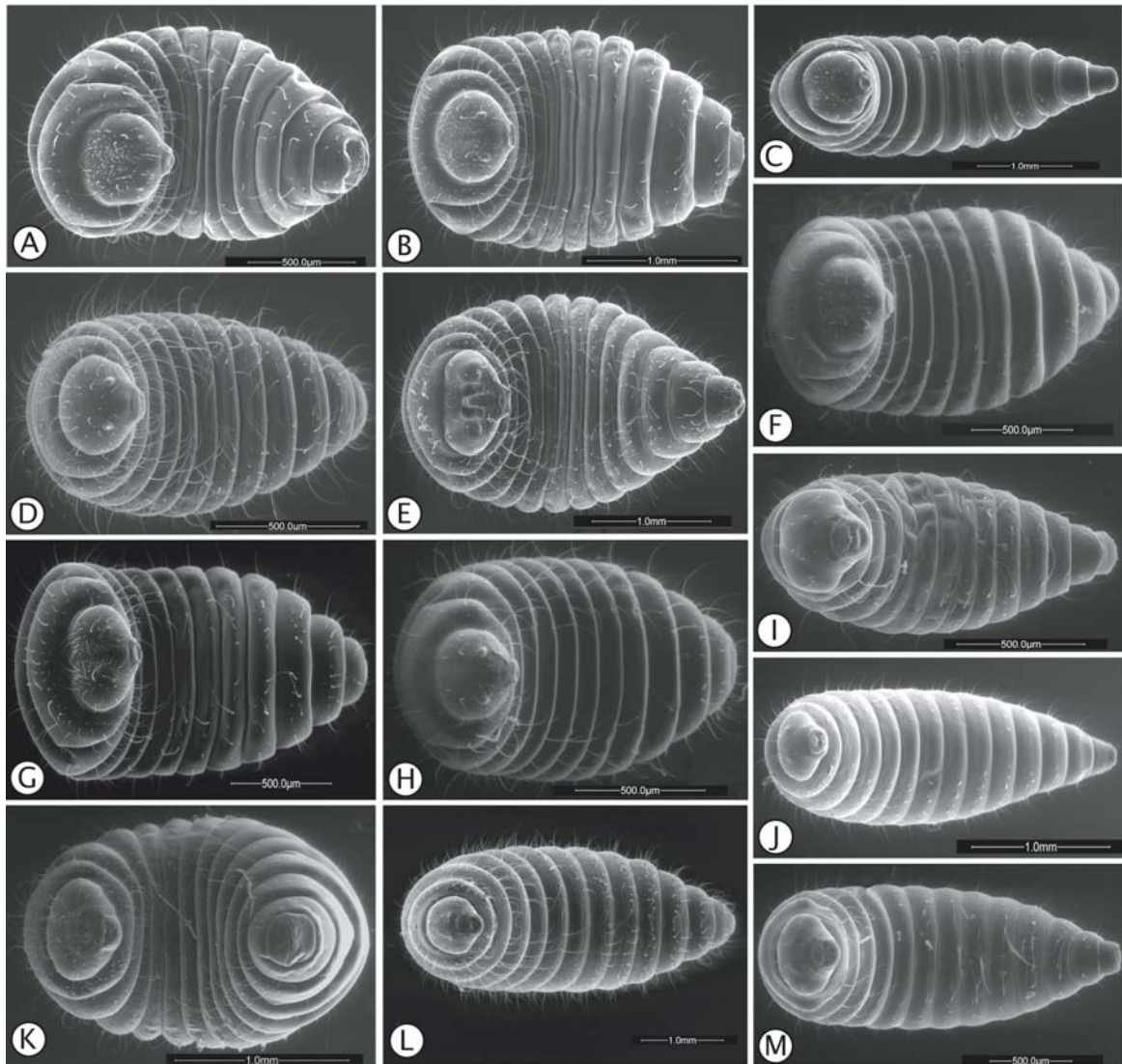


Figura II.6.- Vista ventral del cuerpo de la larva terminal de las especies: –A. *Adontomerus impolitus*. –B. *Adontomerus crassipes*. –C. *Chalcimerus borceai*. –D. *Glyphomerus tibialis*. –E. *Glyphomerus stigma*. –F. *Idiomacromerus centaureae*. –G. *Idiomacromerus silybi*. –H. *Idiomacromerus papaveris*. –I. *Pseudotorymus papaveris*. –J. *Torymus bedeguaris*. –K. *Torymus affinis*. –L. *Torymus auratus*. –M. *Torymus cingulatus*.

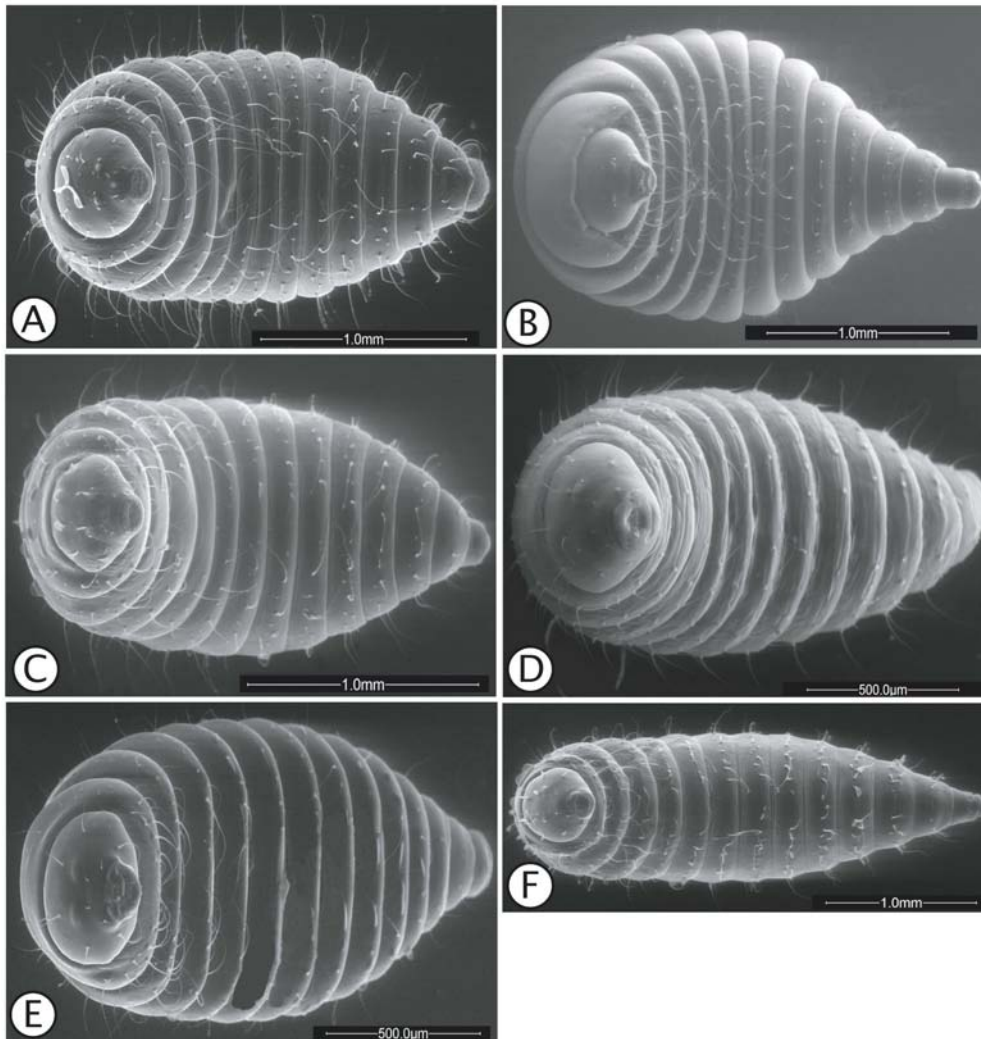


Figura II.7.- Vista ventral del cuerpo de la larva terminal de las especies: –A. *Torymus chloromerus*. –B. *Torymus cyaneus*. –C. *Torymus geranii*. –D. *Torymus nobilis*. –E. *Torymus notatus*. –F. *Torymus rubi*.

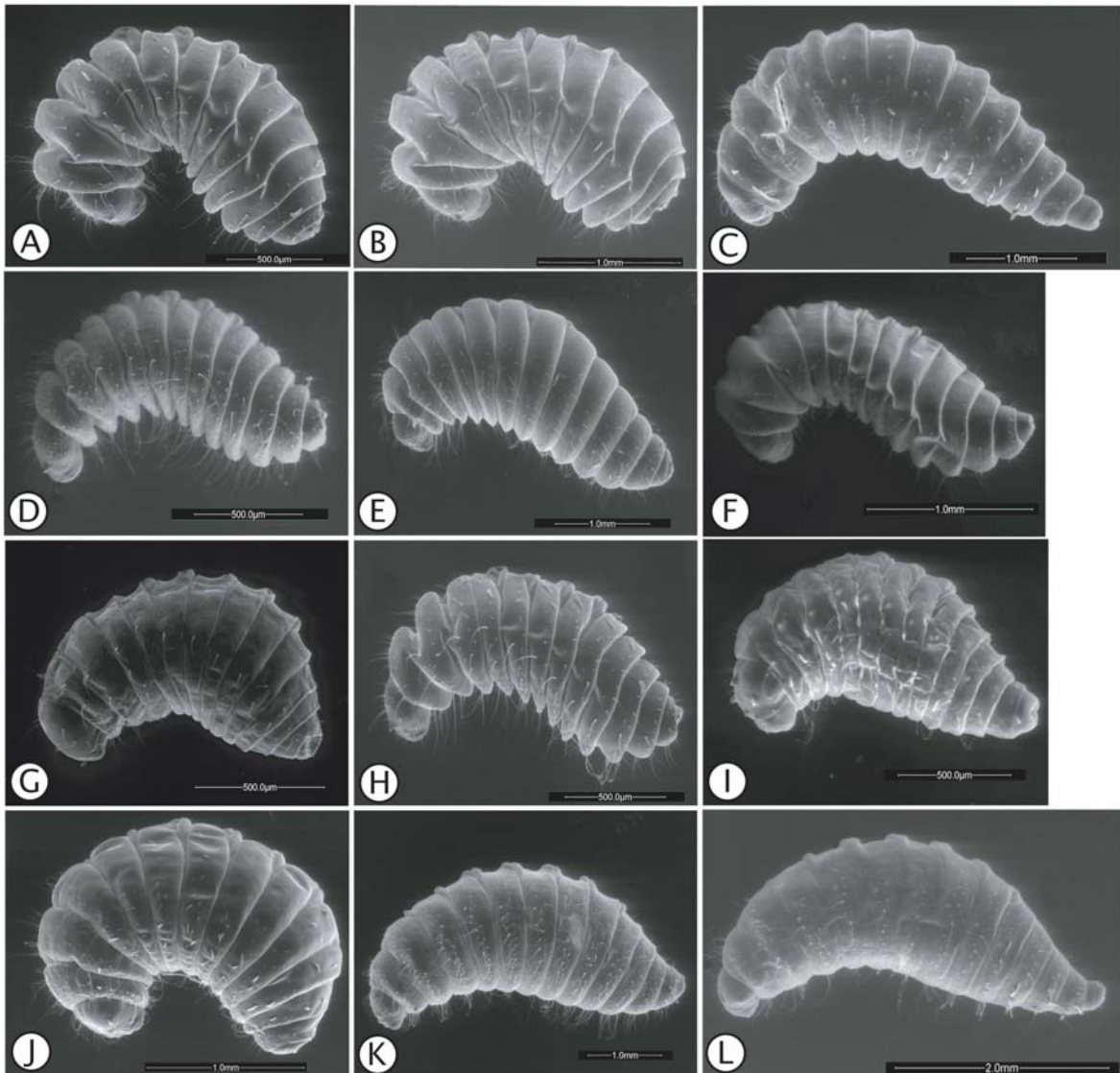


Figura II.8.- Vista lateral del cuerpo de la larva terminal de las especies: –A. *Adontomerus impolitus*. –B. *Adontomerus crassipes*. –C. *Chalcimerus borceai*. –D. *Glyphomerus tibialis*. –E. *Glyphomerus stigma*. –F. *Idiomacromerus centaureae*. –G. *Idiomacromerus silybi*. –H. *Idiomacromerus papaveris*. –I. *Pseudotorymus papaveris*. –J. *Torymus affinis*. –K. *Torymus auratus*. –L. *Torymus bedeguaris*.

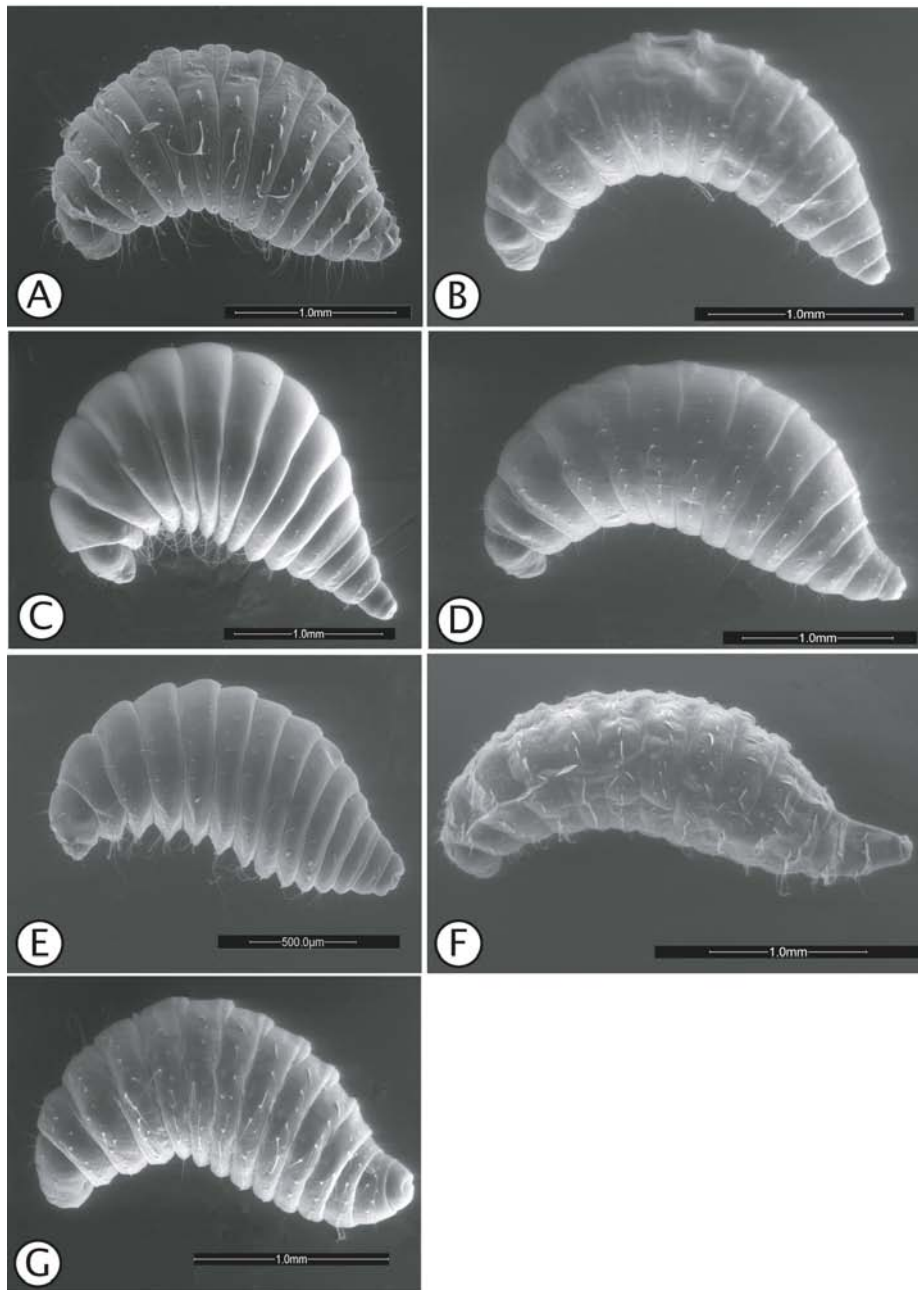


Figura II.9.- Vista lateral del cuerpo de la larva terminal de las especies: –A. *Torymus chloromerus*. –B. *Torymus cingulatus*. –C. *Torymus cyaneus*. –D. *Torymus geranii*. –E. *Torymus notatus*. –F. *Torymus rubi*. –G. *Torymus nobilis*.

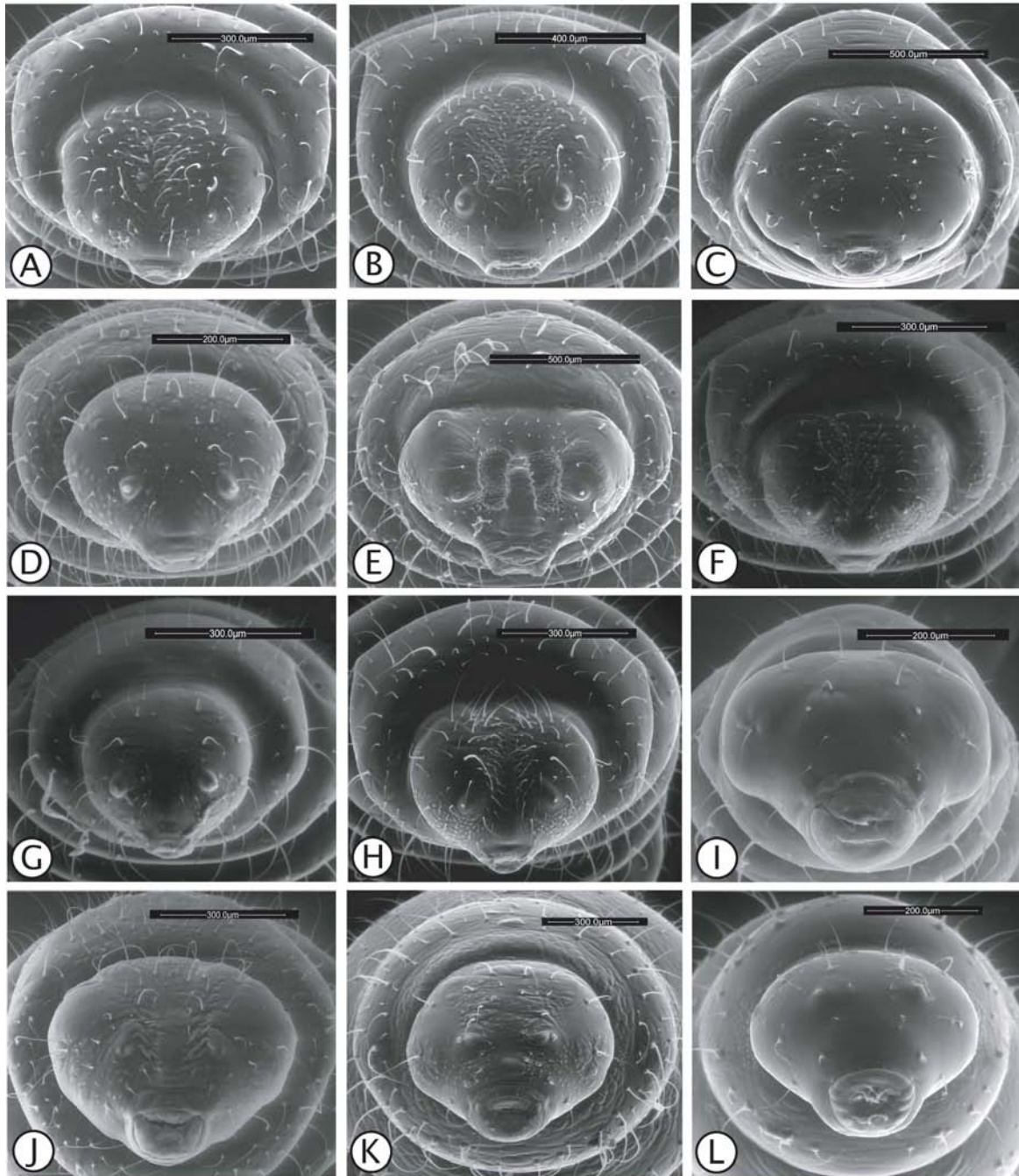


Figura 11.10.- Vista anterior de la cabeza de la larva terminal de las especies: -A. *Adontomerus impolitus*. -B. *Adontomerus crassipes*. -C. *Chalcimerus borceai*. -D. *Glyphomerus tibialis*. -E. *Glyphomerus stigma*. -F. *Idiomacromerus centaureae*. -G. *Idiomacromerus papaveris*. -H. *Idiomacromerus silybi*. -I. *Pseudotorymus papaveris*. -J. *Torymus affinis*. -K. *Torymus auratus*. -L. *Torymus bedeguaris*.

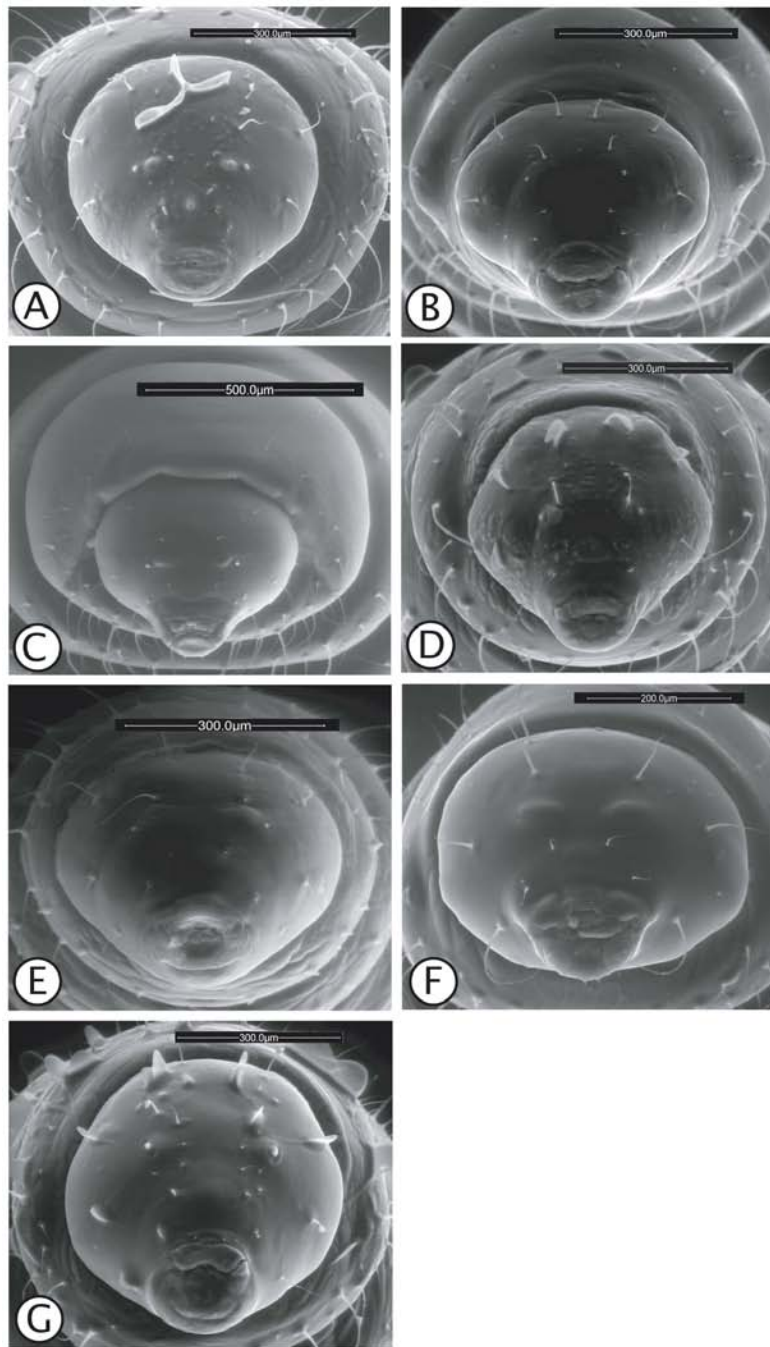


Figura II.11.- Vista anterior de la cabeza de la larva terminal de las especies: –A. *Torymus chloromerus*. –B. *Torymus cingulatus*. –C. *Torymus cyaneus*. –D. *Torymus geranii*. –E. *Torymus nobilis*. –F. *Torymus notatus*. –G. *Torymus rubi*.

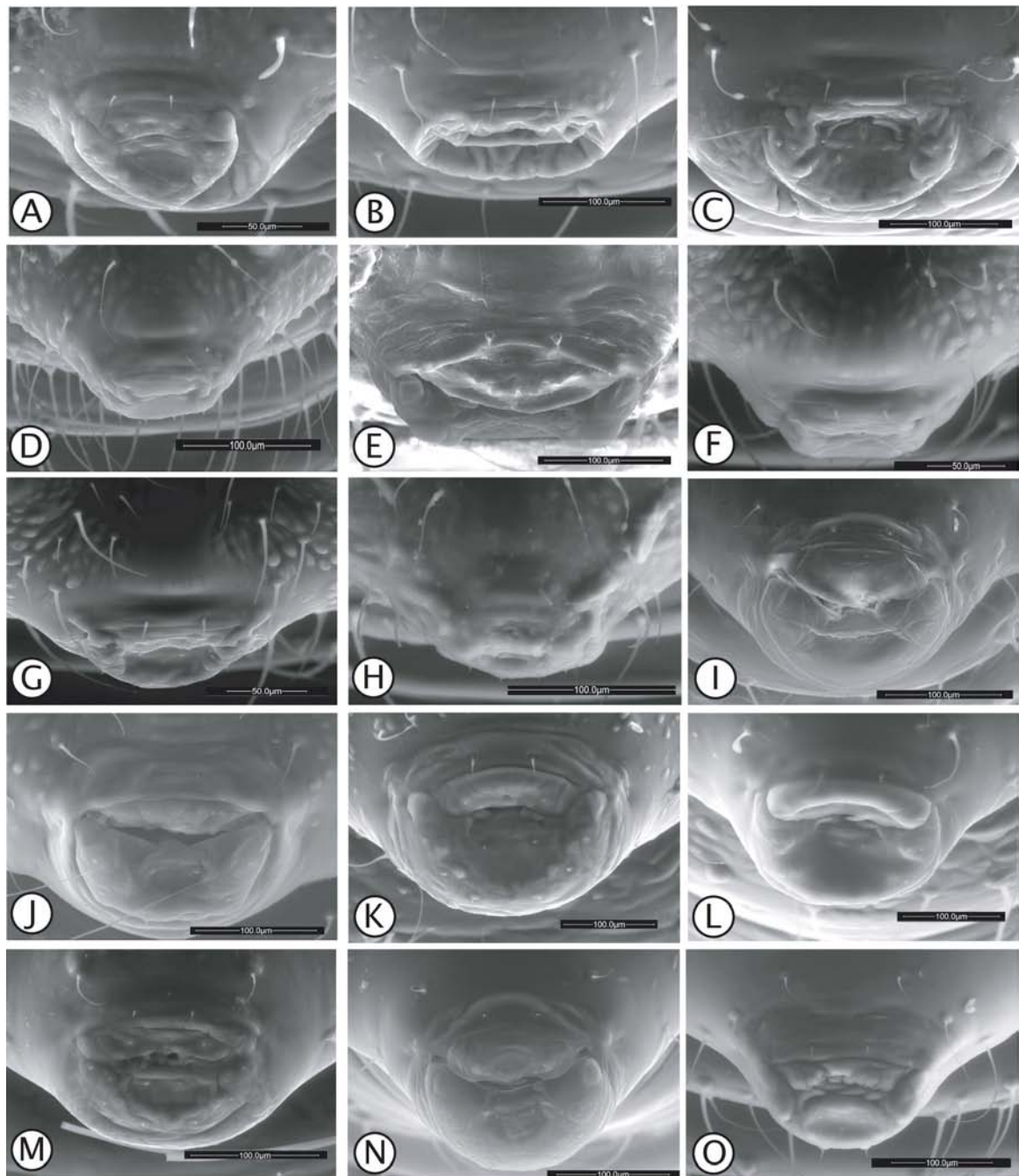


Figura 11.12.- Vista anterior de las piezas bucales de la larva terminal de las especies: –A. *Adontomerus impolitus*. –B. *Adontomerus crassipes*. –C. *Chalcimerus borceai*. –D. *Glyphomerus tibialis*. –E. *Glyphomerus stigma*. –F. *Idiomacromerus centaureae*. –G. *Idiomacromerus silybi*. –H. *Idiomacromerus papaveris*. –I. *Pseudotorymus papaveris*. –J. *Torymus affinis*. –K. *Torymus auratus*. –L. *Torymus bedeguaris*. –M. *Torymus chloromerus*. –N. *Torymus cingulatus*. –O. *Torymus cyaneus*.

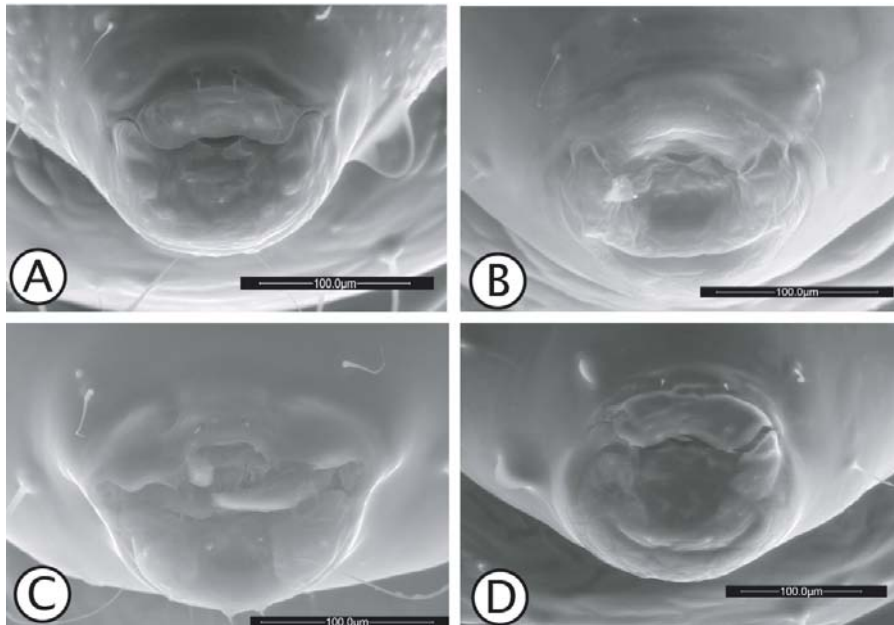


Figura II.13.- Vista anterior de las piezas bucales de la larva terminal de las especies: –A. *Torymus geranii*. –B. *Torymus nobilis*. –C. *Torymus notatus*. –D. *Torymus rubi*.

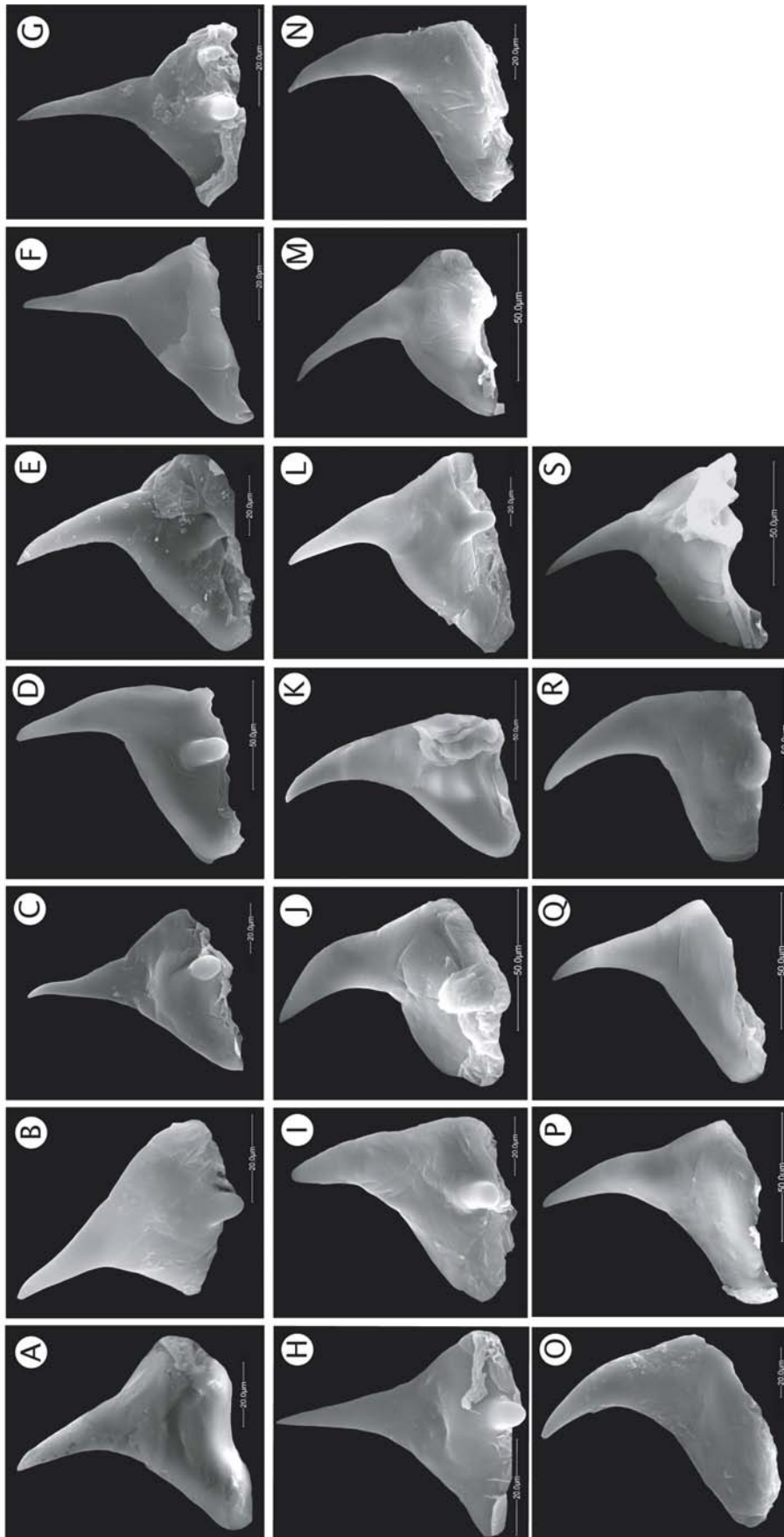


Figura II.14.- Vista general de la mandíbula derecha diseccionada en la larva terminal de las especies estudiadas. -A. *Adontomerus crassipes* (anterior). -B. *Adontomerus impolitus* (posterior). -C. *Chalcimerus borecai* (posterior). -D. *Glyphomerus stigma* (posterior). -E. *Glyphomerus tibialis* (posterior). -F. *Idiomacromerus centaureae* (anterior). -G. *Idiomacromerus papaveris* (posterior). -H. *Idiomacromerus silybi* (posterior). -I. *Pseudotorymus papaveris* (posterior). -J. *Torymus affinis* (posterior). -K. *Torymus auratus* (anterior). -L. *Torymus bedeguaris* (posterior). -M. *Torymus chloromerus* (anterior). -N. *Torymus cingulatus* (anterior). -O. *Torymus cyaneus* (anterior). -P. *Torymus geranii* (anterior). -Q. *Torymus nobilis* (anterior). -R. *Torymus notatus* (anterior). -S. *Torymus rubi* (anterior).

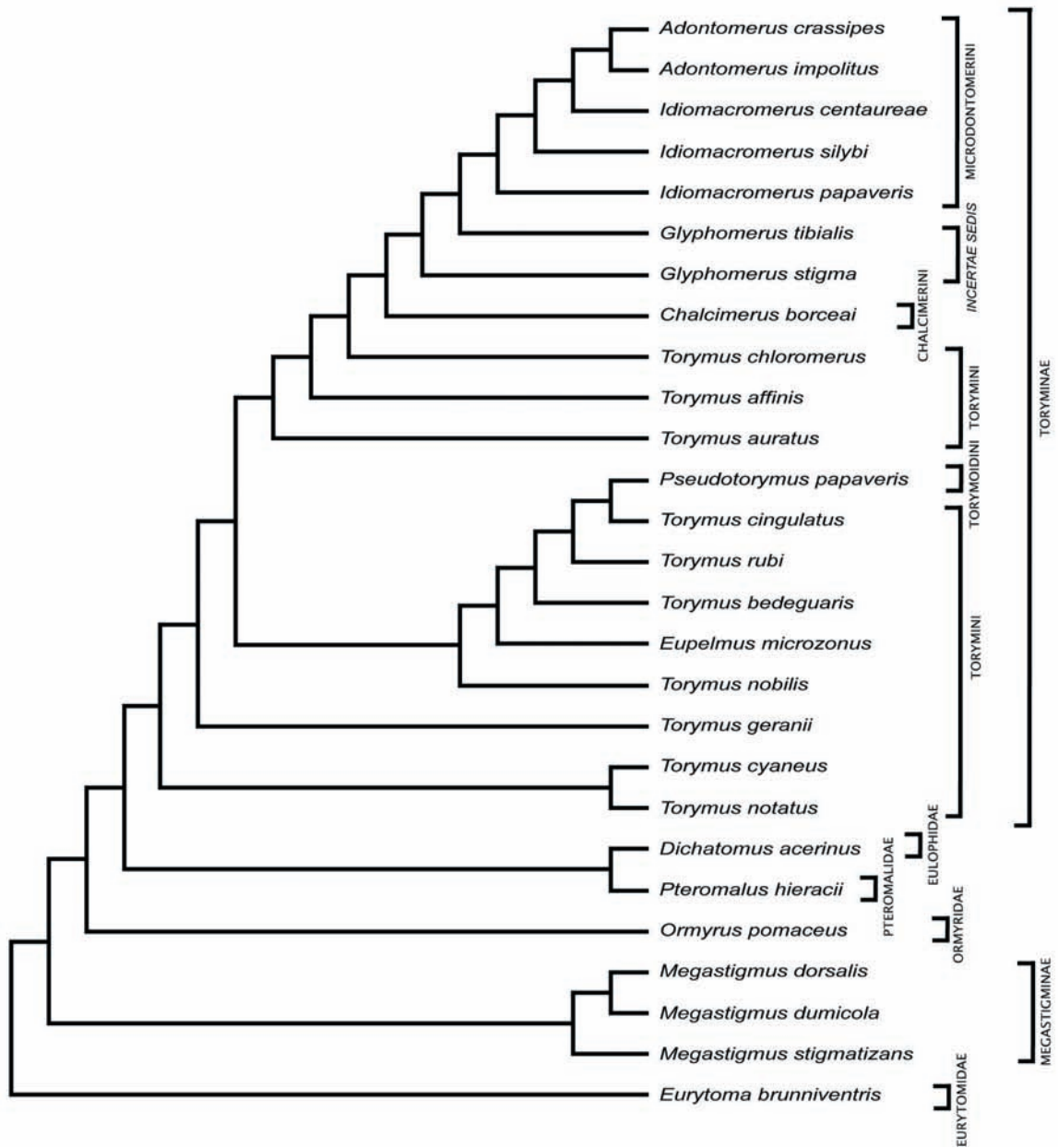


Figura II.15.- Árbol resultante de la búsqueda heurística en el análisis filogenético de los caracteres morfológicos de la larva terminal de todas las especies incluidas en el estudio.

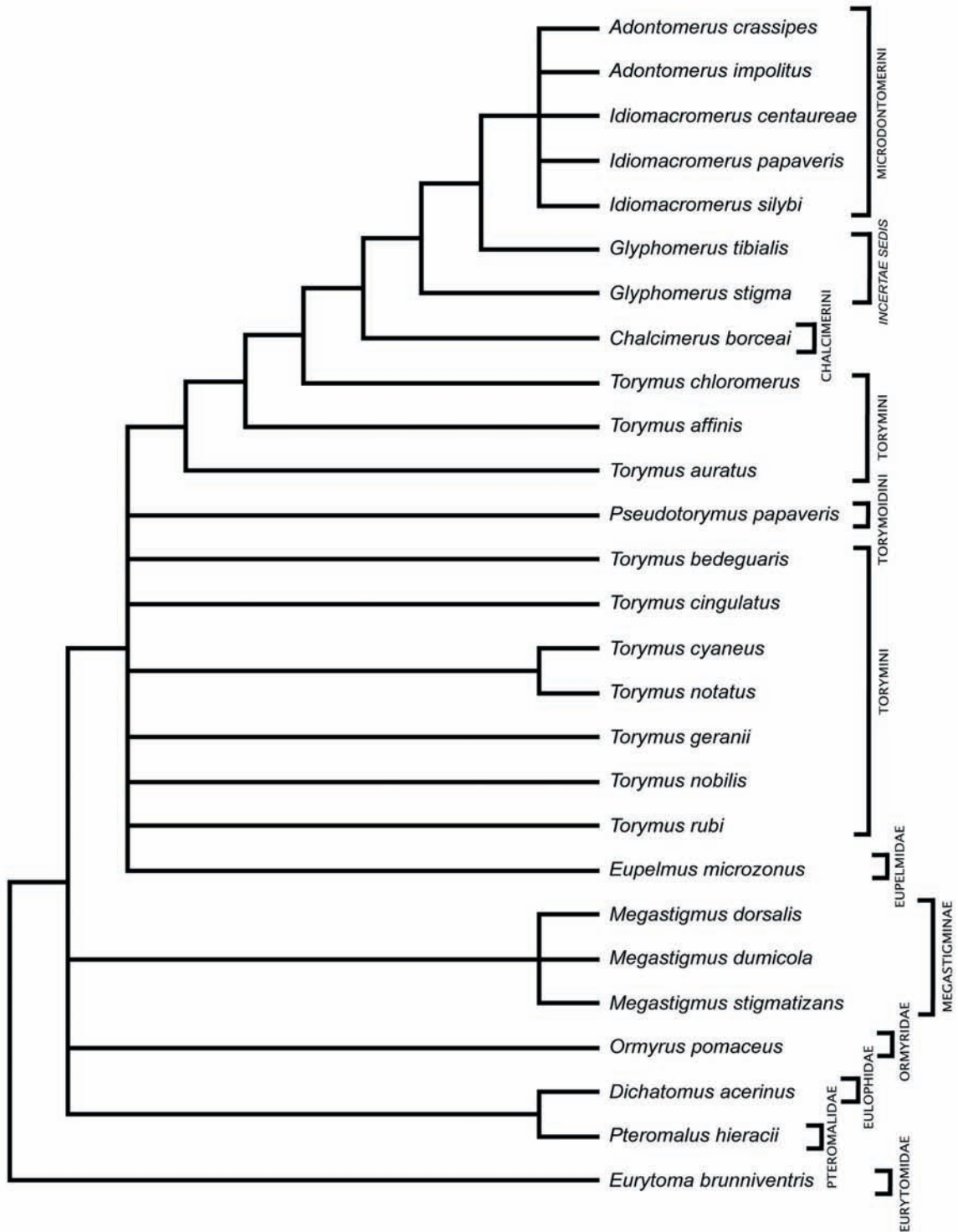


Figura 1.16. Árbol de consenso estricto más parsimonioso de los 200 reconstruidos en el análisis filogenético de los caracteres morfológicos de la larva terminal de todas las especies incluidas en el estudio.

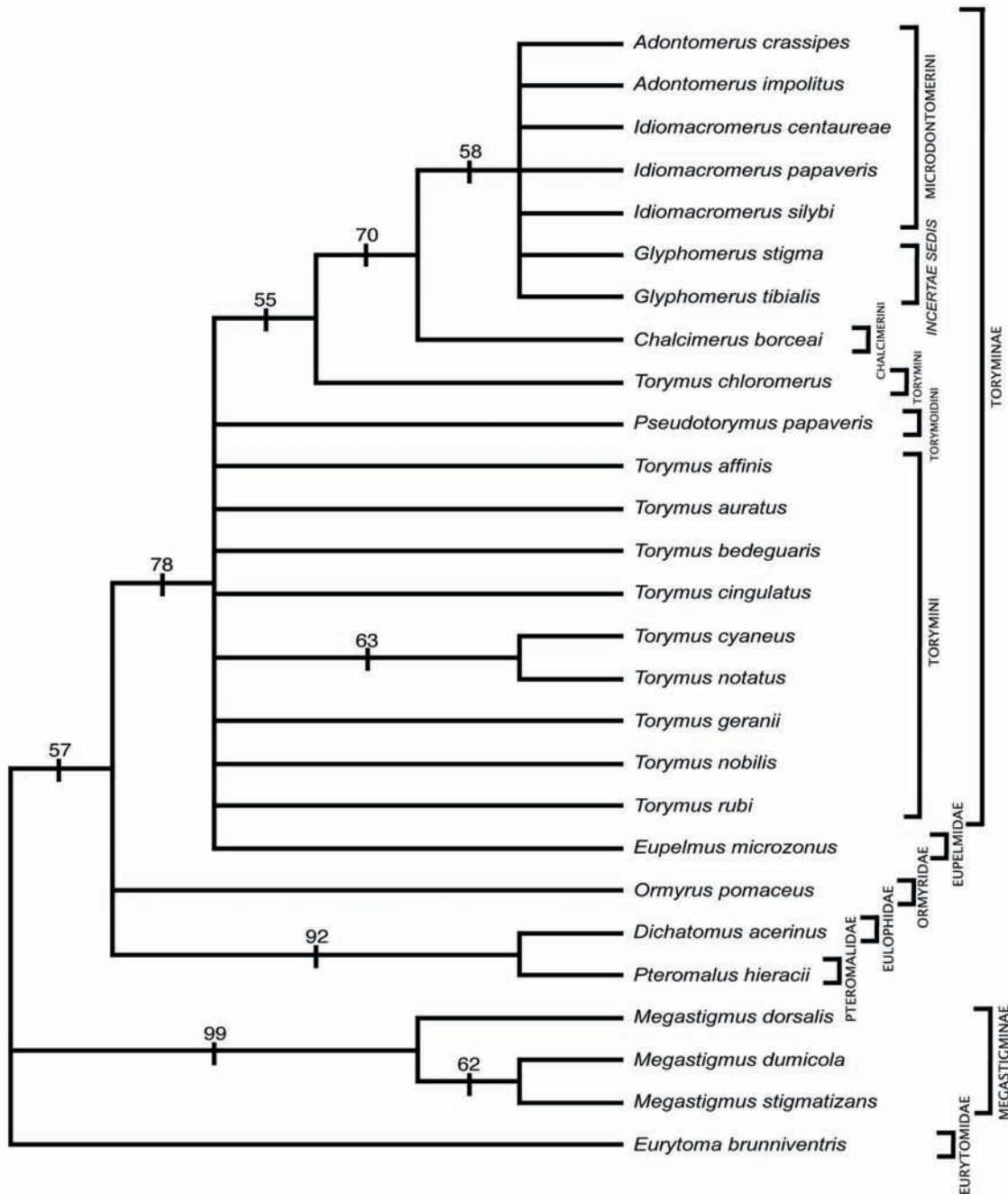


Figura II.17.- Árbol consenso de máxima parsimonia sin pesaje implícito, 1000 réplicas de Bootstrap y sin ninguna restricción, proveniente de los análisis filogenéticos con los datos de morfología larval. Los números bajo las ramas indican los valores de bootstrap por encima de 50% que soportan dichas ramas.



Morfología, biología y filogenia larva Torymidae

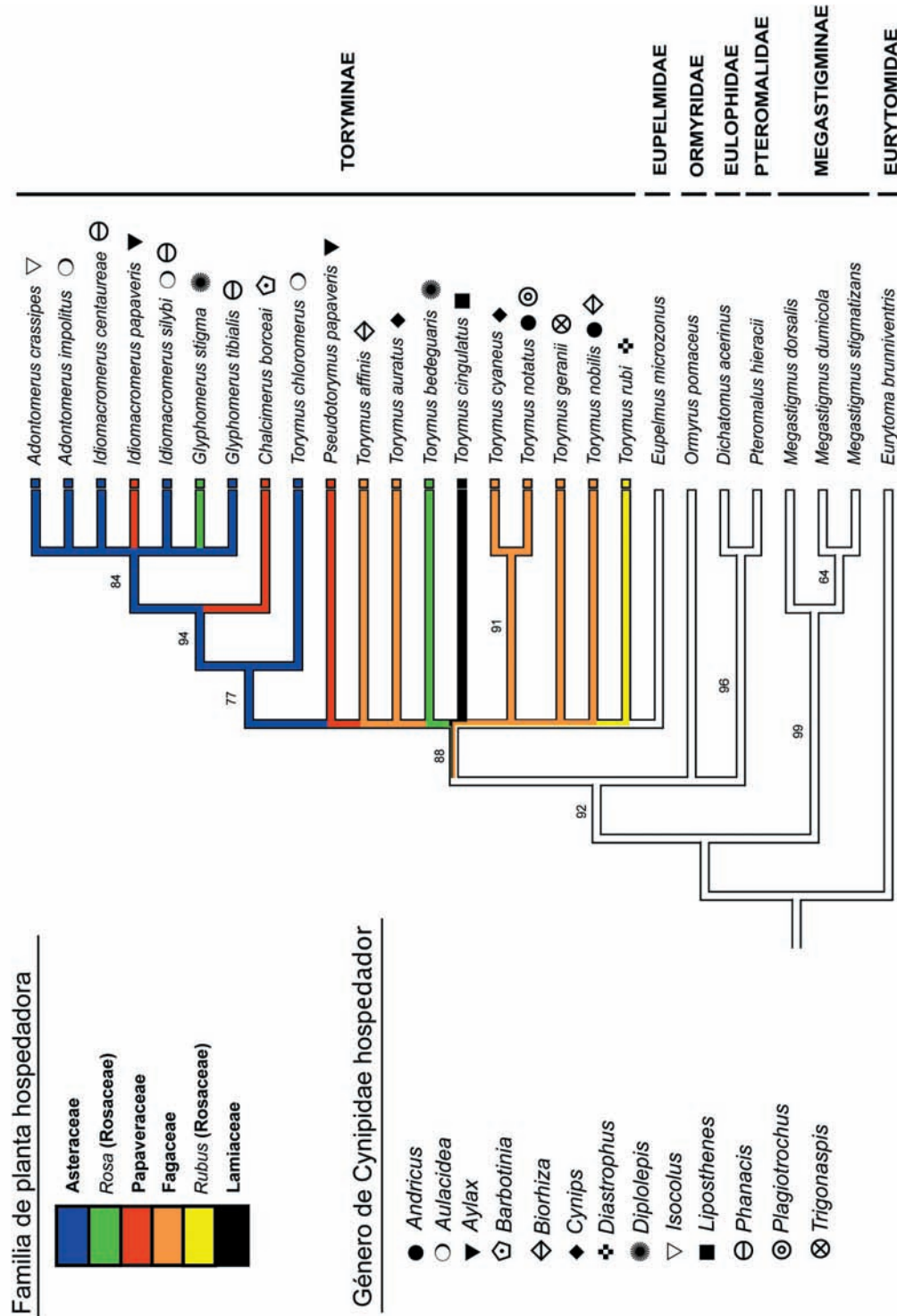


Figura II. 18. -Árbol consenso de máxima parsimonia con pesaje implícito, 1000 réplicas de Bootstrap (constante de concavidad, k=2) y sin ninguna restricción, proveniente de los análisis filogenéticos con los datos de morfología larval. Los números bajo las ramas indican los valores de bootstrap por encima de 50% que soportan dichas ramas. Los colores y símbolos muestran la familia de planta y especie de cinípido hospedadores más frecuentes según la leyenda.

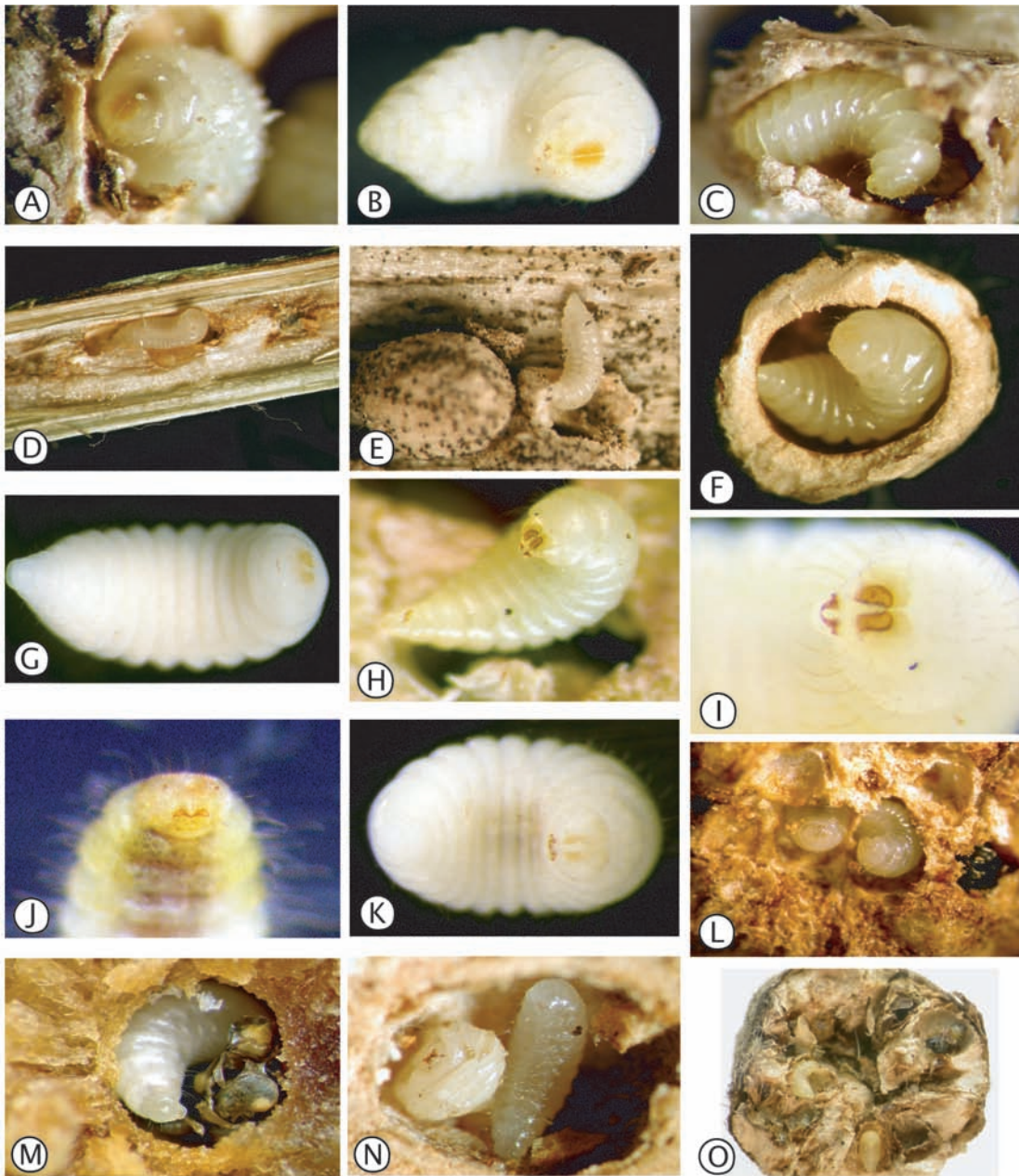


Figura II.19.- A, B Larva terminal de *Adontomerus crassipes*. –C. Cámara larval de la agalla de *Aulacidea tragopogonis* con larva terminal de *Adontomerus impositus*. –D. Sección transversal de tallo con agalla de *Phanacis centaureae* mostrando larva terminal desarrollada de *Idiomacromerus centaureae*. –E. Larva terminal de *Idiomacromerus silybi*. –F. Sección transversal de agalla de *Barbotinia oraniensis* mostrando larva terminal desarrollada de *Chalcimerus borceai*. –G. Larva terminal de *C. borceai*. –H. Larva terminal de *Glyphomerus stigma*. –I. Vista anterior de la cabeza de la larva terminal de *G. stigma*. –J. Vista anterior de la cabeza y segmentos torácicos de la larva terminal desarrollada de *G. tibialis*. –K. Larva terminal de *Torymus affinis*. –L. Sección transversal de agalla de *Biorhiza pallida* (gen. sexual) en yema, mostrando larva terminal desarrollada de *T. affinis*. –M. Sección transversal de agalla de *Cynips quercus-folii* (gen. agáma) en hoja, mostrando larva terminal desarrollada de *Torymus auratus*. –N. Cámara larval de agallas de *Diplolepis* mostrando larva terminal desarrollada de *Torymus bedeguaris* y los restos de la larva de *Diplolepis* consumida. –O. Sección transversal de agalla en tallo de *Aulacidea hieracii* mostrando la larva terminal completamente desarrollada de *T. chloromerus*.

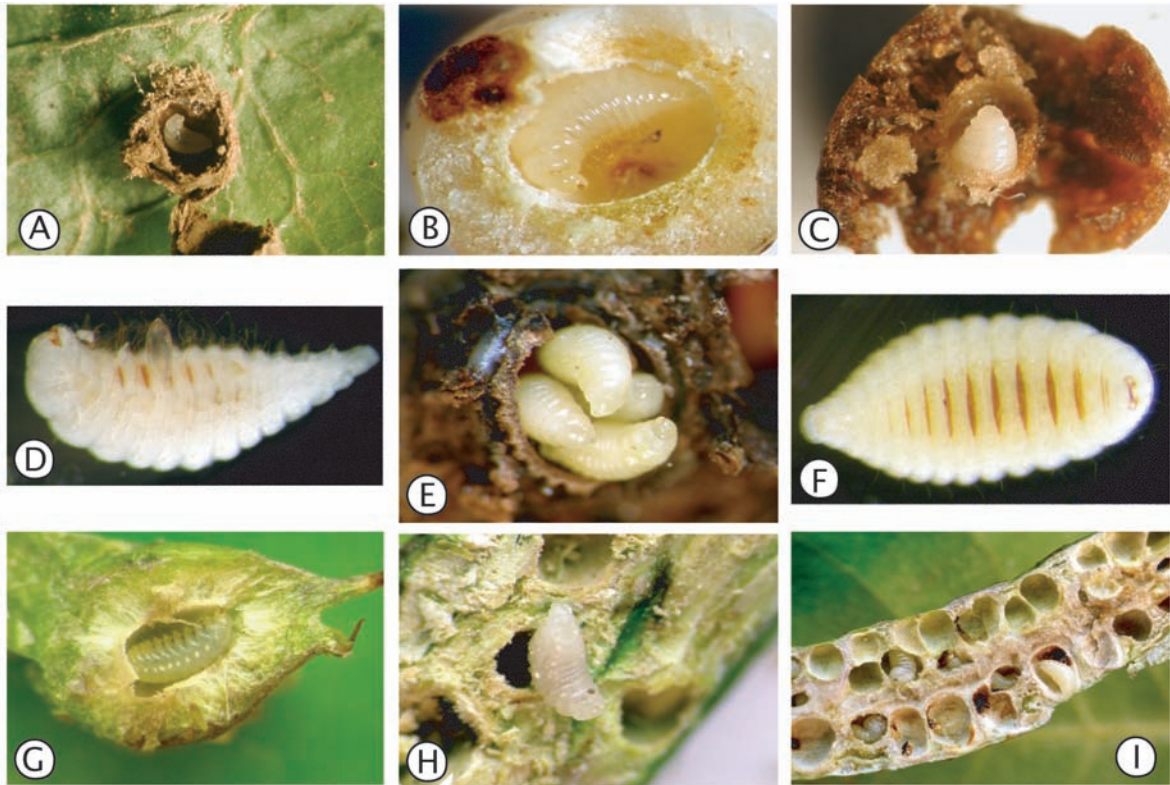


Figura II.20.- A. Sección transversal de agalla foliar de *Liposthenes glechomae* mostrando la larva terminal completamente desarrollada de *Torymus cingulatus*. –B. Sección transversal de agalla foliar de *Cynips quercus* (gen. ágama) mostrando la larva terminal completamente desarrollada de *Torymus cyaneus*. –C. Sección transversal de agalla vieja de *Trigonaspis synaspis* (gen. ágama) mostrando la larva terminal completamente desarrollada de *Torymus geranii*. –D. Vista lateral de la larva terminal de *T. cyaneus* con huevo de Eurytomidae hiperparasitoide encima. –E. Sección transversal de agalla en ramita de *Andricus testaceipes* (gen. ágama) mostrando un grupo de larvas terminales gregarias completamente desarrolladas de *Torymus nobilis*. –F. Vista anterior de la larva terminal completamente desarrollada de *Torymus notatus* obtenida de agalla de *Plagiotrochus panteli* (gen. sexual); en la imagen se observan las bandas ventrales intersegmentales con apariencia de peine. –G. Sección transversal de una agalla fresca de *Andricus pseudoinflator* (gen. sexual) mostrando la larva terminal completamente desarrollada de *T. notatus*. –H. Larva terminal completamente desarrollada de *Torymus rubi*. –I. Sección transversal de agalla de *Diastrophus rubi* mostrando la larva terminal completamente desarrollada de *T. rubi*.

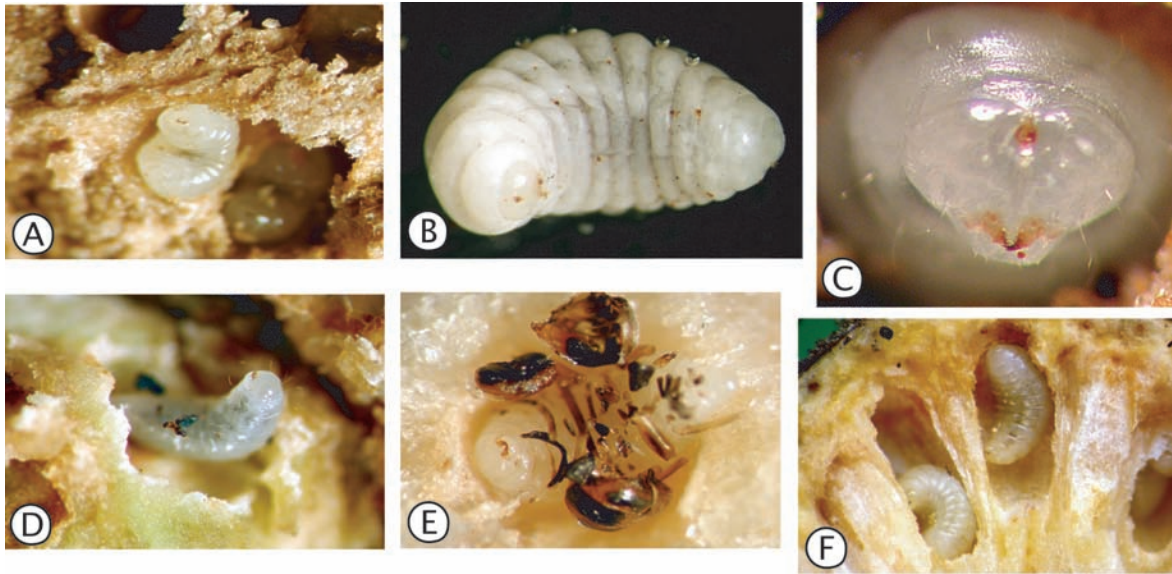


Figura II.21.- A. Sección de agalla foliar de *Pediaspis aceris* (gen. sexual) mostrando la larva terminal completamente desarrollada del inquilino *Dichatomus acerinus*. –B. Larva terminal completamente desarrollada de *Megastigmus stigmatizans*. –C. Vista anterior de la cabeza de larva terminal completamente desarrollada de *M. stigmatizans*. –D. Sección de agalla de *Xestophanes potentillae* mostrando la larva terminal completamente desarrollada de *Eupelmus vesicularis*. –E. Sección transversal de agalla foliar de *Cynips quercus* (gen. sexual) mostrando la larva terminal completamente desarrollada de *Eurytoma bruniventris* junto con resto del adulto de la especie de cinípido hospedadora. –F. Sección transversal de la agalla de *Plagiotrochus pante-li* (gen. ágama) mostrando la larva terminal completamente desarrollada de *Ormyrus pomaceus*.

Capítulo III



Morfología comparada, biología y filogenia de la larva terminal de las especies europeas de Eurytomidae (Hym., Chalcidoidea) parasitoides de agallas de cinípidos (Hym. Cynipidae).

después de escalar una montaña muy alta, descubrimos que hay muchas otras montañas por escalar...

-Nelson Mandela-



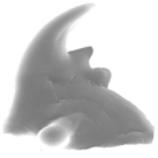
Resumen del capítulo.

Se presenta un estudio taxonómico y filogenético de dos géneros de Eurytomidae, *Eurytoma* y *Sycophila*, basados en la morfología y biología de la larva terminal de 18 especies con comportamiento parasitoide, asociadas a agallas de cinípidos en la Península Ibérica. Para ello se dan descripciones detalladas de las larvas terminales de todas las especies estudiadas, ilustrando los caracteres diagnósticos de familia y género con imágenes de microscopio electrónico de barrido, así como una clave de identificación separando ambos géneros y las especies estudiadas, basada fundamentalmente en caracteres asociados a la cabeza, piezas bucales, y mandíbulas. Aunque la variación en la morfología corporal de las especies es muy limitada, la cabeza y especialmente las mandíbulas, proporcionan muchos caracteres de valor taxonómico y filogenético.

Por otro lado, se discute la biología larval de las 18 especies de euritómidos habitantes de las agallas de cinípidos. Las larvas de *Eurytoma* estudiadas son generalmente ectoparasitoides solitarios e idiobiontes de la larva del cinípido inductor de la agalla u otros inquilinos de las comunidades, alimentándose además del tejido vegetal de la propia agalla, mientras que las especies de *Sycophila* en cambio son endoparasitoides cenobiontes preferentemente de la larva de cinípido. La variación cualitativa entre las larvas estudiadas aparece cuantificada en términos de 36 caracteres morfológicos, mientras que se utilizó inferencia Bayesiana para analizar las hipótesis filogenéticas sobre las especies de Eurytomidae incluidas en el estudio, además de las utilizadas como grupo externo y pertenecientes a otras familias de Chalcidoidea. Los resultados obtenidos no son congruentes con la monofilia de las especies de *Eurytoma*, cuyas relaciones aparecen pobremente resueltas. Por el contrario, la monofilia de *Sycophila* se encuentra bien soportada en base a los análisis realizados.

1. Introducción.

La superfamilia Chalcidoidea, actualmente dividida en 19 familias, es reconocida como la segunda más grande dentro del grupo Parasitica del orden Hymenoptera. Una de las familias de calcidoideos más grandes es Eurytomidae, la cual comprende aproximadamente 1424 especies dentro de 88 géneros. La familia se divide generalmente en tres subfamilias, Eurytominae (73 géneros y 1366 especies), Heimbrinae (2 géneros y 7 especies) y Rileyinae (12 géneros y 50 especies), contando además con una especie sin posición taxonómica clara, *Eurytomidia dubia* Masi (Noyes, 1990; 2003). Los euritómidos presentan un rango biológico muy amplio, si bien todos son o fitófagos endofíticos, parasitoides de otros insectos, o bien presentan ciclos en los cuales ambas estrategias están



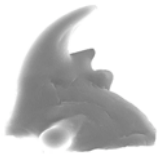
presentes (Bouček, 1988). Las especies fitófagas de euritómidos se alimentan fundamentalmente de semillas en plantas de las familias Umbelliferae, Leguminosae y Rosaceae, aparte de algunas otras con importancia económica que son plagas en almendros y pistáceas. Sin embargo, también se pueden desarrollar sobre tallos en cultivos de cereal y herbáceas silvestres, o en unos pocos casos como inductores de agallas (Crosby, 1909; Bugbee, 1941; Zerova, 1981, 1993; Bouček, 1988; Henneicke *et al.*, 1992; Askew & Blasco-Zumeta, 1998; LaSalle, 2005). La gran mayoría de las especies de *Eurytoma* y *Sycophila* son entomófagas, al menos en algunas etapas de su desarrollo larval, con hospedadores en los órdenes Coleoptera, Diptera, Hymenoptera y Lepidoptera (Claridge & Askew, 1960; Bouček, 1988; Narendran *et al.*, 1995; Yang, 1996; Georgiev & Stojanova, 2003; Zerova *et al.*, 2004a; van Noort *et al.* 2007). Pero no todos los hospedadores de los euritómidos son fitófagos, y de hecho algunas especies de *Eurytoma* son parasitoides de insectos depredadores como por ejemplo avispas esfécidas (Danks, 1971). Los euritómidos recuerdan a los torímidos en que ambos grupos frecuentemente atacan hospedadores gallícolas, particularmente cinípidos y tefrítidos (Claridge & Askew, 1960; Askew & Shaw, 1986) y además algunas especies de *Eurytoma* amplían su rango trófico alimentándose de los tejidos vegetales de su agalla hospedadora (Phillips, 1927; Varley, 1937; Askew 1961a, 1984). La larva de *Eurytoma* podría potencialmente mantener una dieta completamente fitófaga dentro de las agallas de cinípidos (Askew, 1999), aunque con seguridad esto ocurre raramente en dichas comunidades. Por otro lado *Eurytoma* y *Sycophila* difieren en que mientras que la mayoría de las especies entomófagas de *Eurytoma* son ectoparasitoides e idiobiontes, las especies de *Sycophila* son endoparasitoides y cenobiontes (Claridge, 1961c; Askew & Shaw, 1986).

Aproximadamente 370 especies de Eurytomidae han sido citadas hasta la fecha en el Paleártico (Zerova, 1995), de las que 31, incluyendo especies de *Eurytoma* y *Sycophila*, pertenecen a las comunidades de parasitoides asociadas a agallas de cinípidos (Askew, 1961a, 1984; Ko 1971; Stone *et al.*, 2002; Ito & Hijii, 2002, 2004; Askew *et al.*, 2006a; Csóka *et al.*, 2005; Gómez *et al.*, 2006; Nieves-Aldrey, 2001b; Aebi *et al.*, 2006; Abe *et al.*, 2007). De todas ellas, hasta la fecha



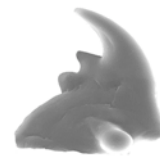
han sido citadas 26 como parasitoides de agallas de cinípidos en plantas herbáceas, arbustos y arces, inducidas por especies de las tribus Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini. Por otro lado tan sólo 7 especies (algunas de ellas parasitoides polípagos asociados a otras tribus de cinípidos) han sido citadas hasta la fecha en el Holártico en comunidades de agallas asociadas a *Quercus*, las cuales son inducidas por especies de cinípidos de la tribu Cynipini (Askew, 1961a, 1984; Schönrogge *et al.*, 1995, 1996a, b; Nieves-Aldrey & Askew, 2002; Melika *et al.*, 2002a, b; Gordinier 2003; Askew *et al.*, 2006a; Gómez *et al.*, 2006; Leggo & Shorthouse 2006; Askew *et al.*, “datos sin publicar”; Rizzo & Massa, 2006; Abe *et al.*, 2007). Actualmente existen cerca de 1400 especies de Cynipidae descritas a nivel mundial, de las que 340 han sido citadas en Europa (Nieves-Aldrey, 2001b; Stone *et al.*, 2002; Csóka *et al.*, 2005). Más de 200 especies de calcidoideos están asociadas hasta la fecha a las comunidades de agallas de cinípidos en el Paleártico occidental (Askew *et al.*, 2006a) y los Eurytomidae representan una de las familias dominantes en dichas comunidades. Las agallas de cinípidos forman un importante sistema modelo en el estudio de las interacciones tróficas en insectos (ver por ejemplo: Schönrogge & Crawley, 2000), de tal forma que el análisis de las redes tróficas de dichas agallas requiere una minuciosa identificación a nivel específico de los miembros de cada comunidad. Hasta la fecha, las identificaciones a nivel específico han estado restringidas casi por completo a los adultos obtenidos de las muestras de agallas en la mayoría de los estudios, limitando la incorporación en los análisis de datos provenientes de las formas larvales. En el segundo capítulo, se analizó en profundidad la morfología larval de los parasitoides calcidoideos de la familia Torymidae asociados con agallas de Cynipidae. En el presente capítulo, se proporciona un análisis similar esta vez para la familia Eurytomidae.

Los estados inmaduros, particularmente el último estadio larval, han sido objeto de estudio en otros grupos de Hymenoptera parasitica (Vance & Smith, 1933), incluyendo las familias más amplias, Ichneumonidae (Short, 1952, 1959) y Braconidae (Čapek, 1969, 1970, 1973). A pesar de la importancia global en las redes tróficas de insectos, sorprendentemente se han publicado escasos trabajos relativos a la morfología larval de Chalcidoidea desde que aparecieran los



estudios pioneros Parker (1924) sobre morfología general de la larva de Chalcidoidea, y los de Cutler sobre la primera descripción precisa de la cabeza de la larva terminal de un calcidoideo, concretamente la especie *Nasonia vitripennis* (Pteromalidae).

Por otro lado, en relación a la larva de Eurytomidae, la escasez de trabajos desde que Walker (1832) definiera la familia no han sido muy abundantes (Claridge, 1959a, b, 1961a, b, c; Ferrière, 1950; Bugbee, 1967, 1975; Narendran, 1994; Szelényi, 1976a, b; Bouček, 1988; Zerova, 1967, 1971, 1978, 1979), siendo los trabajos de Claridge & Askew (1960) sobre el grupo *Eurytoma rosae*, algunas de cuyas especies atacan habitantes de agallas de cinípidos, uno de los más destacados en el contexto del presente estudio. Particularmente, muy pocas larvas de la familia Eurytomidae han sido descritas hasta la fecha, permaneciendo aún la variabilidad morfológica de las especies escasamente definida. Parker (1924) describió la morfología básica de algunas larvas de Eurytomidae, y desde entonces se han publicado algunos trabajos sobre biología y morfología larval de *Eurytoma* y *Tetramesa* (Claridge, 1959a; 1961b), *Eurytoma tumoris* Bugbee (Stark & Koehler, 1964), *Eurytoma pissodis* Girault (Stevenson, 1967), *Eurytoma amygdali* Enderlein (Plaut, 1972), *Eurytoma dentata* Mayr (antes *E. nesiotis* Crawford) (Tiwari, 1974), *Eurytoma bouceki* Zerova (Skrzypczynska, 1975), *Bephratelloides pomorum* (Fabricius) (Barbosa *et al.*, 1998), sobre una nueva especie fitófaga de *Eurytoma* (Gates & Cascante-Marín, 2004) y sobre *Eurytoma nodularis* Boheman y *E. heriadi* Zerova (Tormos *et al.*, 2004). Otros estudios relativos a la morfología larval de Eurytomidae han sido publicados por Roskam (1982), Zerova *et al.* (1983) y Zerova (1993), así como por Henneicke *et al.* (1992) y Dawah & Rothfritz (1996), en los cuales se incluyen estudios detallados sobre la taxonomía, morfología y biología de especies de euritómidos asociadas a plantas herbáceas. A pesar de estas referencias y como resultado del ya comentado escaso conocimiento relativo a la morfología larval comparada de la familia, hasta la fecha no había sido posible utilizar los caracteres larvales en inferencia filogenética o para reconstruir los cambios evolutivos en la morfología larval durante la radiación de Eurytomidae.



2. Objetivos.

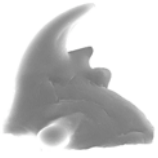
1. Contribuir al conocimiento de los estadios inmaduros de las especies de euritómidos en dos aspectos distintos.
 - Encontrando y describiendo caracteres larvarios y biológicos de uso potencial en estudios morfológicos, ecológicos y filogenéticos sobre la familia Eurytomidae.
 - Desarrollando claves que permitan la identificación de los últimos estadios larvales de las especies de torímidos pertenecientes a los complejos de parasitoides que jueguen un papel importante en las cadenas tróficas de las agallas de cinípidos.

2. Presentar el primer estudio llevado a cabo hasta la fecha sobre morfología comparada y filogenia basado en la larva terminal de especies de dos géneros de Eurytomidae asociados a agallas de cinípidos en la Península Ibérica y gran parte de Europa, utilizando imágenes de microscopio electrónico de barrido (SEM).

3. Materiales y métodos.

3. 1. Selección de taxones.

Se han estudiado un total de 400 ejemplares de 18 especies de euritómidos, representantes de los generos *Eurytoma* y *Sycophila*, todas incluidas en las comunidades de parasitoides asociadas a agallas de cinípidos. El material fue mayoritariamente colectado en España, aunque se llevaron a cabo algunas colectas específicas en localidades del sur de Francia. La información sobre los ejemplares estudiados de cada especie, sus hospedadores insectos y especies de planta así como los datos de colecta, aparece recogida en el Apéndice general. Todas las especies fueron extraídas de agallas de cinípidos inducidas en plantas de la familias Asteraceae, Fagaceae, Lamiaceae, Papaveraceae, Rosaceae y Sapindaceae. Las agallas y especies de Cynipidae fueron



identificadas utilizando las claves de identificación para la familia publicadas en la serie Fauna Ibérica (Nieves-Aldrey, 2001b), mientras que la identificación de las plantas se debe a *Flora europaea* (Tutin *et al.*, 1980).

3. 2. Muestreos y obtención de los ejemplares.

Las muestras de agallas fueron colectadas a lo largo de un año natural, y las colectas estuvieron concentradas fundamentalmente en primavera y otoño del período 2002-2006. Dichas colectas consistieron en transectos de una hora de duración en determinadas localidades previamente seleccionadas, colectando todas las agallas encontradas de las especies hospedadoras, de los taxones en estudio, a ambos lados del transecto. Una parte de cada muestra de agalla colectada se mantuvo a temperatura ambiente durante su ciclo anual natural en bolsas de emergencia especiales mientras otra parte fue puesta en cajas de cría almacenadas en el interior del laboratorio. Las agallas restantes de cada muestra fueron diseccionadas con un escalpelo, y mientras que una parte de las larvas de las especies encontradas fueron almacenadas en alcohol absoluto (99%) en un congelador a -10° C, otra parte fue introducida en cápsulas de gelatina permitiendo su desarrollo hasta la etapa adulta según la técnica descrita por Dawah (1987) para euritómidos fitófagos y Shorthouse (1972) para insectos pequeños. De cada larva se tomaron imágenes in vivo con una cámara digital acoplada a un estereomicroscopio (ver figs. III.21, III.22). Las larvas fueron identificadas a nivel específico utilizando información proveniente de la morfología larval, su agalla hospedadora y la asociación de ésta con su planta hospedadora. Los resultados fueron verificados mediante la identificación de los correspondientes adultos obtenidos de las respectivas cápsulas de gelatina, las cajas de cría del laboratorio y las bolsas de emergencia mantenidas en el exterior. Para la identificación de las especies adultas se utilizaron las claves disponibles de Zerova (1995) y Thuróczy & Askew, (“datos sin publicar”). Además la mayoría de las identificaciones fueron corroboradas por el Prof. Dr. R. R. Askew en el marco de colaboración establecido, para la edición de un catálogo de parasitoides de agallas de cinípidos cuya parte sobre plantas herbáceas y arbustivas en el Paleártico, ya ha sido publicado (Askew *et al.*, 2006a) y cuyo extracto ha sido



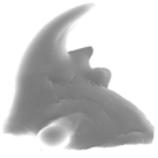
incluido en la presente tesis doctoral como capítulo (ver capítulo VI). El presente estudio abarca entonces, el análisis de 18 especies pertenecientes a los géneros *Eurytoma* y *Sycophila*, los dos géneros conocidos hasta la fecha asociados con agallas de cinípidos en la Península Ibérica y resto de Europa. De cada especie se depositaron ejemplares de muestra en las colecciones de entomología del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (España).

3. 3. Preparacion de los ejemplares para el estudio morfológico.

Las larvas de Eurytomidae fueron transferidas de los tubos en alcohol absoluto del congelador a -10°C directamente a porta-muestras para observación con microscopio electrónico de barrido. Se utilizó un microscopio FEI Quanta 2000™ a bajo vacío sin fijación o metalización previa de las muestras siguiendo el método descrito por Nieves-Aldrey *et al.* (2005) para la larva de Cynipoidea. De cada ejemplar observado se tomaron cuatro imágenes distintas: vista ventral del cuerpo de la larva, vista lateral, visión anterior de la cabeza y detalle de las piezas bucales en vista anterior. Las mandíbulas fueron fotografiadas por su cara interna y externa excepto en algunos casos en los que sólo fue posible obtener la visión posterior de las mismas. Para el estudio de las mandíbulas previamente fueron diseccionadas, montadas en porta-muestras y metalizadas antes de ser observadas con la técnica habitual de alto vacío de microscopio electrónico de barrido. Todas las imágenes obtenidas para el presente trabajo serán depositadas en el banco de imágenes “on-line” *Morphbank* (2007) (<http://morphbank.net>) con sus correspondientes números de acceso.

3. 4. Terminología morfológica.

La terminología general utilizada en las descripciones larvales sigue fundamentalmente la clásica empleada por Vance & Smith (1933), Short (1952) y Roskam (1982), pero considerando términos específicos utilizados por Henneicke *et al.*, (1992) y Dawah & Rothfritz (1996) para la larva de Eurytomidae. La terminología empleada en el presente trabajo es también congruente con la empleada en las publicaciones de Cutler (1955) sobre morfología cefálica de Pteromalidae y las empleadas en los capítulos segundo y cuarto de la presente

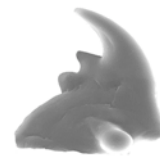


tesis para la larva terminal de Torymidae y otras familias de Chalcidoidea como Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae. Las medidas dadas para las descripciones larvales fueron tomadas de todos los ejemplares de cada especie disponibles en la colección en alcohol absoluto. La longitud del cuerpo fue medida siguiendo el protocolo de Henneicke *et al.* (1992), como la suma de la longitud de la cabeza con la longitud del resto de segmentos corporales. Las medidas corporales se dan directamente como medias aritméticas, mientras que entre paréntesis aparecen los rangos de variación de todos los ejemplares medidos.

3. 5. Análisis filogenéticos.

Los análisis de filogenia morfológica larval de Eurytomidae incluyen 36 caracteres de morfología externa de la larva Terminal, de las 18 especies repartidas en dos géneros. En los análisis, se utilizaron como grupos externos cinco especies de calcidoideos asociados con agallas de cinípidos (Apéndice general): *Ormyrus nitidulus* (Ormyridae), *Eupelmus microzonus* (Eupelmidae), *Torymus cingulatus* (Torymidae), *Dichatomus acerinus* (Eulophidae) y *Pteromalus hieracii* (Pteromalidae). La matriz de estados de carácter para todas las especies se incluye en el Apéndice III.II.

Los análisis de máxima parsimonia se llevaron a cabo asumiendo el principio de parsimonia de Fitch (1971), que considera desordenados a todos los caracteres y al ser desordenados, se puede producir un cambio de estado de un carácter a otro sin necesidad de pasar por estados intermedios. Dichos análisis se realizaron mediante búsqueda heurística con el programa PAUP* 4.0b10b (Swofford, 2002). Se empleó el procedimiento de división-reconexión (*tree bisection-reconnection*) con 1000 adiciones aleatorias de taxones para obtener los árboles más parsimoniosos y se enraizó con el grupo externo. Además se llevaron a cabo análisis de parsimonia con pesaje implícito de caracteres (Goloboff, 1993, 1996) y sin especificaciones. Los índices de consistencia y los ajustes de Goloboff (Goloboff, 1993) de las estimaciones filogenéticas obtenidas sin restricciones con pesaje implícito de caracteres aparecen reflejados en la Tabla III.1. Los valores de *bootstrapping* para los clados se calcularon en 1000 réplicas con una búsqueda



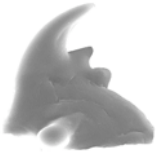
heurística simple. Todos los análisis incluyeron exclusivamente caracteres informativos.

Los análisis de inferencia bayesiana se han llevado a cabo con el programa MR BAYES versión 3.1 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001; Ronquist & Huelsenbeck, 2003) con el algoritmo *Metropolis Coupled Markov Monte Carlo (MCMC)*. Se han analizado 5.000.000 millones de generaciones, eligiendo árboles con una frecuencia de muestreo de 100 replicaciones. Los caracteres morfológicos se analizaron con una sola tasa de sustitución y siguiendo una distribución *gamma*. Se corrieron dos análisis simultáneos (cuatro cadenas) con las generaciones señaladas cada uno y una temperatura de 0,1. Se obtuvo un árbol de consenso mayoritario (Margush & McMorris, 1981), el cual fue enraizado con la inclusión simultánea de los cinco grupos externos.

4. Resultados.

4. 1. Morfología general de la larva de Eurytomidae.

La variabilidad morfológica de la larva de Eurytomidae se cuantificó en un total de 36 caracteres y sus correspondientes estados de carácter (ver Apéndice III.I). Mientras que la mayoría de las especies de euritómidos presentan una morfología larval bastante uniforme (además de compartir numerosas características comunes con larvas de otras especies de Chalcidoidea), los géneros y especies muestran un rango más amplio en cuanto a la variabilidad de su morfología. Las diferencias aparecen claramente marcadas entre los dos géneros *Sycophila* y *Eurytoma*, aunque las especies de este último generalmente poseen muchos caracteres comunes. La larva de Eurytomidae se caracteriza en rasgos generales por un par de mandíbulas fuertes, visibles externamente y con más de un diente. Las sedas corporales son cortas o casi ausentes en los segmentos abdominales, pero relativamente más largas en el tórax y cabeza. En esta última aparece un patrón característico de seis pares de sedas cefálicas (Roskam, 1982; Henneicke *et al.*, 1992).



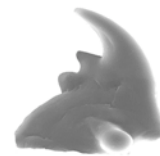
4. 1. 1. Cuerpo (figs. III.1, III.2, III.6, III.7, III.8, III.9, III.10, III.11).

a) Segmentación (figs. III.1, III.2). Como en la mayoría de las larvas de Chalcidoidea, el cuerpo se compone de 13 segmentos postcefálicos más la cabeza. Tres segmentos forman el tórax (THS1-THS3), mientras que los diez restantes son considerados segmentos abdominales, incluido el último, denominado segmento anal (ABS1-ABS9, ANS). Las protuberancias anterodorsales (*adp*), visibles como cuñas intersegmentales más o menos salientes y dispuestas antero-dorsalmente, están siempre presentes al menos en un segmento y algunas veces sobresalen claramente del margen superior del cuerpo. En algunos casos pueden estar presentes también en los segmentos abdominales y torácicos.

b) Espiráculos y sistema respiratorio (fig. III.2). El sistema traqueal es peripneústico, con nueve pares de espiráculos abiertos al exterior (*epc*) situados lateralmente en los segmentos torácicos THS2-THS3 y en los abdominales ABS1-ABS7 (Roskam, 1982; Henneicke *et al.*, 1992).

c) Quetotaxia en vista lateral (fig. III.2). De acuerdo con Roskam (1982), en vista lateral los segmentos corporales han sido divididos en tres áreas distintas: área pleural, que incluye los espiráculos, y dos áreas situadas ventral y dorsalmente, denominadas específicamente áreas ventral y dorsal respectivamente. De este modo las sedas corporales son denominadas dorsales, pleurales o ventrales de acuerdo al área en el que se encuentren emplazadas (*D*, *P* y *V* respectivamente).

De forma general, las larvas de euritómidos presentan escaso número de sedas en el cuerpo en comparación con las de torímidos o eupélmidos, si bien son más setosas que las de otras familias como Pteromalidae o Eulophidae. Habitualmente presentan tres filas de sedas, al menos en los segmentos torácicos (filas dorsal, lateral y ventral), siendo por lo general dichas sedas más cortas que la longitud de un segmento corporal excepto en el caso de los propios segmentos torácicos. Estos últimos presentan sedas relativamente más largas si bien incluso



en este caso nunca sobrepasan la longitud de un segmento abdominal. Las sedas son generalmente más largas en los segmentos torácicos y más cortas en los abdominales.

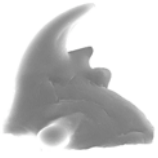
d) Quetotaxia en vista ventral (fig. III.1). El cuerpo de la larva de Eurytomidae en visión ventral fue dividido en una región ventro-medial (*vmr*) y dos ventro-laterales (*vlr*). Ambas son setosas en los segmentos torácicos si bien el grado de densidad de las sedas no es muy alto en ningún caso.

4. 1. 2. Cabeza (figs. III.1, III.2, III.3)

La cabeza es normalmente trapezoide, por lo general más ancha en vista anterior, aunque siempre más estrecha que el primer segmento torácico (figs. III.3, III.6, III.7, III.8).

a) Cabeza en vista anterior (fig. III.3). Mas o menos trapezoide, sin escultura aparente. Antenas (*an*) siempre visibles en la frente (*fr*) debajo del área del vértex (*vr*), generalmente pequeñas y en forma de botón. Región basal o foramen antenal (*af*) usualmente indistinto o poco desarrollado, generando un área antenal (*anr*) relativamente difusa. Cabeza portando 6 pares de sedas: (i) un par antero-medial en el vértex (*vam*); (ii) un par antero-medial en el área antenal (*am*); (iii) un par genal (*gn*) en las genas (*gr*); (iv) un par hipostomal (*hs*) en el área hipostomal (*hr*); (v) un par clipeal (*cs*) situado por encima del clipeo (*cl*); y (vi) un par dorso-labral (*dls*) situado en el margen ventral del clipeo por encima del labro (*lb*). Existen también un par de sedas labrales escasamente visibles (*lbs*).

Anterodorsalmente a las piezas bucales se encuentra el clipeo (*cl*), una pieza triangular con un margen ventral de diferente morfología. El labro (*lb*), es una estructura simple que forma el límite superior del complejo oral (*mpu*) (fig. III.4), y se encuentra generalmente dividido en dos pares de laminas laterales y una pieza medial, estando esta a su vez subdividida en tres lóbulos más o menos diferenciados, dependiendo de la especie.



b) Piezas bucales (figs. III.4, III.15, III.16). Las piezas bucales están formadas por las mandíbulas y el complejo oral (*mpu*) constituido a su vez por la hipofaringe (no visible externamente), las maxilas (*mx*) y el labio (*lbi*). En apartados posteriores se comentan en detalle los aspectos morfológicos de las mandíbulas características de la larva terminal de Eurytomidae.

Al contrario de lo que ocurre en otras familias de Chalcidoidea, en Eurytomidae maxilas y labio aparecen claramente diferenciados. Como en otras familias, las maxilas son un par de estructuras triangulares situadas especularmente en ambas regiones antero-laterales del complejo oral. Los palpos maxilares (*mp*) son generalmente visibles y conspicuos. Situado debajo y en el medio de ambas maxilas se encuentra el labio, que generalmente es cóncavo medialmente. Ambas maxilas y labio portan dos pares de sedas cortas, generalmente escasamente visibles y denominadas de la siguiente manera: par antero-medial labial (*ul*) y par de sedas maxilares (*ms*) situado en uno de los dos palpos maxilares.

c) Mandíbulas (fig. III.17). Las mandíbulas de las larvas de Eurytomidae se encuentran bien esclerotizadas y son bastante visibles externamente, especialmente su diente principal. Se trata de una estructura que presenta diferencias muy significativas entre especies, haciendo que se convierta en una pieza con caracteres asociados de crucial importancia en taxonomía y sistemática. Por el momento en base a las informaciones existentes, todos los euritómidos presentan mandíbulas con al menos dos dientes, algunos casos con tres, siendo el segundo diente siempre más pequeño en tamaño que el primero.

4. 2. Taxonomía.

Las descripciones de los taxones estudiados están basadas mayoritariamente en el estudio de material conservado en alcohol absoluto con información extra proveniente de la observación de material in-vivo. La diagnosis del género *Eurytoma* está parcialmente basada en trabajos de Roskam (1982), Henneicke *et al.* (1992) y Dawah & Rothfritz (1996). El resto de descripciones de los géneros y especies así como la clave de identificación constituyen nuevas



aportaciones. La nomenclatura seguida para la familia esta basada en Noyes (2003).

4. 2. 1. Clave de identificación de la larva terminal de los géneros y especies de Eurytomidae parasitoides de especies europeas de cinípidos.

En la elaboración de la clave se consideraron a efectos comparativos otras especies de Chalcidoidea de las familias Eulophidae (fig. III.5A), Eupelmidae (fig. III.5D), Ormyridae (fig. III.5E), Pteromalidae (fig. III.5B) y Torymidae (fig. III.5C), también parasitoides en agallas de cinípidos. No obstante como se comentó en el capítulo anterior para el análisis morfológico de la larva de Toryminae, se considera que los caracteres diagnósticos encontrados en estas especies seleccionadas, y también incluidas, pueden ser aplicados por extensión a sus respectivas familias dentro de la comunidad de parasitoides de agallas de Cynipidae.

- 1
 - a. Antena situada en posición relativamente alta en la cabeza (en vista anterior); relación entre las distancias antenas-margen anterior del clípeo y antenas-margen del vertex >1.3 (fig. III.5A, B)
 - b. Margen superior del vértex recto e inciso medialmente (fig. III.5A, B).
 - c. Sedas de la cabeza muy cortas e indistintas; vértex glabro (fig. III.5A, B).
 - d. Cuerpo casi glabro (en vista lateral), practicamente sin ninguna seda visible **2**

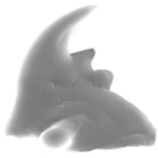
 - aa. Antena situada en posición relativamente baja en la cabeza (en vista anterior); relación entre las distancias antenas-margen anterior del clípeo y antenas-margen del vertex <1.3 (figs. III.5C; III.12A, III.14E).
 - bb. Margen superior del vértex generalmente convexo ó concavo; si es recto, entonces no aparece inciso medialmente (figs. III.5C; III.12A, D; III.14E).
 - cc. Quetotaxia cefálica siempre con 5-7 pares de sedas claramente visibles; al menos un par de sedas siempre presente en el vértex (figs. III.5C; III.12F; III.14E).
 - dd. Cuerpo en vista lateral con numerosas filas de sedas, que a pesar de ser cortas en algún caso, siempre aparecen claramente visibles (fig. III.9A) **3**

- 2 (1)
 - a. Cabeza transversa; >1,5 veces más ancha que larga (fig. III.5A)
 - b. Área antenal indistinta (fig. III.5A).
 - c. Cuerpo, en vista ventral, relativamente corto y ancho **Dichatomus acerinus (EULOPHIDAE)**

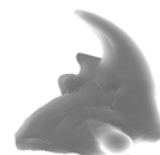
 - aa. Cabeza redondeada, casi tan ancha como larga (fig. III.5B)
 - bb. Área antenal indistinta (fig. III.5B).
 - cc. Cuerpo, en vista ventral, relativamente largo y estrecho



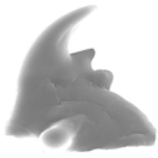
- al menos presentes en los segmentos torácicos; sedas mucho más cortas que la longitud de un segmento corporal excepto en los segmentos torácicos, donde son más largas pero no sobrepasan en exceso la longitud de un segmento (figs. III.6A, B, C, D, E, F, G, H; III.7A, B, C, D, E; III.9A, B, C, D, E, F, G, H; III.10A, B, C, D, E; III.12A, B, C, D, E, F; III.13A, B, C, D, E, F; III.14A).
- bb.** Maxilas escasamente diferenciadas del labio; si aparecen claramente diferenciadas, entonces tan sólo sobresalen ligeramente del plano labial; palpos maxilares conspicuos (figs. III.15A, B, C, D, E, F, G, H, I, J; III.16A, B, C).
- cc.** Forma del primer diente mandibular muy variable (fig. III.17A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N).
- dd.** Divisiones de la pieza medial del labro variables; rara vez con siete lóbulos apreciables, en cuyo caso aparecen con morfología irregular, nunca iguales (figs. III.15A, B, C, D, E, F, G, H, I, J; III.16A, B, C).....
**Eurytoma (12)**
- 7 (6) **a.** Sedas antero-mediales del vértex situadas a media distancia entre el margen anterior del vértex y las antenas (fig. III.14F).
b. Lóbulo medial del labro regularmente convexo en el ápice, mucho más ancho que los lóbulos laterales (fig. III.16H).
c. Sedas labrales más largas que las clipeales (fig. III.16H) ... **S. submutica**
- aa.** Sedas antero-mediales del vértex situadas en posición relativamente alta en la parte superior de la cara, mucho más cerca del margen anterior del vértex que de las antenas (fig. III.14B, C, D, E).
bb. Lóbulo medial del labro irregularmente romo en el ápice, y casi tan ancho como los lóbulos laterales (figs. III.16D, E, F, G, H).
cc. Sedas labrales tan largas como las sedas clipeales (figs. III.16D, E, F, G, H)..... **8**
- 8 (7) **a.** Segmentos corporales más anchos aproximadamente hacia la mitad del cuerpo; larva fusiforme (figs. III.7F; III.8A) **9**
- aa.** Segmentos corporales de aproximadamente igual anchura a lo largo de todo el cuerpo; larva de forma subrectangular (fig. III.8B, C) **10**
- 9 (8) **a.** Margen ventral de los segmentos corporales recto en vista lateral (fig. III.10F).
b. Distancia entre las sedas antero-mediales del vértex 1,1 veces la distancia entre antenas (fig. III.14B).
c. Ápice del segundo diente más o menos aguzado (fig. III.17O)
 **S. biguttata**
- aa.** Margen ventral de los segmentos corporales claramente convexo en vista lateral (fig. III.11A).
bb. Distancia entre las sedas antero-mediales del vértex 1,5 veces la distancia entre antenas (fig. III.14C).
cc. Ápice del segundo diente romo o redondeado (fig. III.17P)... **S. binotata**
- 10 (8) **a.** Protuberancias antero-dorsales no sobresaliendo fuera del margen dorsal del cuerpo (fig. III.11B).
b. Margen ventral del clipeo distinto (fig. III.16F).



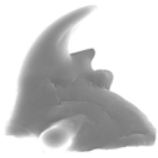
- c. Ápice del segundo diente más o menos romo o redondeado (fig. III.17Q).
..... **S. flavicollis**
- aa.** Protuberancias antero-dorsales sobresaliendo claramente fuera del margen dorsal del cuerpo (fig. III.11C).
bb. Margen ventral del clípeo indistinto (fig. III.16G).
cc. Ápice del segundo diente más o menos aguzado (fig. III.17R) .. **S. mayri**
- 11 (6) **a.** Margen externo del diente mandibular prácticamente recto; punta no recurvada (fig. III.17L, M).
b. Margen interno de la mandíbula desde la base del segundo diente (vista anterior) formando una pequeña proyección que se sitúa cercana a la base del segundo diente (fig. III.17M) **E. strigifrons**
- aa.** Margen externo del diente mandibular principal fuertemente convexo; ápice moderada o fuertemente recurvado (fig. III.17A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, N).
bb. Margen interno de la mandíbula desde la base del segundo diente (vista anterior) sin proyecciones de pequeño tamaño; en caso de estar presente alguna, entonces ésta se sitúa relativamente lejos de la base del segundo diente (figs. III.17A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, N) **12**
- 12 (11) **a.** Sedas antero-mediales del área antenal situadas claramente por debajo de las antenas (figs. III.12E, F; III.13B).
b. Sedas dorso-labiales habitualmente más largas que las clipeales (fig. III.15E, F, H).
c. Margen ventral del clípeo distinto (fig. III.15E, F, H) **13**
- aa.** Sedas antero-mediales del área antenal al mismo nivel o ligeramente por encima o debajo de las antenas (figs. III.12A, B, C, D; III.13A, C, D, E, F; III.14A).
bb. Sedas dorso-labiales habitualmente tan largas como las clipeales (figs. III.15A, B, C, D, G, I, J; III.16A, C).
cc. Margen ventral del clípeo indistinto, excepto en *E. sp.* cercana a *jaceae* (figs. III.15A, B, C, D, G, I, J; III.16A, C) **15**
- 13 (12) **a.** Diente principal de la mandíbula relativamente corto y ancho; segundo diente con el ápice recurvado moderadamente hacia adentro (fig. III.17H); mandíbula expuesta, con el diente apical casi completamente visible.
b. Sedas antero-mediales del vértex situadas relativamente altas en la región superior de la cara, mucho más cerca del margen anterior del vértex que de la antena (fig. III.13B).
c. Divisiones de la pieza medial de labro profundas, prácticamente alcanzando el nivel de las sedas labrales; con presencia de cinco lóbulos grandes y dos faldones laterales claramente diferenciados (fig. III.15H).
d. Palpos maxilares inconspicuos (fig. III.15H) **E. rosae**
- aa.** Diente principal de la mandíbula relativamente largo y estrecho; segundo diente con el ápice estrecho (fig. III.17E) o fuertemente recurvado hacia adentro (fig. III.17F); mandíbula expuesta solo parcialmente, sólo el ápice del diente apical visible (fig. III.15E, F).
bb. Sedas antero-mediales del vértex situadas más o menos a media distancia entre el margen anterior del vértex y las antenas (fig. III.12E, F).



- cc. Divisiones de la pieza medial de labro reducidas a la parte apical del labro; presentando cinco lóbulos escasamente diferenciados (fig. III.15E, F).
- dd. Palpos maxilares conspicuos (fig. III.15E, F) **14**
- 14 (13) a. Ápice del segundo diente de la mandíbula recto, dirigido hacia arriba en la misma dirección que el primer diente; margen interno de la mandíbula, desde la base del segundo diente (vista anterior) formando dos pequeñas proyecciones cercanas a la base del diente, de tal modo que la mandíbula aparenta tener cuatro dientes (fig. III.17E).
- b. Protuberancias antero-dorsales (vista lateral) sobresaliendo claramente del margen dorsal del cuerpo (fig. III.9E) ***E. mayri***
- aa. Ápice del segundo diente de la mandíbula fuertemente recurvado hacia el interior; margen interno de las mandíbulas desde la base del segundo diente (vista anterior) recto y no interrumpido (fig. III.17F).
- bb. Protuberancias antero-dorsales (vista lateral) sin sobresalir del margen dorsal del cuerpo (fig. III.9F) ***E. pediaspisi***
- 15 (12) a. Margen interno de las mandíbulas, desde la base del segundo diente (vista anterior), formando una serie de pequeñas proyecciones situadas relativamente lejos de la base del segundo diente (fig. III.17I).
- b. Distancia entre las sedas antero-mediales del vértex igual a 1,4 veces la distancia entre antenas (fig. III.13C).
- c. Sedas antero-mediales del vértex situadas aproximadamente a media distancia entre el margen anterior del vértex y las antenas (fig. III.13C). ***E. rufipes***
- aa. Margen interno de las mandíbulas desde la base del segundo diente (vista anterior) sin ninguna pequeña proyección (fig. III.17A, B, C, D, G, J, K, N).
- bb. Distancia entre las sedas antero-mediales del vértex <1,2 veces la distancia entre antenas (figs. III.12A, B, C, D; III.13A, D, E; III.14A).
- cc. Sedas antero-mediales del vértex situadas relativamente altas, mucho más cerca del margen anterior del vértex que de las antenas (figs. III.12A, B, C, D; III.13A, D, E; III.14A)..... **16**
- 16 (15) a. Sedas dorso-labiales de mayor longitud que las sedas clipeales (fig. III.16A).
- b. Margen ventral del clipeo distinto (fig. III.16A).
- c. Palpos maxilares inconspicuos (fig. III.16A)..... ***E. sp. cercana a jaceae (ex I. luteipes)***
- aa. Sedas dorso-labiales generalmente tan largas como las sedas clipeales (excepto en *E. timaspidis*) (figs. III.15A, B, C, D, G, J; III.16C)
- bb. Margen ventral del clipeo indistinto (figs. III.15A, B, C, D, G, J; III.16C)
- cc. Palpos maxilares conspicuos (figs. III.15A, B, C, D, G, J; III.16C)..... **17**
- 17 (16) a. Divisiones de la pieza medial del labro relativamente débiles, y generalmente limitadas al margen apical del mismo; pieza medial con cinco lóbulos no bien diferenciados (fig. III.15B, D, G, J).
- b. Ambas mandíbulas siempre con dos dientes (fig. III.17B, D, G, J).



- c.** Mandíbulas expuestas en parte, con tan sólo la punta visible (excepto en *E. sp.* cercana a *aspila*) (fig. III.15B, D, G); maxilas inconspicuas, y no bien diferenciadas del labro (fig. III.15B, D, G, J).
- d.** Distancia entre las sedas antero-mediales del vértex aproximadamente igual a la que separa ambas antenas (excepto en *E. sp.* cercana a *aspila*) (fig. III.12B, C, D) **19**
- aa.** Divisiones de la pieza medial del labro relativamente profundas, casi alcanzando el nivel de las sedas labrales; pieza medial con cinco lóbulos irregulares y diferenciados (figs. III.15A, C; III.16C).
- bb.** Mandíbula derecha con tres dientes; mandíbula izquierda con dos o tres dientes (fig. III.17A, C, N).
- cc.** Mandíbula claramente expuesta; ápice del diente casi completamente visible (figs. III.15A, C; III.16C); maxilas conspicuas, bien diferenciadas del labio (figs. III.15A, C; III.16C).
- dd.** Distancia entre ambas sedas antero-mediales del vértex menor que la distancia entre antenas (figs. III.12A, C; III.14A).....**21**
- 18 (17) **a.** Margen interno de la mandíbula desde la base del segundo diente (vista anterior) fuertemente convexo (fig. III.17D).
- b.** Margen superior del vértex recto (fig. III.12D)***E. infracta***
- aa.** Margen interno de la mandíbula desde la base del segundo diente (vista anterior) recto o con otra forma (figs. III.17B, G, J).
- bb.** Margen superior del vértex cóncavo (figs. III.12B; III.13A, III.13D) **19**
- 19 (18) **a.** Segundo diente de la mandíbula relativamente largo; 0,42 veces la longitud del primero (fig. III.17J).
- b.** Sedas antero-mediales del vértex situadas relativamente altas en la región superior de la cara, y mucho más cercanas al margen anterior del vértex que a las antenas; distancia entre ambas sedas antero-mediales del vértex mayor que la distancia entre antenas (fig. III.13D).....
..... ***E. sp. cercana a aspila (ex A. subterminalis)***
- aa.** Segundo diente de la mandíbula relativamente corto; 0,14-0,22 veces la longitud del primero (fig. III.17B, G).
- bb.** Sedas antero-mediales del vértex localizadas más o menos a media distancia entre el margen superior del vértex y las antenas; distancia entre las sedas antero-mediales del vértex aproximadamente igual a la distancia entre antenas (figs. III.12B, III.13A).....**20**
- 20 (19) **a.** Cuerpo relativamente corto y ancho, 1,4 veces más largo que ancho (fig. III.6G).
- b.** Segundo diente de la mandíbula 0,22 veces tan largo como el primero (fig. III.17G) ***E. robusta***
- aa.** Cuerpo relativamente más largo y estrecho, 1,9 veces más largo que ancho (fig. III.6B).
- bb.** Segundo diente de la mandíbula 0,14 veces tan largo como el primero (fig. III.17B)***E. bruniventris***
- 21 (17) **a.** Mandíbulas derecha e izquierda con tres dientes (fig. III.17A).... ***E. aspila***

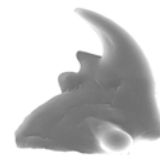


Cabeza en vista anterior (figs. III.12A, B, C, D, E, F; III.13A, B, C, D, E, F; III.14A) más o menos hemisférica o trapezoidal, con las piezas bucales protuberantes; cabeza aproximadamente 1,1-1,3 veces más ancha que larga, con el margen anterior del vértex casi cóncavo en la mayoría de la especies y su área medial no incisa. Cabeza con patrón básico de quetotaxia característico de la larva de Chalcidoidea, formado por no más de 5-7 pares de sedas claramente visibles. Vértex con un par (*vam*) de sedas cortas y erectas, cuya separación varía de acuerdo con las especies; sedas antero-mediales del área antenal situadas mayoritariamente al mismo nivel o ligeramente por encima/debajo de la posición de las antenas, con una longitud intermedia (relación 0,2-0,5 veces la distancia entre antenas) en la mayoría de las especies, aunque variable; las sedas antero-mediales del vértex están generalmente situadas en posición relativamente alta en la parte superior de la cara, generalmente mucho más cercanas al margen anterior del vértex que a las antenas; la posición concreta es un carácter variable entre especies. Área antenal indistinta; antenas de tamaño variable y situadas más o menos hacia la mitad de la cabeza; un par de sedas clipeales presentes, situadas lateralmente por encima del nivel del margen ventral del clipeo; par de sedas dorsal-labrales presentes, situadas por encima del labro justo a nivel del margen ventral del clipeo, y generalmente tan largas como las sedas clipeales. Margen ventral del clipeo recto y más o menos marcado en función de la especie.

Piezas bucales (figs. III.15A, B, C, D, E, F, G, H, I, J; III.16A, B, C) con un labro subrectangular y dividido en dos lóbulos o faldones laterales y una pieza medial, que está a su vez dividida en cinco lóbulos más o menos diferenciados; dependiendo de las especies, las subdivisiones de la pieza medial de labro son más o menos profundas limitadas a la parte apical del labro o alcanzando el nivel de las sedas labrales. Maxilas diferenciadas o no respecto el labio pero tan sólo ligeramente protuberantes en caso de estar marcadas; palpos maxilares algunas veces fácilmente apreciables; palpos labiales visibles o no, algunas veces conspicuos.

Mandíbulas (figs. III.17A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N) con el ápice del diente apical normalmente visible o expuesto en parte; siempre con más de un diente en ambas mandíbulas siendo la forma del primero variable en función de las distintas especies, desde relativamente corto y ancho hasta largo y fino; diente secundario generalmente más pequeño y corto que el primero, con su ápice agudo o romo.

Monofilia y diagnosis general: Con cerca de 699 especies descritas, *Eurytoma* es el género más amplio dentro de Eurytomidae (Noyes, 2003). Dicho género es relativamente complejo y es por ello que aún hoy presenta numerosos problemas taxonómicos y filogenéticos (Zerova, 1988; Chen *et al.*, 2004). La falta de una clasificación filogenética útil y válida para las especies de *Eurytoma* se asocia a la incertidumbre sobre los límites genéricos de *Eurytoma*, *Bruchophagus* y otros géneros próximos. Durante mucho tiempo las claves de identificación del género



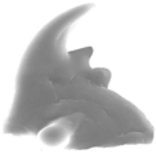
han utilizado premisas artificiales, como por ejemplo en la propuesta por Burks (1971). Por el momento en base a la información disponible el género parece ser monofilético (Chen *et al.*, 2004; Ghajarieh *et al.*, 2006).

Como se comentó con anterioridad, las especies de *Eurytoma* se han agrupado tradicionalmente en base a los caracteres de morfología del adulto. Zerova (1995) dividió el género *Eurytoma* en 14 grupos de especies. Nos referimos en el presente trabajo a aquellos de especial interés para las especies estudiadas. En el presente trabajo se estudiaron larvas de especies pertenecientes a tres de dichos grupos: –grupos *cynipsea*, *robusta* y *rosae*. Un patrón general mostrado en algunos grupos de *Eurytoma* es la presencia de especies gemelas que son muy similares en lo que se refiere a morfología adulta pero que presentan ciertas diferencias a nivel larvario o biológico (Claridge & Askew, 1960). Las diferencias entre las distintas especies de *Eurytoma* desde un punto de vista de la morfología larval se exponen y discuten en apartados posteriores.

La larva de las especies de *Eurytoma* difiere de la larva de *Sycophila*, la cual comparte un hábitat similar, por la quetotaxia de la cabeza y torax, en la que aparecen sedas conspicuas. Existen tan sólo tres filas de sedas en los segmentos corporales, mayoritariamente en los segmentos torácicos (filas dorsal, lateral y ventral). Las mandíbulas, generalmente son más largas y robustas, y están siempre expuestas, con al menos el ápice visible.

Las subdivisiones de la pieza medial del labro no son generalmente tan profundas en las especies de *Eurytoma* como en las de *Sycophila*, y en el caso de que lo sean, los lóbulos resultantes no son regularmente iguales en tamaño como ocurre en las especies de *Sycophila*.

Biología: Las especies de *Eurytoma* son predominantemente endofíticas, bien como fitófagos o bien como parasitoides de insectos fitófagos. Las especies incluidas en el presente estudio son todas ectoparasitoides de agallas de cinípidos sobre plantas herbáceas, arbustos y árboles de las familias botánicas Lamiaceae, Asteraceae, Rosaceae, Sapindaceae y Fagaceae. Prácticamente la



totalidad de las especies se alimenta también, en mayor o menor medida, del tejido vegetal de la agalla hacia el final de su estadios larvales.

Eurytoma aspila (Walker, 1836).

Diagnosis: n=39; longitud del cuerpo 1,5 mm (rango 1-2,2); anchura corporal 0,8 mm (0,47-1,0) (figs. III.6A; III.9A; III.21A); cuerpo alargado, fusiforme, estrechándose ligeramente desde el medio hacia la parte anterior y posterior; relación entre la longitud y anchura del cuerpo medidos a nivel del tercer segmento abdominal =2,02; margen ventral de los segmentos corporales 4-8, en vista lateral, claramente convexo. Protuberancias anterodorsales presentes del segundo al quinto segmento, sobresaliendo claramente sobre el margen dorsal del cuerpo (fig. III.9A).

Sedas antero-mediales del vértex situadas en posición relativamente alta en la parte superior de la cara y cercanas al margen del mismo; relación entre la distancia entre las sedas antero-mediales del vértex, y la distancia entre antenas = 0,47; sedas antero-mediales del área antenal al mismo nivel que las antenas; relación entre la longitud de estas sedas y la distancia de separación entre antenas = 0,41 (fig. III.12A); sedas clipeales y dorso-labiales de igual longitud; margen ventral del clipeo indistinto, sin ninguna sutura apreciable; divisiones de la pieza medial del labro profundas y prácticamente alcanzando el nivel de las sedas labrales; labro con dos lóbulos laterales cortos y cinco lóbulos mediales; palpos maxilares conspicuos (fig. III.15A).

Mandíbulas simétricas y bien desarrolladas, con el ápice visible (fig. III.15A); ambas mandíbulas con tres dientes, uno más largo y otros dos más cortos; relación entre la longitud y la anchura del primer diente medida en su base = 1,61; primer diente corto y ancho con el margen externo fuertemente convexo y el ápice mandibular moderadamente recurvado; Ápice del segundo diente de forma variable en función del hospedador, apuntando en la misma dirección que el diente principal (fig. III.17A).

Reconocimiento: La larva de *E. aspila* se puede separar perfectamente de otras del género estudiadas aquí por tener tres dientes en la mandíbula (fig. 17A).

Biología: *Eurytoma aspila* es un ectoparasitoide polífago asociado con especies de Aylacini inductoras de agallas sobre plantas herbáceas. Se obtiene generalmente de agallas de especies de *Aulacidea* y *Phanacis* sobre diferentes especies de Asteraceae. Las larvas terminales totalmente desarrolladas generalmente pasan el invierno en el interior de las cámaras larvales (fig. III.21B), y los adultos emergen en la primavera siguiente, sincronizando su emergencia



con la oviposición de las hembras sobre los tallos y posterior desarrollo de nuevas agallas.

Eurytoma sp. cercana a aspila.

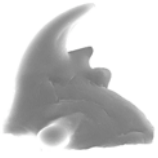
Diagnosis: n=17; longitud del cuerpo 1,74 mm (rango 1-2,3); anchura del cuerpo 0,8 mm (0,5-1,2) (figs. III.7B; III.10B); cuerpo con su anchura máxima a nivel de los segmentos 1-3; segmentos corporales relativamente cortos y anchos, siendo 1,63 veces más largos que anchos; margen ventral de los segmentos corporales claramente convexo; protuberancias anterodorsales presentes desde el segundo al octavo segmento abdominal y claramente sobresaliendo más allá del margen superior del cuerpo (fig. III.10B).

Sedas antero-mediales del área antenal situadas ligeramente por encima de las antenas, siendo la relación entre la longitud de dichas sedas y la distancia que separa las antenas de 0,59; distancia relativa entre las sedas antero-mediales del vértex más corta (0,51) que la distancia de separación entre antenas, estando situadas estas sedas relativamente altas en la región superior de la cara (fig. III.13D); sedas clipeales y dorso-labiales de la misma longitud; margen ventral del clipeo indistinto; labro con las divisiones poco profundas y limitadas a la parte apical del labro formando cinco lóbulos escasamente diferenciados; palpos maxilares conspicuos (fig. III.15J).

Mandíbulas con dos dientes, la derecha pareciendo tener un tercero, pero en ningún caso tan desarrollado como el caso de *E. aspila*; mandíbulas expuestas en parte, con al menos el ápice visible (figs. III.15J; III.22D); relación entre la longitud y anchura del primer diente medido en su base aproximadamente 1,96; margen externo del primer diente fuertemente convexo con el ápice moderadamente recurvado; ápice del segundo diente recurvado, dirigido hacia arriba en la misma dirección que el primero y más o menos aguzado; margen interno de la mandíbula, desde la base del segundo diente, más o menos recto, no interrumpido (fig. III.17J).

Reconocimiento: Los adultos de la presente especie son cercanos a *E. aspila* pero no pueden ser asignados a dicha especie. De acuerdo con Askew (“com. pers.”) podría representar una especie aún sin describir, siendo recogida como tal en un catálogo de especies de reciente publicación, que aparece recogido en el capítulo seis de la presente tesis (Askew *et al.*, 2006a). Sin embargo las larvas de ambas especies son bastante diferentes y se diferencian perfectamente por la mandíbula derecha bidentada.

Biología: Hasta la fecha, la presente especie se ha obtenido como ectoparásitoide primario tan sólo de agallas de *Aulacidea subterminalis* Niblett,



1946, sobre estolones de *Hieracium pilosella* L. (Asteraceae). Parece ser una especie monófaga. La larva terminal completamente desarrollada de esta especie generalmente pasa el invierno en agallas viejas de *A. subterminallis* (fig. III.22C); los adultos emergen en primavera en sincronía con el desarrollo de las nuevas agallas hospedadoras.

Eurytoma brunniventris Ratzeburg, 1852.

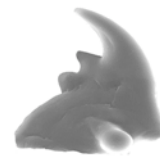
Diagnosis: n=15; longitud del cuerpo 1,87 mm (rango 1,3-2,7); anchura corporal 1,04 mm (rango 0,5-1,6) (fig. III.6B; III.9B; 21D); cuerpo en forma de barril o fusiforme, estrechándose hacia las regiones anterior y posterior, siendo 1,9 veces más largo que ancho; segmentos corporales más anchos hacia la mitad del cuerpo; protuberancias anterodorsales situadas desde el segundo al octavo segmento abdominal y claramente sobresaliendo por encima del margen dorsal del cuerpo (fig. III.9B).

Sedas antero-mediales del área antenal con una longitud 0,45 veces la distancia de separación entre antenas y situadas al mismo nivel que las antenas; distancia de separación entre las sedas antero-mediales del vértex 1,13 veces la separación entre antenas; sedas del vértex situadas relativamente altas en la región superior de la cara y mucho más cercanas al margen anterior del vértex que a las antenas (fig. III.12B); sedas clipeales y dorso-labiales de igual longitud; margen ventral del clipeo indistinto y sin ninguna sutura visible; labro con divisiones poco profundas y limitadas a la parte apical del mismo; palpos maxilares conspicuos (fig. III.15B).

Mandíbulas invisibles, cubiertas por el labro (fig. III.15B) y con dos dientes en ambas (fig. III.21G); primer diente de la mandíbula dos veces más largo que ancho; margen externo del primer diente mandibular fuertemente convexo; ápice moderadamente recurvado. Ápice del segundo diente más o menos agudo y recto, dirigido hacia arriba en la misma dirección que el primer diente. Margen interno de la mandíbula desde la base del segundo diente más o menos recto y no interrumpido (fig. III.17B).

Reconocimiento: La larva de *E. brunniventris* es bastante similar a la de *E. robusta*. Sin embargo la morfología corporal y el tamaño relativo del segundo diente mandibular permite la separación de ambas especies. *Eurytoma brunniventris* es la especie más común del género, de entre las asociadas con agallas de cinípidos.

Biología: Se trata de una especie ectoparásitoide asociada con más de 75 especies diferentes de agallas de cinípidos sobre *Quercus* en la región paleártica.



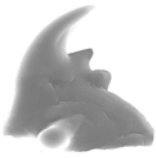
Los datos publicados hasta la fecha (Ács *et al.*, 2002) así como otros datos moleculares sin publicar del equipo de trabajo en el cual se ha desarrollado esta tesis, muestran que *E. bruniventris* es en realidad un complejo de numerosas especies gemelas. El ciclo de vida es multivoltino y sus larvas atacan a las de los cinípidos hospedadores, tanto gallícola como inquilino (Askew, 1961a, 1975b, 1984; Schönrogge *et al.*, 1995, 1996a, b) (fig. III.21C). La larva terminal completamente desarrollada pasa el invierno dentro de la agallas y los adultos emergen en sincronía con el desarrollo de las agallas hospedadoras (Schönrogge *et al.*, 1996; figs. III.21E). En la medida en que esta especie normalmente suplementa su dieta alimentándose también sobre el tejido de la agalla, los restos del consumo de dicho tejido normalmente aparecen en las celdas larvales que contienen larvas de *E. bruniventris* (fig. III.21F); esta especie es la única especie polífaga de calcidoideo asociada a agallas de cinípidos en la que se sabe existe fitofagia facultativa.

***Eurytoma cynipsea* Boheman, 1836.**

Diagnosis: n=19; longitud del cuerpo 1,6 mm (rango 1-2,3); anchura corporal 0,9 mm (rango 0,4-1,5) (figs. III.6C; III.9C); cuerpo fusiforme, 1,7 veces más largo que ancho; margen ventral de los segmentos corporales claramente convexo; protuberancias anterodorsales prominentes y situadas desde el segundo al séptimo segmento corporal (fig. III.9C).

Sedas antero-mediales del área antenal situadas al mismo nivel de las antenas; relación entre la longitud de las sedas antero-mediales del área antenal y la separación entre antenas aproximadamente de 0,55; distancia entre las sedas antero-mediales del vértex más corta que la distancia entre antenas; antenas situadas en posición relativamente alta en la región superior de la cara (fig. III.12C); sedas clipeales y dorso-labiales iguales en longitud; margen ventral del clipeo indistinto; labro con divisiones profundas formando un par de flecos laterales y cinco lóbulos perfectamente diferenciados; palpos maxilares conspicuos (fig. III.15C).

Ambas mandíbulas con dos dientes siendo el diente apical claramente visible (fig. III.15C); relación entre la longitud y la anchura del primer diente cercana a 2, aunque varía en función del hospedador; margen externo del primer diente fuertemente convexo, con la punta moderadamente curvada; ápice del segundo diente de morfología variable en función del hospedador, pudiendo ser desde aguzado hasta romo, pero siempre recto y dirigido hacia arriba en la misma dirección que el primero (fig. III.17C).



Reconocimiento: Como *E. aspila*, la especie *E. cynipsea* pertenece al grupo de especies *cynipsea* (Zerova, 1993); presentando su larva una apariencia similar, con un par de mandíbulas grandes y expuestas. Sin embargo, la mandíbula de *E. cynipsea* presenta tan sólo dos dientes.

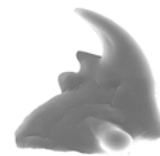
Biología: *Eurytoma cynipsea* es también una especie ectoparasitoide polífaga, obtenido de agallas de diferentes especies de Aylacini (Cynipidae) en varias especies de plantas de las familia Asteraceae. Las larvas terminales y completamente desarrolladas consumen tejido vegetal de la agalla, e incrementan ligeramente por tanto el tamaño de la cámara larval (fig. III.21H, I). Las larvas por lo general pasan el invierno en el interior de las cámaras y los adultos emergen el año siguiente cuando las nuevas agallas están disponibles de nuevo sobre las plantas.

Eurytoma infracta Mayr, 1904.

Diagnosis: n=14; longitud del cuerpo 1,67 mm (rango 1,3-2,0); anchura corporal 0,73 mm (rango 0,7-0,8) (figs. III.6D; III.9D); cuerpo más o menos fusiforme, cerca de dos veces más largo que ancho; margen ventral de los segmentos corporales claramente convexo; protuberancias anterodorsales presentes desde los segmentos segundo al sexto, en ningún caso sobresaliendo más allá del margen dorsal del cuerpo (fig. III.9D).

Cabeza con el margen del vértex recto; sedas antero-mediales del área antenal situadas al mismo nivel que las antenas; sedas antero-mediales con una longitud 0,38 veces la distancia entre antenas; sedas antero-mediales del vértex separadas 1,1 veces la distancia entre antenas y situadas relativamente altas en la región superior de la cara (fig. III.12D); sedas clipeales y dorso-labiales de igual longitud; margen ventral del clipeo indistinto; labro con divisiones poco profundas restringidas a su parte apical; lóbulos escasamente diferenciados; palpos maxilares conspicuos (fig. III.15D).

Mandíbulas con dos dientes y expuestas parcialmente, siendo la punta visible (fig. III.15D); primer diente relativamente largo y delgado; relación entre la longitud y la anchura medida en su base = 2,38; margen del primer diente fuertemente convexo, con la punta moderadamente recurvada; ápice del segundo diente recto y más o menos agudo, apuntando hacia arriba en la misma dirección que el primero; margen interno de la mandíbula desde la base del segundo diente fuertemente convexo (fig. III.17D).



Reconocimiento: La larva de la presente especie se puede separar bien de las del resto del género por el margen superior del vértex recto y la forma del margen interno basal del segundo diente de la mandíbula.

Biología: Ectoparasitoide primario oligófago, obtenido de agallas de cinípidos sobre frutos de diferentes especies de *Salvia* (Lamiaceae) y *Papaver* (Askew *et al.*, 2006a). Su ciclo vital es univoltino. La larva terminal completamente desarrollada generalmente pasa el invierno en el interior de las agallas y los adultos emergen en verano cuando las nuevas agallas se están desarrollando.

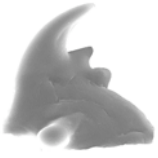
Eurytoma sp. cercana a *jaceae*.

Diagnosis: (n=3); longitud del cuerpo 1,5 mm; anchura corporal 0,65 mm (rango 0,6-0,7) (figs. III.7C; III.10C); cuerpo 2,57 veces más largo que ancho; margen ventral de los segmentos corporales recto; protuberancias anterodorsales presentes desde el segundo al séptimo segmento, sobresaliendo más allá del margen dorsal de los segmentos corporales (fig. III.10C).

Sedas antero-mediales del área antenal situadas ligeramente por debajo de la antena, las cuales son en longitud 0,66 veces la distancia entre antenas; sedas antero-mediales del vértex con una longitud de 1,02 veces la distancia entre antenas y situadas relativamente altas en la parte superior de la cara, mucho más cerca del margen anterior del vértex que de las antenas (fig. III.13E); sedas dorso-labiales más largas que las clipeales; margen ventral del clipeo con una sutura distinta; labro con divisiones profundas alcanzando el nivel de las sedas labiales; lóbulos claramente diferenciados; palpos maxilares inconspicuos (fig. III.16A).

Mandíbulas expuestas en parte; con dos dientes, siendo la punta del diente principal visible (fig. III.16A); relación entre la longitud y la anchura del diente principal medido en su base =1,67; margen externo del diente principal fuertemente convexo, con el ápice moderadamente recurvado; ápice del segundo diente recto, más o menos agudo y dirigido hacia arriba en la misma dirección que el primero; margen interno de la mandíbula más o menos recto con el margen entero y no interrumpido (fig. III.17K).

Reconocimiento: La identificación de los ejemplares de esta especie como *E. jaceae* es dudosa, y podría representar una especie sin describir. Los ejemplares adultos de esta especie y los típicamente pertenecientes a *E. jaceae* difieren en numerosos rasgos morfológicos (Askew, “com. pers.”).



Biología: Esta especie es conocida solamente como un ectoparasitoide primario monófago asociado a agallas crípticas de *Iraella luteipes* (Thomson, 1877) en tallos de *Papaver somniferum* (Papaveraceae). Se trata de una especie univoltina cuyas larvas terminales pasan el invierno en el interior de las agallas viejas, emergiendo los adultos en la primavera siguiente en sincronía con el desarrollo de las nuevas agallas.

Eurytoma mayri Ashmead, 1887.

Diagnosis: n=116; longitud del cuerpo 2,03 mm (rango 2,7-1); anchura corporal 0,73 mm (rango 0,5-1,5) (figs. III.6E; III.9E); cuerpo fusiforme, ligeramente más ancho hacia la mitad, estrechándose ligeramente hacia las regiones anterior y posterior y cerca de dos veces más largo que ancho; margen ventral de los segmentos corporales claramente convexo; protuberancias anterodorsales presentes desde el segundo al octavo segmento, sobresaliendo claramente del margen dorsal de los segmentos corporales (fig. III.9E).

Sedas antero-mediales del área antenal situadas por debajo de las antenas; las longitud de estas sedas es 0,22 veces la distancia de separación entre antenas; sedas antero-mediales del vértex 1,33 veces la distancia de separación entre antenas, situadas a mitad de camino entre el margen anterior del vértex y las antenas (fig. III.12E); sedas dorso-labrales más largas que las clipeales; margen ventral del clipeo indistinto; labro con divisiones poco profundas y restringidas a su parte apical; dos flecos laterales presentes y cinco lóbulos centrales escasamente definidos; palpos maxilares conspicuos (fig. III.15E).

Mandíbulas bidentadas con la punta del diente principal visible externamente (fig. III.15E), pero con el margen interno formando dos pequeñas proyecciones cercanas a la base del segundo diente, que le dan la apariencia de tener cuatro dientes; relación entre la longitud y la anchura del primer diente medida en su base =2; margen externo del primer diente fuertemente convexo, con la punta moderadamente recurvada; ápice del segundo diente recto y más o menos agudo, dirigido hacia arriba en la misma dirección del primero (fig. III.17E).

Reconocimiento: La larva de esta especie se separa fácilmente de la larva de otras especies asociadas con agallas de cinípidos por la peculiar morfología de sus mandíbulas, las cuales presentan dos proyecciones de pequeño tamaño cerca de la base del segundo diente dando a la mandíbula el aspecto de poseer cuatro dientes.



Biología: *Eurytoma mayri* es un ectoparasitoide primario monófago de la especie *Diastrophus rubi* (Bouché, 1834) sobre diferentes especies de *Rubus* (Rosaceae). Las larvas desarrolladas generalmente pasan el invierno en el interior de las agallas viejas y los adultos emergen en primavera cuando las nuevas agallas de *Diastrophus* se desarrollan sobre las ramitas de *Rubus*.

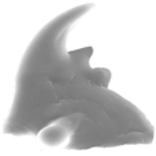
Eurytoma pediaspisi Pujade i Villar, 1994.

Diagnosis: n=2; longitud del cuerpo 1,37 mm (rango 1,1-1,7); anchura corporal 0,63 mm (rango 0,6-0,67) (figs. III.6F; III.9F); cuerpo relativamente corto y ancho, estrechándose posteriormente, 1,75 veces más largo que ancho; margen ventral de los segmentos corporales convexo; protuberancias anterodorsales presentes desde el segundo al sexto segmento corporal, en ningún caso sobresaliendo del margen dorsal de los segmentos corporales (fig. III.9F).

Sedas antero-mediales del área antenal situadas por debajo de las antenas; la longitud de dichas sedas es 0,33 veces la distancia que separa las antenas; sedas antero-mediales del vértex separadas 1,07 veces la distancia entre antenas, y situadas más o menos a mitad de camino entre el margen anterior del vértex y las antenas (fig. III.12F); sedas dorso-labiales más largas que las clipeales; margen ventral del clipeo con una sutura distinta; labro con divisiones poco profundas limitadas a su parte apical; lóbulos en el labro escasamente definidos; palpos maxilares conspicuos (fig. III.15F).

Mandíbulas bidentadas y expuestas en parte, con la punta del diente principal visible (fig. III.15F); relación entre la longitud y la anchura del primer diente medida en su base =1,82; margen externo del primer diente fuertemente convexo, con la punta moderadamente recurvada; ápice del segundo diente fuertemente recurvado hacia dentro y más o menos agudo; margen interno de la mandíbula desde la base del segundo diente más o menos recto, con el margen no interrumpido (fig. III.17F).

Reconocimiento: La larva de *E. pediaspisi* es muy similar a la de *E. mayri* en el patrón de quetotaxia cefálica. Sin embargo la forma tan característica del segundo diente mandibular de *E. pediaspisi* permite una fácil separación de ambas especies. En este último aspecto la larva de *E. pediaspisi* recuerda a la de *E. rosae*, si bien en esta última (fig. III.17H) el segundo diente no se encuentra tan fuertemente recurvado como en la larva de *E. pediaspisi*.



Biología: Se trata de un ectoparasitoide primario y monófago exclusivo en agallas de la generación sexual de *Pediaspis aceris* (Gmelin, 1790) sobre diferentes especies de *Acer* (Sapindaceae).

Eurytoma robusta Mayr, 1878.

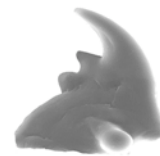
Diagnosis: (n=1); longitud del cuerpo 2 mm; anchura corporal 1,2 mm (figs. III.6G; III.9G); cuerpo corto y ancho, 1,38 veces más largo que ancho; margen ventral de los segmentos corporales convexo; protuberancias anterodorsales presentes desde el segundo al décimo segmento corporal y no sobresaliendo en ningún caso del margen dorsal de los segmentos corporales (fig. III.9G).

Sedas antero-mediales del área antenal situadas ligeramente por debajo de las antenas; longitud de dichas sedas 0,29 veces la distancia de separación entre antenas; sedas antero-mediales del vértex separadas 1,18 veces la distancia entre antenas y situadas relativamente altas en la región superior de la cara, más cercanas al margen anterior del vértex que a las antenas (fig. III.13A); sedas clipeales y dorso-labiales de igual longitud; margen ventral del clipeo indistinto; labro con divisiones escasamente profundas y limitadas a su parte apical; los cinco lóbulos mediales no están bien diferenciados; palpos maxilares conspicuos (fig. III.15G).

Mandíbulas con dos dientes, expuestas en parte, con la punta del diente principal visible (fig. III.15G); diente principal con una relación entre la distancia y la anchura medida en su base =2,08; margen externo del diente principal fuertemente convexo, siendo la punta de dicho diente moderadamente recurvada; ápice del segundo diente recto, dirigido hacia arriba en la misma dirección que el primero, y más o menos agudo; margen interno de la mandíbula, desde la base del segundo diente, más o menos recto y no interrumpido (fig. III.17G).

Reconocimiento: *Eurytoma robusta* es una de las escasas especies de euritómidos asociadas a comunidades de cinípidos cuyo último estadio larval ya ha sido descrito con anterioridad por Varley (1937). La diagnosis realizada en el presente apartado aporta datos adicionales sobre la citada descripción.

Biología: La presente especie ha sido citada como un ectoparasitodíe común de algunas especies de tefrítidos gallícolas en cabezuelas de *Centaurea* y tallos de *Cirsium* (Asteraceae). Por el momento no está claro si se trata también de un parasitodíe de agallas de la especie de cinípido *Isocolus scabiosae* (Giraud, 1859) forma *rogenhoferi* Wachtl, 1880, que comparte hábitat con las de tefrítidos en las cabezuelas de *Centaurea*. En el presente trabajo esta especie se ha obtenido de



cabezuelas de *Centaurea scabiosa* L (fig. 21J) que contenían ambas agallas, las del tefrítido y del cinípido. Varley (1937) describe *E. robusta* como especie parcialmente fitófaga tras el consumo de la larva hospedadora. Por otro lado, recientemente Johannesen & Seitz (2003) desarrollaron un estudio sobre la distribución de la larva de *Eurytoma robusta* en agallas del tefrítido gallícola *Urophora cardui* (Linnaeus, 1758).

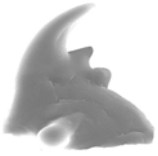
Eurytoma rosae Nees, 1834.

Diagnosis: n=78; longitud del cuerpo 2 mm (rango 1,3-3,5); anchura corporal 0,81 mm (rango 0,5-1,33) (figs. III.6H; III.9H; III.21L); cuerpo fusiforme, alargado, 2,92 veces más largo que ancho y estrechándose ligeramente hacia la región anterior, algo menos hacia la posterior; margen ventral de los segmentos corporales convexo; protuberancias anterodorsales presentes desde el segundo al último segmento corporal, sobresaliendo claramente del margen dorsal de los segmentos corporales (fig. III.9H).

Sedas antero-mediales del área antenal situadas claramente por debajo de las antenas; longitud de estas sedas 0,67 veces la distancia de separación entre antenas; separación de las sedas antero-mediales del vértex igual a la distancia entre antenas, estando estas situadas relativamente altas en la región superior de la cara, y más cercanas al margen anterior del vértex que a las propias antenas (fig. III.13B); sedas dorso-labrales más largas que las sedas clipeales; margen ventral del clipeo con una sutura distinta; labro con un par de flecos o lóbulos laterales cortos y con su parte medial profundamente dividida en cinco lóbulos irregulares pero claramente definidos; palpos maxilares inconspicuos (fig. III.15H).

Mandíbulas bidentadas, siendo el ápice del diente principal completamente visible (fig. III.16H); diente principal relativamente corto, con una relación entre la distancia y la anchura medida en su base =1,36; margen externo del diente principal fuertemente convexo, con la punta moderadamente recurvada; ápice del segundo diente moderadamente recurvado hacia el interior y más o menos agudo; margen interno de la mandíbula más o menos recto, con el margen no interrumpido (fig. III.17H).

Reconocimiento: La forma moderadamente recurvada hacia el interior del segundo diente mandibular de la larva de *E. rosae*, permite su perfecta separación de la larva de *E. bruniventris*, dos especies que según Claridge & Askew (1960) son indistinguibles en base a sus caracteres de morfología adulta.



Biología: La larva de esta especie ataca preferentemente celdillas de las especies de cinípidos inquilinos *Periclistus brandtii* (Ratzeburg, 1833) y *P. caninae* (Hartig, 1840) (Claridge & Askew, 1960), y los datos moleculares sin publicar aún, del equipo de trabajo en cuyo marco se ha elaborado esta tesis, confirman que la misma especie ataca inquilinos en agallas de cinípidos sobre *Quercus*. De acuerdo con Nordlander (1973) y Redfern & Askew (1992) la larva de *E. rosae* se alimenta de más de una larva de *Periclistus* abriéndose camino de una cámara a otra mediante la formación de galerías provocadas por consumo de materia vegetal. En sentido estricto, por tanto, debería ser calificada de depredador en lugar de parasitoide. En las colectas realizadas para la presente tesis en España, se encontró a *E. rosae* asociada predominantemente con agallas de *D. mayri* que contenían cámaras larvales de *P. brandtii* y con agallas de *D. nervosa* ocupadas por *P. caninae* (fig. III.21K). En ambos casos la larva madura del parasitoide se alimentó igualmente del tejido vegetal de la cámara de su hospedador, corroborado tanto por la presencia de restos de tejido vegetal adheridos a la superficie corporal de la larva como por un ensanchamiento notable de la cámara original (figs. III.21K; III.22A).

Eurytoma rufipes Walker, 1832.

Diagnosis: n=24; longitud del cuerpo 1,7 mm (rango 1,2-2,4); anchura corporal 0,9 mm (rango 0,3-1,3) (figs. III.7A; III.10A); cuerpo en forma de barril, 1,74 veces más largo que ancho; cuerpo más ancho a nivel de los segmentos 1-3, estrechándose posteriormente; margen ventral de los segmentos corporales convexo; protuberancias anterodorsales presentes del segundo segmento torácico al octavo abdominal, no sobresaliendo del margen dorsal de los segmentos corporales (fig. III.10A).

Sedas antero-mediales del área antenal situadas ligeramente por debajo de las antenas; longitud de dichas sedas igual a 0,2 veces la distancia de separación entre antenas; longitud de las sedas antero-mediales del vértex 1,4 veces la distancia de separación de las antenas; sedas antero-mediales del vértex situadas a media distancia entre el margen anterior del vértex y las antenas (fig. III.13C); sedas clipeales y dorso-labiales de igual longitud; margen ventral del clipeo con una sutura distinta; labro con divisiones escasamente profundas limitadas a su parte apical, mostrando un par de flecos laterales y cinco lóbulos escasamente diferenciados; palpos maxilares conspicuos (fig. III.15I).



Mandíbulas bidentadas, expuestas en parte, con la punta del diente principal visible externamente (fig. III.15I); relación entre la longitud y la anchura del diente principal medido en su base=1,93; margen externo del diente principal fuertemente convexo, con la punta moderadamente recurvada; ápice del segundo diente totalmente recto y más o menos agudo, dirigido hacia arriba en la misma dirección que el primer diente; margen interno de la mandíbula, formando una pequeña proyección relativamente separada de la base del segundo diente (fig. III.17I).

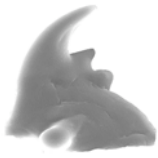
Reconocimiento: La larva de *E. rufipes* es similar a las larvas de *E. mayri* y *E. pediaspisi* en lo que se refiere a la posición en la cabeza de las sedas antero-mediales del vértex, y por las someras divisiones del labro. La especie difiere de otras larvas por poseer unas mandíbulas con numerosas proyecciones pequeñas situadas en el margen interno de la base del diente secundario.

Biología: Se trata de un ectoparasitoide asociado con agallas de *Xestophanes brevitarsis* (Thomson, 1877) y *X. potentillae* (Retzius, 1783), ambas sobre estolones de distintas especies de *Potentilla* (Rosaceae). Es una especie oligófaga de ciclo univoltino, que ataca preferentemente la larva del cinípido inductor (fig. III.22B). La larva terminal completamente desarrollada hiberna en el suelo dentro de las agallas viejas, y los adultos emergen la primavera siguiente sincronizando su periodo de vuelo con el desarrollo de las nuevas agallas de *Xestophanes*.

Eurytoma strigifrons Thomson, 1876.

Diagnosis: n=6; longitud del cuerpo 1,8 mm (rango 1,7-2); anchura corporal 1,1 mm (rango 1-1,3) (figs. III.7D; III.10D); cuerpo en forma de barril, corto y ancho, estrechándose ligeramente anterior y posteriormente y 1,47 veces más largo que ancho; margen ventral de los segmentos corporales ligeramente convexo; protuberancias anterodorsales presentes del segundo segmento torácico al octavo abdominal, no sobresaliendo del margen dorsal de los segmentos corporales (fig. III.10D).

Sedas antero-mediales del área antenal situadas ligeramente por encima de las antenas; longitud de dichas sedas 0,5 veces la distancia de separación entre antenas; sedas antero-mediales del vértex separadas 0.9 veces la distancia de separación entre antenas y situadas relativamente altas en la región superior de la cara (fig. III.13F); sedas dorso-labiales más largas que las clipeales; margen ventral del clipeo con una sutura distinta; labro con divisiones



escasamente profundas y limitadas a su parte apical, lóbulos labrales indiferenciados; labio y palpos maxilares generalmente no diferenciados (fig. III.16B).

Mandíbulas asimétricas, expuestas en parte, con la punta del diente principal visible externamente (fig. III.16B); mandíbula derecha con dos dientes (fig. III.17L); mandíbula izquierda con tres dientes (fig. III.17M); primer diente de ambas mandíbulas largo y delgado con una relación entre la longitud y su anchura =2.25; margen externo del diente principal casi recto; ápice del segundo diente totalmente recto y más o menos agudo, dirigido en la misma dirección que el diente apical; margen interno de la mandíbula formando una pequeña proyección cercana a la base del segundo diente (fig. III.17L, M).

Reconocimiento: de morfología similar a la larva de *E. robusta*, la larva de *E. strigifrons* se diferencia del resto de especies de *Eurytoma* incluidas en el presente estudio por poseer un diente principal en la mandíbula prácticamente recto o ligeramente recurvado.

Biología: *Eurytoma strigifrons* es un ectoparásitoide oligófago obtenido tan solo de agallas inducidas por numerosas especies de la tribu Aylacini sobre plantas herbáceas, y más comunmente de agallas de distintas especies de *Isocolus* sobre distintas Asteraceae (Askew *et al.*, 2006a) (fig. III.22E). Claridge (1961a) citó la especie como un parásitoide específico del cinípido *I. rogenhoferi*, el cual induce agallas en aquenios de distintas especies de *Centaurea*. Sin embargo la especie ha sido obtenida en España con más frecuencia de agallas conspicuas de *I. lichtensteini* sobre tallos de *Centaurea aspera* L. y *C. melitensis* L. (fig. III.2E).

Eurytoma timaspidis (Mayr, 1904).

Diagnosis: n=24; longitud del cuerpo 2 mm (rango 1,8-2,7); anchura corporal 1,05 mm (rango 0,9-1,2) (figs. III.7E; III.10E; 22G); cuerpo más o menos fusiforme, 1,84 veces más largo que ancho, estrechándose ligeramente anterior y posteriormente; margen ventral de los segmentos corporales claramente convexo; protuberancias anterodorsales presentes del segundo segmento torácico al séptimo abdominal, claramente sobresaliendo del margen dorsal de los segmentos corporales (fig. III.10E).

Sedas antero-mediales del área antenal situadas al mismo nivel de las antenas; longitud de dichas sedas 0,57 veces la distancia de separación entre antenas; sedas antero-mediales del vértex separadas 0.65 veces la distancia de separación entre antenas y situadas relativamente altas en la región superior de la cara (fig. III.14A); sedas dorso-labrales más largas que las



clipeales; margen ventral del clípeo indistinto; labro con divisiones profundas, casi alcanzando el nivel de la sedas labrales y dividiendo el labro en un par de lóbulos laterales y cinco lóbulos irregulares mediales perfectamente diferenciados; palpos maxilares conspicuos (fig. III.16C).

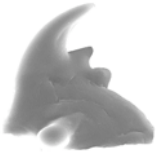
Mandíbulas bidentadas, con la punta del diente principal completamente visible (fig. III.16C), si bien en la izquierda aparece una pequeña proyección poco conspicua en la base del segundo que podría interpretarse como un tercer diente; relación entre la longitud y la anchura del diente principal medido en su base =1,77; margen externo del diente principal fuertemente convexo, con la punta moderadamente recurvada; ápice del segundo diente recto y redondeado, dirigido hacia arriba al igual que el primer diente; margen interno de la mandíbula, más o menos recto con el margen no interrumpido (fig. III.17N).

Reconocimiento: La larva de *E. timaspidis* es similar a las de *E. aspila* y *E. cynipsea* por tener tres dientes en la mandíbula izquierda, si bien en el caso de la especie que nos ocupa el tercer diente es mucho menos conspicuo. La especie *Eurytoma timaspidis* es fácilmente diferenciable de las dos señaladas por poseer una mandíbula derecha claramente bidentada; *Eurytoma timaspidis* difiere también de *E. cynipsea* principalmente por tener un segundo diente mandibular relativamente corto.

Biología: *Eurytoma timaspidis* es un ectoparasitoide primario polífago asociado con numerosas especies de cinípidos inductores de agallas en plantas herbáceas. Hasta la fecha se ha obtenido de agallas de distintas especies de *Isocolus*, *Phanacis* y *Timaspis* (Askew et al., 2006a). Los ejemplares analizados en el presente estudio se obtuvieron de agallas de *Timaspis phoenixopodos* Mayr, 1882 sobre tallos de *Lactuca viminea* (L.) (Asteraceae). La larva terminal completamente desarrollada de *E. timaspidis* se alimenta también activamente del tejido de la agalla, ampliando el tamaño de la cámara larval original del cinípido (fig. III.22F). La larva terminal pasa el invierno en el interior de la agalla vieja y los adultos emergen sincronizando su vuelo con la aparición de las nuevas agallas de *Timaspis*.

Sycophila Walker, 1871.

Descripción: Cuerpo en vista ventral (figs. III.7F; III.8A, B, C, D) de morfología variable, desde fusiforme hasta en forma de barril, cilíndrico o subrectangular; cuerpo 1,7-2,1 veces más largo que



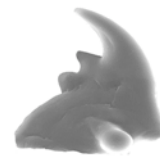
ancho; en vista lateral (figs. III.10F; III.11A, B, C, D) perfil de los segmentos abdominales regularmente convexo en la mayoría de las especies. Protuberancias anterodorsales siempre visibles en al menos un segmento torácico y otro abdominal. Tegumento generalmente liso y de coloración blanquecina. Cuerpo mayoritariamente glabro, con algunas sedas cortas visibles en los segmentos torácicos.

Cabeza en vista anterior (fig. III.14B, C, D, E, F) hemisférica o más o menos trapezoidal, con las piezas bucales protuberantes; cabeza aproximadamente 1,1-1,3 veces más ancha que larga; área medial del vértex no incisa. Quetotaxia cefálica formada por no más de 5 pares de sedas claramente visibles. Vértex con un par (*vam*) de sedas cortas y erectas; sedas antero-mediales del área antenal situadas aproximadamente al mismo nivel que la antena, con una longitud <0,2 veces la distancia entre las antenas; sedas antero-mediales del vértex generalmente situadas en posición relativamente alta en la región superior de la cara, mucho más cercanas al margen anterior del vértex que a las antenas. Área antenal indistinta; antenas cortas y en forma de botón y situadas más o menos en la región media de la cabeza en vista frontal; un par de sedas clipeales presentes, situadas lateralmente por encima del nivel del margen ventral del clipeo; par de sedas dorso-labiales situadas por encima del labro justo al nivel del margen ventral del clipeo, el cual es completamente recto.

Piezas bucales (fig. III.16D, E, F, G, H) con un labro sub-rectangular y dividido en dos faldones laterales o lóbulos y una parte medial, que se encuentra a su vez dividida en cinco lóbulos; divisiones de la pieza medial generalmente profundas, casi alcanzando el nivel de las sedas labrales, y dando lugar a la formación de cinco lóbulos de igual tamaño claramente diferenciados. Maxilas perfectamente diferenciadas respecto el labio; palpos maxilares y labiales inconspicuos.

Mandíbulas (fig. III.17O, P, Q, R, S) con el ápice del diente apical normalmente visible o expuesto en parte, al menos con la punta visible; dos dientes en cada mandíbula; diente principal largo y fino, con una relación entre su longitud y anchura medida en su base = 2,19-2,59; margen externo del diente principal fuertemente convexo; punta moderada o fuertemente recurvada; ápice del segundo diente recto, más o menos agudo y dirigido hacia arriba en la misma dirección que el diente principal; ápice del segundo diente generalmente recto y con el margen interno no interrumpido.

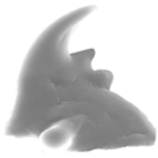
Monofilia y diagnosis general: *Sycophila* Walker, 1871 (*sensu* Bouček, 1988) es un género cosmopolita que en la actualidad cuenta con 114 especies descritas (Noyes, 2003). Bouček (1974) sinonimizó el género *Eudecatoma* Ashmead, 1904, antiguo nombre que designaba a las especies holárticas, con *Sycophila* Walker, 1871, el cual en épocas pasadas incluía preferentemente especies indo-malayas. A pesar de constituir un género aceptado por la mayoría de los autores, dicha



sinonimización no fue aceptada por Zerova (1988, 1996), que desde entonces ha mantenido las especies separadas en dos géneros distintos. *Sycophila* (= *Eudecatoma*) es un género distintivo que según Claridge (1961c) forma un grupo natural, fácilmente distinguible dentro de la familia Eurytomidae. El género se distingue bien de *Eurytoma* por la morfología del adulto (Claridge, 1959a; 1961c). Los principales rasgos diagnósticos de los adultos de las especies de *Sycophila* son la presencia de una banda submarginal coloreada en las alas anteriores además de no presentar diferencias morfológicas en las antenas de ambos sexos. La morfología característica de la larva de *Sycophila* en relación a otros géneros de euritómidos ha sido mencionada con anterioridad por Claridge (1959a) para *S. submutica*, por Henneicke *et al.* (1992) para *S. mellea* y por Redfern & Askew (1992) para varias especies asociadas a agallas de cinípidos.

Los resultados del presente trabajo muestran como rasgos diagnósticos principales de la larvas de *Sycophila* estudiadas una considerable reducción en el número y longitud de las sedas corporales respecto a *Eurytoma*; la forma del labro, con divisiones profundas e iguales en la parte medial, de tal modo que aparecen siete lóbulos claramente diferenciados; una maxila bien diferenciada del labio; y un tamaño relativamente pequeño del segundo diente mandibular. A pesar de que algunos estudios de filogenia molecular sobre ciertos grupos de especies mantienen la monofilia del género *Sycophila* (Chen *et al.*, 2004), los resultados obtenidos en el presente trabajo basados en morfología larval no son congruentes con la monofilia del género.

Biología: Las especies tropicales de *Sycophila* o bien son parasitoides asociados con hospedadores endofitófagos en habitat como árboles y arbustos del género *Ficus* (Moraceae) o bien son fitófagas ellas mismas. Muchas especies están asociadas con agallas vegetales y la mayoría de las europeas atacan agallas de Cynipidae (Claridge, 1959a; Askew 1961a, 1984; Schönrogge *et al.*, 1995, 1996a, b; Nieves-Aldrey, 1984b; Askew *et al.*, 2006). Hasta donde se conoce actualmente, las especies de *Sycophila* europeas parasitoides de agallas de cinípidos son todas endoparasitoides cenobiontes, por otro lado un comportamiento no común dentro de la familia Eurytomidae (Claridge, 1961c). La



reducción de su patrón de quetotaxia corporal podría estar asociado con dicha estrategia biológica (Claridge, 1959a).

***Sycophila biguttata* (Swederus, 1795).**

Diagnosis: n=4; longitud del cuerpo 3,24 mm (rango 2,9-3,9); anchura corporal 1,88 mm (rango 1,5-2,13) (figs. III.7F; III.10F); cuerpo fusiforme con su máxima anchura en la mitad, estrechándose hacia las regiones anterior y posterior, 2,07 veces más largo que ancho; margen ventral de los segmentos corporales recto; protuberancias anterodorsales presentes desde el segundo segmento torácico al sexto abdominal, no sobresaliendo del margen dorsal del cuerpo (fig. III.10F).

Sedas antero-mediales del área antenal 0,17 veces más largas que la distancia de separación entre antenas; sedas antero-mediales del vértex separadas 1,13 veces la distancia de separación entre antenas y situadas en posición relativamente alta en la región superior de la cara (fig. III.14B); sedas dorso-labiales más largas que las clipeales; margen ventral del clipeo indistinto; labro con divisiones profundas casi alcanzando el nivel de las sedas labiales, con uno o dos pares de lóbulos laterales y una pieza medial dividida en lóbulos perfectamente diferenciados; maxila bien diferenciada respecto al labio y sin ninguna escotadura basal; palpos maxilares invisibles (fig. III.16D).

Mandíbulas bidentadas; con la punta del diente principal expuesta y visible externamente (fig. III.16D; III.17O); diente principal con una relación entre longitud y anchura medida en su base =2,5; segundo diente de forma triangular, relativamente pequeño y corto; ápice del segundo diente casi romo; margen interno de la mandíbula, desde la base del segundo diente, recto, no interrumpido (fig. III.17O).

Reconocimiento: La larva de *S. biguttata* recuerda a la de *S. submutica* y *S. binotata* por su cuerpo fusiforme, pero ambas difieren en algunos caracteres como por ejemplo el margen ventral de los segmentos corporales, la distancia entre sedas antero-mediales del vértex o la morfología del ápice del segundo diente mandibular.

Biología: *Sycophila biguttata* es un endoparasitoide polífago comunmente obtenido de diferentes especies de agallas de cinípidos sobre árboles de los géneros *Quercus* y *Castanea* (Fagaceae) (Claridge, 1959a; Askew 1961a, 1984b; Aebi *et al.*, 2006) (fig. III.22H, I, J). A pesar de ser sinonimizada en el pasado con la especie *Sycophila pistacina* (Bouček, 1974), excluida del presente estudio,



recientes investigaciones (Lotfalizadeh *et al.*, en prensa) consideran nuevamente la separación entre ambas especies. Los ejemplares del presente estudio se obtuvieron de agallas de la generación ágama de *Andricus quercustozae* (Bosc, 1792) sobre *Quercus faginea* Lam. (Fagaceae).

Sycophila binotata (Fonscolombe, 1832).

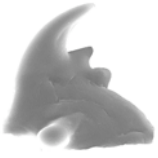
Diagnosis: n=1; longitud del cuerpo 1,87 mm; anchura corporal 0,93 mm (figs. III.8A; III.11A); cuerpo en forma de barril o fusiforme, estrechándose ligeramente hacia las regiones anterior y posterior, 1,72 veces más largo que ancho; margen ventral de los segmentos corporales claramente convexo; protuberancias anterodorsales presentes desde el segundo segmento torácico al séptimo abdominal, en ningún caso sobresaliendo del margen dorsal del cuerpo (fig. III.11A).

Longitud de las sedas antero-mediales del área antenal 0,14 veces la distancia de separación entre antenas; sedas antero-mediales del vértex separadas 1,46 veces la distancia entre antenas y situadas en posición relativamente alta en la región superior de la cara (fig. III.14C); sedas dorso-labiales más largas que las clipeales; margen ventral del clípeo indistinto; labro con divisiones profundas que alcanzan el nivel de las sedas labiales, y dividen el labro en siete lóbulos iguales claramente diferenciados; maxilas bien diferenciadas del labio, con una escotadura pronunciada en el margen interior superior (fig. III.16E).

Mandíbulas con el ápice del diente principal visible externamente (fig. III.16E); primer diente largo y delgado; relación entre longitud y anchura medida en su base =2,6; segundo diente midiendo un tercio de la longitud del primero; ápice del segundo diente ligeramente romo; margen interno basal de la mandíbula recto y no interrumpido (fig. III.17P).

Reconocimiento: La larva de esta especie es similar en la forma general del cuerpo a la de *S. biguttata*, pero difiere en que el segundo diente mandibular no es tan agudo como en dicha especie.

Biología: se trata de un endoparasitoide oligófago asociado específicamente con agallas de distintas especies de *Plagiotrochus* (Cynipidae), exclusivamente sobre especies de *Quercus* (Fagaceae) de las secciones *Cerris* e *Ilex*. Los ejemplares del presente estudio se obtuvieron de agallas de la generación ágama de la especie *Plagiotrochus kiefferianus* (Tavares, 1902) sobre *Quercus coccifera* L. (Fagaceae).



Sycophila flavicollis (Walker, 1834).

Diagnosis: n=11; longitud del cuerpo 1,2 mm (rango 1,1-1,3); anchura corporal 0,6 mm (rango 0,5-0,67) (figs. III.8B; III.11B); cuerpo cilíndrico, deprimido dorsoventralmente y estrechándose ligeramente hacia la región posterior, 2,14 veces más largo que ancho; margen ventral de los segmentos corporales claramente convexos; protuberancias anterodorsales presentes desde el segundo segmento torácico al quinto abdominal y en ningún caso sobresaliendo del margen dorsal del cuerpo (fig. III.11B).

Sedas antero-mediales del área antenal más cortas que las antenas, 0,1 veces la distancia de separación entre éstas; distancia entre las sedas antero-mediales del vértex igual a la separación entre antenas, estando éstas situadas relativamente altas en la región superior de la cara (fig. III.14D); sedas clipeales y dorso-labiales de igual longitud; margen ventral del clipeo sin ninguna sutura distinta; labro con divisiones profundas casi alcanzando el nivel de las sedas labiales, mostrando siete lóbulos claramente diferenciados; maxilas bien diferenciadas del labio y sin presencia de ninguna escotadura basal (fig. III.16F).

Mandíbulas expuestas en parte, con la punta del diente principal visible (fig. III.16F); relación entre longitud y anchura medida en su base =2,4; ápice del segundo diente ligeramente romo; margen interno basal de la mandíbula recto y no interrumpido (fig. III.17Q).

Reconocimiento: Larva muy similar en cuanto a la forma del cuerpo a la de *S. mayri*. Ambas especies pueden diferenciarse por tener distintos estados de carácter para la disposición de las protuberancias antero-dorsales, la morfología del margen ventral del clipeo y la estructura del ápice del segundo diente mandibular.

Biología: *Sycophila flavicollis* es un endoparásitoide polífago normalmente obtenido de agallas de diferentes especies de cinípidos sobre *Quercus* (Fagaceae). Se le asocia regularmente con agallas en tallos localizados en partes subterráneas o semienterradas de la planta. Los ejemplares analizados en el presente estudio se obtuvieron de agallas de la generación sexual de *Andricus quercusradicis* (Fabricius, 1798) sobre *Quercus faginea* Lam. (Fagaceae).



Sycophila mayri (Erdős, 1959).

Diagnosis: n=7; longitud del cuerpo 1,7 mm (rango 1,3-2); anchura corporal 0,8 mm (rango 0,7-1) (figs. III.8C; III.11C); cuerpo 2,1 veces más largo que ancho, cilíndrico, ligeramente deprimido, estrechándose ligeramente hacia las regiones anterior y posterior; margen ventral de los segmentos corporales claramente convexo; protuberancias antero-dorsales presentes desde el segundo segmento torácico al octavo abdominal, sobresaliendo por encima del margen dorsal del cuerpo (fig. III.11C).

Sedas de los segmentos torácicos claramente visibles pero relativamente cortas. Longitud de las sedas antero-mediales del área antenal 0,17 veces la distancia de separación entre antenas; sedas antero-mediales del vértex separadas 1,05 veces la distancia que separa las antenas y situadas relativamente altas en la región superior de la cara (fig. III.14E); sedas clipeales y dorso-labiales de igual longitud; margen ventral del clipeo indistinto; labro con divisiones profundas alcanzando el nivel de las sedas labiales y dividido en dos lóbulos laterales y cinco mediales, en conjunto mostrando siete lóbulos iguales claramente diferenciados; maxilas bien diferenciadas del labio y sin presencia de ninguna escotadura basal (fig. III.16G).

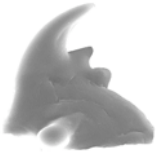
Mandíbulas bidentadas, con el ápice del diente principal visible externamente (figs. III.16G; III.17R); relación entre longitud y anchura =2,2; diente secundario de forma triangular, con el ápice agudo, 0,31 veces más largo que ancho; ápice del diente secundario más o menos romo; margen interno basal de la mandíbula recto y no interrumpido, más o menos continuo (fig. III.17R).

Reconocimiento: La larva de esta especie es muy similar a la de *S. flavicollis* en la forma alargada del cuerpo, pero fácilmente distinguible de la anterior fundamentalmente por el ápice agudo de su segundo diente mandibular.

Biología: *Sycophila mayri* es una especie endoparásitoide polífaga asociada con agallas de cinípidos sobre plantas herbáceas. Hasta la fecha se ha obtenido de agallas de diferentes especies de los géneros *Aulacidea* y *Phanacis* sobre distintas especies de plantas de la familia Asteraceae (Askew *et al.*, 2006a). Los ejemplares para el presente estudio se obtuvieron de agallas de *Phanacis centaureae* Förster, 1860 en tallos de *Centaurea scabiosa* L. (Asteraceae).

Sycophila submutica (Thomson, 1876).

Diagnosis: n=20; longitud del cuerpo 2,17 mm (rango 1,4-2,7); anchura corporal 1,27 mm (rango 0,8-1,8) (figs. III.8D; III.11D); cuerpo fusiforme o en forma de barril, más ancho en la mitad,



estrechándose hacia las regiones anterior y posterior, 1,8 veces más largo que ancho; margen ventral de los segmentos corporales claramente convexo; protuberancias anterodorsales presentes desde el segundo segmento torácico al séptimo abdominal, no sobresaliendo en ningún caso del margen dorsal del cuerpo (fig. III.11D).

Cabeza más o menos redondeada, ligeramente más ancha que alta (fig. III.22L); sedas antero-mediales del área antenal muy cortas, tan largas como las antenas y 0,09 veces la longitud de la distancia de separación entre las mismas; sedas antero-mediales del vértex separadas 1,35 veces la distancia de separación entre antenas y situadas en la región superior de la cara a media distancia entre el vértex y las antenas (fig. III.14F); sedas dorso-labiales más largas que las clípeales; margen ventral del clípeo indistinto; labro con divisiones profundas casi alcanzando el nivel de las sedas labiales; con dos lóbulos laterales y cinco lóbulos mediales claramente diferenciados y con la pieza central mucho más ancha y corta que las laterales; maxilas bien diferenciadas del labio y protuberantes sin ninguna escotadura basal (fig. III.16H).

Mandíbulas con su parte apical completamente expuesta y claramente visible desde el exterior (fig. III.16H); relación entre longitud y anchura =2,4; diente secundario pequeño y de forma triangular, 0,18 veces la longitud del primero, con el ápice agudo; margen interno basal de la mandíbula recto y no interrumpido (fig. III.17S).

Reconocimiento: La larva de esta especie fue estudiada por Claridge (1959a), que proporcionó e ilustró algunos datos morfológicos aunque sin llevar a cabo una descripción formal de la larva. La larva de *S. submutica* está muy relacionada morfológicamente con la de *S. biguttata*. Ambas difieren en la posición y separación relativa de las sedas antero-mediales del vértex.

Biología: *Sycophila submutica* es un endoparásitoide primario polífago asociado con numerosas especies de agallas de cinípidos sobre plantas herbáceas. Hasta la fecha se ha obtenido de agallas de especies de *Aulacidea*, *Isocolus*, *Liposthenes*, *Phanacis* y *Rhodus* sobre plantas de las familias Asteraceae y Lamiaceae (Askew *et al.*, 2006a). Los ejemplares analizados en el presente estudio se obtuvieron de agallas de *Isocolus lichtensteini* (Mayr, 1882) (fig. III.23K) e *Isocolus scabiosae* (Giraud, 1859) forma *rogenhoferi* Wachtl, 1880 ambas sobre distintas especies de *Centaurea* (Asteraceae).

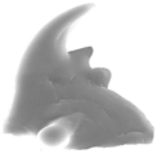


4. 3. Resultados de los análisis filogenéticos.

En la búsqueda heurística de máxima parsimonia sin pesaje de caracteres se obtuvo un árbol con una longitud de 100 pasos, un índice de consistencia (CI) de 0,57, un índice de retención (RI) de 0,656, un índice de retención reescalado de 0,373 y un índice de homoplasia de 0,43 (fig. III.18). Este árbol proporcionó una escasa resolución en lo que se refiere a las relaciones entre los dos géneros estudiados de Eurytomidae, mientras que los grupos externos aparecían perfectamente resueltos.

El análisis de máxima parsimonia de la misma matriz de datos con pesaje implícito, retuvo tres árboles bajo el criterio de Goloboff (1993) con una longitud de 1229,5 pasos, un índice de consistencia de 0,645, un índice de retención de 0,729, un índice de retención reescalado de 0,47 y un índice de homoplasia de 0,354. El árbol de consenso estricto incorporando los valores de *bootstrapping* por encima del 50% estuvo escasamente resuelto (fig. III.19), con todas las especies de *Eurytoma* y *Sycophila* constituyendo un único clado sin ninguna estructura interna.

Por otro lado el análisis de inferencia bayesiana generó un árbol de compromiso de la mayoría mucho más congruente y resuelto que los obtenidos por análisis de máxima parsimonia (fig. III.20). Dicho análisis bayesiano soportó la monofilia de Eurytomidae con una probabilidad posterior del 93%. El género *Sycophila* se reconstruyó como monofilético con una probabilidad posterior del 81%. Tan sólo dos grupos dentro del género *Eurytoma* quedaron soportados: son los grupos formados por *Eurytoma aspila-cynipsea-timaspidis*, y aquel que incluyó las especies *E. rosae* y *sp.* cercana a *jaceae*, si bien ambos con probabilidades posteriores relativamente bajas (61 y 83 % respectivamente). Un hecho destacable de la reconstrucción bayesiana de la filogenia larval de Eurytomidae, es la escasa resolución de las relaciones en las especies de euritómidos con el grupo hermano *Ormyrus* (probabilidad posterior de 52%). Las relaciones entre el resto de grupos externos alcanzan probabilidades posteriores del 100%.



5. Discusión.

5. 1. Sobre la morfología de la larva terminal y la taxonomía de Eurytomidae.

A pesar de la existencia de aproximaciones previas al estudio de la morfología de la larva de Eurytomidae (Roskam, 1982; Henneicke *et al.*, 1992; Dawah & Rothfritz, 1996), se pueden considerar los trabajos realizados hasta la fecha como relativamente incompletos y escasamente resueltos. El valor filogenético de los caracteres morfológicos de la larva terminal de Eurytomidae no había sido estudiado en profundidad, a pesar que Roskam (1982) ya había realizado alguna sugerencia acerca de su valor, especialmente para aquellos taxones para los que no hay una buena fuente de variabilidad morfológica en caracteres adultos. En los siguientes apartados se discuten las principales características morfológicas de la larva de Eurytomidae así como su valor potencial en su utilización en la taxonomía y sistemática del grupo.

5. 1. 1. Morfología corporal y quetotaxia.

Los trabajos previos realizados hasta la fecha (Roskam, 1982; Henneicke *et al.*, 1992) coinciden en considerar que la morfología larval no es un carácter diagnóstico en la larva de Eurytomidae. Las larvas de euritómido se encuentran generalmente curvadas ventralmente, son fusiformes o poseen forma de barril, y muestran pequeña variación en lo que respecta a su forma corporal general. Por ejemplo, *Eurytoma rufipes* y *E. sp.* cercana a *aspila* son más anchas a nivel de los segmentos torácicos (1-3), mientras que otras como *Sycophila flavicollis* y *S. mayri* son más alargadas, cilíndricas y poseen un cuerpo con los márgenes laterales paralelos. Sin embargo, también se ha encontrado que la morfología larval varía de manera intraespecífica en función del hospedador, lo cual limita el potencial taxonómico de dicho carácter.

Sin embargo como ocurre en otras familias de Chalcidoidea, los patrones de quetotaxia presentan un valor taxonómico alto. En este sentido el contraste existente entre *Eurytoma* y *Sycophila* se refiere al patrón general encontrado en

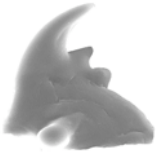


larvas de himenópteros parasitoides por el que las larvas de ectoparasitoides poseen sedas conspicuas mientras que en los endoparásitos éstas se encuentran mucho más reducidas o incluso ausentes (Parker, 1924; Hagen, 1964). De manera más general entre las especies de ectoparasitoides de los grupos externos, *Eupelmus* y *Torymus* presentan un patrón de quetotaxia formando por numerosas sedas de gran longitud distribuidas externamente por todo el cuerpo, mientras que en *Ormyrus* las sedas se encuentran muy reducidas, si bien presenta algunas muy conspicuas en la cabeza y torax. Este último patrón es muy similar al encontrado en la larva de *Eurytoma*, que de manera característica muestra tres filas de sedas (dorsal, lateral y ventral) al menos en los segmentos torácicos, aunque algunas veces extendidos por el resto del cuerpo con la presencia de sedas más cortas. Las larvas de especies de *Sycophila*, al igual que las especies de endoparasitoides de los grupos externos analizados, pertenecientes a las familias Eulophidae y Pteromalidae, presentan el cuerpo glabro.

5. 1. 2. Cabeza, piezas bucales y mandíbulas.

Estudios previos han hecho énfasis en el hecho que la mayoría de los caracteres larvales útiles en taxonomía y en la filogenia larval de Hymenoptera Parasítica, están asociados con las piezas bucales (Vance & Smith, 1933; Cutler, 1955; Short, 1952; Roskam, 1982; Nieves-Aldrey *et al.*, 2005). La cabeza de Eurytomidae ha sido descrita como escasamente esclerotizada, hemisférica y más estrecha que el primer segmento torácico (Henneicke *et al.*, 1992), aunque en el presente estudio se ha encontrado que en la mayoría de las especies la cabeza es de forma más o menos trapezoide (entre 1,1 y 1,3 veces más ancha que alta) siendo solo redondeada o hemisférica en la especie *Sycophila submutica*.

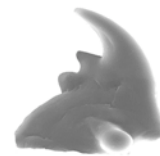
Las especies de *Eurytoma* y *Sycophila* comparten un patrón básico de quetotaxia cefálica formado por siete pares de sedas. En el presente estudio se mantiene el patrón de sedas descrito por Henneicke *et al.* (1992), si bien algunas de las sedas se han renombrado en aras de la precisión y más apropiada



denominación. De manera específica, las sedas superiores e inferiores en la frente se renombraron como sedas antero-mediales del vértex y de las áreas antenales, y las sedas labrales fueron denominadas dorso-labrales. La variación en la posición y longitud relativa de las sedas representa también una fuente de información taxonómica considerable y de ahí la importancia en una apropiada denominación de cada seda. En la mayoría de las especies estudiadas, las sedas antero-mediales del vértex se encuentran situadas claramente en el área superior de la cara cercanas al margen superior del vértex. Sin embargo, existe un grupo de especies (*Eurytoma mayri*, *E. pediaspisi*, *E. rufipes* y *Sycophila submutica*) que muestra un patrón alternativo, presentando dichas sedas a medio distancia entre el margen anterior del vértex y las antenas. La mayor parte de las especies presentan las sedas antero-mediales del área antenal aproximadamente al mismo nivel que las antenas, mientras que otro grupo de especies (*E. mayri*, *E. pediaspisi* y *E. rosae*) las presentan claramente por debajo de la antena. Estas últimas tres especies se encuentran asociadas exclusivamente con agallas en plantas de las familias Rosaceae o Sapindaceae, y además comparten otros rasgos morfológicos importantes que se discuten en apartados posteriores.

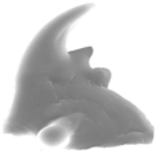
Otros caracteres codificados son la longitud relativa de las sedas antero-mediales del vértex y las dorso-labrales. Las especies de *Sycophila* presentan sedas antero-mediales del vértex relativamente cortas, mientras que en la mayoría de las especies de *Eurytoma* estas son mucho más largas. Por otro lado las sedas dorso-labrales dividen las especies estudiadas en dos grupos. En aproximadamente la mitad (el grupo de especies formado por *E. mayri*, *E. pediaspisi* y *E. rosae* asociado con agallas sobre Rosaceae y Sapindaceae, junto con *E. sp.* cercana a *jaceae*, *E. strigifrons*, *E. timaspidis*, *Sycophila biguttata* + *S. binotata*), dichas sedas son más largas que las clipeales, mientras que en el resto de especies, muestran el patrón contrario, más corto.

Las piezas bucales de las larvas de Eurytomidae están generalmente bien desarrolladas y son la fuente de la mayoría de los caracteres importantes con potencial uso en taxonomía y filogenia del grupo. Tanto clipeo como labro son piezas bastante variables a lo largo de todo el grupo. Las especies *Eurytoma pediaspisi*, *E. rosae*, *E. rufipes* y ambas *Sycophila concinna* y *S. flavicollis*



presentan un margen ventral del clípeo distinto, portando una sutura, que aunque visible, no es en realidad un carácter cuya presencia sea fácilmente detectable. Las subdivisiones de la pieza medial del labro constituyen un carácter taxonómico muy importante. Todas las especies de *Sycophila* presentan un labro con divisiones profundas, generalmente alcanzando el nivel de las sedas labrales: como resultado el labro parece estar dividido en siete lóbulos claramente diferenciados. Sin embargo la larva de *Eurytoma* generalmente carece de divisiones profundas en el labro, las cuales están limitadas a la zona apical de la pieza central, dando la impresión de poseer cinco lóbulos algo menos diferenciados que en el caso de *Sycophila*. Tan sólo las especies *Eurytoma aspila*, *E. cynipsea*, *E. rosae* y *E. sp.* cercana a *jaceae* presentan caracteres labrales próximos a los de *Sycophila*, pero en este caso los lóbulos son menos regulares y las incisiones son menos profundas que en el caso de *Sycophila*. Los palpos maxilares son inconspicuos en *Sycophila* y conspicuos en *Eurytoma*, excepto de nuevo, los casos de las especies *E. rosae* y *E. sp.* cercana a *jaceae*.

Finalmente las mandíbulas en las larvas de Eurytomidae presentan caracteres taxonómicos y filogenéticos importantes. Estas suelen variar en cuanto a su grado de exposición, pero siempre son visibles externamente al menos en parte. Todas las especies excepto *E. aspila* y *E. mayri* presentan mandíbulas con dos dientes, siendo uno más grande que el otro. Dichas mandíbulas son simétricas en todas las especies excepto en *Eurytoma strigifrons*, especie en la que la mandíbula izquierda presenta tres dientes y la derecha sólo dos. En cualquier caso dicha asimetría está mucho menos marcada en esta especie de euritómido que en otras especies de Hymenoptera parasítica (Nieves-Aldrey *et al.*, 2005). El resto de diferencias entre especies basadas en características mandibulares estuvieron relacionadas con la forma, tamaño relativo, dirección de ambos dientes, margen externo del primer diente y forma del margen interno de la mandíbula desde la base del segundo diente. La morfología mandibular de la larva de Eurytomidae podría estar relacionada con su biología. La mayoría de las especies de euritómidos estudiadas son parcialmente fitófagas, y la presencia de mandíbulas bidentadas podría ser una adaptación a tal hábito alimentario. Normalmente, las mandíbulas con dos o más dientes aparecen en grupos como



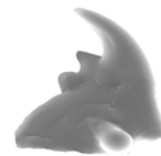
los cinípidos gallícolas (Nieves-Aldrey *et al.*, 2005) y se suelen utilizar para triturar y perforar el tejido vegetal que rodea las cámaras larvales en el interior de la agallas (Stone *et al.* 2002). La dieta podría explicar la presencia de los reducidos dientes secundarios de las especies de *Sycophila*, cuyas especies se desarrollan normalmente como endoparasitoides cenobiontes de manera estricta, sin llevar a cabo consumo de tejido vegetal.

5. 2. Morfología larval en la taxonomía y filogenia de Eurytomidae.

Algunas clasificaciones recientes de Eurytomidae reconocen tres subfamilias distintas, Eurytominae, Heimbrinae y Rileyinae (Stage & Snelling, 1986; Bouček, 1988; Gates, 2006), mientras otros autores han propuesto elevarlas a siete (Claridge, 1961c; Burks, 1971; Zerova, 1988). La familia necesita en cualquier caso una revisión global desde un punto de vista taxonómico y filogenético, aunque con anterioridad Zerova (1988) haya propuesto relaciones filogenéticas entre las diferentes subfamilias de Eurytomidae, si bien sin explícito estudio cladístico. En el presente trabajo se han utilizado como punto de referencia y para comparar los resultados obtenidos con los análisis de filogenia larval, sobre todo clasificaciones recientes basadas en morfología adulta así como en filogenias moleculares desarrolladas recientemente con especies de Eurytomidae (Chen *et al.*, 2004; Ghajarieh *et al.*, 2006) A pesar de que el pequeño tamaño de muestra de los géneros y especies de Eurytomidae incluidos en el presente estudio pone límites a las posibilidades de generalización de los resultados obtenidos, estos son congruentes con las filogenias realizadas hasta la fecha basadas en datos moleculares y caracteres morfológicos, adultos y por tanto, refuerzan el valor de la morfología larval en la taxonomía y filogenia de la familia.

5. 2. 1. Relación entre las especies de Eurytomidae y los grupos externos.

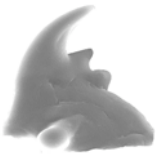
Los análisis realizados soportan la monofilia de Eurytomidae en relación a las familias de Chalcidoidea seleccionadas y utilizadas como grupos externos (figs. III.19, III.20, III.21). El análisis bayesiano está débilmente soportado en lo que se



refiere a las relaciones evolutivas de los euritómidos con su grupo hermano Ormyridae (Eurytomidae+Ormyridae). Las larvas de las familias Ormyridae y Eurytomidae son superficialmente muy similares, y comparten el mismo patrón de quetotaxia corporal y cefálica. Sin embargo a través de las mandíbulas se pueden distinguir ambas familias perfectamente; en Ormyridae son unidentadas y no visibles externamente, mientras que en Eurytomidae son bidentadas y visibles desde el exterior. El labro de ambas familias es también similar en que está dividido en una pieza central y dos lóbulos laterales; sin embargo, mientras que la pieza central de *Ormyrus* permanece generalmente sin dividir o está superficialmente fraccionada en tres lóbulos, el labro de los Eurytomidae se encuentra con frecuencia claramente dividido en cinco lóbulos.

5. 2. 2. Monofilia de la familia Eurytomidae.

Recientemente Chen *et al.* (2004) han llevado a cabo un estudio de filogenia molecular de once géneros de Eurytomidae cuyos resultados no corroboraban la monofilia de la familia, aunque sí lo hacía de manera clara en el caso de la subfamilia Eurytominae. De los dos grupos externos incluidos en el análisis (Chalcididae y Torymidae), encontraron que la subfamilia Eurytominae se encontraba más emparentada con Torymidae que con Chalcididae. Los resultados preliminares del presente estudio basados en morfología larval, son congruentes y corroboran la monofilia de la subfamilia Eurytominae (fig. 21). A pesar que los datos analizados son limitados en cuanto al número de géneros y especies, ambos géneros, *Eurytoma* y *Sycophila*, representan el núcleo fundamental de la diversidad de la subfamilia. Se identificaron las siguientes sinapomorfías en la subfamilia Eurytominae: larvas con un par de sedas clipeales situadas por encima del nivel del margen ventral del clipeo; labro dividido en dos lóbulos laterales y otro medial, estando este último además subdividido en cinco lóbulos más diferenciados, y finalmente mandíbulas generalmente expuestas al menos en parte con dos (rara vez tres) dientes.

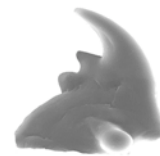


5. 2. 3. Análisis de los géneros de Eurytominae estudiados.

- *Eurytoma*.

Con cerca de 700 especies descritas, *Eurytoma* es con diferencia el género más amplio dentro de la familia. Dado su tamaño, no sorprende que estudios taxonómicos previos no hayan encontrado rasgos morfológicos diferenciadores claros para todo el género. El género *Eurytoma* es sin duda uno de los que mayor dificultad entraña a nivel taxonómico dentro de Chalcidoidea, y la mayoría de sus especies presentan una morfología adulta muy similar con escasa variación. Por este motivo *Eurytoma* agrupa numerosas especies que no pueden ser asignadas de ninguna forma a otros géneros con rasgos más claramente distintivos (Bouček, 1988), lo cual convierte al género *Eurytoma* en una especie de “cajón de sastre” para muchas especies de incierta posición taxonómica. Recientes análisis de filogenia, con datos moleculares de diferentes muestras limitadas de especies, han generado resultados muy contradictorios, apoyando hipótesis monofiléticas (Ghajarieh *et al.*, 2006) o para/polifiléticas (Chen *et al.*, 2004) en *Eurytoma*. Los resultados del presente estudio están poco resueltos pero sugieren que *Eurytoma* es un grupo parafilético en relación a *Sycophila*. En base al estudio realizado con la morfología larval no se pudieron encontrar sinapomorfías que fueran compartidas por todas las especies del género estudiadas. A pesar de ello, comparten ciertamente algunos rasgos diagnósticos importantes, incluyendo el patrón de quetaxia cefálica, la forma del labro y el tamaño relativo y la forma general de las mandíbulas. Los resultados sugieren además que cada larva presenta una serie de rasgos que permiten distinguir las especies claramente.

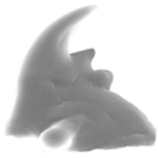
En un trabajo previo, Zerova (1995) utilizó características morfológicas y biológicas para dividir las especies paleárticas de *Eurytoma* en 14 grupos de especies. El presente análisis ha incluido representantes de tres de esos grupos, *robusta*, *rosae* y *cynipsea*. En el análisis bayesiano (fig. 21) sólo aparecen soportados dos grupos: uno que comprende las especies del grupo “*cynipsea*” asociadas con agallas de cinípidos sobre herbáceas de la familia Asteraceae, y un clado agrupando *E. rosae* y una especie sin describir de *Eurytoma* asociada con *Papaver somniferum* (Papaveraceae):



- Grupo de especies “robusta”: el presente grupo incluye *E. infracta*, *E. strigifrons* y *E. robusta* (Zerova & Seryogina, 2006). Las relaciones filogenéticas entre las especies de este grupo, así como su emplazamiento dentro del género están aún por resolver.

 - Grupo de especies “rosae”: este grupo incluye *E. rosae* y *E. brunniventris*, dos de los parasitoides más comunmente asociados con agallas de cinípidos, junto con otras 30 especies paleárticas (Zerova, 1995). Claridge & Askew (1960) se refirieron a este grupo como un complejo de especies gemelas indistinguibles por su morfología adulta pero perfectamente separables en base a la morfología del huevo. Un estudio preliminar más reciente con datos moleculares (Ács *et al.*, 2002) confirma la diferenciación entre *E. brunniventris* y *E. rosae*. En el presente estudio se encontró que tanto *E. rosae* como *E. brunniventris* muestran diferencias muy claras adicionales a las ya comentadas en su morfología larval, fundamentalmente a nivel de la estructura mandibular.
- *Sycophila*.

El análisis bayesiano elaborado soporta la monofilia de las especies de *Sycophila* analizadas, según se puede observar en la figura III.20, y es congruente con los resultados obtenidos en análisis recientes elaborados con datos moleculares (Ghajarieh *et al.*, 2006). Los rasgos morfológicos de las larvas que soportan la monofilia del género *Sycophila* son: reducción de la quetotaxia corporal y cefálica; división profunda del labro en siete lóbulos diferentes; reducción general del tamaño de las mandíbulas y hábito endoparasitoide. Sin embargo los datos del presente trabajo no resuelven las relaciones dentro del género. El agrupamiento en dicho análisis bayesiano, aunque está debilmente soportado, es muy interesante en el sentido que las especies de *Sycophila* que atacan agallas de cinípidos asociadas a *Quercus* no comprenden un único clado, sino que se encuentran mezcladas en el mismo grupo con aquellas asociadas a



agallas sobre plantas herbáceas. Este grupo no refleja las relaciones existentes inferidas entre las especies del género *Sycophila* utilizando datos de morfología adulta (Claridge, 1959a; Nieves-Aldrey, 1984).

5. 3. Características biológicas.

La familia Eurytomidae comprende una de las más ricas entre las familias de parasitoides asociados a agallas de cinípidos, tan sólo rivalizando con Pteromalidae y Torymidae (Askew 1984; Askew *et al.*, 2006a). Los euritómidos son más diversos en agallas de las tribu Aylacini, desarrolladas sobre plantas herbáceas de las familias Asteraceae, Lamiaceae, Papaveraceae y Rosaceae, habiendo sido citadas hasta la fecha 28 especies asociadas a dichas agallas (Askew *et al.*, 2006). La riqueza es debida sobre todo al alto número de especies de *Eurytoma*, cuyos rangos de hospedador varían desde la monofagia, hasta la oligofagia y polifagia. Al contrario, Eurytomidae es una familia menos diversa en comunidades asociadas a agallas en especies de *Quercus*, con no más de 10 especies reconocidas hasta la fecha en Europa. Sin embargo al menos una especie de *Eurytoma* (*E. brunniventris*) y dos de *Sycophila* (*S. biguttata*, *S. variegata*) son relativamente comunes y se encuentran extendidas por numerosas comunidades de agallas de cinípidos asociadas a *Quercus* (Askew 1961a, 1984; Zerova 1995; Schönrogge *et al.*, 1995, 1996a, b; Aebi *et al.*, 2006).

Las especies de *Eurytoma* asociadas con agallas de Aylacini aparecen predominantemente en plantas de la familia Asteraceae, resultado de la abundancia de especies de cinípidos pertenecientes a los géneros *Isocolus*, *Phanacis* y *Timaspis*, sobre todo, que inducen agallas sobre plantas de esta familia. Los resultados obtenidos en el presente trabajo sugieren además estrechas relaciones filogenéticas entre un conjunto de especies de *Eurytoma* pertenecientes al grupo de especies *cynipsea* asociadas a agallas de cinípidos sobre Asteraceae, sugiriendo además la posibilidad de que la planta hospedadora cambie en función de las especies gemelas. El resto de especies de *Eurytoma* incluidas en el análisis realizado atacan agallas de cinípidos desarrolladas sobre Lamiaceae, Asteraceae, Rosaceae, Sapindaceae y Fagaceae, aunque la falta de resolución filogenética no permite muchas especulaciones acerca de los patrones

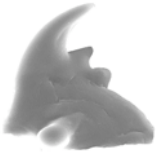


desarrollados en su radiación a lo largo de sus hospedadores cinípidos y plantas hospedadoras.

5. 4. Conclusiones finales y perspectivas.

Los resultados del presente estudio muestran, como ha sido ya someramente señalado en trabajos previos de otros autores (Roskam, 1982; Henneicke *et al.*, 1992), que la larva de Eurytomidae, al igual que ocurría en la de Torymidae (ver capítulo II), presenta una fuente sorprendentemente rica de caracteres morfológicos externos. Estos caracteres pueden ser utilizados para separar especies que son prácticamente indiferenciables desde el punto de vista de la morfología adulta, y podría ser desde luego una fuente de información muy valiosa para abordar en profundidad estudios sobre las redes tróficas de las comunidades de cinípidos.

Fruto del trabajo realizado se podría concluir que la familia Eurytomidae requiere una amplia revisión taxonómica y filogenética, y los caracteres larvales se postulan como unos potentes aliados en esta tarea. De manera más general, el análisis de la morfología larval podría tener un valor significativo en la taxonomía y filogenia de Chalcidoidea.



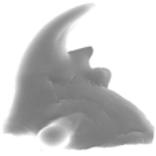


Apéndice III.I: Caracteres morfológicos de la larva terminal de las especies de Eurytomidae utilizados para los análisis filogenéticos.

Los caracteres presentes en el siguiente listado aparecen desordenados y no representan en ningún caso una serie natural de transformación lineal. Estos aparecen así mismo agrupados según la región corporal, para todo el cuerpo, cabeza y complejo bucal, el cual aparece a su vez subdividido en labro, maxilas y mandíbulas.

Cuerpo

1. Segmentos corporales: (0) más anchos aproximadamente hacia la mitad del cuerpo, dándole a la larva una apariencia fusiforme (figs. III.6A, B, C, F, E, F, G, H; III.7C, D, E, F; III.8A, D); (1) más anchos aproximadamente a nivel de los segmentos 1-3 (fig. III.7A, B); (2) con la misma anchura en prácticamente todo el cuerpo, dándole a la larva una apariencia subrectangular o cilíndrica (fig. III.8B, C).
2. Relación entre longitud y anchura del cuerpo en vista ventral (medida a nivel del tercer segmento abdominal): (0) cuerpo relativamente largo y estrecho, entre 2,3-2,9 veces más largo que ancho (figs. III.6A, H; III.7C); (1) cuerpo relativamente corto y ancho, entre 1,3-2,2 veces más largo que ancho (figs. III.6B, C, D, E, F, G; III.7A, B, D, E, F; III.8A, B, C, D).
3. Forma del margen ventral de los segmentos 4-8 (vista lateral): (0) recta o ligeramente convexa (fig. 10A); (1) fuertemente convexa (figs. III.9A, B, C, D, E, F, G, H; III.10B, D, E, F; III.11A, B, C, D).
4. Protuberancias antero-dorsales (vista lateral): (0) presentes al menos en un segmento, no sobresaliendo del margen dorsal de los segmentos corporales (figs. III.9D, F, G; III.10A, D, F; III.11A, B, D); (1) presentes al menos en un segmento, claramente sobresaliendo del margen dorsal de los segmentos corporales (figs. III.9A, B, C, E, H; III.10B, C, E; III. 11C).
5. Patrón de quetotaxia corporal (vista lateral): (0) cuerpo fuertemente setoso; numerosas filas de sedas largas y erectas en todos los segmentos corporales, generalmente más densas hacia la región ventral; sedas normalmente tan largas o más que la longitud de un segmento corporal (no ilustrado); (1) generalmente con sólo tres filas de sedas presentes al menos en los segmentos torácicos (dorsal, lateral y ventral); sedas mucho más cortas que la longitud de un segmento corporal, excepto en el caso de los segmentos torácicos que podrían tener relativamente las sedas más largas, aunque nunca mucho más que la longitud de un segmento corporal (figs. III.9A, B, C, D, E, F, G, H; III.10A, B, C, D, E); (2) cuerpo casi glabro, sin ninguna seda visible (figs. III.10F, III.11A, B, C, D).
6. Escultura de los segmentos abdominales (en vista lateral): (0) lisa o ligeramente rugosa (figs. III.9A, B, C, D, E, F, G, H; III.10A, B, C, D, E, F; III.11A, B, C, D); (1) pustulada (con vesículas verrugosas) (no ilustrado).



7. Escultura del primer segmento torácico (vista anterior): (0) lisa (figs. III.6A, B, C, D, E, F, G, H; III.7A, B, C, D, E, F; III.8A, B, C, D); (1) pustulada (con vesículas verrugosas) al menos en parte (no ilustrado); (2) irregularmente estriada-rugosa (no ilustrado).

Región cefálica

8. Forma de la cabeza: (0) más o menos redondeada, ligeramente más ancha que alta (fig. III.14F); (1) más o menos trapezoidal, entre 1,1-1,3 veces más ancha que alta (figs. III.12A, B, C, D, E, F; III.13A, B, C, D, E, F; III.14A, B, C, D, E); (2) transversa, 1,7 veces más ancha que alta (fig. III.5A).
9. Margen superior del vértex: (0) convexo, redondeado (fig. III.14F); (1) ligeramente cóncavo (figs. III.12A, B, C, E, F; III.13A, B, C, D, E, F; III.14A, B, C, D, E); (2) recto (figs. III.5A, B; III.12D).
10. Área medial del vértex: (0) no incisa (figs. III.12A, B, C, D, E, F; III.13A, B, C, D, E, F; III.14A, B, C, D, E, F); (1) incisa (fig. III.5A, B).
11. Área antenal: (0) indistinta (figs. III.5A; III.12A, B, C, D, E, F; III.13A, B, C, D, E, F; III.14A, B, C, D, E, F); (1) distinta (fig. III.5B).
12. Posición relativa de las antenas (vista anterior): (0) en la región media de la cabeza; relación: distancia entre las antenas al margen anterior del clípeo y de las antenas al margen superior del vértex= 0,6-1,3 (figs. III.5A; III.12A, B, C, D, E, F; III.13A, B, C, D, E, F; III.14A, B, C, D, E, F); (1) situadas relativamente altas en la cabeza; relación > 1,3 (fig. III.5B).
13. Patrón de quetotaxia cefálica: (0) Sedas muy cortas, indistintas o ausentes (figs. III.5A, B); (1) patrón básico de quetotaxia compuesto por no más de 5-7 pares de sedas (figs. III.12A, B, C, D, E, F; III.13A, B, C, D, E, F; III.14A, B, C, D, E, F).
14. Escultura cefálica (vista anterior): (0) lisa (figs. III.5A, B; III.12A, B, C, D, E, F; III.13A, B, C, D, E, F; III.14A, B, C, D, E, F); (1) con vesículas verrugosas, al menos en parte (no ilustrado).
15. Número de sedas en el vértex: (0) sin sedas (fig. III.5A, B); (1) un par presente (figs. III.12A, B, C, D, E, F; III.13A, B, C, D, E, F; III.14A, B, C, D, E, F); (2) dos pares presentes, uno antero-lateral y otro antero-medial (fig. III.5C).
16. Posición de las sedas antero-mediales del área antenal: (0) situadas al mismo nivel o ligeramente por encima o debajo de las antenas (figs. III.12A, B, C, D; III.13A, C, D, E, F; III.14A, C, D, E, F); (1) situadas claramente por encima de las antenas (fig. III.5C); (2) situadas claramente por debajo de las antenas (figs. III.12E, F; III.13B).
17. Relación entre la longitud de las sedas antero-mediales del área antenal y la separación entre antenas: (0) corta, < 0,2 veces la distancia entre antenas (figs. III.5A, B; III.14B, C, D, E, F); (1) intermedia; entre 0,2-0,5 veces la distancia entre antenas (figs. III.5C; III.12A, B, D, E, F; III.13A, C, F); (2) larga; >0,5 veces la distancia entre antenas (figs. III.13B, D, E; III.14A).

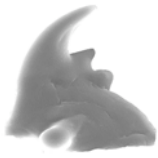


18. Distancia relativa entre las sedas antero-mediales del vértex: (0) más corta que la distancia entre antenas; relación entre 0,33-0,65 (figs. III.5C; III.12A, C; III.13D; III.14A); (1) aproximadamente tan larga como la distancia entre antenas; relación entre 0,89-1,18 (figs. III.12B, F; III.13A, B, E, F, III.14B, D, E); (2) más larga que la distancia entre antenas; relación entre 1,33-1,46 (figs. III.12E; III.13C; III.14C, F).
19. Posición relativa de las sedas antero-mediales del vértex: (0) situadas relativamente altas en la cara, mucho más cercanas al margen anterior del vértex que a las antenas (figs. III.5C; III.12A, B, C, D, F; III.13A, B, D, E, F; III.14A, B, C, D, E); (1) situadas más o menos a mitad de camino entre el margen anterior del vértex y las antenas (figs. III.12E; III.13C; III.14F).
20. Par de sedas supra-clipeales (situadas medialmente entre el clípeo y las antenas): (0) ausentes (figs. III.12A, B, C, D, E, F; III.13A, B, C, D, E, F; III.14A, B, C, D, E, F); (1) presentes (fig. III.5C).
21. Sedas clipeales: (0) dos pares presentes, uno antero-medial y otro lateral (fig. 5E); (1) un par presente situado medialmente sobre el margen ventral del clípeo (fig. 5C); (2) un par presente situado lateralmente sobre el nivel del margen ventral del clípeo (fig. 15F).
22. Longitud de las sedas dorso-labiales: (0) tan largas como las sedas clipeales (figs. III.12A, B, C, D; III.13A, C, D; III.14D, E); (1) más largas que las sedas clipeales (fig. III.12E, F; III.13B, E, F; III.14A, B, C, F).
23. Margen ventral del clípeo: (0) distinto (con sutura distinta y marcada) (figs. III.5A, B, C; III.12A, B, C, D, E; III.13A; III.14A, B, C, E, F); (1) indistinto, la sutura no es diferenciable (figs. III.12F; III.13B, C, E, F; III.14D).
24. Forma del margen ventral del clípeo: (0) recto, entero (figs. III.5E, F; III.15A, B, C, D, E, F, G, H, I, J; III.16A, B, C, D, E, F, G, H, I, J); (1) serrado (fig. III.5D).

Piezas bucales

Labro

25. Forma del labro: (0) más o menos sub-rectangular, no dividido (fig. III.5D, F); (1) dividido en dos lóbulos laterales y una pieza central rectangular algunas veces subdividida en tres lóbulos (fig. III.5E); (2) dividido en dos lóbulos laterales y una parte medial subdividida en tres lóbulos mas o menos diferenciados (figs. III.15A, B, C, D, E, F, G, H, I, J; III.16A, B, C, D, E, F, G, H, I, J).
26. Divisiones de la pieza medial del labro: (0) superficiales, generalmente limitadas a su parte apical, generando cinco lóbulos escasamente diferenciados (figs. III.15B, D, E, F, G, I, J; III.16B); (1) profundas, casi alcanzando el nivel de las sedas labrales, generando cinco lóbulos claramente diferenciados (fig. III.15A, C, H; III.16A, C, D, E, F, G, H, I, J).

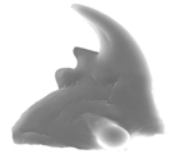


Maxilas

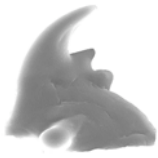
27. Maxilas: (0) indistintas, no bien diferenciadas respecto al labio (fig. III.5A, B); (1) bien diferenciadas del labio, sin escotadura basal (figs. III.5D, E, F; III.15A, B, C, D, E, F, G, H, I, J; III.16A, B, C, D, F, G, H, I, J); (2) bien diferenciadas del labio, con una escotadura basal distinta situada en el margen interno (fig. III.16E).
28. Palpos maxilares: (0) ausentes o inconspicuos (figs. III.5A, D; III.15H; III.16A, D, E, F, G, H, I, J); (1) conspicuos (figs. III.5B, E, F; III.15A, B, C, D, E, F, G, I, J; III.16B, C).

Mandíbulas

29. Mandíbulas: (0) invisibles, cubiertas por el labro (fig. III.5A, B, D, F); (1) expuestas en parte, al menos siendo la punta visible (figs. III.5E III.15B, D, E, F, G, I, J; III.16A, B, D, E, F, G, H, I); (2) parte apical del diente casi completamente visible (figs. III.15A, C, H; III.16C, J).
30. Número de dientes en la mandíbula derecha: (0) uno (fig. III.5G, H); (1) dos (fig. III.17B, C, D, F, G, H, I, J, K, L, N, O, P, Q, R, S); (2) tres o cuatro (fig. III.17A, E).
31. Número de dientes en la mandíbula izquierda: (0) uno (no ilustrado) (1) dos (no ilustrado) (2) tres o cuatro (fig. III.17M).
32. Forma general del diente principal: (0) relativamente corto y ancho, relación entre su longitud y anchura medida en su base= 1,36 (fig. III.17H); (1) de forma intermedia, relación entre su longitud y anchura medida en su base entre 1,59-2,08 (fig. III.17A, B, E, F, G, I, J, K, N); (2) largo y fino, relación entre su longitud y anchura medida en su base entre 2,19-2,59 (fig. III.17D, L, M, O, P, Q, R, S).
33. Forma del ápice del diente principal: (0) margen externo del diente principal fuertemente convexo; ápice moderada o fuertemente curvado (fig. III.17A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, N, O, P, Q, R, S, T); (1) margen externo del diente principal casi recto o ligeramente convexo; ápice ligeramente curvado o no curvado (fig. III.17L, M).
34. Ápice del segundo diente: (0) más o menos agudo (fig. III. 17A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, O, P, Q, R, S); (1) romo o redondeado (fig. III.17N, Q).
35. Dirección del ápice del segundo diente: (0) ápice recto, dirigido hacia arriba en la misma dirección que el diente principal (fig. III.17A, B, C, D, E, G, I, J, K, L, M, N, O, P, Q, R, S); (1) ápice moderadamente recurvado hacia dentro (fig. III.17H); (2) fuertemente recurvado hacia dentro (fig. III.17F).
36. Margen interno de la mandíbula, desde la base del segundo diente, (vista anterior): (0) más o menos recto, margen no interrumpido (fig. III.17B, F, G, H, J, K, N, O, P, Q, R, S); (1) segundo diente más ancho en su base con lo que el margen interno primero desciende abruptamente y después continúa recto (fig. III.17C); (2) margen interno formando una pequeña proyección cercana a la base del segundo diente (fig. III.17M); (3) margen interno formando una pequeña proyección relativamente distante de la base del segundo diente (fig. 17I); (4) margen interno formando dos pequeñas proyecciones cercanas a la base del

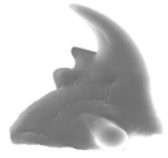


segundo diente, dándole a la mandíbula la apariencia de tener cuatro dientes (fig. III.17E);
(5) margen interno basal fuertemente convexo (fig. III.17D).



Apéndice III.II.- Matriz de estados de carácter resultante de la codificación de los caracteres enumerados en el apéndice III.I. El símbolo '?' indica falta de información debido a la imposibilidad de observar ese estado de carácter en los ejemplares utilizados; el símbolo '-' se usa si el carácter es inaplicable en una especie particular.

Especies	Caracteres			
	1	11	21	31
<i>Eurytoma aspila</i>	0011100110	0010101000	2010211122	210-0-
<i>Eurytoma brunniventris</i>	0111100110	0010101100	2010201111	110000
<i>Eurytoma cynipsea</i>	0111100110	001010-000	2010211121	1-0-0-
<i>Eurytoma infracta</i>	0110100120	0010101100	2010201111	120005
<i>Eurytoma mayri</i>	0111100110	0010121210	2110201112	210004
<i>Eurytoma pediaspisi</i>	0110100110	0010121110	2100201111	110020
<i>Eurytoma robusta</i>	0110100110	0010101100	2010201111	110000
<i>Eurytoma rosae</i>	0011100110	0010122100	2100211021	100010
<i>Eurytoma rufipes</i>	1100100110	0010101210	2000201111	110003
<i>Eurytoma sp. nr. aspila</i>	1111100110	0010102000	2010201111	110000
<i>Eurytoma sp. nr. jaceae</i>	0001100110	0010102100	2100211011	110000
<i>Eurytoma strigifrons</i>	0110100110	0010101100	2100201-11	221002
<i>Eurytoma timaspidis</i>	0111100110	0010102000	2110211121	110100
<i>Sycophila biguttata</i>	0100200110	0010100100	2110211011	120000
<i>Sycophila binotata</i>	0110200110	0010100200	2110212011	120000
<i>Sycophila flavicollis</i>	2110200110	0010100100	2000211011	120100
<i>Sycophila mayri</i>	2111200110	0010100100	2010211011	120000
<i>Sycophila submutica</i>	0110200000	0010100210	2110211021	120000
<i>Dichatomus acerinus</i> (EUL)	01??200221	01000-0--0	0-000-0000	0-----
<i>Eupelmus microzonus</i> (EUP)	0110002000	0010102100	0-010-1000	0-----
<i>Torymus cingulatus</i> (TOR)	0001000000	0010211001	1-000-1100	0-----
<i>Ormyrus pomaceus</i> (ORM)	0111111000	0011101100	0-001-1110	0-----
<i>Pteromalus hieracii</i> (PTE)	10??200121	1100000--0	0-000-0100	0-----





Caracteres	GF	CI	RI
1. Anchura de los segmentos corporales	0,600	0,500	0,333
2. Relación anchura/longitud del cuerpo (vista ventral)	0,500	0,250	0,250
3. Forma del margen ventral de segmentos corporales	0,500	0,250	0,000
4. Protuberancias anterodorsales	0,600	0,333	0,778
5. Patrón de quetotaxia corporal (vista lateral)	0,750	0,667	0,857
6. Escultura de los segmentos abdominales (vista lateral)	1,000	1,000	—
7. Escultura del primer segmento torácico (vista anterior)	1,000	1,000	—
8. Forma de la cabeza	0,750	0,667	0,667
9. Margen superior del vértex	0,750	0,667	0,800
10. Área medial del vértex	1,000	1,000	1,000
11. Área antenal	1,000	1,000	—
12. Posición relativa de las antenas (vista anterior)	1,000	1,000	1,000
13. Patrón de quetotaxia cefálica	1,000	1,000	1,000
14. Escultura cefálica general	1,000	1,000	—
15. Número de sedas en vértex	1,000	1,000	1,000
16. Posición de sedas antero-mediales del área antenal	0,600	0,500	0,000
17. Relación longitud sedas antero-mediales del área antenal/distancia de separación antenas	0,600	0,500	0,800
18. Distancia relativa entre sedas antero-mediales de área antenal	0,375	0,286	0,286
19. Posición relativa de sedas antero-mediales del vértex	0,600	0,333	0,333
20. Par de sedas supra-clipeales	1,000	1,000	—
21. Sedas clipeales	1,000	1,000	1,000
22. Longitud de sedas dorso-labiales	0,429	0,200	0,500
23. Margen ventral del clipeo	0,429	0,200	0,600
24. Forma del margen ventral del clipeo	1,000	1,000	—
25. Forma del labro	1,000	1,000	1,000
26. Divisiones de la pieza medial del labro	0,600	0,333	0,714
27. Estructura de la maxila	1,000	1,000	1,000
28. Estructura de los palpos maxilares	0,500	0,250	0,625
29. Visibilidad exterior de mandíbulas	0,429	0,333	0,429
30. Número de dientes en la mandíbula derecha	1,000	1,000	1,000
31. Número de dientes en la mandíbula izquierda	0,750	0,667	0,833
32. Forma del primer diente mandibular	1,000	1,000	1,000
33. Forma de la punta del primer diente mandibular	1,000	1,000	—
34. Forma del ápice del segundo diente mandibular	0,750	0,500	0,000
35. Dirección del ápice del segundo diente mandibular	1,000	1,000	—
36. Margen interno de la mandíbula	1,000	1,000	—

Tabla III.3.- Valores de ajuste de los caracteres para las hipótesis filogenéticas obtenidas en los análisis del presente estudio. Los caracteres no informativos (—) fueron excluidos del análisis. Se dan los valores de ajuste de Goloboff (GF) y de los índices de consistencia (CI) y retención (RI). Para los caracteres no informativos, en los cuales el número máximo y mínimo de pasos es el mismo, el valor RI fue reemplazado por ‘—’.

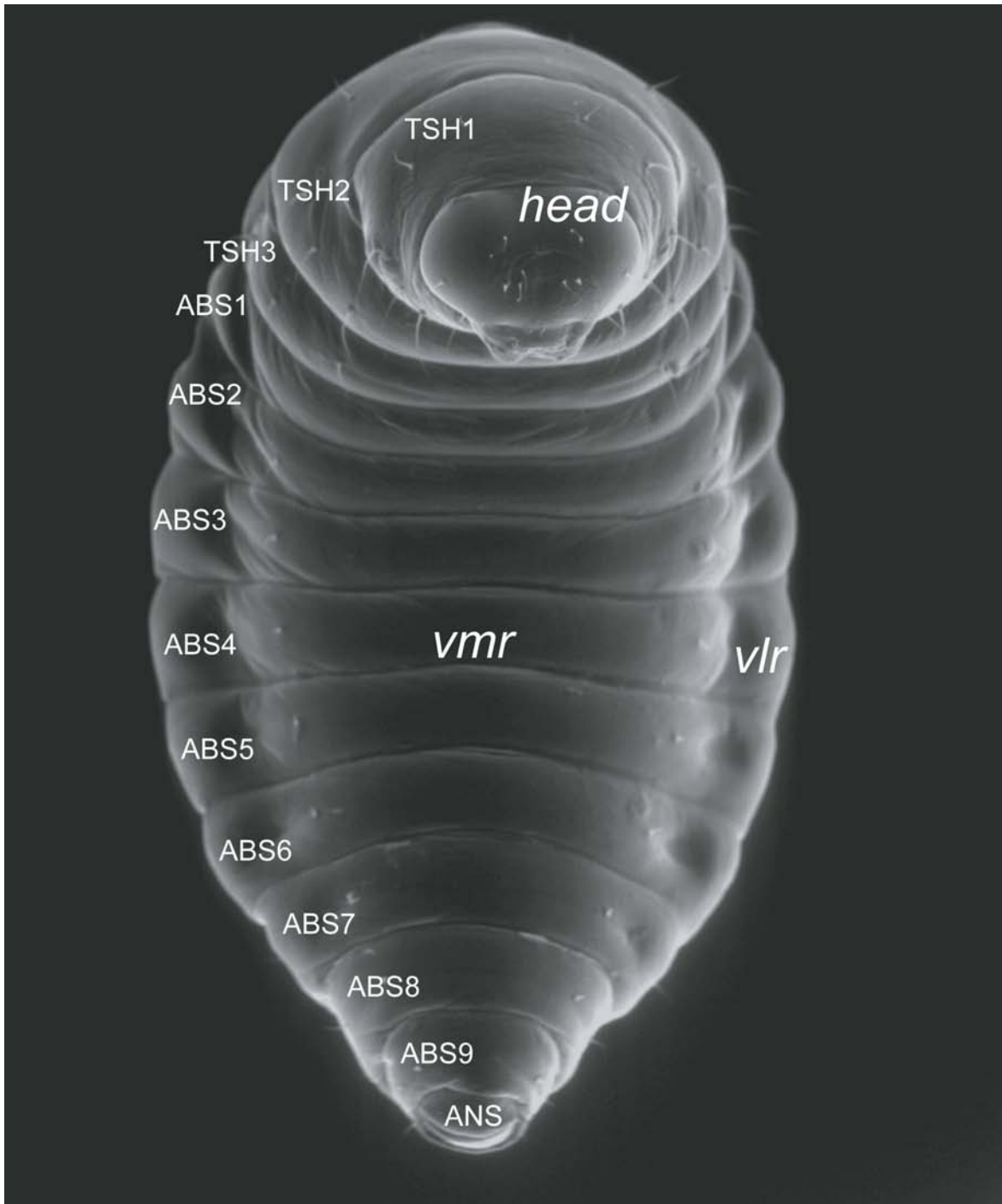


Figura III.1.- Cuerpo en vista ventral de *Eurytoma brunniventris* Ratzeburg, ilustrando la terminología utilizada en las descripciones generales (ver apartado de 2 en texto). Las letras definen diferentes partes anatómicas de la manera siguiente: ABS1-ABS9, segmentos abdominales; ANS, segmento anal; TSH1-TSH3, segmentos torácicos; vlr, region ventro-lateral; vlm, region ventro-medial.

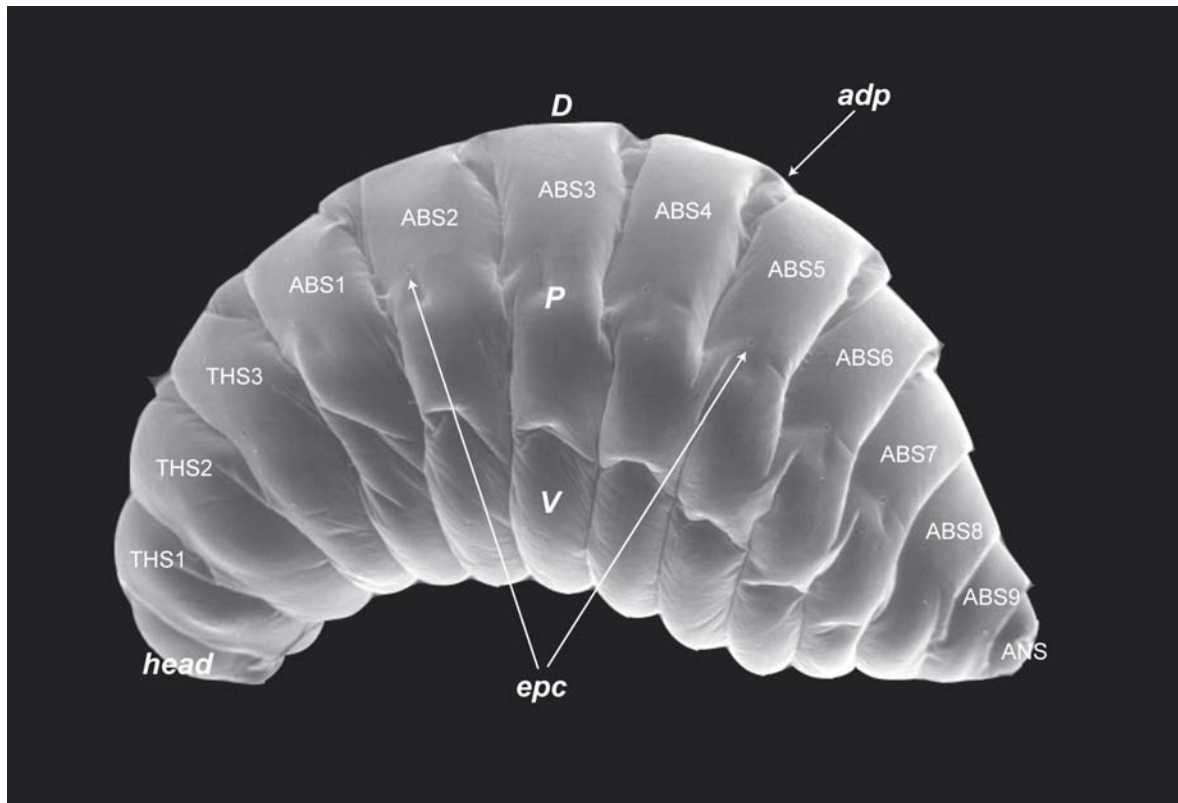


Figura III.2.- Cuerpo en vista lateral de *Sycophila submutica* Thomson. Las letras definen diferentes partes anatómicas de la manera siguiente: *ABS1-ABS9*, segmentos abdominales; *ANS*, segmento anal; *THS1-THS3*, segmentos torácicos; *adp*, protuberancias anterodorsales; *epc*, espiráculos. De acuerdo con esta vista, las sedas serán referidas a diferentes regiones corporales de la siguiente manera: área dorsal, *D*; área pleural, *P*; área ventral, *V*.

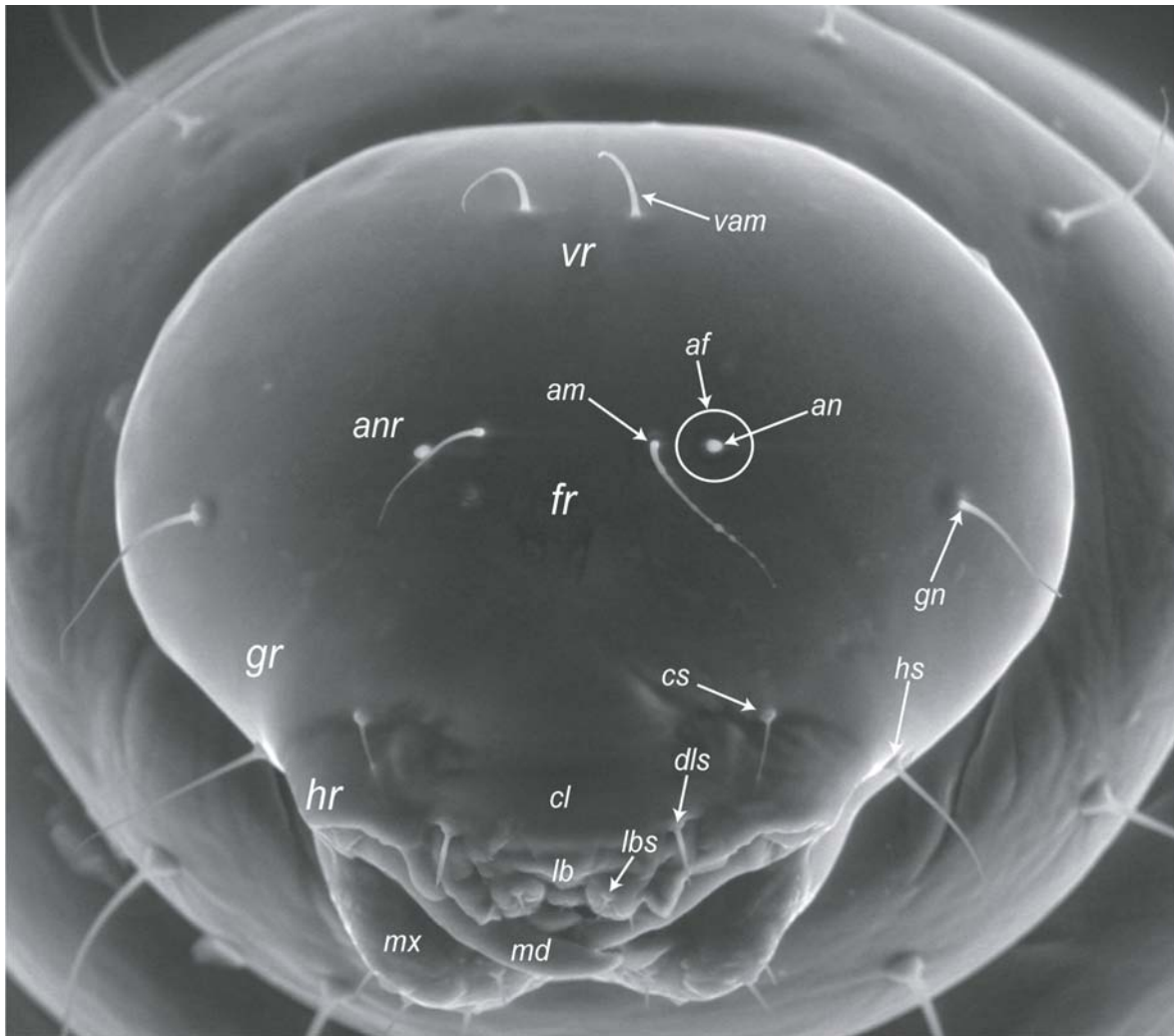


Figura III.3.- Vista anterior de la cabeza de *Eurytoma cynipsea* Boheman, ilustrando la terminología utilizada en las descripciones generales (ver apartado 2 en texto). Las letras definen diferentes partes anatómicas de la manera siguiente: *af*, foramen antenal; *am*, sedas antero-mediales de la región antenal; *an*, antena; *anr*, area antenal; *cl*, clípeo; *cs*, sedas clipeales; *dls*, sedas dorso-labiales; *fr*, frente; *gn*, sedas genales; *gr*, region genal; *hr*, region hipostomal; *hs*, sedas hipostomales; *lb*, labro; *lbs*, sedas labrales; *md*, mandíbulas; *mx*, maxilas; *vam*, sedas antero-medial del vértex; *vr*, región del vértex.

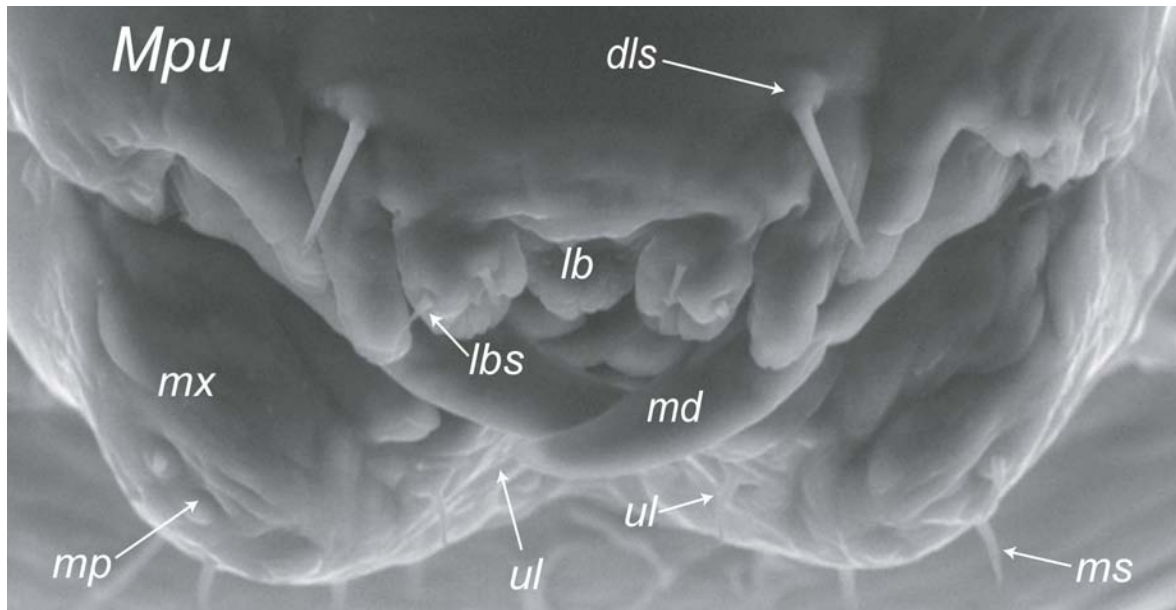


Figura III.4.- Vista anterior de las piezas bucales (*Mpu*) de *Eurytoma timaspidis* Mayr, mostrando el labio (*lb*) con las sedas dorso-labiales (*dls*), sedas labrales (*lbs*) y el complejo oral: *lbi*, labio; *mp*, palpos maxilares; *md*, mandíbulas; *ms*, sedas maxilares; *mx*, maxilas; *ul*, sedas antero-mediales del labio.

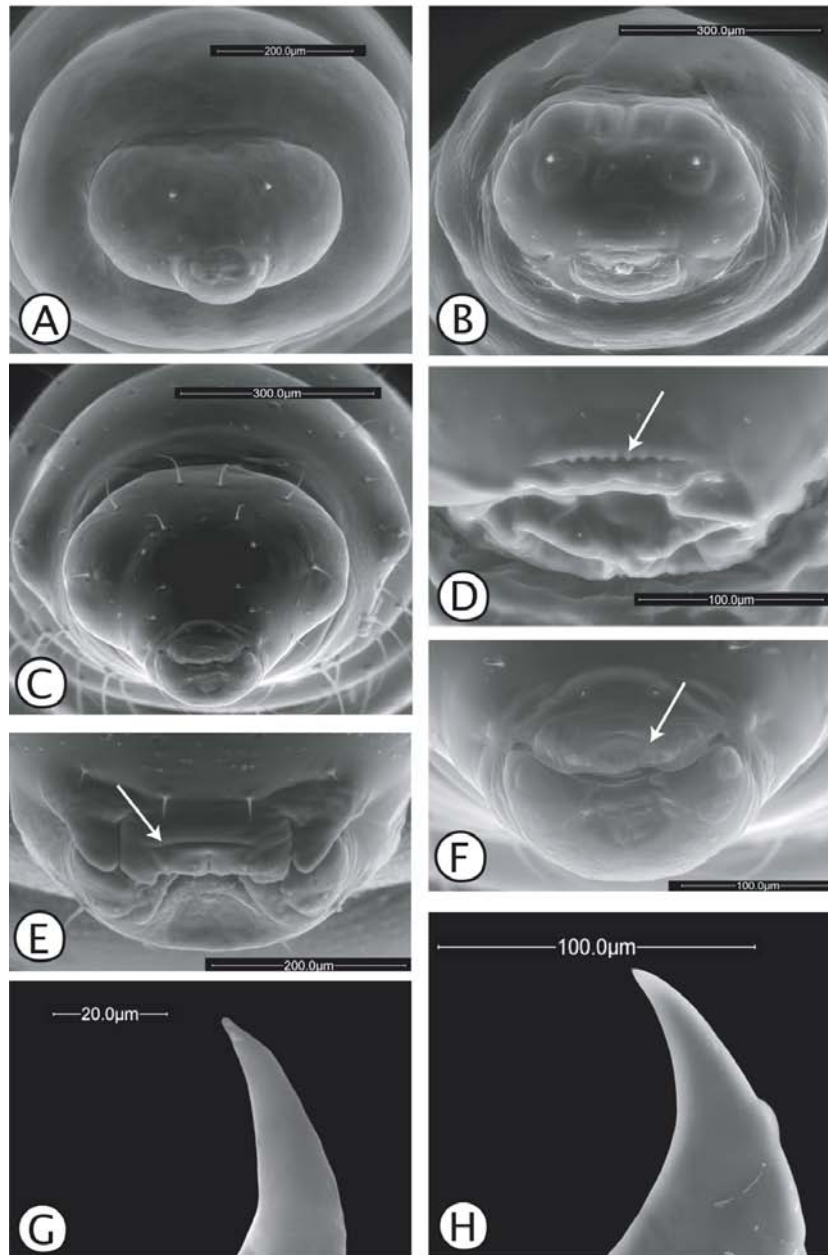


Figura III.5.- Vistas diferentes mostrando rasgos morfológicos destacables en las especies de Chacidoidea de distintas familias utilizadas como grupos externos en el estudio. –A. Vista anterior de la cabeza de *Dichatomus acerinus* (Eulophidae). –B. Vista anterior de la cabeza de *Pteromalus hieracii* (Pteromalidae). –C. Vista anterior de la cabeza de *Torymus cingulatus* (Torymidae). –D. Vista anterior de las piezas bucales de *Eupelmus microzonus* (Eupelmidae); la flecha señala el margen ventral del clípeo. –E. Vista anterior de las piezas bucales de *Ormyrus nitidulus* (Ormyridae); la flecha señala el labro. –F. Vista anterior de las piezas bucales de *Torymus cingulatus* (Torymidae); la flecha señala el labro. –G. Vista anterior de la mandíbula izquierda de *T. cingulatus* (Torymidae). –H. Vista anterior de la mandíbula derecha de *O. nitidulus* (Ormyridae).

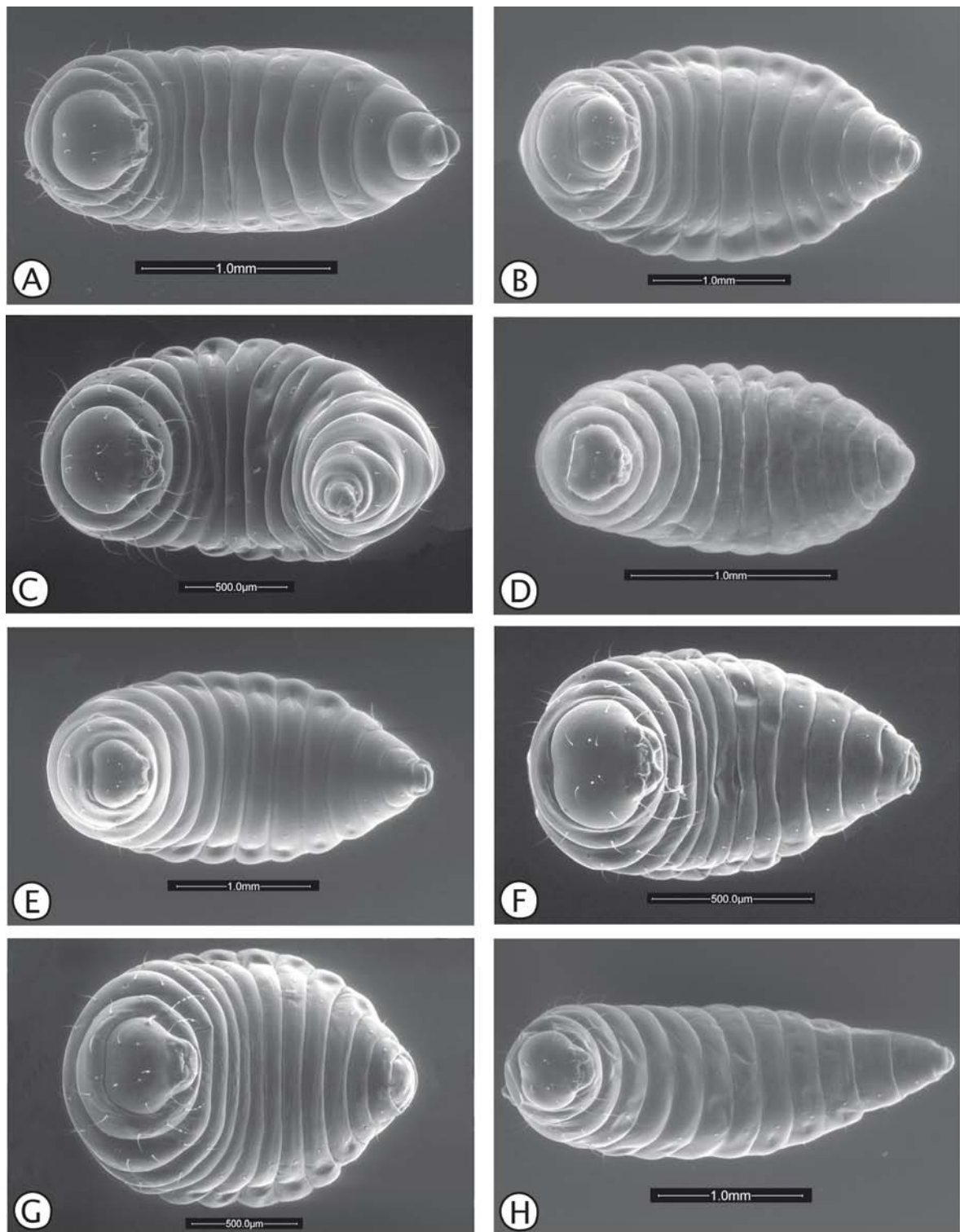


Figura III.6.- Vista ventral del cuerpo de la larva terminal de las especies: –A. *Eurytoma aspila* ex *Phanacis caulicola*. –B. *Eurytoma brunniventris* de agallas de *Cynips quercus* (gen. ágama). –C. *Eurytoma cynipsea* de agallas de *Phanacis hypochoeridis*. –D. *Eurytoma infracta*. –E. *Eurytoma mayri*. –F. *Eurytoma pediaspisi*. –G. *Eurytoma robusta*. –H. *Eurytoma rosae* de agallas de *Diplolepis rosae*.

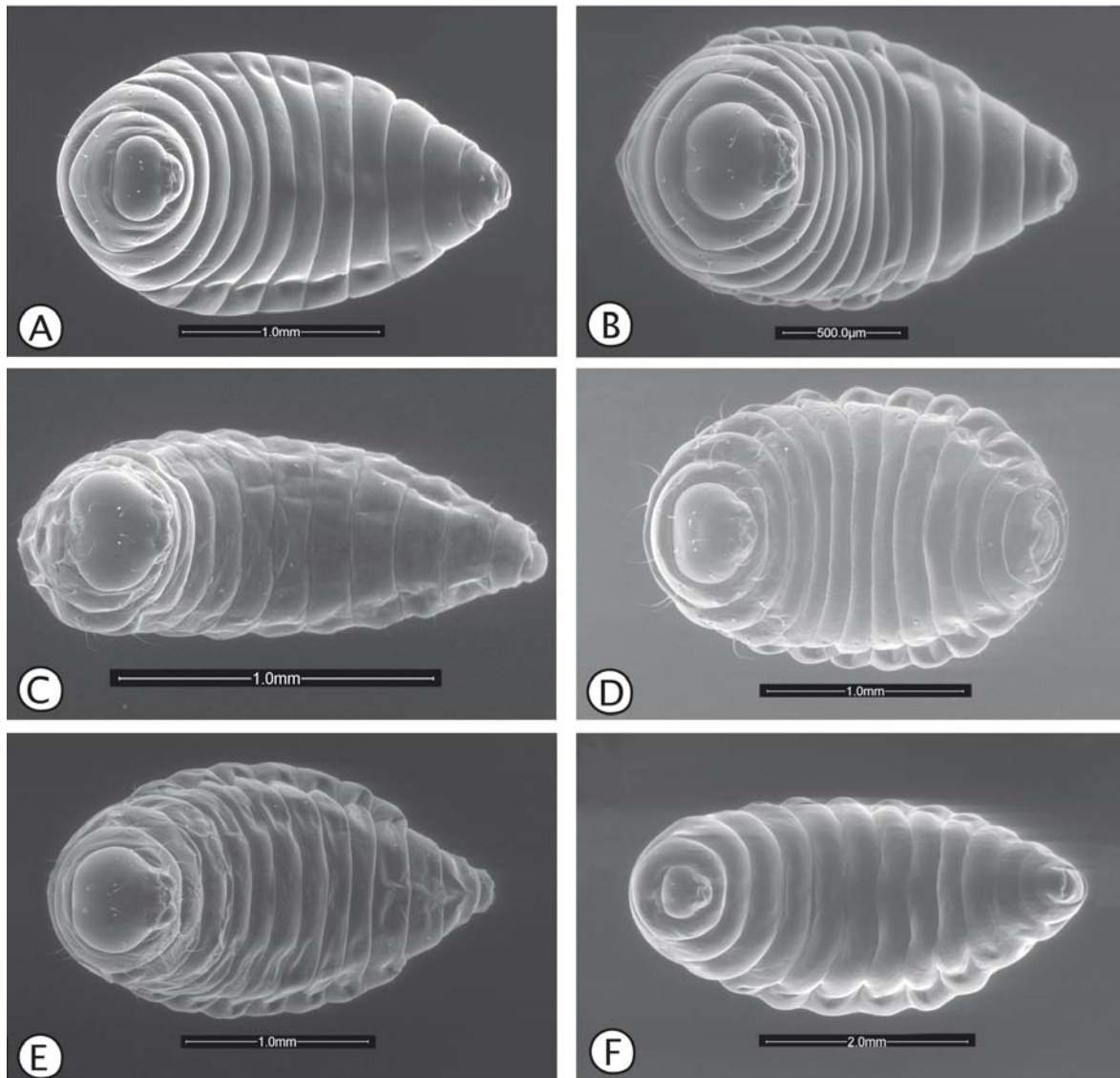


Figura III.7.- Vista ventral del cuerpo de la larva terminal de las especies: –A. *Eurytoma rufipes*. –B. *Eurytoma* sp. cercana a *aspila*. –C. *Eurytoma* sp. cercana a *jaceae*. –D. *Eurytoma strigifrons*. –E. *Eurytoma timaspidis*. –F. *Sycophila biguttata* de agallas de *Andricus quercustozae* (gen. ágama).

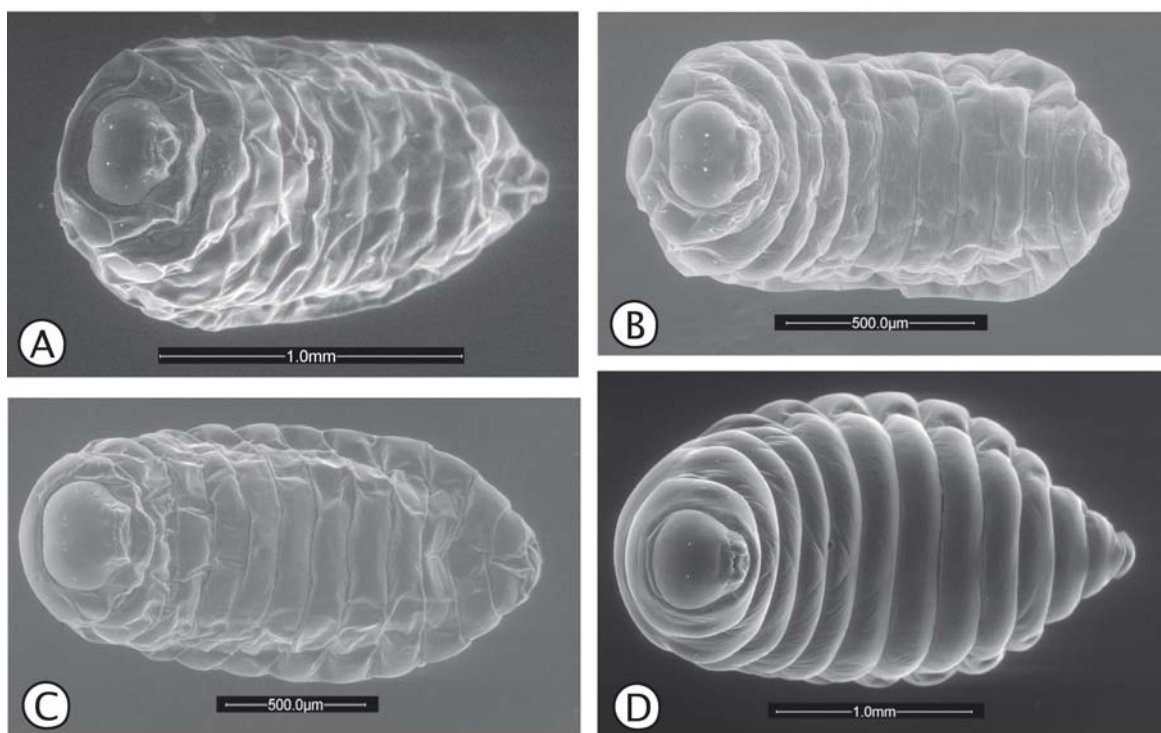


Figura III.8.- Vista ventral del cuerpo de la larva terminal de las especies: -A. *Sycophila binotata*. -B. *Sycophila flavicollis*. -C. *Sycophila mayri*. -D. *Sycophila submutica* en agallas de *Isocolus scabiosae* forma *rogenhoferi*.

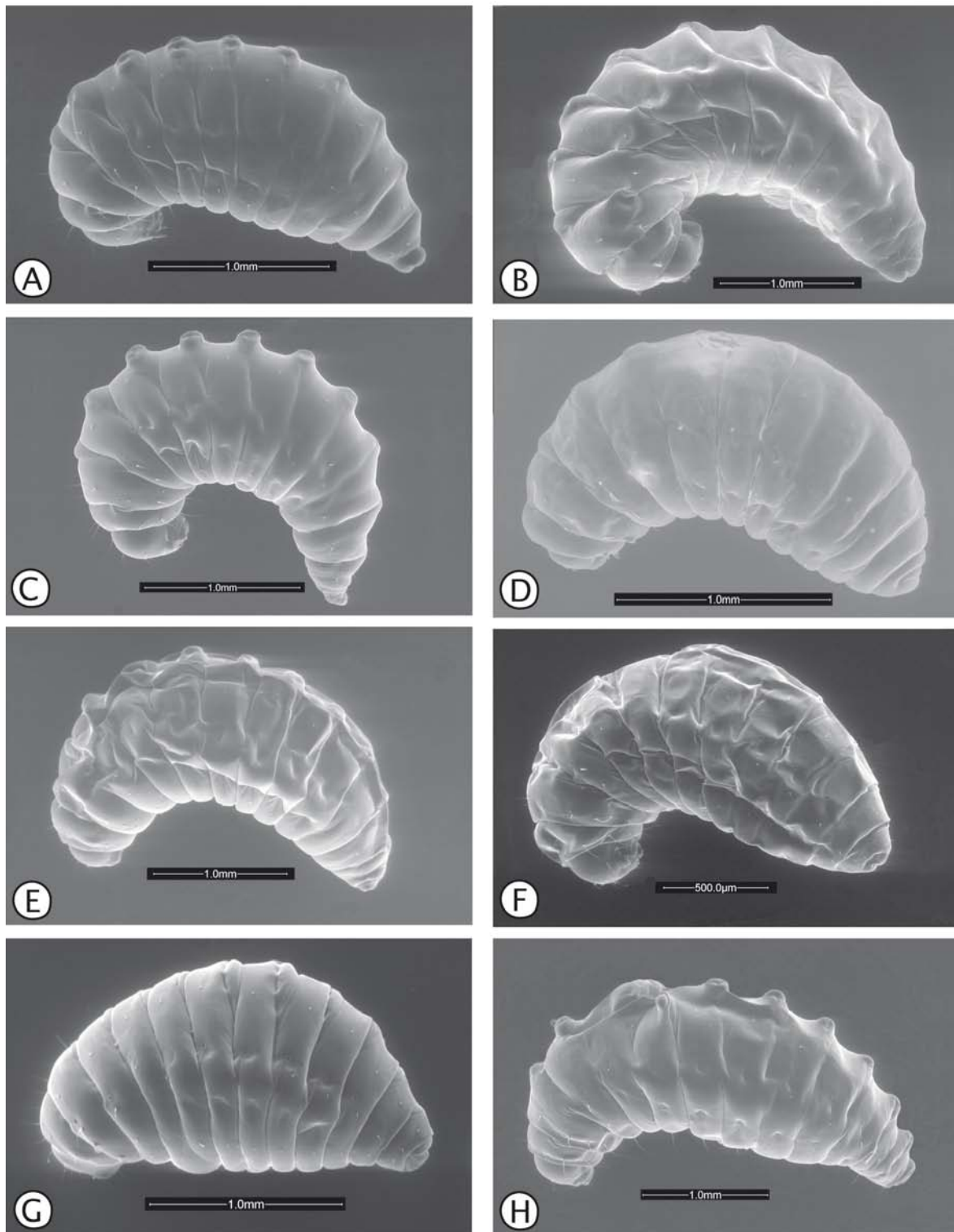


Figura III.9.- Vista lateral del cuerpo de la larva terminal de las especies: –A. *Eurytoma aspila* ex *Phanacis caulicola*. –B. *Eurytoma bruniventris* de agallas de *Cynips quercus* (gen. ágama). –C. *Eurytoma cynipsea* de agallas de *Phanacis hypochoeridis*. –D. *Eurytoma infracta*. –E. *Eurytoma mayri*. –F. *Eurytoma pediaspisi*. –G. *Eurytoma robusta*. –H. *Eurytoma rosae* de agallas de *Diplolepis rosae*.

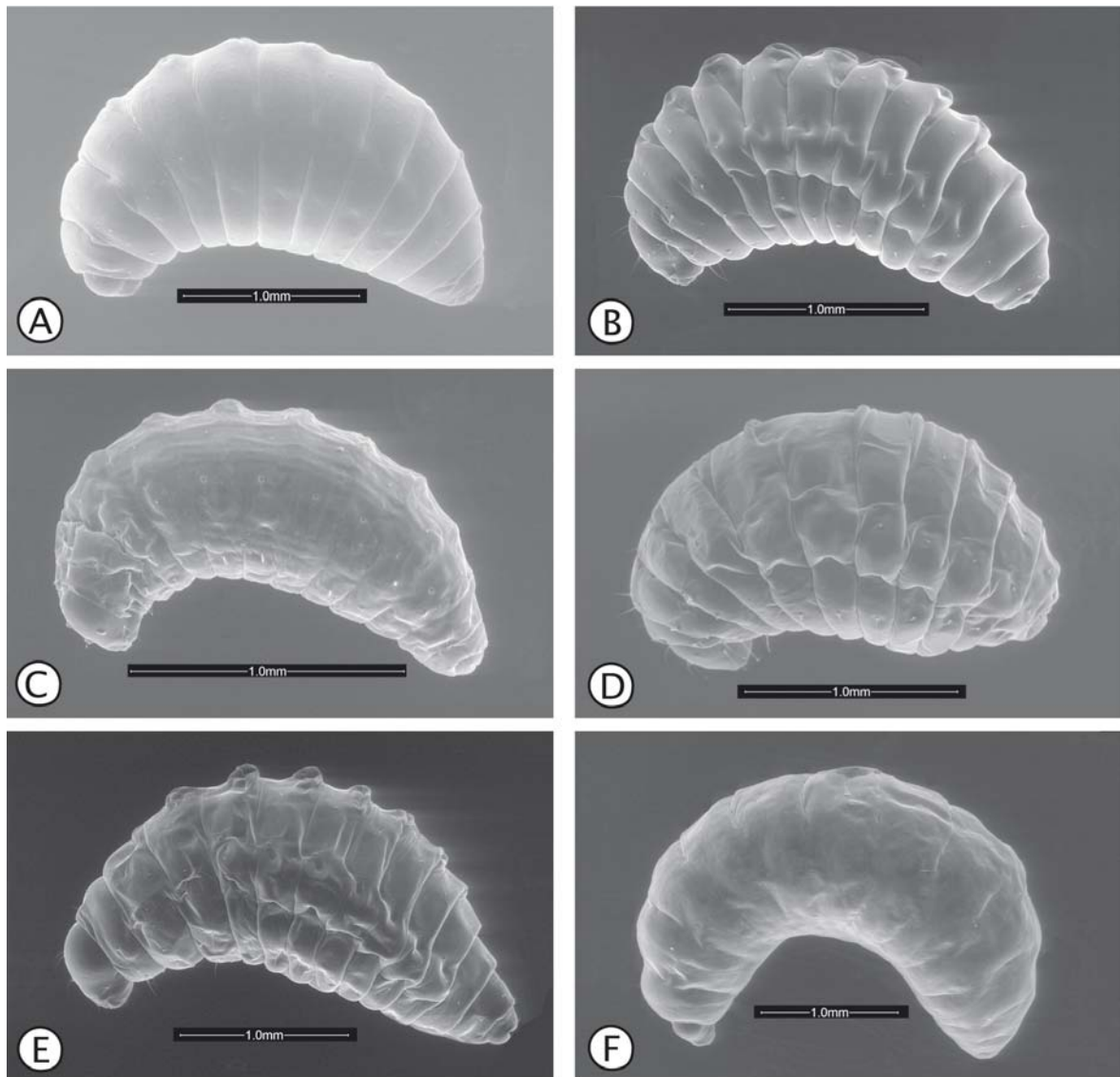


Figura III.10.- Vista lateral del cuerpo de la larva terminal de las especies: –A. *Eurytoma rufipes*. –B. *Eurytoma sp.* cercana a *aspila*. –C. *Eurytoma sp.* cercana a *jaceae*. –D. *Eurytoma strigifrons*. –E. *Eurytoma timaspidis*. –F. *Sycophila biguttata* de agallas de *Andricus quercustozae* (gen. ágama).

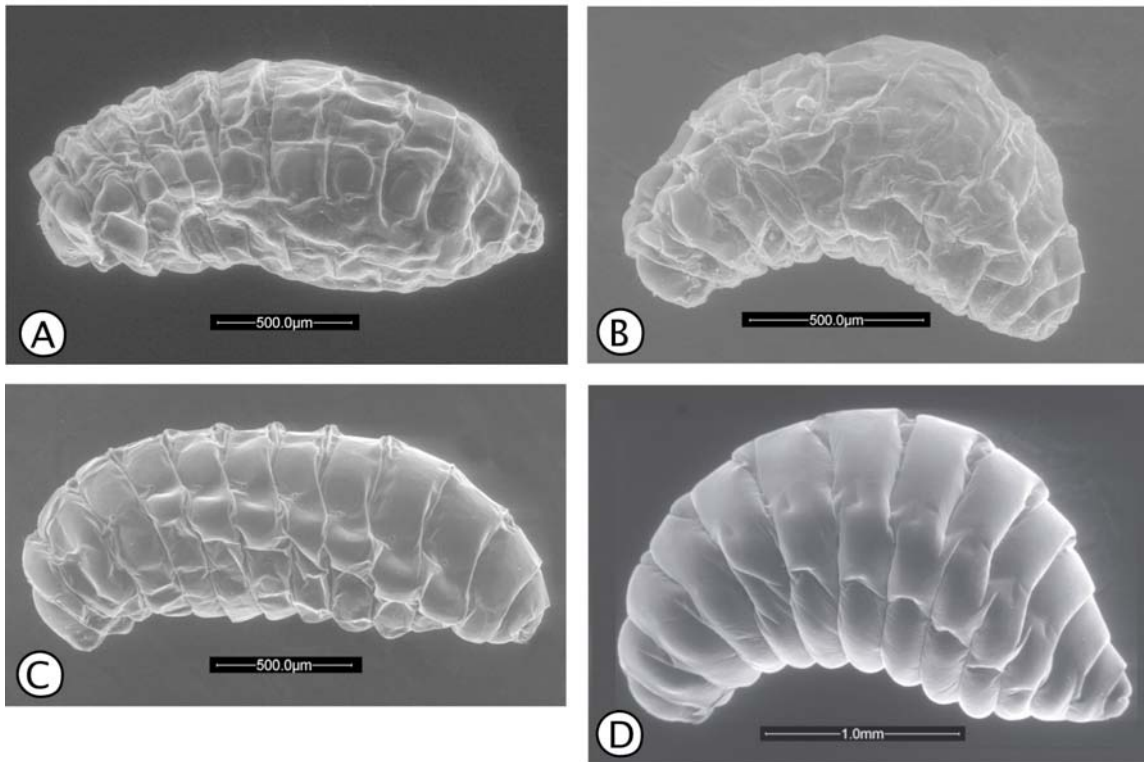


Figura III.11.- Vista lateral del cuerpo de la larva terminal de las especies: -A. *Sycophila binotata*. -B. *Sycophila flavicollis*. -C. *Sycophila mayri*. -D. *Sycophila submutica* de agallas de *Isocolus scabiosae* forma *rogenhoferi*.

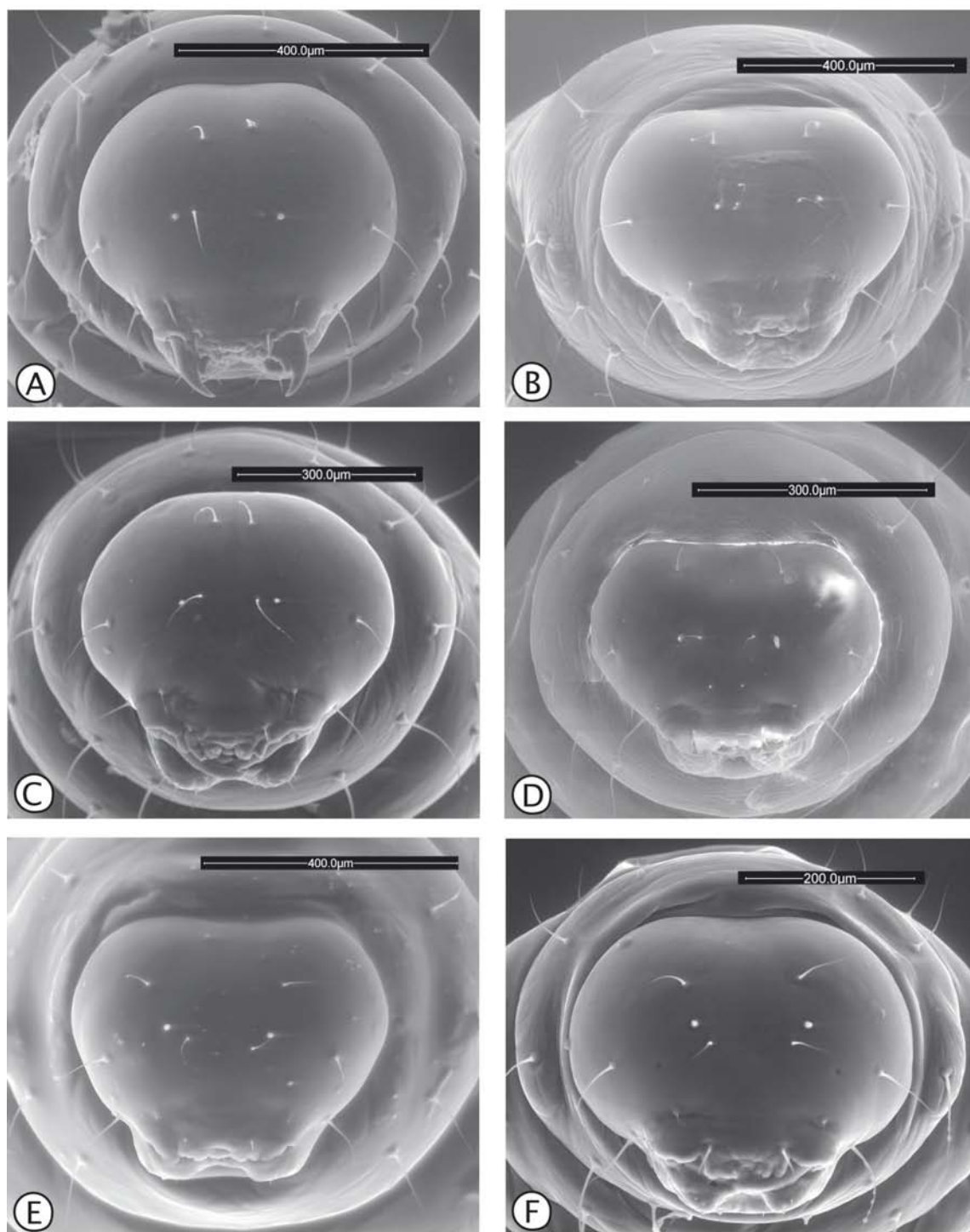


Figura III.12. Vista anterior de la cabeza de la larva terminal de las especies: –A. *Eurytoma aspila* de agallas de *Phanacis caulicola*. –B. *Eurytoma brunniventris* de agallas de *Cynips quercus* (gen. ágama). –C. *Eurytoma cynipsea* de agallas de *Phanacis hypochoeridis*.–D. *Eurytoma infracta*. –E. *Eurytoma mayri*. –F. *Eurytoma pediaspisi*.

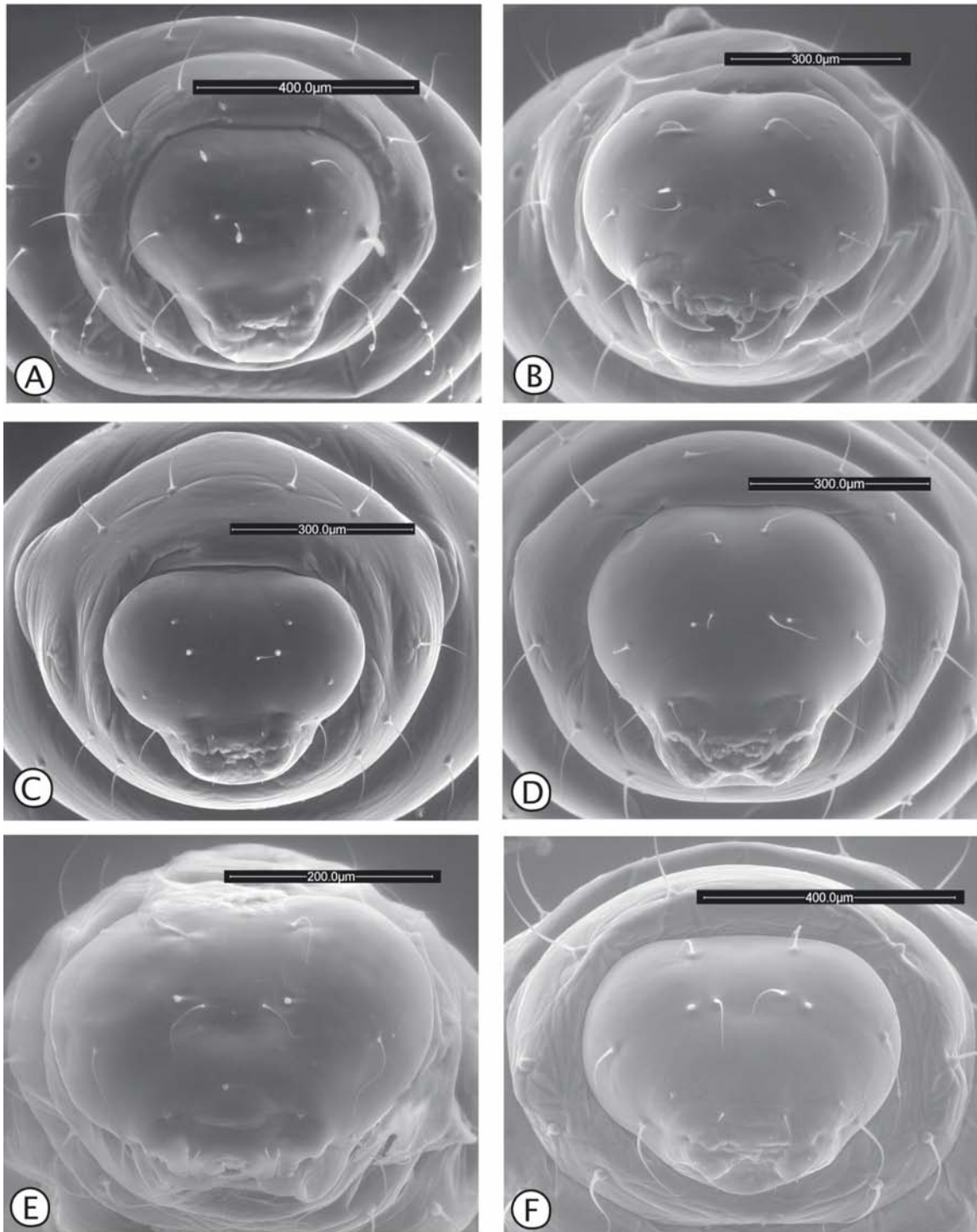


Figura III.13. Vista anterior de la cabeza de la larva terminal de las especies: –A. *Eurytoma robusta*. –B. *Eurytoma rosae* de agallas de *Diplolepis rosae*. –C. *Eurytoma rufipes*. –D. *Eurytoma* sp. cercana a *aspila*. –E. *Eurytoma* sp. cercana a *jaceae*. –F. *Eurytoma strigifrons*.

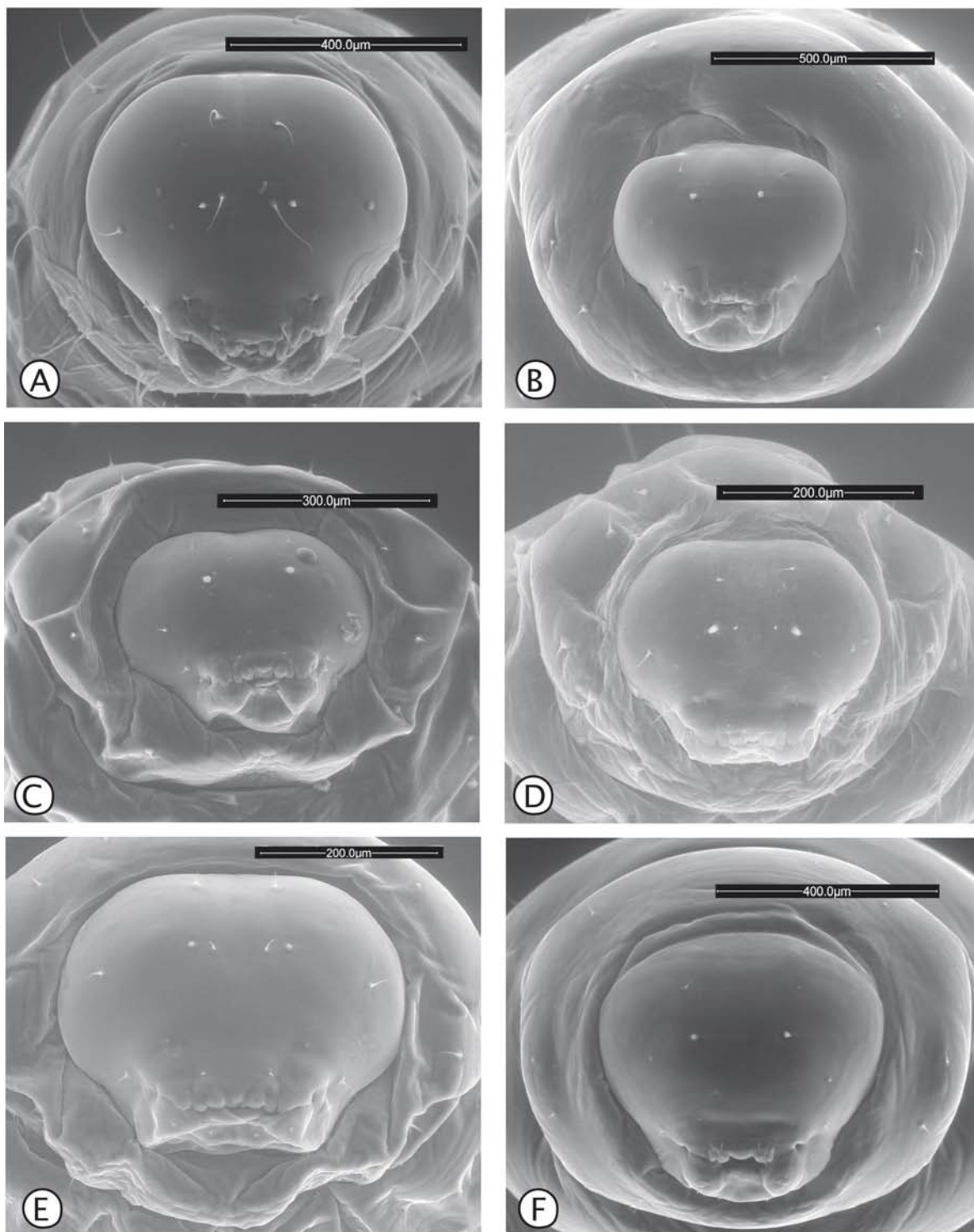


Figura III.14. Vista anterior de la cabeza de la larva terminal de las especies: –A. *Eurytoma timaspidis*. –B. *Sycophila biguttata* de agallas de *Andricus quercustozae* (A). –C. *Sycophila binotata*. –D. *Sycophila flavicollis*. –E. *Sycophila mayri*. –F. *Sycophila submutica* de agallas de *Isocolus scabiosae* forma *rogenhoferi*.

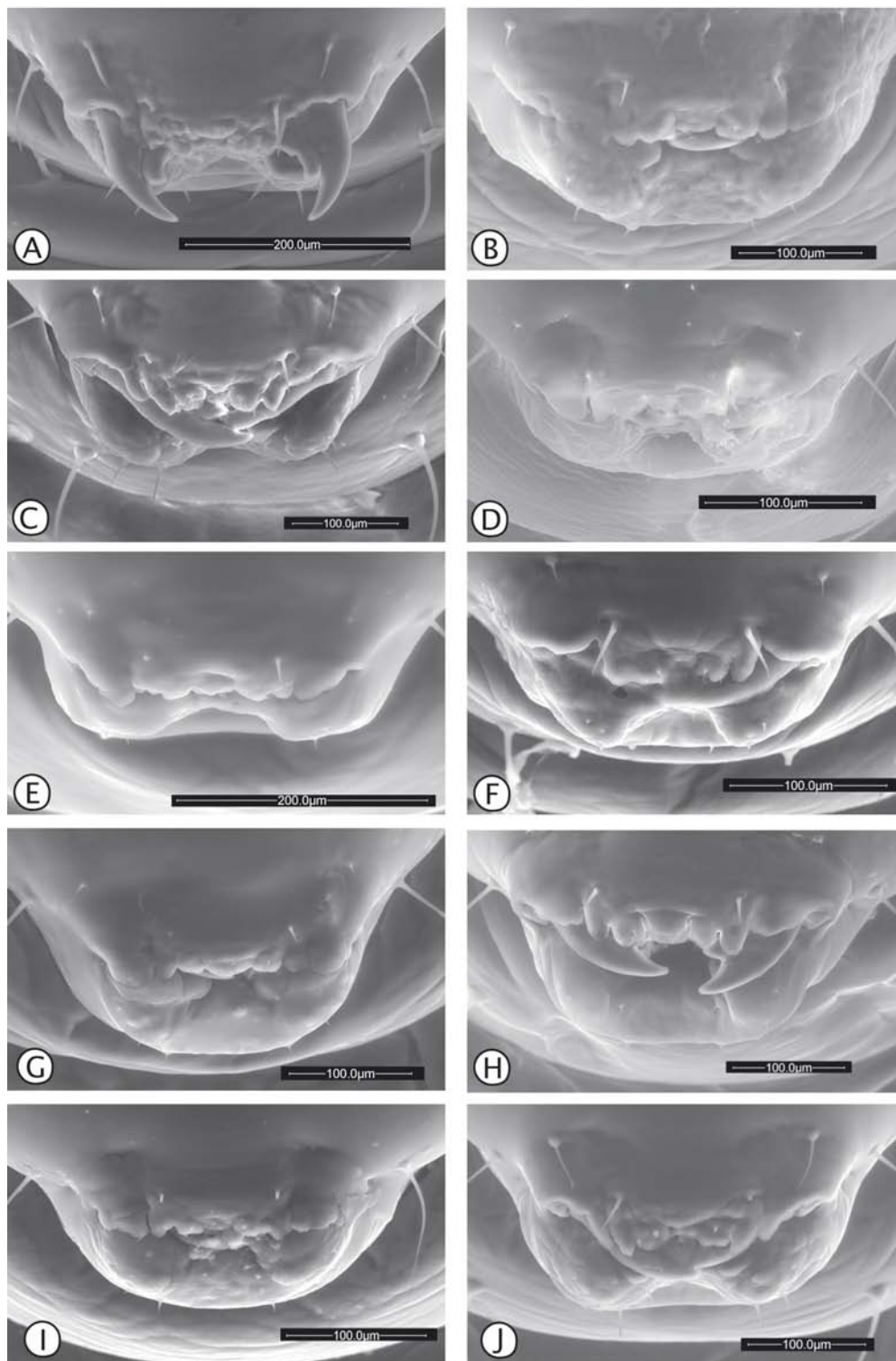


Figura III.15. Vista anterior de las piezas bucales de la larva terminal de las especies: –A. *Eurytoma aspila* de agallas de *Phanacis caulicola*. –B. *Eurytoma brunniventris* de agallas de *Cynips quercus* (gen. ágama). –C. *Eurytoma cynipsea* de agallas de *Phanacis hypochoeridis*. –D. *Eurytoma infracta*. –E. *Eurytoma mayri*. –F. *Eurytoma pediaspisi*. –G. *Eurytoma robusta*. –H. *Eurytoma rosae* de agallas de *Diplolepis rosae*. –I. *Eurytoma rufipes*. –J. *Eurytoma* sp. cercana a *aspila*.

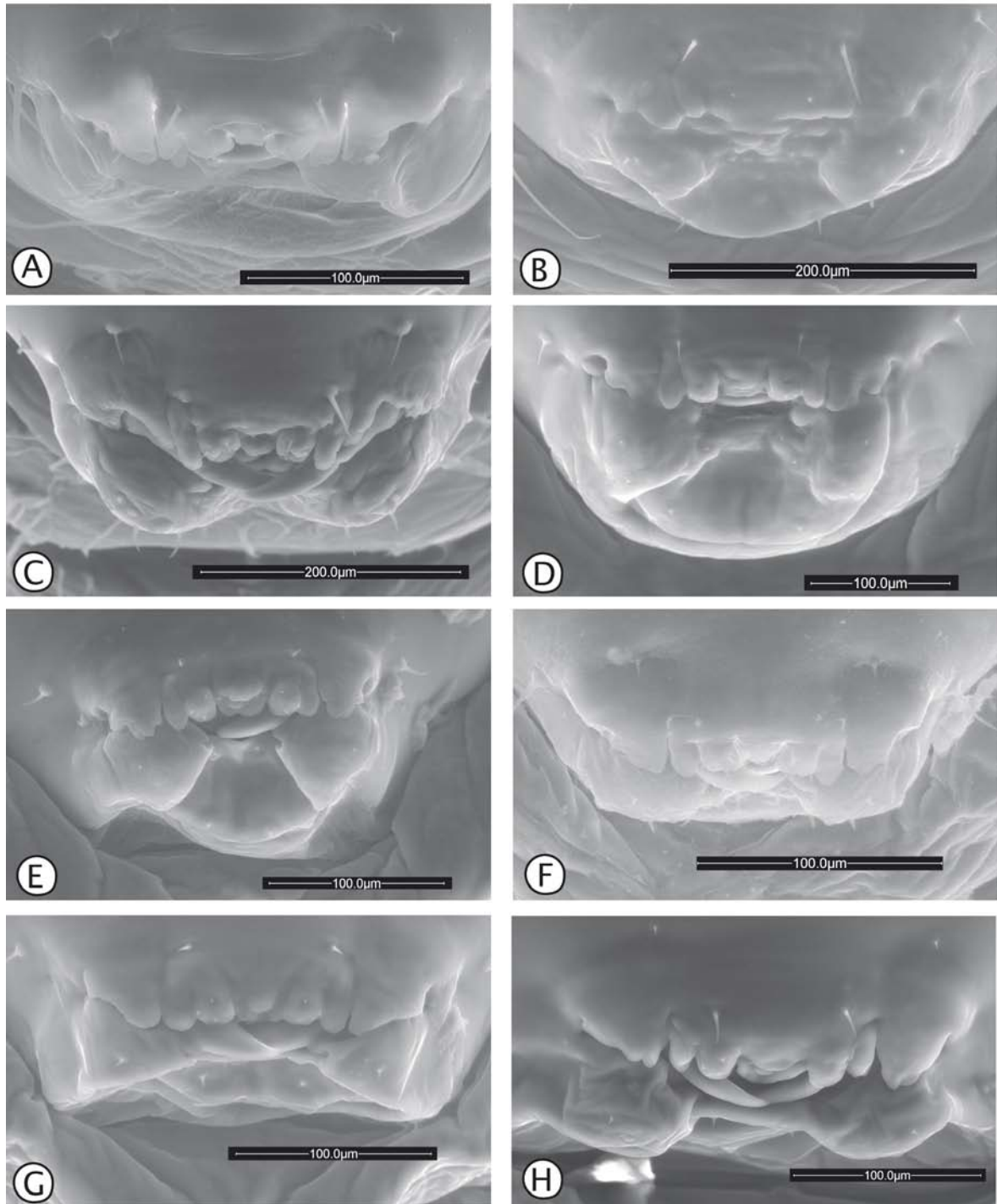


Figura III.16. Vista anterior de las piezas bucales de la larva terminal de las especies: –A. *Eurytoma* sp. cercana a *jaceae*. –B. *Eurytoma strigifrons*. –C. *Eurytoma timaspidis*. –D. *Sycophila biguttata* de agallas de *Andricus quercustozae* (gen. ágama). –E. *Sycophila binotata*. –F. *Sycophila flavicollis*. –G. *Sycophila mayri*. –H. *Sycophila submutica* de agallas de *Isocolus scabiosae* forma *rogenhoferi*.

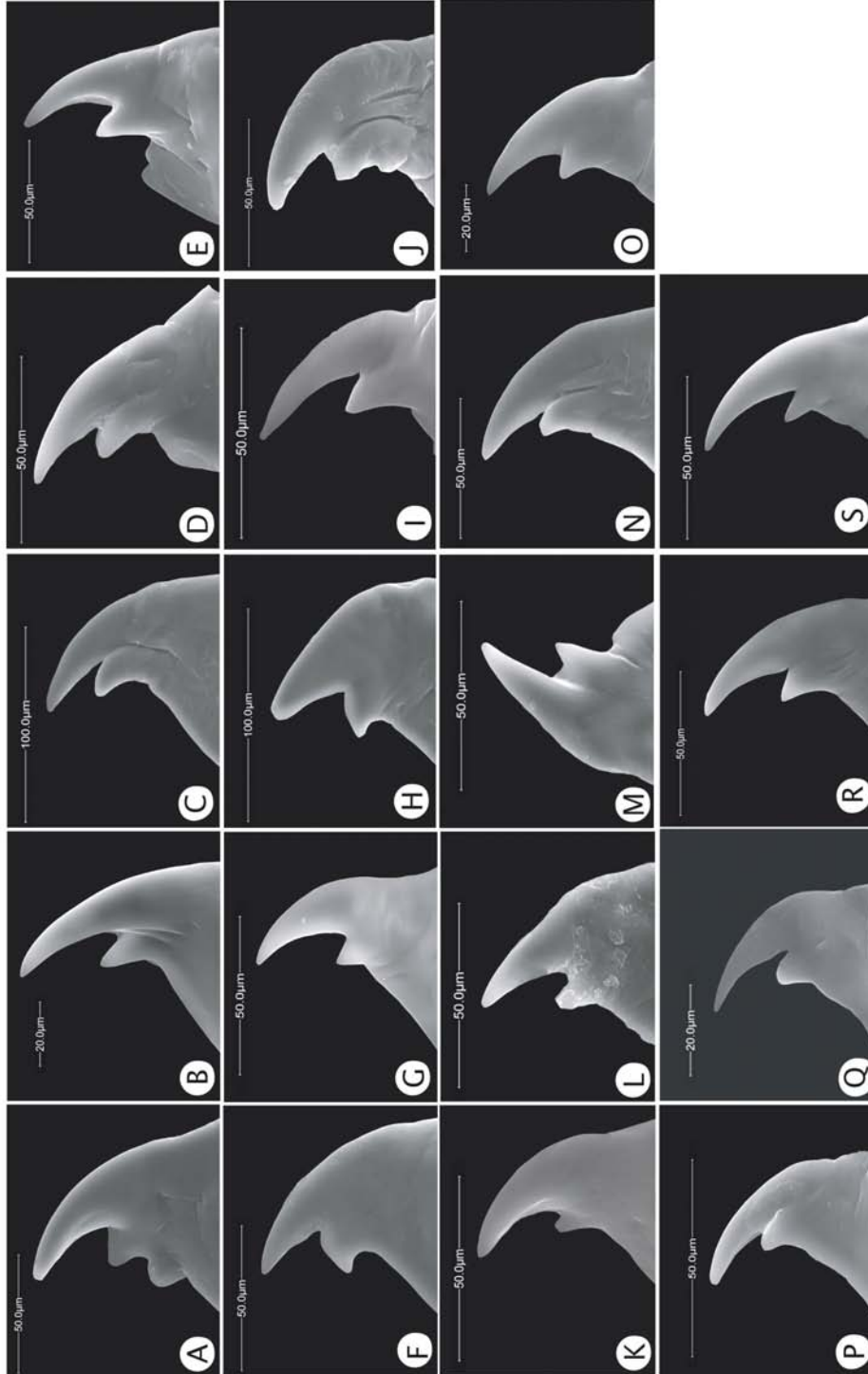


Figura III.17. Vista anterior de la mandíbula derecha de la larva terminal de las especies; en un caso se proporciona vista de la izquierda: –A. *Eurytoma aspila* de agallas de *Phanacis caulicola*. –B. *Eurytoma brunniventris* de agallas de *Cynips quercus* (gen. ágama). –C. *Eurytoma cypripsea* de agallas de *Phanacis hypochoeridis*. –D. *Eurytoma infracta*. –E. *Eurytoma mayri*. –F. *Eurytoma pediaspisi*. –G. *Eurytoma robusta*. –H. *Eurytoma rosae* de agallas de *Diplolepis rosae*. –I. *Eurytoma rufipes*. –J. *Eurytoma* sp. cercana a *aspila*. –K. *Eurytoma* sp. cercana a *jaceae*. –L. *Eurytoma strigifrons* (mandíbula derecha). –M. *Eurytoma strigifrons* (mandíbula izquierda). –N. *Eurytoma timaspidis*. –O. *Sycophila biguttata* de agallas de *Andricus quercustozae* (gen. ágama). –P. *Sycophila binotata* –Q. *Sycophila flavicollis*. –R. *Sycophila mayri*. –S. *Sycophila submutica* de agallas de *Isocolus scabiosae* forma *rogenhoferi*.

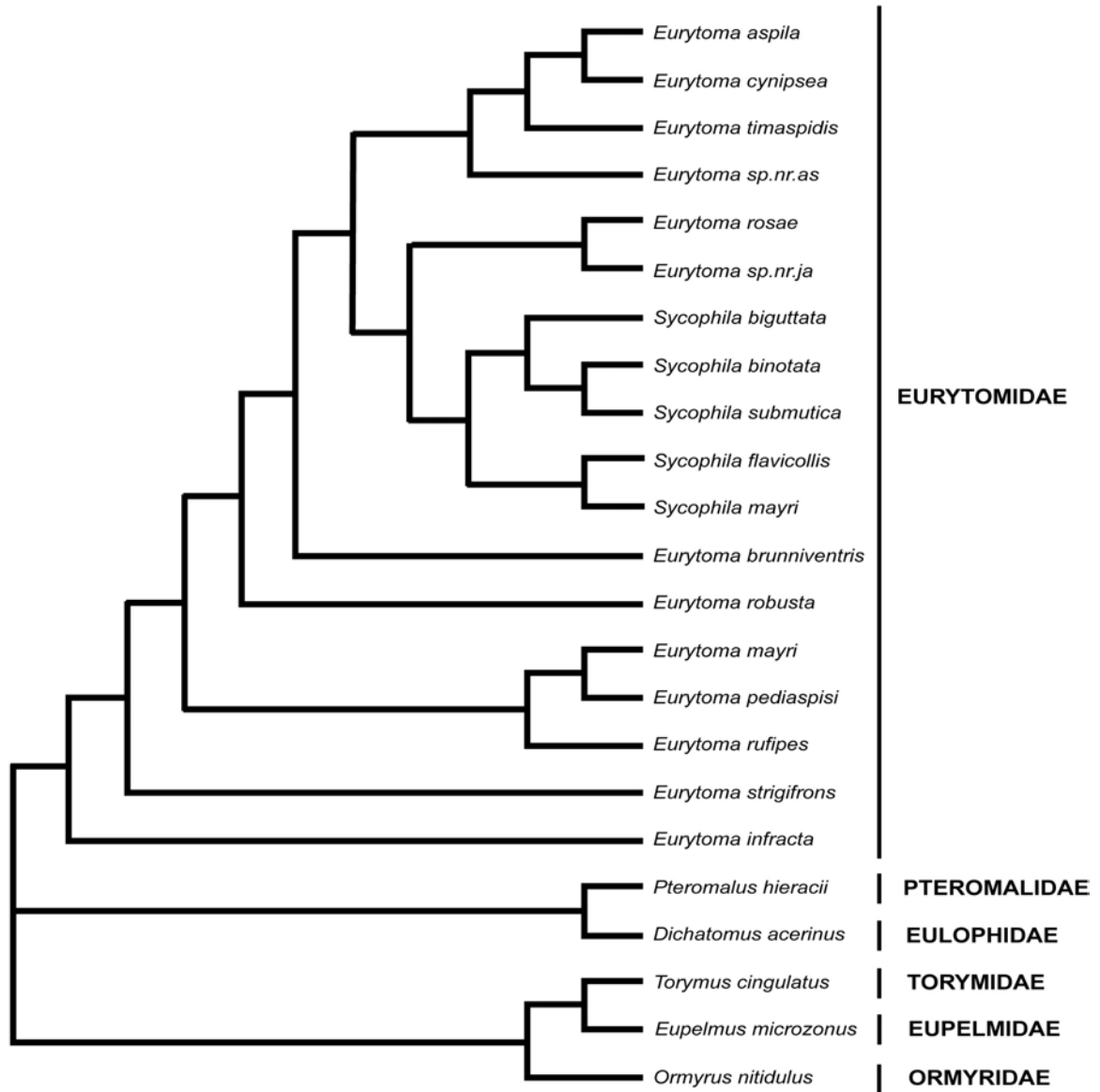


Figura III.18.- Reconstrucción de las relaciones filogenéticas entre las especies de euritómidos asociadas a agallas de cinípidos basadas en morfología larval bajo el criterio de máxima parsimonia.

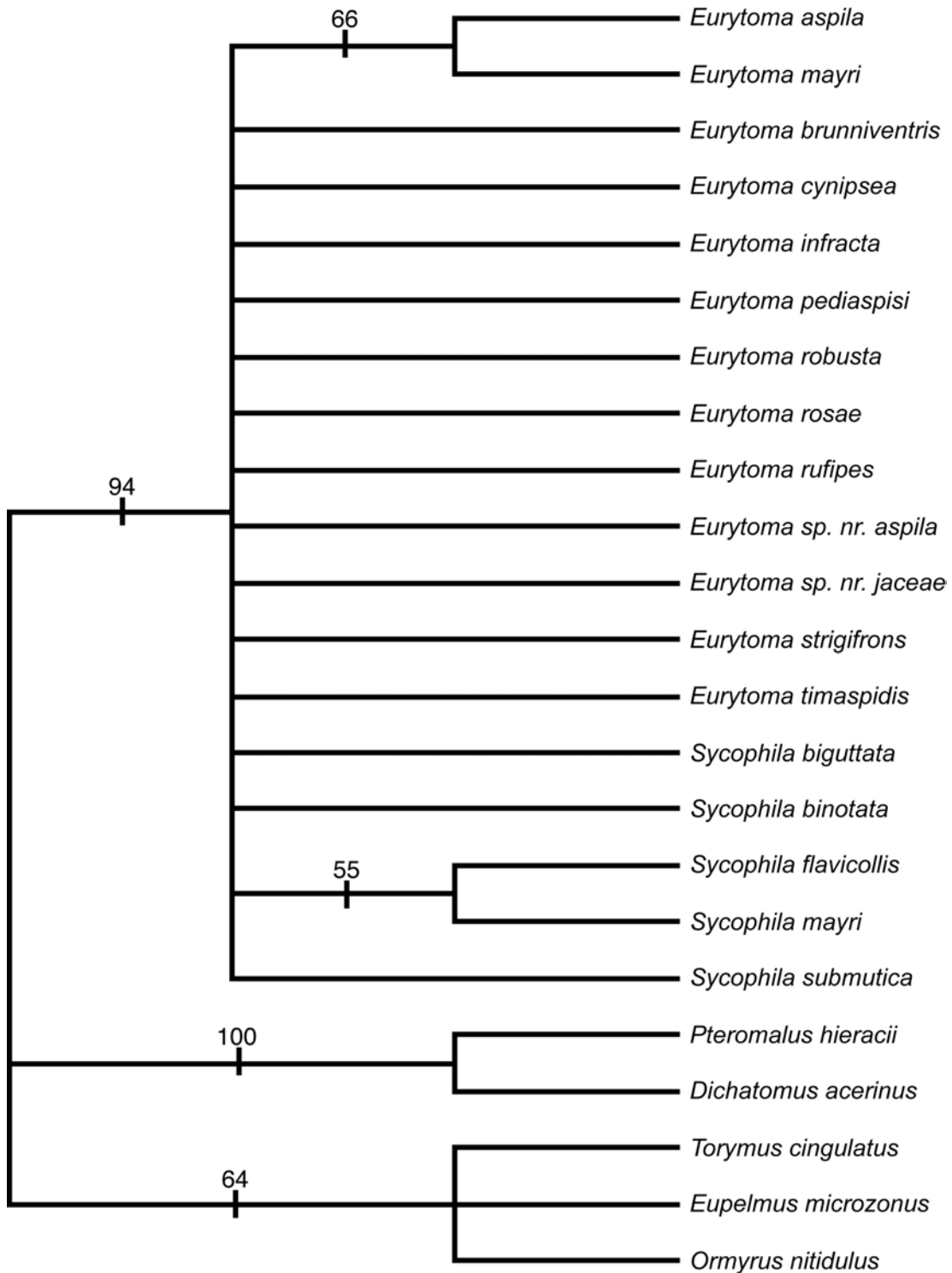


Figura III.19. Árbol consenso de máxima parsimonia con pesaje implícito, 1000 réplicas de Bootstrap (constante de concavidad, $k=2$) y sin ninguna restricción, proveniente de los análisis filogenéticos con los datos de morfología larval. Los números bajo las ramas indican los valores de bootstrap por encima de 50% que soportan dichas ramas.

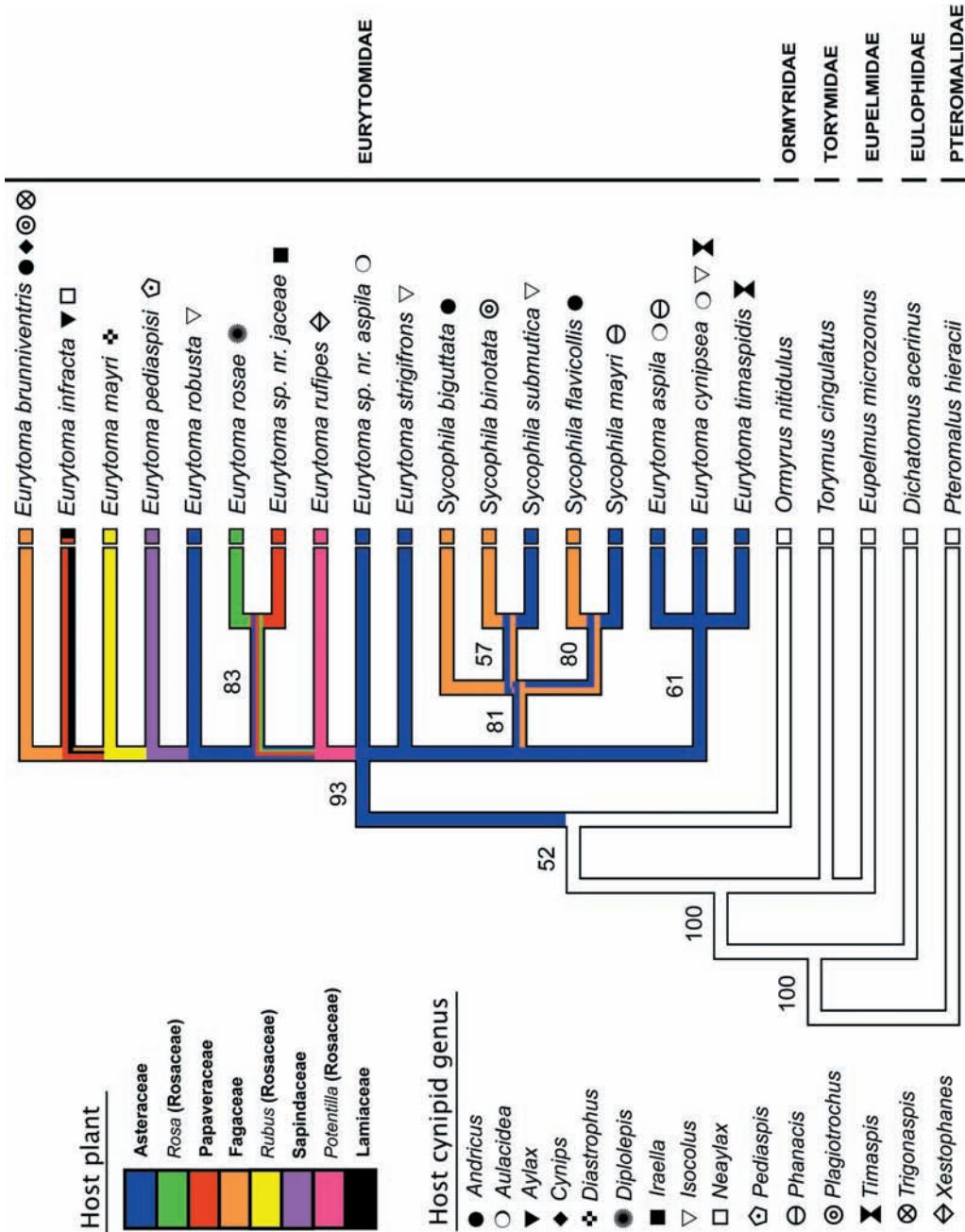


Figura III.20.- Árbol de consenso mayoritario obtenido mediante inferencia bayesiana. En el árbol aparece trazada la asociación con las plantas hospedadoras y la clasificación a nivel de familia. Los números en las ramas indican las probabilidades posteriores estimadas por el programa MrBayes (ver apartado de material y métodos).

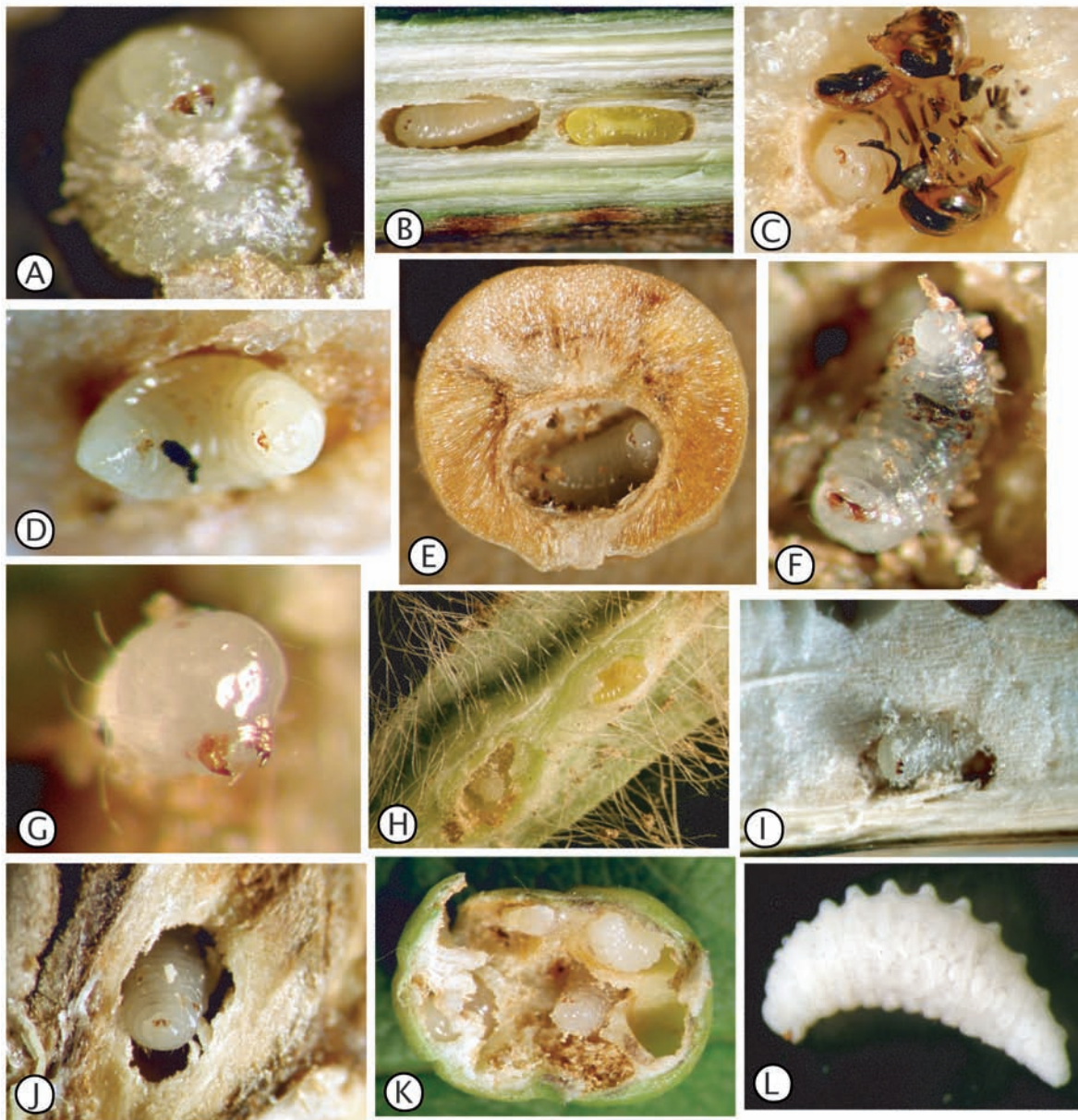


Figura III.21.- A. Larva terminal de *Eurytoma aspila* de agallas de *Aulacidea tragopogonis*. –B. Cámaras larvales de *Phanacis centaureae* con larva terminal de *E. aspila*. –C. Sección transversal de agalla foliar de *Cynips quercus* (gen. ágama) mostrando la larva terminal de *Eurytoma bruniventris* con restos de la larva de cinípido hospedadora –D. Vista ventral de la larva terminal de *E. bruniventris* de agallas de *C. quercus* (gen. ágama). –E. Sección transversal de agalla *Cynips divisa* (gen. ágama) mostrando larva terminal de *E. bruniventris*. –F. Larva terminal de *E. bruniventris* de agallas de *Plagiotrochus australis* (gen. sexual). –G. Vista anterior de la cabeza de larva terminal de *E. bruniventris* de agallas de *P. australis* (gen. sexual). –H. Cámaras larvales de *Aulacidea pilosellae* larva terminal de *Eurytoma cynipsea*–I. Cámara larval en tallo de *Silybum marianum* con larva terminal de *E. cynipsea* alimentándose del tejido vegetal de la agalla. –J. Larva terminal de *Eurytoma robusta* en cámara de agalla de *Isocolus leuzeae*. –K. Sección transversal de agalla foliar de *Diplolepis centifoliae* mostrando larva terminal de *Eurytoma rosae*. –L. Vista lateral de larva terminal de *E. rosae* de agalla de *D. centifoliae*.

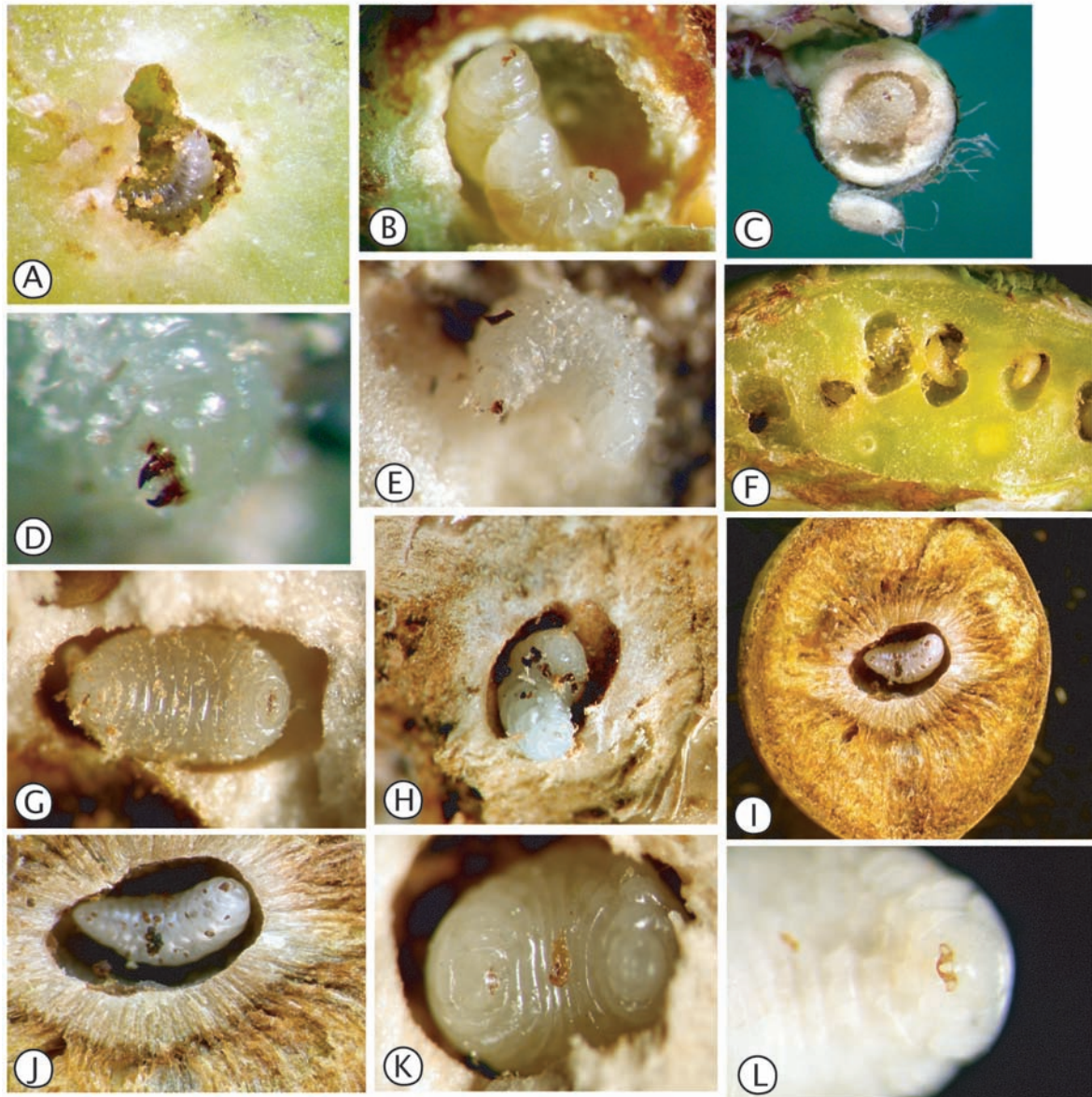
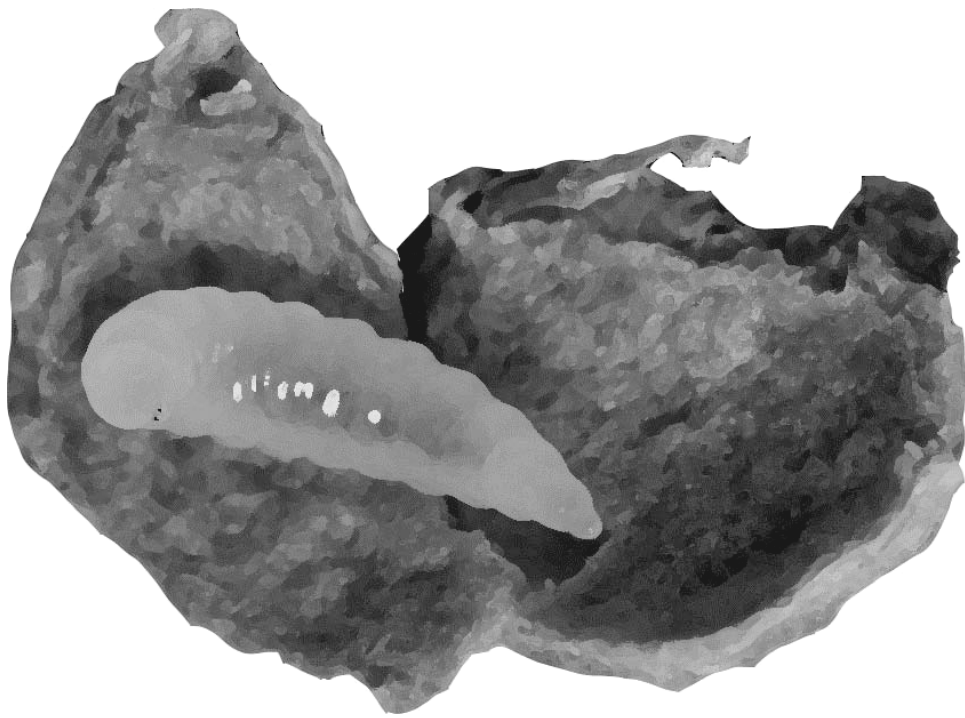


Figura III.22.- A. Vista de la cabeza y mandíbulas de larva completamente desarrollada de *Eurytoma rosae* de agallas de *D. centifoliae*. –B. Sección transversal de agalla de *Xestophanes brevitorsis* mostrando larva terminal de *Eurytoma rufipes* con su larva hospedadora –C. Sección transversal de agalla vieja de *Aulacidea subterminalis* mostrando larva terminal de *Eurytoma* sp. cercana a *aspila*. –D. Detalle de las mandíbulas de *E. sp.* cercana a *aspila* de agallas de *A. subterminalis*. –E. Vista lateral de la larva terminal de *Eurytoma strigifrons* de agallas de *Isocolus lichtensteini* –F. Sección transversal de agalla fresca de *Timaspis phoenixopodos* mostrando larva terminal de *Eurytoma timaspidis*. –G. Cámara larval de *T. phoenixopodos* con larva terminal de *E. timaspidis*. –H. Sección transversal de agalla de *Andricus grossulariae* (gen. ágama) mostrando cámara con larva terminal de *Sycophila biguttata*. –I, J. Sección transversal de agalla de *Andricus kollari* (gen. ágama) mostrando cámara con larva terminal de *S. biguttata*. –K. Cámara larval de agalla de *I. lichtensteini* con larva terminal de *Sycophila submutica*. –L. Vista anterior de la cabeza de larva terminal de la larva de *S. submutica* de agallas de *I. lichtensteini*.

Capítulo IV



Morfología comparada, sistemática y biología del último estadio larval de algunas especies de Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae (Hym., Chalcidoidea) parasitoides de agallas de cinípidos (Hym. Cynipidae) de las tribus Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini en Europa.

....siempre me he sentido atraído, en la vida como en mis películas, por las cosas que se repiten. No sé por qué, pero no trato de explicarlo.....

-Luis Buñuel-



Resumen del capítulo.

Se estudia con imágenes de microscopio electrónico de barrido (SEM), la morfología comparada del último estadio larval de 9 especies de Chalcidoidea (Hym.) de las familias Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae, representantes de la comunidad de inquilinos y parasitoides de agallas de cinípidos en plantas distintas de *Quercus* en Europa. Las especies estudiadas fueron *Eupelmus microzonus* Förster (Chalcidoidea, Eupelmidae); *Aprostocetus eurytomae* (Nees), *Aulogymnus aceris* Förster y *Dichatomus acerinus* Förster (Chalcidoidea, Eulophidae); *Pteromalus bedeguaris* (Thomson), *P. hieracii* (Thomson), *P. isarchus* Walker, *Rivasia fumariae* Askew & Nieves-Aldrey y *Stinoplus lapsanae* Graham (Chalcidoidea, Pteromalidae).

Los caracteres morfológicos distintivos de la larva de las especies de Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae, respecto a los de las familias Torymidae, Eurytomidae y Ormyridae, son principalmente como sigue: margen ventral del clipeo serrado y presencia de sedas relativamente largas y densas en el cuerpo en los eupélmidos; cabeza transversal, ausencia de protuberancias antero-dorsales en el cuerpo y mandíbulas unidentadas y reducidas en los eulófidos; cabeza redondeada o trapezoidal con el vértex inciso medialmente, antenas y área antenal generalmente conspicuas y también mandíbulas unidentadas en los pteromálicos. Las larvas de las especies de Eulophidae comparten un carácter diagnóstico importante, la ausencia total de quetotaxia corporal, que no está presente en la larva de Eupelmidae y otras familias de Chalcidoidea, excepto Pteromalidae, cuya larva terminal es también prácticamente glabra.

Se comenta la biología de las especies estudiadas, ilustrándola con fotografías digitales de disecciones y cortes de las agallas hospedadoras. Mientras que la larva de *Eupelmus microzonus* es un hiperparasitoide común en muchas especies de agallas de Aylacini (Hym., Cynipidae), especies como *Pteromalus isarchus* o *Stinoplus lapsanae* (Pteromalidae) son parasitoides monófagos también asociados a Aylacini. Las especies de eulófidos, *Aulogymnus aceris* y *Dichatomus acerinus* forman parte de la entomofauna asociada a las agallas de la generación sexual de *Pediaspis aceris* como parasitoide e inquilina, respectivamente; la otra especie de Eulophidae estudiada, *Aprostocetus eurytomae*, es un parasitoide gregario, común en agallas de *Diplolepis* sobre arbustos del género *Rosa*.

1. Introducción.

Las familias Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae abarcan juntas más del 40 % del total de especies de Chalcidoidea descritas hasta la fecha. Pero a pesar de ser considerados grupos hiperdiversos, el conocimiento de la diversidad de cualquiera de estas familias es aún incompleto y probablemente su riqueza



conocida de especies esté lejos de su diversidad real. Como la mayoría de los Chalcidoidea, las familias consideradas agrupan organismos presentes, en gran abundancia y diversidad, en la mayoría de los ecosistemas terrestres, donde despliegan diferentes estrategias de vida, dentro de un hábito fundamentalmente parasitoide (Bouček, 1988; Noyes, 2003). Las especies de las familias consideradas, que forman parte de las comunidades asociadas a agallas de cinípidos, han sido relativamente bien estudiadas, con respecto a la taxonomía de los insectos adultos, en comparación con el grado de conocimiento taxonómico y biológico general que se tiene de otras dentro de dichas familias (Nieves-Aldrey, 2001b; Askew *et al.*, 2006a; Gómez *et al.*, 2006).

La familia Eupelmidae Dalman (Hym., Chalcidoidea) incluye 907 especies distribuidas a lo largo de todas las regiones biogeográficas, aunque la mayoría de ellas han sido descritas de Australasia y el Paleártico (Gibson, 1995; Bouček, 1988). La larva de eupélmido desarrolla una gran variedad de estrategias alimentarias. Si bien el grueso de especies de Eupelmidae lo componen parasitoides primarios e hiperparasitoides facultativos de estadios inmaduros de otras especies de insectos, fundamentalmente de los órdenes Lepidoptera, Homoptera, Hymenoptera, Dycioptera, Coleoptera, Neuroptera y Orthoptera, existe un pequeño grupo de especies asociadas como predadores a huevos o larvas de otros insectos y/o a huevos de arañas (Noyes, 2003). Las especies *Eupelmus urozonus* y *E. vesicularis*, ambas parasitoides en agallas de cinípidos, constituyen buenos ejemplos de especies que pueden desarrollarse como ectoparasitoides primarios de una gran variedad de otras especies de parasitoides primarios (Muesebeck & Dohanian, 1927; Morris, 1938; Askew, 1961c; Noyes, 2003). De las cerca de 1000 especies de eupélmidos conocidos, 13 han sido citadas como parasitoides de Cynipidae, inductores de agallas en diferentes plantas de la region paleártica (Gómez *et al.*, 2006).

La familia Eulophidae está entre los grupos con mayor diversidad de especies dentro de la superfamilia Chalcidoidea. En la actualidad la familia cuenta con un total de 4472 especies distribuidas por todo el mundo (Noyes, 2003). La mayoría de los Eulophidae son parasitoides primarios de larvas que viven encerradas o confinadas en diferentes microhabitat, especialmente de especies



de dípteros y lepidópteros minadores de hojas, aunque el grupo incluye también especies con otros hábitos de vida, e incluso algunas que son inductoras de agallas (LaSalle, 2005). Las especies mejor conocidas dentro de los eulófidos son aquellas que se desarrollan como parasitoides de Lepidoptera. Sin embargo muchas otras parasitan especies de insectos fitófagos internos de tejidos vegetales y que poseen ciclos biológicos muy similares, como los Agromyzidae y Tenthredinidae (Diptera) por un lado y los Curculionidae (Coleoptera) por otro. Otros eulófidos atacan especies de insectos gallícolas de diversos órdenes y familias como Cecidomyiidae (Diptera) y Cynipidae (Hymenoptera), también ácaros eriófidos (Bouček & Askew, 1968) e incluso nematodos cecidógenos (Berg *et al.*, 1990). Considerando otras especies aparte de las comentadas asociadas específicamente a determinados hospedadores, los eulófidos en general poseen colectivamente rangos tróficos muy amplios. Hasta la fecha se han citado aproximadamente 36 especies de eulófidos asociados a agallas de cinípidos en la región paleártica (Gómez *et al.*, 2006), si bien, algunas de las especies listadas con seguridad correspondan con citas ocasionales o dudosas.

Finalmente, la última familia estudiada en este capítulo, Pteromalidae, cuenta en la actualidad con más de 3500 especies distribuidas por todos los ecosistemas terrestres del mundo, lo que la convierte en la familia con mayor riqueza en especies de todos los Chalcidoidea. La mayoría de los pteromálidos son idiobiontes, aunque muchos se desarrollan como ectoparasitoides gregarios de larvas y pupas de vida libre de los órdenes Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Siphonaptera. Por otro lado un gran número de especies de Pteromalidae atacan hospedadores confinados en el interior de tejidos vegetales, como xilófagos, minadores de tallos y hojas o inductores de agallas. Los pteromálidos asociados a agallas se pueden desarrollar como inquilinos, alimentarse del tejido de la agalla, o bien como parasitoides atacando externamente a larvas, pupas o incluso adultos de los insectos gallícolas (Askew, 1961d). Otras especies de pteromálidos son estrictamente ectoparasitoides pero se desarrollan en el interior del pupario del hospedador o pueden comportarse como endoparasitoides de numerosas especies de Lepidoptera. La familia Pteromalidae es una de las más diversas entre las comunidades de Chalcidoidea



asociadas a agallas de cinípidos, incluyendo unas 40 especies en el Paleártico, la mayor parte de las cuales está asociada con agallas de cinípidos en especies de *Quercus* (Gómez *et al.*, 2006).

La taxonomía de Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae se basa fundamentalmente en caracteres de morfología del adulto y en la actualidad, aunque presenta aún numerosos interrogantes por resolver, se encuentra relativamente avanzada. A continuación se enumeran algunas referencias clave destacables dentro de la taxonomía de estas familias, con especial atención a aquellas relativas a la fauna asociada a agallas de cinípidos. En los eupélmidos, Bolívar y Pieltain (1923a, b, c), Ferrière (1954) y Askew (1961c); en eulófidos Ferrière (1929) y Graham (1959, 1963); y en pteromálidos Askew (1961d, 1975a), Bouček (1961) y Graham (1969). Otras contribuciones relativamente más recientes y que han desarrollado con posterioridad el conocimiento relativo a estas familias de Chalcidoidea han sido debidas a Kalina (1981a, b), Graham (1987, 1991, 1995) Bouček (1988), Bouček & Rasplus (1991), Garrido-Torres & Nieves-Aldrey (1990, 1992, 1999), LaSalle (1994), Gibson (1995) y Askew & Nieves-Aldrey (2000, 2004, 2006).

Sin embargo, comparativamente existen escasas referencias relativas a la morfología y biología de los estados inmaduros. En este sentido, las escasamente publicadas por el momento, hacen referencia a especies aisladas o a breves descripciones o comentarios generales. Exceptuando los trabajos pioneros de Parker (1924) y Parker & Thompson (1925) sobre morfología general con anotaciones relativas a la anatomía de las larvas de Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae, existen muy pocos trabajos generales o comparativos. La información de estos trabajos pioneros fue posteriormente ampliada en algunos aspectos con unas pocas contribuciones realizadas por otros autores; por ejemplo: Cutler (1955), Askew (1961d), Redfern & Askew (1991) y Krogmann & Abraham (2003). En el caso concreto de los Eulophidae, existe amplia información sobre la biología de los estados inmaduros de especies con interés en control biológico (ver por ejemplo MacDonald & Caveney, 2004; Llácer *et al.*, 2005; Gumovsky, 2007). También algunos trabajos con propósitos similares han sido publicados sobre especies de Eupelmidae (Ndoutoume *et al.*, 2000).



En el presente capítulo se describe la larva terminal y la biología de un total de ocho especies europeas de Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae asociadas con agallas de cinípidos en plantas herbáceas, arbustos y árboles distintos de *Quercus*. Las especies estudiadas son: *Eupelmus microzonus* Förster, 1860 (Eupelmidae); *Aprostocetus eurytomae* (Nees, 1834), *Aulogymnus aceris* Förster, 1851, *Dichatomus acerinus* Förster, 1878 (Eulophidae); *Pteromalus bedeguaris* (Thomson, 1878), *P. hieracii* (Thomson, 1878), *P. isarchus* Walker, 1839 y *Stinoplus lapsanae* Graham, 1969 (Pteromalidae). Otra especie europea, también parasitoide en agallas de Aylacini (Hym., Cynipidae) pero cuya larva ha sido recientemente descrita, ha sido incluida para completar el estudio comparativo; se trata de la larva terminal de *Rivasia fumariae* Askew & Nieves-Aldrey, 2005.

Estudios recientes han obtenido importantes conclusiones acerca de la filogenia de Eupelmidae y Pteromalidae señalando que no es demostrablemente monofilética (Gibson, 1995; Gibson *et al.*, 1999). Por otro lado hipótesis filogenéticas recientes indican que el estatus de Eulophidae es enteramente monofilético (Gauthier *et al.*, 2000; Ubaidillah *et al.*, 2003), aunque ciertamente algunos clados dentro del grupo no se encuentren fuertemente soportados. En relación a la larva, Gómez *et al.*, (en prensa) señalan que uno de los caracteres distintivos de la larva de Eupelmidae, es un margen ventral del clipeo serrado, un estado de carácter que no está presente en la larva de las especies de Torymidae, Eurytomidae y del resto de familias de Chalcidoidea parasitoides en agallas de cinípidos. De modo análogo, la ausencia de sedas en el cuerpo y la forma de la cabeza son características de las larvas de Eulophidae y Pteromalidae.

2. Objetivos.

El objetivo del presente capítulo es describir por primera vez usando técnicas de microscopía electrónica de barrido, el último estadio larval de algunas especies de Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae parasitoides de agallas de cinípidos en Europa, completando el estudio sistemático de la morfología larval de las especies de parasitoides asociadas principalmente a agallas de Cynipidae en



plantas distintas de *Quercus*. Para poder comparar los posibles caracteres sinapomórficos, se estudiaron varias especies de cada familia con excepción de Eupelmidae para la cual la disponibilidad de material apropiado se reducía a una única especie.

3. Materiales y métodos.

Se estudió en conjunto la larva terminal de un total de nueve especies, de parasitoides e inquilinos representantes de tres familias de Chalcidoidea (Hym.), colectados mayoritariamente en España, con algunas colectas específicas en Francia. La relación de ejemplares utilizados en el presente estudio, junto con sus insectos y plantas hospedadoras aparecen inventariados en Apéndice general.

Los materiales y métodos empleados y llevados a cabo, así como la terminología morfológica utilizada, son similares a los descritos en el estudio de las larvas de los Torymidae y Eurytomidae que se mencionan en los capítulos II y III de esta memoria, por lo que para evitar reiteraciones no se repiten aquí.

4. Resultados.

4.1. Clave de identificación para el último estadio larval de las especies estudiadas.

1. Cuerpo en vision ventral y lateral casi glabro, sin ninguna seda aparentemente visible (figs. IV.1A, B, C, E, F; IV.2A, B, C; IV.3A, B, D, E, F, G, H); sedas de la cabeza ausentes; si están presentes, a lo sumo 2-3 pares de sedas indistintas siempre muy cortas; antenas situadas relativamente altas en la cabeza (en visión anterior). Margen ventral del clípeo recto (figs. IV.4A, B, C, E, F; IV.5A, B, C)..... **2**
- Cuerpo en vision ventral y lateral altamente setoso (figs. IV.1A; IV.3C); sedas del cuerpo y cabeza largas o muy largas; muchas filas de sedas largas y erectas presentes en todos los segmentos corporales; cabeza con al menos 5 pares de sedas distintas presentes. Antenas situadas relativamente bajas en la cabeza o en la región media de la cabeza. Margen ventral del clípeo serrado (fig. IV.4D)..... **Eupelmus microzonus (EUEPELMIDAE)**
- 2 (1).** Cuerpo y cabeza totalmente glabros, sin sedas; cabeza de forma transversa, >1.5 veces más ancha que larga (figs. IV.1A, B, C; IV.3A, B, D)..... **EULOPHIDAE (3)**
- Cuerpo y cabeza con algunas sedas cortas; cabeza de forma redondeada, casi tan ancha como larga (figs. IV.1E, F; IV.2A, B, C; 4E, F; IV.5A, B, C)..... **PTEROMALIDAE (5)**
- 3 (2).** Cuerpo alargado, tubular con los segmentos 1-10 aproximadamente iguales en anchura; segmento anal cilíndrico, más largo que ancho (figs. IV.1B; IV.3B).....



-**Aulogymnus aceris**
- Cuerpo de forma diferente, pero más o menos fusiforme, y estrechándose gradualmente hacia la región posterior; segmento anal truncado, corto y más ancho que largo (figs. IV.1A, C; IV.3A, D)..... **4**
- 4 (3)** Cuerpo más ancho a nivel de los segmentos 6-9; larva de pequeño tamaño con una longitud total del cuerpo < 1 mm (figs. IV.1C; IV.3D); antenas conspicuas y protuberantes; labio convexo y de forma semicircular. Especie inquilina en agallas de la generación sexual de *Pediaspis aceris*.....**Dichatomus acerinus**
- Cuerpo más ancho hacia la región media más o menos fusiforme; larva de tamaño grande con una longitud total del cuerpo >1 mm (figs. IV.1A; IV.3A); antenas planas e inconspicuas; labio cóncavo y colapsado. Especie parasitoide en agallas de distintas especies de *Diplolepis*.....**Aprostocetus eurytomae**
- 5 (2)** Cuerpo con aproximadamente igual anchura en todos sus segmentos, de forma más o menos sub-rectangular (fig. IV.1E). Cuerpo no recurvado ventralmente (fig. IV.3G); cabeza con el margen superior y el área medial del vértex redondeada (fig. IV.5C); labro rectangular, 2,6 veces más ancho que largo; mandíbulas expuestas, con al menos su ápice dental visible externamente (fig. IV.6I). Especie parasitoide en agallas caulinares de *Timaspis lamsanae*.....**Stinoplus lamsanae**
- Cuerpo de forma diferente, fusiforme o con su mayor anchura a la altura de los segmentos torácicos (figs. IV.1F; IV.2A, B, C); normalmente curvado ventralmente (fig. IV.3E, F, H); cabeza con el margen superior y el área medial del vértex incisa (figs. IV.4E, F; IV.5A, B); labro rectangular >3 más ancho que largo; mandíbulas más o menos cubiertas por el labro (fig. IV.6E, F, G, H). Especies parasitoides en agallas de diferentes especies de Aylacini..... **6**
- 6 (5)** Cuerpo más ancho a nivel de los segmentos 1-3 estrechándose gradualmente hacia la región anal (fig. IV.2A, B)..... **7**
- Cuerpo más ancho hacia la mitad, estrechándose ligeramente hacia la región anterior y gradualmente hacia la anal (figs. IV.1F; IV.2C)..... **8**
- 7 (6)** Cabeza redondeada; vértex ligeramente inciso medialmente (fig. IV.4E); margen ventral del clípeo curvado; labio formando una pieza semicircular, relativamente colapsada (fig. IV.6E). Parasitoide en agallas de distintas especies de *Diplolepis*.....
-**Pteromalus bedeguaris**
- Cabeza redondeada, pero ligeramente más ancha que larga; vértex claramente inciso medialmente (fig. IV.4F); margen ventral del clípeo recto; labio formando una pieza grande y más o menos rectangular, 3 veces más ancha que larga (fig. IV.6F). Especie parasitoide en agallas de diferentes especies sobre plantas de la familia Asteraceae.....
-**Pteromalus hieracii**
- 8 (6)** Cabeza de forma trapezoidal con el vértex fuertemente inciso medialmente; área antenal protuberante y conspicua (figs. IV.5A); margen ventral del clípeo recto; labro formando una pieza sub-rectangular 4,5 veces más ancha que larga (fig. IV.6H); diente mandibular relativamente pequeño, ancho y recurvado desde su base (fig. IV.7G). Especie parasitoide en agallas de *Neaylax versicolor*.....**Rivasia fumariae**
- Cabeza de forma casi hexagonal; (fig. IV.5B); área antenal no protuberante y relativamente conspicua; margen ventral del clípeo curvado; labro formando una pieza trapezoidal 3,3 veces más ancha que larga (fig. IV.6G); diente mandibular largo, delgado y no recurvado (fig. IV.7E). Especie parasitoide en agallas de especies de *Xestophanes*...
-**Pteromalus isarchus**



4.2. Descripciones de la larva terminal de las especies estudiadas.

EUPELMIDAE Walker, 1833

Eupelmus microzonus Förster, 1860.

Descripción: ejemplares procedentes de agallas de *Aulacidea freseei*/*Phanacis zwolferi* (n=2), longitud del cuerpo: 1,65-1,7 (1,67) mm; anchura máxima: 0,64-0,68 (0,67) mm; ejemplares procedentes de agallas de *A. laurae* (n=3), longitud del cuerpo: 1,33-1,4 (1,36) mm; anchura máxima: 0,53 mm; ejemplares procedentes de agallas de *Isocolus scabiosae* forma *rogenhoferi* (n=1), longitud del cuerpo: 2,27 mm; anchura máxima: 1,2 mm; ejemplares procedentes de *P. centaureae* (n=1), longitud del cuerpo: 1,67 mm; anchura máxima: 0,67 mm. Cuerpo (en vista ventral) formado por cabeza y 13 segmentos (tres torácicos, 9 abdominales y uno anal) (fig. IV.1D). Cuerpo 2,2 veces tan largo como ancho; ligeramente fusiforme, un poco más ancho en la región media y estrechándose ligeramente hacia la región anterior y gradualmente hacia la posterior; segmento anal truncado, más ancho que largo. Color generalmente blanquecino con el tegumento mayoritariamente liso en todos los segmentos corporales excepto en algunas áreas del primer segmento torácico, que es regularmente estriado-rugoso y en los segmentos 11-12 (figs. IV.1D; IV.3C). Cuerpo fuertemente setoso; segmentos torácicos con una única fila de sedas relativamente separadas; patrón de sedas de los segmentos abdominales con mayor densidad en las áreas laterales que en el área medial. Cuerpo ventralmente curvado en vista lateral (fig. IV.3C); espiráculos visibles desde el segundo segmento torácico hasta el séptimo abdominal. Protuberancias anterodorsales visibles desde el segundo segmento abdominal (fig. IV.3C); margen ventral de los segmentos corporales ligeramente convexo. Cabeza (vista anterior) (fig. IV.4D) más o menos trapezoidal, 1.1 veces más ancha que larga; margen superior del vértex redondeado; área medial del vértex plana o convexa. Quetotaxia cefálica formada por no más de 5-7 pares de sedas; sedas antero-mediales del vértex largas, situadas bajo el margen plano del vértex; sedas antero-mediales del área antenal situadas más o menos al mismo nivel de la antena; relativamente largas (casi tan largas como la distancia entre antenas). Con un par de sedas genales e hipostomales largas y un par de sedas latero-clipeales relativamente cortas, siempre presentes. Sedas clipeales muy cortas, antena en forma de botón. Margen ventral del clípeo serrado. Labro sub-rectangular, ancho y corto (figs. IV.4D; IV.6D).

Piezas bucales (fig. IV.6D) con un par de maxilas diferenciadas del labio y más o menos de forma triangular. Dos pares de palpos maxilares visibles, con un labio cóncavo; dos pares de sedas labiales cortas presentes.

Mandíbulas (figs. IV.7C) ocultas bajo el labro y no visibles externamente. Simétricas y unidentadas; diente 1.6 veces más largo que ancho medido en su base. Región apical del diente aguda, fina y delgada; el ángulo que separa el margen interno del diente en su base es obtuso (>90°) siendo el margen externo del mismo ligeramente convexo, casi recto.



Biología: En Askew & Nieves-Aldrey (2000) se aportan algunas notas sobre la biología de *Eupelmus microzonus*. La especie es un parasitoide polífago que ataca agallas de diferentes especies de *Aylax*, *Barbotinia*, *Isocolus* y *Phanacis*, todas ellas géneros de cinípidos asociados a plantas distintas de *Quercus*. Sin embargo *E. microzonus* ha sido también citada de agallas de diferentes especies de *Myopites* (Dip., Tephritidae). Se le considera por tanto un hiperparasitoide facultativo que puede también participar como parasitoide primario en varias especies de agallas de cinípidos (Gómez *et al.*, “en prep.”) (fig. IV.8A).

EULOPHIDAE Westwood, 1829.

Aprostocetus eurytomae (Nees, 1834).

Descripción: ejemplares procedentes de agallas de *D. spinosissimae* (n=120), longitud del cuerpo: 1,6-0,87 (1,2) mm; anchura máxima: 0,67-0,33 (0,46) mm. Cuerpo (en vista ventral) formado por cabeza y 13 segmentos (tres torácicos, 9 abdominales y uno anal) (fig. IV.1A). Cuerpo 2,4 veces más largo que ancho; más o menos fusiforme, un poco más ancho hacia la mitad del cuerpo, estrechándose ligeramente hacia la región anterior y gradualmente hacia la región posterior; segmento anal truncado, más ancho que largo. De color generalmente balneario con el tegumento irregularmente estriado-rugoso, visible en la mayoría de los segmentos corporales (figs. IV.1A; IV.4A). Cuerpo glabro sin ninguna seda visible. El cuerpo está fuertemente curvado ventralmente en visión lateral (fig. IV.3A); los espiráculos son visibles desde el segundo segmento torácico al séptimo abdominal. Protuberancias anterodorsales ausentes (fig. IV.3A); margen ventral de los segmentos ligeramente convexo. Cabeza (visión anterior) (fig. IV.4D) más o menos transversa, 1,3 veces más ancha que larga; margen superior del vértex truncado; área medial del vértex plana o convexa. Cabeza sin ninguna seda visible. Área antenal y antenas inconspicuas. Margen ventral del cípeo recto. Labro trapezoidal, ligeramente más ancho que largo (figs. IV.4A; IV.6A).

Piezas bucales (fig. IV.6D) con maxilas no bien diferenciadas del labio; palpos maxilares invisibles; labio cóncavo y colapsado.

Mandíbulas (fig. IV.7A) ocultas por el labro y no visibles externamente; simétricas y unidentadas, siendo el diente 2,8 veces más largo que ancho. Parte apical del diente extremadamente aguzada, fina y delgada; diente recurvado desde la mitad, dando a la mandíbula aspecto de hoz.



Diagnosis: La larva de *A. eurytomae* es similar a la de la especie inquilina, *Dichatomus acerinus* en su aspecto general. Sin embargo, la larva de *A. eurytomae* se distingue fácilmente de dicha especie por tener las antenas inconspicuas, por el tegumento estriado-rugoso y el cuerpo fusiforme (más ancho a nivel de los segmentos 5-6).

Biología: *Aprostocetus eurytomae* es un parasitoide oligófago de distintas especies de *Diplolepis* (Hym., Cynipidae) sobre arbustos del género *Rosa*. Está asociada principalmente como ectoparasitoide primario a dichas especies en el Palaearctico, en donde ha sido citada en la comunidad de cinco especies distintas de *Diplolepis* (Askew *et al.*, 2006a). Mediante disecciones realizadas de las agallas, se ha observado que la larva de esta especie posee un comportamiento gregario (fig. IV.8B), de tal forma que cuando la especie está presente cada celdilla del cinípido hospedador está ocupada por numerosas larvas del parásito.

Aulogymnus aceris Förster, 1851.

Descripción: ejemplares obtenidos de agallas de *Pediaspis aceris* (generación sexual) (n=6), longitud del cuerpo: 4-3.33 (3.65) mm; longitud máxima: 1 mm. Cuerpo (en vista ventral) formado por cabeza y 13 segmentos (tres torácicos, 9 abdominales y uno anal) (fig. IV.1B). Cuerpo 4,4 veces más largo que ancho; cilíndrico y alargado; segmentos 1-10 con similar anchura, desde el segmento 11 estrechándose gradualmente hacia la región posterior; segmento anal cilíndrico, largo y ancho. Color generalmente blanco y con el tegumento liso (figs. IV.1A; IV.4A). Cuerpo glabro sin ninguna seda visible, ligeramente curvado ventralmente en vista lateral (fig. IV.3B); espiráculos presentes pero escasamente perceptibles en vista lateral. Protuberancias anterodorsales ausentes (fig. IV.3B); margen ventral de los segmentos corporales recto (vista lateral). Cabeza (vista anterior) (fig. IV.4B) 1,2 veces más ancha que alta; margen superior del vértex truncado; área medial del vértex plana o truncada. Cabeza sin ninguna seda visible. Margen ventral del clípeo recto. Labro trapezoidal, ligeramente más ancho que largo (figs. IV.4B; IV.6B).

Piezas bucales (fig. IV.6B) con maxilas escasamente diferenciadas del labio, palpos maxilares invisibles; labio semicircular y cóncavo.

Mandíbulas (fig. IV.7B) cubiertas por el labro y no visibles externamente. Simétricas y unidentadas, diente delgado 1,6 veces más largo que ancho medido en su base. Ápice agudo; en la mandíbula derecha ángulo de separación entre el margen interior del diente y su base, cercano a 90° siendo el margen externo claramente convexo.



Diagnosis: La larva de *A. aceris* es muy característica y fácilmente reconocible por su forma cilíndrica delgada y muy alargada. Dentro de la comunidad estudiada es la única especie con este acusado rasgo diagnóstico.

Biología: *A. aceris* es un parasitoide común de agallas de la generación sexual de *P. aceris* en la Península Ibérica y la región paleártica (Pujade-Villar, 1994d; Askew *et al.*, 2006a). Askew (1963) describió rasgos morfológicos de la larva de esta especie, señalando que *A. aceris* es un ectoparasitoide primario de la larva del cinípido, aunque su papel como parasitoide dentro de la comunidad de agallas de *P. aceris* aún no está claro.

Dichatomus acerinus Förster, 1878.

Descripción: ejemplares obtenidos de agallas de *Pediaspis aceris* (generación sexual) (n=1), longitud del cuerpo: 1.5 mm; anchura máxima: 1 mm. La larva de esta especie es similar a la larva de *A. eurytomae*, excepto en los siguientes rasgos diagnósticos: cuerpo de tamaño más pequeño, corto y ancho, 1,4 veces más largo que ancho (fig. IV.1C); tegumento corporal liso, incluyendo la cabeza y el primer segmento torácico. en vista ventral más ancho a nivel de los segmentos 6-9 (fig. IV.1C); cabeza (vista anterior) (fig. IV.4C) 1,6 veces más ancha que larga; antenas conspicuas y protuberantes; labio convexo y semicircular (fig. IV.6C).

Biología: La larva de *D. acerinus* es una especie inquilina, habitante de agallas de la generación sexual de *P. aceris* tanto en la Península Ibérica como en la región Paleártica (Pujade-Villar, 1994d; Askew *et al.*, 2006a) (fig. IV.8C). Askew (1963) estudió la larva de *D. acerinus* aportando notas sobre su biología y algunos datos morfológicos, señalando además que *D. acerinus* era un habitante fitófago de estas agallas. Se trata de una especie especialmente abundante y frecuente en las citadas agallas y las cámaras larvales de esta especie inquilina aparecen dispuestas de manera radial desde el centro de la agalla.

PTEROMALIDAE Dalman, 1820.

Pteromalus bedeguaris (Thomson, 1878).



Descripción: ejemplares obtenidos de agallas de *D. mayri* (n=48), longitud del cuerpo: 3,2-1,1 (2,1) mm; anchura máxima: 1,2-0,53 (0,7) mm; ejemplares obtenidos de agallas de *D. rosae* (n=3), longitud del cuerpo: 3,3-0,75 (1,8) mm; anchura máxima: 0,8-0,6 (0,65) mm; ejemplares obtenidos de agallas de *D. spinosissima* (n=2), longitud del cuerpo: 1,55-1,4 (1,45) mm; anchura máxima: 0,6 mm. Cuerpo (en vista ventral) formado por cabeza y 13 segmentos (tres torácicos, 9 abdominales y uno anal) (fig. IV.2A). Cuerpo 2 veces más largo que ancho y ligeramente más ancho a nivel de los segmentos torácicos, estrechándose gradualmente hacia la región posterior; segmento anal truncado, más ancho que largo. Color generalmente blanquecino o amarillento y tegumento mayoritariamente liso en todos los segmentos corporales, excepto en el primer segmento torácico que es estriado-rugoso (figs. IV.2A; IV.4E). El cuerpo está ventralmente curvado en vista lateral (fig. IV.3D); los espiráculos son visibles desde el segundo segmento torácico al séptimo abdominal. Protuberancias anterodorsales ausentes (fig. IV.3D); margen ventral de los segmentos corporales recto. Cuerpo casi glabro con una fila ordenada de sedas pequeñas espiniformes en el primer segmento torácico (fig. IV.4E). Cabeza (vista anterior) (fig. IV.4E) de forma redondeada, 1,1 veces más ancha que larga; margen superior del vértex también redondeado; área medial del vértex ligeramente incisa. Cabeza con algunos pares de sedas pero muy cortas e inconspicuas, siempre escasamente visibles; sedas antero-mediales del área antenal situadas ligeramente por encima de la antena. Sedas clipeales muy cortas, antena en forma de botón. Margen ventral del clipeo curvado. Labro trapezoidal, 4 veces más largo que ancho (figs. IV.4E; IV.6E).

Piezas bucales (fig. IV.6E) con maxilas diferenciadas del labio; dos pares de palpos maxilares visibles, con dos pares de sedas muy cortas; labio semicircular, convexo y no colapsado, con un par de sedas inconspicuas.

Mandíbulas (figs. IV.7D) cubiertas por el labro y no visibles externamente. Simétricas y unidentadas, con el diente 1,8 veces más largo que ancho. Ápice del diente agudo, muy fino y delgado; ángulo de separación entre el margen interior del diente y la base de la mandíbula obtuso (>90°), siendo el margen externo del diente casi recto, excepto por la presencia de una escotadura basal.

Comentarios: En trabajos previos, Nordlander (1973) llevó a cabo una descripción detallada de la larva terminal de *P. bedeguaris*. Comparanda con otras especies del género, *P. bedeguaris* presenta una cabeza más redondeada con un vértex ligeramente inciso medialmente, un margen ventral del clipeo más curvado y un labro de forma semircircular, si bien *P. isarchus* también presenta un margen ventral del clipeo relativamente curvado. La especie *P. bedeguaris* es junto a *Caenacis inflexa*, excluida del presente estudio, la única especie de pteromárido obtenida de agallas de *Diplolepis*.



Biología: Esta especie es generalmente un ectoparasitoide primario de larvas de *Diplolepis*. Sin embargo, ha sido citado también como hiperparasitoide secundario de la especie *Glyphomerus stigma* (Torymidae) (Redfern & Askew, 1992; Gómez *et al.*, “en prep.”), y de otras especies asociadas a agallas de *Diplolepis* como *Orthopelma mediator* (Ichneumonidae).

Pteromalus hieracii (Thomson, 1878).

Descripción: ejemplares obtenidos de agallas de *A. follioti* (n=2), longitud del cuerpo: 2,3-1,3 (1,8) mm; anchura máxima: 0,8-0,5 (0,6) mm. La larva de la especie es similar a la de *P. bedeguaris*, excepto en los siguientes rasgos diagnósticos: cuerpo de menor tamaño, 2,5 veces más largo que ancho (fig. IV.2B); protuberancias anterodorsales reducidas pero presentes en los segmentos torácicos (fig. IV.3F). Cabeza (en vista anterior) regularmente redondeada, ligeramante más ancha que larga; vértex claramente inciso medialmente (fig. IV.4F); margen ventral del clípeo recto; labio grande y más o menos rectangular, 3 veces más ancho que largo (fig. IV.6F).

Biología: *Pteromalus hieracii* es un parasitoide común en agallas de numerosas especies asociadas a plantas de la familia Asteraceae. En la región paleártica por el momento ha sido citada de agallas de *Aulacidea follioti* Barbotin, 1972, *A. hieracii* (Linnaeus, 1758), *A. tragopogonis* (Thomson, 1877), *Isocolus jaceae* (Schenck, 1863), *I. scabiosae* (Giraud, 1882) forma *rogenhoferi* Wachtl, 1880, *Phanacis caulicola* (Hedicke, 1939), *P. centaureae* (Förster, 1859), *P. hypochoeridis* (Kieffer, 1887), *Timaspis lamsanae* (Perris, 1873), *T. lusitanica* Tavares, 1904; y también de agallas de *Aylax papaveris* (Perris, 1840) sobre *Papaver* (Papaveraceae) (Askew *et al.*, 2006a). Generalmente se comporta como un ectoparasitoide primario de la larva del cinípido gallícola.

Pteromalus isarchus Walker, 1839.

Descripción: ejemplares obtenidos de agallas de *Xestophanes potentillae* (n=4), longitud del cuerpo: 2-1,7 (1,8) mm; anchura máxima: 1-0,8 (0,9) mm. La larva de la especie es similar a la de *P. hieracii* excepto en los siguientes caracteres diagnósticos: cuerpo más o menos fusiforme estrechándose ligeramante hacia la región anterior, y gradualmente hacia la posterior, alcanzando



su anchura máxima hacia la mitad (fig. IV.2C); protuberancias anterodorsales ausentes (fig. IV.3E); cabeza de forma más o menos hexagonal (fig. IV.5B); área antenal no protuberante y relativamente conspicua; margen ventral del clípeo curvado y labro formando una pieza más o menos trapezoidal 3,3 veces más ancha que larga (fig. IV.6G).

Mandíbulas con el diente mandibular largo, fino y no recurvado; ángulo de separación entre el margen interior del diente y la base de la mandíbula obtuso ($>90^\circ$) siendo el margen externo del diente casi recto, de manera muy similar a lo que ocurre en *P. bedeguaris* (fig. IV.7E).

Biología: *Pteromalus isarchus* es un parasitoide oligófago en agallas de especies de *Xestophanes* (Hym., Cynipidae) sobre *Potentilla*. Fundamentalmente está asociado como ectoparasitoide primario de la larva del cinípido, y en la región paleártica ha sido citado de dos especies diferentes de *Xestophanes* (Askew *et al.*, 2006a), si bien en la Península Ibérica es más común dentro de la comunidad de parasitoides de *X. potentillae* (Garrido-Torres & Nieves-Aldrey, 1990; Gómez *et al.*, 2006).

Rivasia fumariae Askew & Nieves-Aldrey, 2005.

Descripción: ejemplares obtenidos de agallas de *Nealax versicolor* (n=4), longitud del cuerpo: 1,8-1,5 (1,7) mm; anchura máxima: 0,9-0,7 (0,8) mm. La larva de la especie es similar a la de *P. isarchus* excepto en los siguientes caracteres diagnósticos: cuerpo con segmentos torácicos con una única fila de sedas muy cortas (fig. IV.1F) y fuertemente curvado ventralmente (fig. IV.3H); cabeza trapezoidal, con el vértex fuertemente inciso medialmente; área antenal protuberante y conspicua (fig. IV.5A); margen ventral del clípeo recto y labro formando una pieza subrectangular, 4,5 veces más ancha que larga (fig. IV.6H).

Mandíbulas con el diente mandibular relativamente corto y ancho y ligeramente curvado desde su base; ángulo de separación entre el margen interior del diente y la base de la mandíbula cercano a 90° siendo el margen exterior de la mandíbula relativamente convexo (fig. IV.7G).

Biología: Askew & Nieves-Aldrey (2005) realizaron una descripción detallada de la larva terminal de *R. fumariae*, describiendo también el adulto de la especie en el citado trabajo, dentro de un nuevo género para la ciencia. *Rivasia fumariae* está estrictamente asociada con agallas inducidas por *Nealax versicolor* en frutos de diferentes especies de *Fumaria* (Papaveraceae) (fig. IV.8D). Se trata de un



ectoparasitoide primario monófago que por ahora tan sólo ha sido citado en un número escaso de localidades en España (Askew & Nieves-Aldrey, 2005; Askew *et al.*, 2006a; Gómez *et al.*, 2006).

Stinoplus lapsanae Graham, 1969.

Descripción: ejemplares obtenidos de agallas de *Timaspis lamsanae* (n=1), longitud del cuerpo: 1.9 mm; anchura máxima: 0.8 mm. Cuerpo (en vista ventral) formado por cabeza y 13 segmentos (tres torácicos, 9 abdominales y uno anal) (fig. IV.1E). Cuerpo 2,3 más largo que ancho siendo todos los segmentos de anchura similar lo que le da una forma sub-rectangular; segmento anal truncado, más ancho que largo. Color generalmente blanquecino y tegumento liso en todos los segmentos corporales (figs. IV.1E; IV.5C). Cuerpo en vista lateral (fig. IV.3G) no curvado ventralmente siendo los espiráculos visibles desde el segundo segmento torácico al séptimo abdominal. Protuberancias anterodorsales ausentes, aunque con áreas intersegmentales visibles (fig. IV.3G); margen ventral de los segmentos corporales fuertemente convexo. Cuerpo casi glabro con una única fila de sedas espiniformes en cada segmento torácico (figs. IV.1E; IV.5C). Cabeza (en vista anterior) (fig. IV.5C) de forma redondeada, 1,05 veces más ancha que alta; margen superior y área medial del vértex también redondeada. Cabeza con pocas sedas muy cortas e inconspicuas; sedas antero-mediales del área antenal situadas ligeramente por encima de las antenas. Sedas clipeales y latero-clipeales muy cortas situadas a diferente nivel entre la antena y el clipeo, pero situada más cerca del clipeo; área antenal y antena conspicua y muy protuberante. Margen ventral del clipeo recto. Labro rectangular, 2,6 más largo que ancho (figs. IV.5C; IV.6I).

Piezas bucales (fig. IV.6I) con maxilas triangulares, perfectamente diferenciadas del labio y con un par de sedas muy cortas en cada maxila; palpos maxilares invisibles; labio cóncavo y colapsado, con un par de sedas inconspicuas.

Mandíbulas (fig. IV.7F) expuestas, claramente visibles debajo del labro. Simétricas y unidentadas; diente 1,35 veces más largo que ancho medido en su base. Ápice del diente agudo y delgado; ángulo de separación entre el margen interior del diente y la base de la mandíbula cercano a 90° siendo el margen externo del diente relativamente convexo.

Comentarios: Comparada con las otras especies de pteromálidos del presente estudio, *S. lapsanae* es fácilmente reconocible por presentar una forma rectangular característica, con todos los segmentos corporales aproximadamente de igual anchura (figs. IV.1E; IV.8E) y cuerpo que no se curva ventralmente (fig. IV.3G). Por otra parte, la cabeza, el margen superior y el área medial del vertex



son redondeados (fig. IV.5C) y ambas mandíbulas están externamente expuestas, siendo visible al menos el ápice del diente (fig. IV.6I).

Biología: La especie forma parte del pequeño género *Stinoplus*, que en la actualidad cuenta con cinco especies (Graham, 1969; Noyes, 2003). Se considera como la única dentro del género asociada con agallas de cinípidos sobre plantas herbáceas y arbustos en la región paleártica (Askew *et al.*, 2006a). Se trata de un ectoparásitoide específico de *Timaspis lamsanae*.

5. Discusión.

La larva terminal de las familias estudiadas se encuentra perfectamente caracterizada a nivel morfológico dentro de Chalcidoidea. Comparándolas con las de otras familias, también parasitoides de agallas de cinípidos como por ejemplo Eurytomidae y Torymidae (Askew *et al.*, 2004; Nieves-Aldrey *et al.*, 2007; Gómez *et al.*, en prensa), se pueden diferenciar fácilmente por los caracteres que ya han sido mencionados.

Las larvas de las especies de Pteromalidae estudiadas presentan caracteres diagnósticos que también nos permite la identificación a nivel de especie. Además, las tres especies de eulófidos podrían asimismo reconocerse a nivel específico, basándonos en caracteres de morfología corporal y cefálica.

Un rasgo diagnóstico de la larva de terminal de las especies de *Eupelmus* parasitoides de agallas de cinípidos es la forma serrada del margen ventral del clípeo, estado de carácter que no es compartido con ninguna otra familia de especies de calcidoideos parasitoides o inquilinos en agallas de cinípidos como ha sido señalado ya en capítulos anteriores. Este carácter debería ser considerado entonces una sinapomorfía de las especies de *Eupelmus* asociadas a agallas de cinípidos, a expensas de que pueda confirmarse o no su presencia en otros eupelmidos no asociados con agallas de cinípidos. Otra característica distintiva observada en el análisis comparativo es el patrón de sedas que aparece en este grupo y que es muy similar al desarrollado en la larva terminal de las especies de Torymidae (Gómez *et al.*, en prensa).



Por lo que respecta a las especies de Eulophidae estudiadas, no se pudo encontrar ninguna sinapomorfía clara que las agrupara, aunque otros grupos de eulófidos parasitoides en otros complejos y con hospedadores distintos (Gumovsky, 2007) desarrollan rasgos diagnósticos generales muy similares: cuerpo totalmente glabro y cabeza transversal. En el caso de Pteromalidae, aparentemente el cuerpo es totalmente glabro, aunque algunas sedas muy cortas e inconspicuas están presentes a diferencia de lo que ocurre en los eulófidos. Para la mayoría de los pteromálidos, la presencia de antenas conspicuas y un vértex medialmente inciso es determinante para un correcto reconocimiento. Tal vez solamente la larva de la especie *Rivasia fumariae* rompe la uniformidad de los caracteres larvarios propios del pequeño grupo de Pteromalidae estudiados, con su morfología cefálica característica.

Finalmente las mandíbulas simples y unidentadas de las larvas de Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae nos muestran la orientación que la dieta de estas especies tiene hacia la zoofagia basada en su comportamiento parasitoide. Unas mandíbulas con el diente agudo, afilado y fino podría ser una adaptación hacia una dieta entomófaga, al contrario que las mandíbulas bidentadas y fuertemente esclerotizadas de Eurytomidae (Hym., Chalcidoidea) o Megastigminae (Chalcidoidea, Torymidae) (Nieves-Aldrey *et al.*, en revisión) adaptadas a una dieta fitófaga o mixta, y siendo el tipo de mandíbulas característica en grupos de fitófagos estrictos como Cynipidae (Nieves-Aldrey, 2001b; Nieves-Aldrey *et al.*, 2005).

Una dieta mixta carnívora-fitófaga como la que presentan la mayoría de los Eurytomidae asociados a agallas, demanda unas mandíbulas muy fuertes con dos dientes o más (Henneicke *et al.*, 1992; Gómez *et al.*, en prep.), mientras que la presencia de mandíbulas de cuatro dientes de algunas especies de *Megastigmus* (Hym., Torymidae) parasitoides en agallas de cinípidos es considerada como una condición general compartida por sus parientes seminívoros dentro del género, y que no están adaptados a una dieta carnívora (Nieves-Aldrey *et al.*, en revisión). Como la mayoría de las larvas de los parasitoides los eupelmidos, eulofidos así como la mayoría de los pteromálidos poseen una mandíbula unidentada y aguda lo cual reduce sus posibilidades tróficas a la zoofagia estricta y por tanto y de



manera exclusiva a un comportamiento parasitoide, excepto en el caso de la larva de *Dichatomus acerinus*, la cual se comporta como inquilino letal y se alimenta del tejido vegetal de la agalla, aún conservando una mandíbula simple y unidentada.

6. Conclusiones finales y perspectivas.

El presente estudio ha encontrado que la pequeña muestra de larvas terminales de Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae estudiadas presentan una rica variabilidad morfológica codificada en numerosos caracteres taxonómicos que nos permiten su identificación, así como su uso en estudios filogenéticos basados en morfología de la larva terminal. El estudio debería ser ampliado en un futuro próximo con la inclusión de especies asociadas a otros complejos de parasitoides de otras especies de agallas, incluyendo aquellos asociados a agallas de *Quercus*. El presente estudio presenta interés tanto desde el punto de vista biológico como ecológico, al centrarse en una comunidad de gran importancia económica como es la de los organismos parasitoides.



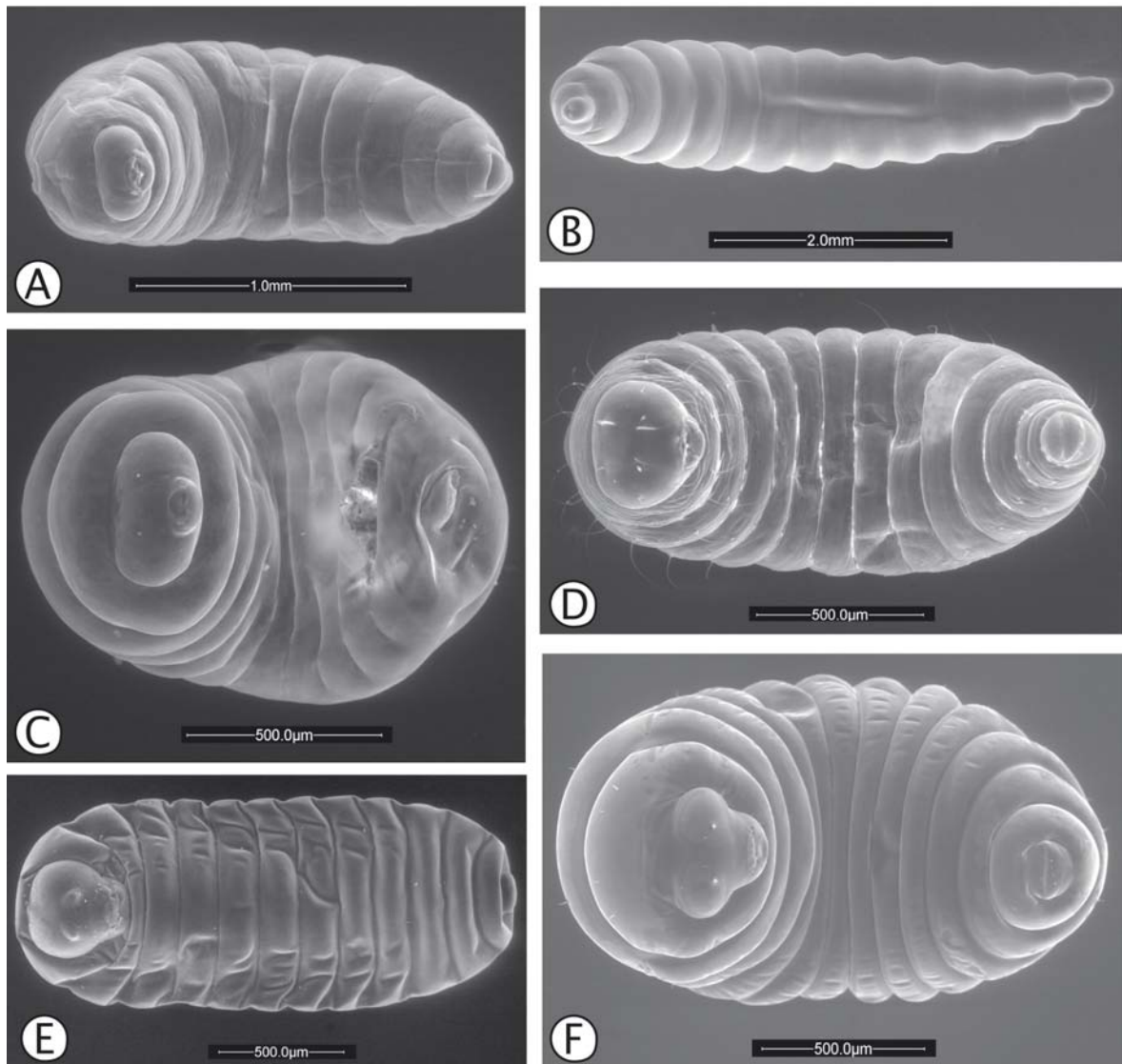


Figura IV.1.- Vista ventral de la larva terminal de:–A. *Aprostocetus eurytomae* obtenida de agallas de *Diplolepis spinosissima*. –B. *Aulogymnus aceris* de *Pediaspis aceris* (sexual). –C. *Dichatomus acerinus* de *Pediaspis aceris* (gen. sexual). –D. *Eupelmus microzonus* de *Aulacidea freseei*/*Phanacis zwolferi*. –E. *Stinoplus lapsanae* de *Timaspis lamsanae* –F. *Rivasia fumariae* de *Neaylax versicolor*.

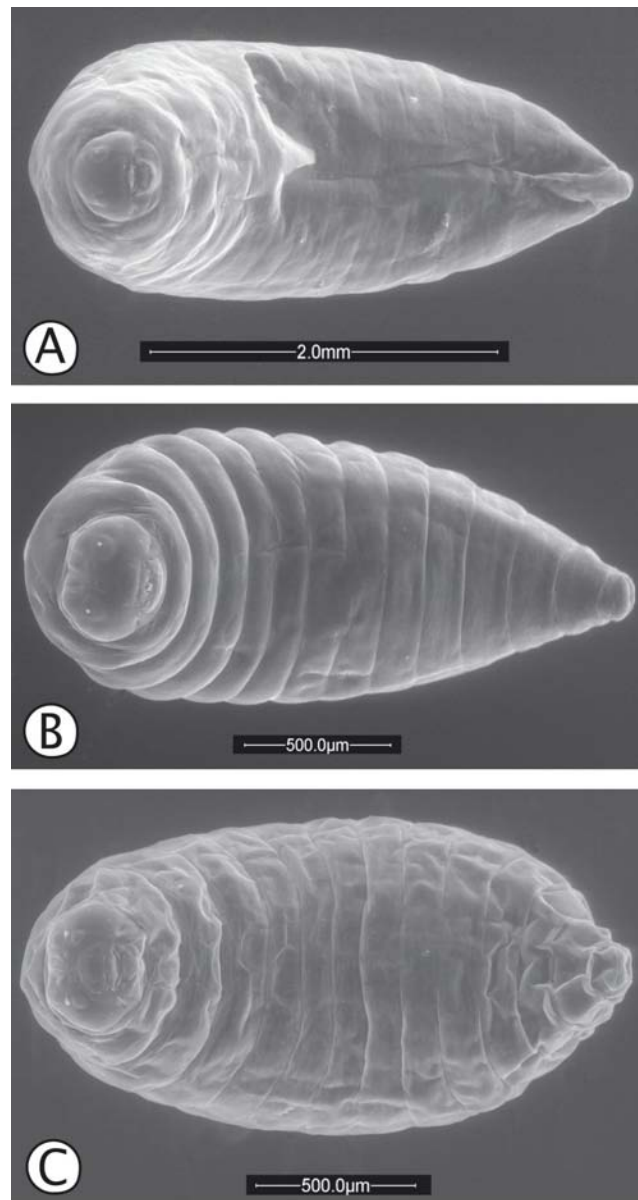
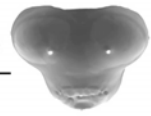


Figura IV.2.- Vista ventral de la larva terminal de: -A. *Pteromalus bedeguaris* obtenido de *Diplolepis rosae*. -B. *Pteromalus hieracii* obtenido de *Aulacidea follioti*. -C. *Pteromalus isarchus* obtenido de *Xestophanes potentillae*.

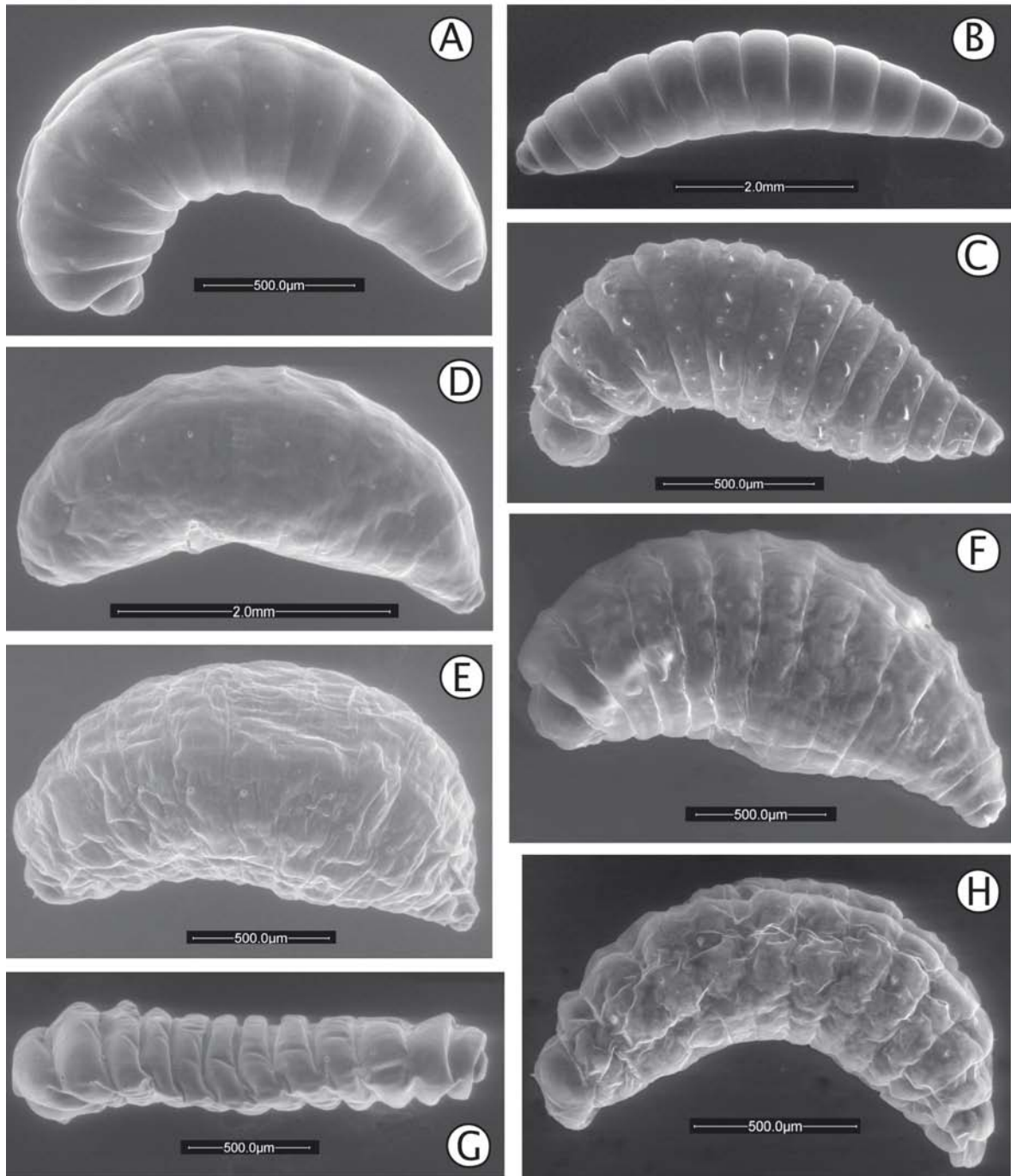


Figura IV.3.- Vista lateral de la larva terminal de: *Aprostocetus eurytomae* obtenida de agallas de *Diplolepis spinosissima*. –B. *Aulogymnus aceris* de *Pediaspis aceris* (gen. sexual). –C. *Eupelmus microzonus* de *Aulacidea freseei*/*Phanacis zwolferi*. –D. *Pteromalus bedeguaris* de *Diplolepis rosae*. –E. *Pteromalus isarchus* de *Xestophanes potentillae*. –F. *Pteromalus hieracii* de *Aulacidea follioti*. –G. *Stinoplus lapsanae* de *Timaspis lapsanae* –H. *Rivasia fumariae* de *Neaylax versicolor*.

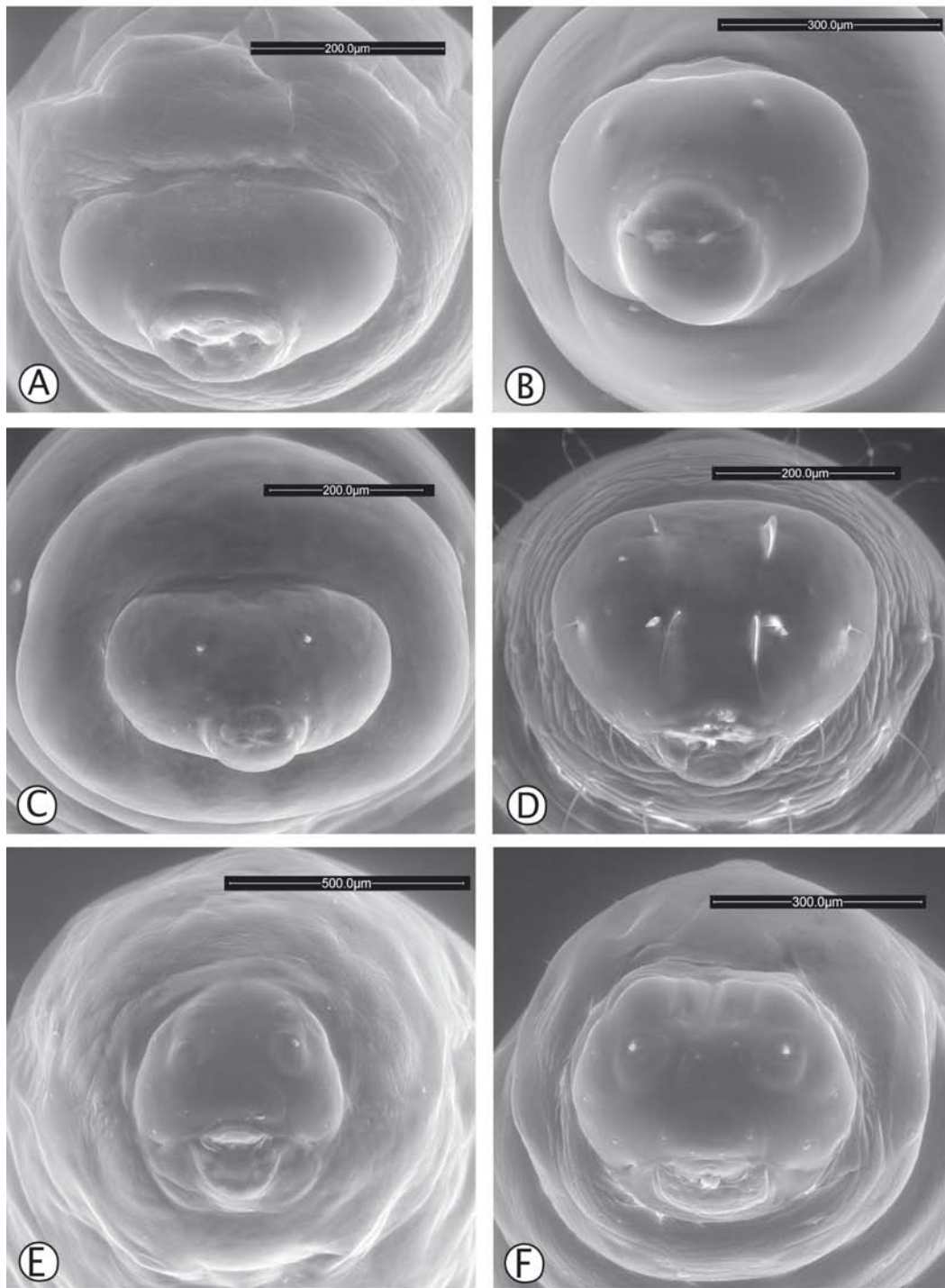


Figura IV.4.- Vista anterior de la cabeza de la larva terminal de:—A. *Aprostocetus eurytomae* obtenida de agallas de de *Diplolepis spinosissimae*. —B. *Aulogymnus aceris* de *Pediaspis aceris* (gen. sexual). —C. *Dichatomus acerinus* de *Pediaspis aceris* (gen. sexual). —D. *Eupelmus microzonus* de *Aulacidea freseei*/*Phanacis zwolferi*. —E. *Pteromalus bedeguaris* de *Diplolepis rosae*. —F. *Pteromalus hieracii* de *Aulacidea follioti*.

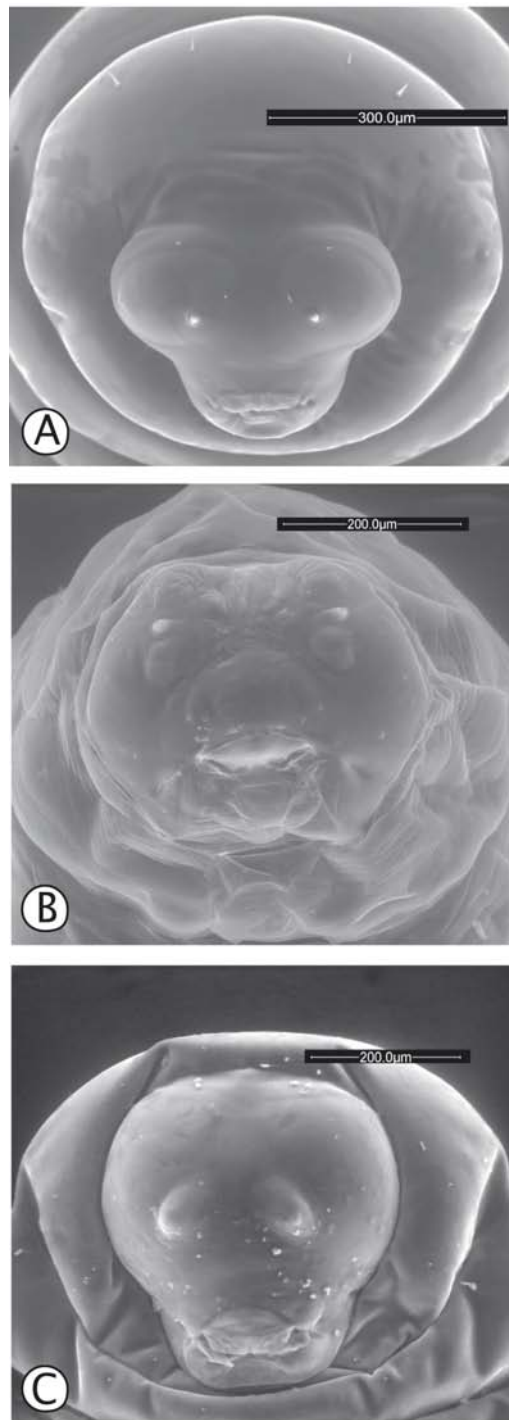


Figura IV.5.- Vista anterior de la cabeza de la larva terminal de: –A. *Rivasia fumariae* obtenida de agallas de *Neaylax versicolor*. –B. *Pteromalus isarchus* de agallas de *Xestophanes potentillae*. –C. *Stinoplus lapsanae* de agallas de *Timaspis lamsanae*.

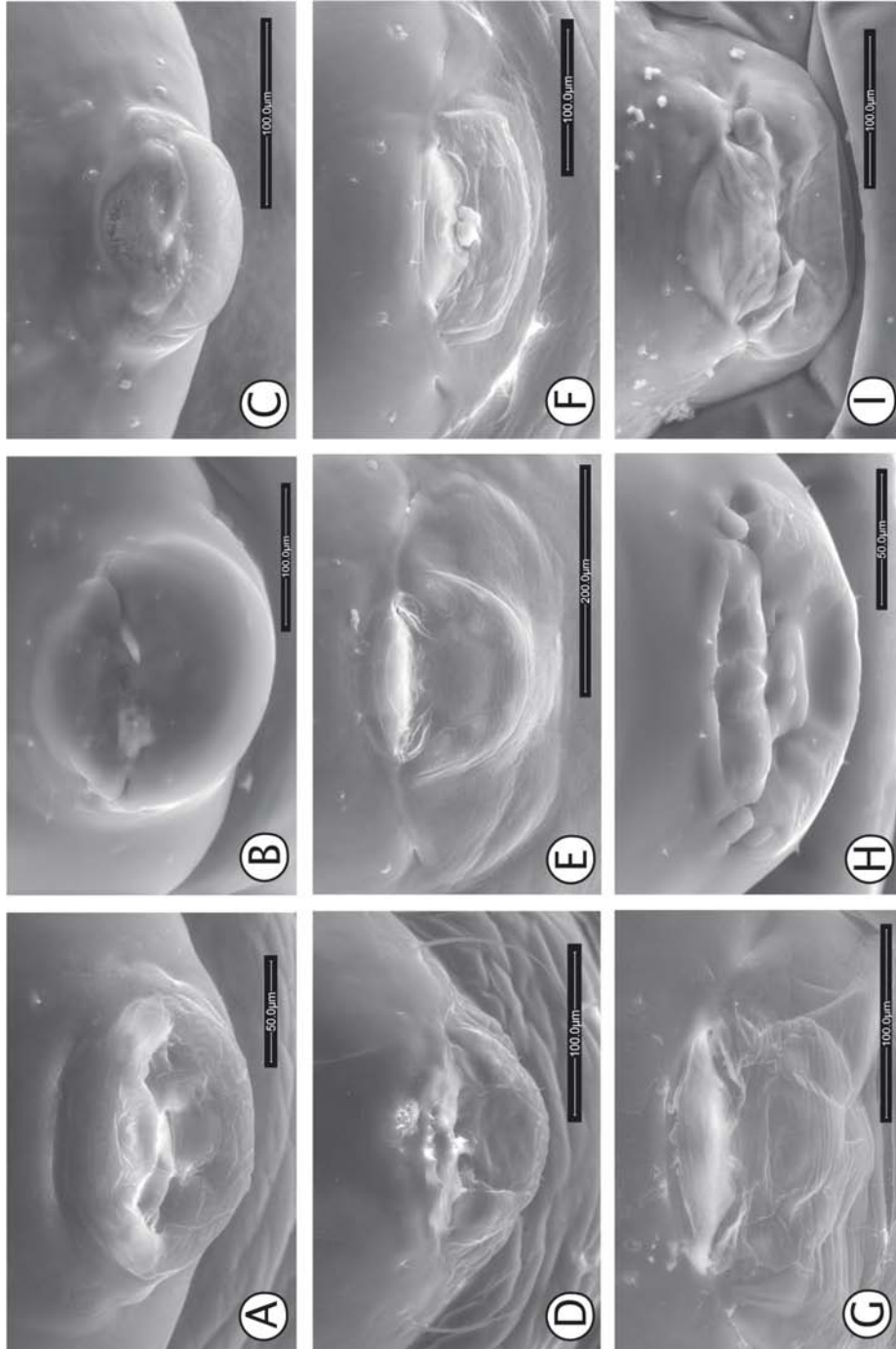


Figura IV.6.- Vista anterior de las piezas bucales de la larva terminal de: -A. *Aprostocetus eurytomae* obtenida de agallas de *Diplolepis spinosissima*. -B. *Aulogymnus aceris* de *Pediaspis aceris* (gen. sexual). -C. *Dichatomus acerinus* de *Pediaspis aceris* (gen. sexual). -D. *Eupelmus microzonus* de *Aulacidea freesei/Phanacia zwolferi*. -E. *Pteromalus bedeguaris* de *Diplolepis rosae*. -F. *Pteromalus hieracii* de *Aulacidea folioli*. -G. *Pteromalus isarchus* de *Xestophanes potentillae*. -H. *Rivasia fumariae* de *Neaylax versicolor*. -I. *Stinoplus lapsanae* de *Timaspis lampsanae*.

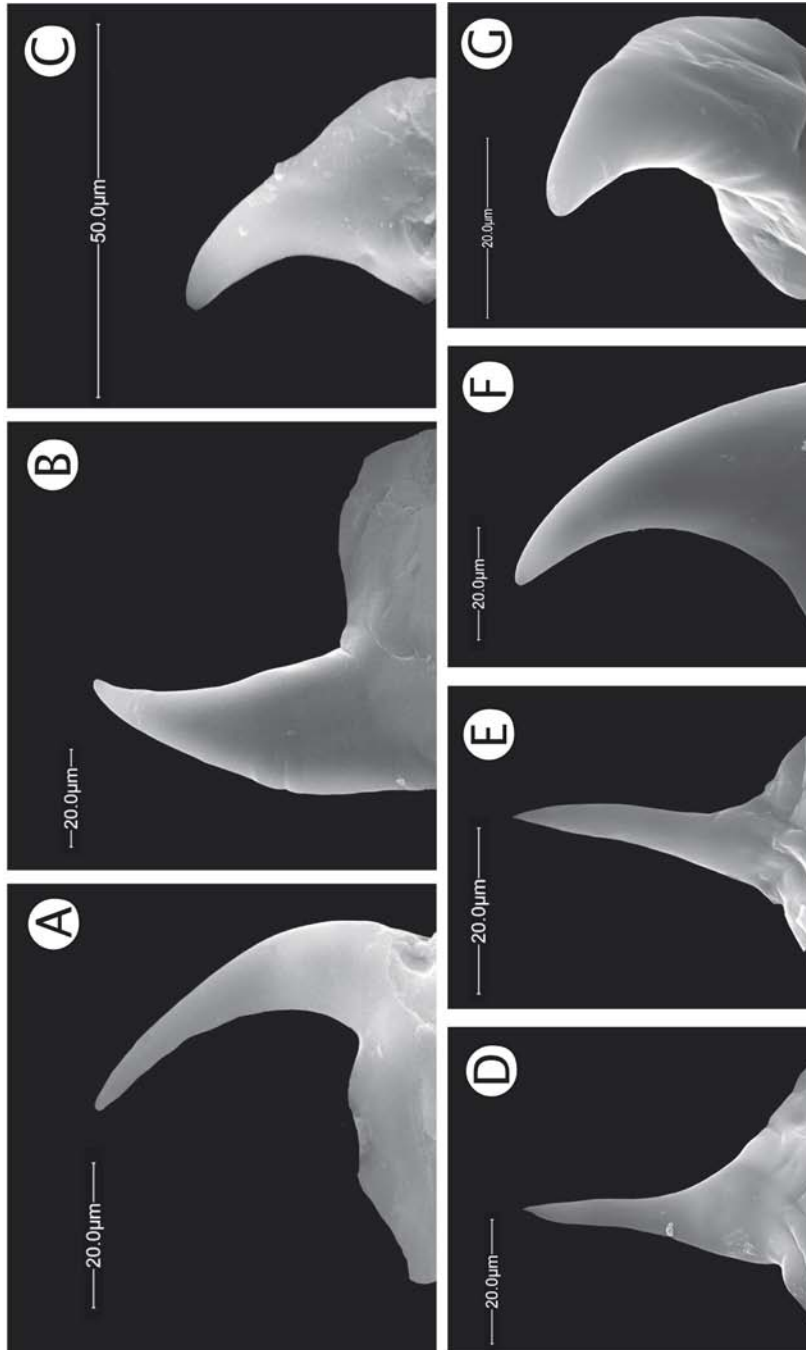
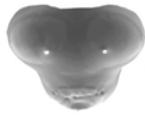


Figura IV.7.- Detalle de vista anterior de las mandíbulas: -A. mandíbula derecha de larva de *Aprostocetus eurytomae* obtenida de agallas de *Diplolepis spinosissima*. -B. mandíbula izquierda de agallas de *Pediaspis aceris* (gen. sexual). -C. mandíbula derecha de *Eupelmus microzonus* de agallas de *Aulacidea freesei/Phanacis zwolferi*. -E. mandíbula izquierda de agallas de *Pteromalus bedeguaris* obtenido de *Diplolepis rosae*. -F. mandíbula izquierda de agallas de *Pteromalus isarchus* de agallas de *Xestophanes potenillae*. -H. mandíbula derecha de *Stinoplus lapsanae* de agallas de *Timaspis lampsanae*. -I. mandíbula derecha de agallas de *Rivastia fumariae* de agallas de *Neaylax versicolor*.

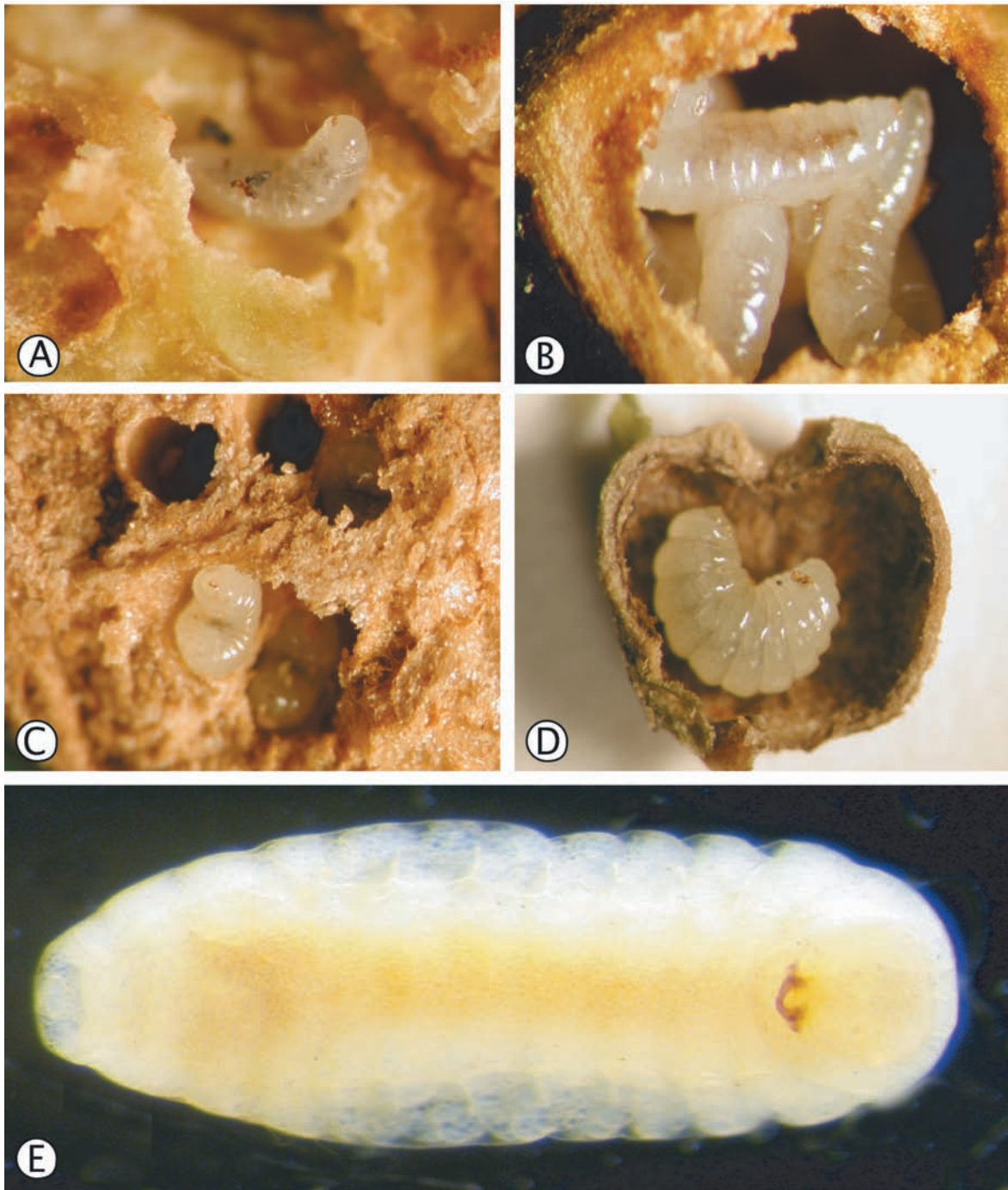
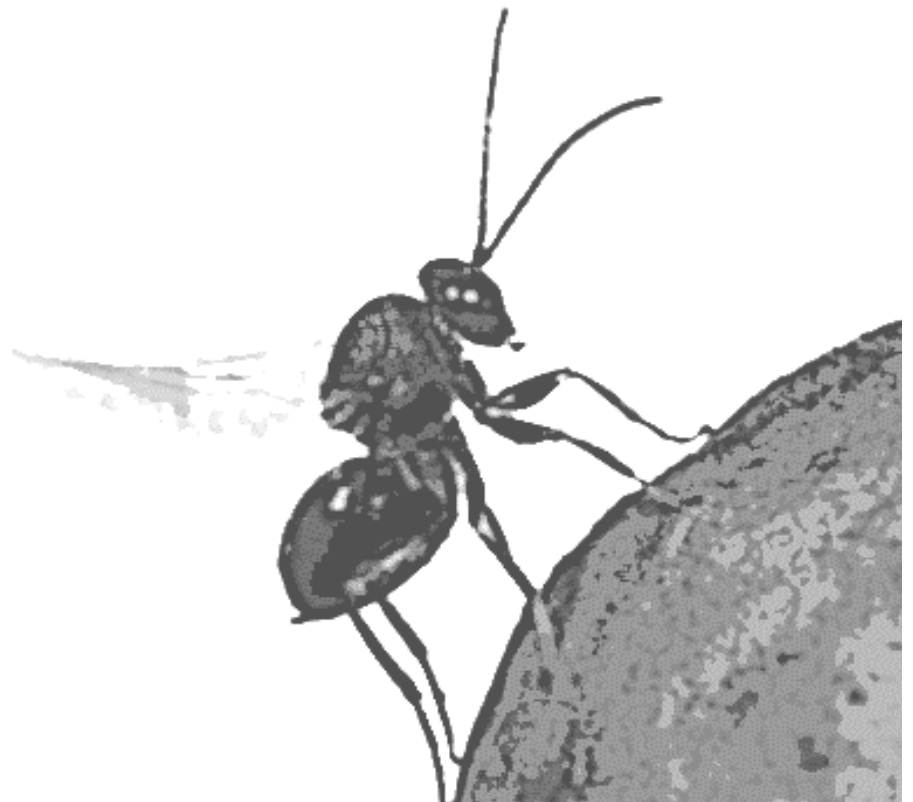


Figura IV.8.- A. Sección de una agalla de *Isocolus lichtensteini* mostrando la larva terminal de *Eupelmus microzonus*. –B. Sección transversal de la agalla de *Diplolepis spinosissima* mostrando las larvas gregarias de *Aprostocetus eurytomae* –C. Larva de *Dichotomus acerinus* en agalla diseccionada de *Pediaspis aceris* (gen. sexual). –D. Sección transversal de la agalla de *Neaylax versicolor* con larva terminal de *Rivasia fumariae*. –E. Vista ventral de la larva terminal de *Stinoplus lapsanae* obtenida de agallas de *Timaspis lampsanae*.

Apéndice general



A continuación se presenta la relación de material estudiado de larvas terminales de cada especie de cinípido gallícola, inquilino y calcidoideo parasitoide, listado por familias, subfamilias, tribus y géneros.

CYNIPOIDEA

CYNIPIDAE

Aylacini

Aulacidea follioti Barbotin, 1972.

Ex. agallas en *Sonchus asper* (Asteraceae), Francia, Pirineos Atlánticos: Escot-Bielle (Valle de Aspe), 7/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=4).

Aulacidea freesei Nieves-Aldrey-Aldrey, 1995.

Ex. agallas en *Silybum marianum*. (Asteraceae), España, Madrid: Monte Pajares, 7/IX/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=10).

Aulacidea hieracii (Linnaeus, 1758).

Ex. agallas en *Hieracium* sp. (grupo *sabaudum*) (Asteraceae), España, Madrid: El Escorial, 13/X/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5); Salamanca: Linares de Riofrío, 27/IV/06, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5).

Aulacidea laurae Nieves-Aldrey-Aldrey, 1995.

Ex. agallas en *Scorzonera laciniata* (Asteraceae), España, Madrid: Rivas Vaciamadrid (El Campillo), 13/VI/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5); Dehesa de Arganda, 6/IV/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5).

Aulacidea martae Nieves-Aldrey-Aldrey, 2004.

Ex. agallas en *Launaea arborescens* (Asteraceae), España, Almería: San José, 25/VII/05, J. F. Gómez leg, (n=5); Carboneras-Aguamarga, 26/VII/05, J. F. Gómez leg, (n=5).

Aulacidea pilosellae (Kieffer, 1901).

Ex. agallas en *Hieracium pilosella* (Asteraceae), España, Madrid: Valgallego, 19/VI/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5); El Ventorrillo, 13/VII/99, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5).

Aulacidea subterminalis Niblett, 1946.

Ex. agallas en *Hieracium pilosella* (Asteraceae), España, Madrid: Puerto de la Quesera, 29/V/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=10).

Aulacidea tragopogonis (Thomson, 1877).

Ex. agallas en *Tragopogon* spp. (Asteraceae), España, León: Valporquero, 17/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5); Madrid: Dehesa de Arganda, 18/X/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5).

Aylax minor Hartig, 1840.

Ex. agallas en *Papaver rhoeas* y *P. dubium*. (Papaveraceae), España, Madrid: Arganda, 19/V/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Cerro de los Ángeles, 3/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); Monte Pajares, 7/IX/03, J. L. Nieves-Aldrey leg (n=3); Villaverde Bajo-Los Rosales, 4/VI/05, J. F. Gómez, (n=2).

Aylax papaveris (Perris, 1840).

Ex. agallas en *Papaver rhoeas* y *P. dubium*. (Papaveraceae), España, Guadalajara: El Cardoso de la Sierra, 19/VI/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); Segovia: Sepúlveda, 21/VI/03, J. F. Gómez leg (n=4); Soria: San Andrés, 14/VII/05, J. F. Gómez leg, (n=3).

Barbotinia oraniensis Nieves-Aldrey-Aldrey, 1994.

Ex. agallas en *Papaver rhoeas* y *P. dubium*. (Papaveraceae), España, Guadalajara: El Cardoso de la Sierra, 19/VI/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Madrid: Rivas Vaciamadrid (El Campillo), 13/VI/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); Monte Pajares, 7/IX/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); Soria: San Andrés, 14/VII/05, J. F. Gómez leg, (n=2).

Iraella hispanica Nieves-Aldrey-Aldrey, 2005.

Ex. agallas en *Papaver rhoeas* (Papaveraceae), España, Tarragona: Gandesa, 3/V/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=10).

Iraella luteipes (Thomson, 1877).

Ex. agallas en *Papaver somniferum* (Papaveraceae), España, Madrid: Soto de Oreja, 3/VI/06, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); Monte Pajares, 7/IX/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Valdemorillo, 13/VI/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5).

Isocolus leuzeae Nieves-Aldrey-Aldrey & Parra, 2003.

Ex. agallas en *Leuzea conifera* (Asteraceae), España, Guadalajara: Chiloeches, 31/VII/01, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=8).

Isocolus lichtensteini (Mayr, 1882).

Ex. agallas en *Centaurea melitensis* (Asteraceae), España, Madrid: Cerros de la Marañosa, 3/XI/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5); Morata de Tajuña, 6/VI/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5).

Isocolus scabiosae (Giraud, 1882) forma *rogenhoferi* Wachtl.

Ex. agallas en *Centaurea scabiosa* (Asteraceae), España, Guadalajara: Cantalojas, 24/II/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5); Pozo de Guadalajara, 3/X/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5).

Liposthenes kernerii (Wachtl, 1891).

Ex. agallas en *Nepeta beltranii*. (Lamiaceae), España, Madrid: Casa Eulogio, 28/V/06, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=4); Rivas-Vaciamadrid, 3/VI/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Soto de Oreja, 4/VI/06, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); en *Nepeta latifolia*, El Ventorrillo, 28/VII/02-14/VII/06, J. L. Nieves-Aldrey y J. F. Gómez leg, (n=3).

Neaylax salviae Nieves-Aldrey-Aldrey, 2002.

Ex. agallas en *Salvia lavandulifolia* (Lamiaceae), España, Madrid: Dehesa de Arganda, 1/VI/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=10).

Neaylax verbenacus (Nieves-Aldrey-Aldrey, 1988).

Ex. agallas en *Salvia verbenaca* (Lamiaceae), España, Madrid: Cotos de Monterrey, 4/VI/06, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5); Dehesa de Arganda, 6/VI/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5).

Neaylax versicolor (Nieves-Aldrey-Aldrey, 1985).

Ex. agallas en *Fumaria officinalis* (Papaveraceae), España, Almería: San José, 13/IV/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Badajoz: Segura de León, 20/V/06, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); Madrid: Rivas-Vaciamadrid, 25/V/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Salamanca: Poblado Saucelle, 27/IV/06, J. F. Gómez leg, (n=2); Tarragona: Marçá, 1/V/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2).

Phanacis caulicola (Hedicke, 1939).

Ex. agallas en *Picris echioides* (Asteraceae), España, Orense: Rubiá, 18/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=10).

Phanacis centaureae (Förster, 1859).

Ex. agallas en *Centaurea spp.* (Asteraceae), España, Guadalajara: Cantalojas, 24/VII/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); Pozo de Guadalajara, 3/X/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Madrid: Dehesa de Arganda, 18/VII/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Dehesa de Moncalvillo, 21/IV/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3).

Phanacis hypochoeridis (Kieffer, 1887).

Ex. agallas en *Hypochoeris radicata* (Asteraceae), España, Cantabria: Colindres, 19/VII/03, J. F. Gómez leg, (n=3); Pontevedra: Islas Cíes, 16/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Salamanca: Poblado Saucelle, 27/IV/06, J. F. Gómez leg, (n=2); Segovia: Cuellar, 14/XI/04, J. L. Nieves-Aldrey leg (n=3).

Phanacis zwolferi Nieves-Aldrey-Aldrey, 1995.

Ex. agallas en *Silybum marianum* (Asteraceae), España, Madrid: Monte Pajares, 7/IX/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=10).

Timaspis cichorii (Kieffer, 1909).

Ex. agallas en *Cichorium intybus* (Asteraceae), España, Madrid: Arganda, 8/XI/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3).

Timaspis lampsanae (Perris, 1873).

Ex. agallas en *Lapsana comunis* (Asteraceae), España, Madrid: El Escorial, 17/IX/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=10).

Timaspis lusitanica Tavares, 1904.

Ex. agallas en *Barkhausia taraxacifolia* (Asteraceae), España, Madrid: Las Rozas, 6/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); Salamanca: Casas del Conde, 28/IV/06, J. F. Gómez leg, (n=4).

Timaspis phoenixopodos Mayr, 1882.

Ex. agallas en *Lactuca viminea* (Asteraceae), España, Madrid: Dehesa de Arganda, 29/V/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); El Escorial, 17/IX/05, J. L. Nieves-Aldrey y J. F. Gómez leg, (n=4); Orense: Toral de los Vados, 18/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3).

Timaspis rufipes Ionescu & Roman, 1959.

Ex. agallas en *Crepis pulchra* (Asteraceae), España, Madrid: Casa Eulogio, 30/V/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2).

Timaspis urospermi (Kieffer, 1901).

Ex. agallas en *Urospermum picroides* (Asteraceae), España, Cádiz: Aguilillas-Jérez de la Frontera, 16/X/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=10).

Xestophanes brevitarsis (Thomson, 1877).

Ex. agallas en *Potentilla erecta* (Rosaceae), España, La Coruña: Arins, 17/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=10).

Xestophanes potentillae (Retzius, 1783).

Ex. agallas en *Potentilla reptans* (Rosaceae), España, Madrid: Arroyo de la Vega-Nuevo Baztán, 23/IV/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); El Ventorrillo, 6/VIII/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Villalbilla, 26/VIII/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Villar del Olmo, 3/X/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Tarragona: Colldejou, 14/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3).

Cynipini

Andricus foecundatrix (Hartig, 1840).

Ex. agallas de la generación ágama en *Quercus faginea* (Fagaceae), España, Guadalajara: Chiloeches, 31/V-VII/01, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); agallas de la generación ágama en *Quercus pyrenaica* (Fagaceae), España, Madrid: Dehesa de Somosierra, 22/X/00, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3).

Diplolepidini

Diplolepis eglanteriae (Hartig, 1840) y *D. nervosa* (Curtis, 1838).

[como se señaló en el Capítulo I, la agalla de ambas especies es prácticamente indistinguible, por lo que las larvas obtenidas de las muestras colectadas no pudieron ser asignadas concretamente a una u otra especie].

Ex. agallas en *Rosa spp.* (Rosaceae), España, León: San Esteban, 16/VII/05, J. F. Gómez leg, (n=2); Valporquero, 18/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2).

Diplolepis mayri (Schlechtendal, 1877).

Ex. agallas en *Rosa spp.* (Rosaceae), España, Guadalajara: Retiendas, 24/II/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); León: Valporquero, 18/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Madrid: Dehesa de Arganda, 17/IX/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); El Escorial, 4/II/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Rascafría, 3/VIII/01, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Orense: Rubiá, 18/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Soria: Cabrejas del Pinar, 15/II/04, J. F. Gomez leg, (n=2).

Diplolepis rosae (Linnaeus, 1758).

Ex. agallas en *Rosa spp.* (Rosaceae), España, Burgos: Ontoria del Pinar, 15/VII/05, J. F. Gómez leg, (n=1); Guadalajara: Retiendas, 24/II/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); León: Valporquero, 18/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Lérida: Valle de Arán, VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Madrid: Arroyo de la Vega-Nuevo Baztán, 23/IV/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Casa Eulogio, 1/XI/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); El Escorial, 4/II/04, J. F. Gómez leg, (n=1); Orense: Rubiá, 18/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Soria: Cabrejas del Pinar, 15/II/04, J. F. Gomez leg, (n=1); Tarragona: Colldejou, 14/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Diplolepis spinosissima (Giraud, 1859).

Ex. agallas en *Rosa pimpinellifolia* (Rosaceae), Francia, Pirineos Atlánticos: Valle de Ossau-Coll de la Marie Blanche, 8/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=10).

Pediaspidini

Pediaspis aceris (Gmelin, 1790).

Ex. agallas de la generación sexual en *Acer opalus* (Sapindaceae), España, Tarragona: Colldejou, 14/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5).

Ex. agallas de la generación ágama en *Acer opalus* (Sapindaceae), España, Tarragona: Colldejou, 2/V/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=10).

Synergini

Periclistus brandtii (Ratzeburg, 1833).

Ex. agallas de *Diplolepis mayri* en *Rosa spp.* (Rosaceae), España, Guadalajara: Retiendas, 24/I/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3).

Ex. agallas de *Diplolepis rosae* en *Rosa spp.* (Rosaceae) España, León: San Esteban, 15/VII/05, J. F. Gómez leg, (n=3); Madrid: Arroyo de la Vega-Nuevo Baztán, 23/IV/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); El Escorial, 4/II/04, J. F. Gómez leg, (n=2).

Periclistus caninae (Hartig, 1840).

Ex. agallas de *Diplolepis eglanteriae/nervosa* en *Rosa spp.* (Rosaceae), España, Madrid: El Escorial, 17/IX/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=6).

CHALCIDOIDEA

TORYMIDAE

Toryminae

Microdontomerini

Adontomerus crassipes (Bouček, 1982).

Ex. agallas de *Isocolus lichtensteini* en *Centaurea melitensis* (Asteraceae), España, Madrid: Arganda, 29/IV/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Chinchón, 20-22/IX/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Dehesa de Arganda, 22/II/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); La Marañososa, 3-8/XI/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=16).

Adontomerus impolitus (Askew & Nieves-Aldrey, 1988).

Ex. agallas de *Aulacidea tragopogonis* en *Tragopogon spp.* (Asteraceae), España, Madrid: Arganda, 6/XI/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Dehesa de Arganda, 18-20/X/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=15); Titulcia, 7/III/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Idiomacromerus centaureae Askew & Nieves-Aldrey-Aldrey, 1988.

Ex. agallas de *Phanacis centaureae* en *Centaurea scabiosa* (Asteraceae), España, Guadalajara: Pozo de Guadalajara, 3/X/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Idiomacromerus papaveris (Förster, 1856).

Ex. agallas de *Aylax minor* en *Papaver spp.* (Papaveraceae), España, Madrid: Monte Pajares 7/IX/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Los Rosales-Villaverde Bajo, 4/VI/05, J. F. Gómez leg, (n=4).

Ex. agallas de *Barbotinia oraniensis* en *Papaver spp.* (Papaveraceae), España, Madrid: El Campillo, 6/III/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3).

Idiomacromerus silybi Askew, 2004.

Ex. agallas de *Aulacidea freeseil/Phanacis zwolferi* en *Silybum marianum* (Asteraceae), España, Madrid: Monte Pajares, 7/IX/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=7); Málaga: Torcal de Antequera, 17/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Chalcimerini

Chalcimerus borceai Steffan & Andriescu, 1962.

Ex. agallas de *Barbotinia oraniensis* en *Papaver spp.* (Papaveraceae), España, Madrid: El Campillo, 6/III/05, J. L. Nieves-Aldrey, (n=7); Dehesa de Arganda, II/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5); Las Rozas, 12/X/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); Torres de la Alameda, 13/VI/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); Orense: Rubiá, 17/VII/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); Soria: San Andrés, 14/VII/05, J. F. Gómez leg, (n=2).

Incertae sedis

Glyphomerus stigma (Fabricius, 1793).

Ex. agallas de *D. mayri* en *Rosa spp.* (Rosaceae) España, Madrid: Cotos de Monterrey, 9/VIII/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2).

Ex. agallas de *D. rosae* en *Rosa spp.* (Rosaceae), España, Guadalajara: Retiendas, 24/I/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=6); Lérida: Valle de Arán, VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5); Madrid: Arroyo de la Vega, 4/VII/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); Casa Eulogio, 10/XI/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); El Escorial, 4/II/04, J. F. Gómez leg, (n=2); Orense: Rubiá, 18/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg (n= 5); Soria: Cabrejas del Pinar, 14-15/II/04, J. F. Gómez leg, (n=26); Embalse de la Cuerda del Pozo, 15/II/04, J. F. Gómez leg, (n=2); Tarragona: Colldejou, 14/III/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5).

Glyphomerus tibialis (Förster, 1856).

Ex. agallas de *Phanacis hypochoeridis* en *Hypochoeris spp.* (Rosaceae), España, Segovia: Cuellar, 14/XI/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=6).

Torymoidini

Pseudotorymus papaveris (Thomson, 1876).

Ex. agallas de *A. minor* en *Papaver spp.* (Papaveraceae), España, Madrid: Monte Pajares, 7/IX/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Ex. agallas de *A. papaveris* en *Papaver spp.* (Papaveraceae), España, Segovia: Sepúlveda, 21/VI/03, J. F. Gómez leg, (n=1).

Torymini

Torymus affinis (Fonscolombe, 1832).

Ex. agallas de *Biorhiza pallida* (gen. sexual) en *Quercus faginea* (Fagaceae), España, Madrid: Arganda, 29/V/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); Valgallego, 3/IX/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=7).

Torymus auratus (Müller, 1764).

Ex. agallas de *Cynips quercusfolii* (gen. ágama) en *Quercus petraea* (Fagaceae), España, Dehesa de Somosierra, 22/X/00, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3).

Torymus bedeguaris (Linnaeus, 1758).

Ex. agallas de *D. mayri* en *Rosa spp.* (Rosaceae) España, Madrid: Rascafría (n=1); Soria: Embalse de la Cuerda del Pozo, 15/II/04, J. F. Gómez leg, (n=1).

Ex. agallas de *D. rosae* en *Rosa spp.* (Rosaceae), España, Guadalajara: Retiendas, 24/II/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=11); Lérida: Valle de Arán, VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Madrid: Casa Eulogio, 1/XI/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5); Soria: Cabrejas del Pinar, 14-15/III/04, J. F. Gómez leg, (n=30).

Torymus chloromerus (Walker, 1833).

Ex. agallas de *Aulacidea hieracii* en *Hieracium spp.* grupo *sabaudum* (Asteraceae), España, Salamanca: Linares de Riofrío, 28/IV/06, J. L. Nieves-Aldrey & J. F. Gómez leg, (n=20).

Torymus cingulatus Nees, 1834.

Ex. agallas de *Liposthenes glechomae* en *Glechoma hederacea* (Lamiaceae), Francia, Pirineos Atlánticos: Escot-Bielle (Coll de la Marie Blanche), 9/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2).

Torymus cyaneus (Walker, 1847).

Ex. agallas de *Cynips quercus* (gen. ágama) en *Quercus faginea* (Fagaceae), España, Madrid: El Escorial, 2/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Loeches, 31/X/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2).

Torymus geranii (Walker, 1833).

Ex. agallas de *Trigonaspis synaspis* (gen. ágama) en *Quercus pyrenaica* (Fagaceae), España, Madrid: Miraflores de la Sierra, 8/XII/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=4).

Torymus nobilis Boheman, 1834.

Ex. agallas de *Biorhiza pallida* (gen. ágama) en *Quercus pyrenaica* (Fagaceae), España, Madrid: Miraflores de la Sierra, 8/XII/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5).

Torymus notatus (Walker, 1833).

Ex. agallas de *Andricus pseudoinflator* (gen. sexual) en *Quercus faginea* (Fagaceae), España, Madrid: Dehesa de Arganda, 11/IX/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5).

Ex. agallas de *Plagiotrochus australis* (gen. sexual) en *Quercus coccifera* (Fagaceae), España, Madrid, Dehesa de Navacerrada, 27/VI/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3).

Ex. agallas de *P. quercusilicis* (gen. sexual) en *Quercus ilex* (Fagaceae), España, Madrid: Arganda, 29/V/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Ex. agallas de *P. panteli* (gen. sexual) en *Quercus coccifera* (Fagaceae), España, Madrid: Dehesa de Arganda, 6/IV/04-14/V/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=26).

Torymus rubi Schrank, 1781.

Ex. agallas de *Diastrophus rubi* en *Rubus spp.* (Rosaceae): España, Asturias: Ajuyán (Oviedo), 7/IX/05, L. Parra leg, (n=24).

Megastigminae

Megastigmus dorsalis (Fabricius, 1798).

Ex. agallas de *Andricus hispanicus* (gen. ágama) en *Quercus pyrenaica* (Fagaceae), España, Cádiz: La Suara-Jérez de la Frontera, 16/X/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Madrid: El Escorial, IX/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2).

Ex. agallas de *A. grossulariae* (gen. ágama) en *Quercus faginea* (Fagaceae), España, Madrid: El Escorial, 13/III/06, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=4).

Ex. agallas de *A. grossulariae* (gen. sexual) en *Quercus ilex* (Fagaceae), España, Cáceres, Adeanueva del Camino, 23/V/06, J. L. Nieves-Aldrey, (n=2).

Megastigmus dumicola Bouček, 1982.

Ex. agallas de *Plagiotrochus sp.* en *Quercus coccifera* (Fagaceae), España, Madrid: Monte el Robledal, 20/X/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Ex. agallas de *P. quercusilicis* (gen. ágama) en *Quercus coccifera* (Fagaceae), España, Madrid: Puente de San Antonio, 21/IV/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=29).

Megastigmus stigmatizans (Fabricius, 1798).

Ex. agallas de *A. hispanicus* (gen. ágama) en *Quercus pyrenaica* (Fagaceae), España, Madrid: Dehesa de Arganda, 20/IV/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=4); El Escorial, 2/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3).

Ex. agallas de *A. quercustozae* (gen. ágama) en *Quercus faginea* (Fagaceae), España, Ciudad Real: Puerto de Despeñaperros, 15/X/04, J. L. Nieves-Aldrey leg (n=1).

EULOPHIDAE

Tetrastichinae

Aprostocetus eurytomae (Nees, 1834).

Ex. agallas de *Diplolepis spinosissimae* en *Rosa pimpinellifolia* (Rosaceae), Francia, Pirineos Atlánticos: Valle de Ossau-Coll de la Marie Blanche, 8/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=120).

Eulophinae

Aulogymnus aceris Förster, 1851.

Ex. agallas de *Pediaspis aceris* (generación sexual) en *Acer opalus* (Sapindaceae), España, Tarragona: Collejou, 14/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=6).

Dichatomus acerinus Förster, 1878.

Ex. agallas de *Pediaspis aceris* (generación sexual) en *Acer opalus* (Sapindaceae), España, Tarragona: Coldejou, 14/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

EUPELMIDAE

Eupelminae

Eupelmus microzonus Förster, 1860.

Ex. agallas de *Aulacidea freseei/Phanacis zwolferi* en *Silybum marianum* (Asteraceae), España, Madrid: Monte Pajares, 7/IX/03, J. L. Nieves-Aldrey leg; (n=2).

Ex. agallas de *Aulacidea laurae* en *Scorzonera laciniata* (Asteraceae), España, Madrid: Rivas-Vaciamadrid, 13/VI/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3).

Ex. agallas de *Phanacis centaureae* en *Centaurea scabiosa* (Asteraceae), España, Madrid: Dehesa de Moncalvillo, 21/IV/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

EURYTOMIDAE

Eurytominae

Eurytoma aspila (Walker, 1836).

Ex. agallas de *Aulacidea follioti* en *Sonchus asper* (Asteraceae), Francia, Pirineos Atlánticos: Valle de Aspe-Escot, 7/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3).

Ex. agallas de *Aulacidea tragopogonis* en *Tragopogon spp.* (Asteraceae), España, Madrid: Arganda, XI/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Dehesa de Arganda, 18/X/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=22).

Ex. agallas de *Phanacis caulicola* en *Picris echioides* (Asteraceae), Orense: Rubiá, 18/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=12).

Eurytoma sp. nr. aspila.

Ex. agallas de *Aulacidea subterminalis* en *Hieracium pilosella* (Asteraceae), España, Madrid: Miraflores de la Sierra, 2/VIII/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=6); Salamanca: Villasrubias, 23/XI/04, M. Hernández leg, (n=11).

Eurytoma brunniventris Ratzeburg, 1852.

Ex. agallas de *Andricus coriarius* (gen. ágama) en *Quercus faginea* (Fagaceae), España, Cádiz: La Suara-Jérez, 16/X/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Ex. agallas de *Andricus hispanicus* (gen. ágama) en *Quercus pyrenaica* (Fagaceae), España, Madrid El Escorial, 2/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Ex. agallas de *Cynips quercus* (gen. ágama) en *Quercus faginea* (Fagaceae), España, Madrid: Dehesa de Arganda, 24/X/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5); en *Quercus pyrenaica* (Fagaceae), España, Madrid El Escorial, 2/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Ex. agallas de *Plagiotrochus australis* (gen. ágama) en *Quercus ilex* (Fagaceae), España, Madrid: Dehesa de Navacerrada, 27/VI/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); El Pardo, 10/VI/99, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2).

Ex. agallas de *Plagiotrochus panteli* (gen. sexual) en *Quercus coccifera* (Fagaceae), España, Madrid: Dehesa de Arganda, 6/VI/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=4).

Ex. agallas de *Trigonaspis synaspis* (gen. ágama) en *Quercus pyrenaica* (Fagaceae), España, Madrid: Miraflores de la Sierra, 3/IX/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Eurytoma cynipsea Boheman, 1836.

Ex. agallas de *Aulacidea freesei/Phanacis zwolferi* en *Silybum marianum* (Asteraceae), España, Madrid: Arganda, 6/XI/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=4); Monte Pajares, 1/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=10).

Ex. agallas de *Aulacidea pilosellae* en *Hieracium pilosella* (Asteraceae), España, Madrid: Valgallego, 19/VII/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=4).

Ex. agallas de *Isocolus lichtensteini* en *Centaurea aspera* (Asteraceae), España, Madrid: Arganda, 6/XI/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=9).

Ex. agallas de *Pahanacis hypochoeridis* en *Hypochoeris radicata* (Asteraceae), España, Pontevedra: Islas Cíes, 16/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Ex. agallas de *Timaspis urospermi* en *Urospermum picroides* (Asteraceae), España, Málaga: Islas Casares, 21/V/06, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Eurytoma infracta Mayr, 1904.

Ex. agallas de *Aylax minor* en *Papaver spp.* (Papaveraceae), España, Madrid: Rivas Vaciamadrid, 19/V/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2).

Ex. agallas de *Neaylax verbenacus* en *Salvia verbenaca* (Lamiaceae), España, Madrid: Dehesa de Arganda, 1/VI/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=12).

Eurytoma sp. nr. jaceae.

Ex. agallas de *Iraella luteipes* en *Papaver somniferum* (Papaveraceae), España, Madrid: Soto de Oreja, 3/VI/06, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Valdemorillo, 11/VI/06, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Eurytoma mayri Ashmead, 1887.

Ex. agallas de *Diastrophus rubi* en *Rubusr spp.* (Rosaceae), España, Asturias: Ajuyán-Oviedo, 7/IX/05, L. Parra leg, (n=116).

Eurytoma pediaspisi Pujade i Villar, 1994.

Ex. agallas de *Pediaspis aceris* en *Acer opalus* (Sapindaceae), España, Tarragona: Coldejou, 14/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2).

Eurytoma robusta Mayr, 1878.

Ex. agallas de *Isocolus scabiosae* forma *rogenhoferi* en *Centaurea spp.* (Asteraceae), España, Guadalajara: Pozo de Guadalajara, 3/X/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Eurytoma rosae Nees, 1834.

Ex. agallas de *D. nervosa/eglanteriae* en *Rosa spp.* (Rosaceae): España, Guadalajara: Hayedo de Tejera Negra, 24/VII/05, J. L. Nieves leg, (n=3); Madrid: El Escorial, 17/IX/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3).

Ex. agallas de *D. mayri* en *Rosa spp.* (Rosaceae): España, Guadalajara: Retiendas, 24/II/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=22); Madrid: Cotos de Monterrey, 9/VIII/02-24/VI/03, J. L. Nieves-Aldrey y J.

F. Gómez leg, (n=34); Soria: Cabrejas del Pinar, 15/II/04, J. F. Gómez leg, (n=5); Embalse de la Cuerda del Pozo 15/II/04, J. F. Gómez leg, (n=4).

Ex. agallas de *D. rosae* en *Rosa spp.* (Rosaceae): España, Guadalajara: Retiendas, 24/II/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Madrid: El Escorial-La Herrería, 4/II/04, J. L. Gómez leg, (n=2); Soria: Cabrejas del Pinar, 15/II/04, J. F. Gómez leg, (n=1); León: San Esteban, 16/VII/03, J. F. Gómez leg, (n=3).

Eurytoma rufipes Walker, 1832.

Ex. agallas de *X. brevitarsis* en *Potentilla erecta* (Rosaceae): España, La Coruña: Arins, 17/VII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2).

Ex. agallas de *X. potentillae* en *Potentilla reptans* (Rosaceae): España, Madrid, Cotos de Monterrey, 24/VI/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=16); Tarragona: Coldejou, 14/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=6).

Eurytoma strigifrons Thomson, 1876.

Ex. agallas de *Isocolus lichtensteini* en *Centaurea melitensis* (Asteraceae), España, Madrid: Arganda, 6/IX/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3); La Marañosa, 3/XI/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3),

Eurytoma timaspidis (Mayr, 1904).

Ex. agallas de *Timaspis phoenixopodos* en *Lactuca viminea* (Asteraceae), España, Madrid: Dehesa de Arganda, 29/VI/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=24).

Sycophila biguttata (Swederus, 1795).

Ex. agallas de *Andricus grossulariae* (gen. ágama) en *Quercus faginea* (Fagaceae), España, Cádiz: La Suara, 16/X/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3).

Ex. agallas de *Andricus quercustozae* (gen. ágama) en *Quercus faginea* (Fagaceae), España, Ciudad Real: Despeñaperros, 15/X/04, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Sycophila binotata (Fonscolombe, 1832).

Ex. agallas de *Plagiotrochus quercusilicis* (gen. ágama) en *Quercus coccifera* (Fagaceae), España, Madrid: Arganda, 27/III/06, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

Sycophila flavicollis (Walker, 1834).

Ex. agallas de *Andricus quercusradicis* (gen. sexual) en *Quercus faginea* (Fagaceae), España, Madrid: Dehesa de Arganda, 14/XII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=11).

Sycophila mayri (Erdős, 1959).

Ex. agallas de *Phanacis centaureae* en *Centaurea scabiosa* (Asteraceae), España, Cuenca: Tragacete-Uña, 3/V/02, J. L. Nieves-Aldrey, (n=4); Madrid: Dehesa de Moncalvillo, 21/IV/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=3).

Sycophila submutica (Thomson, 1876).

Ex. agallas de *Isocolus lichtensteini* en *Centaurea spp.* (Asteraceae), España, Madrid: Arganda, 6/XI/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=7); Morata de Tajuña- Chinchón, 20/IX/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=5).

ORMYRIDAE

Ormyrus nitidulus (Fabricius, 1804).

Ex. agallas de *Andricus hispanicus* (generación ágama) en *Quercus pyrenaica* (Fagaceae), España, Salamanca: Laguna de San Marcos, 26/VIII/03, M. Hernández leg, (n=4).

Ormyrus pomaceus (Geoffroy, 1785).

Ex. agallas de *Plagiotrocus razeti* (generación ágama) en *Quercus ilex* (Fagaceae), España, Salamanca: La Flecha, 1/V/00, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2).

PTEROMALIDAE

Ormocerinae

Rivasia fumariae Askew & Nieves-Aldrey-Aldrey, 2005.

Ex. agallas de *Neaylax versicolor* en *Fumaria* spp. (Papaveraceae), España, Almería: San José, 13/IV/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Madrid: Rivas-Vaciamadrid, 25/V/02, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Tarragona: Marçá, 2/VI/03, J. L. Nieves-Aldrey leg (n=1).

Pteromalinae

Pteromalus bedeguaris (Thomson, 1878).

Ex. agallas de *Diplolepis mayri* en *Rosa* spp. (Rosaceae), España, Guadalajara: Retiendas, 24/II/04, J. L. Nieves-Aldrey leg (n=48); Soria: Embalse de la Cuerda del Pozo, 15/II/04, J. F. Gómez leg (n=1).

Ex. agallas de *Diplolepis rosae* en *Rosa* spp. (Rosaceae), España León: Valporquero, 18/VII/03, J. L. Nieves leg, (n=2); Madrid: Casa Eulogio, 1/XI/03, J. L. Nieves leg (n=2).

ejemplares obtenidos de agallas de *Diplolepis spinosissimae* en *Rosa pimpinellifolia* (Rosaceae), Francia, Pirineos Atlánticos: Valle De Ossau-Coll de la Marie Blanche, 8/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2).

Pteromalus hieracii (Thomson, 1878).

Ex. agallas de *Aulacidea follioti* en *Sonchus asper* (Asteraceae), Francia, Pirineos Atlánticos: Valle de Aspe, Escot, 7/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2).

Pteromalus isarchus Walker, 1839.

Ex. agallas de *Xestophanes potentillae* en *Potentilla reptans* (Rosaceae), España, Madrid: Cotos de Monterrey, 24/VI/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=2); Villalbilla, 26/VIII/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1); Tarragona: Colldejou, 14/VIII/03, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

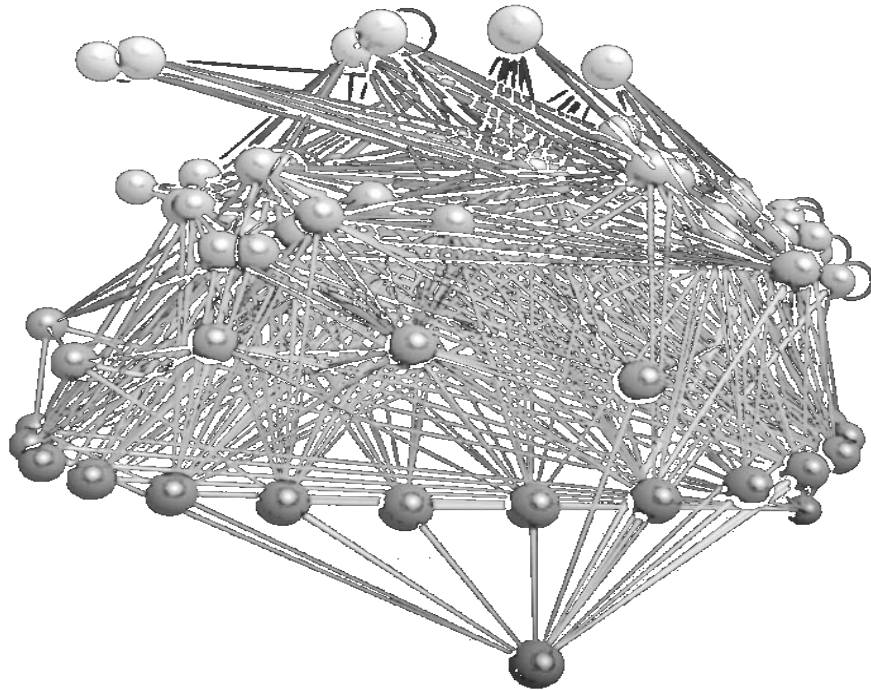
Stinoplus lapsanae Graham, 1969.

Ex. agallas de *Timaspis lapsanae* en *Lampsana comunis* (Asteraceae), España, Madrid: El Escorial, 17/IX/05, J. L. Nieves-Aldrey leg, (n=1).

PARTE SEGUNDA

Estructura, dinámica y ecología de las redes tróficas de agallas en plantas distintas de Quercus en Europa. Inventarios de especies de parasitoides (Hym., Chalcidoidea, Cynipoidea, Ichneumonoidea) en el Paleártico Occidental y estado de conocimiento de su diversidad en el ámbito Ibero-Balear.

Capítulo V



Estructura y diversidad de las redes de inquilinos y parasitoides (Hym., Chalcidoidea) en comunidades asociadas a agallas de cinípidos (Hym., Cynipidae) sobre plantas distintas de *Quercus* en el ámbito íbero-balear.

...a los que corren en un laberinto, su misma velocidad los confunde....

-Lucio Anneo Seneca-



Resumen del capítulo

En el presente trabajo se construyen redes tróficas describiendo las especies asociadas a las comunidades de agallas de cinípidos de las tribus Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini (Hym., Cynipidae) en la Península Ibérica. En total se estudian las comunidades de las agallas de 37 especies de cinípidos asociadas a plantas de las familias Asteraceae, Lamiaceae, Papaveraceae, Sapindaceae y Rosaceae, que sustentan una comunidad integrada por 86 especies de parasitoides de las familias Eurytomidae, Eulophidae, Eupelmidae, Ormyridae, Pteromalidae y Torymidae (Chalcidoidea), Figitidae (Cynipoidea) además de 3 de inquilinos [Synergini (Cynipidae) y Eulophidae (Chalcidoidea)]. También se señalan las especies habitantes accidentales de cada una de las comunidades de agallas. Sin embargo los diagramas de las redes se construyen tan sólo para 29 de las 37 agallas de especies de cinípidos. Todas las redes elaboradas se comparan en términos de similitud de sus complejos de parasitoides utilizando para ello análisis cluster, así como índices de β -diversidad de Simpson y Jaccard. Mientras que la diversidad de los complejos de parasitoides es similar en composición a lo largo de las familias de plantas y nicho de las agallas, la estructura de la comunidad está altamente anidada e influenciada por la planta hospedadora. Por otro lado, la complejidad de la redes estudiadas depende a nivel primario de la riqueza de especies de parasitoides presentes. Asimismo, la conectancia se encuentra negativamente correlacionada de manera significativa con la riqueza de especies de parasitoides ($p < 0,001$), explicando además el 78,5% de la varianza de las medidas de conectancia. De igual forma, la conectancia está también altamente correlacionada con la riqueza de parasitoides generalistas, mientras que la correlación con la riqueza de especies de parasitoides especialistas no es significativa ($p = 0,2$). Las interacciones indirectas potenciales entre cada especie de agalla se exploran mediante la construcción de gráficos cualitativos del solapamiento de parasitoides. El mayor potencial de competición aparente entre las agallas de especies de cinípidos estudiadas está entre aquellas especies que inducen la agalla, tanto en el mismo nicho ecológico (o parte de la planta), como en la misma familia de planta.

1. Introducción.

Los parasitoides son organismos de referencia en la mayoría de los ecosistemas terrestres, siendo su papel esencial en el mantenimiento espacio-temporal de las comunidades que soportan sus complejos (Godfray, 1994). La abundancia de parasitoides es solamente superada por la de sus hospedadores, en su mayoría insectos fitófagos, siendo por tanto las cadenas nutricias formadas por ambos, las que albergan el número de organismos más abundante en los ecosistemas terrestres (Althoff, 2003). De entre todos los insectos parasitoides,



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

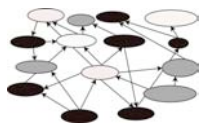
los himenópteros han sido los que más han atraído la atención entre los numerosos entomólogos y ecólogos que han estudiado algún aspecto de su biología, y por tanto la literatura contiene un gran número de registros relativos a interacciones parasitoide-hospedador en las que el primero pertenece al orden Hymenoptera. De hecho, la dinámica de las interacciones poblacionales entre parasitoides y sus hospedadores ha sido estudiada minuciosamente por ecólogos y entomólogos durante casi un siglo. En este sentido, Blair (1944) y Askew (1961a) fueron pioneros en este tipo de estudios con el desarrollo de investigaciones en los complejos de parasitoides y estructura ecológica de las comunidades asociadas a especies de agallas sobre *Quercus* en Gran Bretaña, si bien, otros trabajos a lo largo de la historia han detallado diferentes aspectos de la ecología de poblaciones, comportamiento y factores determinantes en los complejos de parasitoides para una amplia variedad de hospedadores fitófagos distintos (ver por ejemplo: Askew, 1975b; 1980; Hawkins & Lawton, 1987; Hawkins, 1988, 1990; ver Hawkins, 1994 para una extensa revisión; Dawah *et al.*, 1995; Tschamntke *et al.*, 2001).

Generalmente los vínculos tróficos entre hospedador y parasitoide se pueden establecer con relativa facilidad para muchas comunidades, permitiendo la elaboración y estudio de redes tróficas. De este modo modo, la descripción de tales comunidades ha evolucionado y mejorado continuamente. En ecología de comunidades, las redes tróficas se presentan como una herramienta fundamental en la descripción de relaciones tróficas entre poblaciones de diferentes especies animales y vegetales (Polis & Winemiller, 1996). Es por esta razón por lo que la mayoría de las redes se construyen para explicar el flujo de energía a través de la comunidades, y de este modo poder entender la dinámica poblacional y de comunidades en grandes complejos o asociaciones de especies (Cohen, 1978; Cohen *et al.*, 1990; Pimm, 1982; Pimm *et al.*, 1991). En ecología de comunidades de parasitoides, las redes ofrecen la posibilidad de vincular el campo de la biología de parasitoides con el del estudio de la dinámica poblacional y la ecología del comportamiento, lo cual es esencial en la interpretación de los patrones de diversidad de parasitoides (Memmott & Godfray, 1992; 1994).



Por otro lado, en los estudios de ecología de comunidades de parasitoides la construcción de redes tróficas se ha realizado tradicionalmente desde diferentes aproximaciones, de modo que hasta la fecha se pueden considerar tres tipos distintos de redes tróficas en cuanto al grado de resolución de la información que aportan: redes de conectancia, semi-cuantitativas y cuantitativas. Mientras las primeras proporcionan información sobre la presencia y ausencia de vínculos tróficos (Rejmánek & Starý, 1979; Hawkins & Goeden, 1984; ver Godfray, 1994 para una revisión), las semi-cuantitativas muestran el número relativo de especies diferentes de parasitoides que se encuentran asociadas a cada especie de hospedador (ver ejemplos en: Askew, 1961a; Shorthouse, 1973; Askew & Shaw, 1974; Force, 1974; Washburn & Cornell, 1979; Dawah *et al.*, 1995); finalmente las cuantitativas incorporan, respecto a las anteriores, información sobre las abundancias relativas de diferentes especies de hospedadores haciendo posible que se puedan expresar dichas abundancias de hospedadores y parasitoides, así como las interacciones hospedador-parasitoide en las mismas unidades (descripción general en: Memmott & Godfray, 1994; ver ejemplos en: Memmott *et al.*, 1994; Müller *et al.*, 1999; Rott & Godfray, 2000; Schönrogge & Crawley, 2000; Henneman & Memmott, 2001; Valladares *et al.*, 2001; Lewis *et al.*, 2002).

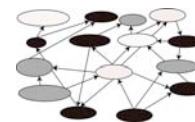
Entre los organismos fitófagos, los insectos gallícolas soportan y mantienen algunas de las comunidades de parasitoides más amplias entre todas las conocidas, las cuales además se constituyen como grupos interrelacionados muy complejos y altamente estructurados (Askew, 1980; Hawkins, 1994). Posiblemente dentro de los artrópodos gallícolas, sean las agallas de cinípidos las más complejas y diversas, formando un microcosmos de intensa actividad ecológica (Nieves-Aldrey, 2001b; Stone *et al.*, 2002; Hayward & Stone, 2005). Los parasitoides de agallas de cinípidos pertenecen mayoritariamente a la superfamilia Chalcidoidea, estando ésta representada fundamentalmente por seis familias diferentes: Eurytomidae, Torymidae, Ormyridae, Pteromalidae, Eupelmidae y Eulophidae. El papel que ocupa cada taxon dentro de la red trófica, y por tanto dentro de la comunidad global, proviene de factores filogenéticos y ecológicos, relacionados con especificidad de hospedador y co-evolución entre la planta hospedadora, el cinípido gallícola y la comunidad de parasitoides (Ronquist



& Liljeblad, 2001). Todo ello es probable que haya determinado, a lo largo del tiempo y el espacio, la arquitectura de cada red (con un reclutamiento y exclusión de determinadas especies de parasitoides) así como la conectividad existente entre especies dentro del microhábitat de la agalla.

Por otro lado, pese a que históricamente las agallas de cinípidos en *Quercus* han atraído la atención de distintas generaciones de investigadores y naturalistas, los trabajos llevados a cabo sobre redes tróficas de agallas de cinípidos han sido relativamente escasos exceptuando algunos aislados que ya han sido citados en párrafos anteriores. La mayoría de dichos estudios se han centrado en la ecología de poblaciones y riqueza de especies de los parasitoides habitantes de las agallas (Hawkins, 1988; Schönrogge *et al.*, 1996a, b; Hayward & Stone, 2005). Un hecho significativo es que la mayoría de los trabajos publicados sobre el tema se ha centrado en las comunidades de agallas de cinípidos en *Quercus*, grupo de especies comparativamente mejor conocido y fácil de estudiar, dejando de lado la mayoría de las veces las agallas de cinípidos producidas sobre plantas herbáceas y arbustos de otras familias botánicas, como compuestas, labiadas, papaveráceas y rosáceas; estas últimas constituyen cerca del 40% del total de las especies de cinípidos y presentan comunidades asociadas singulares, muy interesantes y mal conocidas. El catálogo publicado recientemente sobre las comunidades asociadas a las agallas de especies paleárticas de cinípidos de las tribus Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini, incluyendo datos ecológicos, parte del cual incluye resultados de esta memoria (Capítulo VI), viene a corregir esta deficiencia (Askew *et al.*, 2006a). Aparte de este trabajo, sólo algunos estudios sobre comunidades asociadas a arbustos del género *Rosa* en la región neártica, como el pionero de Shorthouse (1973) han contribuido significativamente al avance del conocimiento de las comunidades que nos ocupan.

Las agallas de cinípidos en arbustos, se forman predominantemente en plantas del género *Rosa* (Rosaceae) por la acción de distintas especies de cinípidos del género monofilético *Diplolepis*, el cual se distribuye ampliamente por toda la región holártica, siendo su representación mucho más amplia en el área neártica (Nieves-Aldrey, 2001b). Sin embargo en el caso de las plantas herbáceas, las agallas aparecen asociadas a numerosas familias botánicas

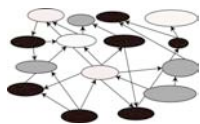


(Asteraceae, Lamiaceae, Papaveraceae, Rosaceae) y son inducidas por cinípidos pertenecientes todos a Aylacini, tribu que es considerada parafilética y un linaje basal dentro de la familia (Liljeblad & Ronquist, 1998). Las comunidades asociadas a agallas de Aylacini tienden a ser más pequeñas que aquellas asociadas a otras tribus, especialmente Cynipini, si bien la fauna global de parasitoides organizada en torno a dicha tribu es muy amplia porque incluye un gran número de especies de cinípidos hospedadoras así como de plantas altamente específicas para sus comunidades de parasitoides (Askew *et al.*, 2006a). En base a ello es posible afirmar que las comunidades tienen un sesgo importante hacia las especies monófagas de parasitoides comparándolas con aquellas asociadas a agallas en *Quercus*, donde la polifagia es un comportamiento parasitoide mucho más frecuente. En agallas de cinípidos, como en otras redes de parasitoides (Memmott & Godfray, 1994), la estructura de los vínculos e interacciones se encuentra fuertemente influenciada por el papel y la ecología del comportamiento de las especies que forman la red.

2. Objetivos.

El objetivo fundamental del presente capítulo es examinar y describir las comunidades de insectos asociadas a agallas de Aylacini, Diplolepidini y Pediastidini (Hym., Cynipidae) en la Península ibérica. El objetivo general se desglosa en dos objetivos mucho más concretos:

1. Describir las relaciones tróficas de los insectos gallícolas, inquilinos y parasitoides, proporcionando por un lado diagramas semi-cuantitativos que representen las redes tróficas de parasitoides, y por otro diagramas de solapamiento de las relaciones existentes entre toda la comunidad global de Aylacini.
2. Examinar los complejos de parasitoides para determinar patrones de diversidad, organización básica de la comunidad y el modo en que las redes de parasitoides elaboradas se encuentran ensambladas.



3. Materiales y métodos.

3. 1. Lugares de estudio y colecta.

Los datos incluidos en el presente estudio provienen de campañas de muestreo que comenzaron en los años ochenta por el jefe del equipo de investigación, y que se desarrollaron con posterioridad a lo largo de muchos años. La mayoría de dichos datos, por tanto, van a ver por primera vez la luz en las publicaciones realizadas en torno a esta tesis. Sin embargo, para la metodología de la misma, y del presente capítulo, se llevaron a cabo muestreos sistemáticos intensivos en el período 2002-2006 en 90 localidades distintas del ámbito íbero-baleár, realizándose además colectas adicionales en localidades del sur de Francia, para cubrir determinadas comunidades que no están representadas o son muy raras en la Península Ibérica. Como resultado, se elaboró una base de datos de registros de parasitoides de agallas de cinípidos en dicho ámbito conteniendo datos de aproximadamente veinte años de colectas, en la que el registro más antiguo y moderno se correspondían respectivamente con los años 1983 y 2006. En cada localidad, se realizaron transectos de duración variable colectando todos los ejemplares encontrados y disponibles de las agallas de especies de cinípidos, localizadas sobre plantas herbáceas y arbustos de las familias Asteraceae, Lamiaceae, Papaveraceae y Rosaceae, así como de árboles del género *Acer* (Sapindaceae). Los muestreos se llevaron a cabo durante todo el año, aunque mayoritariamente se concentraron en otoño y primavera.

Tanto agallas como plantas se identificaron del modo descrito en los apartados de metodología de la primera parte de la tesis. Por otro lado la metodología empleada en la obtención de ejemplares se corresponde exactamente con la utilizada en el estudio morfológico de las larvas, tal y como aparece reflejada en los capítulos I a IV de la primera parte de la tesis.

Una parte de cada muestra de agalla colectada se mantuvo a temperatura ambiente durante su ciclo anual natural en bolsas de emergencia especiales mientras otra parte fue puesta en cajas de cría almacenadas en el interior del laboratorio. Las agallas restantes de cada muestra fueron diseccionadas con un escalpelo, y mientras que una parte de las larvas y pupas de las especies de



cinípidos inductores, inquilinos y parasitoides encontradas fueron almacenadas en alcohol absoluto (99%) en un congelador a -10°C , otra parte fue introducida en cápsulas de gelatina permitiendo su desarrollo hasta la etapa adulta según la técnica descrita por Shorthouse (1972).

Las larvas fueron identificadas a nivel específico utilizando información proveniente de la morfología larval, su agalla hospedadora y la asociación de esta con su planta hospedadora. Los resultados fueron verificados mediante la identificación de los correspondientes adultos obtenidos de las respectivas cápsulas de gelatina, las cajas de cría del laboratorio y las bolsas de emergencia mantenidas en el exterior. Los ejemplares adultos de ambos, cinípidos y parasitoides, se recogían e identificaban semanalmente de cada una de las bolsas y cajas de emergencia. De cada especie se depositaron ejemplares de muestra en las colecciones de entomología del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (España).

3. 2. Redes de parasitoides y análisis de redes.

Para la elaboración de las redes tróficas, se utilizaron los datos provenientes de la cría de ejemplares adultos, así como de las disecciones a fin de, por un lado generar matrices binarias (0,1) para cada especie de agalla, codificando 1 como presencia-relación de una especie de parasitoide, y 0 como ausencia o ausencia de relación de dicha especie; y por otro lado para construir matrices de riqueza de especies con información básica relativa a las abundancias de cada elemento de la comunidad. Los datos cuantitativos de donde se obtuvo la información para la elaboración de las matrices aparecen en las tablas del apéndice V.I al final del presente capítulo.

Asimismo se generaron parámetros descriptivos de red con los datos recogidos en las matrices binarias, mientras que la información relativa a tasas de parasitismo fue generada a partir de las matrices de abundancia. Debido a la escasa relevancia o información aportada, en la elaboración de las redes tróficas, se omitieron todas aquellas comunidades con menos de tres especies (por ejemplo *Aulacidea follioti*). Además, las especies *Aulacidea freesei* y *Phanacis zwolferi* fueron consideradas como una única comunidad debido a que dado que



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

comparten planta hospedadora y sus agallas son crípticas, sus comunidades de parasitoides no pudieron ser separadas. Como resultado, se obtuvieron 29 redes tróficas de parasitoides en las que el grosor de las líneas de cada vínculo era directamente proporcional a la abundancia de las especies, y la tipología de la línea e intensidad de color de la misma, indicaban la jerarquía y papel de cada especie dentro de la comunidad. Cabe señalar que el establecimiento de relaciones en las redes está basado fundamentalmente en observaciones directas, en las disecciones de las agallas, aunque también se han considerado interacciones potenciales, provenientes fundamentalmente de la literatura o incluso de observaciones más aisladas y menos frecuentes, a fin de proporcionar una explicación más amplia de la comunidad completa de parasitoides y poder así incluir información de aquellas especies sobre las que no existían suficientes observaciones de frecuencias de parasitismo. En estos casos los vínculos aparecen dibujados con líneas de mínimo grosor, acompañados de signos de interrogación. En la figura V.1 se proporciona la clave para una correcta interpretación de los diagramas tróficos representados en las figuras V.2-15.

Para las redes específicas de cada especie de agalla, y también de forma separada para el total de las comunidades de Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini, se calcularon algunos parámetros estadísticos que aparecen reflejados en la Tabla V.2; los vínculos entre las diferentes especies de cinípidos y sus plantas hospedadoras no fueron considerados en el cálculo de dichos parámetros. Una de las estimaciones más controvertidas por lo peculiar de las redes de parasitoides, fue la medida de conectancia. Esta se expresa habitualmente en las redes tróficas como $2L/S(S-1)$, donde S y L representan el número total de especies y vínculos tróficos de la red respectivamente (Pimm *et al.*, 1991); en el presente trabajo se consideró dicha medida de conectancia, a pesar de llevar implícita la posibilidad de que un hospedador se alimente de otro, dado que dicho concepto de conectancia contempla además la posibilidad que un parasitoide se alimente de otro (hiperparasitismo), cosa que ocurre de manera habitual en las comunidades de agallas de cinípidos. Dicha conectancia fue también calculada como L/S^2 (Pimm *et al.*, 1991) para aquellos complejos de parasitoides en los que se observaron relaciones tróficas de canibalismo en

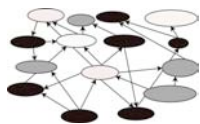


determinadas especies de parasitoides. Por otro lado, la densidad de conexión fue estimada como el número total de vínculos por especie (Pimm *et al.*, 1991). No obstante, desde el punto de vista estrictamente vinculado a las redes de parasitoides, el concepto clásico de conectancia en redes tróficas constituye una medida menos apropiada, como se expuso con anterioridad, dado que contempla la posibilidad de que un hospedador se alimente de otro, lo cual es biológicamente imposible. Por este motivo, se estimó también la denominada conectancia realizada (L/HP) desarrollada por Valladares *et al.* (2001) (Tablas V.2 y V.3), en la que H representaba cualquier especie de hospedador “víctima” de un acto de parasitismo y P el número de parasitoides; de esta forma HP explicaba el máximo número posible de interacciones hospedador-parasitoide.

Finalmente, se trazaron rectas de regresión usando análisis de mínimos cuadrados en diferentes variables para la riqueza de especies de parasitoides polífagos, oligófagos y monófagos, así como para la riqueza global de especies de toda la comunidad (fig. V.18), con el propósito de examinar las relaciones existentes entre conectancia (C) y riqueza de especies de parasitoides en las comunidades de agallas y compararlas de esta forma, con lo significativo de la conectancia realizada. Del mismo modo, mediante análisis de correlación simple de Spearman se estudió la relación entre la conectancia realizada y la riqueza de especies.

3. 3. Diagramas de solapamiento de parasitoides.

Cuando un grupo de especies comparte enemigos naturales (predadores ó parasitoides), existen necesariamente interacciones indirectas entre ellos, pudiéndose mostrar dicha información en un gráfico de solapamiento derivado de una red trófica (Cohen, 1978). Estos gráficos de solapamiento se pueden abordar desde dos perspectivas diferentes en el contexto de las comunidades de parasitoides; la primera, como un gráfico de solapamiento de hospedadores, en el que un grupo de vértices representa diferentes especies de parasitoides unidas por vínculos cuando comparten al menos una especie de hospedador; alternativamente se presentan los gráficos de solapamiento de parasitoides construyéndose estos de la manera contraria, con los vértices representando las



especies de hospedadores vinculadas unas con otras, cuando comparten al menos una especie de parasitoide en sus comunidades. En el presente estudio fueron considerados estos últimos, para los cuales cada vértice representaba una especie de agalla de cinípido distinta, estando unidas entre ellas por vínculos cuando compartían al menos una especie de calcidoideo parasitoide en sus comunidades. Se elaboraron dos gráficos de solapamiento de parasitoides distintos únicamente para las comunidades asociadas a agallas de Aylacini, e incluyendo exclusivamente información cualitativa sobre el nicho de la agalla y la asociación con la familia de planta (figs. V.19; V.20). Por esta razón, sólo 29 de las 34 especies de Aylacini/Diplolepidini muestreadas se incluyeron en el análisis de solapamiento. Los gráficos se analizaron y desarrollaron con la ayuda del programa de construcción y análisis de redes Pajek (<http://vlado.fmf.uni.lj.si/pub/network/pajek>) (De Nooy *et al.*, 2005).

3. 4. Estructura de la comunidad de parasitoides.

Se examinaron varios aspectos de la estructura de las comunidades de Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini. Por un lado se elaboró un modelo asintótico con el fin de evaluar el grado de finalización de los inventarios de parasitoides, ajustando el número acumulado de especies citadas de parasitoides a una función de Clench (Soberon & Llorente, 1993) (fig. V.17B): $S_{(e)} = ae/(1+be)$; en dicha función $S_{(e)}$ representa el número de especies encontradas por unidad de esfuerzo de muestreo (e), mientras que a y b , son parámetros propios de la función. El ajuste de la función a la curva de datos se realizó mediante estimación no lineal con el algoritmo *Simplex & Quasi-Newton* de StatSoft® (StatSoft, 2001) mientras que la asíntota predicha se calculó como a/b .

Por otro lado, la influencia del tamaño de muestra en la riqueza de especies se exploró de dos formas; en primer lugar, se prestó atención a las relaciones entre el tamaño de muestra de los hospedadores cinípidos y la riqueza de especies de parasitoides asumiendo que las muestras incluidas en el presente estudio proporcionaban una estima razonablemente completa del tamaño de los complejos de parasitoides (fig. V.16A), esto es, examinando la riqueza de especies basada en la variación de la riqueza de los propios complejos dentro de



la diversidad de los hospedadores gallícolas primarios. El propósito en este sentido fue elucidar el grado en el que estaban asociados la riqueza de especies de parasitoides con la abundancia en las densidades de hospedadores cinípidos.

En segundo lugar, asumiendo que la abundancia de la riqueza de especies de parasitoides en una comunidad endofitófaga presenta una distribución normal (log), las especies comunes serían colectadas muy rápido en un muestreo común, y un incremento en el tamaño de la muestra vendría por tanto dado por la adición de especies raras y accidentales (Hawkins, 1994); bajo estas condiciones, el número más abundante de especies de parasitoides polífagos debería ser más o menos independiente del tamaño de muestra. Dicha hipótesis fue probada examinando la relación existente entre la riqueza de los parasitoides relativamente abundantes (oligófagos y polífagos) a lo largo de toda la comunidad y el tamaño de muestra del hospedador cinípido (fig. V.16B).

Finalmente, con el propósito de cuantificar las similitudes entre las faunas de parasitoides e inquilinos de las distintas comunidades de agallas de cinípidos, se calcularon índices de β -diversidad comparando aquellas comunidades en las que los complejos de parasitoides estaban formados por más de una especie. Se calculó el índice de similitud de β -Simpson (β_{sim}) siguiendo la expresión: $\beta_{sim} = a_i / [a_i + \min(b_i, c_i)]$; en la que a_i representa el número de especies de parasitoides compartido por dos especies de cinípidos, b_i , el número de especies en la primera comunidad que no se encuentran en la segunda y c_i , el número de especies presente en la segunda comunidad, ausentes en la primera. El coeficiente de similitud de Simpson es independiente de la riqueza de especies. Precisamente por eso constituye la medida de β -diversidad más coherente al centrarse en las diferencias de composición entre diferentes comunidades, independientemente del citado gradiente de riqueza de especies, eliminando de este modo cualquier tipo de sesgo o asimetría en los muestreos y abundancias (Lennon *et al.*, 2001; Koleff *et al.*, 2003; Baselga & Jiménez-Valverde, 2007).

Con fines comparativos también se calculó otro índice de β -diversidad similar al anterior, denominado índice de Jaccard, que por otro lado ya había sido anteriormente utilizado para establecer similitudes en la composición de especies de redes de parasitoides (Lewis *et al.*, 2002), habiendo sido recomendado



también por algunos autores (Jason & Vegelius, 1981), y poco aceptado por otros al no considerarlo apropiado por ser dependiente del gradiente de riqueza de especies (Koleff *et al.*, 2003). La expresión para el cálculo del índice de Jaccard es la siguiente: $\beta_{sim} = a / (\alpha_1 + \alpha_2 - a)$; en la que a representa el número de especies de parasitoides compartido por sendas comunidades en dos especies de agallas de cinípidos, α_1 , el número total de especies encontradas en la comunidad estudiada (1) y α_2 , el número total de especies encontrado en la segunda comunidad (2).

Los análisis de Cluster se utilizaron para ilustrar el grado de similitud en las comunidades de parasitoides de diferentes especies de cinípidos permitiendo de este modo estimar si la composición en la comunidad de parasitoides estaba influenciada o estructurada por la planta hospedadora. Considerando respectivamente i y j como el número de especies de cinípidos y parasitoides en las comunidades estudiadas, la comunidad asociada a la agalla de una determinada especie se puede representar por el vector $p_i = [p_{i1}, p_{i2}, p_{i3}, \dots, p_{in}]$ en donde p_{ij} es la fracción de los parasitoides de la especie de cinípido i ($i = 1, 2, 3, \dots, n$;) que pertenece a la especie de parasitoide j ($j = 1, 2, 3, \dots, n$;) . Además se elaboraron dos análisis cluster utilizando el ya comentado índice β -Simpson como medida de similitud en la matriz de distancias, agrupando las comunidades de parasitoides por especies de cinípidos y familias de planta hospedadora (fig. V.21).

3. 5. Anidamiento de las comunidades.

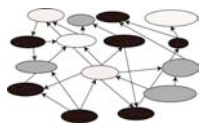
Para entender como se encuentran organizados los complejos de parasitoides, se exploró el grado de anidamiento de las comunidades de Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini. El concepto de anidamiento se utiliza extensamente en análisis de presencia/ausencia sobre patrones de distribución de especies en islas y ecosistemas fragmentados (Patterson & Atmar, 1986; Patterson & Brown, 1991; Jonsson, 2001; Rodríguez-Gironés & Santamaria, 2006). Sin embargo, también ha sido utilizado en el análisis de matrices de dispersión de sistemas mutualistas polinizador-planta y semilla-planta (Bascompte *et al.*, 2003; Dupont *et*



al., 2003) así como en el estudio de enclaves preferentes para comunidades de aves frugívoras (Lázaro *et al.*, 2005).

En los análisis de anidamiento, las especies hospedadoras (especies de cinípidos gallícolas, inquilinos o incluso parasitoides objeto de parasitismo o inquilinismo dentro de la comunidad) son considerados islas ó fragmentos de hábitat en los que las especies de parasitoides primarios/inquilinos pueden ser significativamente encontradas. Con este propósito, se construyeron las matrices de presencia/ausencia situando las especies de hospedadores en filas y las de parasitoides/inquilinos en columnas representando de esta manera la asociación entre hospedadores y parasitoides/inquilinos. Se estimó un índice de anidamiento (N) utilizando el programa *Nestedness Calculator* desarrollado por Atmar & Patterson (1995). El número total de hospedadores dentro de las comunidades de agallas venía indicado por A (=108), mientras que el de parasitoides/inquilinos por P (=89). Como resultado se obtuvo una matriz (M) de dimensión AP representando el número total de links (L) entre A y P .

Con los valores dados de A , P y L , se calculó para la matriz una isoclina de hipotético anidamiento perfecto (fig. V.22). A pesar que recientemente se han propuesto otros conceptos diferentes para expresar el nivel de anidamiento de una comunidad (Almeida-Neto *et al.*, 2007), en el presente trabajo se utilizaron los valores de temperatura de la matriz métrica, T , a modo de índice de anidamiento debido a que se consideró como la mejor estima, y también por ser de las medidas intuitivamente mejor comprensibles. Por tanto se considera que al ser éstas hasta la fecha las primeras aproximaciones de este tipo que se realizan en comunidades de agallas, es posible sacrificar la precisión en aras de la comprensión. Los valores de T oscilan en un rango que va desde 0° para una matriz perfectamente anidada, hasta 100° para una completamente desordenada (Atmar & Patterson, 1995; Bascompte *et al.*, 2003). La significación estadística del valor estimado de T se calculó mediante simulaciones de Monte Carlo (1000 réplicas aleatorias), utilizando también para ello el programa *Nestedness Calculator* de Atmar & Patterson (1995).



4. Resultados.

4. 1. Descripción de las comunidades y de la estructura trófica.

La familia Asteraceae (54,05%) fue la que albergó mayor número de comunidades de agallas seguida de Papaveraceae y Rosaceae (16,22%); le siguen Lamiaceae (10,81%) y finalmente Sapindaceae (2,7%).

A lo largo del periodo completo de estudio, se obtuvieron un total de 8865 ejemplares de parasitoides, la mayoría pertenecientes a la superfamilia Chalcidoidea, y 5835 de hospedadores cinípidos. Se registraron asimismo un total de agallas de 37 especies repartidas de la siguiente forma: 34 especies de Aylacini, 3-4 de Diplolepidini (*Diplolepis nervosa* y *D. eglanteriae* se consideraron como especie única a efectos ecológicos por la dificultad que entraña la separación de sus comunidades) y 1 de Pediaspidini (Tabla V.1).

Las agallas de las 34 especies ibéricas de Aylacini soportan una comunidad de 65 especies de parasitoides desglosados como sigue: 5 de Eulophidae, 7 de Eupelmidae, 20 de Eurytomidae, 9 de Ormyridae, 6 de Pteromalidae y 17 de Torymidae (todos Hym., Chalcidoidea), además de 1 de Figitidae (Hym., Cynipoidea) (Tabla V.1).

Por otro lado las especies de agallas de *Diplolepis* (3-4 en conjunto) soportan un complejo formado por parasitoides de 16 especies distintas de las que 4 pertenecen a la familia Eulophidae, 4 a Eupelmidae, 2 a Eurytomidae, 2 a Pteromalidae y 3 a Torymidae, destacando además la presencia de una especie de Ichneumonidae (Hym., Ichneumonoidea) (Tabla V.1).

La comunidad asociada a *Pediaspis aceris* está compuesta por 6 especies de parasitoides con un eulófido, dos eupélmidos, un euritómido y dos pteromálidos, y una de inquilino, el eulófido *Dichatomus acerinus* (Tabla V.1).

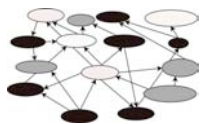
Aparte de los complejos formados exclusivamente por parasitoides, en algunas agallas se ha corroborado la presencia de especies inquilinas. En algunas agallas asociadas a amapolas, como *Aylax minor* y *A. papaveris*, se ha citado una especie de inquilino, *Dasyneura papaveris* (Dipt., Cecidomyiidae) que es relativamente frecuente; en agallas de *Diplolepis mayri*, *D. rosae*, *D. nervosa/eglanteriae* y *D. spinosissima* se han citado con regularidad los inquilinos específicos *Periclistus brandtii* y *P. caninae* (ver Tabla V.1). De forma



secundaria también han aparecido otras especies pobladoras de agallas de Aylacini, asociadas a tallos de algunas especies de Asteraceae; tal es el caso del lepidóptero *Glyphipterix simplicella*, cuyo principal parasitoide *Homoporus subniger* comparte nicho con las comunidades de las especies de cinípidos *Phanacis centaureae*, *P. hypochoeridis* y *Timaspis phoenixopodos*.

En cuanto a las estrategias de parasitismo dentro de las comunidades estudiadas, estas se encuentran fundamentalmente dominadas por especies de parasitoides idiobiontes; aproximadamente el 17% de los parasitoides citados son cenobiontes endoparasitoides, mientras que el 83% son ectoparasitoides idiobiontes (Tabla V.1). La mayoría de ellos (40,23%) poseen un rango trófico oligófago, mientras que el 24,14% pueden ser considerados polífagos; el 35,63% restante se correspondería con especies que se alimentan de un hospedador específico o a lo sumo de un rango muy estrecho de ellos pudiendo considerarse prácticamente monófagas (Tabla V.1).

En las figuras V.2-15 se muestran las 29 redes tróficas construidas en el presente estudio, las cuales se corresponden con la mayoría, aunque no todas, de las especies muestreadas pertenecientes a las tribus de cinípidos inductores de agallas sobre plantas distintas de *Quercus* en el ámbito ibero-baleár. Considerando las familias de plantas hospedadoras, las comunidades de agallas sobre Papaveraceae soportan una comunidad altamente diversa. Dicha comunidad posee además un alto grado de solapamiento de parasitoides en el caso de las distintas especies asociadas a cápsulas fructíferas (excluyendo *Neaylax versicolor*), dado que tienen un gran número de parasitoides en común. Sin embargo, en el caso de las agallas en tallos de *Iraella luteipes*, la comunidad está dominada por especies de parasitoides monófagas, no compartidas con ninguna otra comunidad (figs. V.2-3; V.16-17; Tabla V.1). Las comunidades de cinípidos en *Papaver* se encuentran dominadas generalmente por parasitoides de las familias Torymidae y Ormyridae con tasas de parasitismo relativamente altas. Por ejemplo, casi la mitad (45,84%) de la tasa de parasitismo en agallas de *Aylax papaveris* se debe a la especie de ormírido *Ormyrus papaveris*. Sin embargo en dichas agallas aparecen con frecuencia, aunque con menor abundancia, especies pertenecientes a otras familias como Eurytomidae y Eulophidae, así como



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

algunas especies polífagas de Eupelmidae que son constantes a lo largo de toda la comunidad. A pesar de la alta diversidad, la mayoría de las especies asociadas con agallas en cápsulas fructíferas de amapolas son monófagas u oligófagas y se encuentran únicamente presentes en estas comunidades (figs. V.2-3; Tabla V.1); este es el caso de la especie *Chalcimerus borceai*, la cual como se expuso ampliamente en el capítulo II, es la única dentro de la tribu Chalcimerini (Torymidae), siendo un parasitoide monófago exclusivo de agallas de *Barbotinia oraniensis*. Por otro lado la presencia del cecidómido inquilino, *Dasyneura papaveris*, es característica en estas agallas como ya se comentó con anterioridad (ver también capítulo II); su principal especie parasitoide, *Pseudotorymus papaveris*, se obtiene con relativa frecuencia de agallas en cápsulas fructíferas de amapolas. Sin embargo, no existen evidencias claras acerca de si *P. papaveris* ataca también al cinípido gallícola y en este sentido a la hora de la elaboración del diagrama trófico correspondiente, se le ha considerado como un parasitoide secundario, dibujando la línea que le une a este de forma partida y añadiéndole un signo de interrogación en todos los casos.

En agallas de *Diplolepis* sobre distintas especies del género *Rosa*, al igual que en aquellas desarrolladas sobre Papaveraceae, los parasitoides son también relativamente específicos, caracterizándose todos por poseer rangos tróficos generalmente estrechos (Tabla V.1). Mientras las comunidades de las especies *D. eglanteriae* y *D. nervosa* se encuentran dominadas por la especie monófaga de eulófido *Aprostocetus aurantiacus* (15,15%), ésta es reemplazada en agallas de *D. mayri* por *A. eurytomae* (11,5%), si bien en esta última, las tasas más altas de parasitismo son debidas fundamentalmente a *Eurytoma rosae* (26,06%). En el caso de *D. rosae*, son los torímidos los que dominan la comunidad con una tasa de 19,17% para *Glyphomerus stigma* y de 13,21% para la especie *Torymus bedeguaris*. En esta agalla, la especie de cinípido sufre también el ataque de un ichneumonídeo; se trata de *Orthopelma mediator*, el cual en las comunidades estudiadas aparece con una incidencia de parasitismo bastante alta (14,73%). Las comunidades asociadas a las distintas especies de *Rosa* se encuentran también enriquecidas por la presencia de inquilinos específicos del género *Periclistus*; de esta forma en las redes de *D. eglanteriae-nervosa*, *P. caninae* es la especie



dentro de la comunidad con mayor frecuencia de aparición (54,55%). Estas especies de inquilinos soportan parasitismo secundario debido a la acción de un gran número de especies dentro de la comunidad (figs. V.4; V.5A). El grado de solapamiento de parasitoides es también bastante alto dentro de las agallas de *Diplolepidini* (figs. V.19; V.20).

Sin embargo el resto de comunidades asociadas a Rosaceae, en agallas de *Diastrophus* y *Xestophanes*, son menos ricas en lo que se refiere a riqueza de parasitoides; en el caso de *Diastrophus*, la red está dominada por dos ectoparasitoides monófagos, *Eurytoma mayri* (59,24%) y *Torymus rubi* (37,5%), incluyendo también en su complejo la especie de hiperparasitoide facultativo *Eupelmus microzonus*, aunque con una frecuencia relativamente baja (0,14%) (fig. V.5B). En el caso de *Xestophanes*, las dos especies del género estudiadas albergan faunas parasitoides de diferente composición. En el caso de las agallas estoloníferas de *X. brevitarsis*, estas comprenden sólo dos especies de euritómidos, el ectoparasitoide *E. rufipes* y el endoparasitoide *S. concina*, ambas especies con frecuencias de parasitismo muy similares (1,67%), (fig. V.14A). Por el contrario, la comunidad asociada a *X. potentillae* es más diversa y comprende cinco especies de parasitoides primarios (fig. 14B); en esta comunidad las especies dominantes son la oligófaga *E. rufipes* (11,66%) y la monófaga *Ormyrus rufimanus* (16,39%). En el caso de esta última se observó un comportamiento canibal por parte de sus larvas.

El núcleo principal de la comunidad global sin embargo está formado por el gran número de comunidades soportadas por plantas de la familia Asteraceae, plantas que son atacadas por la mayoría de géneros de Aylacini. Estas agallas en plantas de la familia de las compuestas constituyen comunidades que soportan complejos de parasitoides muy distintos en cuanto a su composición específica. Pero a pesar de su diversidad y variabilidad, es posible hacer algunas generalizaciones sobre estas comunidades, las cuales representan características de las mismas que son constantes a lo largo de todas ellas: (1) la mayoría de las especies del género *Eurytoma* de esta comunidad son parcialmente fitófagas, alimentándose, al menos en parte de su desarrollo, del tejido de la agalla; (2) con escasas excepciones, los complejos de parasitoides están dominados por



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

ectoparasitoides de las familias Eurytomidae y Torymidae; (3) se da una ausencia total de especies inquilinas.

Existe un grupo de agallas de Asteraceae con comunidades muy específicas relativamente dominadas por especies monófagas u oligófagas. Las agallas caulinares de *Aulacidea hieracii* generalmente son atacadas por un pequeño complejo de tres especies de ectoparasitoides y un endoparasitoide (fig. V.6B, Tabla 1), de los cuales el más frecuente es el parasitoide monófago *Torymus chloromerus* (Torymidae) (85,1%); las agallas de *A. laurae* en aquenios de *Scorzonera laciniata* son atacadas principalmente por una única especie de torímido, *Adontomerus brevicaudatus* (33,34%), si bien también se ha comprobado la presencia de dos especies de eupélmidos hiperparasitoides, *E. aseculatus* y *E. microzonus*, aunque con escasa frecuencia de parasitismo (2,7 y 3,6 % respectivamente) (fig. V.7A). En las comunidades de agallas de *Aulacidea subterminalis* e *Isocolus leuzeae* se da una situación muy similar; la primera, inducida en estolones de *Hieracium pilosella*, alberga una comunidad formada por una especie endoparasitoide del género *Sycophila* (4,17%) y tres ectoparasitoides, *Eurytoma* (39,58%), *Glyphomerus* (2,08%) y *Ormyrus* (10,42%), representando todas los niveles más altos dentro de la red (fig. V.7B); las agallas de *I. leuzeae* sobre flores de *Leuzea conifera* soportan por otro lado una comunidad formada también por una especie endoparasitoide del género *Sycophila* (15,84%) y dos ectoparasitoides, *Eurytoma strigifrons* (1,99%) y *Adontomerus crassipes* (0,99%) (fig. V.8A), representando también los niveles jerárquicos más altos dentro de la red, aunque con diferentes papeles en otras redes en las que también participan, dada su polifagia. Entre las especies con complejos de parasitoides más pequeños, encontramos también las agallas caulinares de *Timaspis urospermi*, cuyo complejo está formado por tres especies, de las que una es asignada con dudas a su comunidad (*Calosota obscura*, 1,94%) (fig. V.13B). Una de las especies pertenecientes a éste complejo, *Eurytoma cynipsea* (6,45%), forma parte con altos porcentajes de las comunidades restantes asociadas a agallas de Asteraceae.

Centrándonos en el resto de la diversidad de los complejos asociados a agallas sobre plantas compuestas, ésta se considera generalmente muy amplia,



aunque con relativamente bajo nivel de complejidad. En ella sólo las especies del género *Eupelmus* se confirman como hiperparasitoides facultativos atacando varios niveles tróficos distintos dentro de cada comunidad gallícola concreta; las frecuencias relativas de parasitismo cambian en función de las especies y las comunidades (por ejemplo las tasas de parasitismo de *E. microzonus* varían en comunidades de diferentes especies de agallas: 11,11% en agallas sobre *Silybum*, 1,22% en *Liposthenes kernerii* ó 4,38% en *Isocolus scabiosae*; figs. V.6A, V.10A y V.8C respectivamente). En la arquitectura de las redes los niveles primarios son generalmente ocupados por un grupo de especies, mayoritariamente de las familias Eurytomidae y Torymidae, con diferentes rangos tróficos, mientras que en el caso de algunas especies concretas como *Eurytoma aspila* ó *E. cynipsea*, en realidad existen ectoparasitoides polífagos que aparecen en seis y cinco comunidades respectivamente, aunque con diferentes frecuencias (figs. V.6; V.7C; V.8B; V.10B; V.11; V.12B; V.13B). Otras especies como *E. timaspidis* o *E. hypochoeridis*, poseen rangos de parasitismo más estrechos y se encuentran restringidas a pequeños grupos de agallas hospedadoras (figs. V.6A; V.10B; V.11A; V.12B; V.13A). Dentro de Eurytomidae también destaca, la polifagia de especies endoparasitoides, como *Sycophila submutica*, la cual forma parte de cinco comunidades distintas de agallas (figs. V.6B; V.8; V.11A); otras especies de *Sycophila* se encuentran limitadas a comunidades concretas, aunque algunas de ellas, como *S. mayri*, poseen un rango oligófago (figs. V.8C; V.10B; V.11A).

Al contrario que en Eurytomidae, dentro de la familia Torymidae, la cual constituye el otro grupo mayoritario de parasitoides de agallas en Asteraceae, aparecen numerosas especies monófagas. Las especies de los géneros *Adontomerus* e *Idiomacromerus* participan en un número escaso de comunidades sobre plantas compuestas (figs. V.6A; V.7A; V.7C; V.8A; V.8B; V.11; V.12A; V.13), si bien siempre aparecen con frecuencias de parasitismo muy altas dentro de dichas comunidades, generalmente compartiendo las citadas tasas altas de parasitismo con especies de Eurytomidae (figs. V.6A; V.8B; V.11B; V.13A) o incluso Ormyridae (fig. V.10A).



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

En el caso de las comunidades de Lamiaceae, prácticamente las de todas las especies constituyen redes tróficas de pequeño tamaño, como las de *Neaylax salviae* y/o *Neaylax verbenacus*, ambas con tan sólo dos especies de parasitoides primarios, siendo las mismas en ambos casos (*Eurytoma infracta*, 21,95% y 49,36%, respectivamente; *Ormyrus wachtli*, 21,95% y 47,22%, respectivamente), si bien en agallas de *N. salviae* aparece también la especie polífaga *E. microzonus* (fig. V.9A). Cabe destacar que dicha especie (*E. microzonus*) también ha sido citada de otras comunidades en las que hay un complejo parasitario más amplio, como por ejemplo en agallas de *Liposthenes kernerii*. En esta comunidad, aparecen cinco especies diferentes de parasitoides primarios siendo el monófago *Ormyrus diffinis* el más abundante de ellos con una frecuencia del 29,39% (fig. V.10A); del resto de taxa asociados a esta comunidad destacan sendas especies pertenecientes a los géneros *Coelopisthia* (Pteromalidae) y *Adontomerus* (Torymidae) con tasas relativas de parasitismo de 3,27 y 4,25%, respectivamente (fig. V.10A).

Finalmente, es destacable la complejidad y diversidad de la red asociada a las agallas de la generación sexual de la única especie dentro de la tribu Pediastidini, *Pediaspis aceris* (fig. V.15). Dicha red abarca un total de cuatro ectoparasitoides primarios de tres familias diferentes de Chalcidoidea de la siguiente manera: dos especies monófagas de pteromálidos y respectivamente una de eulófido y otra de euritómido, ambas también monófagas. Como ocurre en las agallas de Asteraceae, en la especie de *Eurytoma* se ha encontrado también un comportamiento fitófago; por otro lado la presencia de una especie específica de eupélmido, *Eupelmus splendens* es bastante destacable, considerando el alto grado de polifagia de la familia, si bien hay que decir que es relativamente escaso en la mayoría de la agallas. Pero el habitante mayoritario en las agallas de la generación sexual de *Pediaspis* es, sin duda, la especie inquilina *Dichatomus acerinus* (Eulophidae) (82%), de tal forma que de una única agalla de *Pediaspis* pueden emerger numerosos individuos de dicha especie.

Generalmente, el patrón común y generalmente extendido en las redes estudiadas es la presencia de ectoparasitoides primarios específicos u oligófagos junto con una o dos especies de eupélmidos hiperparasitoides facultativos. El

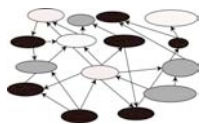


cuarto nivel trófico, como ha sido previamente observado en agallas asociadas a *Quercus* y en comunidades de otros hospedadores fitófagos de hábito endógeno (Askew, 1975b; Hawkins & Goeden, 1984) no existe en estas comunidades asociadas a plantas herbáceas.

4. 2. Estadística de redes: tamaño y grado de interrelación.

Se seleccionaron un número de parámetros concretos procedentes de las redes semicuantitativas elaboradas, que son ilustrativos de las relaciones existentes en el total de la comunidad. En la Tabla V.2 se resumen los parámetros estadísticos calculados para las 29 redes construidas, mientras que en la Tabla V.3, se muestra la misma información, esta vez para las tres tribus a las que pertenecen las especies estudiadas.

Las dos primeras columnas de la Tabla V.2 muestran el número de asociaciones (vínculos) y el número de especies (hospedadores, inquilinos, parasitoides) en cada red concreta. El mayor número de vínculos, como cabría esperar, se da en las redes más diversas como aquellas asociadas a cápsulas de amapolas, agallas de *Diplolepis* y la agalla críptica caulinar de *Phanacis centaureae*. Sin embargo, el número de vínculos registrados varía considerablemente entre las diferentes especies de agallas, y es particularmente bajo en el caso de agallas con altas tasas de parasitoides monófagos (Tablas V.1 y V.2). La conectancia (C) también varía ampliamente dentro de las especies y tribus de agallas estudiadas, y se encuentra relacionada negativamente con la diversidad de parasitoides (fig. V.18). En el presente estudio, C disminuye con la riqueza global de parasitoides ($R^2 = 0,78$; $p < 0,01$), siguiendo el mismo patrón cuando la riqueza de especies polífagas se analiza por separado ($R^2 = 0,50$; $p < 0,01$). Sin embargo, la correlación es menos significativa con los parasitoides oligófagos ($R^2 = 0,39$, $p = 0,03$) y no significativa con las especies monófagas ($p = 0,35$). Por tanto, cuanto más alta es la riqueza de especies de parasitoides en la comunidad, más baja es la conectancia, circunstancia que se debe principalmente a la presencia de parasitoides polífagos. Por otro lado, incluso en comunidades con alta incidencia de especies monófagas como ésta, la



conectancia permanece más o menos constante dependiendo del número de especies (Tabla V.2).

Considerando el concepto de conectancia realizada, la correlación de Spearman muestra una relación inversa similar con la riqueza global de parasitoides ($R^2 = -0,74$; $p < 0,001$); cuando se tienen en cuenta las comunidades de agallas separadas por tribus, los valores para ambas medidas de conectancia, clásica y realizada, son muy similares (Tabla V.3). El número de vínculos por especie (d , densidad de conexión) es relativamente constante a lo largo de las comunidades, variando en un gradiente continuo de 0,67 a 1,9 (Tabla V.2). La mayor parte de las redes con número bajo de vínculos presentan densidades de conexión menores de 1, mientras que aquellas redes con alto número de vínculos presentan densidades de conexión mayores de 1.

4. 4. Potencial para interacciones indirectas.

En la figuras V.19 y V.20 aparecen los dos diagramas cualitativos de solapamiento de parasitoides elaborados para las especies de Aylacini estudiadas en el presente trabajo. Cada una de las 29 comunidades de agallas utilizadas para los análisis de solapamiento aparecen representadas en los gráficos por un círculo numerado, correspondiendo cada número a una especie de agalla concreta. Cada disco es un vértice que se une con otro mediante una línea que representa el vínculo existente entre las dos especies representadas por dichos vértices; el vínculo se establece cuando ambas agallas comparten especies de sus comunidades. La variación en el grado de solapamiento entre unas especies y otras en los gráficos puede relacionarse con el nicho de la agalla y la familia de planta en la que esta se desarrolla.

Concretamente en la figura V.19, las conexiones coloreadas en color negro representan los vínculos existentes, y por tanto el solapamiento dado, entre especies de agallas sobre diferentes familias de plantas, mientras que cuando la conexión aparece coloreada de otro color indica conexión entra especies de agallas desarrolladas sobre la misma familia de planta. En base a ello se puede observar que las especies de agallas sobre Asteraceae poseen altos niveles de



asociación entre sus comunidades. Las especies *Aulacidea follioti* (código 1), *A. freeseilPhanacis zwolferi* (2), *A. hieracii* (3), *Aulacidea tragopogonis* (8), *Phanacis centaureae* (22), *P. hypochoeridis* (23) y *Timaspis cichorii* (24) albergan el 35% de los vínculos de toda la comunidad, existiendo un solapamiento del 73% en los complejos de parasitoides asociados a agallas sobre Asteraceae. Las comunidades asociadas a Papaveraceae (códigos 9, 10, 11, 13 y 14; fig. V.19) están sin embargo menos relacionadas y comparten menor número de elementos, albergando mayoritariamente especies monófagas; de hecho, el 89% de los vínculos con origen en vértices de especies de agallas sobre Papaveraceae conectan con otros representantes de especies de agallas sobre Asteraceae, Lamiaceae y Rosaceae (conexiones en color negro). Un patrón similar aparece en especies de agallas sobre Lamiaceae (18, 19 y 20; fig. V.19) y Rosaceae (*Potentilla*) del género *Xestophanes* (28 y 29; fig. V.19). En esta familia de plantas existe un solapamiento de más del 90% con especies de agallas sobre otras familias, aunque los propios gallícolas no se encuentren en realidad estrechamente emparentados. En el caso de las comunidades de *Xestophanes*, la mayoría de las especies de parasitoides forman parte también de los complejos asociados a agallas sobre Lamiaceae, Papaveraceae y Asteraceae, si bien ambas especies de *Xestophanes* poseen parasitoides comunes.

En la figura V.20 aparece un gráfico de solapamiento de parasitoides en función del nicho de la agalla (posición de la agalla en la planta). En este caso, las conexiones en color negro se refieren al solapamiento entre especies de agallas ubicadas en diferentes nichos sobre la planta a través de sus complejos de parasitoides, mientras que las que aparecen en colores distintos indican solapamiento entre especies de agallas ubicadas en las mismas partes sobre la planta. Observando dicha gráfica salta a la vista la existencia de un sesgo en las especies de Aylacini hacia agallas caulinares (14/29 especies) y por ello el diagrama muestra una tendencia de alto grado de solapamiento entre las comunidades de agallas en tallos. Dentro de ellas tan sólo tres especies (códigos 1, 5 y 14; fig. V.20) comparten parasitoides exclusivamente con otras agallas caulinares; el resto de especies los comparten con especies inductoras de agallas en flores y frutos. El nivel de conexión es similar para especies de agallas sobre



flores y frutos; aquellas comunidades desarrolladas en torno a agallas sobre cápsulas de amapolas están estrechamente conectadas entre si, al igual que aquellas asociadas a agallas de *Liposthenes* y *Neaylax*, con excepción de *L. glechomae*, también desarrollada en amentos florales. Sin embargo, un porcentaje alto de los vínculos en agallas sobre amapolas (por ejemplo, el 42% en *A. minor*, código 9; fig. V.20) se refiere a conexiones con otras agallas sobre tallos. En el caso de las especies de *Neaylax* (códigos 19 y 20; fig. V.20), *Liposthenes kernerii* (código 18) e *Isocolus rogenhoferi* (17), aparecen comunidades altamente solapadas.

Finalmente cabe mencionar que entre las agallas asociadas a estolones, contrariamente a lo esperado, se dan niveles bajos de solapamiento de sus comunidades, y sus parasitoides por tanto aparecen comúnmente asociados a agallas sobre tallos, flores y frutos. De hecho, ambas especies de *Xestophanes* solapan sus comunidades tan sólo a través de la especie oligófaga *Eurytoma rufipes*.

4. 5. Similitud y β -diversidad.

Los índices de similitud de Simpson y Jaccard proporcionaron resultados diferentes cuando se aplicaron a las comunidades de agallas estudiadas (Tabla V.4). El número total de especies encontradas en la comunidad asociada a agallas de *Diplolepis spinosissima* está de igual forma presente en *D. nervosa-eglanteriae*, *D. mayri* y *D. rosae* dando un valor del 100% para el índice de Simpson. El mismo resultado resulta en las comparaciones pareadas de las especies *Aulacidea follioti* y *A. tragopogonis*, *Isocolus lichtensteini* e *I. leuzeae*, *Phanacis caulicola* y *P. centaureae*, *Neaylax verbenacus* y *N. salviae*, y *Aylax minor* y *Barbotinia oraniensis*. En muchos de estos pares, todas las especies de parasitoides en el complejo más pequeño están representadas en el más diverso. Del resto de casos con valores de similitud por encima de cero, el índice de Simpson proporciona a lo sumo valores de similitud del 80%, en el caso de *D. rosae* y *D. mayri*, mientras que los más bajos son del 10% en el caso de *D. mayrilrosae* y *P. centaureae* (Tabla V.4).

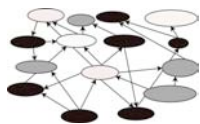


Con el índice de Jaccard, las comunidades que presentan mayor grado de similitud son *N. salviae* y *N. verbenacus* (67%), *D. mayri* y *D. rosae* (67%), y *A. minor* y *B. oraniensis* (54%). Otras comparaciones entre comunidades con niveles altos de similitud son *I. lichtensteini* con *I. rogenhoferi* (44%) e *I. leuzeae* (43%). Sorprendentemente, algunas especies de agallas cercanas, como *A. minor* y *A. papaveris* (36%), *A. follioti* y *A. tragopogonis* (33%) o *P. caulicola* y *P. centaureae* (38%) presentan niveles relativamente bajos de similitud (Tabla V.4).

De acuerdo con los valores de ambos índices, aproximadamente el 64 % de los casos presentan valores de similitud nulos. Por otro lado valores por encima del 50% de similitud aparecen en numerosos pares alcanzando proporciones del 6,2 y 0,6% para los índices de Simpson y Jaccard, respectivamente.

En cuanto a los diagramas Cluster, estos describen con claridad las relaciones de los patrones de similitud entre los complejos de parasitoides y las familias de plantas hospedadoras (fig. V.21A). Las especies de parasitoides asociadas con agallas de Papaveraceae y Asteraceae presentan el cluster más estrechamente emparentado. La comunidad de parasitoides en agallas de Lamiaceae se sitúa muy cerca del cluster citado de Papaveraceae-Asteraceae, si bien en cuanto a distancia real se podría considerar que se encuentra ampliamente separada de dicho agrupamiento. Por otro lado, las especies de parasitoides asociadas tanto a Rosaceae como a Sapindaceae constituyen los grupos más aislados y escasamente emparentados con el resto, aunque en cambio están ciertamente emplazados muy cerca. Significativamente el complejo asociado a agallas en árboles del género *Acer* (Sapindaceae) forma una rama separada del resto de la comunidad, y es el último grupo agregado al cluster general.

Los resultados de las estimas de similitud de Simpson se utilizan también en la ordenación y clasificación con un análisis cluster que incluye las 31 especies de agallas de cinípidos consideradas en el presente estudio (fig. V.21B). En dicho análisis aparecen siete grandes agrupamientos generales, todos con valores de similitud por encima de 0,6; entre ellos, dos grupos se separan con valores por encima de 0,8 (*N. salviae*-*N. verbenacus* y *D. mayri*-*D. rosae*). Por otro lado otros



dos cluster se encuentran relativamente cerca con valores de similitud de 0,5; se trata de las comunidades de *I. rogenhoferi* y *A. papaveris*, las últimas especies incorporadas a los agrupamientos de *I. leuzeae-lichtensteini* y *A. minor/B. oraniensis*, respectivamente. Considerando el resto de las comunidades de parasitoides, se han formado 22 grupos diferentes más pequeños con valores de similitud desde cercanos a cero hasta próximos a 0,5; los complejos de *A. subterminalis* y *X. brevitarsis* son los últimos en agregarse al cluster general, con valores de similitud por debajo de 0,05 (fig. V.21B).

4. 6. Estructura de las comunidades y anidamiento.

A lo largo de todas las comunidades de agallas estudiadas se ha visto que, el número de especies de parasitoides por hospedador está positivamente relacionado con el tamaño de muestra del hospedador ($R^2 = 0,22$; $p < 0,01$) (fig. V.16A). Incluso con posterioridad a la exclusión de los doce casos con menos de 50 ejemplares, la riqueza de parasitoides permanece dependiente del número de ejemplares de cinípidos ($R^2 = 0,17$; $p < 0,05$) (fig. V.16B). Sin embargo, cuando se eliminan las especies raras ó monófagas, la riqueza de especies de parasitoides es independiente del tamaño de muestra del hospedador ($R^2 = 0,09$; $p = 0,567$). Es por ello por tanto, que el muestreo ha sido determinante en la riqueza de especies de parasitoides de los complejos estudiados a través del número de especies monófagas asociadas a cada agalla. Por otro lado destaca el hecho de que la curva de acumulación de especies (fig. V.17A) generada a partir de los datos de las colectas no se encuentre lejos de la asíntota (160) predicha por la función de Clench. De hecho, la riqueza de especies de parasitoides observada ($S=86$) en las comunidades de agallas de cinípidos representa entre el 53 y el 60% del número de especies estimadas, y por tanto podemos considerar las muestras colectadas como representativas de la riqueza de especies de las comunidades de parasitoides asociadas a Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini en la Península Ibérica. La relación observada entre el número de especies de parasitoides obtenido por hospedador y el número total de ejemplares de parasitoides obtenidos (fig. V.17B) viene a reforzar este hecho; la relación significativa ($R^2 = 0,8$; $p < 0,01$) se intensificó de manera considerable con una asíntota estimada



sobre el valor 9, el cual se encuentra por encima de la media ($5,08 \pm 3,32$) de riqueza de especies de parasitoides en toda la comunidad. En este sentido, cabe señalar que tan sólo el 13% de las agallas contienen complejos de parasitoides con más de 9 especies.

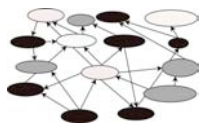
Finalmente la matriz bimodal (0,1) alcanza un tamaño de $M=89$ especies de parasitoides \times 108 especies de hospedadores, considerando esta última como la suma de todas las especies dentro de la comunidad que soportaban actos de parasitismo (cinípidos y calcidoideos) (fig. V.21). El número de ocurrencias (parasitoides \times vínculos con hospedadores) en la matriz fue de 225. La temperatura (T) de la matriz fue de $3,93^\circ$, mientras que la media de temperatura de las 1000 matrices replicadas aleatoriamente en el análisis fue $11,08^\circ \pm 0,99^\circ$. La probabilidad de que el estimador del grado de anidamiento (Programa *Nestedness Calculator*) pudiera dibujar una matriz más “fría” que la observada para las comunidades asociadas a Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini en la Península Ibérica fue: de $P(T < 3,94^\circ) < 0,001$.

5. Discusión.

5. 1. Redes de parasitoides: crítica sobre las fuentes de obtención de datos y su construcción.

5. 1. 1. Sesgos generales y de muestreo en la construcción de las redes.

La red total analizada en el presente trabajo presenta un total de 117 especies entre cinípidos gallícolas y parasitoides, si bien el número de especies consideradas se incrementaría si los inquilinos y las plantas hospedadoras se tuvieran en consideración. Comparándola con la mayoría de las redes de parasitoides publicadas recientemente (ver: Memmott & Godfray, 1994 para introducción; ejemplos: Memmott *et al.*, 1994; Müller *et al.*, 1999; Rott & Godfray, 2000; Schönrogge & Crawley, 2000; Henneman & Memmott, 2001; Valladares *et al.*, 2001; Lewis *et al.*, 2002), la obtenida como resultado en el presente estudio es relativamente inusual y difiere en muchos aspectos de las anteriores, pudiendo éstos ser abordados desde puntos de vista opuestos tanto negativos como positivos.



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

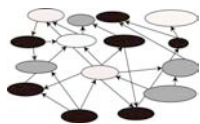
Las redes de parasitoides en agallas de cinípidos son muy características debido a su gran tamaño y su dificultoso estudio; por ello, presumiblemente aparecen relativamente poco en la literatura. La elaborada para el presente estudio además no es totalmente cuantitativa, a diferencia de las elaboradas recientemente para otras comunidades por numerosas razones. En primer lugar, las muestras se obtuvieron de diferentes lugares y ecosistemas a lo largo de la Península Ibérica, condición que no es muy apropiada para el propósito de elaborar una red trófica cuantitativa. En segundo lugar, las agallas de Aylacini especialmente, constituyen recursos muy escasos, y su estudio lleva asociado una gran dificultad de muestreo, y por tanto algunos sesgos relativos a las colectas en determinados transectos. Más aún, algunas de las especies en estas comunidades de agallas han permanecido como taxones desconocidos o con relativamente escasos datos biológicos y faunísticos hasta hace relativamente poco tiempo, o incluso hasta su inclusión en el presente estudio, y por tanto, su posición dentro de las redes tróficas en las que participan no ha estado nunca muy clara. Finalmente, con el presente trabajo se ha pretendido una elaboración previa de redes hipotéticas de Aylacini y Diplolepidini, para posteriormente realizar una aproximación mucho más precisa basada en la construcción de redes cuantitativas de algunas especies de agallas, planificando para ello muestreos intensivos, orientados a su colecta en áreas concretas de España.

Por otro lado, dadas las características ecológicas de las agallas, las redes estudiadas son mucho más ricas en razón de que incluyen especies inquilinas y diferentes categorías de parasitoides, aparte de las propias plantas hospedadoras, y siempre a pesar del hecho de que dichas plantas hayan sido excluidas a la hora del análisis de la estadística de las redes y el anidamiento. Sin embargo, otros predadores como organismos patógenos o habitantes secundarios de las agallas durante su sucesión ecológica no fueron incluidos, siendo sin duda una cuestión de alto interés para futuros estudios y análisis.

Finalmente, la resolución del nivel de conexión entre algunos habitantes de las agallas, e incluso entre algunas especies de parasitoides y el propio tejido de la agallas, es pobre y permanece aún hoy sin esclarecer.



Debido a todos estos aspectos, se da el hecho de que posibles fuentes de error estén afectando a las redes elaboradas, y que por tanto se haga necesaria una crítica exhaustiva a su construcción y análisis. Por un lado, a pesar de considerar que el riesgo de obviar involuntariamente en los muestreos algunas especies de Aylacini y Diplolepidini es relativamente pequeño, algunas especies con especial dificultad para ser localizadas podrían estar poco representadas en las redes elaboradas. Algunas agallas de Aylacini son muy pequeñas en tamaño y se forman en órganos florales deciduales o plantas herbáceas anuales, otras son crípticas en el interior de los tallos de plantas de la familia Asteraceae (Nieves-Aldrey, 2001b) haciendo que su presencia sea difícilmente detectable para un observador externo, permitiéndolo sólo cuando en el tallo están presentes orificios de emergencia de insectos parasitoides o de los propios gallícolas. Si la colecta en algunos casos es solamente posible si existe presencia de tales orificios, esto podría indicar que algunos parasitoides podrían haber ya emergido en el momento de colecta de las agallas y por tanto la incidencia de algunas especies habría podido ser subestimada en la elaboración de las redes. Aún así, este sesgo relativo a las agallas crípticas fue solventado en parte con información previa, debido a que existía un conocimiento empírico anterior sobre la distribución las especies de cinípidos en las áreas muestreadas y por tanto en algunos transectos existía la posibilidad de detectar la presencia de estas especies formadoras de agallas crípticas. Además, a pesar del hecho que algunas otras especies de agallas de Aylacini se desarrollen de manera muy conspicua en diferentes partes de la planta, todas las agallas de dicha tribu en general constituyen un recurso escaso y de presencia esporádica, que dificulta extremadamente su muestreo por muy abundante que sea la planta hospedadora en el área estudiada. Tampoco se pueden excluir los sesgos en la composición de las redes debidos a la no colecta de algunas agallas en los lugares de estudio. Es conocido que debido a la fenología de las plantas y las propias agallas, algunas de ellas caen al suelo muy pronto donde se hace imposible su detección y muestreo, sobre todo en otoño. Este hecho podría generar problemas de subestimación en las frecuencias de parasitismo debido a la pérdida de información que conlleva el no poder coleccionar todas las agallas de una especie



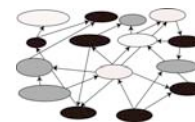
determinada en un transecto dado. Tal efecto podría incluso sesgar estimas en la estructura de la comunidad asociada a las especies de agallas concretas, debido a pérdidas en las estimas de diversidad de especies y número de ejemplares.

Las tasas de parasitismo fueron calculadas mediante la estimación de los parasitoides emergidos de las agallas y contabilizando los ejemplares obtenidos por la propia disección de las agallas. La información de los vínculos se obtuvo con la observación del papel de habitante de la agalla dentro de la jerarquía de la red trófica. En las disecciones de las muestras más antiguas los estadíos larvarios encontrados pudieron ser identificados específicamente. Sin embargo, es cierto que las características morfológicas y etológicas de algunos ectoparasitoides primarios y secundarios son difíciles de distinguir y debido a ello existe la posibilidad de que se hayan estimado por exceso o defecto algunos vínculos primarios o secundarios, principalmente al analizar muestras antiguas. Además, el rango trófico de algunos hiperparasitoides fue completamente imposible de elucidar debido a la ausencia de cualquier resto de su hospedador dentro de las cámaras diseccionadas en las agallas. Ello podría haber generado también una sub-estimación de las tasas de parasitismo secundario o bien el establecimiento de vínculos equivocados.

Pese a las posibles deficiencias apuntadas y dado todo lo expuesto, en general se puede confiar en que las muestras incluidas en el análisis de las redes tróficas del presente trabajo constituyen una representación razonable y fiable de los complejos de parasitoides asociados a estas comunidades de agallas. Los resultados obtenidos pueden utilizarse como punto de partida en el esclarecimiento de posibles fuentes de sesgo, permitiendo la posibilidad de mejorar el diseño de futuros trabajos ecológicos, así como de facilitar la elaboración de un diseño estandarizado de muestreo de agallas, extrapolable a cualquier ecosistema forestal en cualquier área templada y/o tropical del globo.

5. 1. 2. Vínculos tróficos y taxonomía de los habitantes de la agalla.

En el apartado anterior se han discutido en profundidad las dificultades encontradas en la identificación de los vínculos tróficos, así como los impedimentos taxonómicos encontrados en el proceso de construcción de las



redes de las comunidades de agallas. A pesar de tales dificultades, la mayoría de las interacciones hospedador-parasitoide/inquilino han sido identificadas sin dificultades mayores. Sin embargo, si es posible que se cometieran algunos pequeños errores en la asociación de algunas especies de parasitoides con las propias comunidades de Aylacini.

Algunos de estos problemas inesperados podrían derivar del hecho de que existe la posibilidad que en el órgano de la planta afectada por la agalla, pudieran habitar otras especies o taxones diferentes ajenos a la propia fauna cecidogénica. En este sentido, en agallas de Asteraceae, aparecen con frecuencia larvas barrenadoras, mayoritariamente del orden Lepidoptera, compartiendo nicho con agallas caulinares, hecho constatado también para otras especies de agallas de cinípidos sobre plantas de otras familias (Eliason & Potter, 2000). La especie de lepidóptero *Glyphipterix simplicella*, presente en tallos de diferentes compuestas del género *Centaurea*, posee su propio complejo parasitario, y no está muy claro si algún parasitoide primario de esta polilla está también asociado con la comunidad de *Phanacis centaureae* y/o viceversa. La misma situación se da en agallas sobre cápsulas fructíferas de amapolas en las que está presente la especie inquilina de cecidómido, *Dasyneura papaveris* y sus parasitoides asociados (Askew *et al.*, 2006a).

Del mismo modo, el papel del eupélmido *Calosota obscura* no quedó claro en las comunidades en las que aparecía y aunque parece ser que es un parasitoide común de algunas especies de coleópteros fitófagos, estando asociado preferentemente con este hospedador en lugar de con el correspondiente cinípido presente, la identidad del hospedador principal está aún por determinar (Askew *et al.*, 2006a; Askew & Nieves-Aldrey, 2006).

Otros factores podrían contribuir a la resolución de algunos vínculos tróficos en comunidades de agallas de Aylacini, pudiendo ayudar además en las dificultades de identificación de las conexiones. La mayoría de las especies de estas comunidades, como en otras (Müller *et al.*, 1999), son ectoparasitoides idiobiontes (Askew & Shaw, 1986), en las cuales la hembra mata o paraliza permanentemente al hospedador tras la puesta del huevo. El resultado es que a pesar del nivel tan alto de especificidad observada en las comunidades



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

estudiadas, las especies idiobiontes poseen básicamente requerimientos nutricionales amplios, como ha podido ser observado en todas aquellas especies de idiobiontes que actúan a modo de parasitoides secundarios facultativos (Askew & Shaw, 1986). La conclusión es que en alguno de estos vínculos dudosos de hiperparasitismo, en los que no hubo evidencia física de parasitismo o no se pudo identificar ningún resto de la larva consumida, se asume que presumiblemente se pudo dar este tipo de relación en base a observaciones e informaciones previas, que por no ser lo suficientemente abundantes no pudieron ser consideradas como datos potencialmente útiles para ser incluidos en el análisis semi-cuantitativo de las redes.

El conocimiento de muchos de los parasitoides de Aylacini es relativamente pobre, al contrario de lo que ocurre en las comunidades asociadas a agallas sobre *Quercus* (Eliason & Potter, 2000; Askew *et al.*, 2006a), habiendo sido descritas algunas especies nuevas recientemente asociadas a dichas comunidades, mayoritariamente pertenecientes a las familias Pteromalidae y Torymidae (Chalcidoidea) (Askew *et al.*, 2004, 2007; Askew & Nieves-Aldrey, 2005; Nieves-Aldrey *et al.*, 2007) e incluso Figitidae (Cynipoidea) (Ronquist & Nieves-Aldrey, 2001). Sin embargo, se requiere un mayor esfuerzo taxonómico en algunos otros grandes grupos de parasitoides de agallas de Aylacini, particularmente en las familias Eulophidae (subfamilia Tetrastichinae) y Eurytomidae en las que existen aún una serie de problemas taxonómicos sin resolver. Estos problemas se basan sobre todo en la similitud morfológica de muchas de sus especies, y por supuesto en su escaso tamaño, especialmente en el caso de los Tetrastichinae, lo cual hace que el trabajo taxonómico entrañe mayor dificultad. Otro factor importante es la ausencia de conocimiento de los estados inmaduros de dichos parasitoides asociados a agallas de Aylacini, a pesar que la morfología comparada y filogenia larval de los Aylacini hospedadores ha aparecido recogida en un trabajo previo a nivel de la superfamilia Cynipoidea sobre los aspectos ya comentados (Nieves-Aldrey *et al.*, 2005). Por tanto, es por ello que el estudio complementario de la morfología larval comparada de las especies de Torymidae y Eurytomidae como viene recogido en los capítulos II y III de la primera parte de esta tesis, así como de algunas otras pertenecientes a Pteromalidae, Eulophidae y Eupelmidae (ver



capítulo IV), ha sido la pieza clave en el desarrollo de las redes tróficas asociadas a Aylacini y Diplolepidini, dado que ha proporcionado el soporte necesario para identificar los protagonistas de las redes, así como sus relaciones evolutivas y el papel de cada una en la jerarquía de la red. En cualquier caso, es asumible un error no significativo (menor del 5%) debido a la incorrecta identificación de las especies de larvas en las disecciones realizadas.

5. 2. Inventario de los complejos de parasitoides.

El estado actual de conocimiento sobre los inventarios de los complejos de parasitoides asociados a agallas de Cynipidae en Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini se considera incompleto debido fundamentalmente al pobre conocimiento que se tiene de la comunidad en sí. Las comunidades de plantas hospedadoras podrían soportar un número máximo de especies de parasitoides, el cual sería solamente detectable con tamaños de muestra de hospedadores muy grandes (Hawkins, 1994). Con un incremento en el número de ejemplares de los hospedadores muestreados se reduce el efecto del tamaño de muestra sobre las estimaciones en la riqueza total de especies de parasitoides. Aunque se acepta un sesgo en los muestreos, el presente estudio dibuja de forma amplia los complejos de parasitoides de estas comunidades endofitófagas. Al contrario de lo que ocurre en las comunidades asociadas a *Quercus*, las especies monófagas y raras son abundantes en las comunidades estudiadas aquí, y ello implica una gran relación entre los patrones de riqueza de especies y el tamaño de muestra del hospedador. Sin embargo, no está claro como podrían darse los patrones generales de riqueza de especies, al modo en que han sido propuestos para otras comunidades de parasitoides asociados a plantas herbáceas (Tscharntke *et al.*, 2001).

La función de Clench predice un porcentaje de especies sin detectar entre el 45 y 50% (70-80 especies) (fig. V.17A). El total de la fauna de parasitoides de agallas de Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini (37 especies de agallas) en la Península Ibérica abarca 86 especies citadas, si bien el cálculo del valor de la asíntota estima una riqueza total de 160 especies. Si se compara este valor hipotético con los de otras comunidades de parasitoides, se ve que es muy similar



a las 133 especies citadas para el total de la asociada a complejos de parasitoides en agallas de cinípidos (*Quercus* y no *Quercus*) en el ámbito ibero-baleár (Gómez *et al.*, 2006), valor que constituiría además el 92% del total de la fauna de parasitoides asociada a agallas en el Paleártico occidental (Askew *et al.*, 2006a). A partir de este hecho, se puede entonces afirmar que la riqueza de especies de la fauna de parasitoides en agallas de cinípidos se encontraría actualmente subestimada, en lo que se refiere a la región paleártica, por lo que se demandaría un esfuerzo taxonómico mayor que aumentaría sin duda la descripción de nuevos taxones así como la disponibilidad de datos faunísticos; todos ellos, o la mayoría, estarían probablemente asociados con agallas de Aylacini (Askew *et al.*, 2004, 2007; Askew & Nieves-Aldrey, 2005; Nieves-Aldrey *et al.*, 2007).

La relación existente entre el número de especies de parasitoides obtenidas por hospedador y el número total de ejemplares de parasitoides obtenidos produjo una asíntota con un valor cercano a 9 (fig. V.17B). Analizando las comunidades detenidamente, tan sólo el 13% de las especies de agallas de cinípidos del estudio presentaba complejos de parasitoides con más de 9 especies distintas asociadas, lo que indicaría que ciertas especies de parasitoides no han sido obtenidas en alguno de los complejos, aún a pesar de formar parte de ellos. Sin embargo, este hecho no representa un problema muy significativo en la construcción de las redes tróficas debido a que las especies no encontradas probablemente no están descritas hasta la fecha y son nuevas, o pertenecen a un grupo de especies de parasitoides primarios monófagos u oligófagos, cuya inclusión elongaría la red ligeramente, produciendo un impacto mínimo en las estadísticas de las propias redes.

De todo lo dicho se desprende la necesidad de trabajo más sistematizado y extenso, a fin de muestrear más intensivamente las agallas de aquellas especies de las que hasta la fecha solamente se posee una cantidad mínima de datos relativos a sus comunidades de parasitoides, sobre todo en territorios escasamente muestreados. Del mismo modo sería necesario efectuar campañas de muestreo más extendidas y estandarizadas, para compensar el sesgo existente y la falta de conocimiento general sobre las comunidades asociadas a



agallas de Aylacini, en comparación con las ligadas a especies de *Quercus*. Dado que la riqueza de parasitoides datada en el presente estudio representa tan sólo cerca del 60% de los valores predichos, los esfuerzos en los inventarios deberían guiarse a una comprensión más completa de los patrones de diversidad y ecológicos, en los complejos de parasitoides asociados a agallas de cinípidos, tanto en la Península Ibérica como en el área paleártica.

5. 3. Redes y estructura de las comunidades.

5. 3. 1. Complejidad de las redes y riqueza de especies.

La estructura de las redes tróficas elaboradas en el presente trabajo difiere en varios aspectos de aquellas organizadas en torno a otros grupos de hospedadores endofítófagos. Considerando las redes analizadas, las medidas de conectancia presentan valores entre 0,17 y 0,83 (Tabla V.2), mientras que dichos valores analizados específicamente para cada tribu varían desde 0,04 (Aylacini) a 0,46 (Pediastidini) (Tabla V.3). En ambos casos, las estimaciones están fuera y lejos del rango obtenido para otras redes de parasitoides en estudios previos (ver por ejemplo: Rott & Godfray, 2000; Lewis *et al.*, 2002), aunque la media (0,44) es similar a la encontrada (0,31) por Schoenly *et al.* (1991) en el análisis de varias redes tróficas de insectos. La conectancia realizada varía de 0,14 a 1 para la mayoría de los distintos grupos de redes y entre 0,05 y 0,43 para las tribus; por tanto, las especies de parasitoides deben alimentarse de su hospedador (cinípido u otra especie de parasitoide), y el hospedador del tejido vegetal de la agalla, si se trata de una larva de cinípido, ó sobre una larva de cinípido, si se trata de un parasitoide primario. Como puede observarse en los valores de conectancia y conectancia realizada, ambas medidas presentan rangos de variación muy similares. Por otro lado, en nuestras redes se ha considerado la posibilidad de que los parasitoides se alimenten sobre otros parasitoides (hiperparasitismo), si bien no ha podido ser confirmada la presencia de hiperparasitoides obligados. Del mismo modo que Askew consideró en su pionero trabajo de 1961 (referencia a), la identificación del parasitismo facultativo ha sido uno de los principales objetivos en la construcción de las redes de parasitoides del presente estudio, y por ello se



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

intentó establecer el grado de conectancia a dicho nivel. Debido a que la conectancia en las redes tróficas puede ser caracterizada adecuadamente con tamaños de muestra relativamente pequeños (Martínez *et al.*, 1999), y además considerando que en las redes del presente estudio se han incluido especies polífagas de hiperparasitoides, la conectancia realizada es una medida más precisa para las redes de parasitoides frente a las estimas convencionales de conectancia.

Por otro lado la complejidad de las redes de parasitoides está afectada tanto por la jerarquía de sus elementos, como por la riqueza de especies. La mayoría de los estudios previos basados en diferentes tipos de redes tróficas han demostrado una relación inversa entre conectancia y riqueza de especies (Rejmánek & Starý, 1979; Pimm, 1982). Sin embargo, considerando redes con todos los vínculos tróficos de conectancia (Paine, 1988; Winemiller, 1989), aparece una asociación positiva entre la riqueza de especies y la conectancia. En los dos trabajos citados anteriormente, los autores consideran que el clásico descenso hiperbólico de la conectancia con la riqueza de especies podría ser en realidad un artefacto causado por la dificultad práctica en la representación de los vínculos tróficos en las redes compuestas por muchos elementos, y por la existencia de sesgos en los datos provenientes de las redes publicadas y utilizados para analizar tal relación. Los resultados obtenidos en el presente estudio muestran, por el contrario, que la conectancia podría disminuir considerablemente a medida que se produjera un incremento en el número de especies (fig. V.18), si bien en la explicación de dicha relación negativa tan sólo se tiene en cuenta la riqueza de especies de parasitoides. El 56% de las redes elaboradas poseen valores de CS (conectancia \times riqueza de especies) inferiores a 2, mientras que el 27% posee valores cercanos o por encima de 3,2, el cual es considerado como valor límite en una red mínimamente conectada (Auerbach, 1984). El patrón muestra que la relación comienza a hacerse débil a medida que se avanza en un gradiente que va desde la riqueza total hacia la de especies monófagas, poniendo de relieve cuanto del factor “presencia de especies polífagas y oligófagas” está en relación con la conectancia. Cuanto más alta es la proporción de especies polífagas y oligófagas en la comunidad de parasitoides,



más alta es la densidad de conexión y por tanto la relación entre riqueza de especies y conectancia se hace más acentuada. En aquellas comunidades con niveles altos de parasitoides monófagos primarios, la conectancia permanece prácticamente constante con el incremento en la riqueza de especies debido a que las densidades de conexión son relativamente más bajas.

5. 3. 2. Potencialidad en las interacciones directas entre agallas de diferentes especies.

El análisis de solapamiento tan sólo mostró parcialmente el patrón de potencialidad para las relaciones indirectas entre las diferentes especies de cinípidos a través de sus complejos de parasitoides (figs. V.19; V.20). Los resultados del análisis realizado están de acuerdo con Cohen (1990) y Rott & Godfray (2000), que sostienen que las redes tróficas, y los parámetros estadísticos derivados de su análisis, pueden proporcionar importantes pistas relativas al potencial para los efectos indirectos entre los elementos de una comunidad. En el presente análisis, como en Müller *et al.* (1999), Rott & Godfray (2000) y Valladares *et al.* (2001), se han llevado a cabo estimas de dicho potencial mediante el establecimiento de los efectos indirectos de una especie de cinípido con otra, a través de la importancia de una de ellas como fuente de parasitoides para la otra, así como mediante el solapamiento de sendos complejos de parasitoides. El solapamiento aparente ocurre con mayor probabilidad entre agallas asociadas a las mismas especies o familias de plantas o que comparten el mismo nicho dentro de la anatomía de la planta; esto es debido fundamentalmente al hecho que las comunidades de Aylacini soportan complejos mucho más específicos que las agallas asociadas a *Quercus* (Askew *et al.*, 2006a). Como resultado, existe un gran potencial para que se produzcan efectos indirectos entre agallas sobre plantas de las familias Asteraceae, Papaveraceae y Lamiaceae, a través de la compartición de enemigos naturales (parasitoides), si bien no hay que olvidar que como se mencionó con anterioridad, la oligotrofia domina las comunidades de parasitoides en agallas de Aylacini.

Los patrones que generalmente se dan en la asociación hospedador-parasitoide, son fruto de eventos co-evolutivos y ecológicos (Godfray, 1994) y



podrían ser determinantes sobre los diferentes niveles de interacción potencial que podría darse entre distintas especies de agallas de cinípidos a través de sus complejos de parasitoides. Se sabe que las especies emparentadas o cercanas dentro de la familia Cynipidae pueden inducir agallas, tanto con estructuras similares como con morfologías muy distintas (Stone & Cook, 1998), y que sus plantas hospedadoras pueden tener una influencia muy fuerte en los niveles de parasitismo y en la eficacia en la localización del hospedador por parte de las especies de parasitoides (Askew & Shaw, 1974; Quicke, 1997). Por tanto, el patrón de solapamiento mostrado en agallas de Aylacini podría reforzar la presión ejercida por un lado por la planta hospedadora y por otro por la morfología de la agalla, en la atracción de algunas especies de parasitoides, condicionando así las tasas de parasitismo/mortalidad de insectos gallícolas (Cornell, 1983).

5. 3. 3. Estructura global de la comunidad y diversidad.

La explicación de los patrones generales relativos a la estructura de la comunidad de parasitoides en agallas sobre plantas distintas de *Quercus* distribuidas por el ámbito íbero-baleár se ha basado en los únicos estudios previos existentes en torno a otras comunidades de fitófagos endofitófagos asociados a plantas herbáceas (Hawkins & Mills, 1996; Tscharncke *et al.*, 2001). En tales estudios se mostraban evidencias que permitían afirmar que los patrones en la estructura de la comunidad y las interacciones hospedador-parasitoide en una localización geográfica concreta podrían no ser extrapolables a otras áreas distintas, y que generalmente los complejos generalmente muestran una variación en tamaño y estructura de una población a otra, incluso dentro del mismo territorio o ecosistema. Teniendo en cuenta dichas afirmaciones, con una perspectiva taxonómica, ecológica y geográfica, podrían encontrarse muchos patrones distintos en función de diferentes factores en agallas de Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini en el ámbito íbero-baleár.

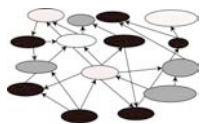
A partir de las redes estudiadas pueden proponerse una serie de generalizaciones que podrían ser extrapolables a otras comunidades similares sobre herbáceas dado que tales comunidades de parasitoides asociadas a agallas de cinípidos sobre plantas herbáceas y arbustos, muestran patrones de



estructura comunes con otras numerosas comunidades de hospedadores endofitófagos. Como se expuso anteriormente, la mayoría de las especies de dichos complejos son idiobiontes, como es típico en comunidades de hospedadores fitófagos de ambientes encerrados (Hawkins, 1994); además los hiperparasitoides son facultativos y es rara la presencia de hiperparasitismo obligado, lo cual también es un hecho común a la mayoría de las comunidades de endofitófagos (Hawkins, 1994); además la mayor parte de las especies poseen rangos tróficos estrechos, siendo este hecho bastante habitual en comunidades organizadas en torno a plantas herbáceas (Zwölfer, 1979, 1980; Askew & Shaw, 1986; Dawah *et al.*, 1995). Por otro lado las comunidades de Aylacini en particular poseen relativamente un nivel muy alto de especies especialistas (cerca al 35%), pero cuando se comparan las comunidades en agallas con las de otros hospedadores endofitófagos, el número de parasitoides generalistas es más abundante en comunidades de agallas que en estos últimos (Askew, 1980; Hawkins *et al.*, 1990; Hawkins, 1994; Dawah *et al.*, 1995), factor que probablemente dependa del tipo de hospedador considerado y siempre teniendo en cuenta la mayor accesibilidad y visibilidad de las agallas en muchos casos. La densidad o abundancia relativa de hospedador, que no debería ser confundida en ningún caso con las posibles influencias del tamaño muestral, debería determinar el grado en que se da la especialización de los parasitoides (Hawkins, 1994). En el caso de las agallas de Aylacini, las especies que soportan niveles más altos de parasitoides especialistas también poseen altas abundancias dentro de la comunidad, aunque para las especies estudiadas en el presente trabajo, los sesgos derivados del pequeño tamaño de algunas muestras hayan sido difíciles de evitar.

5. 3. 4. Patrones de similitud y anidamiento de las comunidades de parasitoides.

Mediante la utilización de los análisis cluster y los índices comparativos de similitud o β -diversidad en las comunidades de parasitoides asociadas a agallas de Aylacini y Diplolepidini, se han podido esclarecer otros aspectos de la estructura de la comunidad. La filogenia de Aylacini y Diplolepidini es conocida



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

recientemente, basada tanto en datos morfológicos como moleculares (Liljeblad & Ronquist, 1998; Nylander, 2004), y las especies de cinípidos asociadas con plantas herbáceas forman claramente un grupo parafilético. Como resultado, la escasa similitud general dentro de las comunidades de parasitoides cuando se comparan pares de especies de agallas, puede ser debida probablemente al efecto de la planta hospedadora más que al debido al propio cinípido inductor. En cualquier caso, los resultados de β -diversidad de las comunidades deben interpretarse teniendo en cuenta el diferente significado de los índices de similitud utilizados. El de Simpson mide cambios en la composición faunística de las comunidades independientemente de la riqueza de especies y/o abundancia, mientras que el de Jaccard estima diferencias en composición y riqueza de especies. La utilización de este último podría ser confusa considerando los posibles sesgos a la hora de elaborar las redes tróficas ya comentadas en apartados anteriores; a pesar de ello si bien ambos muestran resultados similares. En general, dichos índices indican niveles altos de similitud en los complejos de parasitoides de aquellas especies de agallas que se encuentran próximas filogenéticamente y que son inducidas en plantas de la misma familia. Del mismo modo, posiblemente debido a la relación previa existente entre parasitoides y plantas hospedadoras, parte de la semejanza entre las comunidades de parasitoides en plantas de la misma familia se deba a una asociación fuerte de algunas especies de parasitoides con una única familia o género de planta, aunque a partir de los resultados del presente estudio no podamos tener certeza de tal hecho. A pesar de ello, es cierto que la monofagia y oligofagia dominan la comunidad entera y por tanto, las especies de parasitoides se encuentran asociadas con un escaso grupo de hospedadores por su condición trófica, conduciendo a la formación de agallas en plantas de la misma familia fundamentalmente.

Finalmente, aunque una estructura anidada parece ser común en numerosos sistemas naturales, su grado varía enormemente. En el presente estudio se calcula por primera vez el grado de anidamiento de redes de parasitoides asociadas a hospedadores gallícolas, y por tanto no es posible ni tan siquiera comparar los resultados obtenidos con los hipotéticos de otras



comunidades endofitófagas de parasitoides y obtener alguna conclusión a partir de ello. Sin embargo, se sabe que en líneas generales las redes mutualistas se encuentran fuertemente anidadas (Bascompte *et al.*, 2003; Dupont *et al.*, 2003) y entonces se puede formular la hipótesis de que nuestro sistema fuertemente anidado determine que la comunidad sea altamente cohesiva, generando importantes implicaciones en su resistencia y estabilidad frente a posibles perturbaciones externas. Si bien las presiones co-evolutivas en la relación hospedador-parasitoide deben ser consideradas para la explicación de la estructura de la comunidad, el anidamiento muestra una estructura de conexiones altamente asimétrica con especies especialistas (cinípidos gallícolas, inquilinos y parasitoides monófagos) interactuando solamente con las especies más generalistas (parasitoides oligófagos y polífagos) (ver Bascompte *et al.*, 2003 para ejemplos en otras redes mutualistas). Como resultado, los complejos se encuentran organizados en torno a un núcleo formado por un grupo de taxones dirigiendo la evolución filogenética y ecológica de la comunidad completa, además de contar con otro grupo de especies interactuando asimétricamente en diferentes niveles jerárquicos dentro de las agallas. Este podría ser el papel para las especies de Aylacini más primitivas con sus comunidades sirviendo como fuente de especies de parasitoides generalistas para los clados y/o grupos de hospedadores más recientes en la evolución asociados a las mismas o diferentes familias de plantas.

5. 4. Conclusiones.

Las primeras redes tróficas elaboradas sobre agallas de cinípidos asociadas a plantas herbáceas muestran patrones ecológicos fuertemente influenciados por una de las principales características de la comunidad global: la alta especificidad de las especies parasitoides o lo que es lo mismo, el alto grado de mono y oligofagia presente en el conjunto de las redes. En la mayoría de las especies los complejos aparecen formados por especies de Eurytomidae y Torymidae, acompañadas con menor frecuencia de parasitoides de las familias Pteromalidae, Eulophidae y Ormyridae; en todos los complejos son los Eupelmidae los que muestran un alto grado de polifagia, viéndose el inquilinismo



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

por otro lado limitado a Diplolepidini y Pediaspidini. Por sus especiales características biológicas, las agallas de esta comunidad se muestrean con dificultad lo cual, unido al alto grado de especificidad de sus complejos parasitoides, hace esperar que posiblemente queden aún especies de Chalcidoidea por describir asociadas a dicha comunidad en el Paleártico Occidental.

Las medidas de conectancia y conectancia realizada no aportaron información muy distinta a pesar de ser la primera una medida más precisa y apropiada en redes de parasitoides. Se podría considerar adecuada para establecer el grado de conectancia en redes de parasitoides si bien, su utilidad es dudosa en comunidades de agallas donde la competencia y presencia de hiperparasitismo dentro de la misma comunidad de hospedadores es relativamente frecuente.

Las agallas de las especies emparentadas evolutivamente a través de la planta y ecológicamente por el nicho presentan un alto grado de similitud en sus comunidades de parasitoides. Las interacciones potenciales de las agallas de diferentes especies, a través de sus complejos de parasitoides, también son frecuentes entre agallas sobre las misma familia de plantas o en el mismo nicho ecológico, lo cual no sólo condiciona la competencia indirecta entre las distintas especies de agallas, sino que también favorece la competencia entre las distintas especies de parasitoides por el recurso, lo cual en cierta medida condiciona el alto grado de especificidad en la comunidad.

Finalmente las redes de parasitoides organizadas en torno a las comunidades de agallas de cinípidos en plantas herbáceas presentan una fuerte estructura anidada como cabría esperar. A partir de las conclusiones obtenidas en el análisis del solapamiento de parasitoides y conociendo la naturaleza no monofilética del grupo (Aylacini) es posible afirmar la fuerte estructuración de toda la comunidad a través de un grupo de especies, posiblemente basales, que guiarían la evolución ecológica de toda la red global sirviendo como fuente de parasitoides para muchas otras especies.





Apéndice V.I: Tablas de datos cuantitativos de abundancia de las comunidades de agallas de Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini en el ámbito Ibero Balear.

A continuación se presentan los datos utilizados para la construcción de las redes tróficas y los análisis cuantitativos de las comunidades estudiadas. Para cada especie de agalla se construyó una tabla en la que aparecen las especies integrantes de la comunidad (cinípido inductor, parasitoides e inquilinos) ordenadas por superfamilia y familia. Los datos de abundancia de cada especie se presentan ordenados por lugares de colecta, apareciendo tanto la fecha de recolección como la de emergencia de los ejemplares en el caso de tratarse de adultos. Se incluyen las tablas de las especies *Iraella hispanica*, *Liposthenes glechomae*, *Neaylax versicolor*, *Timaspis lusitanica* y *T. rufipes* de las cuales no se elaboró red trófica pero de las que si se utilizaron sus datos de abundancia para los análisis generales.

Estructura y diversidad de redes de parasitoides



ESP_CYNIP_GALLICOLA	ESP_PARASITOID_INQUILIN	GEN_FAM_PLANTA	ESP_PLANTA	LOCALIDAD COLECTA	DIA	MES	AÑO	EJEMPLARES	COLECTOR
A. fressei/P. zwolferi	Calosota obscura	Asteraceae	Silybum marianum	CASARES-MANILVA (MÁLAGA)	20	VIII	2002	2	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Calosota obscura	Asteraceae	Silybum marianum	MONTE PAJARES (MADRID)	4	IX	2003	13	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Calosota obscura	Asteraceae	Silybum marianum	PERALES DE TAJUNA (MADRID)	20	X	2002	1	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Calosota obscura	Asteraceae	Silybum marianum	TORCAL DE ANTEQUERA (MÁLAGA)	17	VIII	2002	6	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Silybum marianum	TORCAL DE ANTEQUERA (MÁLAGA)	18	VIII	2002	15	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eurytoma cynipsea	Asteraceae	Silybum marianum	ARGANDA (MADRID)	6	XI	2002	1	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eurytoma cynipsea	Asteraceae	Silybum marianum	MONTE PAJARES (MADRID)	-	I	2004	1	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eurytoma sp. gr. timaspidis	Asteraceae	Silybum marianum	ARGANDA (MADRID)	6	IX	2002	2	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eurytoma sp. gr. timaspidis	Asteraceae	Silybum marianum	MONTE PAJARES (MADRID)	7	IX	2003	5	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eurytoma timaspidis	Asteraceae	Silybum marianum	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	16	IX	2003	12	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eurytoma timaspidis	Asteraceae	Silybum marianum	MONTE PAJARES (MADRID)	16	II	2003	1	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Silybum marianum	MONTE PAJARES (MADRID)	7	IX	2003	5	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Silybum marianum	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	16	II	2003	1	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Idiomacromerus silybi	Asteraceae	Silybum marianum	ARGANDA (MADRID)	6	IX	2002	3	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Idiomacromerus silybi	Asteraceae	Silybum marianum	MONTE PAJARES (MADRID)	7	IX	2003	10	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Idiomacromerus silybi	Asteraceae	Silybum marianum	MONTE PAJARES (MADRID)	8	XII	2003	2	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Idiomacromerus silybi	Asteraceae	Silybum marianum	TORCAL DE ANTEQUERA (MÁLAGA)	17	VIII	2002	3	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Idiomacromerus silybi	Asteraceae	Silybum marianum	MONTE PAJARES (MADRID)	7	IX	2003	13	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eurytoma asplia	Asteraceae	Silybum marianum	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	16	II	2003	2	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Pteromalus hieraci	Asteraceae	Sonchus asper	ESCOT, VALLE DE ASPE (FRANCIA)	7	VIII	2003	8	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Pteromalus hieraci	Asteraceae	Sonchus asper	ESCOT, VALLE DE ASPE (FRANCIA)	7	VIII	2003	4	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Pteromalus hieraci	Asteraceae	Sonchus asper	RONCESVALLES (NAVARRA)	16	VII	1994	2	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Pteromalus hieraci	Asteraceae	Sonchus asper	ESCOT, VALLE DE ASPE (FRANCIA)	7	VIII	2003	26	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Pteromalus hieraci	Asteraceae	Silybum marianum	MONTE PAJARES (MADRID)	7	IX	2003	25	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Pteromalus hieraci	Asteraceae	Silybum marianum	MONTE PAJARES (MADRID)	8	XII	2003	5	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eurytoma cynipsea	Asteraceae	Silybum marianum	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	16	II	2003	12	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eurytoma cynipsea	Asteraceae	Hieracium pilosella	LINARES DE RIOFRIO (SALAMANCA)	-	IX	1991	2	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eurytoma cynipsea	Asteraceae	Hieracium pilosella	LINARES DE RIOFRIO (SALAMANCA)	27	IV	2006	1	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eurytoma cynipsea	Asteraceae	Hieracium pilosella	MIRAFLORES DE LA SIERRA (MADRID)	28	IV	2006	4	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Pteromalus hieraci	Asteraceae	Hieracium pilosella	LINARES DE RIOFRIO (SALAMANCA)	-	IX	1991	3	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Sycophila submutica	Asteraceae	Hieracium pilosella	LINARES DE RIOFRIO (SALAMANCA)	-	IX	1991	3	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Torymus chloromerus	Asteraceae	Hieracium pilosella	LINARES DE RIOFRIO (SALAMANCA)	27	IV	2006	1	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Torymus chloromerus	Asteraceae	Hieracium pilosella	CASTAÑAR, EL ESCORIAL (MADRID)	13	X	2002	10	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Torymus chloromerus	Asteraceae	Hieracium pilosella	LA HERRERIA, EL ESCORIAL (MADRID)	4	II	2004	2	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Torymus chloromerus	Asteraceae	Hieracium pilosella	LINARES DE RIOFRIO (SALAMANCA)	27	IV	2006	69	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Torymus chloromerus	Asteraceae	Hieracium pilosella	CASTAÑAR, EL ESCORIAL (MADRID)	13	X	2002	25	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Torymus chloromerus	Asteraceae	Hieracium pilosella	LINARES DE RIOFRIO (SALAMANCA)	-	IX	1991	13	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Torymus chloromerus	Asteraceae	Hieracium pilosella	LINARES DE RIOFRIO (SALAMANCA)	27	IV	2006	15	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Adontomerus brevicaudatus	Asteraceae	Hieracium pilosella	MIRAFLORES DE LA SIERRA (MADRID)	28	VIII	1986	53	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Adontomerus brevicaudatus	Asteraceae	Scorzonera laciniata	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	6	VI	2004	21	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Adontomerus brevicaudatus	Asteraceae	Scorzonera laciniata	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	14	V	2006	1	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eupelmus asculatus	Asteraceae	Scorzonera laciniata	EL CAMPILLO (MADRID)	13	VI	2004	15	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Scorzonera laciniata	EL CAMPILLO (MADRID)	13	VI	2004	3	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Scorzonera laciniata	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	6	VI	2004	3	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Scorzonera laciniata	EL CAMPILLO (MADRID)	13	VI	2004	1	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Scorzonera laciniata	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	6	VI	2004	24	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Scorzonera laciniata	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	14	V	2006	19	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Scorzonera laciniata	EL CAMPILLO (MADRID)	13	VI	2004	24	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Launaea arborescens	SAN JOSÉ-GENOVESES (ALMERÍA)	13	IV	2003	1	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Launaea arborescens	CARBONERAS-AGUAMARGA (ALMERÍA)	26	VII	2005	30	J. F. Gómez
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Launaea arborescens	SAN JOSÉ-GENOVESES (ALMERÍA)	13	IV	2003	13	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Launaea arborescens	SAN JOSÉ-GENOVESES (ALMERÍA)	8	I	2004	20	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Launaea arborescens	SAN JOSÉ-GENOVESES (ALMERÍA)	25	VII	2005	49	J. F. Gómez
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Launaea arborescens	SAN JOSÉ-GENOVESES (ALMERÍA)	4	VII	1985	5	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Launaea arborescens	VALGALLEGO (MADRID)	19	VI	2004	5	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Launaea arborescens	EL BERRUCCO (MADRID)	4	VII	1985	1	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Launaea arborescens	EL VENTORILLO (MADRID)	13	VII	1999	2	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Launaea arborescens	VALGALLEGO (MADRID)	19	VI	2004	5	J. L. Nieves
A. fressei/P. zwolferi	Homoporus subniger	Asteraceae	Launaea arborescens	ROBLEDAL DE MIRAFLORES (MADRID)	2	VIII	2002	2	J. L. Nieves



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

ESP_CYNIP_GALLICOLA	ESP_PARASITOID_INQUILIN	GEN_FAM_PLANTA	ESP_PLANTA	LOCALIDAD COLECTA	DIA	MES	AÑO	EJEMPLARES	COLECTOR
Aulacidea subterminalis	Eurytoma sp. aff. asplia	Asteraceae	Hieracium pilosella	VALGALLEGO (MADRID)	16	VI	2004	6	J. L. Nieves
Aulacidea subterminalis	Eurytoma sp. aff. asplia	Asteraceae	Hieracium pilosella	VILLASRUBIAS (SALAMANCA)	23	XI	2004	11	M. Hernández
Aulacidea subterminalis	Glyptomerus tibialis	Asteraceae	Hieracium pilosella	CASAS DE FLORES (SALAMANCA)	-	-	-	1	J. L. Nieves
Aulacidea subterminalis	Ormyrus salmanticus	Asteraceae	Hieracium pilosella	CASAS DE FLORES (SALAMANCA)	-	-	-	5	J. L. Nieves
Aulacidea subterminalis	Sycophila flavicollis	Asteraceae	Hieracium pilosella	VALGALLEGO (MADRID)	29	VI	2004	2	J. L. Nieves
Aulacidea subterminalis	Adontomerus impolitus	Asteraceae	Hieracium pilosella	PUERTO DE LA QUESERA (MADRID)	29	XI	2003	21	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Adontomerus impolitus	Asteraceae	Tragopogon spp.	ARGANDA (MADRID)	31	X	2004	1	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Adontomerus impolitus	Asteraceae	Tragopogon spp.	CERROS DE LA MARAÑOSA (MADRID)	1	VII	2003	6	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Adontomerus impolitus	Asteraceae	Tragopogon spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	18	X	2003	15	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Adontomerus impolitus	Asteraceae	Tragopogon spp.	LAGUNA DE ARGANDA (MADRID)	6	III	2005	10	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Adontomerus impolitus	Asteraceae	Tragopogon spp.	LAS ROZAS (MADRID)	7	II	2002	33	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Adontomerus impolitus	Asteraceae	Tragopogon spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	9	IV	2003	2	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Adontomerus impolitus	Asteraceae	Tragopogon spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	8	V	1986	25	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Adontomerus impolitus	Asteraceae	Tragopogon spp.	TORRELAGUNA (MADRID)	10	VI	1983	1	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Calosota obscura	Asteraceae	Tragopogon spp.	VALPORQUERO (LEÓN)	7	II	2002	16	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Tragopogon spp.	LAS ROZAS (MADRID)	-	XI	2003	3	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Tragopogon spp.	ARGANDA (MADRID)	1	VII	2003	2	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Tragopogon spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	17	IV	2003	1	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Tragopogon spp.	LAS ROZAS (MADRID)	9	IV	2003	2	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eupelmus sp.	Asteraceae	Tragopogon spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	18	X	2003	5	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eupelmus sp.	Asteraceae	Tragopogon spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	8	V	1986	2	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eupelmus vesicularis	Asteraceae	Tragopogon spp.	TORRELAGUNA (MADRID)	9	IV	2003	2	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eurytoma asplia	Asteraceae	Tragopogon spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	13	X	1994	6	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eurytoma asplia	Asteraceae	Tragopogon spp.	ARGANDA (MADRID)	6	XI	2002	1	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eurytoma asplia	Asteraceae	Tragopogon spp.	ARGANDA (MADRID)	-	XI	2003	8	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eurytoma asplia	Asteraceae	Tragopogon spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	18	X	2003	22	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eurytoma asplia	Asteraceae	Tragopogon spp.	LAGUNA DEL CAMPILLO (MADRID)	6	III	2005	1	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eurytoma asplia	Asteraceae	Tragopogon spp.	LAS ROZAS (MADRID)	7	II	2002	8	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eurytoma asplia	Asteraceae	Tragopogon spp.	LAS ROZAS (MADRID)	17	IV	2003	1	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eurytoma asplia	Asteraceae	Tragopogon spp.	TORRELAGUNA (MADRID)	8	V	1986	16	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eurytoma asplia	Asteraceae	Tragopogon spp.	VALPORQUERO (LEÓN)	10	VI	1983	14	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eurytoma asplia	Asteraceae	Tragopogon spp.	VALPORQUERO (LEÓN)	17	VII	2003	1	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Pteromalus hieracii	Asteraceae	Tragopogon spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	18	X	2003	6	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Pteromalus hieracii	Asteraceae	Tragopogon spp.	EL ESCORIAL (MADRID)	28	VI	1985	4	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Aprostocetus epicharmus	Asteraceae	Tragopogon spp.	ARGANDA (MADRID)	12	X	1994	38	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Baryscapus papaveris	Asteraceae	Tragopogon spp.	ARGANDA (MADRID)	-	XI	2003	31	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Tragopogon spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	18	X	2003	8	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Tragopogon spp.	LAGUNA DE ARGANDA (MADRID)	6	III	2005	5	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Tragopogon spp.	LAS ROZAS (MADRID)	7	II	2002	16	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Tragopogon spp.	LAS ROZAS (MADRID)	17	IV	2003	37	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Tragopogon spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	9	IV	2003	24	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Tragopogon spp.	TORRELAGUNA (MADRID)	8	V	1986	4	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Eurytoma infrafracta	Asteraceae	Tragopogon spp.	TORRELAGUNA (MADRID)	10	VI	1983	142	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	VALPORQUERO (LEÓN)	17	VII	2003	7	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	20	VI	1999	81	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	SEPULVEDA (SEGOVIA)	21	VI	2003	9	J. F. Gómez
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	6	VII	1988	1	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	20	VI	1999	7	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	25	V	2002	3	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	VILLAVEDE BAJO-LOS ROSALES (MADRID)	4	VI	2005	1	J. F. Gómez
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CABEZÓN-SAN MARTÍN DE VALVENI (VALLADOLID)	22	VI	2002	1	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	LA SERNA-FUENLABRADA (MADRID)	28	V	2006	1	J. F. Gómez
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	25	VI	1986	12	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	20	VI	1999	78	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	5	VIII	1986	9	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	SAN AGUSTÍN DE GUADALIX (MADRID)	-	X	1997	6	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	SAN MARTÍN DE VALDEIGLESIAS (MADRID)	8	V	1986	7	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	TORRELAGUNA (MADRID)	4	VI	2005	8	J. F. Gómez
Aulacidea tragopogonis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	VILLAVEDE BAJO-LOS ROSALES (MADRID)	22	VI	2002	18	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Ormyrus capsalis	Papaveraceae	Papaver spp.	CABEZÓN-SAN MARTÍN DE VALVENI (VALLADOLID)	22	VI	2002	1	J. L. Nieves
Aulacidea tragopogonis	Ormyrus capsalis	Papaveraceae	Papaver spp.	LA SERNA-FUENLABRADA (MADRID)	28	V	2006	1	J. F. Gómez

Estructura y diversidad de redes de parasitoides



ESP_CYNIP_GALLICOLA	ESP_PARASITOID_INQUILIN	GEN_FAM_PLANTA	ESP_PLANTA	LOCALIDAD COLECTA	DIA	MES	AÑO	EJEMPLARES	COLECTOR
Aylax minor	Ormyrus capsalis	Papaveraceae	Papaver spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	25	VI	1986	7	J. L. Nieves
Aylax minor	Ormyrus capsalis	Papaveraceae	Papaver spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	20	VI	1999	27	J. L. Nieves
Aylax minor	Ormyrus capsalis	Papaveraceae	Papaver spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	25	V	2002	18	J. L. Nieves
Aylax minor	Ormyrus capsalis	Papaveraceae	Papaver spp.	SEPULVEDA (SEGOVIA)	21	VI	2003	15	J. F. Gómez
Aylax minor	Ormyrus capsalis	Papaveraceae	Papaver spp.	TORRELAGUNA (MADRID)	8	V	1986	13	J. L. Nieves
Aylax minor	Ormyrus capsalis	Papaveraceae	Papaver spp.	VILLAVEDE BAJO-LOS ROSALES (MADRID)	4	VI	2005	4	J. F. Gómez
Aylax minor	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	LA SERNA-FUENLABRADA (MADRID)	28	V	2006	2	J. F. Gómez
Aylax minor	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	20	VI	1986	1	J. L. Nieves
Aylax minor	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CABEZÓN-SAN MARTÍN DE VALVENÍ (VALLADOLID)	22	VI	2002	6	J. L. Nieves
Aylax minor	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	13	VI	2004	1	J. L. Nieves
Aylax minor	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	SAN AGUSTÍN DE GUADALIX (MADRID)	5	VIII	1985	1	J. L. Nieves
Aylax minor	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	SAN MARTÍN DE LA VEGA (MADRID)	-	IX	1999	1	Ronquist & Nieves
Aylax minor	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	TORRELAGUNA (MADRID)	8	V	1986	3	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Aprostocetus epicharmus	Papaveraceae	Papaver spp.	VILLAVEDE BAJO-LOS ROSALES (MADRID)	4	VI	2005	22	J. F. Gómez
Aylax papaveris	Aprostocetus epicharmus	Papaveraceae	Papaver spp.	CABANILLAS DE LA SIERRA (MADRID)	16	IX	2000	2	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Baryscapus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CARDOSO DE LA SIERRA (GUADALAJARA)	15	VII	1984	31	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Baryscapus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CABANILLAS DE LA SIERRA (MADRID)	16	IX	2000	12	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Baryscapus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CARDOSO DE LA SIERRA (GUADALAJARA)	15	VII	1984	24	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Baryscapus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CARDOSO DE LA SIERRA (GUADALAJARA)	30	VI	2002	32	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Baryscapus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	13	VII	1986	32	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Baryscapus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	SAN ANDRÉS DE SORIA (SORIA)	14	VII	2005	8	J. F. Gómez
Aylax papaveris	Baryscapus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	SEPULVEDA (SEGOVIA)	21	VI	2003	13	J. F. Gómez
Aylax papaveris	Chalcidius borceai	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CARDOSO DE LA SIERRA (GUADALAJARA)	19	VI	2004	2	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Eupelmus asculatus	Papaveraceae	Papaver spp.	EMBALSE DEL CHORRO (MÁLAGA)	25	X	1986	4	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Eupelmus vesicularis	Papaveraceae	Papaver spp.	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	13	VII	1986	3	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CABANILLAS DE LA SIERRA (MADRID)	16	IX	2000	3	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	13	VII	1986	2	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Ormyrus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	ALDEA DEL FRENO (MADRID)	27	V	1987	178	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Ormyrus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CEREZO DE ABAJO (SEGOVIA)	5	VI	1986	4	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Ormyrus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	DEHESA DE SOMOSIERRA (MADRID)	5	VII	1985	12	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Ormyrus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CARDOSO DE LA SIERRA (GUADALAJARA)	15	VII	1984	147	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Ormyrus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CARDOSO DE LA SIERRA (GUADALAJARA)	30	VI	2002	228	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Ormyrus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CARDOSO DE LA SIERRA (GUADALAJARA)	19	VI	2004	30	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Ormyrus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	SAN ANDRÉS DE SORIA (SORIA)	14	VII	2005	2	J. F. Gómez
Aylax papaveris	Ormyrus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	ALDEA DEL FRENO (MADRID)	27	V	1987	40	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CARDOSO DE LA SIERRA (GUADALAJARA)	15	VII	1984	77	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	SEPULVEDA (SEGOVIA)	21	VI	2003	1	J. F. Gómez
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	VEGA DE VIEJOS-LA CUETA (LEÓN)	16	VII	2005	4	J. F. Gómez
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CABANILLAS DE LA SIERRA (MADRID)	16	IX	2000	89	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	DEHESA DE SOMOSIERRA (MADRID)	24	IX	1986	7	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	DEHESA DE SOMOSIERRA (MADRID)	15	VII	1984	270	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CARDOSO DE LA SIERRA (GUADALAJARA)	19	VI	2004	43	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	SAN ANDRÉS DE SORIA (SORIA)	14	VII	2005	4	J. F. Gómez
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	SEPULVEDA (SEGOVIA)	21	VI	2003	16	J. F. Gómez
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS (MADRID)	12	X	2000	2	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS (MADRID)	2	X	2002	2	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CERRO DE LOS ÁNGELES (MADRID)	3	VIII	2003	1	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	16	II	2003	10	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	ARGANDA (MADRID)	-	X	1996	15	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	16	II	2003	3	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CAMPILLO (MADRID)	2	VII	2003	6	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	MARCÁ (TARRAGONA)	1	V	2003	2	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	PRÁDENA-CASLA (SEGOVIA)	14	VII	2005	4	J. F. Gómez
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	RUBIÁ (ORENSE)	17	VII	2004	2	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	SAN ANDRÉS DE SORIA (SORIA)	14	VII	2005	2	J. F. Gómez
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	VALDENOCHE (GUADALAJARA)	4	XI	1999	1	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	ARGANDA (MADRID)	26	VI	1985	3	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	ARGANDA (MADRID)	24	VI	1999	6	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CERRO DE LOS ÁNGELES (MADRID)	3	VIII	2003	1	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	GUADALIX DE LA SIERRA (MADRID)	13	VIII	1986	1	J. L. Nieves
Aylax papaveris	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS (MADRID)	12	X	2000	3	J. L. Nieves



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

ESP_CYNIP_GALLICOLA	ESP_PARASITOID_INQUILIN	GEN_FAM_PLANTA	ESP_PLANTA	LOCALIDAD COLECTA	DIA	MES	AÑO	EJEMPLARES	COLECTOR
Barbotinia oraniensis	Eupelmus microzonus	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS (MADRID)	12	X	2002	3	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Eupelmus microzonus	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS (MADRID)	6	VIII	2003	1	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Eupelmus microzonus	Papaveraceae	Papaver spp.	MONTTE PAJARES (MADRID)	21	VI	1999	2	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Eupelmus microzonus	Papaveraceae	Papaver spp.	POZO DE GUADALAJARA (GUADALAJARA)	-	IX	1997	1	Ronquist & Nieves
Barbotinia oraniensis	Eupelmus microzonus	Papaveraceae	Papaver spp.	TORRES DE LA ALAMEDA (MADRID)	13	VI	2003	1	J. F. Gómez
Barbotinia oraniensis	Eupelmus microzonus	Papaveraceae	Papaver spp.	VALDENOSCHES (GUADALAJARA)	4	XI	1999	2	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Eupelmus microzonus	Papaveraceae	Papaver spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	16	II	2003	2	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Eurytoma infracta	Papaveraceae	Papaver spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	6	VII	1988	1	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Eurytoma sp. aff. infracta	Papaveraceae	Papaver spp.	ARGANDA (MADRID)	26	VI	1986	10	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Eurytoma sp. aff. infracta	Papaveraceae	Papaver spp.	ARGANDA (MADRID)	24	VI	1999	6	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Eurytoma sp. aff. infracta	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS (MADRID)	6	VIII	2003	1	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	ALDEA DEL FRESNO (MADRID)	-	IX	1997	3	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	ARGANDA (MADRID)	26	VI	1986	32	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	16	II	2003	2	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CERRO DE LOS ÁNGELES (MADRID)	3	VIII	2003	12	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	14	VII	2005	11	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CAMPILLO (MADRID)	6	III	2005	4	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	GUADALIX DE LA SIERRA (MADRID)	13	VIII	1986	1	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS (MADRID)	12	X	2000	4	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS (MADRID)	12	X	2002	4	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS (MADRID)	6	VIII	2003	1	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	MONTTE PAJARES (MADRID)	21	VI	1999	1	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	PRADENA-CASLA (SEGOVIA)	24	VI	2003	4	J. F. Gómez
Barbotinia oraniensis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	25	VI	1986	4	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	TORRES DE LA ALAMEDA (MADRID)	13	VI	2003	1	J. F. Gómez
Barbotinia oraniensis	Idiomacromerus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	VALDENOSCHES (GUADALAJARA)	4	XI	1999	5	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Ormyrus capsalis	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS DE PUERTO REAL (MADRID)	4	VII	1986	4	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Ormyrus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CERRO DE LOS ÁNGELES (MADRID)	3	VIII	2003	9	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Ormyrus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CAMPILLO (MADRID)	13	VI	2004	1	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Ormyrus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CAMPILLO (MADRID)	6	III	2005	2	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Ormyrus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CAMPILLO (MADRID)	19	VI	2004	3	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Ormyrus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS DE PUERTO REAL (MADRID)	4	VII	1986	4	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Ormyrus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	MONTTE PAJARES (MADRID)	25	VI	1986	4	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Ormyrus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	PRADENA-CASLA (SEGOVIA)	24	VI	2003	4	J. F. Gómez
Barbotinia oraniensis	Ormyrus sp.	Papaveraceae	Papaver spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	14	VII	2005	1	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Ormyrus sp.	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CAMPILLO (MADRID)	13	VI	2004	4	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Ormyrus sp.	Papaveraceae	Papaver spp.	TORRES DE LA ALAMEDA (MADRID)	13	VI	2003	4	J. F. Gómez
Barbotinia oraniensis	Parnips nigripes	Papaveraceae	Papaver spp.	ARGANDA (MADRID)	24	VI	1999	1	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Parnips nigripes	Papaveraceae	Papaver spp.	CABANILLAS DE LA SIERRA (MADRID)	16	IX	2000	5	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Parnips nigripes	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS DE PUERTO REAL (MADRID)	16	II	2003	28	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Parnips nigripes	Papaveraceae	Papaver spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	13	III	2004	6	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Parnips nigripes	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CAMPILLO (MADRID)	12	X	2000	3	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Parnips nigripes	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS (MADRID)	12	X	2002	3	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Parnips nigripes	Papaveraceae	Papaver spp.	MARÇA (TARRAGONA)	2	V	2003	7	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	14	VII	2005	3	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	GUADALIX DE LA SIERRA (MADRID)	13	VIII	1986	12	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS (MADRID)	12	X	2002	1	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS DE PUERTO REAL (MADRID)	4	VII	1986	12	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	POZO DE GUADALAJARA (GUADALAJARA)	-	IX	1997	1	Ronquist & Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	TORRES DE LA ALAMEDA (MADRID)	13	VI	2003	1	J. F. Gómez
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	ARGANDA (MADRID)	-	X	1996	3	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	ARGANDA (MADRID)	24	VI	1999	1	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	ARGANDA (MADRID)	19	V	2005	13	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CABEZÓN-SAN MARTÍN DE VALVENÍ (VALLADOLID)	22	VI	2002	7	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	16	II	2003	6	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	CERRO DE LOS ÁNGELES (MADRID)	3	VIII	2003	1	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CAMPILLO (MADRID)	13	VI	2004	9	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CAMPILLO (MADRID)	13	III	2004	1	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CAMPILLO (MADRID)	6	III	2005	4	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	EL CARDOSO DE LA SIERRA (GUADALAJARA)	19	VI	2004	10	J. L. Nieves
Barbotinia oraniensis	Pseudotorymus papaveris	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS (MADRID)	12	X	2000	13	J. L. Nieves

Estructura y diversidad de redes de parasitoides



ESP_CYNIP_GALLICOLA	ESP_PARASITOID_INQUILIN	GEN	FAM_PLANTA	ESP_PLANTA	LOCALIDAD COLECTA	DIA	MES	AÑO	EJEMPLARES	COLECTOR
Barbotina oraniensis	Eupelmus microzonus	Rosaceae	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS (MADRID)	12	X	2002	1	J. L. Nieves
Barbotina oraniensis	Eurytoma rubi	Rosaceae	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS (MADRID)	31	III	2003	4	J. L. Nieves
Barbotina oraniensis	Torymus rubi	Rosaceae	Papaveraceae	Papaver spp.	LAS ROZAS (MADRID)	6	VIII	2003	2	J. L. Nieves
Barbotina oraniensis	Torymus rubi	Rosaceae	Papaveraceae	Papaver spp.	MARCA (TARRAGONA)	2	V	2003	1	J. L. Nieves
Barbotina oraniensis	Aprostocetus eurytomae	Rosaceae	Papaveraceae	Papaver spp.	MONTE PAJARES (MADRID)	21	VI	1999	7	J. L. Nieves
Barbotina oraniensis	Aprostocetus eurytomae	Rosaceae	Papaveraceae	Papaver spp.	MONTE PAJARES (MADRID)	7	IX	1988	4	J. L. Nieves
Barbotina oraniensis	Aprostocetus eurytomae	Rosaceae	Papaveraceae	Papaver spp.	POZO DE GUADALAJARA (GUADALAJARA)	-	IX	1997	3	Ronquist & Nieves
Barbotina oraniensis	Aprostocetus eurytomae	Rosaceae	Papaveraceae	Papaver spp.	SAN ANDRÉS DE SORIA (SORIA)	14	VII	2005	4	J. F. Gómez
Barbotina oraniensis	Aprostocetus eurytomae	Rosaceae	Papaveraceae	Papaver spp.	SAN MARTÍN DE VALDEIGLESIAS (MADRID)	-	X	1997	1	Ronquist & Nieves
Barbotina oraniensis	Aprostocetus eurytomae	Rosaceae	Papaveraceae	Papaver spp.	VALDENOCHÉS (GUADALAJARA)	4	XI	1999	5	J. L. Nieves
Diastrophus rubi	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rubus spp.	Rubus spp.	AJUYÁN-OVIEDO (ASTURIAS)	7	IX	2005	1	L. Parra
Diastrophus rubi	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rubus spp.	Rubus spp.	AJUYÁN-OVIEDO (ASTURIAS)	7	IX	2005	414	L. Parra
Diastrophus rubi	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rubus spp.	Rubus spp.	AGUASMESTAS (ASTURIAS)	19	VIII	2001	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rubus spp.	Rubus spp.	AJUYÁN-OVIEDO (ASTURIAS)	7	IX	2005	262	L. Parra
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	ARROYO DE LA VEGA-NUOVO BAZTAN (MADRID)	23	IV	2005	13	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	29	X	1985	12	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	8	V	1986	61	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	24	VI	2003	2	J. F. Gómez
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	SIGÜERO (SEGOVIA)	8	V	1986	13	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	8	V	1986	13	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	29	X	1985	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	8	V	1986	5	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	10	IX	1986	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	17	I	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	OUTERLO DEL VALLE (MADRID)	3	IV	1986	8	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	SIGÜERO (SEGOVIA)	17	I	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	SOTO DEL REAL (MADRID)	17	I	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	SOTO DEL REAL (MADRID)	19	IX	1986	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	TAMAJÓN (GUADALAJARA)	29	X	1985	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	29	X	1985	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	2	IV	2006	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	TORRELAGUNA (MADRID)	15	II	2004	8	J. F. Gómez
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	CABREJAS DEL PINAR (SORIA)	29	X	1985	78	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	8	V	1986	17	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	10	IX	1986	6	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	21	VII	1989	21	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	24	VI	2003	7	J. F. Gómez
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	9	VIII	2002	5	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	4	VI	2006	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	2	X	1994	1	R. R. Askew
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	EZCARAY (LA RIOJA)	22	VIII	2002	28	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	GRAZALEMA (CÁDIZ)	17	I	1986	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	OUTERLO DEL VALLE (MADRID)	24	IV	2003	1	J. F. Gómez
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	PRÁDENA-CASLA (SEGOVIA)	7	IV	1996	5	R. R. Askew
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	PUERTO DE SOS (NAVARRA)	24	I	2004	4	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	RETIENDAS (GUADALAJARA)	24	I	2004	4	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	SIGÜERO (SEGOVIA)	3	IV	1986	6	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	SIGÜERO (SEGOVIA)	24	VI	2003	2	J. F. Gómez
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	SOTO DEL REAL (MADRID)	17	I	1986	3	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	SOTO DEL REAL (MADRID)	13	VIII	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	TAMAJÓN (GUADALAJARA)	19	XI	1986	4	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	TORRELAGUNA (MADRID)	2	IV	2006	4	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	TORRELAGUNA (LEÓN)	18	VII	2003	17	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	VALPORQUERO (MADRID)	23	IV	2005	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	ARROYO DE LA VEGA-NUOVO BAZTAN (MADRID)	24	IV	1989	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	CAMPORREAL (MADRID)	29	X	1985	12	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	8	V	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	10	IX	1986	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Eupelmus urozonus	Rosaceae	Rosa spp.	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	4	II	2004	2	J. L. Nieves



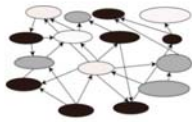
Estructura y diversidad de redes de parasitoides

ESP_CYNIP_GALLICOLA	ESP_PARASITOID_INQUILIN	GEN_FAM_PLANTA	ESP_PLANTA	LOCALIDAD COLECTA	DTA	MES	AÑO	EJEMPLARES	COLECTOR
Diplolepis mayri	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	OUTERLO DEL VALLE (MADRID)	17	I	1986	4	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE SOS (NAVARRA)	7	IV	1996	2	R. R. Askew
Diplolepis mayri	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	RETIENDAS (GUADALAJARA)	24	I	2004	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	RUBIÁ (ORENSE)	18	VII	2003	5	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	SIGUERO (SEGOVIA)	3	IV	1986	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	SIGUERO (SEGOVIA)	24	VI	2003	2	J. F. Gómez
Diplolepis mayri	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	SOTO DEL REAL (MADRID)	17	I	1986	4	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	TAMAJÓN (GUADALAJARA)	19	XI	1986	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	29	X	1985	5	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	21	VII	1989	4	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	RETIENDAS (GUADALAJARA)	24	I	2004	5	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	SIGUERO (SEGOVIA)	3	IV	1986	8	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	SOTO DEL REAL (MADRID)	17	I	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	TORRELAGUNA (MADRID)	2	IV	2006	3	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Periclistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	CABREJAS DEL PINAR (SORIA)	15	II	2004	1	J. F. Gómez
Diplolepis mayri	Periclistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	29	X	1985	16	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Periclistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	8	V	1986	16	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Periclistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	10	IX	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Periclistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	21	VII	1989	5	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Periclistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	OUTERLO DEL VALLE (MADRID)	17	I	1986	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Periclistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	RETIENDAS (GUADALAJARA)	24	I	2004	21	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Periclistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	SIGUERO (SEGOVIA)	24	VI	2003	4	J. F. Gómez
Diplolepis mayri	Periclistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	SOTO DEL REAL (MADRID)	17	I	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Periclistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	SOTO DEL REAL (MADRID)	13	VIII	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Periclistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	TAMAJÓN (GUADALAJARA)	19	XI	1986	3	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Periclistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	TORRELAGUNA (MADRID)	2	IV	2006	4	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	ARROYO DE LA VEGA-NUOVO BAZTAN (MADRID)	23	IV	2005	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	29	X	1985	29	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	8	V	1986	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	EZCARAY (LA RIOJA)	2	X	1994	1	R. R. Askew
Diplolepis mayri	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	GRAZALEMA (CÁDIZ)	22	VIII	2002	4	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	PUENTE DE SAN ANTONIO (MADRID)	21	IV	2005	3	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	RETIENDAS (GUADALAJARA)	24	I	2004	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	SOTO DEL REAL (MADRID)	13	VIII	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	TAMAJÓN (GUADALAJARA)	19	XI	1986	10	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	ARROYO DE LA VEGA-NUOVO BAZTAN (MADRID)	23	IV	2005	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	29	X	1985	11	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	8	V	1986	4	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	10	IX	1986	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	21	VII	1989	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	4	VI	2006	3	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	EL VELLÓN-EL ESPARTAL (MADRID)	23	V	1985	7	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	GRAZALEMA (CÁDIZ)	22	VIII	2002	3	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	HERREROS (SORIA)	15	II	2004	3	J. F. Gómez
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE SOS (NAVARRA)	7	IV	1996	5	R. R. Askew
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	SIGUERO (SEGOVIA)	3	IV	1986	7	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	TAMAJÓN (GUADALAJARA)	19	XI	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	BOROX (MADRID)	7	III	2003	9	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	CABREJAS DEL PINAR (SORIA)	15	II	2004	8	J. F. Gómez
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	29	X	1985	1	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	9	VIII	2002	5	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	4	VI	2006	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	17	IX	2005	5	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	4	II	2004	7	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	EL ESCORIAL (MADRID)	4	II	2004	7	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	GRADO DEL PICO (GUADALAJARA)	-	III	1983	25	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	GRAZALEMA (CÁDIZ)	22	VIII	2002	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	GUADRARRAMA (MADRID)	1	V	2003	3	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	HERREROS (SORIA)	15	II	2004	2	J. F. Gómez
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	RASCAFRIA (MADRID)	3	VIII	2001	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	RETIENDAS (GUADALAJARA)	24	I	2004	46	J. L. Nieves

Estructura y diversidad de redes de parasitoides



ESP_CYNIP_GALLICOLA	ESP_PARASITOID_INQUILIN	GEN_FAM_PLANTA	ESP_PLANTA	LOCALIDAD COLECTA	DIA	MES	AÑO	EJEMPLARES	COLECTOR
Diplolepis mayri		Rosaceae	Rosa spp.	RUBIA (ORENSE)	18	VII	2003	2	J. L. Nieves
Diplolepis mayri		Rosaceae	Rosa spp.	SIGUERO (SEGOVIA)	3	IV	1986	4	J. L. Nieves
Diplolepis mayri		Rosaceae	Rosa spp.	SIGUERO (SEGOVIA)	24	VI	2003	18	J. F. Gómez
Diplolepis mayri		Rosaceae	Rosa spp.	TAMAYÓN (GUADALAJARA)	19	XI	1986	4	J. L. Nieves
Diplolepis mayri		Rosaceae	Rosa spp.	VALPORQUERO (LEÓN)	18	VII	2003	35	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	BENAMAHOMA (CÁDIZ)	31	III	1998	20	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	CERCEDILLA (MADRID)	1	X	1979	1	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	DEHESA DE SOMOSIERRA (MADRID)	7	XI	1986	18	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	OYÓN (ÁLAVA)	29	X	1988	16	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	DEHESA DE SOMOSIERRA (MADRID)	24	IX	1986	10	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	OYÓN (ÁLAVA)	29	X	1988	2	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	OYÓN (ÁLAVA)	29	X	1988	2	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	EL BOSQUE (MADRID)	19	VIII	2003	1	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	EL ESCORIAL (MADRID)	17	IX	2005	12	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	DEHESA DE SOMOSIERRA (MADRID)	24	IX	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	28	IX	1983	2	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	13	VIII	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	28	IX	1983	2	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	EL ESCORIAL (MADRID)	17	IX	2005	4	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	EL PAULAR (MADRID)	14	IX	1988	12	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	-	IX	1989	22	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	17	VIII	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	-	IX	1989	25	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	OYÓN (ÁLAVA)	29	X	1988	1	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	DEHESA DE SOMOSIERRA (MADRID)	7	XI	1986	2	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	EL ESCORIAL (MADRID)	17	IX	2005	189	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	-	IX	1989	1	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	13	VIII	1986	6	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	-	IX	1989	1	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	28	IX	1983	5	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	28	IX	1983	5	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	OYÓN (ÁLAVA)	29	X	1988	4	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	BENAMAHOMA (CÁDIZ)	31	III	1998	22	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	EL ESCORIAL (MADRID)	17	IX	2005	1	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	EL ESCORIAL (MADRID)	17	IX	2005	1	J. L. Nieves
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	SAN ESTEBAN (LEÓN)	16	VII	2003	2	J. F. Gómez
Diplolepis nervosa/eglantieriae		Rosaceae	Rosa spp.	VALPORQUERO (LEÓN)	18	VII	2003	3	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	OUTERLO DEL VALLE (MADRID)	17	I	1986	16	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	CASLA (SEGOVIA)	3	IV	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	BOROX (MADRID)	7	III	2003	5	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	BIESCAS (HUESCA)	19	IV	1992	5	R. R. Askew
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	1	XI	2003	4	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	CASLA (SEGOVIA)	3	IV	1986	2	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	LAS ROZAS (MADRID)	31	III	2003	2	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	ROBLEDO DE CHAVELA (MADRID)	13	III	1985	3	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	SAN ESTEBAN (LEÓN)	16	VII	2005	2	J. F. Gómez
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	CABREJAS DEL PINAR (SORIA)	14	II	2004	1	J. F. Gómez
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	ARROYO DE LA VEGA-NUOVO BAZTAN (MADRID)	23	IV	2005	3	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	BIESCAS (HUESCA)	19	IV	1992	5	R. R. Askew
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	RETIENDAS (GUADALAJARA)	24	I	2004	1	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	RUBIA (ORENSE)	18	VII	2003	1	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	SAN ESTEBAN (LEÓN)	16	VII	2005	11	J. F. Gómez
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	VALPORQUERO (LEÓN)	18	VII	2003	4	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	ALDEHUELA DE CALATAÑAZOR (SORIA)	28	X	1988	20	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	ARROYO DE LA VEGA-NUOVO BAZTAN (MADRID)	23	IV	2005	53	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	BIESCAS (HUESCA)	19	IV	1992	13	R. R. Askew
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	BIESCAS (HUESCA)	19	IV	1992	2	R. R. Askew
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	CABREJAS DEL PINAR (SORIA)	14	II	2004	46	J. F. Gómez
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	1	XI	2003	58	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	1	XI	2003	3	J. L. Nieves
Diplolepis rosee		Rosaceae	Rosa spp.	CASLA (SEGOVIA)	4	IV	1987	10	J. L. Nieves



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

ESP_CYNIP_GALLICOLA	ESP_PARASITOID_INQUILIN	GEN_FAM_PLANTA	ESP_PLANTA	LOCALIDAD COLECTA	DIA	MES	AÑO	EJEMPLARES	COLECTOR
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	CIORDIA (NAVARRA)	30	X	1988	6	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	COLLEDEJOU (TARRAGONA)	14	VII	2003	3	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	DEHESA DE SOMOSIERRA (MADRID)	24	IX	1986	4	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	EL ESCORIAL (MADRID)	14	X	1999	4	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	EL ESCORIAL (MADRID)	4	II	2004	3	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	EMBALSE DE LA CUERDA DEL POZO-HERREROS (SORIA)	15	II	2004	1	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	JACA (HUESCA)	19	IV	1992	2	R. R. Askew
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	JADRAQUE (GUADALAJARA)	28	III	2000	43	R. R. Askew
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	LA ALBERCA (SALAMANCA)	28	IV	2006	3	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	LAS ROZAS (MADRID)	31	III	2003	2	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	ONTORIA DEL PINAR (BURGOS)	15	VII	2005	3	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	OUTERLO DEL VALLE (MADRID)	17	I	1986	10	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	PEGUERINOS (ÁVILA)	6	III	1986	4	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	PINEDA DE LA SIERRA (BURGOS)	15	VII	2005	2	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	PUENTE DE SAN ANTONIO (MADRID)	21	IV	2005	3	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	4	IV	1985	2	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DEL MADERO (SORIA)	31	X	1988	37	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	RAMACASTAÑAS (ÁVILA)	9	IV	2005	1	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	RETIENDAS (GUADALAJARA)	24	I	2004	3	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	RUBIÁ (ORENSE)	18	VII	2003	7	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	SAN ESTEBÁN (LEÓN)	16	VII	2005	11	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	SAN MILLÁN DE LA COGOLLA (LA RIOJA)	29	X	1988	10	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	VALLE DE ARÁN (LERIDA)	-	VIII	2003	10	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Glyphomerus stigma	Rosaceae	Rosa spp.	ARROYO DE LA VEGA-NUOVO BAZTAN (MADRID)	23	IV	2005	34	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	CABREJAS DEL PINAR (SORIA)	14	II	2004	23	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	CANTALAJAS (GUADALAJARA)	19	XI	1986	2	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	4	XI	2003	14	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	CASLA (SEGOVIA)	1	IV	1987	12	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	CIORDIA (NAVARRA)	30	X	1988	17	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	LAS ROZAS (MADRID)	31	III	2003	10	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	ONTORIA DEL PINAR (BURGOS)	15	VII	2005	11	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	OUTERLO DEL VALLE (MADRID)	17	I	1986	10	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	OYÓN (ÁLAVA)	29	X	1988	2	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	PEGUERINOS (ÁVILA)	6	III	1986	21	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DEL MADERO (SORIA)	31	X	1988	74	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	RETIENDAS (GUADALAJARA)	24	I	2004	9	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	ROBLO DE CHAVELA (MADRID)	13	III	1985	3	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	SAN MILLÁN DE LA COGOLLA (LA RIOJA)	29	X	1988	10	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Orthopelma mediator	Rosaceae	Rosa spp.	ARROYO DE LA VEGA-NUOVO BAZTAN (MADRID)	23	IV	2005	4	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Peridilistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	EL ESCORIAL (MADRID)	4	II	2004	10	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Peridilistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	LA VEGA-LA CUETA (LEÓN)	16	VII	2005	1	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Peridilistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	OUTERLO DEL VALLE (MADRID)	17	I	1986	4	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Peridilistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	PUENTE DE SAN ANTONIO (MADRID)	21	IV	2005	19	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Peridilistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	4	IV	1985	2	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Peridilistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	RETIENDAS (GUADALAJARA)	24	I	2004	23	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Peridilistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	SAN ESTEBÁN (LEÓN)	16	VII	2005	10	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Peridilistus brandtli	Rosaceae	Rosa spp.	VALPORQUERO (LEÓN)	18	VII	2003	11	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	ALDEAHUELA DE CALATAMAZOR (SORIA)	28	X	1988	1	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	ARROYO DE LA VEGA-NUOVO BAZTAN (MADRID)	23	IV	2005	20	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	BIESCAS (HUESCA)	19	IV	1992	10	R. R. Askew
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	BOROX (MADRID)	7	III	2003	42	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	CABREJAS DEL PINAR (SORIA)	14	II	2004	3	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	CANTALAJAS (GUADALAJARA)	19	XI	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	1	XI	2003	1	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	CASLA (SEGOVIA)	3	IV	1986	7	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	COLLEDEJOU (TARRAGONA)	14	VII	2003	3	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	EL ESPINAR (SEGOVIA)	29	III	2003	2	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	EMBALSE DE LA CUERDA DEL POZO-HERREROS (SORIA)	15	II	2004	2	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	LAS ROZAS (MADRID)	31	III	2003	2	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	OYÓN (ÁLAVA)	29	X	1988	2	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	PINEDA DE LA SIERRA (BURGOS)	15	VII	2005	2	J. F. Gómez

Estructura y diversidad de redes de parasitoides



ESP_CYNIP_GALLICOLA	ESP_PARASITOID_INQUILIN	GEN_FAM_PLANTA	ESP_PLANTA	LOCALIDAD COLECTA	DIA	MES	AÑO	EJEMPLARES	COLECTOR
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	PUENTE DE SAN ANTONIO (MADRID)	21	IV	2005	1	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	4	IV	1985	1	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DEL MADERO (SORIA)	31	X	1988	3	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	RAMACASTAÑAS (ÁVILA)	9	IV	2005	2	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	RETIENDAS (GUADALAJARA)	24	I	2004	3	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	SAN ESTEBAN (LEÓN)	16	VII	2005	1	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Pteromalus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	SAN MILLÁN DE LA COGOLLA (LA RIOJA)	29	X	1988	1	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	ALDEAHUELA DE CALATANAZOR (SORIA)	28	X	1988	3	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	ARROYO DE LA VEGA-NUOVO BAZTAN (MADRID)	23	IV	2005	57	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	BIESCAS (HUESCA)	19	IV	1992	3	R. R. Askew
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	CABREJAS DEL PINAR (SORIA)	14	II	2004	36	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	CANTALAJAS (GUADALAJARA)	19	XI	1986	2	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	1	XI	2003	5	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	CASLA (SEGOVIA)	4	IV	1987	6	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	CIORDIA (NAVARRA)	30	X	1988	6	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	COLLEDEJOU (TARRAGONA)	14	VII	2003	11	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	DEHESA DE SOMOSIERRA (MADRID)	24	IX	1986	1	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	EMBALSE DE LA CUERDA DEL POZO-HERREROS (SORIA)	15	II	2004	1	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	JACA (HUESCA)	19	IV	1992	3	R. R. Askew
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	JADRAQUE (GUADALAJARA)	28	III	2000	4	R. R. Askew
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	ONTORIA DEL PINAR (BURGOS)	15	VII	2005	1	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	OUTRELO DEL VALLE (MADRID)	17	I	1986	3	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	OYÓN (ÁLAVA)	29	X	1988	7	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	PUENTE DE SAN ANTONIO (MADRID)	21	IV	2005	20	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	4	IV	1985	1	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE ONCALA (SORIA)	14	VII	2005	1	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE SOS (NAVARRA)	7	IV	1996	6	R. R. Askew
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DEL MADERO (SORIA)	31	X	1988	14	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	RAMACASTAÑAS (ÁVILA)	9	IV	2005	12	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	RETIENDAS (GUADALAJARA)	24	I	2004	17	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	ROBLEDO DE CHAVELA (MADRID)	13	III	1985	2	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	SAN MILLÁN DE LA COGOLLA (LA RIOJA)	29	X	1988	3	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	VALLE DE ARÁN (LÉRIDA)	29	X	1988	3	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	ALDEAHUELA DE CALATANAZOR (SORIA)	28	X	1988	1	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	ARROYO DE LA VEGA-NUOVO BAZTAN (MADRID)	23	IV	2005	66	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	BOROIX (MADRID)	7	III	2003	39	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	CABREJAS DEL PINAR (SORIA)	14	II	2004	51	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	CANTALAJAS (GUADALAJARA)	19	XI	1986	4	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	CASLA (SEGOVIA)	3	IV	1986	46	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	CIORDIA (NAVARRA)	30	X	1988	1	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	COLLEDEJOU (TARRAGONA)	14	VII	2003	87	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	DEHESA DE SOMOSIERRA (MADRID)	24	IX	1986	2	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	EL ESCORIAL (MADRID)	4	II	2004	1	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	EL ESPINAR (SEGOVIA)	29	III	2003	14	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	EMBALSE DE LA CUERDA DEL POZO-HERREROS (SORIA)	15	II	2004	64	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	JACA (HUESCA)	19	IV	1992	10	R. R. Askew
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	LA ALBERCA (SALAMANCA)	28	IV	2006	3	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	LAS ROZAS (MADRID)	31	III	2003	12	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	OUTRELO DEL PINAR (BURGOS)	15	VII	2005	10	J. F. Gómez
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	OUTRELO DEL VALLE (MADRID)	17	I	1986	5	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	PUENTE DE SAN ANTONIO (MADRID)	21	IV	2005	22	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	4	IV	1985	37	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	PUERTO DEL MADERO (SORIA)	31	X	1988	1	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	RAMACASTAÑAS (ÁVILA)	9	IV	2005	14	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	RETIENDAS (GUADALAJARA)	24	I	2004	11	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	ROBLEDO DE CHAVELA (MADRID)	13	III	1985	21	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	RUBIÁ (ORENSE)	18	VII	2003	11	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	SAN MILLÁN DE LA COGOLLA (LA RIOJA)	29	X	1988	2	J. L. Nieves
Diplolepis rosae	Torymus bedeguaris	Rosaceae	Rosa spp.	VALLE DE ARÁN (LÉRIDA)	-	VIII	2003	10	J. L. Nieves
Diplolepis spinosissimae	Agroctetus aurantiacus	Rosaceae	Rosa spp.	COLL MARIE BLANQUE-VALLE DE OSSAU (FRANCIA)	8	VIII	2003	160	J. L. Nieves
Diplolepis spinosissimae	Rosa pimpinellifolia	Rosaceae	Rosa pimpinellifolia	COLL MARIE BLANQUE-VALLE DE OSSAU (FRANCIA)	8	VIII	2003	15	J. L. Nieves



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

ESP_CYNIP_GALLICOLA	ESP_PARASITOID_INQUILIN	GEN_FAM_PLANTA	ESP_PLANTA	LOCALIDAD COLECTA	DIA	MES	AÑO	EJEMPLARES	COLECTOR
Iraella hispanica	Parnips nigripes	Papaveraceae	Papaver spp.	GANDESA (TARRAGONA)	3	V	2003	3	J. L. Nieves
Iraella hispanica	Parnips nigripes	Papaveraceae	Papaver spp.	MARÇA (TARRAGONA)	1	V	2002	1	J. L. Nieves
Iraella hispanica	Parnips nigripes	Papaveraceae	Papaver spp.	MARÇA (TARRAGONA)	2	V	2003	15	J. L. Nieves
Iraella hispanica	Parnips nigripes	Papaveraceae	Papaver spp.	GANDESA (TARRAGONA)	3	V	2002	14	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Baryscapus sp. indet.	Papaveraceae	Papaver somniferum	MARÇA (TARRAGONA)	1	V	2003	8	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Calosota obscura	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	4	VII	2004	1	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Eurytoma sp. aff. jaceae	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	1	XI	2003	1	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Eurytoma sp. aff. jaceae	Papaveraceae	Papaver somniferum	CASA EULOGIO (MADRID)	1	XI	2003	1	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Eurytoma sp. aff. jaceae	Papaveraceae	Papaver somniferum	CASA EULOGIO (MADRID)	1	XI	2003	1	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Eurytoma sp. aff. jaceae	Papaveraceae	Papaver somniferum	ONTIGOLA (TOLEDO)	13	III	2005	5	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Eurytoma sp. aff. jaceae	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	13	VI	2003	68	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Eurytoma sp. aff. jaceae	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	4	VII	2004	1	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Eurytoma sp. aff. jaceae	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	11	VI	2006	2	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Eurytoma sp. aff. jaceae	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	17	XII	2003	4	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Idiomacromerus mesoplanus	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	19	X	2002	1	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Idiomacromerus mesoplanus	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	17	XII	2003	1	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Idiomacromerus mesoplanus	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	17	XII	2003	1	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	MONTE PAJARES (MADRID)	11	VI	1993	7	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	MONTE PAJARES (MADRID)	7	IX	2003	15	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	MONTE PAJARES (MADRID)	3	VI	2006	18	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	SOTO DE OREJA (MADRID)	13	VI	2003	94	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	17	XII	2003	1	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	13	VI	2004	25	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	4	VII	2004	1	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	11	VI	2006	1	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	11	VI	2006	35	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	CASA EULOGIO (MADRID)	7	IX	2003	7	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	MONTE PAJARES (MADRID)	13	III	2005	3	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	ONTIGOLA (TOLEDO)	3	VI	2006	28	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	SOTO DE OREJA (MADRID)	21	IV	2001	4	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	19	X	2002	6	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	18	IV	2003	8	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	13	VI	2003	38	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	17	XII	2003	25	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	13	VI	2004	18	J. L. Nieves
Iraella luteipes	Trichomalus sp. aff. tenellus	Papaveraceae	Papaver somniferum	VALDEMORILLO (MADRID)	11	VI	2006	3	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Adontomerus crassipes	Asteraceae	Leuzea confiera	LA CALABAZA (BURGOS)	6	VIII	1998	1	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Leuzea confiera	VALGALLEGO (MADRID)	4	VIII	2002	1	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Leuzea confiera	VALGALLEGO (MADRID)	25	IX	2002	1	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	ENCISO (LA RIOJA)	9	VIII	1998	1	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	LA CALABAZA (BURGOS)	6	VIII	1998	5	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	PERALES DE TAJUNA (MADRID)	20	III	2005	10	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	ENCISO (LA RIOJA)	9	VIII	1998	2	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	LA CALABAZA (BURGOS)	6	VIII	1998	2	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	PERALES DE TAJUNA (MADRID)	20	III	2005	78	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	PERALES DE TAJUNA (MADRID)	6	VII	1985	6	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	CAMPOREAL (MADRID)	3	XI	2004	22	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	CERROS DE LA MARAÑOSA (MADRID)	1	VII	2003	7	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	22	II	2004	5	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	6	III	2005	3	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	EL CAMPILLO (MADRID)	5	VII	1999	37	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	GUARDAMAR DEL SEGURA (ALICANTE)	-	-	1988	5	M. Bones
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	LA SABINA (FORMENTERA)	-	-	1989	7	M. Bones
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	LA SABINA (FORMENTERA)	-	-	1989	7	M. Bones
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	MORATA DE TAJUNA (MADRID)	20	IX	2003	1	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	18	IV	1989	1	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	4	V	1993	12	M. Bones
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	SAN JOSÉ (IBIZA)	16	III	1986	1	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	TORO (ZAMORA)	6	VII	1985	1	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	CAMPOREAL (MADRID)	1	VII	2003	1	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	16	III	1986	4	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	TORO (ZAMORA)	22	II	2004	1	J. L. Nieves
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	5	VII	1999	2	L. Parra
Isocolus leuzeae	Sycophila submutica	Asteraceae	Leuzea confiera	GUARDAMAR DEL SEGURA (ALICANTE)	-	-	1999	2	L. Parra

Estructura y diversidad de redes de parasitoides



ESP_CYNIP_GALLICOLA	ESP_PARASITOID_INQUILIN	GEN_FAM_PLANTA	ESP_PLANTA	LOCALIDAD COLECTA	DIA	MES	AÑO	EJEMPLARES	COLECTOR
Isocolus lichtensteini	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea spp.	CAMPOREAL (MADRID)	6	VII	1985	1	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea spp.	CERROS DE LA MARAÑOSA (MADRID)	3	XI	2004	4	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	9	IV	2003	3	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	1	VII	2003	9	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	22	II	2004	50	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea spp.	GUARDAMAR DEL SEGURA (ALICANTE)	5	VII	1999	4	L. Parra
Isocolus lichtensteini	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea spp.	MORATA DE TAJUNA (MADRID)	6	VI	2004	7	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea spp.	TORO (ZAMORA)	16	III	1986	32	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea spp.	VILLALUENGA DEL ROSARIO (CÁDIZ)	22	X	1986	2	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Ormyrus gratosus	Asteraceae	Centaurea spp.	MORATA DE TAJUNA (MADRID)	20	IX	2003	1	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Ormyrus gratosus	Asteraceae	Centaurea spp.	TORO (ZAMORA)	16	III	1986	1	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea spp.	CERROS DE LA MARAÑOSA (MADRID)	3	XI	2004	1	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	22	II	2004	17	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea spp.	GUARDAMAR DEL SEGURA (ALICANTE)	5	VII	1999	5	L. Parra
Isocolus lichtensteini	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea spp.	MORATA DE TAJUNA (MADRID)	20	IX	2003	1	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	18	IV	1989	6	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea spp.	TORRE DE LA SAL (CASTELLÓN)	22	V	1982	2	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea spp.	VILLALUENGA DEL ROSARIO (CÁDIZ)	22	X	1986	35	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea spp.	CERROS DE LA MARAÑOSA (MADRID)	3	XI	2004	3	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	22	II	2004	4	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea spp.	EL CAMPILLO (MADRID)	6	III	2005	15	J. L. Nieves
Isocolus lichtensteini	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea spp.	GUARDAMAR DEL SEGURA (ALICANTE)	5	VII	1999	10	L. Parra
Isocolus lichtensteini	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Centaurea scabiosa	LA FLECHA (SALAMANCA)	11	IV	2004	3	M. Hernández
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Centaurea scabiosa	POZO DE GUADALAJARA (GUADALAJARA)	31	VII	2001	2	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Centaurea scabiosa	POZO DE GUADALAJARA (GUADALAJARA)	3	X	2004	1	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Eurytoma robusta	Asteraceae	Centaurea scabiosa	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	13	III	2003	8	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Eurytoma robusta	Asteraceae	Centaurea scabiosa	POZO DE GUADALAJARA (GUADALAJARA)	3	X	2004	6	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea scabiosa	ARANIJUEZ-CHINCHÓN (MADRID)	7	III	2002	4	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea scabiosa	GUARDAMAR DEL SEGURA (ALICANTE)	5	VII	1999	10	L. Parra
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea scabiosa	LA FLECHA (SALAMANCA)	11	IV	2004	3	M. Hernández
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea scabiosa	POZO DE GUADALAJARA (GUADALAJARA)	31	VII	2001	2	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea scabiosa	POZO DE GUADALAJARA (GUADALAJARA)	3	X	2004	1	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea scabiosa	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	11	IV	2004	9	M. Hernández
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea scabiosa	LA FLECHA (SALAMANCA)	14	IX	2003	8	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea scabiosa	PEZUELA DE LAS TORRES (MADRID)	14	IX	2003	8	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Eurytoma strigifrons	Asteraceae	Centaurea scabiosa	POZO DE GUADALAJARA (GUADALAJARA)	31	VII	2001	1	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Ormyrus gratosus	Asteraceae	Centaurea scabiosa	PEZUELA DE LAS TORRES (MADRID)	14	IX	2003	1	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Ormyrus gratosus	Asteraceae	Centaurea scabiosa	PEZUELA DE LAS TORRES (MADRID)	14	IX	2003	1	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Ormyrus gratosus	Asteraceae	Centaurea scabiosa	POZO DE GUADALAJARA (GUADALAJARA)	31	VII	2001	1	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Ormyrus gratosus	Asteraceae	Centaurea scabiosa	POZO DE GUADALAJARA (GUADALAJARA)	3	X	2004	5	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Sycophila mayri	Asteraceae	Centaurea scabiosa	ARGANDA (MADRID)	-	XI	2003	4	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea scabiosa	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	22	II	2004	5	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea scabiosa	PEZUELA DE LAS TORRES (MADRID)	14	IX	2003	24	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea scabiosa	CANTALOJAS (GUADALAJARA)	24	II	2005	8	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea scabiosa	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	22	II	2004	2	J. L. Nieves
Isocolus scabiosae fr rogenhoferi	Sycophila submutica	Asteraceae	Centaurea scabiosa	POZO DE GUADALAJARA (GUADALAJARA)	3	X	2004	34	J. L. Nieves
Liposthenes glechomae	Glechoma hederacea	Lamiaceae	Glechoma hederacea	COLL. MARIE BLANQUE, ESCORT-BIELLE [FRANCIA]	9	VIII	2003	2	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	VILLAMÓS-LAS BORDAS (LÉRIDA)	7	VIII	1989	3	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	SOTO DE OREJA (MADRID)	4	VI	2006	1	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	14	IX	1988	1	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	2	VIII	2001	3	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	9	VIII	2002	3	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	2	VIII	2001	4	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	14	VII	2006	4	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	2	VIII	2001	1	Nieves & Gómez
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	14	IX	1988	3	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	10	VIII	2000	2	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	1	VI	2004	2	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	17	VI	2004	32	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	28	V	2006	2	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	14	IX	1988	2	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	-	VII	1991	11	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	SOTO DE OREJA (MADRID)	4	VI	2006	12	J. L. Nieves
Liposthenes kernerii	Nepeta spp.	Lamiaceae	Nepeta spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	1	VI	2004	2	J. L. Nieves



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

ESP_CYNIP_GALLICOLA	ESP_PARASITOID_INQUILIN	GEN_FAM_PLANTA	ESP_PLANTA	LOCALIDAD COLECTA	DIA	MES	AÑO	EJEMPLARES	COLECTOR
Liposthenes kerneri		Lamiaceae	Nepeta spp.	CASA EULOGIO (MADRID)	17	VI	2004	5	J. L. Nieves
Liposthenes kerneri		Lamiaceae	Nepeta spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	18	VII	1999	7	J. L. Nieves
Liposthenes kerneri		Lamiaceae	Nepeta spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	2	VIII	2001	3	J. L. Nieves
Liposthenes kerneri		Lamiaceae	Nepeta spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	9	VIII	2002	12	J. L. Nieves
Liposthenes kerneri		Lamiaceae	Nepeta spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	28	VII	2002	35	J. L. Nieves
Liposthenes kerneri		Lamiaceae	Nepeta spp.	EL VENTORRILLO (MADRID)	14	VII	2006	68	Nieves & Gómez
Liposthenes kerneri		Lamiaceae	Nepeta spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	3	VI	2003	9	J. L. Nieves
Liposthenes kerneri		Lamiaceae	Nepeta spp.	SOTO DE OREJA (MADRID)	4	VI	2006	3	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia lavandulifolia	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	18	VI	2000	2	J. L. Nieves
Neaylax salviae	Eupelmus microzonus	Lamiaceae	Salvia lavandulifolia	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	6	VI	1999	1	J. L. Nieves
Neaylax salviae	Eurytoma infracta	Lamiaceae	Salvia lavandulifolia	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	1	VI	2003	8	J. L. Nieves
Neaylax salviae	Eurytoma infracta	Lamiaceae	Salvia lavandulifolia	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	6	VI	1999	8	J. L. Nieves
Neaylax salviae	Ormyrus wachtl	Lamiaceae	Salvia lavandulifolia	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	18	VI	2000	1	J. L. Nieves
Neaylax salviae	Ormyrus wachtl	Lamiaceae	Salvia lavandulifolia	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	1	VI	2003	20	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia lavandulifolia	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	1	VII	2003	1	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	ARGANDA (MADRID)	23	X	1985	1	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	CAMPORREAL (MADRID)	10	VI	1999	23	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	4	VI	2006	54	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	6	VI	1999	11	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	9	VI	2002	24	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	6	VI	2002	11	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	10	VI	2003	70	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	6	VI	2004	7	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	MORATA DE TAJUNA (MADRID)	20	VI	2004	5	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	SOTO DE OREJA (MADRID)	3	VI	2006	2	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	VALGALLEGO (MADRID)	19	VII	2003	16	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	VALPORQUERO (LEÓN)	23	X	1985	1	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	ARGANDA (MADRID)	4	VI	2006	28	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	6	VI	1999	1	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	6	VI	2002	19	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	9	VI	2003	9	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	10	VI	2003	29	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	6	VI	2004	20	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	MORATA DE TAJUNA (MADRID)	20	VI	2004	1	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	SOTO DE OREJA (MADRID)	3	VI	2006	3	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	VALGALLEGO (MADRID)	19	VI	2004	103	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	VALPORQUERO (LEÓN)	18	VII	2003	12	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	4	VI	2006	11	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	6	VI	2004	3	J. L. Nieves
Neaylax salviae		Lamiaceae	Salvia verbenaca	VENTURADA (MADRID)	3	VI	1999	2	J. L. Nieves
Neaylax versicolor		Papaveraceae	Fumaria spp.	MARCA (TARRAGONA)	1	V	2002	1	J. L. Nieves
Neaylax versicolor	Rivasia fumariae	Papaveraceae	Fumaria spp.	MARCA (TARRAGONA)	2	VI	2003	3	J. L. Nieves
Neaylax versicolor	Rivasia fumariae	Papaveraceae	Fumaria spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	25	V	2006	10	J. L. Nieves
Neaylax versicolor	Rivasia fumariae	Papaveraceae	Fumaria spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	9	V	2006	15	J. L. Nieves
Neaylax versicolor		Papaveraceae	Fumaria spp.	ALDEADÁVILA (SALAMANCA)	30	IV	2000	17	J. L. Nieves
Neaylax versicolor		Papaveraceae	Fumaria spp.	MARCA (TARRAGONA)	1	V	2002	19	J. L. Nieves
Neaylax versicolor		Papaveraceae	Fumaria spp.	POBLADO SAUCELLE (SALAMANCA)	27	IV	2006	1	J. F. Gómez
Neaylax versicolor		Papaveraceae	Fumaria spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	25	V	2002	1	J. L. Nieves
Neaylax versicolor		Papaveraceae	Fumaria spp.	SAN JOSÉ (ALMERÍA)	13	IV	2003	8	J. L. Nieves
Neaylax versicolor		Papaveraceae	Fumaria spp.	SEGURA DE LEÓN (BADAJOZ)	20	V	2006	20	J. L. Nieves
Neaylax versicolor		Papaveraceae	Fumaria spp.	VALDEMORILLO (MADRID)	21	IV	2001	9	J. L. Nieves
Pediaspis aceris		Sapindaceae	Acer opalus	COLLEDEU (TARRAGONA)	14	VIII	2003	21	J. L. Nieves
Pediaspis aceris		Sapindaceae	Acer opalus	COLLEDEU (TARRAGONA)	2	V	2003	10	J. L. Nieves
Pediaspis aceris		Sapindaceae	Acer opalus	COLLEDEU (TARRAGONA)	14	VIII	2003	14	J. L. Nieves
Pediaspis aceris		Sapindaceae	Acer opalus	COLLEDEU (TARRAGONA)	2	V	2003	11	J. L. Nieves
Pediaspis aceris		Sapindaceae	Acer opalus	COLLEDEU (TARRAGONA)	14	VIII	2003	6	J. L. Nieves
Pediaspis aceris		Sapindaceae	Acer opalus	COLLEDEU (TARRAGONA)	2	V	2003	26	J. L. Nieves
Pediaspis aceris		Sapindaceae	Acer opalus	COLLEDEU (TARRAGONA)	14	VIII	2003	466	J. L. Nieves
Pediaspis aceris		Sapindaceae	Acer opalus	COLLEDEU (TARRAGONA)	2	V	2003	3	J. L. Nieves
Pediaspis aceris		Sapindaceae	Acer opalus	COLLEDEU (TARRAGONA)	14	VIII	2003	1	J. L. Nieves

Estructura y diversidad de redes de parasitoides

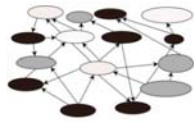


ESP_CYNIP_GALLICOLA	ESP_PARASITOID_INQUILIN	GEN_FAM_PLANTA	ESP_PLANTA	LOCALIDAD COLECTA	DIA	MES	AÑO	EJEMPLARES	COLECTOR
Pediaspis aceris	Eupelmus urozonus	Sex	Acer opalus	COLLEDEJOU (TARRAGONA)	14	VIII	2003	2	J. L. Nieves
Pediaspis aceris	Eurytoma pediaspisi	Sex	Acer opalus	COLLEDEJOU (TARRAGONA)	14	VIII	2003	12	J. L. Nieves
Pediaspis aceris		Sex	Acer opalus	COLLEDEJOU (TARRAGONA)	14	VIII	2003	28	J. L. Nieves
Phanacis caulicola	Eupelmus vesicularis	Asteraceae	Picris echinoides	VALDENOCHE (GUADALAJARA)	11	X	1989	13	J. L. Nieves
Phanacis caulicola	Eurytoma asplia	Asteraceae	Picris echinoides	RUBIA (ORENSE)	18	VII	2003	41	J. L. Nieves
Phanacis caulicola	Eurytoma timaspidis	Asteraceae	Picris echinoides	CASTRONUÑO (VALLADOLID)	2	XII	1984	16	J. L. Nieves
Phanacis caulicola	Eurytoma timaspidis	Asteraceae	Picris echinoides	VALDENOCHE (GUADALAJARA)	11	X	1989	140	J. L. Nieves
Phanacis caulicola	Homoporos fulviventris	Asteraceae	Picris echinoides	VALDENOCHE (GUADALAJARA)	11	X	1989	31	J. L. Nieves
Phanacis caulicola	Sycophilla mayri	Asteraceae	Picris echinoides	RUBIA (ORENSE)	18	VII	2003	1	J. L. Nieves
Phanacis caulicola	Sycophilla mayri	Asteraceae	Picris echinoides	VALDENOCHE (GUADALAJARA)	11	X	1989	1	J. L. Nieves
Phanacis caulicola		Asteraceae	Picris echinoides	RUBIA (ORENSE)	18	VII	2003	36	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Aprostocetus epicharmus	Asteraceae	Picris echinoides	VALDENOCHE (GUADALAJARA)	11	X	1989	22	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Baryscapus sp. aff. papaveris	Asteraceae	Centaurea spp.	EL ESPINAR (SEGOVIA)	29	III	2003	1	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Baryscapus sp. aff. papaveris	Asteraceae	Centaurea spp.	ALDEAHUELA DE CALATAÑAZOR (SORIA)	28	X	1988	2	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Baryscapus sp. aff. papaveris	Asteraceae	Centaurea spp.	ARGANDA (MADRID)	-	XI	2003	1	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Baryscapus sp. aff. papaveris	Asteraceae	Centaurea spp.	EL ESPINAR (SEGOVIA)	29	III	2003	2	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Baryscapus sp. aff. papaveris	Asteraceae	Centaurea spp.	POZO DE GUADALAJARA (GUADALAJARA)	31	VII	2001	12	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Calosota obscura	Asteraceae	Centaurea spp.	TABLADILLO (SEGOVIA)	12	IV	1985	4	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Centaurea spp.	TABLADILLO (SEGOVIA)	28	X	1988	2	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Centaurea spp.	ALDEAHUELA DE CALATAÑAZOR (SORIA)	5	X	1994	3	F. Ronquist
Phanacis centaureae	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	22	II	2004	1	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	21	IV	2005	1	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	4	XII	1983	3	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Centaurea spp.	POZO DE GUADALAJARA (GUADALAJARA)	12	IV	1985	6	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Centaurea spp.	TABLADILLO (SEGOVIA)	19	XI	1986	1	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eupelmus microzonus	Asteraceae	Centaurea spp.	TAMAJÓN (GUADALAJARA)	19	XI	1986	1	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eupelmus vesicularis	Asteraceae	Centaurea spp.	TAMAJÓN (GUADALAJARA)	13	III	1985	1	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eupelmus vesicularis	Asteraceae	Centaurea spp.	ALPEDRETE (MADRID)	-	XI	2003	1	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eupelmus vesicularis	Asteraceae	Centaurea spp.	ARGANDA (MADRID)	25	XII	2002	4	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eupelmus vesicularis	Asteraceae	Centaurea spp.	CASTREJÓN (VALLADOLID)	3	IV	1986	3	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eupelmus vesicularis	Asteraceae	Centaurea spp.	EL CARDOSO DE LA SIERRA (GUADALAJARA)	12	IV	1985	21	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eupelmus vesicularis	Asteraceae	Centaurea spp.	TABLADILLO (SEGOVIA)	12	IV	1985	2	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eupelmus vesicularis	Asteraceae	Centaurea spp.	TABLADILLO (SEGOVIA)	19	XI	1986	3	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eupelmus vesicularis	Asteraceae	Centaurea spp.	TAMAJÓN (GUADALAJARA)	13	III	1985	2	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eurytoma asplia	Asteraceae	Centaurea spp.	ALPEDRETE (MADRID)	-	XI	2003	2	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eurytoma asplia	Asteraceae	Centaurea spp.	ARGANDA (MADRID)	5	X	1994	2	F. Ronquist
Phanacis centaureae	Eurytoma asplia	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	18	X	2003	2	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eurytoma asplia	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	18	VII	2004	1	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eurytoma asplia	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	21	IV	2005	1	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eurytoma asplia	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	21	IV	2005	9	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eurytoma asplia	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE MONGALVILLO (MADRID)	3	IV	1986	34	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eurytoma asplia	Asteraceae	Centaurea spp.	EL CARDOSO DE LA SIERRA (GUADALAJARA)	29	III	2003	9	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eurytoma asplia	Asteraceae	Centaurea spp.	EL ESPINAR (SEGOVIA)	12	IV	1985	23	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eurytoma asplia	Asteraceae	Centaurea spp.	TABLADILLO (SEGOVIA)	19	XI	1986	53	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Eurytoma asplia	Asteraceae	Centaurea spp.	TAMAJÓN (GUADALAJARA)	3	V	2002	7	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Homoporos fulviventris	Asteraceae	Centaurea spp.	TRAGACETE-ÚÑA (CUENCA)	-	XI	2003	1	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Homoporos fulviventris	Asteraceae	Centaurea spp.	ARGANDA (MADRID)	25	XII	2002	5	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Homoporos fulviventris	Asteraceae	Centaurea spp.	CASTREJÓN (VALLADOLID)	22	II	2004	1	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Homoporos fulviventris	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	12	III	1985	23	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Homoporos subniger	Asteraceae	Centaurea spp.	TABLADILLO (SEGOVIA)	13	III	1985	4	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Homoporos subniger	Asteraceae	Centaurea spp.	ALPEDRETE (MADRID)	3	IV	1986	5	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Homoporos subniger	Asteraceae	Centaurea spp.	EL CARDOSO DE LA SIERRA (GUADALAJARA)	19	XI	1986	5	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Homoporos subniger	Asteraceae	Centaurea spp.	TAMAJÓN (GUADALAJARA)	3	V	2002	5	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Idiomacromerus centaureae	Asteraceae	Centaurea spp.	TRAGACETE-ÚÑA (CUENCA)	5	X	1994	12	F. Ronquist
Phanacis centaureae	Idiomacromerus centaureae	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	21	IV	2005	16	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Idiomacromerus centaureae	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	3	X	2004	1	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Ormyrus sp. aff. destefanii	Asteraceae	Centaurea spp.	POZO DE GUADALAJARA (GUADALAJARA)	13	III	1985	7	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Ormyrus sp. aff. destefanii	Asteraceae	Centaurea spp.	ALPEDRETE (MADRID)	-	XI	2003	3	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Ormyrus sp. aff. destefanii	Asteraceae	Centaurea spp.	ARGANDA (MADRID)	21	IV	2005	6	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Ormyrus sp. aff. destefanii	Asteraceae	Centaurea spp.	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	3	IV	1986	11	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Ormyrus sp. aff. destefanii	Asteraceae	Centaurea spp.	EL CARDOSO DE LA SIERRA (GUADALAJARA)	-	IV	2002	2	J. L. Nieves
Phanacis centaureae	Ormyrus sp. aff. destefanii	Asteraceae	Centaurea spp.	RIVAS-VACIAMADRID (MADRID)	-	IV	2002	2	J. L. Nieves

Estructura y diversidad de redes de parasitoides



ESP_CYNIP_GALLICOLA	ESP_PARASITOID_INQUILIN	GEN_FAM_PLANTA	ESP_PLANTA	LOCALIDAD COLECTA	DIA	MES	AÑO	EJEMPLARES	COLECTOR
Timaspis cichorii	Eurytoma asplia	Asteraceae	Cichorium intybus	CARRANQUE (TOLEDO)	13	VII	2003	2	J. F. Gómez
Timaspis cichorii	Eurytoma asplia	Asteraceae	Cichorium intybus	PERALES DE ARGANDA (MADRID)	18	VII	2004	4	J. L. Nieves
Timaspis cichorii	Eurytoma asplia	Asteraceae	Cichorium intybus	PERALES DE TAJUÑA (MADRID)	16	II	1984	2	J. L. Nieves
Timaspis cichorii	Eurytoma sp. aff. asplia	Asteraceae	Cichorium intybus	ARGANDA (MADRID)	25	III	1988	150	J. L. Nieves
Timaspis cichorii	Eurytoma sp. aff. asplia	Asteraceae	Cichorium intybus	ARGANDA (MADRID)	24	II	2002	31	J. L. Nieves
Timaspis cichorii	Eurytoma sp. aff. asplia	Asteraceae	Cichorium intybus	MONTE PAJARES (MADRID)	25	III	1988	168	J. L. Nieves
Timaspis cichorii	Eurytoma sp. aff. asplia	Asteraceae	Cichorium intybus	PERALES DE TAJUÑA (MADRID)	7	III	2003	17	J. L. Nieves
Timaspis cichorii	Eurytoma sp. aff. cynipsea	Asteraceae	Cichorium intybus	PERALES DE TAJUÑA (MADRID)	7	III	2003	2	J. L. Nieves
Timaspis cichorii	Homoporus fulviventris	Asteraceae	Cichorium intybus	PERALES DE TAJUÑA (MADRID)	7	III	2003	12	J. L. Nieves
Timaspis cichorii	Idiomacromerus centaureae	Asteraceae	Cichorium intybus	PERALES DE TAJUÑA (MADRID)	7	III	2003	2	J. L. Nieves
Timaspis cichorii	Idiomacromerus semialeneae	Asteraceae	Cichorium intybus	ARGANDA (MADRID)	24	II	2002	7	J. L. Nieves
Timaspis cichorii	Ormyrus sp.	Asteraceae	Cichorium intybus	PERALES DE TAJUÑA (MADRID)	7	III	2003	1	J. L. Nieves
Timaspis cichorii		Asteraceae	Cichorium intybus	ARGANDA (MADRID)	19	II	1985	1	J. L. Nieves
Timaspis cichorii		Asteraceae	Cichorium intybus	ARGANDA (MADRID)	24	II	2002	150	J. L. Nieves
Timaspis cichorii		Asteraceae	Cichorium intybus	ARGANDA (MADRID)	8	XI	2003	3	J. L. Nieves
Timaspis cichorii		Asteraceae	Cichorium intybus	ARGANDA (MADRID)	18	VII	2004	4	J. L. Nieves
Timaspis cichorii		Asteraceae	Cichorium intybus	MONTE PAJARES (MADRID)	25	III	1988	249	J. L. Nieves
Timaspis cichorii		Asteraceae	Cichorium intybus	PERALES DE TAJUÑA (MADRID)	16	II	1984	1	J. L. Nieves
Timaspis cichorii		Asteraceae	Cichorium intybus	PERALES DE TAJUÑA (MADRID)	7	III	2003	15	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae	Eupelmus seculatus	Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	-	II	1985	1	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae	Eupelmus urozonus	Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	-	II	1985	1	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae	Eupelmus vesicularis	Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	4	XII	1984	2	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae	Eurytoma asplia	Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	2	VIII	2003	1	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae	Eurytoma hypochoeridis	Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	14	VIII	2001	18	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae	Eurytoma hypochoeridis	Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	1	VIII	2002	3	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae	Eurytoma hypochoeridis	Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	4	II	2004	2	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae	Stinoplus lamsanae	Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	4	XII	1984	10	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae	Stinoplus lamsanae	Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	2	VIII	2003	1	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae	Stinoplus lamsanae	Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	4	II	2004	14	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae	Stinoplus lamsanae	Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	17	IX	2005	22	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae	Stinoplus lamsanae	Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	4	XII	1984	40	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae		Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	27	X	1999	2	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae		Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	1	VIII	2002	3	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae		Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	13	X	2002	1	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae		Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	2	VIII	2003	38	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae		Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	4	II	2004	6	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae		Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	4	II	2004	6	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae		Asteraceae	Lapsana communis	EL ESCORIAL (MADRID)	17	IX	2005	25	J. L. Nieves
Timaspis lamsanae		Asteraceae	Lapsana communis	CASAS DEL CONDE (SALAMANCA)	28	IV	2006	10	J. F. Gómez
Timaspis lusitanica	Eurytoma punctatella	Asteraceae	Barckausia taraxacifolia	CASAS DEL CONDE (SALAMANCA)	28	IV	2006	142	J. F. Gómez
Timaspis lusitanica		Asteraceae	Barckausia taraxacifolia	LAS ROZAS (MADRID)	6	VII	2003	9	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Eupelmus vesicularis	Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	13	XI	2002	1	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Eupelmus vesicularis	Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	4	II	2004	1	Nieves & Gómez
Timaspis phoenixopodus	Eupelmus vesicularis	Asteraceae	Lactuca viminea	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	4	V	1985	3	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Eurytoma hypochoeridis	Asteraceae	Lactuca viminea	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	29	V	2005	26	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Eurytoma hypochoeridis	Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	6	XII	1984	3	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Eurytoma hypochoeridis	Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	4	II	2004	11	Nieves & Gómez
Timaspis phoenixopodus	Eurytoma hypochoeridis	Asteraceae	Lactuca viminea	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	13	VIII	1986	60	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Eurytoma sp. gr. rosae	Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	4	II	2004	8	Nieves & Gómez
Timaspis phoenixopodus	Eurytoma sp. gr. rosae	Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	9	IV	2005	1	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Eurytoma timaspidis	Asteraceae	Lactuca viminea	RAMACASTAÑAS (ÁVILA)	6	X	1994	6	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Eurytoma timaspidis	Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	2	VIII	2003	4	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Eurytoma timaspidis	Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	4	II	2004	5	Nieves & Gómez
Timaspis phoenixopodus	Eurytoma timaspidis	Asteraceae	Lactuca viminea	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	4	V	1985	58	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Eurytoma timaspidis	Asteraceae	Lactuca viminea	RAMACASTAÑAS (ÁVILA)	9	IV	2005	14	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Eurytoma timaspidis	Asteraceae	Lactuca viminea	TORAL DE VADOS (ORENSE)	18	VII	2003	8	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Homoporus fulviventris	Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	13	XI	2002	4	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Homoporus subniger	Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	12	X	1983	4	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Idiomacromerus papaveris	Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	4	II	2004	1	Nieves & Gómez
Timaspis phoenixopodus	Idiomacromerus papaveris	Asteraceae	Lactuca viminea	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	13	VIII	1986	1	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Idiomacromerus papaveris	Asteraceae	Lactuca viminea	DEHESA DE ARGANDA (MADRID)	29	V	2005	14	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus	Idiomacromerus papaveris	Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	12	X	1983	20	J. L. Nieves



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

ESP_CYNIP_GALLICOLA	ESP_PARASITOID_INQUILIN	GEN_FAM_PLANTA	ESP_PLANTA	LOCALIDAD COLECTA	DIA	MES	AÑO	EJEMPLARES	COLECTOR
Timaspis phoenixopodus		Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	6	XII	1984	95	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus		Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	13	XI	2002	102	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus		Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	2	VIII	2003	19	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus		Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	4	II	2004	34	Nieves & Gómez
Timaspis phoenixopodus		Asteraceae	Lactuca viminea	EL ESCORIAL (MADRID)	17	IX	2005	116	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus		Asteraceae	Lactuca viminea	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	4	V	1985	63	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus		Asteraceae	Lactuca viminea	PUERTO DE LA MORCUERA (MADRID)	13	VIII	1986	77	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus		Asteraceae	Lactuca viminea	RAMACASTAÑAS (ÁVILA)	9	IV	2005	4	J. L. Nieves
Timaspis phoenixopodus		Asteraceae	Lactuca viminea	TORAL DE VADOS (ORENSE)	18	VII	2003	6	J. L. Nieves
Timaspis rufipes	Pteromalidae sp. sin ident.	Asteraceae	Crepis pulchra	CASA EULOGIO (MADRID)	30	V	2004	15	J. L. Nieves
Timaspis rufipes		Asteraceae	Crepis pulchra	CASA EULOGIO (MADRID)	30	V	2004	10	J. L. Nieves
Timaspis rufipes		Asteraceae	Crepis pulchra	CHINCHÓN (MADRID)	26	IX	2003	5	J. L. Nieves
Timaspis urospermi		Asteraceae	Urospermun picroides	CASARES (MÁLAGA)	20	VIII	2002	3	J. L. Nieves
Timaspis urospermi		Asteraceae	Urospermun picroides	ALGATOCÍN (MÁLAGA)	21	V	2006	4	J. L. Nieves
Timaspis urospermi		Asteraceae	Urospermun picroides	CASARES (MÁLAGA)	20	VIII	2002	5	J. L. Nieves
Timaspis urospermi		Asteraceae	Urospermun picroides	CASARES (MÁLAGA)	21	V	2006	1	J. L. Nieves
Timaspis urospermi		Asteraceae	Urospermun picroides	CASARES (MÁLAGA)	21	V	2006	35	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla erecta	ARINS (LA CORUÑA)	18	VII	2002	1	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla erecta	PUERTO DE NAVAFRÍA (MADRID)	7	X	1994	1	F. Ronquist
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla erecta	PUERTO DE NAVAFRÍA (MADRID)	19	VI	1986	2	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla erecta	PUERTO DE NAVAFRÍA (MADRID)	17	VII	2002	116	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	COLLEDEJOU (TARRAGONA)	14	VIII	2003	2	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	COLLEDEJOU (TARRAGONA)	14	VIII	2003	13	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	ARROYO ADALIA-TORO (ZAMORA)	11	V	1985	6	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	ARROYO DE LA VEGA-NUOVO BAZTAN (MADRID)	23	IV	2005	6	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	ARROYO DE LA VEGA-NUOVO BAZTAN (MADRID)	14	VIII	2003	2	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	ARROYO DE LA VEGA-NUOVO BAZTAN (MADRID)	7	V	1987	4	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	11	VI	1987	3	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	24	VI	2003	23	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	-	II	1983	1	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	PARADA DE RUBIALES (SALAMANCA)	26	VIII	2005	24	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	VILLALBILLA (MADRID)	3	X	2004	1	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	VILLAR DEL OLMO (MADRID)	14	VIII	2003	45	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	COLLEDEJOU (TARRAGONA)	26	VIII	2005	19	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	VILLALBILLA (MADRID)	3	X	2004	33	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	VILLAR DEL OLMO (MADRID)	14	VIII	2003	1	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	COLLEDEJOU (TARRAGONA)	7	V	1987	19	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	11	VI	1987	33	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	6	VIII	2002	3	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	EL VENTORRILLO (MADRID)	26	VIII	2005	2	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	VILLALBILLA (MADRID)	23	IV	2005	241	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	ARROYO DE LA VEGA-NUOVO BAZTAN (MADRID)	14	VIII	2003	44	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	COLLEDEJOU (TARRAGONA)	7	V	1987	31	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	11	VI	1987	3	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	24	VI	2003	2	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	COTOS DE MONTERREY (MADRID)	6	VIII	2002	1	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	EL VENTORRILLO (MADRID)	26	VIII	2005	8	J. L. Nieves
Xestophanes brevitarsis		Rosaceae	Potentilla reptans	VILLALBILLA (MADRID)	3	X	2004	24	J. L. Nieves





Estructura y diversidad de redes de parasitoides

Especie de Cynipidae	Parasitoides: riqueza de especies	% monófagos	% oligófagos	% polífagos	% idiobiontes	% cenobiontes
Aylacini						
<i>Aulacidea folloti</i>	2	0	0	100	100	0
<i>Aulacidea freesei</i>	7	28.6	0	71.4	100	0
<i>Phanacis zwolferi</i>	4	0	0	100	75	25
<i>Aulacidea hieracii</i>	3	0	66.7	33.3	100	0
<i>Aulacidea laurae</i>	1	0	0	100	100	0
<i>Aulacidea martae</i>	1	0	0	100	100	0
<i>Aulacidea pilosellae</i>	4	50	25	25	75	25
<i>Aulacidea subterminalis</i>	6	16.7	0	83.3	100	0
<i>Aylax minor</i>	7	0	57.1	42.9	71.4	28.6
<i>Aylax papaveris</i>	8	0	75	25	75	25
<i>Barbotinia oraniensis</i>	13	21.4	50	28.6	64.3	35.7
<i>Diastrophus rubi</i>	3	33.3	33.3	33.3	100	0
<i>Iraella hispanica</i>	1	0	100	0	0	100
<i>Iraella luteipes</i>	6	66.7	0	33.3	85.7	14.3
<i>Isocolus leuzeae</i>	3	0	33.3	66.7	66.7	33.3
<i>Isocolus lichtensteini</i>	7	0	14.3	85.7	85.7	14.3
<i>Isocolus scabiosae forma rogenhoferi</i>	6	0	33.3	66.7	66.7	33.3
<i>Liposthenes glechomae</i>	1	100	0	0	100	0
<i>Liposthenes kernerii</i>	6	50	16.7	33.3	83.3	16.7
<i>Neaylax salviae</i>	3	0	33.3	66.7	100	0
<i>Neaylax verbenacis</i>	2	0	50	50	100	0
<i>Neaylax versicolor</i>	1	100	0	0	100	0
<i>Phanacis caulicola</i>	5	20	20	60	80	20
<i>Phanacis centaureae</i>	13	23.1	15.4	61.5	69.2	30.8
<i>Phanacis hypochoeridis</i>	7	57.1	14.3	28.6	85.7	14.3
<i>Timaspis cichorii</i>	5	71.4	14.3	14.3	85.7	14.3
<i>Timaspis lampasane</i>	6	16.7	16.7	66.7	100	0
<i>Timaspis lusitanica</i>	1	100	0	0	100	0
<i>Timaspis phoenixopodos</i>	7	42.9	14.3	42.9	100	0
<i>Timaspis rufipes</i>	1	100	0	0	100	0
<i>Timaspis urospermi</i>	3	0	33.3	66.7	100	0
<i>Xestophanes brevitarsis</i>	2	0	100	0	50	50
<i>Xestophanes potentillae</i>	5	20	40	40	100	0
Diplolepidini						
<i>Diplolepis mayri</i>	10	20	60	20	70	30
<i>Diplolepis nervosa/eglanteriae</i>	9	33.3	55.6	11.1	77.8	22.2
<i>Diplolepis rosae</i>	10	10	70	20	80	20
Pediaspidini						
<i>Pediaspis aceris</i>	6	83.3	16.7	0	100	0

Tabla V.1.- Rango trófico y número de especies de parasitoides asociadas con las especies de cinípidos estudiadas, inductoras de agallas en plantas herbáceas, arbustos y árboles del género *Acer*; los inquilinos han sido excluidos de la presente relación. Las abundancias se refieren al total de especies de parasitoides encontrado en asociación con cada especie de agalla de cinípido en el presente estudio.



Especie de Cynipidae	<i>L</i>	<i>S</i>	<i>C</i>	<i>d</i>	<i>H</i>	<i>P</i>	<i>R</i>
Aylacini							
<i>Aulacidea follioti</i>	2	3	0.67	0.67	1	2	1
<i>Aulacidea freesei</i>	16	9	0.44	1.78	5	7	0.46
<i>Phanacis zwolferi</i>	4	5	0.4	0.8	1	4	1
<i>Aulacidea hieracii</i>	5	4	0.83	1.25	2	3	0.83
<i>Aulacidea subterminalis</i>	4	5	0.4	0.8	1	4	1
<i>Aulacidea tragopogonis</i>	12	7	0.57	1.71	4	6	0.5
<i>Aylax minor</i>	14	9	0.39	1.56	8	7	0.25
<i>Aylax papaveris</i>	19	10	0.42	1.9	7	8	0.34
<i>Barbotinia oraniensis</i>	26	15	0.25	1.73	14	13	0.14
<i>Diastrophus rubi</i>	5	4	0.83	1.25	3	3	0.56
<i>Iraella luteipes</i>	7	7	0.33	1	2	6	0.58
<i>Isocolus leuzeae</i>	3	4	0.50	0.75	1	3	1
<i>Isocolus lichtensteini</i>	11	8	0.39	1.38	5	7	0.31
<i>Isocolus scabiosae</i> forma <i>rogenhoferi</i>	10	7	0.48	1.43	5	6	0.33
<i>Liposthenes kernerii</i>	9	7	0.43	1.29	4	6	0.38
<i>Neaylax salviae</i>	5	4	0.83	1.25	3	3	0.56
<i>Neaylax verbenacus</i>	2	3	0.67	0.67	1	2	1
<i>Phanacis caulicola</i>	5	6	0.33	0.83	1	5	1
<i>Phanacis centaureae</i>	18	15	0.17	1.20	5	13	0.28
<i>Phanacis hypochoeridis</i>	8	9	0.22	0.89	2	7	0.57
<i>Timaspis cichorii</i>	8	9	0.22	0.89	1	8	1
<i>Timaspis lampasane</i>	11	7	0.52	1.57	6	7	0.26
<i>Timaspis phoenixopodos</i>	8	9	0.22	0.89	2	7	0.57
<i>Timaspis urospermi</i>	3	4	0.5	0.75	1	3	1
<i>Xestophanes brevitarsis</i>	2	3	0.67	0.67	1	2	1
<i>Xestophanes potentillae</i>	6	6	0.33	1	2	5	0.6
Diplolepidini							
<i>Diplolepis mayri</i>	20	12	0.30	1.67	7	10	0.29
<i>Diplolepis nervosa/eglanteriae</i>	18	11	0.33	1.64	7	9	0.29
<i>Diplolepis rosae</i>	22	12	0.33	1.83	9	10	0.24
Pediaspidini							
<i>Pediaspis aceris</i>	13	8	0.46	1.63	5	6	0.43

Tabla V.2.- Relación de parámetros estadísticos relativos a las 31 redes de parasitoides de agallas de cinípidos estudiadas. Los estimadores de la red (explicado en el apartado de material y métodos) se definen como: *L*, número de vínculos; *S*, número de especies en la red; *C*, conectancia; *d*, densidad de conexión; *H*, número de especies actuando de hospedadoras; *P*, número de especies realizando parasitismo y *R*, conectancia realizada.



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

	Aylacini	Diplolepidini	Pediaspidini
Total nº especies Cynipidae	26	3	1
Nº especies hospedadoras (H)	62	13	5
Nº especies de parasitoides (P)	66	15	6
Nº de vínculos (L)	202	50	13
Conectancia $2L/S(S-1)$	0.04	0.26	0.46
Conectancia realizada $L/(H \times P)$	0.05	0.26	0.43

Tabla V.3.- Relación de los parámetros estadísticos de red para el conjunto de tribus de las especies de cinípidos incluidas en el presente estudio.



Agallas	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31										
	Índice de similitud de Jaccard (%)																																								
1	0	20	0	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	7	0	11	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0									
2	0	10	11	0	18	8	0	5	11	8	0	17	8	8	11	0	9	25	17	0	0	17	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0								
3	50	25	0	0	11	0	0	0	0	17	22	11	0	0	0	0	0	6	10	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0								
4	0	33	0	0	13	11	10	7	20	0	0	11	13	20	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0								
5	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
6	100	33	25	33	0	17	8	8	6	13	9	0	8	9	2	13	0	22	27	8	8	2	8	13	0	10	0	7	7	0	0	0	0								
7	0	33	0	33	0	17	36	54	11	0	0	8	8	8	25	13	0	11	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0								
8	0	0	0	33	0	17	57	4	0	0	0	0	0	0	0	8	0	8	11	7	0	8	15	0	8	0	6	0	0	0	0	0	0								
9	0	14	0	33	25	17	100	75	7	0	0	5	6	6	14	7	0	13	5	5	0	5	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0								
10	0	33	0	33	0	33	33	0	33	0	0	11	13	13	2	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0							
11	0	17	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
12	0	0	33	0	0	0	0	0	0	0	43	29	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
13	0	29	50	33	0	17	14	0	14	33	100	44	8	11	0	0	11	8	0	0	11	0	11	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0					
14	0	17	25	33	0	17	17	0	17	33	66	66	9	13	0	10	19	0	10	19	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0					
15	0	17	0	33	0	33	17	17	17	33	0	17	17	13	0	10	12	8	0	9	8	0	0	10	0	10	0	7	7	0	0	0	0	0	0	0					
16	0	33	0	33	0	33	66	0	66	33	0	33	33	33	0	0	17	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0					
17	0	0	0	0	0	0	50	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
18	50	20	0	0	40	0	20	0	20	0	0	20	20	0	0	0	38	9	18	22	33	0	11	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
19	50	57	25	33	0	66	29	25	23	33	17	33	29	50	33	33	0	100	11	24	12	25	7	0	6	0	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
20	0	29	25	0	25	17	0	14	14	0	0	14	0	17	0	0	20	29	0	8	17	25	0	9	0	6	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
21	50	0	0	0	25	17	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	8	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
22	50	0	0	0	33	0	17	0	17	0	0	0	0	17	0	0	40	33	16	17	18	0	0	22	7	14	7	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
23	0	29	0	0	17	14	29	14	0	0	0	0	0	17	0	0	60	57	29	14	33	0	0	9	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
24	0	66	33	0	33	0	33	0	33	0	33	0	33	0	0	0	33	66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
26	0	0	0	0	0	20	0	20	0	0	0	0	0	20	0	0	20	20	20	0	40	20	0	50	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0	46	46	11	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
28	0	0	0	0	0	17	0	12	0	0	0	0	0	17	0	0	20	10	14	0	33	14	0	20	66	67	1	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
29	0	14	0	33	0	17	14	0	10	33	0	14	17	17	33	0	0	10	0	17	0	0	0	0	0	66	80	1	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	100	100	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	17	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Índice de similitud de Simpson (%)																																								

Tabla V.4.- Valores de los índices de similitud de Jaccard y Simpson para las 31 especies de agallas de cinípidos consideradas en el análisis de la diversidad de sus complejos de parasitoides; los valores se dan en %. Comunidades de agallas de cinípidos: 1. *Aulacidea folioli*; 2. *A. fressei/Phanacis zwolferi*; 3. *A. hieracii*; 4. *A. lauræ*; 5. *A. subterminalis*; 6. *A. tragopogonis*; 7. *Aylax minor*; 8. *A. papaveris*; 9. *Barbotinia oraniensis*; 10. *Diastrophus rubi*; 11. *Iraella luteipes*; 12. *Isocolus feuzeae*; 13. *I. lichtensteini*; 14. *I. scabiosae* forma *rogenhoferi*; 15. *Liposthenes kerner*; 16. *Neaylax salviae*; 17. *N. verbernacus*; 18. *Phanacis caulicola*; 19. *P. centaureae*; 20. *P. hypochoeridis*; 21. *Timaspis cichorii*; 22. *T. lamsanae*; 23. *T. phoenixopodus*; 24. *T. urospermi*; 25. *Xestophanes brevitarsis*; 26. *X. potentillae*; 27. *Diplolepis nervosalegianteriae*; 28. *D. mayni*; 29. *D. rosae*; 30. *D. spinosissima*; 31. *Pediaspis aceris*.



Figura V.1.- Clave para figuras 2-15.

En los diagramas tróficos de las figuras 2-15, el grosor de las líneas representa la proporción (%) de individuos emergidos de una determinada especie de agalla hospedadora en la manera en la que aparece indicado por el vínculo; el estilo de la línea representa el papel de la especie dentro de la jerarquía de la red tal y como aparece indicado en los vínculos de cada diagrama trófico; de igual forma, la intensidad de color de la línea se refiere a la distinta estrategia desarrollada por las especies parasitoides del modo en que aparece indicado en en los vínculos de cada diagrama trófico.

Grosor de línea



0-10%



11-50%



51-80%



>80%

Estilo de línea



Parasitismo primario



Parasitismo secundario



consumo de tejido vegetal



Inquilinismo

Color de línea



Ectoparasitismo (color negro)



Endoparasitismo (color gris)

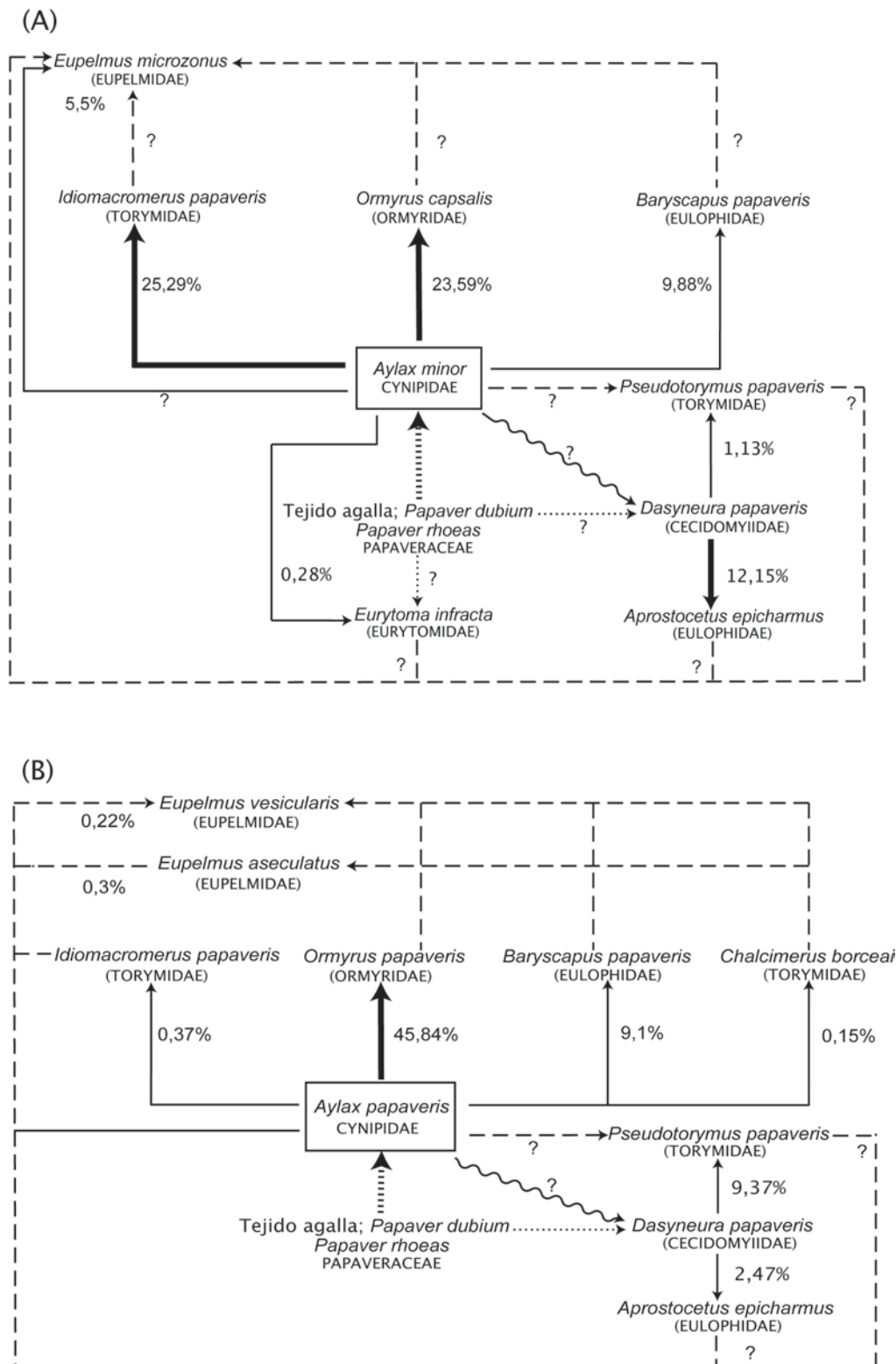
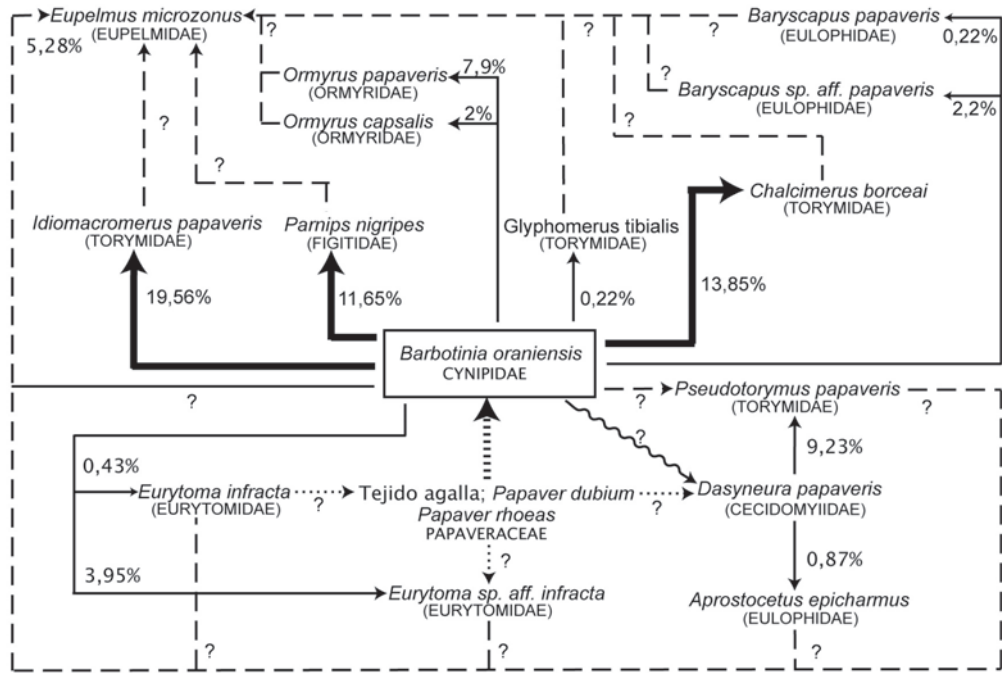


Figura V.2.- Redes tróficas de conectancia y semi-cuantitativas de las comunidades de agallas de *Aylax minor* (A) y *A. papaveris* en capsulas fructíferas de amapolas (*Papaver spp.*, Papaveraceae); la frecuencia de conexión está expresada en porcentajes sobre el total de especies incluidas en la red; los símbolos de interrogación indican carencia de datos o información en el vínculo en cuestión.



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

(A)



(B)

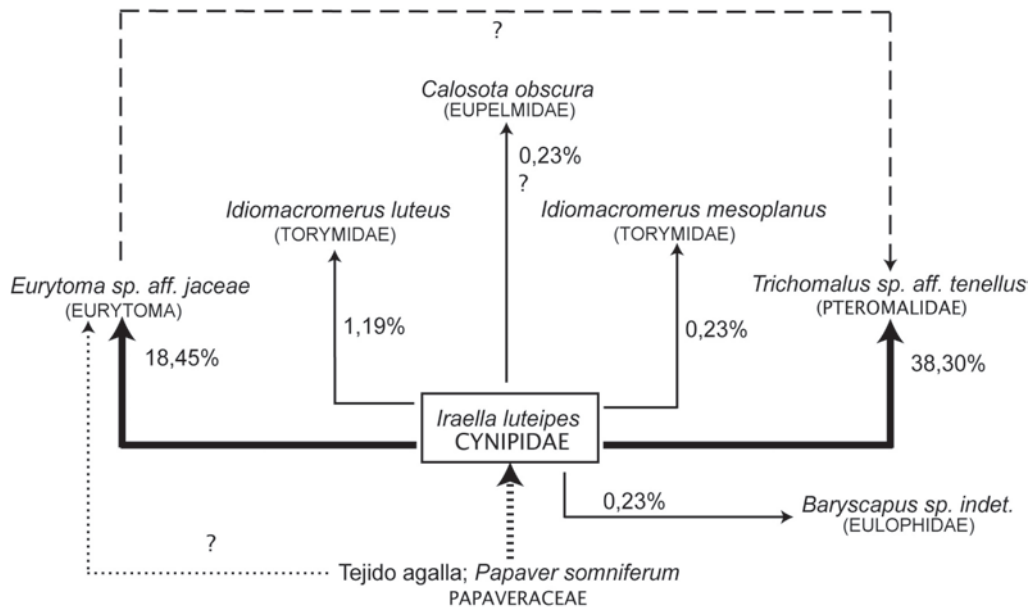
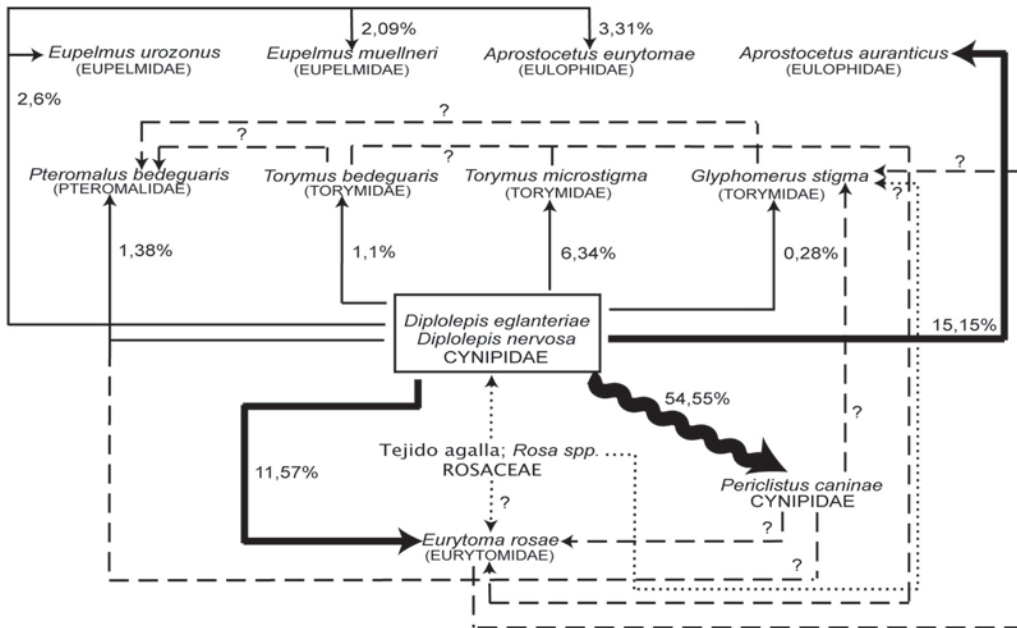


Figura V.3.- Redes tróficas de conectancia y semi-cuantitativas de las comunidades de agallas de *Barbotinia oraniensis* (A) en capsulas fructíferas de amapolas (*Papaver spp.*, Papaveraceae) e *Iraella luteipes* (B) en tallos de *Papaver somniferum* (Papaveraceae).



(A)



(B)

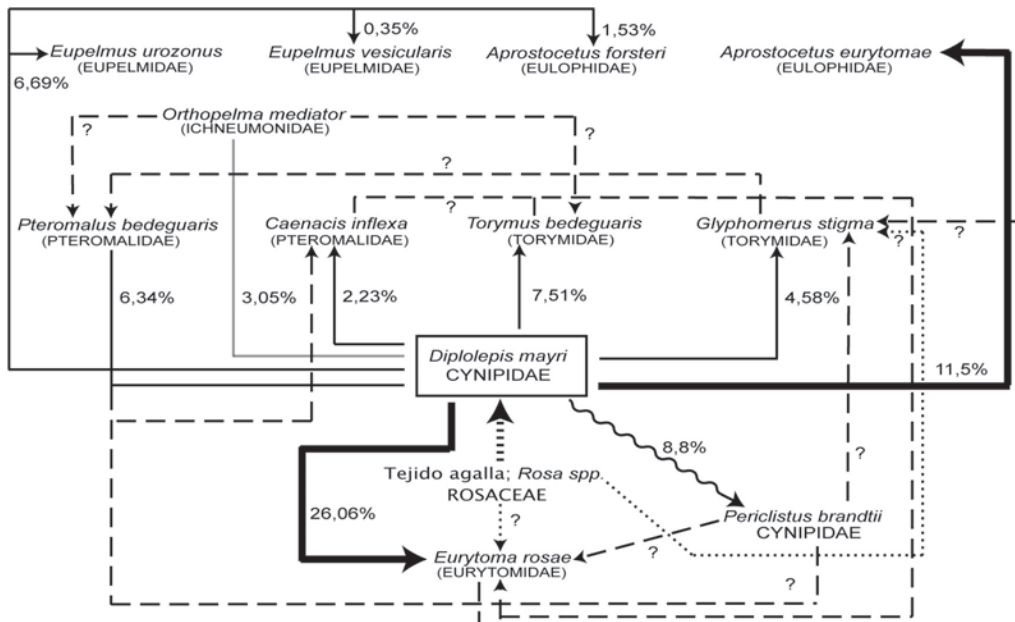


Figura V.4.- Redes tróficas de conectancia y semi-cuantitativas de las comunidades de agallas de *Dipolepis eglanteriae*/*D. nervosa* (A) y *D. mayri* (B) en arbustos del género *Rosa* (Rosaceae).

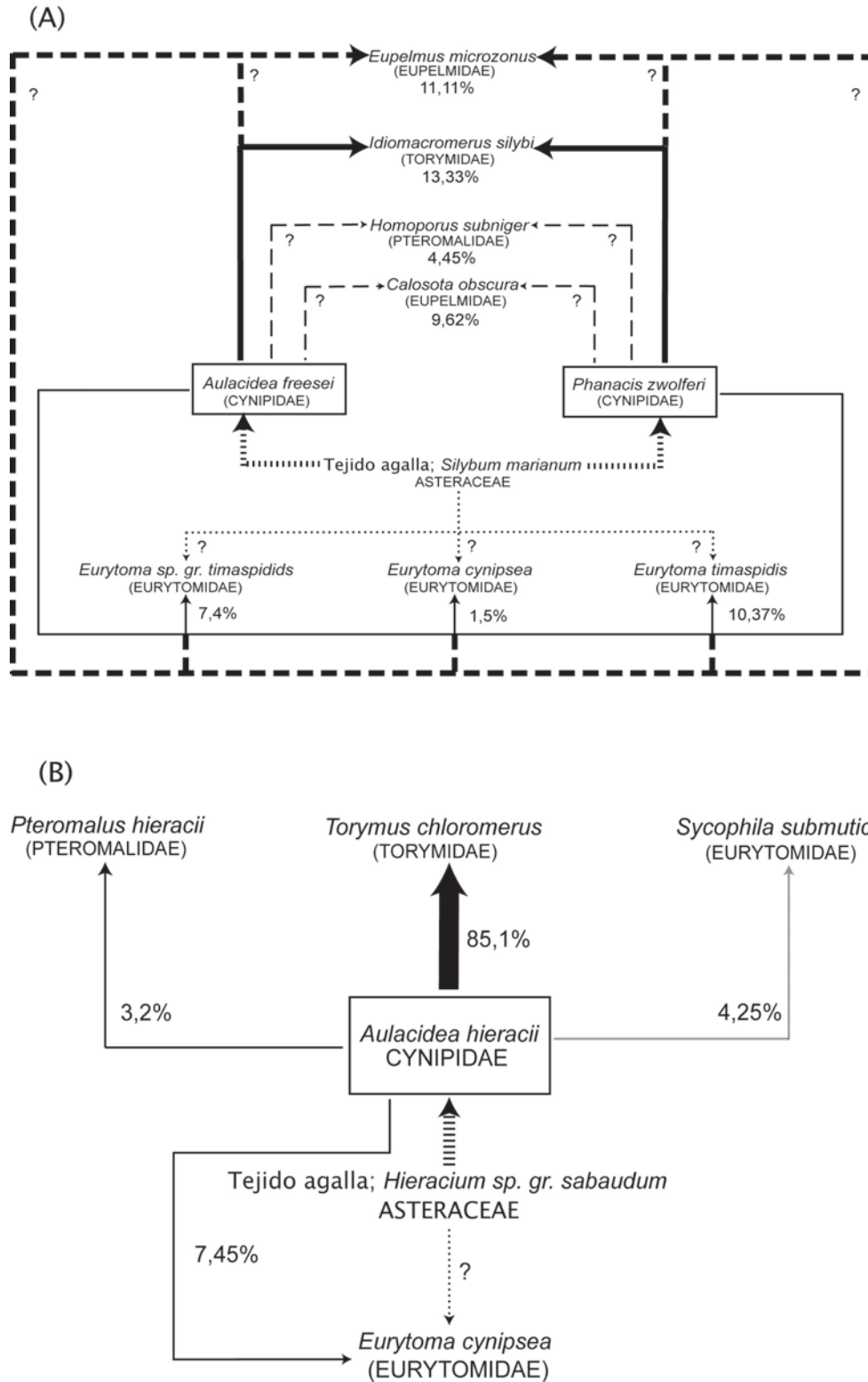
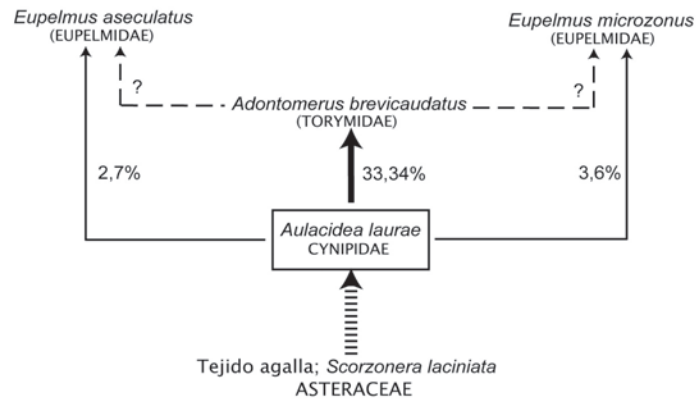


Figura V.6.- Redes tróficas de conectancia y semi-cuantitativas de las comunidades de agallas de *Aulacidea fressei* y *Phanacis zwolferi* (A) en tallos de *Silybum marianum* (Asteraceae) y *A. hieracii* (B) en tallos de *Hieracium sp. gr. sabaudum* (Asteraceae).

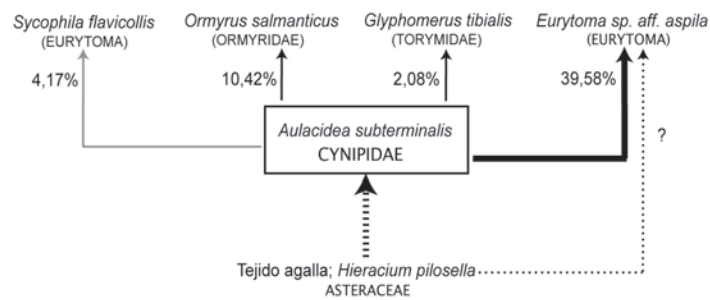


Estructura y diversidad de redes de parasitoides

(A)



(B)



(C)

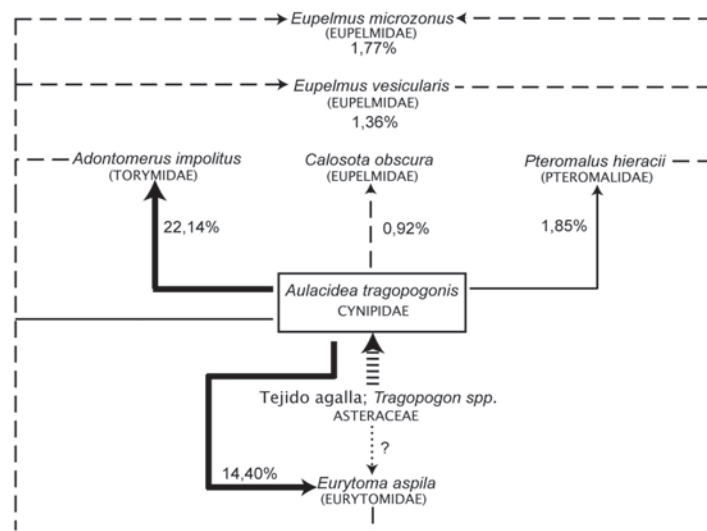


Figura V.7.- Redes tróficas de conectancia y semi-cuantitativas de las comunidades de agallas de *A. laurae* (A) en aquenios de *Scorzonera laciniata* (Asteraceae), *A. subterminalis* (B) en hojas de *Hieracium pilosella* (Asteraceae) y *A. tragopogonis* (C) en tallos de *Tragopogon spp.* (Asteraceae).

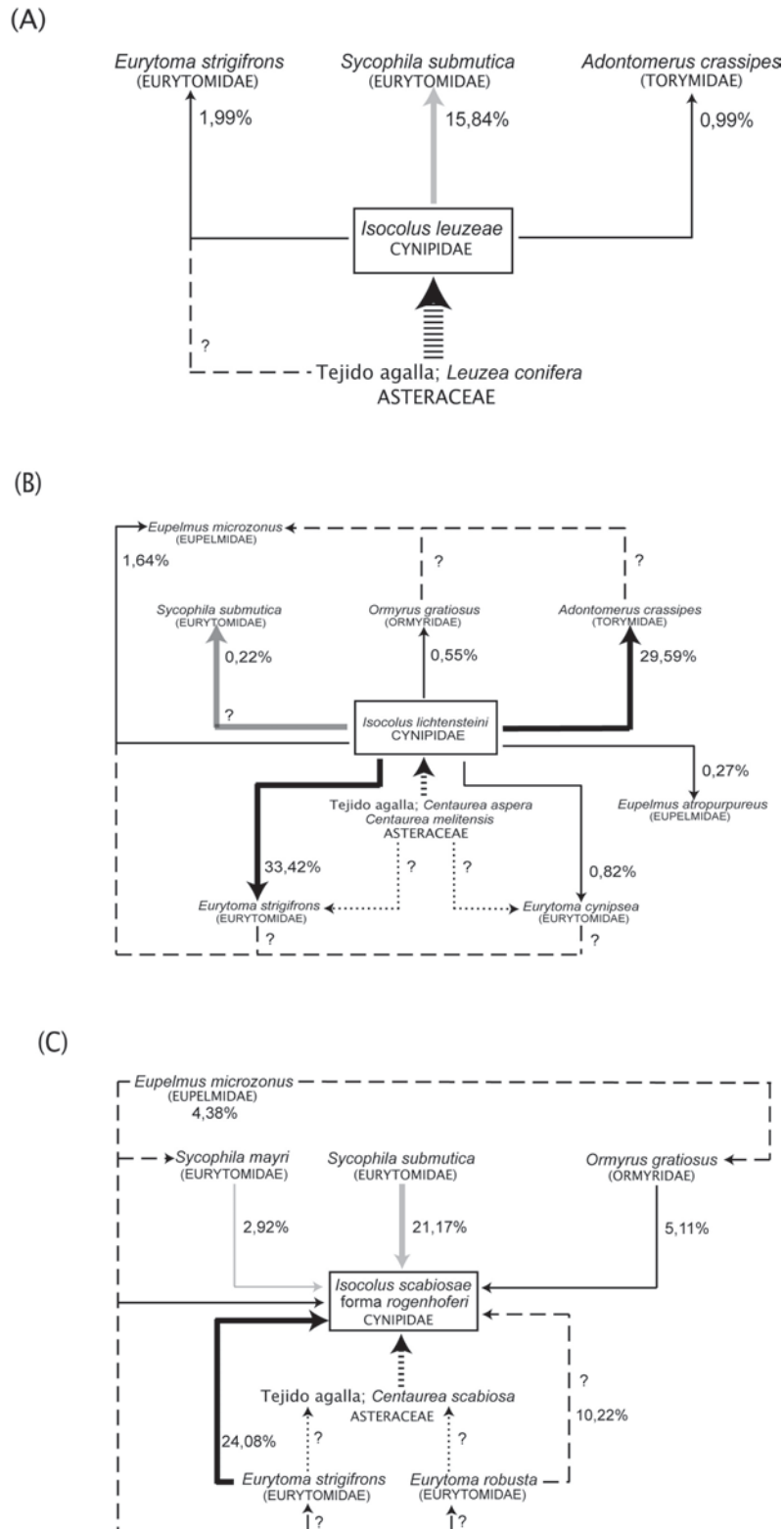
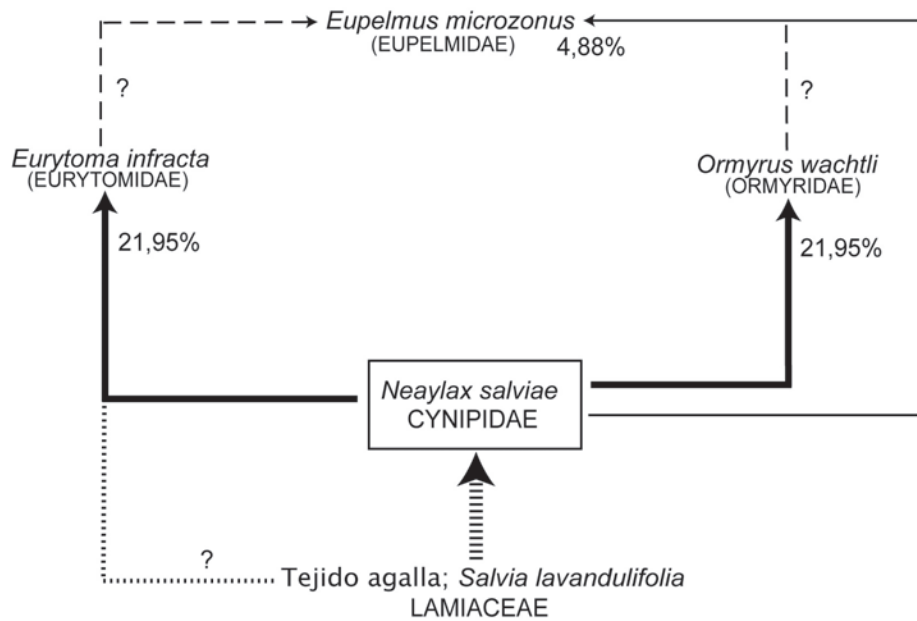


Figura V.8- Redes tróficas de conectancia y semi-cuantitativas de las comunidades de agallas de *Isocolus leuzeae* (A) en flores de *Leuzea conifera* (Asteraceae), *I. lichtensteini* (B) en tallos de *Centaurea* spp. (Asteraceae) e *I. scabiosae* forma *rogenhoferi* (C) en cabezuelas de *Centaurea scabiosa* (Asteraceae).



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

(A)



(B)

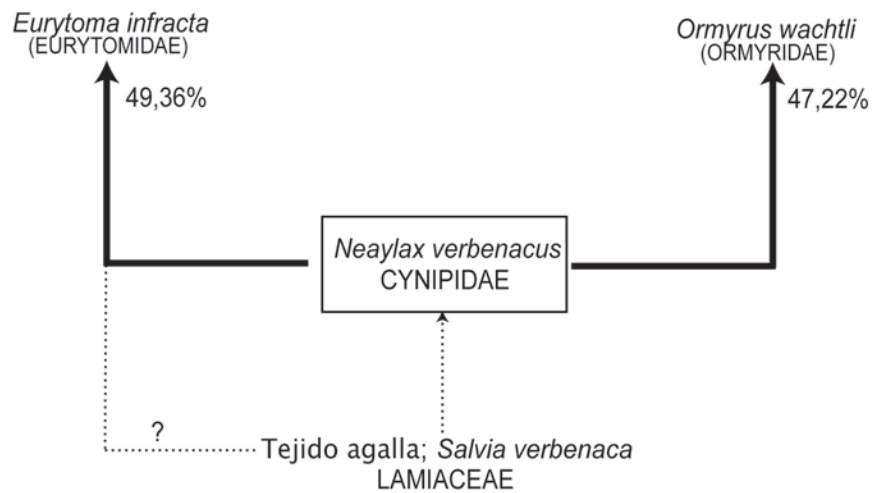
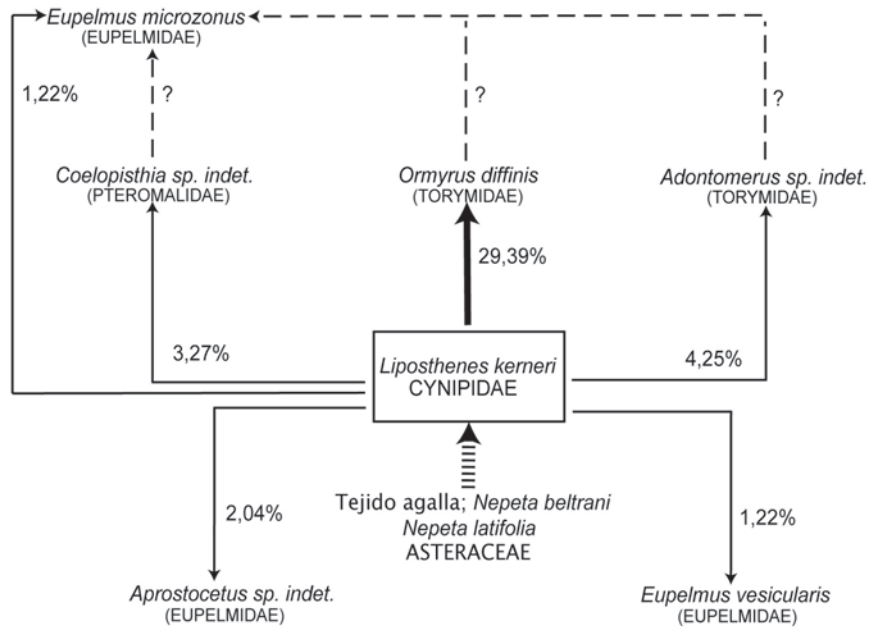


Figura V.9- Redes tróficas de conectancia y semi-cuantitativas de las comunidades de agallas de *Neaylax salviae* (A) y *N. verbenacus* (B) en frutos de *Salvia lavandulifolia* y *S. verbenaca* (Lamiaceae) respectivamente.



(A)



(B)

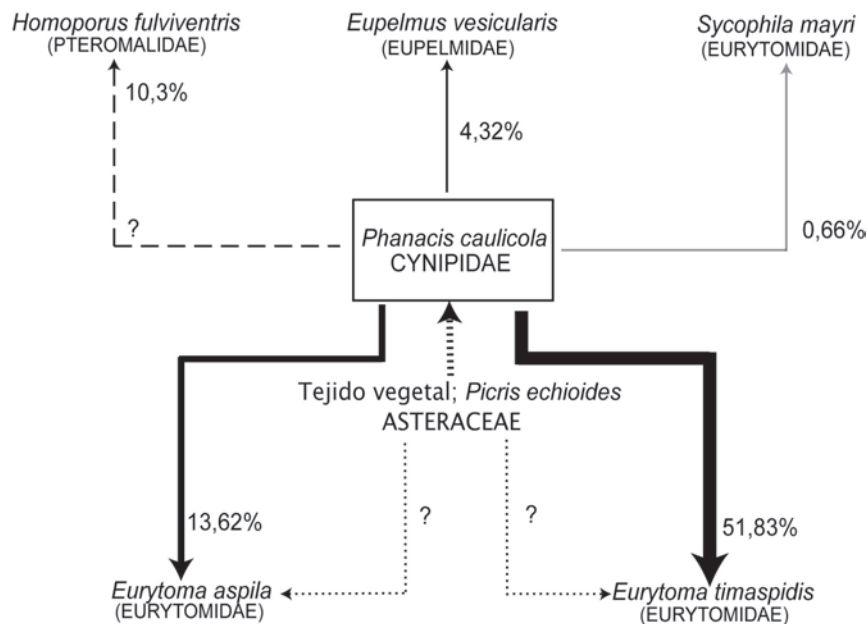
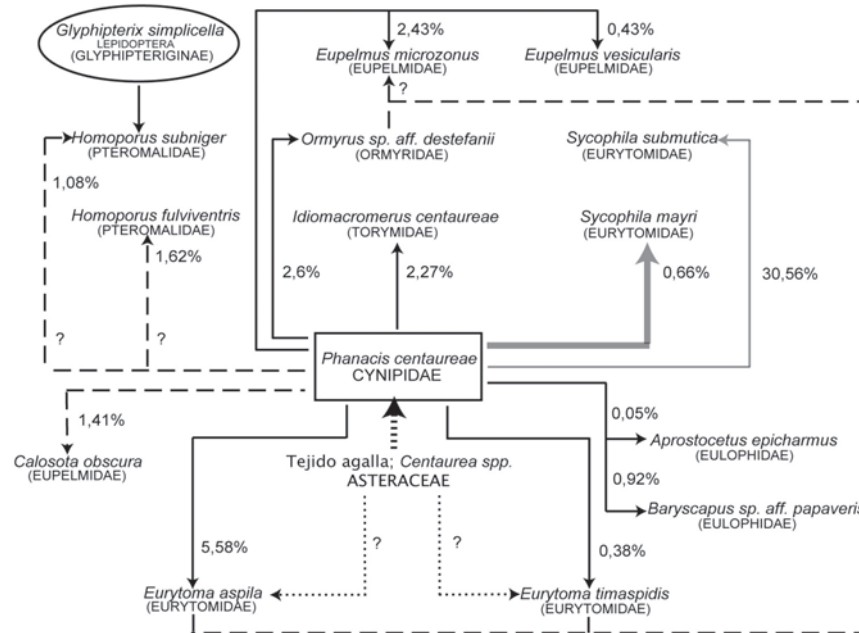


Figura V.10- Redes tróficas de conectancia y semi-cuantitativas de las comunidades de agallas de *Liposthenes kernerii* (A) en frutos de *Nepeta* spp. (Lamiaceae) y *Phanacis caulicola* (B) en tallos de *Picris echioides* (Asteraceae).



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

(A)



(B)

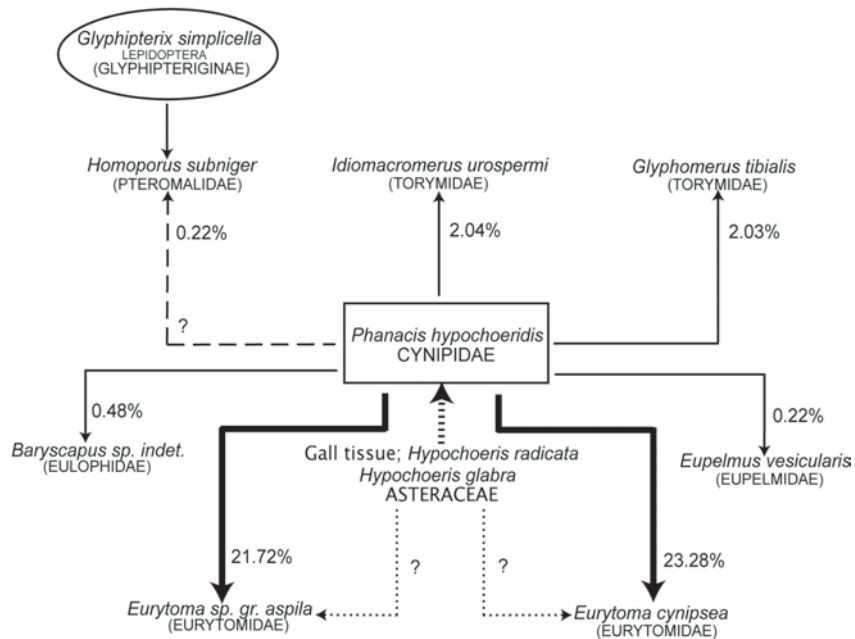
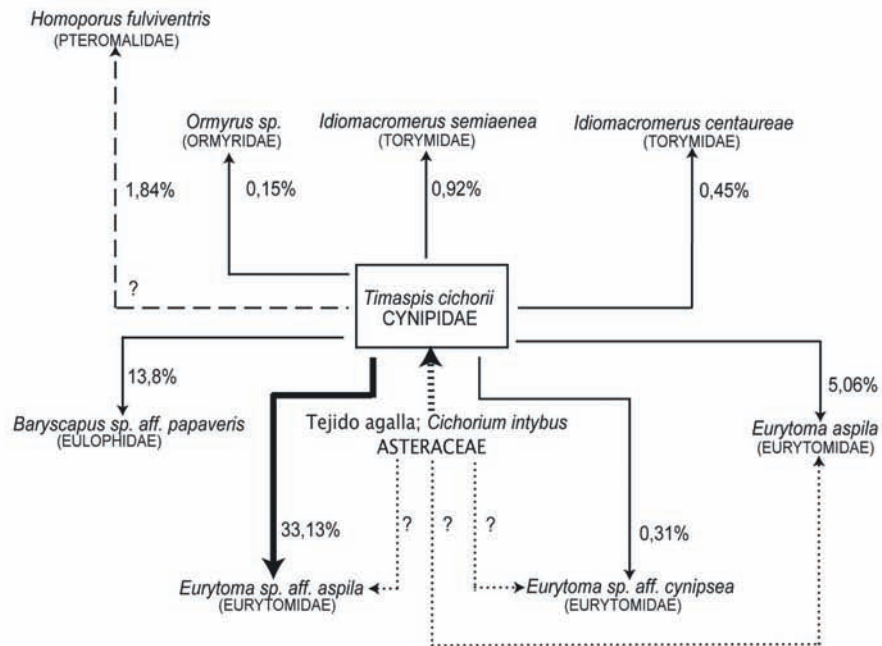


Figura V.11- Redes tróficas de conectancia y semi-cuantitativas de las comunidades de agallas de *P. centaureae* (A) en tallos de *Centaurea* spp. (Asteraceae) y *P. hypochoeridis* (B) en tallos de *Hypochoeris* spp. (Asteraceae).



(A)



(B)

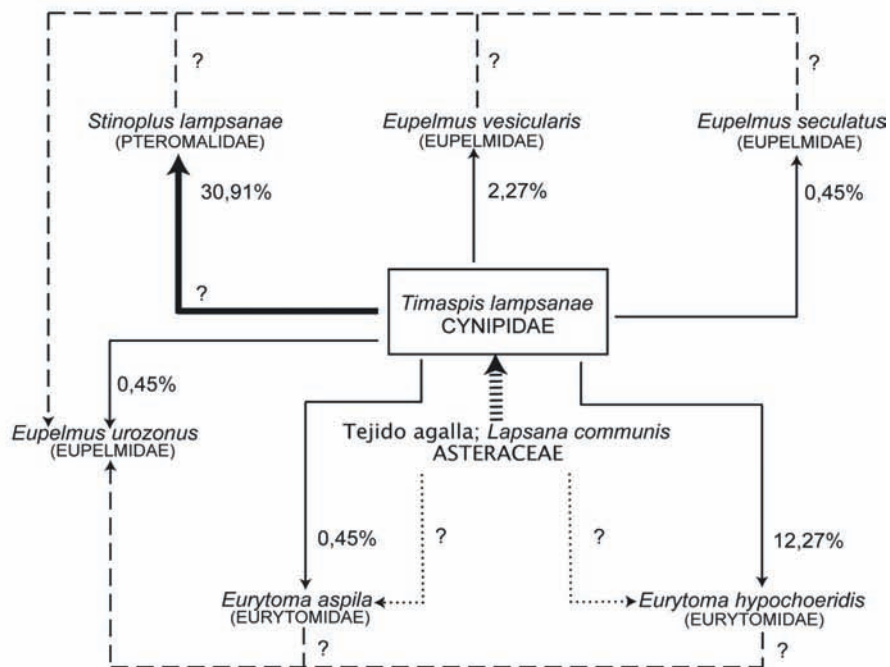
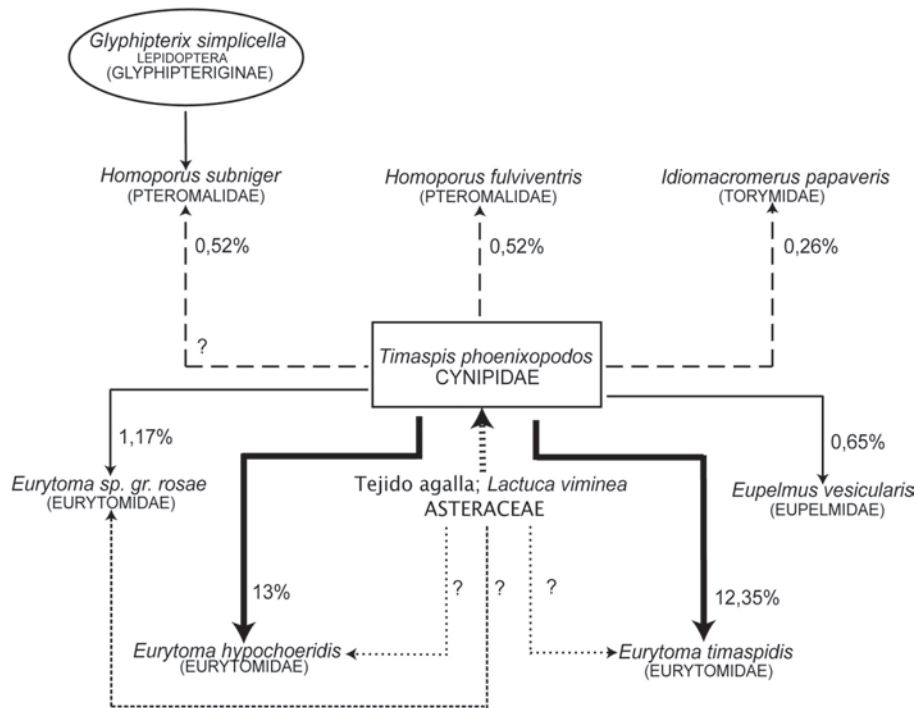


Figura V.12- Redes tróficas de conectancia y semi-cuantitativas de las comunidades de agallas de *Timaspis cichorii* (A) en tallos de *Cichorium intybus* (Asteraceae) y *T. lamsanae* (B) en los de *Lapsana comunis* (Asteraceae).



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

(A)



(B)

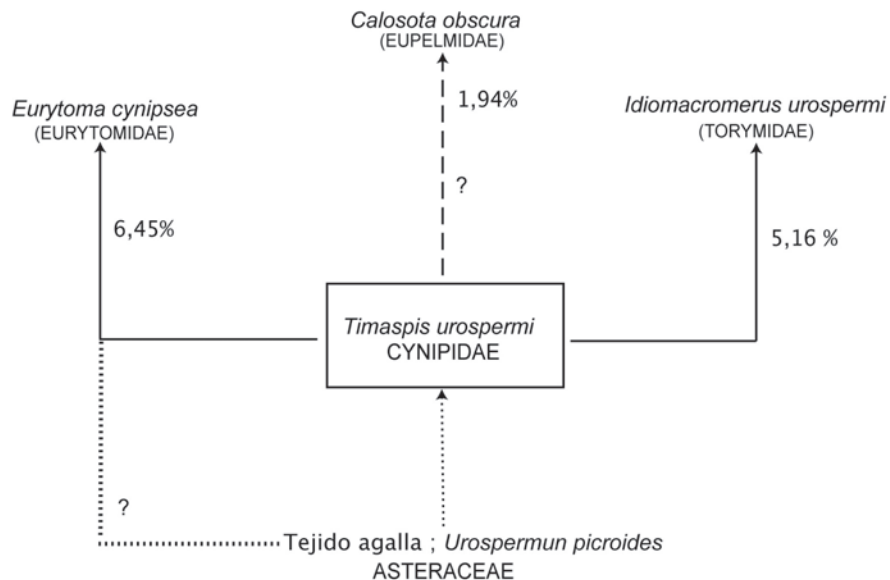
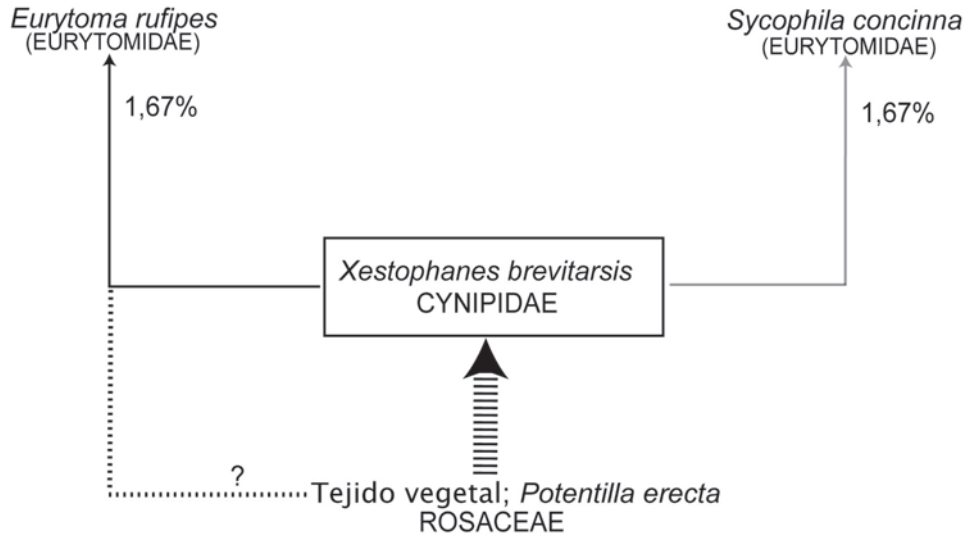


Figura V.13- Redes tróficas de conectancia y semi-cuantitativas de las comunidades de agallas de *T. phoenixopodos* (A) en tallos de *Lactuca viminea* (Asteraceae) y *T. urospermi* (B) en los de *Urospermum picroides* (Asteraceae).



(A)



(B)

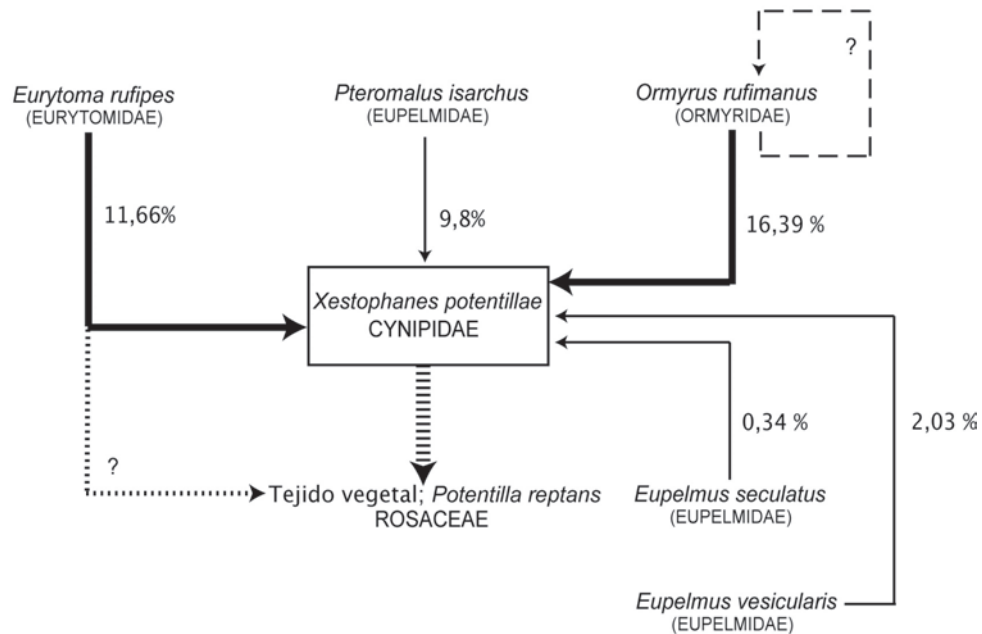


Figura V.14- Redes tróficas de conectancia y semi-cuantitativas de las comunidades de agallas de *Xestophanes brevitarsis* (A) y *X. potentillae* (B) en estolones de *Potentilla erecta* y *P. reptans* (Rosaceae) respectivamente.



Estructura y diversidad de redes de parasitoides

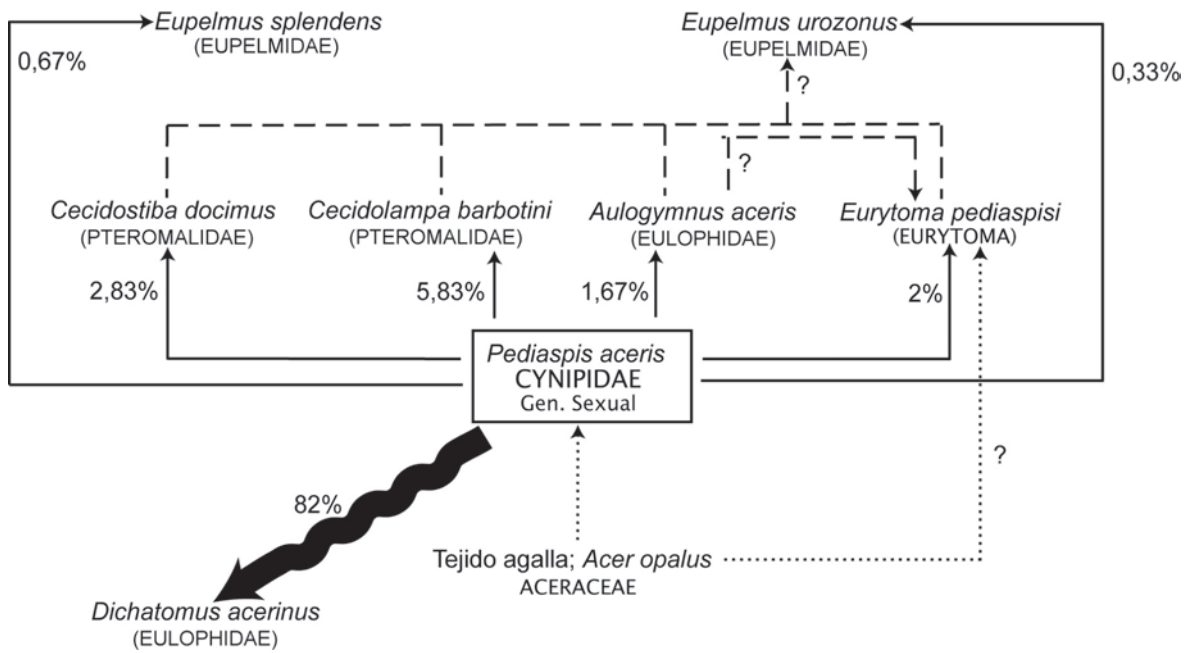


Figura V.15- Redes tróficas de conectancia y semi-cuantitativas de las comunidades de agallas de la generación sexual de *Pediaspis aceris* (A) sobre *Acer spp.* (Sapindaceae).

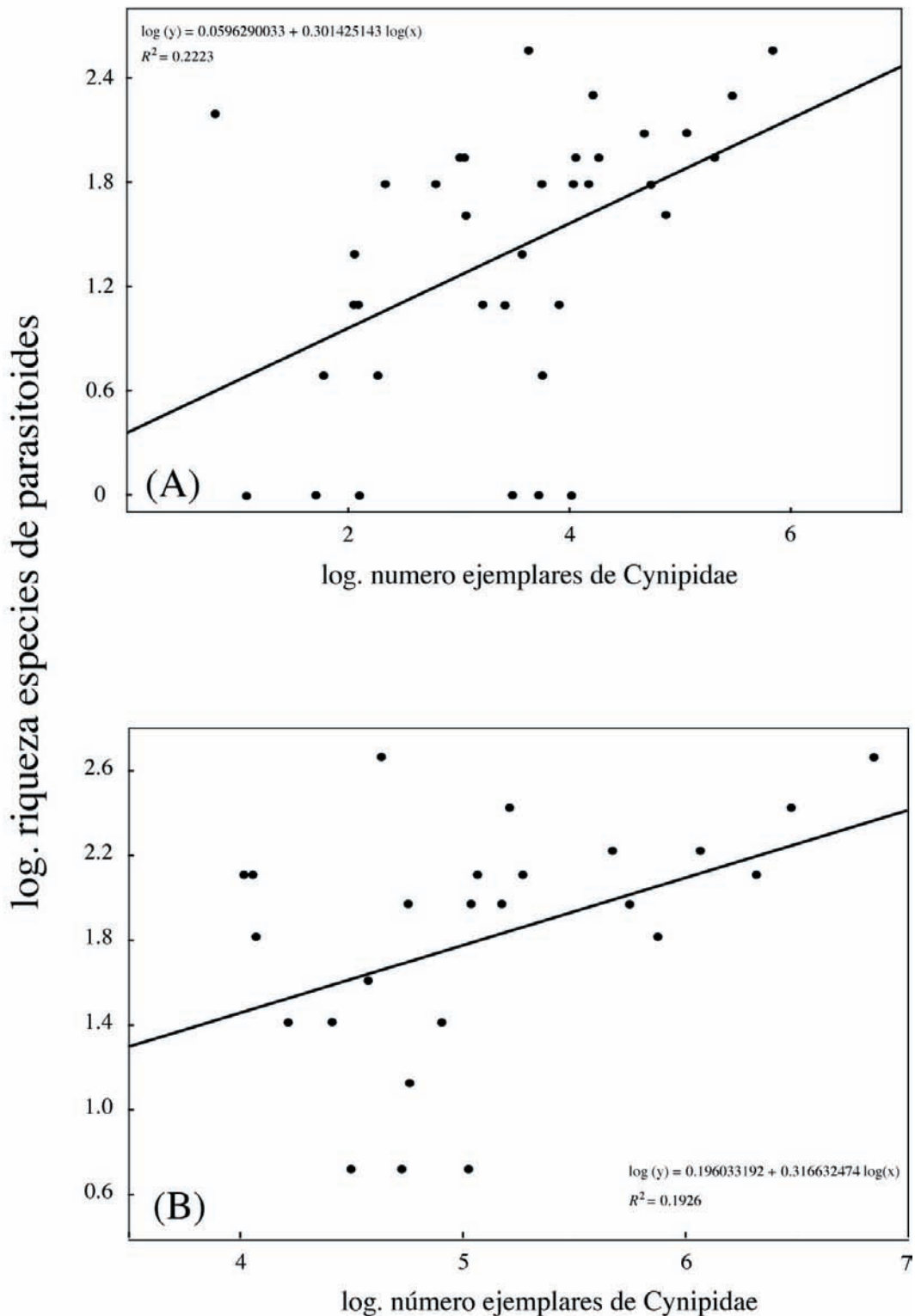


Figura V.16- Relación entre el logaritmo del tamaño de muestra (número total de ejemplares de cinípidos obtenidos) el de la función del número de especies de parasitoides obtenidos para todas las comunidades de agallas estudiadas (A), y lo mismo pero excluyendo aquellas especies de agallas con menos de 50 ejemplares obtenidos (B).

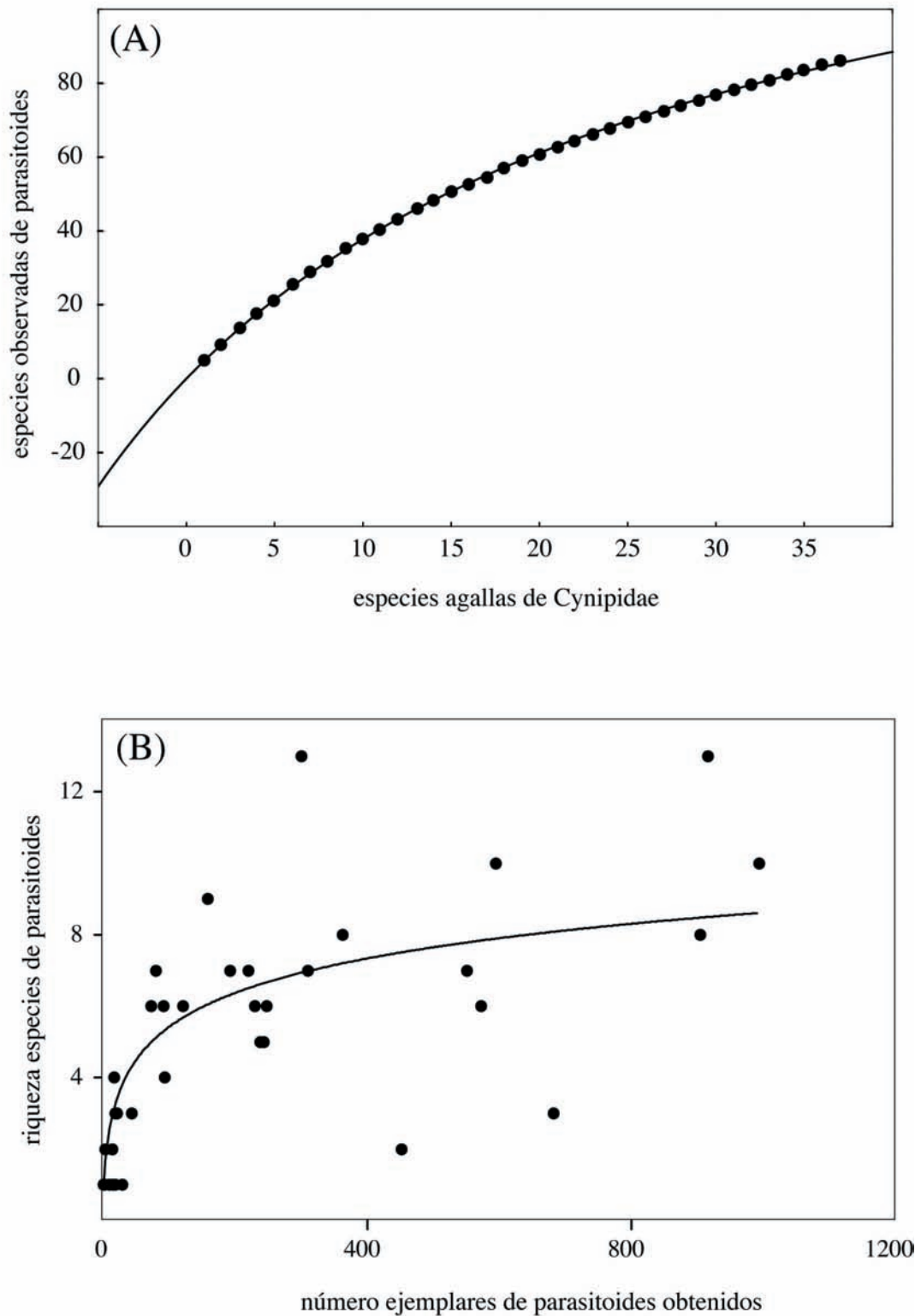


Figura V.17- Curva de acumulación de especies ajustada a ecuación de Clench, $V2=(a \times V1)/[1+(b \times V1)]$, generada a partir de los datos obtenidos que muestra el esfuerzo de muestreo sobre la comunidad de parasitoides; (B) función número de especies/número de ejemplares de parasitoides obtenidos del total de las diferentes especies de agallas de la comunidad.

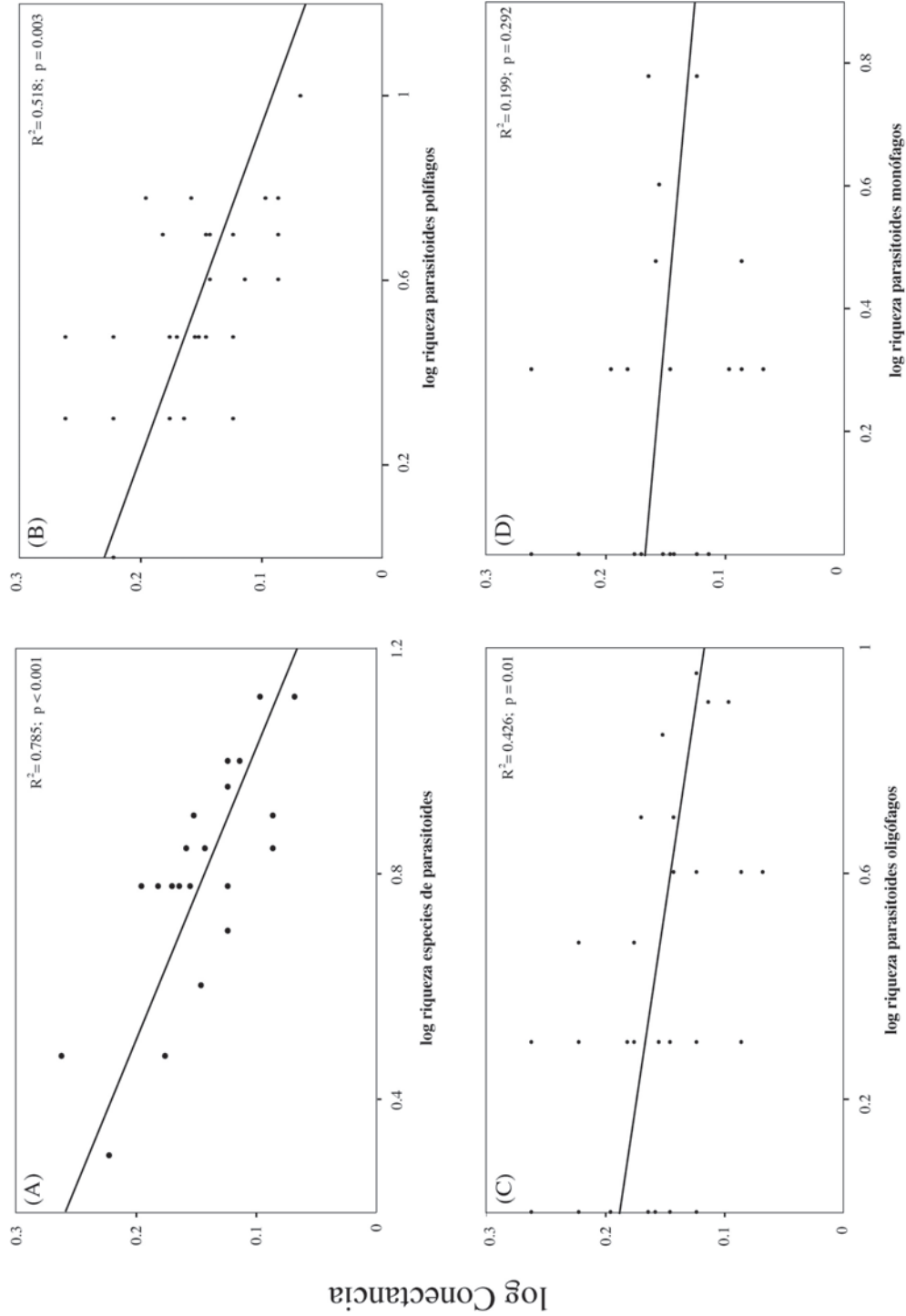


Figura V.18.- Distribución de la conectancia (log) en función de la riqueza de especies (log) de parasitoides a cuatro niveles distintos: (A) riqueza total; (B) riqueza de especies polífagos; (C) riqueza de especies oligófagos y (D) riqueza de especies monófagos.

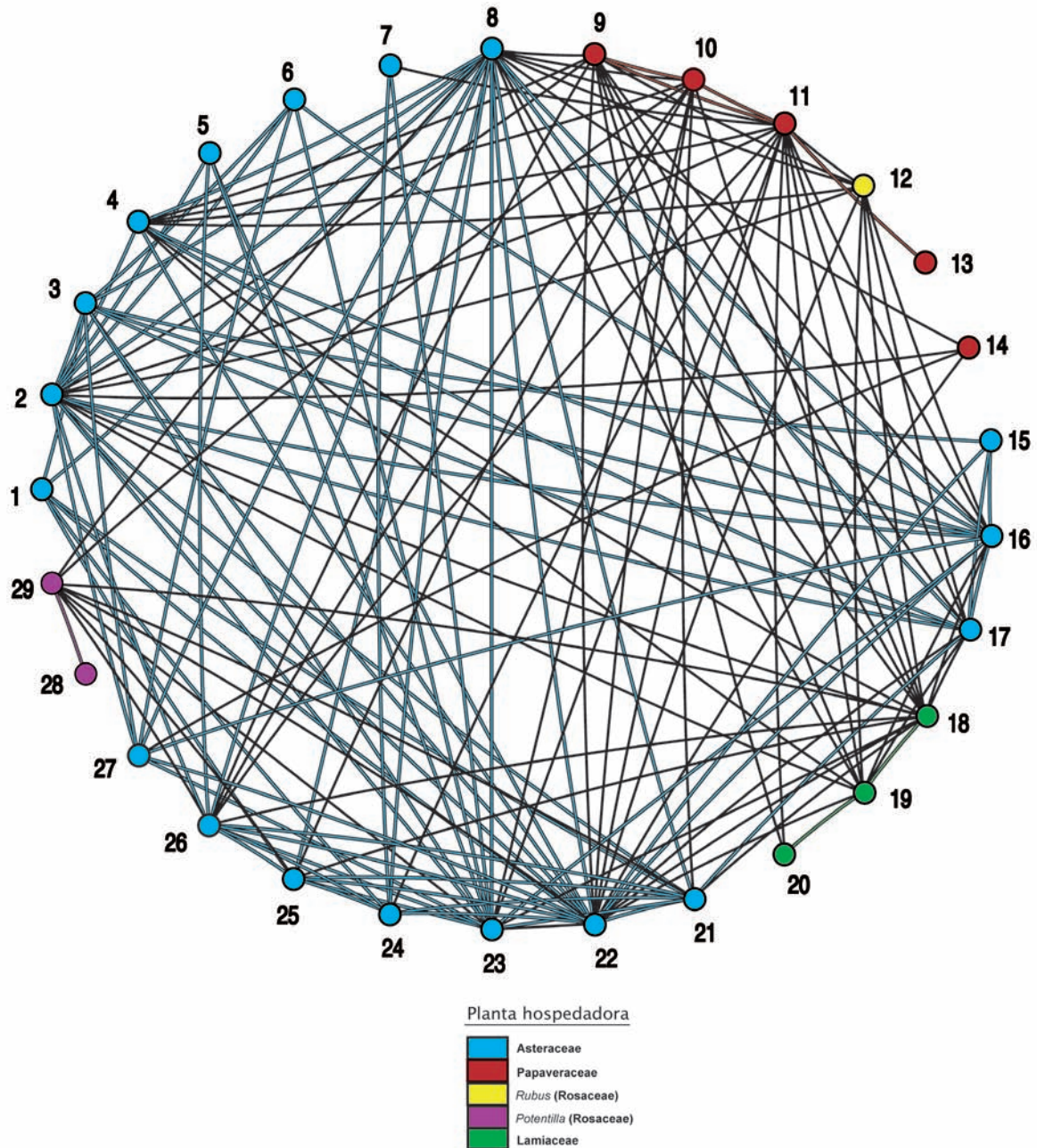


Figura V.19- Gráficos de solapamiento de parasitoides de 29 especies de agallas de la comunidad pertenecientes a la tribu Aylacini. Los vértices representan cada especie de agallas de las que al menos se ha obtenido una especie de parasitoide. Dos vértices aparecen unidos mediante un vínculo cuando ambos comparten al menos una especie de parasitoide. La coloración de los vínculos indica la familia de planta sobre la que se han desarrollado las agallas según la clave de colores; los vínculos de color negro señalan conexiones entre agallas sobre plantas de diferente familia. Clave de vértices: 1, *Aulacidea follioti*; 2, *A. freseei*/*Phanacis zwolferi*; 3, *A. hieracii*; 4, *A. laurae*; 5, *A. martae*; 6, *A. pilosellae*; 7, *A. subterminalis*; 8, *A. tragopogonis*; 9, *Aylax minor*; 10, *A. papaveris*; 11, *Barbotinia oraniensis*; 12, *Diastrophus rubi*; 13, *Iraella hispanica*; 14, *I. luteipes*; 15, *Isocolus leuzeae*; 16, *I. lichtensteini*; 17, *I. scabiosae* forma *rogenhoferi*; 18, *Liposthenes kernerii*; 19, *Neaylax salviae*; 20, *N. verbenacus*; 21, *Phanacis caulicola*; 22, *P. centaureae*; 23, *P. hypochoeridis*; 24, *Timaspis cichorii*; 25, *T. lampsanae*; 26, *T. phoenixopodos*; 27, *T. urospermi*; 28, *Xestophanes brevitarsis*; 29, *X. potentillae*.

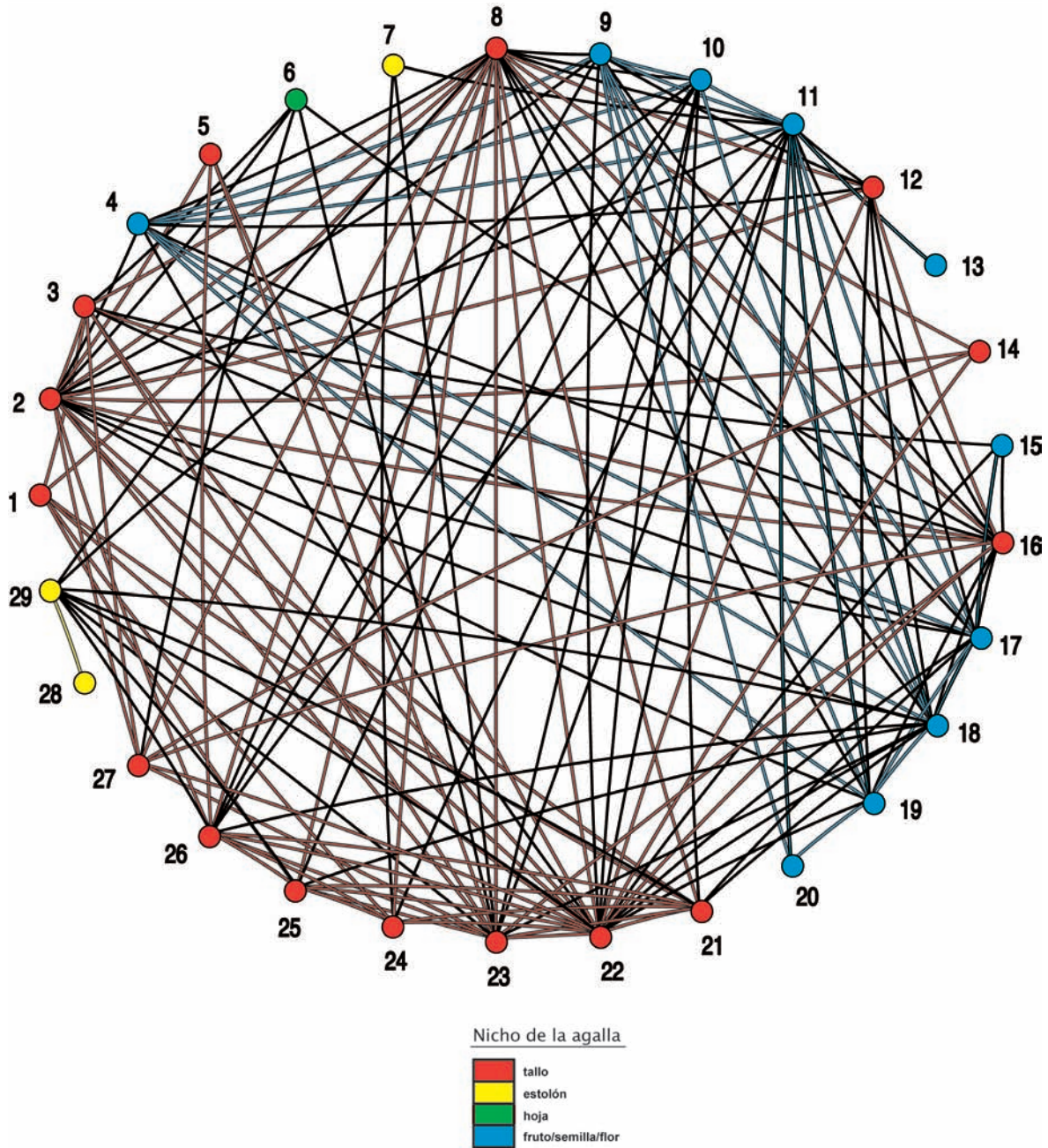


Figura V.20- Gráficos de solapamiento de parasitoides de 29 especies de agallas de la comunidad pertenecientes a la tribu Aylacini. Los vértices representan cada especie de agallas de las que al menos se ha obtenido una especie de parasitoide. Dos vértices aparecen unidos mediante un vínculo cuando ambos comparten al menos una especie de parasitoide. La coloración de los vínculos indica el nicho de la agalla en la planta según la clave de colores; los vínculos de color negro señalan conexiones entre agallas en distinto nicho. Clave de vértices: 1, *Aulacidea follioti*; 2, *A. freseei*/*Phanacis zwolferi*; 3, *A. hieracii*; 4, *A. lauræ*; 5, *A. martae*; 6, *A. pilosellæ*; 7, *A. subterminalis*; 8, *A. tragopogonis*; 9, *Aylax minor*; 10, *A. papaveris*; 11, *Barbotinia oraniensis*; 12, *Diastrophus rubi*; 13, *Iraella hispanica*; 14, *I. luteipes*; 15, *Isocolus leuzeae*; 16, *I. lichtensteini*; 17, *I. scabiosae* forma *rogenhoferi*; 18, *Liposthenes kernerii*; 19, *Neaylax salviae*; 20, *N. verbena-cus*; 21, *Phanacis caulicola*; 22, *P. centaureae*; 23, *P. hypochoeridis*; 24, *Timaspis cichorii*; 25, *T. lampsanae*; 26, *T. phoenixopodos*; 27, *T. urospermi*; 28, *Xestophanes brevitarsis*; 29, *X. potentillae*.

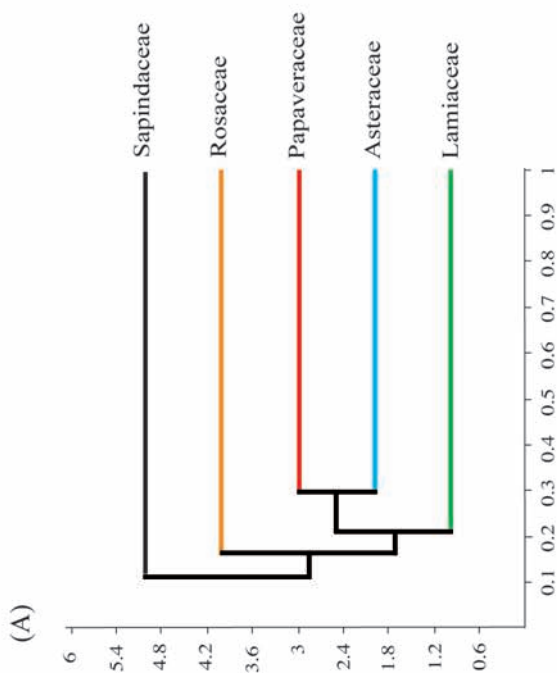
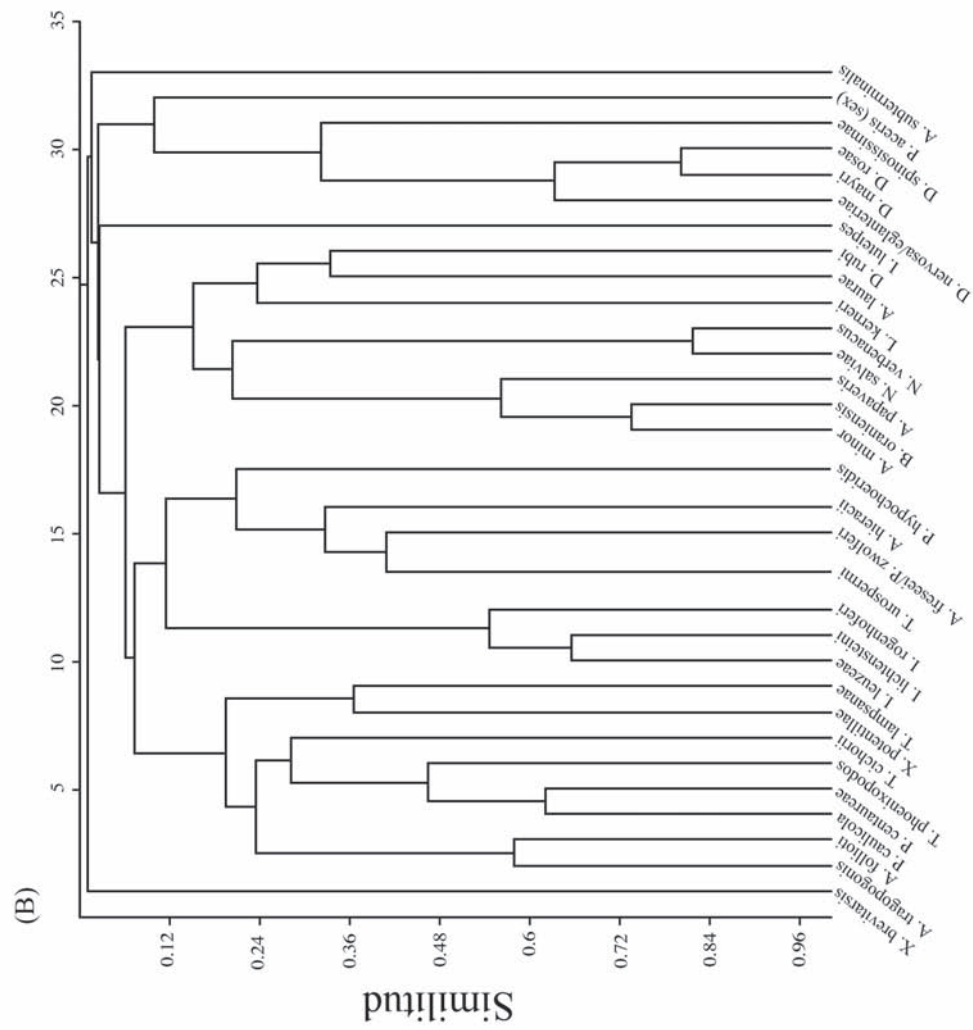


Figura V.21.- (A) Análisis cluster de las comunidades de parasitoides de agallas de cinípidos asociadas a 5 familias distintas de plantas hospedadoras; (B) mismo tipo de análisis pero basado en las especies de agallas.

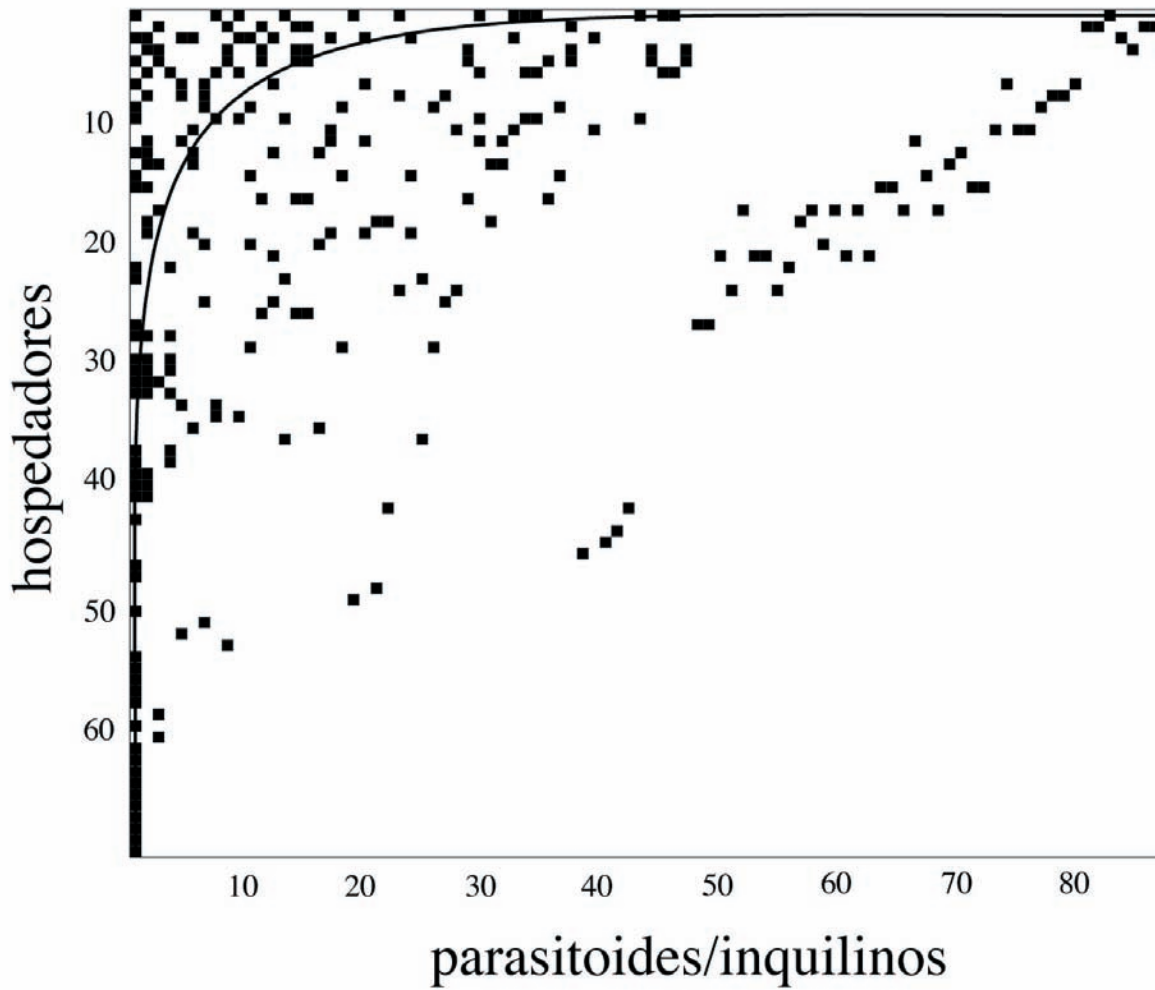
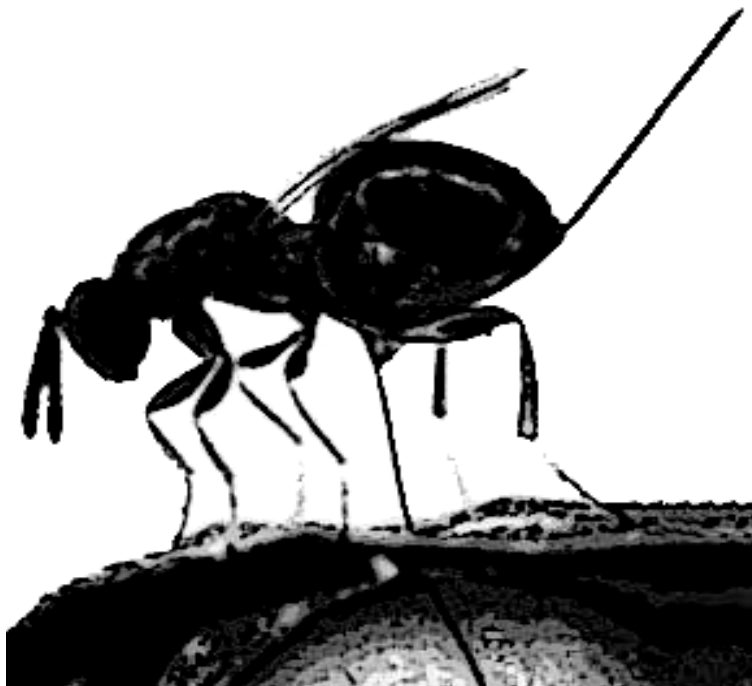


Figura V.22- Matriz de interacción Parasitoides/inquilinos-hospedadores; los números indican el ranking de especies de hospedador (cinípidos y especies de calcídoideos hospedadores) y parasitoides/inquilinos en número descendente de interacciones por especies; los cuadrados coloreados en negro se corresponden con interacciones observadas entre hospedadores y parasitoides/inquilinos. El grado de anidamiento fue $N = 0,96$ ($p < 0,001$).

Capítulo VI



**Catálogo de parasitoides e inquilinos en agallas de
Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini (Hym., Cynipidae)
en el Paleártico Occidental**

*si he conseguido ver más lejos, es porque me he aupado
en hombros de gigantes.....*

-Isaac Newton-



Resumen del capítulo.

Se presenta un catálogo cuantitativo de la comunidad de especies de parasitoides e inquilinos habituales en agallas de cinípidos de las tribus Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini en el Paleártico occidental. En él se incluyen datos cuantitativos de cada especie por país. Continúa con una lista de las especies de parasitoides (casi todos Chalcidoidea) e inquilinos, con sus respectivas especies de cinípidos hospedadoras. Las comunidades de las tres tribus estudiadas se comparan con aquellas asociadas a agallas de la tribu Cynipini. Los inquilinos (fundamentalmente Hym., Cynipidae) se encuentran bien representados en las comunidades de agallas de Diplolepidini y Cynipini, pero ausentes de las de las otras dos tribus, si bien un eulófido inquilino (*Dichatomus*) está presente en agallas de Pediaspidini. La gran mayoría de las especies de parasitoides encontradas pertenece a seis familias de Chalcidoidea de las cuales todas se encuentran bien representadas en comunidades de Aylacini, Diplolepidini y Cynipini, excepto Ormyridae que no se han encontrado en Pediaspidini. La representación de las familias del Chalcidoidea varía en las comunidades de parasitoides de las diferentes tribus del Cynipidae, siendo las especies de Eurytomidae más abundantes en agallas de Aylacini, Torymidae en Diplolepidini, Eupelmidae en Pediaspidini y Eulophidae en Cynipini. Pteromalidae se encuentra representada uniformemente dentro de todas las tribus. A excepción de Eupelmidae, cuyas especies son mayoritariamente muy polífagas, son pocas las que se asocian regularmente con más de una sola tribu de Cynipidae. Sin embargo, no son raros los casos de citas de especies de parasitoides dentro de comunidades en las que *a priori* no cabría encontrarlas. Mientras que la diversidad de especies en las comunidades de parasitoides de Cynipini es alta, en las de Aylacini en cambio es relativamente baja. La existencia de una gran variabilidad de agallas de Cynipini, todas en fagáceas del género *Quercus*, deriva en la presencia de una multitud de nichos para las especies parasitoides, que se corresponden fundamentalmente con parasitoides polífagos que abarcan un gran rango de agallas hospedadoras distintas. Por el contrario, las agallas de Aylacini, aunque son mucho menos diversas estructuralmente, se dan en numerosos géneros y familias de plantas anfitrionas, siendo sus parasitoides, en general, menos polífagos y más específicos en lo que se refiere a la especie de cinípido hospedadora o estando taxonómicamente limitados a la planta hospedadora de la agalla.

NOTA: El presente capítulo es una adaptación de un catálogo original de reciente publicación en el volumen 1301 de la revista *Zootaxa*, páginas 1-60. Se ha considerado de importancia crucial la inclusión del mismo como último capítulo anexo al presente informe de tesis, por un lado por reflejar la diversidad y soporte parcial sobre el cual se han analizado las redes tróficas estudiadas, y por otro por alimentarse de los datos faunísticos provenientes de los muestreos realizados en el marco de la presente tesis. La referencia completa del mismo es la siguiente:



Askew, R. R., Plantard, O., Gómez, J. F., Hernández Nieves, M. & Nieves-Aldrey, J. L. (2006) Catalogue of parasitoids and inquilines in galls of Aylacini, Diplolepidini and Pediaspidini (Hym., Cynipidae) in the West Palaearctic. *Zootaxa*, 1301: 1-60.

1. Introducción.

Las cecidias inducidas en las plantas por las avispa de las agallas (Hym., Cynipidae), son perfectamente conocidas por ser el eje en torno al cual se organizan enormes comunidades de insectos. Aparte de la propia avispa inductora de la agalla, estas hospedan diferentes estadios de desarrollo de inquilinos, normalmente otros Cynipidae, cuyas larvas se alimentan del tejido vegetal de la agalla y que en algunos casos son capaces de inducir la formación de las propias cecidias, y parasitoides que atacan a otros habitantes dentro de la agalla, aunque ocasionalmente suplementando su dieta con tejido vegetal de la planta. Son estos últimos miembros, generalmente obligados, pertenecientes a las comunidades de agallas y casi todos pertenecientes al orden Hymenoptera, los que son considerados en el presente trabajo. Las especies de insectos que facultativamente están asociados con las agallas, casual o accidentalmente, y que frecuentemente las utilizan meramente como refugio, han sido conscientemente excluidos del estudio.

En el Paleártico occidental se reconocen hasta la fecha como presentes cuatro tribus distintas de Cynipidae inductores de agallas: Aylacini que forma agallas en plantas herbáceas pertenecientes a numerosas familias botánicas (incluyendo Asteraceae, Apiaceae, Lamiaceae, Papaveraceae y Rosaceae); Diplolepidini en arbustos del género *Rosa* (Rosaceae); Pediaspidini en árboles del género *Acer* (Sapindaceae) y Cynipini sobre fagáceas del género *Quercus* (Fagaceae). La tribu Aylacini, considerada un grupo parafilético de linaje basal en los cinípidos (Liljeblad & Ronquist, 1998), incluye gran cantidad de géneros, si bien en el presente trabajo por conveniencia ha sido considerada como una unidad. Más que preocuparnos con la distancia filogenética de las especies incluidas en dicha tribu, en el presente trabajo estamos más interesados en el tratamiento común recibido por todas estas especies de cinípidos, aquí denominadas en su conjunto como Aylacini, por



producir agallas en plantas herbáceas. Los Aylacini inducen agallas en un gran rango de familias botánicas, al contrario que Cynipini y Pediaspidini, que se encuentran exclusivamente asociados con árboles (*Quercus*, *Castanea*, *Acer*), o Diplolepidini que induce agallas exclusivamente en el género de arbustos *Rosa*. En el presente estudio la nomenclatura de Aylacini sigue Nieves-Aldrey (1994, 2001b) y Liljeblad (2002). En la fauna de Diplolepidini del Paleártico occidental se incluyen los géneros *Diplolepis* y *Liebelia*, mientras que Pediaspidini solo alberga el género *Pediaspis*. Los Cynipini, la tribu más grande y especializada dentro de los cinípidos gallícolas, no han sido incluidos en el presente catálogo. Los factores que afectan a la riqueza de especies en los complejos de parasitoides asociados a Cynipini han sido previamente investigados por Askew (1961a, 1980), y un catálogo de inquilinos y parasitoides asociados a agallas de *Quercus* está próximo a publicarse (Askew *et al.*, en prensa). Se comparan los patrones de parasitismo en Cynipini con aquellos encontrados en agallas de cinípidos en plantas distintas de *Quercus*

2. Materiales y Métodos.

Los catálogos realizados previamente y que han recogido listas de inquilinos y parasitoides asociados con agallas de cinípidos (por ejemplo: Fulmek, 1968) han sido ampliamente criticados en dos aspectos muy importantes. En primer lugar, los listados de las especies asociadas con un hospedador particular aparecen sin ninguna indicación de su frecuencia relativa dentro de la comunidad. Mediante la inclusión del número de ejemplares observados o que conocemos de buen grado que han sido obtenidos por otros autores, nos podemos dibujar una imagen más completa de la posición de varios taxones dentro de la comunidad. Particularmente, un catálogo cuantitativo permite distinguir con mayor claridad registros accidentales de las especies realmente asociadas a la comunidad en estudio. El segundo aspecto por el que han sido ampliamente criticados catálogos previos es el criterio de inclusión de las especies de parasitoides en los mismos, que en la mayoría de los casos ha sido insuficientemente riguroso. En el presente catálogo, seguramente aparezcan inevitablemente errores e identificaciones imprecisas, pero en cualquier



caso pensamos que estos han sido evitados al máximo, al incluir tan sólo aquellos registros publicados que pensamos tienen solidez suficiente, y al revisar todas las identificaciones que se consideraron dudosas (con frecuencia en muchos casos). Algunas especies de *Eurytoma* asociadas a *E. aspila*, así como especies del género *Baryscapus*, se sabe se constituyen como de las más problemáticas desde un punto de vista taxonómico.

En el catálogo, las especies de cinípidos de las que poseemos datos de comunidades fueron ordenadas alfabéticamente dentro de sus correspondientes tribus, Aylacini, Pediapidini y Diplolepidini, mientras que los nombres de las plantas hospedadoras fueron añadidos entre parentesis. Debajo del nombre de cada cinípido aparece el listado de inquilinos y parasitoides asociados, con el número total de ejemplares registrado para cada especie (en negrita), los registros para cada país donde han sido colectados, el total para cada país y las referencias bibliográficas para aquellos registros publicados. Primero aparecen las especies de Chalcidoidea agrupadas en familias, seguidas por los escasos registros de Ichneumonidae, Cynipidae inquilinos, Figitidae y los muy ocasionales gorgojos inquilinos (Coleoptera). Aquellas especies de parasitoides cuya inclusión dentro de la comunidad correspondiente es dudosa, aparecen al final de la lista de cada comunidad entre paréntesis. En esta categoría entrarían tres especies, *Pseudotorymus papaveris* y *Aprostocetus epicharmus* en agallas de cápsulas de *Papaver*, y *Calosota obscura* en agallas crípticas en tallos de Asteraceae, que están frecuentemente asociadas con agallas de cinípidos pero que no se sabe con certeza si podrían formar parte de las comunidades de estos gallícolas. Las referencias de trabajos publicados, se refieren a datos de los países a los cuales hagan referencia. Estas pueden o no incluir datos cuantitativos; en el primer caso, los datos estarán incluidos en el total para ese país junto con los inéditos no publicados aportados por nosotros fruto de nuestros proyectos y colectas. Finalmente y de la misma forma, se incluyen los datos relativos al total de ejemplares de cinípidos obtenidos en cada comunidad. Esto proporciona una idea aproximada del nivel de parasitismo sufrido por cada especie, aunque el número de ejemplares de cinípidos hospedadores no es de cualquier forma siempre mencionado en las publicaciones y por tanto los niveles de supervivencia probablemente se subestiman.



Esperamos que los datos aquí presentados informen correctamente a nivel cuantitativo de como es el parasitismo en agallas de Cynipidae (excluyendo la tribu Cynipini), tanto a nivel del Paleártico occidental como en cada uno de los países con citas a nivel individual. Por otro lado somos relamente conscientes de los defectos del catálogo elaborado, lo cual es inevitable en una compilación que es fruto de nuestros propios datos inéditos y de otros ya publicados. Particularmente, muchas listas publicadas no incluyen datos relativos a todos los taxones de la fauna examinada. Por ejemplo, los datos relativos al número de hospedadores cinípidos puede ser omitido, o sólomente ser considerada una familia de parasitoides de toda la comunidad. Sin embargo, la utilización de datos procedentes de tantas fuentes como ha sido posible, debería hacer que estas inconsistencias y fuentes de error suavizaran su impacto en el resultado final.

La cobertura geográfica del presente catálogo es irregular. Las comunidades de cinípidos gallícolas han sido estudiadas con mayor intensidad en el oeste de Europa que en ninguna otra zona del Paleártico Occidental, si bien algunas colectas recientes en Irán, Jordania, Ucrania y otras partes cercanas de oriente medio han contribuido a rectificar de algún modo el sesgo existente. En el catálogo se proporcionan datos de 48 sobre un total de 122 especies válidas de Aylacini reconocidas del Paleártico Occidental. Para Diplolepidini se aporta información de cinco sobre siete, mientras que en Pediaspidini se hace de la única especie citada en la tribu por el momento. Al final del catálogo aparece una lista de aquellas especies de cinípidos, para los que por el momento no hay información disponible sobre sus comunidades de parasitoides.

Clave de Países: AD-Andorra, AL-Argelia, AT-Austria, AZ-Azerbaiyán, BE-Bélgica, BG-Bulgaria, CH-Suiza, CZ-Republica Checa, DE-Alemania, DK-Dinamarca, ES-España, FI-Finlandia, FR-Francia, GB-Gran Bretaña, GR-Grecia, HR-Croacia, HU-Hungría, IE-Irlanda, IL-Israel, IR-Irán, IT-Italia, JO-Jordania, MD-Moldavia, NL-Holanda, PL-Polonia, PT-Portugal, RO-Rumania, RU-Rusia, SE-Suecia, SI-Eslovenia, SK-Eslovaquia, TR-Turquía, TN-Túnez, UA-Ucrania, UZ-Uzbekistan, YU-Yugoslavia (Kosovo, Serbia, Vojvodina)



El asterisco (*) cuando se sitúa detrás de los totales para un país indica que no ha habido previamente a este catálogo ningún registro publicado de dicha asociación parasitoide-hospedador en el país en cuestión.

3. Catálogo sistemático.

AYLACINI

Aulacidea acroptilonica Tyurebaev		(<i>Acroptilon repens</i>)
Eurytoma aspila	2	TR(2)*
Eurytoma sp. grupo rosae	1	TR(1)*
Adontomerus impolitus	22	TR(22) Askew <i>et al.</i> 2004, UZ Askew <i>et al.</i> 2004
Glyphomerus sp.	2	TR(2)*
Eupelmus microzonus	5	TR(5)*
Eupelmus seculatus	5	TR(5)*
Eupelmus vesicularis	5	TR(5)*
Aulacidea acroptilonica	53	TR(53)
Aulacidea follioti Barbotin		(<i>Sonchus asper</i>)
Eurytoma aspila	4	FR(4)*
Eurytoma centaureae	2	GB(2)*
Eurytoma cynipsea	7	ES(5)*, FR(2)*
Homoporus subniger	1	GB(1)*
Pteromalus hieracii	13	ES(2) Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(8)*, GB(3)*
Eupelmus vesicularis	45	FR(6)*, GB(39)*
Aulacidea freesei Nieves-Aldrey		(<i>Notobasis syriaca</i> , <i>Silybum marianum</i>)
Eurytoma aspila	2	ES(2)*
Idiomacromerus silybi	3	ES(3) Askew <i>et al.</i> 2004
Eupelmus microzonus	2	ES(2)*
(<i>Calosota obscura</i>)	1	ES(1)*
(<i>Aprostocetus venustus</i>)	1	ES(1)*
Aulacidea freesei	29	ES(25), FR(4)
Aulacidea freesei ó		
Phanacis zwolferi Nieves-Aldrey		(<i>Silybum marianum</i>)
Eurytoma aspila	5	ES(5)*
Eurytoma cynipsea	5	ES(5)*
Eurytoma timaspidis	7	ES(7) Nieves-Aldrey <i>et al.</i> 2004
Idiomacromerus silybi	11	ES(11) Askew <i>et al.</i> 2004, Nieves-Aldrey <i>et al.</i> 2004
Homoporus subniger	9	ES(9) Nieves-Aldrey <i>et al.</i> 2004
Eupelmus microzonus	15	ES(15) Nieves-Aldrey <i>et al.</i> 2004
(<i>Calosota obscura</i>)	13	ES(13) Nieves-Aldrey <i>et al.</i> 2004



Aulacidea freesei or

Phanacis zwolferi Nieves-Aldrey (*Notobasis syriaca*)

[agallas crípticas de ambas especies fueron recientemente (2005) encontradas por Nieves-Aldrey en tallos de *Notobasis* desarrollándose cercanos a los de *Silybum*]

Eurytoma cynipsea	1	ES(1)*
Idiomacromerus silybi	1	ES(1)*

Aulacidea hieracii (Bouché)

(*Hieracium eriophorum*, *H. sabaudum*, *H. umbellatum*, *H. vulgatum* etc.)

Eurytoma cynipsea	282	AT Mayr 1878, DE(3) Mayr 1878, Vidal 1997, DK(3)* Bakkendorf 1965, ES(5) Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(6)*, GB(265) Ellis 2003
Eurytoma sp. cercana a hypochoeridis	13	AT Mayr 1878 (como <i>rosae</i>), DE(7) Mayr 1878 (como <i>rosae</i>), GB(6)*
Sycophila flavicollis	10	DE(10) Vidal 1993
Sycophila submutica	2551	AD Bellido & Pujade-Villar 1999, AT Mayr 1905, DE(42) Mayr 1905, Otten 1940, DK(546)*, ES(21) Nieves-Aldrey 1983b, Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(72) Laboulbène 1877 as 'Decatoma hieracii' Giraud ms, GB(1864) Mayr 1905, Claridge 1959a, Askew 1962, Ellis 2003, SE(6) Claridge 1959a
Torymus chloromerus	975	AD Bellido & Pujade-Villar 1999, AT(21) Mayr 1874 as hieracii, Graham & Gijswijt 1998, DE(1)*, DK(79)*, ES(28) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986, FR(13) ?Laboulbène 1877 como <i>rubi</i> , GB(816) Ellis 2003, UA(17) Zerova <i>et al.</i> 2003b
Pteromalus hieracii		259 AD Bellido & Pujade-Villar 1999, DE(17) Vidal 1977, DK(44)*, ES(3) Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(29) Laboulbène 1877, GB(166) Askew 1970, Ellis 2003
Pteromalus vibulenus	72	DE(4)*, FR(42)*, GB(26) Askew 1970 (como <i>berylli</i> ?)
Mesopolobus graminum	2	SE(2) Rosen 1966
Eupelmus atropurpureus	3	DK(3) Bakkendorf 1965
Eupelmus urozonus		AD Bellido & Pujade-Villar 1999
Eupelmus vesicularis	24	DE(1)*, DK(1)* Bakkendorf 1965, FR(7)*, GB(15)*
Gelis sp.	4	FR(4)*
(<i>Calosota obscura</i>)	1	AT(1)*

Aulacidea hieracii	2243	DE(38), ES(71), FR(90), GB(2044)
--------------------	------	----------------------------------

Aulacidea laurae Nieves-Aldrey

(*Podospermum (Scorzonera) laciniatum*)

Adontomerus brevicaudatus	10	ES(10)*
Eupelmus microzonus	5	ES(5)*
Eupelmus seculatus	2	ES(2)*

Aulacidea laurae	27	FR(27)
------------------	----	--------

Aulacidea martae Nieves-Aldrey

(*Launaea arborescens*)

Homoporus subniger	2	ES(2)*
--------------------	---	--------

Aulacidea martae	31	ES(31)
------------------	----	--------



Catálogo de parasitoides e inquilinos

Aulacidea nibletti Quinlan & Askew		(<i>Hieracium vulgatum</i>)
Eurytoma cynipsea	1	GB(1)*
Aulacidea nibletti	5	GB(5)
Aulacidea pilosellae (Kieffer)		(<i>Hieracium pilosella</i>)
Eurytoma cynipsea	5	ES(5) Nieves-Aldrey & Askew 2002
Trichomalus sp.	5	FR(5)*
Aulacidea scorzonerae (Giraud)		(<i>Scorzonera austriaca</i> , <i>S. humilis</i> , <i>S. rosea</i>)
Sycophila scorzonerae	6	AT(3) Mayr 1905, FR(3) Laboulbène 1877 como <i>Decatoma neesi</i> , Mayr 1905
Sycophila submutica	1	SE(1) Claridge 1959a ex ' <i>Aulacidea macula</i> Förster'
Idiomacromerus mayri	4	HU(1) Szelenyi 1957, Erdös 1966, FR(3) Laboulbène 1877 como ' <i>scorzonerae</i> ' Giraud nombre ms
Torymus chloromerus		DE Weidner 1960, Sellenschlo & Wall 1984 como <i>hieracii</i> ex ' <i>Aulacidea macula</i> Förster'
Eupelmus vesicularis		FR Laboulbène 1877 como <i>degeeri</i> y <i>maculipes</i>
Aulacidea subterminalis Niblett		(<i>Hieracium pilosella</i> principalmente, <i>H. vulgatum</i>)
Eurytoma sp. cercana a aspila	2	ES(2)*
Sycophila flavicollis	1	ES(1)*
Glyphomerus tibialis	1	ES(1) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986
Ormyrus salmanticus	5	ES(5) Nieves-Aldrey 1984a, 2005c
Aulacidea subterminalis	7	ES(7)
Aulacidea tragopogonis (Thomson)		(<i>Tragopogon pratensis</i> , <i>T. dubius</i> (HU))
Eurytoma aspila	86	BG(8) Stojanova 2004, DE Otten 1940 como <i>E. cynipsea</i> , ES(60) Nieves-Aldrey & Askew 2002, GB(3)*, GR(15)*
Eurytoma cynipsea	6	GB(6)*
Sycophila mayri	32	HU(32) Erdös 1966
Adontomerus impolitus	121	ES(121) Askew & Nieves-Aldrey 1988, Askew <i>et al.</i> 2004
Idiomacromerus mayri	1	HU(1) Erdös 1966
Torymus chloromerus	98	GB(98)*
Ormyrus speculifer	9	HU(9) Erdös 1966
Homoporus subniger	3	ES(3) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986
Pteromalus hieracii	79	ES(1) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986, GB(77) Askew 1970, HU(1) Erdös 1966, SE Thomson 1878
Pteromalus vibulenus	10	GB(10) Askew 1970 como <i>P. berylli</i> ?
Eupelmus microzonus	10	ES(10)*
Eupelmus vesicularis	2	ES(2)*
(<i>Calosota obscura</i>)	8	ES(8)* [probablemente parasitoide de larvas de coleoptero en el tallo]
Aulacidea tragopogonis	830	ES(18), GB(812)



Aylax hypecoi Trotter		(<i>Hypecoum geslini</i> , <i>H. grandiflorum</i> , <i>H. imberbe</i> , <i>H. procumbens</i>)
Eurytoma aemula		BG Stojanova 2005
Eurytoma jaceae		BG Stojanova 2005
Glyphomerus aylax	168	BG(168) Stojanova 2005, Nieves-Aldrey & Melika 2005 como <i>G. tibialis</i>
Exopristoides hypecoi	224	BG(224) Zerova <i>et al.</i> 2004b, Stojanova 2005
Cyrtoptyx sp.		BG Stojanova 2005
Pteromalus ?bedeguaris	1	BG(1) Nieves-Aldrey & Melika 2005
Eupelmus microzonus	3	BG(3) Stojanova 2005, Nieves-Aldrey & Melika 2005
Eupelmus vesicularis		BG Stojanova 2005
(Braconidae sp.)	1	BG(1) Stojanova 2005
Aylax minor Hartig		(<i>Papaver rhoeas</i> , y menos frecuentemente <i>P. dubium</i> , <i>P. argemone</i>)
Eurytoma infracta	3	ES(3)*
Idiomacromerus papaveris	253	AD Bellido & Pujade-Villar 1999, ES(194) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986, Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(59) Askew & Nieves-Aldrey 1988
Ormyrus capsalis	119	ES(60) Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(59) Askew 1994
Ormyrus papaveris	15	AD Bellido & Pujade-Villar 1999, ES(8) Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(7)*
Pteromalus papaveris	38	FR(37)*, GB(1)*
Eupelmus atropurpureus	1	FR(1)*
Eupelmus microzonus	44	ES(40) Askew & Nieves-Aldrey 2000, PT(4) Askew & Nieves-Aldrey 2000
Eupelmus vesicularis	24	FR(24)*
Baryscapus papaveris	46	ES(46) Nieves-Aldrey & Askew 2002
(Pseudotorymus papaveris)	9	ES(5)*, FR(4)*[parasitoides de Cecidomyiidae]
(Calosota dusmeti)	1	ES(1)*
(Aprostocetus epicharmus)	91	ES(91)* [probablemente atacando Cecidomyiidae]
Aylax minor	319	ES(69), FR(250)
Aylax papaveris (Perris)		(<i>Papaver dubium</i> principalmente; <i>P. rhoeas</i> (GB))
Sycophila mellea	1	FR(1)*
Chalcimerus borceai	2	ES(2)*
Idiomacromerus papaveris	11	ES(9) Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(2) Laboulbène 1877, HR Bouček 1977, HU Györfi 1944, 1962
Ormyrus capsalis	37	ES(6)*, FR(31)*
Ormyrus papaveris	943	AT(1) Mayr 1904, DE(146) Mayr 1904, Otten 1940, Weidner 1960, ES(636) Nieves-Aldrey 1984, Pujade-Villar 1989b, Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(17) Laboulbène 1877, GB(143) Jennings 2001, HU Györfi 1962
Pteromalus hieracii	6	GB(6)*
Pteromalus papaveris	8	DE Otten 1940, GB(8) Graham 1969, Jennings 2001
Eupelmus aseculatus	4	ES(4) Askew & Nieves-Aldrey 2000 como <i>E. (Macroneura) sp. indet. B</i>
Eupelmus atropurpureus	3	FR(3)*



Catálogo de parasitoides e inquilinos

Eupelmus vesicularis	4	GB(4) Jennings 2001
Baryscapus papaveris	120	ES(98) Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(22) Graham 1991
(Eurytoma robusta)		AT Mayr 1878
(Pseudotorymus papaveris)	79	DE Otten 1940, ES(79) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986, Nieves-Aldrey & Askew 2002 [probablemente atacando Cecidomyiidae]
(Aprostocetus epicharmus)	51	ES(1)*, FR(50)* [probablemente atacando Cecidomyiidae]
Aylax papaveris	736	DE(2), ES(109), FR(257), GB(368)
Barbotinia ó Aylax minor		(<i>Papaver</i> sp.)
Idiomacromerus papaveris	1	ES(1)*
Baryscapus papaveris	1	ES(1)*
Barbotinia or Aylax papaveris		(<i>Papaver</i> sp.)
Idiomacromerus papaveris	88	ES(88)*
Eupelmus microzonus	26	ES(26)*
Baryscapus papaveris	315	ES(315)*
Parnips nigripes	1	ES(1)*
(Pseudotorymus papaveris)	1	ES(1) [probablemente atacando Dasyneura papaveris]
(Aprostocetus epicharmus)	14	ES(14) [probablemente atacando Dasyneura papaveris]
Barbotinia oraniensis (Barbotin)		(<i>Papaver dubium</i> , <i>P. rhoeas</i>)
Eurytoma infracta	16	ES(16) Nieves-Aldrey & Askew 2002, RO Andriescu 1971 (como 'aylaxi' nom. nud.)
Sycophila sp.	1	ES(1)*
Chalcimerus borceai	57	AL(2) Askew & Nieves-Aldrey 1988, BG Andriescu 1971, ES(55) Askew & Nieves-Aldrey 1988, Nieves-Aldrey & Askew 2002, GR Andriescu 1983, RO Andriescu 1971
Idiomacromerus papaveris	88	ES(88) Askew & Nieves-Aldrey 1988, Nieves-Aldrey & Askew 2002
Glyphomerus tibialis	1	ES(1)*
Ormyrus papaveris	20	ES(20) Nieves-Aldrey & Askew 2002
Ormyrus capsalis	9	ES(9)*
Pteromalidae sp. indet.	2	ES(2)*
Eupelmus microzonus	26	ES(26) Askew & Nieves-Aldrey 2000
Aprostocetus forsteri	1	ES(1)*
Baryscapus sp. cercana a papaveris	15	ES(1)*
Parnips nigripes	148	AL(60) Barbotin 1964, ES(88) Ronquist & Nieves-Aldrey 2001, RO Andriescu 1971
(Pseudotorymus papaveris)	46	ES(46) Nieves-Aldrey & Askew 2002 [probablemente atacando Cecidomyiidae]
Barbotinia oraniensis	67	BG, ES(67), GR, RO
Diastrophus mayri Reinhard		(<i>Potentilla argentea</i>)



Eurytoma mayri	6	DE Mayr 1878, FI(6) Vikberg 1982
Glyphomerus tibialis	4	FI(4) Vikberg 1982
Ormyrus graciosus	5	AT(5) Mayr 1904, DE Otten 1940 mal identificado como <i>punctiger</i>
Ormyrus rufimanus	3	DE(3) Mayr 1904 como <i>punctiger</i> var.
Eupelmus vesicularis		DK Bakkendorf 1965
Diastrophus rubi (Bouché)		
<i>(Rubus fruticosus</i> ag., <i>R. caesius</i>)		
Eurytoma mayri	803	AT(3) Mayr 1878, Ferrière 1950, DE(215)*, ES(77) Pujade-Villar 1992b, 2003, FR(146) Laboulbène 1877 como ' <i>diastrophii</i> ' Giraud ms, GB(351)*, IT(11)*
Eurytoma sp. indet. A	1	DE(1)*
Torymus rubi	1439	DE(304) Förster 1840 como <i>splendidus</i> , Otten 1940 como <i>abbreviatum</i> , Graham & Gijswijt 1998, ES(487) Pujade-Villar 1992b, FR(339) Laboulbène 1877, GB(91)*, IT(5)*, UA(213) Zerova <i>et al.</i> 2003b
Ormyrus rufimanus	6	AT(1) Mayr 1904 como <i>punctiger</i> var., FR(5)*
Eupelmus urozonus	17	DE(3)*, ES(1)*, FR(13) Laboulbène 1877 como <i>annulicornis</i>
Eupelmus vesicularis	5	ES(2) Pujade-Villar 1989a, 1992b, FR(3)*
(Torymus auratus)	4	GB(4)*
(Torymus sp.)	1	GB(1)*
(Ormyrus orientalis)		HU Györfi 1962 como <i>hungaricus</i>
(Aprostocetus rubi)	2	DE(2)*
Diastrophus rubi	1045	DE(32), ES(688), FR(132), GB(193)
Hedickiana levantina (Hedicke)		
<i>(Salvia triloba)</i>		
Eurytoma cynipsea	22	JO(22)*
Eurytoma infracta	5	JO(5)*
Glyphomerus tibialis	30	JO(30)*
Baryscapus ?papaveris	480	JO(480)*
(Braconidae sp.)	1	JO(1)*
Hedickiana levantina	57	JO(57)
Iraella hispanica Nieves-Aldrey		
<i>(Papaver dubium, P. rhoeas)</i>		
Parnips nigripes	34	ES(34) Nieves-Aldrey 2005b
Iraella hispanica	6	ES(6)
Iraella luteipes (Thomson) (= <i>Timaspis papaveris</i> Kieffer) (<i>Papaver somniferum</i>)		
Eurytoma cynipsea	1	ES(1)*
Eurytoma sp. cercana a jaceae	71	ES(71)*
Idiomacromerus luteus	2	ES(2)*
Idiomacromerus mesoplanus	1	ES(1)*
Homoporus subniger	4	HU(4) Szelényi 1956
Trichomalus sp. cercana a tenellus	114	ES(114) Garrido-Torres & Nieves-Aldrey 1999, Nieves-Aldrey & Askew 2002
Eupelmus microzonus	1	ES(1)*
(Calosota obscura)	1	ES(1)*



Catálogo de parasitoides e inquilinos

<i>Iraella luteipes</i>	78	ES(78)
Isocolus areolata Giraud*		(<i>Centaurea maculosa</i> , achenes)
<i>Sycophila submutica</i>	13	AU(9) Baumann & Vidal 1992, HU(4) Baumann & Vidal 1992
<i>Idiomacromerus mayri</i>	3	AU(3) Baumann & Vidal 1992
<i>Pteromalus</i> sp. (<i>Pronotalia</i> sp.)	1 2	AU(1) Baumann & Vidal 1992 AU(2) Baumann & Vidal 1992
Isocolus jaceae (Schenck)		(<i>Centaurea jacea</i> , <i>C. nigra</i> , etc.)
<i>Eurytoma jaceae</i>	8	AT(2) Mayr 1878, Ferrière 1950, DE(4) Mayr 1878, FI(4) Vikberg 1982
<i>Eurytoma strigifrons</i>	19	GB(19)*
<i>Eurytoma</i> sp. indet. B	1	GB(1)*
<i>Sycophila submutica</i>	1	?AT Mayr 1905, GB(1)*
<i>Ormyrus graciosus</i>	2	?DE(1) Mayr 1904, GB(1)*
<i>Pteromalus hieracii</i>	3	GB(3)*
<i>Pteromalus ochrocerus</i>	4	FI(4) Vikberg 1982
<i>Pteromalus vibulenus</i>	1	GB(1)*
<i>Aprostocetus forsteri</i> (<i>Idiomacromerus papaveris</i>)		?FR Graham 1987 DE Sellenschlo & Wall 1984
<i>Isocolus jaceae</i>	18	FR(5), GB(13)
Isocolus leuzeae Nieves-Aldrey & Parra		(<i>Leuzea conifera</i>)
<i>Eurytoma strigifrons</i>	1	ES(1)*
<i>Sycophila submutica</i>	17	ES(17)*
<i>Adontomerus crassipes</i>	3	ES(3) Askew <i>et al.</i> 2004
<i>Isocolus leuzeae</i>	83	ES(83)
Isocolus lichtensteini (Mayr) (= <i>latreillei</i> Kieffer <i>sensu</i> Tavares, <i>ibericus</i> Tavares, <i>tavaresi</i> Nieves-Aldrey)		(<i>Centaurea aspera</i> , <i>C. melitensis</i> , <i>C. nicaeensis</i> , <i>C. salamantina</i> , <i>C. sonchifolia</i> , <i>C. sphaerocephala</i>)
<i>Eurytoma aspila</i>	1	ES(1) Pujade-Villar 2003
<i>Eurytoma cynipsea</i>	4	ES(4)*
<i>Eurytoma strigifrons</i>	147	ES(147) Nieves-Aldrey & Askew 2002
<i>Eurytoma timaspidis</i>	2	ES(2)*
<i>Sycophila submutica</i>	44	ES(44) Nieves-Aldrey & Askew 2002, Pujade-Villar 2003, FR Mayr 1905
<i>Adontomerus crassipes</i>	129	ES(129) Askew & Nieves-Aldrey 1988, Nieves-Aldrey & Askew 2002, Askew <i>et al.</i> 2004
<i>Ormyrus graciosus</i>	1	ES(1)*
<i>Eupelmus atropurpureus</i>	1	ES(1) Askew & Nieves-Aldrey 2000
<i>Eupelmus microzonus</i>	9	ES(9) Askew & Nieves-Aldrey 2000
<i>Eupelmus muellneri</i>	2	ES(2) Askew & Nieves-Aldrey 2000
(<i>Pseuderimerus</i> sp. nr <i>luteus</i>)	1	ES(1)*
(<i>Calosota obscura</i>)	1	ES(1)* [con toda probabilidad parasitoide de larva de coleoptero]
(<i>Platynocheilus</i> ? <i>cuprifrons</i>)	1	ES(1)*



Isocolus lichtensteini	141	ES(141)
Isocolus scabiosae (Giraud) forma rogenhoferi Wachtl (en achenios de <i>Centaurea scabiosa</i> , también <i>C. sadleriana</i>)		
Eurytoma strigifrons	77	AD(15) Bellido & Pujade-Villar 1999 (como <i>sp. nr. tibialis</i>), DE(10) Vidal 1993, ES(1)*, FI(4) Vikberg 1982, FR(2) Baumann & Vidal 1992, GB(45) Claridge 1961a
Eurytoma sp.	3	FR(3) Baumann & Vidal 1992
Sycophila submutica	87	AD Bellido & Pujade-Villar 1999, CH(3) Baumann & Vidal 1992, DE(23) Baumann & Vidal 1992, Vidal 1993, ES(11) Nieves-Aldrey 1983b, FR(15) Baumann & Vidal 1992, GB(33) Claridge 1959a, HU(2)*
Idiomacromerus mayri		HU Erdős 1966
Ormyrus graciosus	59	AT(5) Mayr 1904 ex cabezuelas de <i>Centaurea scabiosa</i> , CH(1) Baumann & Vidal 1992, DE(4) Baumann & Vidal 1992, ES(20) Nieves-Aldrey 1984a, FI(4) Vikberg 1982, FR(9) Laboulbène 1877 (como ' <i>scabiosae</i> '), Baumann & Vidal 1992, GB(14)*, HU(2)*
Pteromalus ochrocerus	11	DE(1) Baumann & Vidal 1992, FI(4) Vikberg 1982, FR(1) Baumann & Vidal 1992, GB(3) Graham 1969, SE(2)*
Pteromalus vibulenus	36	GB(31) Graham 1969, Askew 1970 (como <i>berylli?</i>) HU(5)*
Pteromalus sp.	7	DE(6) Baumann & Vidal 1992, FR(1) Baumann & Vidal 1992
Eupelmus urozonus	1	DE(1) Vidal 1993
Eupelmus vesicularis	4	DE(1) Vidal 1993, FR Laboulbène 1877 como <i>degeeri</i> , GB(3)*
Aprostocetus forsteri (Eurytoma compressa)	3	HU Szelenyi 1941 como <i>citrinus</i> , Graham 1987 DE(3) Vidal 1993 como <i>E. tibialis</i>
(Stenoselma nigrum)	1	DE Vidal 1993
(Aprostocetus epicharmus)	7	ES(7)* [probablemente atacando Cecidomyiidae]
(Baryscapus gradwelli)	3	ES(3)* [probablemente atacando Tephritidae]
(Braconinae sp.)	2	SE(2)*
Isocolus scabiosae forma rogenhoferi	32	FR(1), GB(15), HU(16)
Isocolus scabiosae (Giraud) (agallas en tallo, raíz y ocasionalmente en peciolas de hojas de <i>Centaurea scabiosa</i> , etc.)		
Eurytoma sp. indet. B	46	FR(43)*, GB(3)*
Eurytoma sp. indet. C	4	FR(4)*
Sycophila submutica	9	DE(9) Baumann & Vidal 1992
Pteromalus hieracii	3	FR(3)*
Eupelmus vesicularis	3	FR(3)*
Gelis ?papaveris (Torymus cyaneus)	1	GB(1)* Riedel 1910, Sellenschlo & Wall 1984 como <i>Syntomaspis lazulina</i>
Isocolus scabiosae	126	FR(6), GB(120)



Catálogo de parasitoides e inquilinos

Isocolus serratulae (Mayr)	(<i>Serratula heterophylla</i>)
Sycophila submutica	AT Mayr 1905
Ormyrus graciosus	2 DE(2) Mayr 1904
Isocolus tauricus Diakontschuk	(<i>Centaurea solstitialis</i> , achenes)
Eurytoma sp.	1 FR(1) Baumann & Vidal 1992
Sycophila submutica	4 FR(4) Baumann & Vidal 1992
Idiomacromerus mayri	2 FR(2) Baumann & Vidal 1992
Ormyrus graciosus	6 FR(6) Baumann & Vidal 1992
Eupelmus microzonus	2 FR(2) Baumann & Vidal 1992
Isocolus sp.	(<i>Centaurea paniculata</i> , achenes)
Eurytoma sp.	27 FR(27) Baumann & Vidal 1992
Sycophila submutica	8 FR(8) Baumann & Vidal 1992
Idiomacromerus mayri	1 FR(1) Baumann & Vidal 1992
Ormyrus graciosus	8 FR(8) Baumann & Vidal 1992
Pteromalus sp.	2 FR(2) Baumann & Vidal 1992
Eupelmus vesicularis	1 FR(1) Baumann & Vidal 1992
Liposthenes glechomae (Linnaeus) (= latreillei Kieffer) (<i>Glechoma hederacea</i> , <i>G. hirsuta</i>)	
Eurytoma sp. cercana a infracta	1 GB(1)*
Sycophila submutica	Zerova 1995
Glyphomerus tibialis	Sellenschlo & Wall 1984
Torymus cingulatus	428 AT(1) Graham & Gijswijt 1998, DE(1)*, ES(3) Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(58) Laboulbène 1877, GB(363)*, HU(1)*, IE(1) O'Connor <i>et al.</i> 2000
Torymus rubi	74 DE(9)*, FR(28)*, GB(37)*
Phaenocytyus glechomae	22 FR(6) Laboulbène 1877, GB(14) Askew 1970, HU(2)*
Eupelmus atropurpureus	1 GB(1)*
E. vesicularis	16 FR Laboulbène 1877 como <i>brachypterus</i> , GB(16)*
Tetrastichinae sp.	FR Laboulbène 1877 como <i>Tetrastichus glechomae</i> Giraud ms
Ichneumonidae sp. (forma áptera)	1 GB(1)*
(Ichneumonidae sp.)	1 GB(1)*
Liposthenes glechomae	43 FR(17), GB(24), HU(2)
Liposthenes kernerii (Wachtl)	(<i>Nepeta latifolia</i> , <i>N. beltranii</i>)
Ormyrus diffinis	17 ES(17) Nieves-Aldrey & Askew 2002
Coelopisthia sp.	4 ES(4)*
Eupelmus microzonus	4 ES(4) Nieves-Aldrey & Askew 2002
Eupelmus vesicularis	3 ES(3) Askew & Nieves-Aldrey 2000
Aprostocetus sp.	8 ES(8) Nieves-Aldrey & Askew 2002
Liposthenes kernerii	29 ES(29)
Neaylax nemorosae (Balás)	(<i>Salvia nemorosa</i>)
Ormyrus diffinis	HU Györfi 1962 (as <i>Tribaeus affinis</i>)



Neaylax salviae (Giraud)	(<i>Salvia lavandulifolia</i> (ES), <i>S. officinalis</i> , <i>S. pratensis</i> , <i>S. nemorosa</i> (= <i>silvestris</i> auct.))
Eurytoma infracta	206 ES(9) Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(197)*, HR Mayr 1904
Glyphomerus tibialis	Sellenschlo & Wall 1984
Ormyrus diffinis	HU Györfi 1962, ?YU Bouček 1977
Ormyrus wachtli	161 ES(10) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986, Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(6)*, HR Bouček 1977, YU(145) Mayr 1904
Pteromalus ochrocerus	4 FR(4)*
Eupelmus microzonus	1 ES(1) Nieves-Aldrey & Askew 2002, HR Bouček 1977
Eupelmus vesicularis	SI Bouček 1977
Aprostocetus forsteri	Domenichini 1966
Neaylax salviae	2 ES(2)
Neaylax verbenacus (Nieves-Aldrey)	(<i>Salvia verbenaca</i> , <i>S. pratensis</i>)
Eurytoma infracta	181 ES(181) Nieves-Aldrey & Askew 2002
Ormyrus wachtli	180 ES(180)*
(Baryscapus sp. evonymellae gp)	4 ES(4)* (obtenidos de <i>S. verbenaca</i> con agallas <i>N. verbenacus</i> , el hospedador más probable)
Neaylax verbenacus	2 ES(2)
Neaylax versicolor (Nieves-Aldrey)	(<i>Fumaria capreolata</i> , <i>F. officinalis</i>)
	El emplazamiento de esta especie en el género <i>Neaylax</i> es provisional
Rivasia fumariae	14 ES(14) Askew & Nieves-Aldrey 2005
Neaylax versicolor	48 ES(48)
Phanacis caulicola (Hedicke)	(En tallos de <i>Picris comosa</i> , <i>P. echioides</i> , <i>P. hieracoides</i>)
Eurytoma aspila	366 ES(118) Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(248)*
Eurytoma ?centaureae	27 GB(27) Jennings 2004a
Eurytoma cynipsea	2 ES(1)*, GB(1)*
Sycophila mayri	2 ES(2) Nieves-Aldrey & Askew 2002
Idiomacromerus sp.	1 ES(1)*
Homoporus subniger	100 ES(30) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986, Nieves-Aldrey & Askew 2002 [como <i>fulviventris</i>] FR(27)*, GB(43) Jennings 2004a
Pteromalus hieracii	3 GB(3)*
Stinoplus etearchus	13 GB(13) Askew 1970, Jennings 2004a
Stinoplus pervasus	2 FR(2)*
Eupelmus vesicularis	46 ES(3) Askew & Nieves-Aldrey 2000, FR(26)*, GB(17) Jennings 2004a
(Spaniopus dissimilis)	1 GB(1) Jennings 2004a
(Calosota obscura)	1 ES(1)*
Phanacis caulicola	1495 ES (1), FR(304), GB(1190)
? Phanacis caulicola	(En cabezas florales de <i>Picris aculeata</i>)



Catálogo de parasitoides e inquilinos

Eurytoma aspila	8	IT(8)*
Eurytoma cynipsea	1	IT(1)*
Idiomacromerus urospermi	26	IT(26)*
Ormyrus orientalis	1	IT(1)*
Eupelmus microzonus	3	IT(3)*
Eupelmus muellneri	3	IT(3)*
?Phanacis caulicola	88	IT(88)
?Phanacis caulicola		(En cabezas florales de <i>Picris comosa</i>)
Eurytoma ?aspila	4	ES(4)*
Idiomacromerus urospermi	3	ES(3)*
Phanacis centaureae Förster		(<i>Centaurea aspera</i> , <i>C. jacea</i> , <i>C. nigra</i> , <i>C. scabiosa</i> , <i>C. sadleriana</i> (HU))
Eurytoma aspila	478	AT Mayr 1878 (como <i>phanacidis</i>), DE Mayr 1878 como <i>phanacidis</i> , Otten 1940 como <i>phanacidis</i> , ES(126) Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR*, GB(352) Jennings 2004a
Eurytoma centaureae	464	ES(6)*, FR*, GB(458) Claridge & Askew 1960, Jennings 2004a
Eurytoma cynipsea	1	ES(1)*
Sycophila mayri	778	AT Mayr 1905 como <i>mellea</i> , ES(525) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986, Nieves-Aldrey & Askew 2002, HU Erdős 1959
Sycophila submutica	1	AT Mayr 1905, ES(1) Nieves-Aldrey & Askew 2002
Idiomacromerus centaureae	67	ES(67) Askew & Nieves-Aldrey 1988, Nieves-Aldrey & Askew 2002, Askew <i>et al.</i> 2004
Idiomacromerus semiaenea	3	ES(3) Askew <i>et al.</i> 2004
Torymus chloromerus	22	DK(22) Hoffmeyer 1930 (como <i>centaureae</i>)
Ormyrus wachtli	10	AT(10) Mayr 1904, FR*
Ormyrus sp. cercana a <i>destefanii</i>	70	ES(67) Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(3)*
Homoporus fulviventris	47	ES(47) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986, Nieves-Aldrey & Askew 2002
Homoporus subniger	113	ES(47) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986, Garrido-Torres & Nieves-Aldrey 1999, Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(2)*, GB(58) Askew 1970, Jennings 2004a, HU(6) Szelényi 1956
Pteromalus hieracii	10	GB(10) Graham 1969, Jennings 2004a, SE Thomson 1878
Chlorocyttus diversus	141	ES(1)*, FR(1)*, GB(139) Graham & Claridge 1965, Jennings 2004a
Eupelmus atropurpureus	1	ES(1)*
Eupelmus microzonus	16	ES(16) Askew & Nieves Aldrey 2000
Eupelmus vesicularis	64	DK Bakkendorf 1965, ES(30) Askew & Nieves-Aldrey 2000, FR*, GB(34) Jennings 2004a
Brasema stenus	31	ES(31)*
Baryscapus sp. B nr <i>papaveris</i>	22	ES(22)*
(<i>Calosota obscura</i>)	23	ES(23)*
(<i>Aprostocetus epicharmus</i>)	1	ES(1)*
(? <i>Synergini</i> sp. indet.)	1	GB(1)*
Phanacis centaureae	1396	ES(440), GB(956)



Phanacis hypochoeridis (Kieffer)		(<i>Hypochoaeris radicata</i> , <i>H. glabra</i>)
Eurytoma cynipsea	911	ES(87) Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(27)*, GB(765) Connold 1901, Ellis 2002, Jennings 2004a, GR(32)*
Eurytoma hypochoeridis	82	DE(2) Mayr 1878, FR(11)*, GB(67) Claridge & Askew 1960, Ellis 2002, Jennings 2004a, IE(2) O'Connor <i>et al.</i> 2000
Eurytoma timaspidis	4	ES(4)*
Idiomacromerus urospermi	3	ES(3)*
Glyphomerus tibialis	8	ES(8)*
Thaumatorymus notanisoides		TN Ferrière & Novicky 1954, HR Ferrière & Novicky 1954, Bouček 1977
Homoporus subniger	2	ES(1) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986, FR*, GB(1) Jennings 2004a
Pteromalus hieracii	1	GB(1)*
Pteromalus vibulenus	28	GB(28) Ellis 2002, Jennings 2004a
Stinoplus etearchus	72	FR(11)*, GB(60) Askew 1970, Ellis 2002, Jennings 2004a, IE(1) O'Connor <i>et al.</i> 2000
Mesopolobus mediterraneus	35	GB(35) Askew 1970
Mesopolobus sp. cercana a mesostenus	1	GB(1)*
Leptomraporus nicaee	3	GB(3) Ellis 2002
Eupelmus atropurpureus	1	GB(1)*
Eupelmus vesicularis	58	AD(6) Segú-López & Pujade-Villar 2000, ES(1)*, FR(4)*, GB(46) Ellis 2002, GR(1)*
Baryscapus sp.	2	ES(2) Nieves-Aldrey & Askew 2002
(Sycophila submutica)	1	GB(1) Askew 1962
(Syntomopus incisus)	1	GB(1) Askew 1970
(Ootetrastichus crino)	1	GB(1)*
Phanacis hypochoeridis	1358	ES(111), FR(50), GB(1196), GR(1)
Phanacis zwolferi Nieves-Aldrey		(<i>Silybum marianum</i>)
Phanacis zwolferi	48	ES(27), FR(21) [Mirar también <i>Aulacidea freesei</i> y el material obtenido de forma indeterminada de ambas especies en conjunto, <i>A. freesei</i> ó <i>P.zwolferi</i> , en tallos de <i>Silybum marianum</i> y <i>Notobasis syriaca</i>]
Rhodus cyprius (Houard) (= R. oriundus Quinlan, Salviela kezivi Melika) (<i>Salvia triloba</i> (= <i>fruticosa</i>); registro original en <i>Phlomis cretica</i> incorrecto [Pujade-Villar (1997)])		
Eurytoma jaceae	4	IL(4) (Zerova <i>et al.</i> 2003a)
Eurytoma pseudocynipsea	10	IL(10) (Zerova <i>et al.</i> 2003a)
Eurytoma salvicola	5	IL(5) (Zerova <i>et al.</i> 2003a)
Eurytoma strigifrons	15	GR(1)*, IL(14) (Zerova <i>et al.</i> 2003a)
Sycophila submutica	90	GR(89)* (solamente hembras), TR(1)*
Glyphomerus tibialis	20	GR(18)*, TR(2)*
Idiomacromerus papaveris	1	IL(1) (Zerova <i>et al.</i> 2003a)
Ormyrus diffinis	20	IL(20) (Zerova <i>et al.</i> 2003a)
Eupelmus urozonus	1	IL(1) (Zerova <i>et al.</i> 2003a)
Eupelmus vesicularis	1	IL(1) (Zerova <i>et al.</i> 2003a)



Catálogo de parasitoides e inquilinos

(<i>Anastatus temporalis</i>)	6	GR(6) Askew 2005
(Ichneumonidae (Cryptinae) sp.)	1	GR(1)*
<i>Rhodus cyprius</i>	84	GR(51), IL(11), TR(22)
Timaspis cichorii Kieffer		(<i>Cichorium intybus</i>)
<i>Eurytoma aspila</i>	263	ES(263) Nieves-Aldrey & Askew 2002
<i>Eurytoma cynipsea</i>	118	ES(118) Nieves-Aldrey & Askew 2002
<i>Eurytoma ?centaureae</i>	4	ES(4)*
<i>Eurytoma ?infracta</i>	2	ES(2)*
<i>Idiomacromerus centaureae</i>	2	ES(2)*
<i>Idiomacromerus semiaenea</i>	6	ES(6)*
<i>Ormyrus</i> sp.	1	ES(1)*
<i>Homoporus subniger</i>	27	ES(27) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986, Garrido-Torres & Nieves-Aldrey 1999 (como <i>fulviventris</i>)
<i>Stinoplus</i> sp. cercana a <i>etearchus</i>	1	ES(1) Garrido-Torres & Nieves-Aldrey 1999
<i>Eupelmus microzonus</i>	3	ES(3)*
<i>Baryscapus</i> sp. B nr <i>papaveris</i>	93	ES(93)*
<i>Timaspis cichorii</i>	301	ES(301)
Timaspis lamsanae Perris		(<i>Lapsana communis</i>)
<i>Eurytoma aspila</i>	2	ES(2)*
<i>Eurytoma cynipsea</i>	4	FR(4)*
<i>Eurytoma hypochoeridis</i>	30	ES(28)*, FR(2)*
<i>Eurytoma timaspidis</i>	4	FR(4)*
<i>Eurytoma</i> sp. indet. D	1	FR(1)*
<i>Torymus lamsanae</i>	8	FR(8) Laboulbène 1877, Graham & Gijswijt 1998
<i>Homoporus subniger</i>	3	ES(3)*
<i>Pteromalus hieracii</i>	12	DE(1)*, FR(11)*
<i>Stinoplus lamsanae</i>	169	DE(5)*, ES(68) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986, Garrido-Torres & Nieves-Aldrey 1999, FR(96) Laboulbène 1877 como <i>lamsanae</i> Giraud ms
<i>Eupelmus seculatus</i>	1	ES(1)*
<i>Eupelmus urozonus</i>	1	ES(1)*
<i>Eupelmus vesicularis</i>	7	ES(5)*, FR(2)*
<i>Bracon</i> sp.	1	FR(1)*
(<i>Calosota obscura</i>)	2	FR(2)* [probablemente atacando coleoptero en la agalla]
<i>Timaspis lamsanae</i>	611	DE(17), ES(393), FR(201)
Timaspis lusitanica Tavares (= crepidos Weidner) (<i>Crepis vesicaria</i> (= <i>Barkausia taraxacifolia</i>), <i>C. biennis</i> , <i>C. capillaris</i> , <i>C. paludosa</i>)		
<i>Eurytoma ?centaureae</i>	2	GB(2) Jennings 2005a (como sp. cercana a <i>rosae</i>)
<i>Eurytoma punctatella</i>	2	GB(2) Jennings 2005a
<i>Pteromalus hieracii</i>	6	GB(6) Jennings 2005a
<i>Stinoplus</i> sp. nr <i>etearchus</i>	2	GB(2) Jennings 2005a
<i>Timaspis lusitanica</i>	45	ES(3), GB(42)



Timaspis phoenixopodos Mayr	(<i>Lactuca viminea</i> (ES))
Eurytoma hypochoeridis	127 ES(54) Nieves-Aldrey & Askew 2002 (como <i>sp.</i> cercana a <i>hypochoeridis</i>), FR(73)*
Euytoma timaspidis	139 ES(43) Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(65) Mayr 1904, GR(31)*
Idiomacromerus ?papaveris	1 ES(1)*
Ormyrus orientalis	1 FR(1)*
Homoporus subniger	9 ES(9) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986, Garrido-Torres & Nieves-Aldrey 1999
Eupelmus vesicularis (Eurytoma aciculata)	19 ES(6) Askew & Nieves-Aldrey 2000, FR(13)* FR Ferrière 1950
Timaspis phoenixopodos	626 ES(376), FR(250)
Timaspis rufipes Ionescu & Roman	(<i>Crepis pulchra</i>)
Timaspis rufipes	5 ES(5)
Timaspis urospermi Kieffer	(<i>Urospermum picroides</i>)
Eurytoma cynipsea	5 ES(5)*
Idiomacromerus urospermi	3 ES(3) Askew <i>et al.</i> 2004
[Calosota obscura]	3 ES(3)*
Vetustia investigata Belizin	(<i>Phlomis tuberosa</i>)
Exopristoides dentatus	2 UA(2) Zerova <i>et al.</i> 2004b
Xestophanes brevitarsis (Thomson)	(<i>Potentilla erecta</i>)
Eurytoma rufipes	64 ES(2) Nieves-Aldrey & Askew 2002, GB(62)*
Sycophila concinna	86 DE(2) Mayr 1905, ES(5) Nieves-Aldrey 1983b, Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR*, GB(79) Claridge 1959a
Pteromalus isarchus	30 FR*, GB(30) Askew 1970
Eupelmus vesicularis	1 FR*, GB(1)*
Agrothereutes abbreviator	1 GB(1)*
Gelis papaveris	3 GB(3)*
Xestophanes brevitarsis	133 ES(3), GB(130)
Xestophanes potentillae (Retzius)	(<i>Potentilla reptans</i>)
Eurytoma rufipes	227 AT(4) Mayr 1878, DE Mayr 1878, ES(27) Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(43)*, GB(153)*
Sycophila concinna	4 FR*, GB(4) Claridge 1959a
Ormyrus rufimanus	115 ES(34)*, FR(79)*, PL(2) Mayr 1904 como <i>punctiger</i> var. <i>rufimanus</i>
Pteromalus isarchus	114 ES(35) Nieves-Aldrey & Martin-Chicote 1986, Garrido-Torres & Nieves-Aldrey 1999, FR(43)*, GB(36) Graham 1969, Askew 1970
Eupelmus seculatus	2 ES(2)*
Eupelmus vesicularis	31 DK Bakkendorf 1965, ES(20)*, FR(4)*, GB(7)*, SE Nees 1834



Catálogo de parasitoides e inquilinos

<i>Gelis papaveris</i>	27	FR(15)*, GB(12)*
<i>Xestophanes potentillae</i>	387	ES(6), FR(38), GB(343)
<i>Xestophanes szepligetii</i> Balás <i>Idiomacromerus papaveris</i> PEDIASPIDINI		(<i>Potentilla recta</i>) HU Szelényi 1957
<i>Pediaspis aceris</i> (Gmelin) (sexual)		(<i>Acer monspessulanum</i> (ES, FR), <i>A. opalus</i> (ES), <i>A. pseudoplatanus</i> (DE, ES, HU, IT)
<i>Eurytoma pediaspisi</i>	691	DE(16) Mayr 1878 como <i>rosae</i> , Gijswijt 1974, ES(170) Pujade-Villar 1994d, FR(411) Laboulbène 1877, Askew 1963, Askew 1975a, HU(61)*, IT(26) Cussigh 1992 como <i>aceris</i> , YU(7) Szelényi 1975
<i>Eurytoma ?pediaspisi</i>	1	IT(1) Cussigh 1992
<i>Eurytoma</i> sp.	3	ES(3) Pujade-Villar 1994d
<i>Sycophila iracemae</i>	31	FR(31)*
<i>Torymus chloromerus</i>	1	DE(1)*
<i>Torymus longicalcar</i>	12	AU?(4) Graham 1994, DE(8)*
<i>Cecidolampa barbotini</i>	384	DE(175)*, ES(35)*, FR(127) Askew 1975a, HU(28)*, IT(39) Cussigh 1992
<i>Cecidostiba docimus</i>	198	DE(39)*, ES(60) Pujade-Villar 1994d, FR(80) Laboulbène 1877, Askew 1961d como <i>fasciata</i> , Askew 1975a, HU(4)*, IT(15) Cussigh 1992
<i>Mesopolobus fasciiventris</i>	12	AT Mayr 1903, DE(12) Mayr 1903
<i>Mesopolobus sericeus</i>	77	DE(73)*, ES(1) Pujade-Villar 1994d, FR(2), IT(1) Cussigh 1992
<i>Reikosiella hungarica</i>	1	FR(1)*
<i>Eupelmus splendens</i>	193	DE(20)*, ES(11) Pujade-Villar 1989a, 1994d, FR(149) Laboulbène 1877 como <i>annulatus</i> , Askew 1975a, HR Bouček 1977, IT(13) Cussigh 1992
<i>Eupelmus urozonus</i>	36	DE(15)*, ES(1)*, FR(17) Laboulbène 1877, Askew 1975a, IT(3) Cussigh 1992 (en alguna ocasion parasitoide de <i>Curculio</i>)
<i>Aulogymnus aceris</i>		76 DE(24) Gijswijt 1974, ES(28) Pujade-Villar 1994d, FR(24) Laboulbène 1877, Askew 1963
<i>Dichatomus acerinus</i>	6698	DE(117) Gijswijt 1974, ES(833) Pujade-Villar 1991b, 1994d, FR(1754) Laboulbène 1877, Askew 1963, Askew 1975a, HR Bouček 1977, HU(58)*, IT(3936) Cussigh 1992
<i>Aprostocetus aethiops</i>	1	DE(1)*
<i>Scambus buoliana</i>	2	IT(2) Cussigh 1992 (parasitoide de <i>Curculio</i>)
<i>Curculio vicetinus</i>		IT Cussigh 1992
<i>Pediaspis aceris</i>	107	DE(23), ES(32), FR(52)
<i>P. aceris</i> (= <i>sorbi</i> Tischbein) (asexual)		(en raíces de <i>Acer pseudoplatanus</i> y otros <i>Acer</i> sp.)
<i>Pediaspis aceris</i>	9	ES(9)
DIPLOLEPIDINI		
<i>Diplolepis eglanteriae</i> (Hartig)		(<i>Rosa canina</i> , <i>R. rubiginosa</i> , <i>R. micrantha</i>)



Eurytoma rosae	23	AT Mayr 1878, DE(1) Mayr 1878, ES(22) Nieves-Aldrey 1983a, Pujade-Villar 1992c, NL Gijswijt 1962
Glyphomerus stigma	6	ES(6) Pujade-Villar 1994c, FR Laboulbène 1877
Torymus bedeguaris		DE Weidner 1960 como <i>rosarum</i>
Torymus eglanteriae	7	DE(7) Mayr 1874, Graham & Gijswijt 1998, HU Györfi 1962
Torymus microstigma	12	DE(5) Vidal 1993, ES(2) Nieves-Aldrey 1983a (como <i>rubi</i>), GB(5)*
Eupelmus urozonus		HU Györfi 1944
Pteromalus bedeguaris	6	DE(1) Vidal 1993, ?ES(5) Garrido-Torres 1996, NL Gijswijt 1962
Caenacis inflexa		FR Laboulbène 1877
Aprostocetus aurantiacus	24	AT Mayr 1878, DE(2) Ratzeburg 1848, Mayr 1878, Graham 1987, DK(6) Vidal 1993, ES(12) Nieves-Aldrey 1983a, FI(4) Vikberg 1982
Aprostocetus eurytomae	7	DE(7) Vidal 1993
Orthopelma brevicorne		GB Gauld & Mitchell 1977
Orthopelma mediator	20	ES(20) Nieves-Aldrey 1983a, Pujade-Villar 1991a, GB Gauld & Mitchell 1977
Periclistus caninae	7	DE(4)*, ES(3) Nieves-Aldrey 1983a, Pujade-Villar 1992c, GB Eady & Quinlan 1963, HU Pujade-Villar <i>et al.</i> 2003
(Torymus laetus)		Sellenschlo & Wall 1984
Diplolepis eglanteriae	5	DE(3), GB(2)
Diplolepis mayri (Schlechtendal)		(<i>Rosa canina</i> , <i>R. rubiginosa</i> , <i>R. cinnamomea</i> (FI))
Eurytoma pistacina	28	ES(1) Pujade-Villar 1992c, Askew <i>et al.</i> 2006b, IR(25) Askew <i>et al.</i> 2006b, TR(2) Doğanlar & Çam 1991 [también en USSR, Zerova & Djakonchuk 1976, como <i>E. setigera</i>]
Eurytoma rosae	474	AD(5) Bellido & Pujade-Villar 1999, DE(3) Vidal 1993, ES(265) Nieves-Aldrey 1983a, Pujade-Villar 1992c, Nieves-Aldrey & Askew 2002, Askew <i>et al.</i> 2006b, FR(6)*, GB Claridge & Askew 1960, IR(186) Askew <i>et al.</i> 2006b, NL Gijswijt 1962, SE(9) Nordlander 1973
Eurytoma sp. cercana a strigifrons	9	ES(9)*
Sycophila biguttata	1	ES(1) Pujade-Villar 1994b, UA Zerova 1995
Sycophila iracemae	5	IR(5)*
Glyphomerus stigma	72	AD(2) Bellido & Pujade-Villar 1999, DE Sellenschlo & Wall 1984, ES(66) Nieves-Aldrey 1983a, Pujade-Villar 1994c, Nieves-Aldrey & Askew 2002, Askew <i>et al.</i> 2006b, FR(1)*, GB(3) Jennings 2005b
Torymus bedeguaris	328	AD(6) Bellido & Pujade-Villar 1999, AZ(74) Zerova <i>et al.</i> 2003b, DE(20) Vidal 1993, DK(8)*, ES(95) Nieves-Aldrey 1983a, Pujade-Villar 1992c, Nieves-Aldrey & Askew 2002, Askew <i>et al.</i> 2006b, FR Sellenschlo & Wall 1984, IR(62) Askew <i>et al.</i> 2006b, MD(1) Zerova <i>et al.</i> 2003b, NL Gijswijt 1962, RU(4) Zerova <i>et al.</i> 2003b, SE(7) Nordlander 1973, UA(51) Zerova <i>et al.</i> 2003b
Torymus flavipes	16	ES(16) Pujade-Villar 1992c (como <i>auratus</i> Fourcroy), Askew <i>et al.</i> 2006b
Torymus rubi	37	AZ(4) Zerova <i>et al.</i> 2003b, DE(2)*, ES(3) Pujade-Villar



Catálogo de parasitoides e inquilinos

		1992c, Askew <i>et al.</i> 2006b, FR(1)*, SE(23) Nordlander 1973 (como <i>macropterus</i>), UA(4) Zerova <i>et al.</i> 2003b
Pteromalus bedeguaris	349	DE(2) Otten 1940, ES(76) Nieves-Aldrey 1983a, Pujade-Villar 1994a, Garrido-Torres & Nieves-Aldrey 1999, Nieves-Aldrey & Askew 2002, Askew <i>et al.</i> 2006b, FR(3)*, IR(267) Askew <i>et al.</i> 2006b, NL Gijswijt 1962, SE(1) Nordlander 1973
Pteromalus fasciatus		FI Vikberg 1982
Pteromalus sp.	1	FR(1)*
Caenacis inflexa	105	AD(1) Bellido & Pujade-Villar 1999, ES(87) Nieves-Aldrey 1983a, Pujade-Villar 1994a, Garrido-Torres & Nieves-Aldrey 1999, Nieves-Aldrey & Askew 2002, Askew <i>et al.</i> 2006b, FI Valkeila 1959, SE(17) Nordlander 1973
Hobbya stenonota	1	IR(1) Askew <i>et al.</i> 2006b
Mesopolobus amaenus	1	IR(1) Askew <i>et al.</i> 2006b
Eupelmus microzonus	1	ES(1)*
Eupelmus urozonus	151	DE(1)*, ES(76) Nieves-Aldrey 1983a, Pujade-Villar 1992c, Nieves-Aldrey & Askew 2002, Askew <i>et al.</i> 2006b, IR(74)*
Eupelmus vesicularis	8	ES(8) Nieves-Aldrey 1983a, Nieves-Aldrey & Askew 2002, Askew <i>et al.</i> 2006b, NL Gijswijt 1962
Pediobius sp. nr saulius	1	IR(1) Askew <i>et al.</i> 2006b
Aprostocetus eurytomae	368	DE(19) Vidal 1993, ES(111) Nieves-Aldrey & Askew 2002 como <i>Aprostocetus sp.</i> , FI(9) Vikberg 1982 (como <i>alveatus</i>), FR(229) Askew 1997
Aprostocetus ?forsteri	1	ES(1)*
Baryscapus pallidae	118	IR(118) Askew <i>et al.</i> 2006b
Baryscapus sp. nr pallidae	29	ES(29)*
Orthopelma mediator	61	ES(52) Nieves-Aldrey 1983a, Pujade-Villar 1992c, FR(7)*, GB(2) Gauld & Mitchell 1977, Jennings 2005b
Periclistus brandtii		247 ES(198) Nieves-Aldrey 1983a, Pujade-Villar 1992c, FR(1)*, GB Eady & Quinlan 1963, HU Pujade-Villar <i>et al.</i> 2003, SE(48) Nordlander 1973
(Pseudotorymus regalis)	3	IR(3) Askew <i>et al.</i> 2006b
(Eupelmus fulvipes)	1	IT(1) Masi 1927
(Pediobius bruchicida)	1	IR(1)*
(Everistes ?roborata)	1	IR(1)*
Diplolepis mayri	143	ES(114), FR(1), GB(7), SE(21)

[Zerova & Djakonchuk (1976) registran diez especies de calcidoideos parasitoides de *D. mayri* en la antigua USSR, incluyendo *Eurytoma cynipicola* Zerova, *Torymus montanus* Zerova & Djakonchuk y *Eupelmus muellneri* Ruschka los cuales no aparecen recogidos en el listado de arriba.]

Diplolepis nervosa (Curtis) (= *centifoliae* (Hartig), *kiefferi* (Loiselle), *rosarum* Giraud)

(*Rosa agrestis* (ES), *R. arvensis*, *R. canina*, *R. pimpinellifoliae*, *R. pouzinii* (ES))

Eurytoma rosae	75	AD(17) Bellido & Pujade-Villar 1999, DE(1) Mayr 1878, ES(6) Pujade-Villar 1992c, Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(15)*, GB(36) Blair 1945, Claridge & Askew 1960, NL Gijswijt 1962
Glyphomerus stigma		FR*



Glyphomerus tibialis		FR*
Torymus microstigma	134	AD(1) Bellido & Pujade-Villar 1999, ES(45)*, FR(40)*, GB(48)*
Torymus rubi		FR*
Pteromalus bedeguaris	19	DE(4) Vidal 1993, FR(12)*, GB(3)*, NL Gijswijt 1962
Pteromalus sp.	2	GB(2)*
Caenacis inflexa		FR Laboulbène 1877
Eupelmus atropurpureus		FR*
Eupelmus urozonus	6	AD(3) Bellido & Pujade-Villar 1999, FR(1)*, GB(2)*
Eupelmus vesicularis		FR*
Aprostocetus aurantiacus	106	DE(15) Vidal 1993, ES(79) Pujade-Villar 1991a, 1992a, Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR*, GB(12)*
Aprostocetus eurytomae	388	ES(37) Pujade-Villar 1992a, FR(227)*, GB(124) Jennings 2003
Orthopelma brevicorne	2	GB(2) Blair 1945
Orthopelma mediator	1	AD(1) Bellido & Pujade-Villar 1999, FR*
Orthopelma sp.	2	GB(2)*
Periclistus caninae	203	AD Bellido & Pujade-Villar 1999, FR(91)*, GB(112) Blair 1945, Eady & Quinlan 1963, Jennings 2003, HU Pujade-Villar <i>et al.</i> 2003
(Torymus ?geranii)	1	FR(1)*
Diplolepis nervosa	40	FR(11), GB(29)
Diplolepis rosae (Linnaeus)		(<i>Rosa canina</i> principalmente; también <i>R. agrestis</i> , <i>R. rubiginosa</i> , <i>R. dumalis</i> , <i>R. dumetorum</i> , <i>R. arvensis</i> , <i>R. micrantha</i> , <i>R. mollis</i> (= <i>villosa</i>), <i>R. rubrifolia</i> , <i>R. Sherardi</i> , etc.)
Eurytoma pistacina	7	TR(7) Doğanlar & Čam 1991
Eurytoma rosae	413	AD(4) Bellido & Pujade-Villar 1999, AT(2) Mayr 1878, Schröder 1967, CH(2) Schröder 1967, DE(11) Weidner 1956, Schröder 1967, ES(42) Schröder 1967, Nieves-Aldrey 1981, 1983a, Pujade-Villar 1992c, Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(6) Laboulbène 1877, Hardouin 1943, Schröder 1967, GB(132) Blair 1945, 1951, Askew 1960, Randolph 2005, HU(19) Györfi 1962, Ács <i>et al.</i> 2002 (en 2 grupos molecularmente separados), Rizzo & Massa en prep., IT(8) Rizzo & Massa en prep., RO(2) Constantineanu <i>et al.</i> 1956, SE(182) Nordlander 1973, SK(1) Schröder 1967, YU(2) Vukasovic 1928
Sycophila biguttata	1	GB(1)*
Glyphomerus stigma	1414	AD(26) Bellido & Pujade-Villar 1999, AT(4) Schröder 1967, CH(52) Schröder 1967, CZ(2) Kolubajiv 1934, DE(103) Weidner 1956, Schröder 1967, ES(619) Schröder 1967, Nieves-Aldrey 1981, 1983a, Nieves-Aldrey & Askew 2002, Pujade-Villar 1991a, 1994c, FR(302) Laboulbène 1877, Hardouin 1943, Schröder 1967, Sellenschlo & Wall 1984, GB(77) Blair 1945, Askew 1960, Randolph 2005, GR(2)*, HR Bouček 1977, HU(19) Györfi 1944, 1962, Rizzo & Massa en prep., IT(183) Rizzo & Massa en prep., RO(2) Constantineanu <i>et al.</i> 1956, SK(11) Schröder 1967, YU(12) Vukasovic 1928
Torymus bedeguaris	1623	AD(3) Bellido & Pujade-Villar 1999, AT(5) Schröder



Catálogo de parasitoides e inquilinos

		1967, BE Leclercq 1941, CH(65) Schröder 1967, CZ(2) Kolubajiv 1934, DE(116) Otten 1940, Weidner 1956, Schröder 1967, DK(61) Hoffmeyer 1925, ES(260) Schröder 1967, Nieves-Aldrey 1981, 1983a, Pujade-Villar 1992c, Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(168) Hardouin 1943, Schröder 1967, Sellenschlo & Wall 1984, GB(578) Blair 1945, Askew 1960, Randolph 2005, GR(2) Pujade-Villar <i>et al.</i> 2002, HR Bouček 1977, HU(19) Györfi 1944, 1962, Rizzo & Massa en prep., IE O'Connor <i>et al.</i> 2000, IT(123) Rizzo & Massa en prep., NL Gijswijt 1962, RO(2) Constantineanu <i>et al.</i> 1956, Andriescu 1993, SE(185) Nordlander 1973, Stille 1984, SK(4) Schröder 1967, UA(7) Zerova <i>et al.</i> 2003b, YU(23) Vukasovic 1928, Bouček 1977
Torymus microstigma	5	GB(5)*
Torymus rubi	155	AT(1) Schröder 1967, CH(3) Schröder 1967, DE(22) Weidner 1956, Schröder 1967, Vidal 1993, DK Hoffmeyer 1925, ES(1) Schröder 1967, FR(5) Hardouin 1943, Schröder 1967, GB(12) Blair 1945, Askew 1960, Graham & Gijswijt 1998, Randolph 2005, HU(1)*, IT(22)*, NL(4) Graham & Gijswijt 1998, RO(2) Constantineanu <i>et al.</i> 1956, SE(53) Nordlander 1973, SK(1) Schröder 1967, UA(5) Zerova <i>et al.</i> 2003b, YU(23) Vukasovic 1928. La mayoría de los registros como <i>T. macropterus</i> .
Ormyrus nitidulus	8	?AT(8) Mayr 1904
Pteromalus bedeguaris	1365	AD(1) Bellido & Pujade-Villar 1999, AT(9) Schröder 1967, CH(35) Schröder 1967, DE(281) Otten 1940, Weidner 1956, Schröder 1967, DK(14) Hoffmeyer 1925, ES(164) Schröder 1967, Nieves-Aldrey 1981, 1983a, Pujade-Villar 1994a, 2003, Garrido-Torres & Nieves-Aldrey 1999, Nieves-Aldrey & Askew 2002 (70), FR(296) Schröder 1967, GB(411) Blair 1945, Askew 1960, Randolph 2005, HU(51) Györfi 1944, 1962, Rizzo & Massa en prep., IT(23) Rizzo & Massa en prep., RO(2) Constantineanu <i>et al.</i> 1956, SE(70) Nordlander 1973, SK(6) Schröder 1967, YU(2) Vukasovic 1928
Caenacis inflexa	1562	AD(2) Bellido & Pujade-Villar 1999, AT(5) Schröder 1967, CH(1) Schröder 1967, DE(163) Schröder 1967, Vidal 1993, ES(2) Pujade-Villar 1994a, Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(38) Schröder 1967, GB(1168) Callan 1944 como <i>periclisti</i> , Askew 1960, Graham 1969, Randolph 2005, HU(25) Györfi 1944, SE(160), Nordlander 1973, SK(1) Schröder 1967
Mesopolobus fasciventris	2	GB(2)*
Mesopolobus sericeus	2	GB(2) Askew 1960, Randolph 2005
Eupelmus urozonus	105	AD(1) Bellido & Pujade-Villar 1999, AT(1) Schröder 1967, CH(4) Schröder 1967, DE(17) Weidner 1956, Schröder 1967, Vidal 1993, ES(17) Schröder 1967, Pujade-Villar 1989a, Nieves-Aldrey & Askew 2002, FR(12) Laboulbène 1877, Schröder 1967, GB(45) Blair 1951, Randolph 2005, HU Györfi 1944, IT(2) Rizzo & Massa en prep., RO(2) Constantineanu <i>et al.</i>



Eupelmus vesicularis	6	1956, SE(2) Nordlander 1973, SK(2) Schröder 1967 DE Otten 1940 (como <i>degeeri</i>), FR(5) Laboulbène 1877 como <i>degeeri</i> , HU(1) Györfi 1944
Aulogymnus skianeuros	5	DE(2) Askew 1984, GB(3)*
Aprostocetus eurytomae	23	ES(16) Nieves-Aldrey & Askew 2002 como <i>Aprostocetus sp.</i> , FR(7) Graham 1996, Randolph 2005
Orthopelma mediator	5565	AD(27) Bellido & Pujade-Villar 1999, AT(38) Schröder 1967, BE Leclercq 1941, CH(46) Schröder 1967, DE(69) Weidner 1956, Schröder 1967, Vidal 1993, DK(40) Hoffmeyer 1925, ES(566) Schröder 1967, Nieves-Aldrey 1981, 1983a, Pujade-Villar 1992c, FR(745) Hardouin 1943, Schröder 1967, GB(2723) Blair 1945, Askew 1960, Gauld & Mitchell 1977, Randolph 2005, HU(167) Györfi 1962, Rizzo & Massa en prep., IT(631) Rizzo & Massa en prep., RO(2) Constantineanu <i>et al.</i> 1956, SE(415) Nordlander 1973, Stille 1984, SK(31) Schröder 1967, YU(65) Vukasovic 1928
Periclistus brandtii	2997	AD(15) Bellido & Pujade-Villar 1999, AT(23) Schröder 1967, BE Leclercq 1941, CH(23) Schröder 1967, CZ(2) Kolubajiv 1934, DE(39) Weidner 1956, DK Hoffmeyer 1925, ES(196) Schröder 1967, Pujade- Villar 1992c, FR(165) Hardouin 1945, Schröder 1967, GB(1516) Blair 1945, Askew 1960, Eady & Quinlan 1963, HU(137) Györfi 1962, Pujade-Villar <i>et al.</i> 2003, RO(2) Constantineanu <i>et al.</i> 1956, SE(859) Nordlander 1973, Stille 1984, SK(18) Schröder 1967, YU(2) Vukasovic 1928
Curculio villosus	5	GB(5) Blair 1939
(Torymus chloromerus)		Sellenschlo & Wall 1984
(Torymus ?nobilis)	2	ES(2) Pujade-Villar 1991a, 2003
(Cecidostiba geganius)	22	ES(22) Pujade-Villar 1991a, 2003
(Spaniopus dissimilis)	1	GB(1) Askew 1960
(Aprostocetus sp.)	2	GB(2) Askew 1960
(Aprostocetus pygmaeus)	1	GB(1)*
(Scambus sp.)	1	SE(1) Nordlander 1973
Diplolepis rosae	4499	AT(12), CH(74), DE(27), ES(650), FR(1007), GB(1843), GR(11), HU(118), IT(322), SE(388), SK(26), YU(21)
Diplolepis spinosissimae Giraud		(<i>Rosa pimpinellifolia</i>)
Eurytoma rosae	499	AT Mayr 1878, DK Bakkendorf 1965, FR(409)*, GB(83) Claridge & Askew 1960, HU(3)*, IE(4) O'Connor <i>et al.</i> 2000, NL Gijswijt 1962
Glyphomerus signifer	6	AT(4) Steffan 1962, FR(2)*
Glyphomerus stigma	237	AD(1) Bellido & Pujade-Villar 1999, DE Sellenschlo & Wall 1984, FR(236)*
Glyphomerus tibialis	299	FR(299)*
Torymus boops	6	GB(6) Jennings 2004b
Torymus microstigma	9	GB(9)*
Torymus rubi	15	DE Sellenschlo & Wall 1984 como <i>macropterus</i> , FR(15)*
Pteromalus bedeguaris	772	FR(771)*, GB(1)*, NL Gijswijt 1962



Catálogo de parasitoides e inquilinos

Pteromalus ?bedeguaris	3	GB(3)*
Pteromalus fasciatus		FI Vikberg 1982
Caenacis inflexa		FR Laboulbène 1877, NL Gijswijt 1962
Eupelmus atropurpureus	69	FR(69)*
Eupelmus vesicularis	103	DK(1) Bakkendorf 1965, FR(100)*, GB(1)*, IE(1) O'Connor <i>et al.</i> 2000, NL Gijswijt 1962
Aprostocetus aurantiacus	7	ES(7) Pujade-Villar 1992a, FR Laboulbène 1877
Aprostocetus eurytomae	814	DE(1) Askew 1997, ES(10) Pujade-Villar 1992a, FR(785)*, GB(18) Askew 1997
Orthopelma brevicorne		GB Gauld & Mitchell 1977
Orthopelma mediator	987	FR(986)*, GB(1) Gauld & Mitchell 1977
Periclistus spinosissimae	2095	FR(1849)*, GB(246) Eady & Quinlan 1963
(Torymus chloromerus)	11	DE Sellenschlo & Wall 1984 como <i>cyanimus</i> , FR(11)*
Diplolepis spinosissimae	842	FR(831), GB(11)
Diplolepis		(agallas esféricas y lisas sin identificar) (<i>Rosa</i> spp.)
Eurytoma rosae	76	ES(64) Pujade-Villar 1992c, FR(6)*, GB(6) Blair 1945
Glyphomerus stigma	7	ES(6) Pujade-Villar 1991a, 1994c, FR(1)*
Torymus bedeguaris	1	ES(1)*
Torymus microstigma	1	GB(1)*
Pteromalus bedeguaris	6	ES(6) Pujade-Villar 1994a
Caenacis inflexa	2	ES(2) Pujade-Villar 1994a
Mesopolobus sericeus	1	GB(1)*
Eupelmus muellneri	1	ES(1)*
Eupelmus urozonus	5	ES(5) Pujade-Villar 1992c
Aprostocetus aurantiacus	25	ES(17)*, HU(8)*
Aprostocetus eurytomae	98	ES(80) Pujade-Villar 1991a, FR(18)*
Orthopelma ?brevicorne	3	GB(3)*
Orthopelma mediator	1	ES(1) Pujade-Villar 1991a
Periclistus caninae	56	ES(38) Pujade-Villar 1992c, FR(6)*, GB(12) Blair 1945
(Torymus rubi)	1	ES(1) Pujade-Villar 1992c



Especies de agallas de Cynipidae presentes en el Paleártico Occidental para las cuales no hay datos de parasitoides.

AYLACINI

Aulacidea abdominalis (Thomson), *Aulacidea andrei* (Kieffer), *Aulacidea arnicae* Hoffmeyer, *Aulacidea ascanica* Dyakonchuk, *Aulacidea discolor* Dyakonchuk, *Aulacidea cacaliae* Belizin, *Aulacidea kiefferi* Cotte, *Aulacidea koelpiniae* Dyakonchuk, *Aulacidea lutigea* Dyakonchuk, *Aulacidea parvula* Dyakonchuk, *Aulacidea phlomica* Belizin, *Aulacidea pumila* (Giraud), *Aulacidea rubi* Dyakonchuk, *Aulacidea schlehtendali* (Rübsaamen), *Aulacidea serratulae* Dyakonchuk, *Aulacidea taurica* Belizin, *Aulacidea tobiasi* Melika, *Aulacidea verticillica* Belizin, *Aylax ascanica* Dyakonchuk, *Aylax chondrillae* Gain, *Aylax crassinervus* Kieffer, *Aylax onobrychidis* Kieffer, *Aylax parvula* Schenck, *Aylax patens* Hartig, *Aylax phaeopappucii* Dyakonchuk, *Aylax picridis* Kruch, *Aylax punctata* Hartig, *Aylax rieli* Tavares, *Aylax rufiventris* Schenck, *Aylax ruthenicae* Dyakonchuk, *Aylax subterranea* Hartig, *Aylax syncrepida* Hartig, *Aylax taneritis* Belizin, *Aylax trachelii* Kirchner, *Aylax verbasci* Kaltenbach, *Cecconia aequalis* (Ionescu & Roman), *Cecconia valerianellae* (Thomson), *Isocolus belizini* Dyakonchuk, *Isocolus brunneus* Dyakonchuk, *Isocolus centaureae* Dyakonchuk, *Isocolus cirsii* Dyakonchuk, *Isocolus cousiniae* Dyakonchuk, *Isocolus fitchi* Kieffer, *Isocolus flavus* Dyakonchuk, *Isocolus minutus* Dyakonchuk, *Isocolus ponticus* Dyakonchuk, *Isocolus similis* Dyakonchuk, *Isocolus volgensis* Dyakonchuk, *Liposthenes hymenocrateris* Dyakonchuk, *Panteliella bianchii* Vyrzhikovskaya, *Panteliella bicolor* Ionescu & Roman, *Panteliella fedtschenkoi* (Rübsaamen), *Parapanteliella eugeniae* Dyakonchuk, *Phanacis carthami* Gussakovsky, *Phanacis cereipes* Dyakontshuk, *Phanacis compactus* Dyakontshuk, *Phanacis crassinervis* Dyakonchuk, *Phanacis culmicola* Dyakonchuk, *Phanacis eryngi* Dyakontshuk, *Phanacis heteropappi* Dyakonchuk, *Phanacis lucidulus* Dyakonchuk, *Phanacis maculatus* Dyakonchuk, *Phanacis orientalis* Dyakonchuk, *Phanacis parvulus* Dyakonchuk, *Phanacis phlomidis* Belizin, *Phanacis rufiscapus* (Giraud), *Phanacis stepicola* Dyakonchuk, *Phanacis taraxaci* (Ashmead), *Phanacis varians* Dyakonchuk, *Timaspis helminthiae* (Stefani), *Timaspis heraclei* (Hedicke), *Timaspis pilicornis* (Thomson), *Timaspis sonchi* (Stefani), *Xestophanes laevigatus* (Schenck).

PEDIASPIDINI

Pediaspis aceris Gmelin (generación ágama)

DIPLOLEPIDINI

Diplolepis fructuum Rübsaamen, *Liebelia cavarae* Kieffer.



4. Discusión.

La composición de la comunidad es muy característica en cada especie de agalla, y por lo general tiende a permanecer constante a lo largo de todo el rango de distribución de la especie (Schröder, 1967; Askew, 1980). Una cuestión interesante es, la identificación de los factores que podrían afectar o determinar la composición y diversidad de cada comunidad.

La composición de cada comunidad organizada alrededor de las cuatro tribus de Cynipidae inductoras de agallas en el Palaearctic occidental, aunque posee características comunes, también muestra diferencias importantes. En relación, en primer lugar, a la comunidad de inquilinos, los géneros *Synergus* y *Periclistus* se encuentran en líneas generales bien representados en agallas de Cynipini y Diplolepidini respectivamente, pero ausentes en las inducidas por Pediaspidini y Aylacini (Askew, 1980; Plantard, 1997; Askew *et al.*, en prensa). La tribu Aylacini parece no dar soporte a ninguna especie inquilina (Synergini) (agastoparasitismo *sensu* Ronquist, 1994), pero la especie de eulófido *Dichatomus acerinus* es un inquilino letal en agallas de *Pediaspis*, cuya presencia modifica la estructura de la agalla en gran nivel.

Los parasitoides de agallas de cinípidos pertenecen mayoritariamente a la superfamilia Chalcidoidea, y las mismas seis familias (Eurytomidae, Torymidae, Ormyridae, Pteromalidae, Eupelmidae, Eulophidae) se encuentran representadas, con una única excepción, en los complejos de cada una de las tribus de Cynipidae, aunque en diferentes proporciones (Tabla VI.1). Ninguna especie de la familia Ormyridae está presente en agallas de *Pediaspis*, estando sin embargo bien representadas en agallas de Aylacini. Eurytomidae, es también relativamente abundante en Aylacini, mientras que Torymidae lo es en agallas de Diplolepidini; Eupelmidae en Pediaspidini y Eulophidae en agallas de Cynipini sobre *Quercus*. Las especies de Pteromalidae poseen una representación relativa similar en la fauna de las cuatro tribus.

Aunque, de manera general, las mismas familias de Chalcidoidea atacan a los habitantes de las agallas de las cuatro tribus de cinípidos, a nivel de género o especie se aprecian bastantes diferencias destacables en este aspecto. Con la



excepción de Eupelmidae, cuyas especies poseen mayoritariamente un alto grado de polifagia, un número muy reducido de especies de parasitoides aparece formando parte de los complejos en especies de cinípidos de tribus distintas. La mayoría de los parasitoides comunes de *Pediaspis* son monófagos, y aquellos que parasitan agallas de Aylacini (excepto *Eupelmus*) poseen frecuentemente rangos tróficos relativamente estrechos dentro de la tribu. Excepcionalmente, *Mesopolobus sericeus*, *M. fasciventris* y *M. amaenus*, que son parasitoides comunes en varias comunidades de especies de Cynipini, aparecen de manera muy ocasional en agallas de Diplolepidini y/o Pediaspidini. Otra excepción, digna de mención, es la especie *Homoporus subniger* que ha sido obtenida de un gran número de especies agallas de Aylacini, pero que sin embargo se sabe es un parasitoide común de la especie de microlepidóptero *Glyphipterix simplicella* (Stephens) en herbáceas (Abdullah *et al.*, 1989). Tales ejemplos de especies de parasitoides asociadas con el hospedador gallícola de manera equivocada son realmente frecuentes; en la mayoría de los casos el error en el caso de estos registros se suele atribuir a elementos exploratorios en el comportamiento de búsqueda de hospedador por parte del parasitoide más que a identificaciones incorrectas o a errores cometidos en las técnicas de obtención de parasitoides.

El grado de similitud en la composición de especies entre las faunas de parasitoides e inquilinos asociados con diferentes tribus de cinípidos, medido con el índice o coeficiente de Sorensen (Tabla VI.2), indica que las comunidades en agallas de Cynipini y Diplolepidini, y en agallas de Pediaspidini y Cynipini, poseen más similitud, que aquellas asociadas con Aylacini que son mucho más distintas comparandolas con las del resto de tribus. Estos datos son meramente cualitativos, y sin embargo, muchas de las especies compartidas, Eupelmidae aparte, aparecen realmente como 'accidentales'. De forma general, se puede afirmar que existe tan sólo un nivel bajo de similitud específica entre las comunidades de parasitoides e inquilinos asociadas con diferentes tribus de cinípidos gallícolas.

El índice de William's da una medida efectiva y robusta de la diversidad de especies en una comunidad (Askew, 1980). En el cálculo del citado índice para aquellas comunidades en agallas de Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini para las que se cuenta con más datos (más de 400 ejemplares de parasitoides e inquilinos



obtenidos), incluyendo además datos para determinadas especies de Cynipini (Tabla VI.3), parece que la diversidad de especies de toda la comunidad tiende a ser mayor en Cynipini y más baja en Aylacini.

La composición de la comunidad de cada especie de agalla de cinípido asociada a *Quercus* es mucho más extensa y parece estar dictada por la estructura de la agalla, su posición en el árbol y su estación de crecimiento (Askew, 1961a), siendo estos caracteres enormemente variables entre las distintas especies, proveyendo de este modo de nichos muy variados para una fauna muy extensa de parasitoides e inquilinos, muchas de las cuales atacan una gran variedad de agallas de cinípidos de los robles.

Muy pocas especies de parasitoides o inquilinos en agallas sobre *Quercus* son estrictamente monófagos, de tal modo que la mayoría presentan una gran variedad de hospedadores potenciales con posibilidades de ser encontrados por las hembras cuando éstas se encuentran buscando sobre los *Quercus*. Las especies de Diplolepidini y Pediaspidini, como en Cynipini, están limitadas a un único género de planta hospedadora (*Rosa* y *Acer*), si bien ambas son mucho más pequeñas que Cynipini (en Pediaspidini solamente hay una única especie descrita), presentan menor diversidad en cuanto a los caracteres de morfología de la agalla y la diversidad en sus comunidades tiende a ser menor (Tabla VI.3). Sin embargo la menor diversidad de especies entre todas la tribus se encuentra en las agallas de Aylacini. Las especies de Aylacini presentan una alta especificidad de planta hospedadora, o al menos su rango de hospedadores se encuentra reducido a un único género de plantas, aunque la tribu induce agallas en numerosas familias de plantas. Las agallas de Aylacini son estructuralmente simples y aparecen en plantas herbáceas, desarrollando regularmente una única generación al año y habiendo por tanto unas escasas y limitadas posibilidades de variación en las características de la agalla. Las comunidades en agallas de Aylacini tienden por tanto a ser más pequeñas que aquellas organizadas en torno a especies de otras tribus. Sin embargo, la fauna global de parasitoides asociada a agallas de Aylacini es bastante amplia, porque incluye muchas especies de parasitoides específicos a nivel de planta o de cinípido, o al menos, parasitoides con su ataque restringido a un rango limitado de plantas. En otras palabras, el rango de plantas tan diverso utilizado por



Aylacini genera la variación necesaria para acomodar una fauna global de parasitoides tan amplia, aunque las comunidades de parasitoides asociadas a cada especie de Aylacini tiendan a ser comparativamente menores a a los de otras tribus.

La comparación de la similitud entre diferentes especies de Aylacini en la composición de las comunidades mediante el coeficiente de Sorensen (basado solo en datos cualitativos), y el porcentaje de similitud (basado en datos cuantitativos y cualitativos) (Tabla VI.4) nos indica el grado de relación existente entre la taxonomía de las plantas hospedadoras y la composición de las comunidades de agallas. La mayoría de los valores altos se dan en la comparaciones entre especies inductoras de agallas en plantas de la misma familia, aunque se pueden observar bastantes excepciones.

La comunidad de *Aylax hypecoi* en *Hypecoum* es la única distinta entre las comunidades asociadas a *Papaver*, y el alto porcentaje de similitud entre *Rhodus cyprius* en Lamiaceae (*Salvia*) y *Aulacidea hieracii* en Asteraceae (*Hieracium*) es enteramente atribuible al gran número de ejemplares de *Sycophila submutica* presente en ambas agallas. En cambio, existen similitudes entre comunidades asociadas a especies de Aylacini inductoras de agallas en diferentes géneros de Asteraceae. Una imagen global requiere una clarificación de dichas relaciones y por ello es necesario llevar a cabo más investigaciones en los mecanismos y comportamiento de búsqueda de hospedador por parte de cada especie de parasitoide, y particularmente como este aspecto esta influenciado por la taxonomía y ecología de la planta hospedadora.





Apéndice VI.I: Listado de las especies de parasitoides e inquilinos y sus agallas de cinípidos hospedadoras (entre corchetes).

*(Nota: Las identificaciones dudosas y/o poco definidas han sido omitidas).

Hymenoptera, Ichneumonoidea

Ichneumonidae

Pimplinae

Scambus Hartig

Scambus buoliana (Hartig)
[*Pediaspis aceris* (gen. sexual)]

Phygadeuontinae

Gelis Thunberg

Gelis papaveris (Förster)
[*Xestophanes brevitarsis*, *X. potentillae*]

Agrothereutes Förster

Agrothereutes abbreviator (Fabricius)
[*Xestophanes brevitarsis*]

Orthopelmatinae

Orthopelma Taschenberg

Orthopelma brevicorne Morley
[*Diplolepis eglanteriae*, *D. nervosa*, *D. spinosissima*]

Orthopelma mediator (Thunberg)
Orthopelma luteolator (Gravenhorst)
[*Diplolepis eglanteriae*, *D. mayri*, *D. nervosa*, *D. rosae*, *D. spinosissima*]

Hymenoptera, Cynipoidea

Cynipidae

Cynipinae

Synergini

Periclistus Förster

Periclistus brandtii (Ratzeburg)
[*Diplolepis mayri*, *D. rosae*]

Periclistus caninae (Hartig)
[*Diplolepis eglanteriae*, *D. nervosa*]

Periclistus spinosissima Dettmer
[*Diplolepis spinosissima*]



Figitidae
Parnipinae

Parnips Ronquist & Nieves-Aldrey

Parnips nigripes (Barbotin)
[Barbotinia oraniensis, Iraella hispanica]

Hymenoptera, Chalcidoidea
Eurytomidae

Eurytoma (*Eurytoma*) Illiger

Eurytoma aemula Szélenyi
[Aylax hypaei]

Eurytoma aspila Walker

Eurytoma phanacidis Mayr

[Aulacidea acroptilonica, A. follioti, A. freesei, A. tragopogonis, Isocolus lichtensteini, Phanacis caulicola, P. centaureae, Timaspis cichorii, T. lamsanae]

Eurytoma centaureae Claridge

[Aulacidea follioti, Phanacis centaureae]

Eurytoma cynipsea Boheman

[Aulacidea follioti, A. hieracii, A. nibletti, A. pilosellae, A. tragopogonis, Hedickiana levantina, Iraella luteipes, Isocolus lichtensteini, Phanacis caulicola, P. centaureae, P. hypochoeridis, Timaspis cichorii, T. lamsanae]

Eurytoma hypochoeridis Claridge

[Phanacis hypochoeridis, Timaspis lamsanae, T. phoenixopodos]

Eurytoma infracta Mayr

[Aylax minor, Barbotinia oraniensis, Hedickiana levantina, Neaylax salviae, N. verbenacus]

Eurytoma jaceae Mayr

[Aylax hypaei, Isocolus jaceae, Rhodus cypricus]

Eurytoma mayri Ashmead

Eurytoma diastrophii Mayr preocc.

[Diastrophus rubi]

Eurytoma pediaspisi Pujade-Villar

Eurytoma aceris Giraud nom. nud. in Laboulbène

Eurytoma acericola Szélenyi (homonimia)

[Pediaspis aceris (gen. sexual)]

Eurytoma pistacina Rondani

Eurytoma setigera Mayr

Eurytoma pistaciae Bouček

[Diplolepis mayri, D. rosae]

Eurytoma pseudocynipsea Zerova

[Rhodus cypricus]

Eurytoma punctatella Zerova

[Timaspis lusitanica]

Eurytoma rosae Nees

[Diplolepis eglanteriae, D. mayri, D. nervosa, D. rosae, D. spinosissima]

Eurytoma rufipes Walker

[Xestophanes brevitarsis, X. potentillae]

Eurytoma salvicola Zerova

[Rhodus cypricus]

Eurytoma strigifrons Thomson

[Isocolus jaceae, I. leuzeae, I. lichtensteini, I. scabiosae f. rogenhoferi, Rhodus cypricus]



Eurytoma timaspidis Mayr

[*Isocolus lichtensteini*, *Phanacis hypochoeridis*, *Timaspis phoenixopodos*]

A continuación se enumeran algunas especies del género *Eurytoma* presentes en el Paleártico pero cuyo material no ha podido ser revisado para elaborar el presente catálogo; las citas de dichas especies más cercanas a Europa occidental hasta la fecha datan de Ucrania:

E. petrosa Zerova (obtenida de agallas de *Diastrophus mayri* en *Potentilla impolita*)

E. phlomidis Zerova (obtenida de agallas de Cynipidae en *Phlomis*)

E. potentillae Zerova (obtenida de agallas de *Xestophanes potentillae* en *Potentilla impolita*)

Sycophila Walker

Eudecatoma Ashmead

Sycophila biguttata (Swederus)

Decatoma strigifrons Thomson

[*Diplolepis mayri*, *D. rosae*]

Sycophila concinna (Boheman)

[*Xestophanes brevitarsis*, *X. potentillae*]

Sycophila flavicollis (Walker)

[*Aulacidea hieracii*, *A. subterminalis*]

Sycophila iracemae Nieves-Aldrey

[*Pediaspis aceris* (gen. sexual), *Diplolepis mayri*]

Sycophila mayri (Erdős)

Decatoma mellea Mayr nec Curtis (partim)

[*Aulacidea tragopogonis*, *Phanacis caulicola*, *P. centaureae*]

Sycophila mellea (Curtis)

[*Aylax papaveris*]

Sycophila scorzonerae (Mayr)

[*Aulacidea scorzonerae*]

Sycophila submutica (Thomson)

[*Aulacidea hieracii*, *A. scorzonerae*, *Isocolus areolata*, *I. jaceae*, *I. leuzeae*, *I. lichtensteini*, *I. scabiosae*, *I. scabiosae* f. *rogenhoferi*, *I. serratulae*, *I. tauricus*, *Liposthenes glechomae*, *Phanacis centaureae*, *Rhodus cyprius*]

Torymidae

Toryminae

Chalcimerus Steffan & Andriescu

Chalcimerus borceai Steffan & Andriescu

[*Aylax papaveris*, *Barbotinia oraniensis*]

Glyphomerus Förster

Oligosthenus Förster

Glyphomerus aylax Stojanova

[*Aylax hypecoi*]

Glyphomerus signifer Steffan (probablemente un sinónimo de *G. carinatus* Nikolskaja,

[*Diplolepis spinosissimae*]

Glyphomerus stigma (Fabricius)

[*Diplolepis eglanteriae*, *D. mayri*, *D. nervosa*, *D. rosae*, *D. spinosissimae*]



Catálogo de parasitoides e inquilinos

Glyphomerus tibialis (Förster)

[*Aulacidea subterminalis*, *Barbotinia oraniensis*, *Diastrophus mayri*, *Hedickiana levantina*, *Liposthenes glechomae*, *Neaylax salviae*, *Phanacis hypochoeridis*, *Rhodus cyprius*, *Diplolepis nervosa*, *Diplolepis spinosissima*]

Adontomerus Nikol'skaya

Adontomerus crassipes (Bouček)

[*Isocolus leuzea*, *I. lichtensteini*]

Adontomerus impolitus (Askew & Nieves-Aldrey)

[*Aulacidea acroptilonica*, *A. tragopogonis*]

Idiomacromerus Crawford

Lochites Förster

Idiomacromerus centaureae (Askew & Nieves-Aldrey)

[*Phanacis centaureae*, *Timaspis cichorii*]

Idiomacromerus mayri (Wachtl)

[*Aulacidea scorzonerae*, *A. tragopogonis*, *Isocolus areolata*, *I. scabiosae* f. *rogenhoferi*, *I. tauricus*]

Idiomacromerus papaveris (Förster)

[*Aylax minor*, *A. papaveris*, *Barbotinia oraniensis*, *Rhodus cyprius*, *Xestophanes szepligetii*]

Idiomacromerus semiaenea Szelenyi

[*Phanacis centaureae*, *Timaspis cichorii*]

Idiomacromerus silybi Askew

[*Aulacidea freesei*]

Idiomacromerus urospermi Askew

[*Phanacis hypochoeridis*, *Timaspis urospermi*]

Exopristoides Bouček

Exopristoides dentatus Bouček

[*Vetustia investigata*]

Exopristoides hypecoi Zerova & Stojanova

[*Aylax hypecoi*]

Thaumatorymus Ferrière & Novicky

Thaumatorymus notanisoides Ferrière & Novicky

[*Phanacis hypochoeridis*]

Torymus Dalman

Torymus bedeguaris (Linnaeus)

Callimome rosarum Hoffmeyer

[*Diplolepis eglanteriae*, *D. mayri*, *D. rosae*]

Torymus boops Graham

[*Diplolepis spinosissima*]

Torymus chloromerus (Walker)

Torymus cyanimus Boheman

Torymus hieracii Mayr



- Callimome centaureae* Hoffmeyer
[Aulacidea hieracii, A. scorzonerae, A. tragopogonis, Phanacis centaureae, Pediaspis aceris (gen. sexual)]
- Torymus cingulatus* Nees
Torymus glechomae Mayr
Torymus cingulatus: Thomson, 1876; Eady, 1959; Askew, 1961; Sellenschlo & Wall, 1984 etc. son identificaciones erróneas de *T. geranii* (Walker), asociado con agallas de Cynipidae en *Quercus*
[Liposthenes glechomae]
- Torymus eglanteriae* Mayr
[Diplolepis eglanteriae]
- Torymus flavipes* (Walke)
Torymus auratus (Geoffroy in Fourcroy) *et auct.* pre-1998 *nec* Müller
[Diplolepis mayri]
- Torymus lapsanae* (Hoffmeyer)
[Timaspis lamsanae]
- Torymus longicalcar* Graham
Torymus incertus Förster sensu Mayr, 1874; Erdös, 1956
[Pediaspis aceris (sexual)]
- Torymus microstigma* (Walker)
[Diplolepis eglanteriae, D. nervosa, D. rosae, D. spinosissimae]
- Torymus rubi* (Schrank)
Callimome macropterus Walker
Torymus splendidus Förster
[Diastrophus rubi, Liposthenes glechomae, Diplolepis mayri, D. nervosa, D. rosae, D. spinosissimae]

Ormyridae

- Ormyrus* Westwood
Cyrtosoma Perris
Tribaeus Förster
Monobaeus Förster
Avrasyamyrus Doğanlar
- Ormyrus capsalis* Askew
[Aylax minor, A. papaveris, Barboinia oraniensis]
- Ormyrus diffinis* (Fonscolombe)
[Liposthenes kernerii, Neaylax nemorosae, N. salviae, Rhodus cyprius]
- Ormyrus gratiosus* (Förster)
? *Monobaeus cingulatus* Förster
[Diastrophus mayri, Isocolus jaceae, I. lichtensteini, I. scabiosae f. rogenhoferi, I. serratulae, I. tauricus]
- Ormyrus nitidulus* (Fabricius)
[Diplolepis rosae]
- Ormyrus orientalis* Walker
Ormyrus hungaricus Erdös
[Timaspis phoenixipodos]
- Ormyrus papaveris* (Perris)
[Aylax minor, Aylax papaveris, Barbotinia oraniensis]
- Ormyrus rufimanus* Mayr (descrito como una variedad de *punctiger*)
[Diastrophus mayri, D. rubi, Xestophanes potentillae]
- Ormyrus salmanticus* Nieves-Aldrey
[Aulacidea subterminalis]



Catálogo de parasitoides e inquilinos

Ormyrus speculifer Erdős

[Aulacidea tragopogonis]

Ormyrus wachtli Mayr

[Neaylax salviae, N. verbenacus, Phanacis centaureae]

Pteromalidae

Rivasia Askew & Nieves-Aldrey

Rivasia fumariae Askew & Nieves-Aldrey

[Neaylax versicolor]

Homoporus Thomson

Homoporus fulviventris (Walker)

[Phanacis centaureae]

Homoporus subniger (Walker)

[Aulacidea follioti, A. martae, A. tragopogonis, Iraella luteipes, Phanacis caulicola, P. centaureae, P. hypochoeridis, Timaspis cichorii, T. lamsanae, T. phoenixopodos]

Pteromalus Swederus

Pteromalus bedeguaris (Thomson)

[Diplolepis eglanteriae, D. mayri, D. nervosa, D. rosae, D. spinosissimae]

Pteromalus fasciatus (Thomson)

[Diplolepis mayri, D. spinosissimae]

Pteromalus hieracii (Thomson)

[Aulacidea follioti, A. hieracii, A. tragopogonis, Aylax papaveris, Isocolus jaceae, I. scabiosae, Phanacis caulicola, P. centaureae, P. hypochoeridis, Timaspis lamsanae, T. lusitanica]

Pteromalus isarchus Walker

[Xestophanes brevitarsis, X. potentillae]

Pteromalus ochrocerus (Thomson)

[Isocolus jaceae, I. scabiosae f. rogenhoferi, Neaylax salviae]

Pteromalus papaveris Förster

[Aylax minor, A. papaveris]

Pteromalus vibulenus (Walker)

[Aulacidea hieracii, A. tragopogonis, Isocolus jaceae, I. scabiosae f. rogenhoferi, Phanacis hypochoeridis]

Phaenocythus Graham

Phaenocythus glechomae (Förster)

[Liposthenes glechomae]

Caenacis Förster

Caenacis inflexa (Ratzeburg)

[Diplolepis eglanteriae, D. mayri, D. nervosa, D. rosae, D. spinosissimae]

Cecidolampa Askew



Cecidolampa barbotini Askew
[*Pediaspis aceris* (gen. sexual)]

Cecidostiba Thomson

Cecidostiba docimus (Walker)
Pteromalus jucundus Förster
Cecidostiba fasciata Askew
[*Pediaspis aceris* (gen. sexual)]

Hobbya Delucchi

Hobbya stenonota (Ratzeburg.)
[*Diplolepis mayri*]

Chlorocyclus Graham

Chlorocyclus diversus (Walker)
[*Phanacis centaureae*]

Mesopolobus Westwood

Mesopolobus amaenus (Walker)
[*Diplolepis mayri*]
Mesopolobus fasciiventris Westwood
[*Pediaspis aceris* (gen. sexual), *Diplolepis rosae*]
Mesopolobus graminum (Hårdh)
[*Aulacidea hieracii*]
Mesopolobus mediterraneus (Mayr)
[*Phanacis hypochoeridis*]
Mesopolobus sericeus (Förster)
Eutelus jucundus Walker
[*Pediaspis aceris* (gen. sexual), *Diplolepis rosae*]

Leptomeraporus Graham

Leptomeraporus nicaee (Walker)
[*Phanacis hypochoeridis*]

Stinoplus Thomson

Stinoplus etearchus (Walker)
[*Phanacis caulicola*, *P. hypochoeridis*]
Stinoplus lapsanae Graham
[*Timaspis lampsanae*]
Stinoplus pervasus (Walker)
[*Phanacis caulicola*]



Eupelmidae

Brasema Cameron

Brasema stenus (Bouček)

Eupelmus insignis Erdős nec Förster
[*Phanacis centaureae*]

Eupelmus Dalman

Macroneura Walker

Eupelmella Masi

Eupelmus aseculatus Kalina

[*Aylax papaveris*]

Eupelmus atropurpureus Dalman

[*Aulacidea hieracii*, *Aylax minor*, *A. papaveris*, *Liposthenes glechomae*, *Phanacis centaureae*,
P. hypochoeridis, *Diplolepis nervosa*, *D. spinosissimae*]

Eupelmus microzonus Förster

[*Aulacidea acroptilonica*, *A. freesei*, *A. laurae*, *A. tragopogonis*, *Aylax hypaei*, *A. minor*,
Barbotinia oraniensis, *Isocolus tauricus*, *Liposthenes kernerii*, *Neaylax salviae*, *Phanacis*
centaureae, *Timaspis cichorii*, *Diplolepis mayri*]

Eupelmus muellneri Ruschka

[*Phanacis caulicola*?]

Eupelmus seculatus (Ferrière)

[*Aulacidea acroptilonica*, *A. laurae*, *Timaspis lamsanae*, *Xestophanes potentillae*]

Eupelmus splendens Giraud

[*Pediaspis aceris* ♂♀]

Eupelmus urozonus Dalman

[*Aulacidea hieracii*, *Diastrophus rubi*, *Isocolus scabiosae* f. *rogenhoferi*, *Rhodus cyprius*,
Timaspis lamsanae, *Pediaspis aceris* (gen. sexual), *Diplolepis eglanteriae*, *D. mayri*, *D.*
nervosa, *D. rosae*]

Eupelmus vesicularis (Retzius)

Eupelmus degeeri Dalman

[*Aulacidea acroptilonica*, *A. follioti*, *A. hieracii*, *A. scorzonerae*, *A. tragopogonis*, *Aylax hypaei*,
A. minor, *A. papaveris*, *Diastrophus mayri*, *D. rubi*, *Isocolus scabiosae*, *I. scabiosae* f.
rogenhoferi, *Liposthenes glechomae*, *L. Kernerii*, *Neaylax salviae*, *Phanacis caulicola*, *P.*
centaureae, *P. hypochoeridis*, *Rhodus cyprius*, *Timaspis lamsanae*, *T. phoenixopodos*,
Xestophanes brevitarsis, *X. potentillae*, *Diplolepis mayri*, *D. nervosa*, *D. rosae*, *D.*
spinosissimae]

Reikosiella Yoshimoto

Reikosiella hungarica (Erdős)

[*Pediaspis aceris* (gen. sexual)]

Eulophidae

Eulophinae

Aulogymnus Förster

Aulogymnus aceris Förster

[*Pediaspis aceris* (gen. sexual)]



Aulogymnus skianeuros (Ratzeburg,)
[*Diplolepis rosae*]

Dichatomus Förster

Dichatomus acerinus Förster
[*Pediaspis aceris* (gen. sexual)]

Tetrastichinae

Aprostocetus Westwood

Aprostocetus aethiops (Zetterstedt)
[*Pediaspis aceris* (gen. sexual)]

Aprostocetus aurantiacus (Ratzeburg)
[*Diplolepis eglanteriae*, *D. nervosa*, *D. spinosissimae*]

Aprostocetus eurytomae (Nees)
[*Diplolepis eglanteriae*, *D. mayri*, *D. nervosa*, *D. rosae*, *D. spinosissimae*]

Aprostocetus forsteri (Walker)
[*Barbotinia oraniensis*, *Isocolus jaceae*, *I. scabiosae* f. *rogenhoferi*, *Neaylax salviae*]

Baryscapus Förster

Baryscapus pallidae Graham
[*Diplolepis mayri*]

Baryscapus papaveris Graham
[*Aylax minor*, *A. papaveris*]





	Aylacini	Pediaspidini	Diplolepidini	Cynipini
Eurytomidae	28,4	14,3	14,3	9,6
Torymidae	17,0	14,3	25,7	19,2
Ormyridae	11,4	0	2,9	3,8
Pteromalidae	26,1	28,6	25,7	29,8
Eupelmidae	10,2	21,4	8,6	6,7
Eulophidae	6,8	21,4	22,9	30,8
Total Especies	88	14	35	104

Tabla VI.1.- Porcentajes de representación de las especies de las familias de Chalcidoidea presentes en las comunidades de agallas de Aylacini, Pediaspidini, Diplolepidini y Cynipini, en cada una de ellas.

	Nº parasitoides + inquilinos	Aylacini	Pediaspidini	Diplolepidini
Aylacini	93			
Pediaspidini	18	3,7 (2)		
Diplolepidini	39	7,6 (5)	14,0 (4)	
Cynipini	141	5,1 (6)	5,0 (4)	14,4 (13)

Tabla VI.2.- Coeficientes de similitud de Sorensen entre la composición en especies de las faunas de inquilinos y parasitoides asociados con cuatro tribus de Cynipidae gallícolas. El índice de Sorensen se calcula como $2j \times 100/a+b$ donde j es el número de especies compartidas, a y b el número de especies en cada una de las faunas que comparten especies. El número real de especies compartidas aparece entre paréntesis.



	N	S	α
Aylacini			
<i>Aulacidea hieracii</i>	4195	11	1,4
<i>Aulacidea tragopogonis</i>	457	12	2,3
<i>Aylax papaveris</i>	1139	11	1,7
<i>Diastrophus rubi</i>	2271	6	0,7
<i>Liposthenes glechomae</i>	543	7	1,1
<i>Phanacis caulicola</i>	562	10	1,7
<i>Phanacis centaureae</i>	2339	19	2,8
<i>Phanacis hypochoeridis</i>	1211	15	2,4
<i>Timaspis cichorii</i>	520	11	2,0
<i>Xestophanes potentillae</i>	520	7	1,1
Pediaspidini			
<i>Pediaspis aceris</i> (sexual)	8299	18	2,2
<i>Diplolepidini</i>			
<i>Diplolepis mayri</i>	2412	24	3,7
<i>Diplolepis nervosa</i>	938	11	1,8
<i>Diplolepis rosae</i>	15263	19	2,1
<i>Diplolepis spinosissimae</i>	5921	15	1,9
Cynipini			
<i>Andricus curvator</i> (sexual)	696	30	6,4
<i>Andricus kollari</i> (ágama)	3821	31	4,6
<i>Cynips divisa</i> (ágama)	2064	23	3,6
<i>Biorhiza pallida</i> (sexual)	14209	34	4,2
<i>Neuroterus quercusbaccarum</i> (sexual)	1069	25	5,0
<i>Plagiotrochus quercusilicis</i> (sexual)	2104	25	4,0

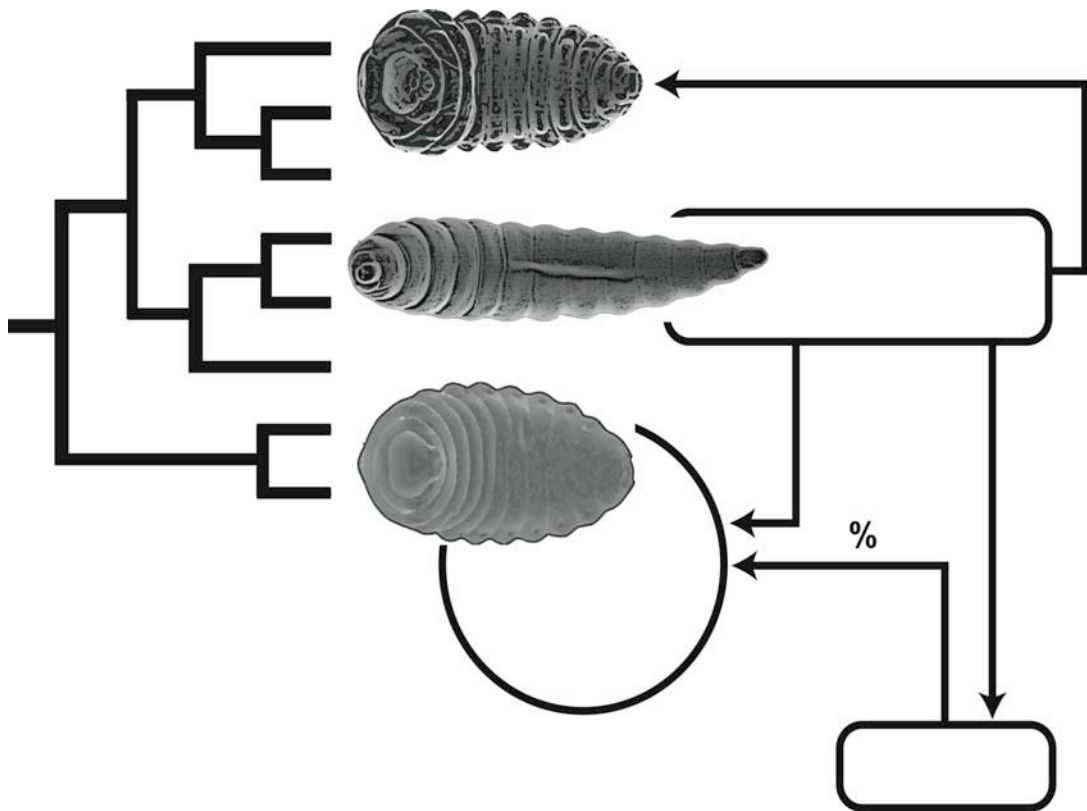
Tabla VI.3.- Diversidad de especies de las comunidades de parasitoides e inquilinos asociadas a algunas especies de Cynipidae inductores de agallas de distintas tribus. La diversidad fue calculada con el índice de William's (α), donde S es el número de parasitoides + inquilinos y N es el número de ejemplares considerados en S. [$S = \alpha \cdot \log_e(1+N/\alpha)$].

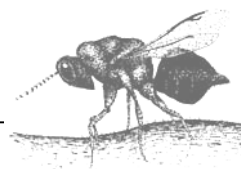


	hy	lu	or	pa	mi	po	br	ru	gl	sa	ve	cy	le	li	ro	ce	ca	hy	hi	tr	ci	la	ph	
<i>A.hypeccoi</i>	*	18	13	0	15	0	0	0	0	25	0	0	0	14	0	9	0	0	0	13	13	0	0	<i>Hypocoum</i>
<i>I.luteipes</i>	1	*	11	0	13	0	0	0	0	18	0	12	18	24	0	23	24	18	0	32	11	22	15	<i>Papaver</i>
<i>B.oraniensis</i>	1	1	*	35	48	0	0	0	0	25	14	18	25	9	0	7	0	7	0	8	9	0	0	<i>Papaver</i>
<i>A.papaveris</i>	0	0	9	*	70	11	12	12	22	0	0	19	0	10	10	20	19	23	27	17	0	18	12	<i>Papaver</i>
<i>A.minor</i>	1	1	35	17	*	13	13	13	25	15	18	21	15	21	11	21	11	17	20	19	10	10	13	<i>Papaver</i>
<i>X.potentillae</i>	0	0	0	1	4	*	77	31	14	0	0	12	0	0	13	8	12	9	11	11	0	22	15	<i>Potentilla</i>
<i>X.brevitarsis</i>	0	0	0	1	1	54	*	17	15	0	0	13	0	0	13	8	13	10	12	11	0	12	17	<i>Potentilla</i>
<i>D.rubi</i>	0	0	0	1	1	1	1	*	31	0	0	25	0	0	27	8	13	10	12	11	0	24	17	<i>Rubus</i>
<i>L.glechormae</i>	0	0	0	1	3	3	1	14	*	0	0	12	0	12	13	15	12	18	22	11	11	12	15	<i>Glechoma</i>
<i>N.salviae</i>	1	1	4	0	1	0	0	0	0	*	67	0	25	14	15	17	0	0	0	13	13	0	0	<i>Salvia</i>
<i>N.verbenacus</i>	0	0	4	0	1	0	0	0	0	93	*	0	33	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	<i>Salvia</i>
<i>R.cyprius</i>	0	3	1	1	1	1	1	1	1	0	0	*	14	20	42	14	20	16	19	9	0	19	13	<i>Salvia</i>
<i>H.levantina</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	6	*	14	0	17	14	21	13	13	27	13	0	<i>Salvia</i>
<i>I.lichtensteini</i>	1	1	3	1	3	0	0	0	1	1	0	22	1	*	32	35	20	24	19	27	29	19	13	<i>Centaurea</i>
<i>I.rogenhoferi</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	41	0	40	*	14	11	17	30	19	0	20	13	<i>Centaurea</i>
<i>P.centaureae</i>	1	3	1	1	3	3	1	1	3	2	1	1	1	1	1	*	48	35	40	76	53	33	16	<i>Centaurea</i>
<i>P.caulicola</i>	0	2	0	1	4	6	1	1	3	0	0	1	1	1	1	34	*	40	29	55	38	48	25	<i>Picris</i>
<i>P.hypochoeridis</i>	0	1	1	1	5	5	1	1	3	0	0	1	5	2	4	3	8	*	39	37	15	39	38	<i>Hypochoaeris</i>
<i>A.hieracii</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	53	4	4	33	2	2	9	*	44	9	27	12	<i>Hieracium</i>
<i>A.tragopogonis</i>	1	2	2	1	3	1	1	1	1	1	0	1	1	4	3	29	21	4	31	*	35	44	22	<i>Tragopogon</i>
<i>T.cichorii</i>	1	3	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	22	2	0	28	57	23	7	21	*	27	12	<i>Cichorium</i>
<i>T.lampsanae</i>	0	2	0	1	3	3	1	1	3	0	0	1	2	2	2	5	6	12	7	8	4	*	35	<i>Lapsana</i>
<i>T.phoenixopodos</i>	0	2	0	1	4	6	1	1	3	0	0	1	0	1	1	6	10	12	1	1	3	17	*	<i>Lactuca</i>

Tabla VI.4.- Coeficientes de similitud de Sorensen (mitad superior) y porcentaje de similitud (mitad inferior) entre las comunidades de parasitoides de agallas de Aylacini with in excess of 150 rearing records. Los valores más altos (>30 para el coeficiente de Sorensen, >20 para el porcentaje de similitud) aparecen en negrita, mientras que los valores de porcentaje de similitud menores de 1 aparecen redondeados a 0. Lsa especies de cinípidos se aparecen ordenadas de acuerdo a sus plantas hospedadoras.

Discusión general



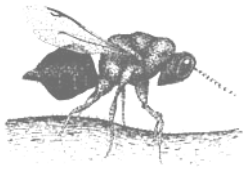


me apoderaré del destino agarrándolo por el cuello....no me dominará....

-Ludwig van Beethoven-

En los últimos años han sido muchos los estudios llevados a cabo en relación a la sistemática y biología de especies de himenópteros parasitoides (ver por ejemplo: Graham, 1969; Townes, 1969, 1970a & b, 1971; van Achterberg, 1984; Bouček, 1988; Godfray, 1994; Hawkins, 1994). En base a los resultados y conclusiones de la mayoría de ellos, podríamos considerar actualmente la existencia de dos aspectos básicos y fundamentales en el estudio de estos organismos. El primero de ellos, sería la superación de los denominados impedimentos taxonómicos (ver por ejemplo: Godfray, 2002; Carvalho *et al.*, 2005; Evenhuis, 2007), así como la elaboración de hipótesis filogenéticas robustas que permitieran inventariar la diversidad de especies conocidas y sus relaciones evolutivas siguiendo patrones evidentes de identificación y clasificación. El segundo, sería el abordaje de las relaciones ecológicas existentes entre estos parasitoides y sus hospedadores, intentando profundizar al máximo en el sentido y causas de la asociación parasitoide-hospedador; esto es, por un lado los factores que afectan a la riqueza en diferentes hospedadores, el reconocimiento, las densidades de población y la mortalidad y por otro lado en aspectos básicos de sus patrones de distribución y diversidad. En función de la medida en que estos dos pilares básicos sean abordados, podremos construir unos cimientos más o menos sólidos sobre los que continuar avanzando en el conocimiento de los himenópteros parásitos.

A continuación, discutimos en los siguientes apartados, la utilidad de las comunidades asociadas a agallas como una vía de trabajo satisfactoria para afrontar dichos desafíos. En primer lugar, nos planteamos la utilidad e importancia de la morfología larval en la sistemática y filogenia de las especies en complejos hospedador-parasitoide, basándonos en los trabajos realizados con las comunidades asociadas a agallas de cinípidos. En segundo lugar, analizaremos patrones biológicos y tróficos básicos encontrados en dichas comunidades, planteando la necesidad de establecer protocolos estandarizados



Discusión general

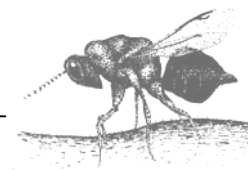
de colectas y estudios en las distintas comunidades de parasitoides. Finalmente, se proponen futuras vías de investigación sustentadas en las conclusiones obtenidas por los trabajos realizados en los últimos años, planteando nuevos caminos y preguntas relativas al conocimiento de estas comunidades de alto valor ecológico.

1. Sistemática y filogenia larval, un paso más en el conocimiento de las especies de parasitoides y sus hospedadores.

Siendo extremadamente conservadores, podríamos admitir que el conocimiento de una especie no estaría completo hasta que no se conocieran todos los aspectos relativos a su biología y desarrollo, afirmación que desde un punto de vista meramente taxonómico no tendría mucho valor o no sería en absoluto determinante. Sin embargo, desde la sistemática y considerando por tanto, la jerarquización de las especies en base a sus caracteres morfológicos distintivos junto con su historia evolutiva, estaríamos abordando la cuestión con una visión muy distinta, para la cual, cualquier tipo de información relativa a biología o desarrollo de las especies debería considerarse muy relevante, y en algunos casos, determinante.

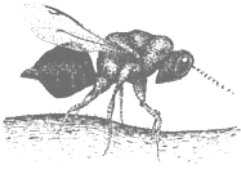
Dadas la características biológicas de los grupos de Hymenoptera Parasitica, desde hace tiempo se viene considerando muy importante desde un punto de vista filogenético, no sólo conocer los caracteres morfológicos de sus estadios adultos o incluso las secuencias genéticas en determinados genes de las especies en cuestión, sino, también otros aspectos de su biología que puedan ser de gran utilidad a la hora de elaborar hipótesis evolutivas (Liljeblad & Ronquist, 1998; Ronquist, 1999a, b; Ronquist & Liljeblad, 2001). Uno de estos aspectos podría ser sin lugar a dudas la morfología larval, la cual se erige como una fuente importante de variabilidad interespecífica en muchos grupos de insectos (Peterson, 1951, 1959), pudiendo además aportar información extra de alto interés en la sistemática de los grupos de especies de parasitoides en estudio (Vance & Smith, 1933; Short, 1952; Finlayson & Hagen, 1977).

Un conocimiento exhaustivo de la morfología larval de las especies foco de interés añadiría sin duda una gran cantidad de información de carácter



evolutivo al análisis sistemático de la mismas, y permitiría abordar los estudios filogenéticos desde puntos de vista distintos y con metodologías diferentes. En muchos estudios sobre sistemática y biología de parasitoides, sobre todo en aquellos relativos a hospedadores fitófagos que viven encerrados en el interior de sus plantas hospedadoras, es relativamente común obtener los ejemplares de las especies de interés, esperando a que terminen su desarrollo en el interior de la planta. Sin embargo, en ocasiones, dados los estrictos requerimientos ambientales de muchas especies de parasitoides, estas detienen su desarrollo en un estadio larval concreto y mueren, con la consiguiente pérdida de información para nuestro trabajo, a no ser que seamos capaces de identificar correctamente las larvas. Otras veces, en el estudio de las relaciones tróficas se hace necesaria la disección de las plantas permitiéndonos de este modo una observación directa de las larvas de los parasitoides alimentándose de sus hospedadores. En ambos casos, el conocimiento de la morfología larval es imprescindible para poder identificar las especies y de este modo continuar con el desarrollo de nuestras investigaciones.

Las larvas de Hymenoptera Parasitica han sido estudiadas en diferentes aspectos, sobre todo en las primeras décadas y a mediados del siglo XX (ver: Vance & Smith, 1933; Short, 1952; Finlayson & Hagen, 1977). De entre todos los grupos, la biología de algunos con relativo interés en control biológico de plagas, ha sido foco de atención y por tanto, si es cierto que se ha dado un conocimiento temprano de sus estadios larvales (Finlayson & Hagen, 1977), desarrollándose sobre todo en familias como Braconidae e Ichneumonidae (Hym., Ichneumonoidea) (ver Finlayson & Hagen, 1977 para revisión) o Aphelinidae, Eulophidae y Encyrtidae (Hym., Chalcidoidea) (ver por ejemplo: Maple, 1947; Beaver, 1966; Mazzone & Viaggiani, 1984). Dentro de Chalcidoidea, los primeros trabajos comparativos relativos a morfología y biología general de estadios larvales se deben a Parker (1924), el cual llevó a cabo un estudio amplio sobre las formas post-embrionarias de diferentes familias de Chalcidoidea, publicándose poco después una sinopsis discutiendo los resultados más relevantes (Parker & Gordon, 1925). La importancia del trabajo de Parker radica en el carácter comparativo del mismo, basado en el análisis

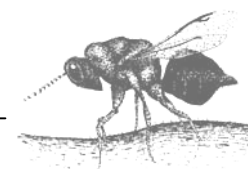


Discusión general

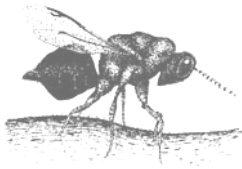
sistemático y etológico de las especies incluidas en su estudio. Después de esta primera aproximación, no se volvió a realizar un trabajo comparativo similar con estadios larvales de ningún grupo de Chalcidoidea hasta prácticamente principios de los años ochenta del pasado siglo, cuando aparecen los trabajos de Roskam (1982) y Sellenschlo (1984), si bien ambos se reducían a pequeños grupos de especies de Eurytomidae y Torymidae respectivamente.

Posteriormente es en Henneicke *et al.* (1992) donde se lleva a cabo un estudio comparativo del último estadio larval de especies de euritómidos asociadas a poáceas (Poaceae) en Gran Bretaña, completándose el mismo, años más tarde con una clave de identificación (Dawah & Rothfritz, 1996). Desde entonces y hasta la publicación de los trabajos incluidos en la presente tesis, ningún estudio comparativo sobre estadios larvales de Chalcidoidea ha sido llevado a cabo, aunque cabe destacar como precursor de los mismos, la filogenia comparada de la larva terminal de Cynipoidea publicada recientemente por Nieves-Aldrey *et al.* (2005). Este trabajo es hasta la fecha el único realizado en el cual se comparan larvas de especies de distintas familias de Cynipoidea, grupo en el que los estudios publicados relativos a estadios post-embrionarios han sido sin duda mucho más aislados y esporádicos y son bastante antiguos (Adler, 1877; Beyerinck, 1833; Rössig, 1904; Roth, 1949). Si embargo, la importancia del estudio de Nieves-Aldrey *et al.* (2005) radica en las conclusiones obtenidas a partir de la elaboración de árboles filogenéticos con caracteres de morfología larval. Estos autores demostraron que la larva de Cynipoidea era una fuente muy importante de caracteres morfológicos con potencial interés filogenético. De hecho, las comparaciones realizadas con resultados basados en otros tipos de fuentes de información, como morfología adulta, secuencias genéticas o datos biológicos (Liljeblad & Ronquist, 1998; Nylander, 2004; Ronquist & Liljeblad, 2001), mostraron que los caracteres larvales podían ser una herramienta muy potente a la hora de establecer relaciones evolutivas entre los distintos grupos de Cynipoidea.

Las conclusiones de los trabajos elaborados en los últimos años y que se presentan en esta tesis, se orientan por el mismo camino. Los dos grupos de calcidoideos parasitoides analizados, mayoritarios en la comunidades de agallas



de cinípidos, presentan igualmente alto interés en lo que se refiere a morfología larval y desde un punto de vista de las relaciones evolutivas de sus especies. Para Torymidae, una familia con una gran variabilidad genérica y específica dentro de las comunidades asociadas a agallas, la morfología larval añade una fuente más de diagnóstico para aquellos géneros en los cuales la diferenciación de los adultos se presenta difícil (Gómez *et al.*, en revisión). En el caso de los Eurytomidae, cuya morfología adulta es relativamente uniforme y la distinción de las especies resulta en muchas ocasiones dificultosa, la variabilidad morfología larval aporta nuevos puntos de vista para abordar estudios filogenéticos combinados (Gómez *et al.*, en revisión). Considerando la larva terminal de otras familias de Chalcidoidea asociadas a agallas de cinípidos, la mayoría de ellas presentan rasgos distintivos que permiten una primera diferenciación y catalogación dentro de sus respectivas familias. De esta forma, mientras que la larva terminal de Torymidae destaca por su abundante pilosidad en los segmentos corporales, las larvas de Eupelmidae cuyo patrón de pilosidad corporal es similar, poseen un clípeo serrado, el cual es por otro lado un carácter sinapomórfico de los mismos. Eurytomidae presenta una mandíbula compuesta bidentada y un patrón de quetotaxia básico reducido a la cabeza y segmentos torácicos fundamentalmente. Eulophidae presenta una larva totalmente glabra, con la cabeza transversal y una mandíbula unidentada, cuyo ápice es extremadamente fino; la larva de Pteromalidae es muy similar, si bien presenta ciertas sedas ligeramente apreciables distribuidas en la cabeza y primeros segmentos corporales y una cabeza totalmente redondeada con el vértex medialmente inciso en la mayoría de los casos. Gracias a la diagnosis de estos rasgos distintivos, es posible distinguir perfectamente las familias de Chalcidoidea asociadas a agallas de cinípidos de una manera relativamente sencilla y eficaz; la distinción genérica o específica requiere no obstante un estudio más profundo y detallado, pero en algunas familias como Torymidae o Pteromalidae, cuya diversidad de géneros es amplia comparada con el resto de familias, existen caracteres morfológicos suficientes para la diferenciación genérica y específica de muchas especies.



Discusión general

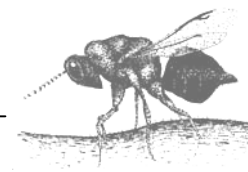
Finalmente, en relación a la larva de Cynipidae y tomando como punto de partida la compilación general sobre larvas de Cynipoidea de Nieves-Aldrey *et al.* (2005), la larva terminal de las especies ibéricas de cinípidos en agallas sobre plantas distintas de *Quercus*, presenta una fuente de variabilidad morfológica sorprendentemente grande. En cualquier caso considerando la tribu Aylacini como grupo polifilético (Liljeblad & Ronquist, 1998; Nylander, 2004), el resultado podría ser esperable, si bien muchos de los géneros incluidos en dicha tribu presentan un parecido morfológico bastante alto (Nieves-Aldrey, 2001). Ha sido precisamente dentro de alguno de estos géneros como por ejemplo, *Isocolus*, *Phanacis* o *Timaspis*, donde la fuente de variación de los caracteres morfológicos de las larvas terminales a nivel específico es mínima y hace su distinción prácticamente imposible.

Por otro lado dentro del monofilético clado Diplolepidini (Liljeblad & Ronquist, 1998; Nylander, 2004), la uniformidad en determinados rasgos se ha confirmado con la presencia de determinadas sinapomorfías de la tribu, si bien en líneas generales las especies de *Diplolepis* analizadas presentaron un alto grado de similitud en su larva terminal, resultando imposible una distinción clara entre por ejemplo *D. mayri* y *D. rosae*.

En resumen, se puede afirmar que una correcta diagnosis de la larva terminal tanto de los parasitoides asociados agallas de cinípidos, como de estos últimos, y por ende, el conocimiento profundo de la morfología de los citados estadios larvales de estos grupos de Hymenoptera, permite abordar de una manera más sencilla y eficaz, el segundo aspecto fundamental en biología de Hymenoptera Parasitica: el estudio de la ecología de sus poblaciones, requerimientos tróficos y patrones de diversidad.

2. Redes de parasitoides y patrones de diversidad: factores evolutivos y ecológicos explican la interacción hospedador-parasitoide.

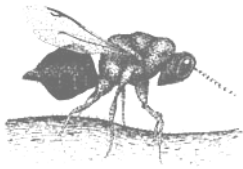
Dentro de la ecología de parasitoides, el conocimiento de todos los aspectos a nivel poblacional de la relación hospedador-parasitoide ha sido uno de los ejes fundamentales en torno al cual se ha desarrollado el avance del



conocimiento en biología de Hymenoptera Parasitica (Godfray, 1994; Hawkins, 1994; Quicke, 1997). En cualquier comunidad la interacción entre ambos elementos de la unidad hospedador-parasitoide se puede abordar sin duda desde diversos puntos de vista, si bien, uno de los que más ha condicionado el estudio de los complejos de parasitoides ha sido el del desarrollo de sus relaciones tróficas y los factores biológicos y ambientales que las condicionan.

Desde el pionero trabajo de Askew (1961a) en el cual se elucidaban las principales relaciones tróficas dentro de los complejos de parasitoides de numerosas especies de agallas de cinípidos asociadas a *Quercus*, numerosos trabajos fueron publicados abordando diferentes aspectos sobre biología y complejos de parasitoides asociados tanto a hospedadores fitófagos de vida libre, como sobre aquellos con movilidad limitada a un espacio en el interior de los tejidos vegetales (ver por ejemplo: Askew, 1975b; 1980; Godfray, 1994; Hawkins & Goeden, 1984; Hawkins & Lawton, 1987; Hawkins, 1988, 1990; 1994; Dawah *et al.*, 1995; Rejmánek & Starý, 1979; Tschamntke *et al.*, 2001). Sin embargo, de la mayoría de estos estudios surgía regularmente, la necesidad de abordar las relaciones hospedador-parasitoide ajustando las técnicas de estudio de ecología de poblaciones a la realidad de los propios complejos de parasitoides.

En base a ello, uno de los aspectos fundamentales considerado por varios autores (Hawkins, 1994; Godfray, 1994), ha sido la necesidad de la obtención de datos con calidad suficiente para el análisis de los patrones poblacionales y de diversidad de interés. Desde esta perspectiva, el primer impedimento se ha debido a la falta de conocimiento taxonómico que ha hecho, que muchas especies de parasitoides involucradas en estudios de ecología de poblaciones en determinadas áreas permanecieran sin identificar, condicionando entonces, que la mayor parte de ellos se realizaran sobre complejos bien conocidos o con una taxonomía relativamente avanzada (ver Hawkins, 1994). En lo relativo a estudios tróficos y ecológicos de comunidades de gallícolas, en donde la mayoría de los ejemplares son obtenidos muchas veces por disección de las propias agallas, el conocimiento de la sistemática larval, se constituye por tanto como una fuente de información imprescindible para establecer las relaciones

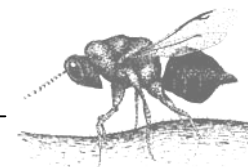


Discusión general

tróficas de manera inequívoca. Con la superación de este impedimento, aportando además información filogenética muy importante en las relaciones evolutivas hospedador-parasitoide, aparecen nuevas perspectivas en el estudio de la redes tróficas y la ecología de poblaciones en los complejos de parasitoides de numerosos hospedadores hasta la fecha inexplorados.

Otro de los condicionantes básicos en los estudios de ecología de parasitoides ha sido la utilidad de las redes tróficas como herramienta proveedora de información, no sólo biológica, sino también evolutiva sobre estas comunidades (Cohen, 1978; Ives & Godfray, 2006; Memmott & Godfray, 1992; Pimm *et al.*, 1991). La inclusión de información cuantitativa dentro de dichas redes, ha contribuido a mejorar las conclusiones obtenidas del análisis de las mismas desde dos perspectivas distintas: una, conociendo las proporciones relativas de parasitismo de cada especie de parasitoide sobre cada hospedador dentro de una red amplia y general con múltiples niveles tróficos (Dawah *et al.*, 1995; Godfray, 1994; Memmott & Godfray, 1992); otra, construyendo una red limitada a una unidad de superficie y expresando la densidad de hospedadores, parasitoides y de interacciones entre hospedadores y parasitoides en las mismas unidades (Memmott & Godfray, 1994; Müller *et al.*, 1999). Ambas aproximaciones, tanto la primera semi-cuantitativa, como la segunda cuantitativa, presentan ventajas e inconvenientes y se ven limitadas en su uso tanto por el tipo de información que hayamos sido capaces de obtener en nuestro trabajo de campo, como por las características del tipo de red de parasitoides que es objeto de nuestro interés.

En las redes de parasitoides asociadas a agallas de cinípidos, tanto desde un punto de vista como del otro, el conocimiento de los estadios larvales ha permitido trazar una línea que va desde el conocimiento específico de las relaciones tróficas dentro de cada comunidad, en nuestro caso en el universo ecológico constituido por cada especie de agalla, hasta un análisis más profundo desde un punto de vista ecológico y evolutivo de la competencia y nivel de interacción entre todas las comunidades de parasitoides (Müller *et al.*, 1999). Con los datos cuantitativos de frecuencia de parasitismo, así como con la información aportada por cada red trófica relativa a la jerarquía de cada especie,

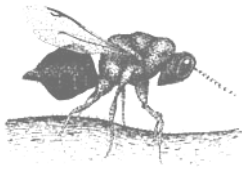


se puede elucidar por un lado el papel que tiene cada especie de parasitoide dentro de la comunidad global, esto es, dentro de un grupo de hospedadores disponibles, y de este modo esclarecer cuales son las comunidades más diversas y cuales sirven como hipotética fuente de parasitoides para el resto (Bascompte *et al.*, 2003; Gómez *et al.*, en revisión); por otro lado permite establecer modelos de solapamiento de nicho entre unas especies de hospedadores y otras a través de sus complejos de parasitoides, viendo así como está estructurada la comunidad (Müller *et al.*, 1999; Valladares *et al.*, 2001). Esto último facilita además, si se contempla desde un punto de vista de la ecología de nicho, el análisis de las relaciones evolutivas entre hospedadores y parasitoides a través de la evolución en el tiempo y en el espacio de los complejos de parasitoides que comparten ecosistemas y áreas concretas.

3. Futuras líneas de trabajo: sistemática y filogenia larval. Patrones de diversidad y redes tróficas de parasitoides.

A partir de los resultados obtenidos en los estudios realizados dentro de las comunidades de Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini, han surgido nuevas incógnitas y preguntas, cuyo análisis abren nuevas posibilidades y líneas de investigación prácticamente inabarcables en el marco espacial y temporal de una tesis doctoral.

En primer lugar, el estudio sistemático de la morfología larval podría haberse extendido a numerosas especies que no han sido incluidas en este trabajo y que forman parte de los complejos parasitarios de algunas especies de agallas. Algunas de tales especies son relativamente raras y obtener ejemplares de sus larvas terminales es relativamente difícil, con lo que en trabajos posteriores y a medida que se vayan obteniendo ejemplares se podrá ir completando tanto la clave de identificación como la filogenia en base a caracteres de morfología larval. Un grupo de estas especies constituye la familia Ormyridae (Chalcidoidea), cuyo análisis de la morfología larval ha sido excluido conscientemente dado que forma parte de los resultados de otra tesis sobre dicha familia realizada en nuestro equipo de investigación. Del mismo modo, la identificación y descripción de ciertos taxa asociados a agallas de Aylacini cuya



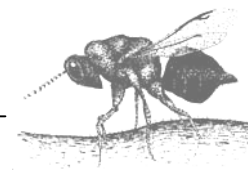
Discusión general

identidad permanece aún en duda, permitirá un acceso futuro al estudio de sus estadios larvales. Sin duda es dentro de la comunidad de Aylacini en la que existen mayores probabilidades de aparición de nuevos taxa, tanto de Cynipidae como de sus Chalcidoidea parasitoides.

Fuera del marco de las comunidades estudiadas, se nos plantea además, la posibilidad de abrir el estudio de la sistemática larval a aquellas especies de parasitoides que aún estando dentro de las familias estudiadas no forman parte de los complejos parasitarios de las agallas de cinípidos. De esto modo se podrían tener una visión más profunda de la evolución de los caracteres dentro de la familia en cuestión, lo que sería verdaderamente útil para formular hipótesis filogenéticas mucho más completas.

En relación a esto último, la elaboración de una filogenia lo más completa posible basada en caracteres larvarios, aporta una fuente más de discusión y comparación, a los análisis que se están llevando a cabo en el marco de otros proyectos, como por ejemplo, el árbol de la vida de los himenópteros (*HYMENOPTERA TREE OF LIFE*; <http://www.hymatol.org/>) con caracteres de morfología adulta y secuencias genéticas. De este modo se podría completar dentro de Chalcidoidea y Cynipoidea una completa filogenia basada en diversas fuentes de información proveniente de las especies o géneros estudiados. Además, el establecimiento de un protocolo de estudio en cuando a las colectas, obtención de ejemplares y toma de imágenes en sistemática y filogenia larval, abre las puertas de futuros estudios con larvas de parasitoides asociados a otro tipo de hospedadores y en otros ecosistemas u áreas de estudio como por ejemplo bosques tropicales en el marco de otros proyectos.

Por otro lado, en relación al estudio de las comunidades de parasitoides, en primer lugar el conocimiento previo de las redes tróficas semi-cuantitativas de Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini ha sentado las bases de un estudio más profundo y exhaustivo sobre determinadas especies de agallas con altos niveles de diversidad. De este modo, tomando la información obtenida como punto de partida, se puede abordar la elaboración de modelos cuantitativos más ajustados en áreas de distribución con relativa abundancia de las especies foco de interés. La elaboración e dichas redes cuantitativas de parasitoides puede ser extensiva



a las agallas sobre *Quercus* en la Península Ibérica, de las cuales hasta la fecha no se ha publicado ningún tipo de red trófica.

En el ámbito de la diversidad de dichas comunidades, se nos plantea también contando con los datos colectados durante más de 20 años en diferentes áreas de la península, el análisis de los factores bióticos y abióticos que condicionan la riqueza y diversidad de los complejos de parasitoides asociados a agallas en plantas distintas de *Quercus* en el ámbito íbero-balear. Fruto de dicho análisis, se puede obtener información muy valiosa sobre la influencia en la riqueza de estas especies de parasitoides de la fluctuación de las poblaciones de agallas anualmente, y junto con el estudio del solapamiento de nicho, de que forma los cinípidos gallícolas se ven afectados por las variaciones en las abundancias y riqueza de especies de sus parasitoides.

Por otro lado, dado que estos estudios se ven circunscritos a áreas geográficas concretas, entre los muchos grupos de factores que se pueden testar como determinantes en las poblaciones de agallas de cinípidos en plantas distintas de *Quercus*, estarían los condicionantes geográficos, a partir de los cuales podemos obtener modelos de distribución real y potencial de las especies y patrones de diversidad, tanto alfa como beta.

En cualquier caso con el trabajo realizado durante todos estos años abrimos nuevos horizontes dentro del estudio de los parasitoides del ámbito íbero-balear, posibilitando la continuidad de estas líneas de trabajo en conjunto con los estudios llevados a cabo por otros grupos de investigación en el mundo que han venido desarrollando líneas similares en diferentes áreas geográficas del planeta y con distintas comunidades de parasitoides.

Finalmente otras de los objetivos planteados a partir del desarrollo de los trabajos de la presente tesis, el desarrollar un protocolo estándar para las colectas de insectos gallícolas tanto en áreas templadas como tropicales y que permita abordar estudios de sistemática y filogenia larval y de ecología de comunidades de una manera homogénea y comparativa.

Resumen de resultados y conclusiones generales



Conclusiones generales

- ◆ Se ha completado por primera vez un estudio de la morfología larval de 38 especies representativas de todos los géneros de Cynipidae inductores de agallas en plantas distintas de *Quercus* en la Península Ibérica. A partir de más de 400 fotografías de scanning de alta resolución de la larva desarrollada, la variabilidad morfológica observable fue codificada en una matriz de 39 caracteres y 95 estados de carácter, con cuyo análisis se ha elaborado una clave de identificación de todos los taxa del grupo estudiado, así como se han completado descripciones detalladas de las larvas de todas las especies.
- ◆ Por primera vez para la ciencia se describen e ilustran las larvas de las especies: *Aulacidea tragopogonis*, *A. follioti*, *A. subterminalis*, *Aylax minor*, *Isocolus scabiosae*, *Phanacis hypochoeridis*, *Timaspis phoenixopodos*, *Timaspis cichorii*, *Neaylax verbenacus*, *Xestophanes brevitaris* y *Diplolepis spinossisimae*.
- ◆ Se ha demostrado que La larva terminal de Cynipidae (Hym., Cynipoidea) presenta en los niveles de tribu, genero y especie, caracteres diagnósticos significativos que pueden ser utilizados como método de identificación, diferenciación y clasificación de los distintos taxa.
- ◆ Por primera vez se ha efectuado un estudio global de la larva terminal y de la biología de la comunidad de Chalcidoidea asociados a agallas de cinípidos en en Europa. Se han estudiado las larvas terminales de un total de 51 especies de las familias Torymidae, Eurytomidae, Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae, fundamentalmente integrantes de la comunidad de Chalcidoidea en agallas de cinípidos en plantas distintas de *Quercus*, pero con algunos representantes también de la comunidad asociada a fagáceas.
- ◆ Se ha demostrado que la larva terminal de los Chalcidoidea (Hym.) parasitoides en agallas de Cynipidae presenta en líneas generales un rico

Conclusiones generales

- acerbo de caracteres morfológicos, en muchos casos diagnósticos a diferentes niveles taxonómicos, que se han revelado como una fuente de información útil y valiosa en estudios de sistemática y filogenia de Chalcidoidea.
- ◆ Se ha completado un estudio taxonómico y filogenético, basado en el último estadio larval, de 19 especies representativas de todos los géneros de Torymidae parasitoides de agallas de cinípidos en Europa, con la única excepción del género *Megastigmus*.
 - ◆ El estudio taxonómico, sobre la base de imágenes de microscopio electrónico de barrido, incluye descripciones de todas las larvas estudiadas así como una clave de identificación de todos los géneros y la mayoría de las especies.
 - ◆ El análisis filogenético de los 19 taxa estudiados de Torymidae basado en 42 caracteres de morfología larval se ha comparado con la taxonomía vigente de la familia Torymidae, con el fin de evaluar el uso potencial de los caracteres larvarios en estudios sistemáticos de la familia. Los resultados sugieren que los caracteres potencialmente más útiles son la quetotaxia corporal y cefálica así como la caracteres de morfología de la cabeza y piezas bucales.
 - ◆ Los resultados del análisis filogenético muestran que la familia Torymidae no es monofilética con respecto a la morfología larval. Sin embargo los grupos analizados de las subfamilias Toryminae y Megastigminae son claramente monofiléticos. Las tribus Microdontomerini, Chalcimerini y el género *Glyphomerus* considerado como *incertae sedis*, están estrechamente relacionados y diferenciados claramente de las tribus Torymoidini y Torymini.

Conclusiones generales

- ◆ Se ha efectuado un estudio taxónomico y filogenético de dos géneros de Eurytomidae, *Eurytoma* y *Sycophila*, basados en la morfología y biología de la larva terminal de 18 especies con comportamiento parasitoide, asociadas a agallas de cinípidos en la Península Ibérica.
- ◆ Se aportan descripciones detalladas de las larvas terminales de todas las especies de euritómidos estudiadas, ilustrando los caracteres diagnósticos de la familia y géneros con imágenes de microscopio electrónico de barrido, así como una clave de identificación separando ambos géneros y las especies estudiadas, basada fundamentalmente en caracteres asociados a la cabeza, piezas bucales, y mandíbulas.
- ◆ La variación cualitativa entre las larvas estudiadas aparece cuantificada en términos de 36 caracteres morfológicos, mientras que se utilizó inferencia Bayesiana para analizar las hipótesis filogenéticas sobre las especies de Eurytomidae incluidas en el estudio, además de las utilizadas como grupo externo y pertenecientes a otras familias de Chalcidoidea. Los resultados obtenidos no son congruentes con la monofilia de las especies de *Eurytoma*, cuyas relaciones aparecen pobremente resueltas. Por el contrario, la monofilia de *Sycophila* se encuentra bien soportada en base a los análisis realizados.
- ◆ Se ha estudiado, la morfología comparada del último estadio larval de 9 especies de Chalcidoidea (Hym.) de las familias Eupelmidae, Eulophidae y Pteromalidae, representantes de la comunidad de inquilinos y parasitoides de agallas de cinípidos en plantas distintas de *Quercus* en Europa. Por primera vez se describen las larvas de *Eupelmus microzonus* Förster, *Aprostocetus eurytomae* (Nees), *Aulogymnus aceris* Förster, *Pteromalus hieracii* (Thomson), *P. isarchus* (Walker), y *Stinoplus lapsanae* (Graham).

Conclusiones generales

- ◆ Se reconstruyen 29 redes tróficas describiendo las especies asociadas a las comunidades de agallas de cinípidos de las tribus Aylacini, Diplolepidini y Pediaspidini (Hym., Cynipidae) en la Península Ibérica. En total se estudian las comunidades de las agallas de 37 especies de cinípidos asociadas a plantas de las familias Asteraceae, Lamiaceae, Papaveraceae, Sapindaceae y Rosaceae, que sustentan una comunidad integrada por 86 especies de parasitoides de las familias Eurytomidae, Eulophidae, Eupelmidae, Ormyridae, Pteromalidae y Torymidae (Chalcidoidea), Figitidae (Cynipoidea) además de 3 de inquilinos [Synergini (Cynipidae) y Eulophidae (Chalcidoidea)].
- ◆ Las primeras redes tróficas elaboradas sobre agallas de cinípidos asociadas a plantas herbáceas muestran patrones ecológicos fuertemente influenciados por una de las principales características de la comunidad global: la alta especificidad de las especies parasitoides o lo que es lo mismo, el alto grado de mono y oligofagia presente en el conjunto de las redes.
- ◆ En la mayoría de las especies los complejos aparecen formados por especies de Eurytomidae y Torymidae, acompañadas con menor frecuencia de parasitoides de las familias Pteromalidae, Eulophidae y Ormyridae; en todos los complejos son los Eupelmidae los que muestran un alto grado de polifagia, viendose el inquilinismo por otro lado limitado a Diplolepidini y Pediaspidini.
- ◆ Las medidas de conectancia y conectancia realizada no aportaron información muy distinta a pesar de ser la primera una medida más precisa y apropiada en redes de parasitoides, estando dicha conectancia altamente correlacionada con la riqueza de parasitoides generalistas.
- ◆ La comparación de las redes elaboradas, en términos de similitud de sus complejos de parasitoides, revela que las agallas de las especies

Conclusiones generales

emparentadas evolutivamente a través de la planta y ecológicamente por el nicho, presentan un alto grado de similitud en lo que se refiere a sus comunidades de parasitoides.

- ◆ Las interacciones potenciales de las agallas de diferentes especies, a través de sus complejos de parasitoides, también son frecuentes entre agallas sobre las misma familia de plantas o en el mismo nicho ecológico, lo cual no sólo condiciona la competencia indirecta entre las distintas especies de agallas, sino que también favorece la competencia entre las distintas especies de parasitoides por el recurso, lo cual en cierta medida condiciona el alto grado de especificidad en la comunidad

- ◆ La conectancia en las redes de parasitoides asociadas a agallas de Aylacini toma valores medios relativamente altos debido por un lado a la baja riqueza de especies por comunidad y por otro a los altos niveles generales de mono y oligofagia.

- ◆ Las redes de parasitoides organizadas en torno a las comunidades de agallas de cinípidos en plantas herbáceas presentan una fuerte estructura anidada como cabría esperar, existiendo una fuerte estructuración de toda la comunidad a través de un grupo de especies, posiblemente basales, que dirijan la evolución ecológica de toda la red global sirviendo como fuente de parasitoides para muchas otras especies.

Referencias bibliográficas





Abdullah, M., Dawah, H. A. & Jervis, M. A. (1989) New rearing records for the parasitoids *Homoporus subniger* (Walker), *H. febriculosus* (Girault) and *Merisus splendidus* Walker (Hymenoptera: Pteromalidae). *Entomologist's Gazette*, 40: 325-327.

Abe, Y., Melika, G. & Stone, G. N. (2007) The diversity and phylogeography of cynipid gallwasps (Hymenoptera, Cynipidae) of the Eastern Palaearctic and their associated communities. *Oriental Insects*, 41: 169-212.

Ács, Z., Melika, G., Kalo, P. & Kiss, G. B. (2002) Molecular analysis in *Eurytoma rosae* species-group (Chalcidoidea: Eurytomidae). En: Melika, G. & Thuroczy, C. (Eds.), *Parasitic Wasps: Evolution, Systematics, Biodiversity and Biological Control*. Agroiinform, Budapest. 234-240 pp.

Adler, H. (1877) Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 21: 209-248.

Aebi, A., Schönrogge, K., Melika, G., Alma, A., Bosio, G., Quacchia, A., Picciau, L., Abe, Y., Moriya, S., Yara, K., Seljak, G. & Stone, G. N. (2006) Parasitoid recruitment to the globally invasive chestnut gall wasp *Dryocosmus kuriphilus*. En: K. Ozaki, K., Yukawa, J., Ohgushi, T. & Price, P. W. (Eds.) *Galling arthropods and their associates; ecology and evolution*. Springer, Tokyo. 103-122 pp.

Almeida-Neto, M., Gimarães Jr., P. R. & Lewinsohn, T. M. (2007) On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos*, 116: 716-722.

Althoff, D. M. (2003) Does parasitoid attack strategy influence host specificity? A test with New World braconids. *Ecological Entomology*, 28: 500-502.

Andriescu, I. (1971) Calcidoide (Chalcidoidea Hym. Insecta) din colectia muzeului de istorie natural "Gr. Antipa" din Bucureti. *Lucrările Stațiunii de Cercetări Biologice, Geologice și Geografice "Stejarul"*. *Biologie*, 4: 425-444.

Andriescu, I. (1983) On the role of climatic barrier in limiting the area of the phytophagous insects, the case of Cynipidae (Hymenoptera) which develop in the capsules of corn poppy (*Papaver rhoeas* L. and *P. dubium* L.). *Verhandlungen. S.I.E.C.C. 10 Budapest*, 1983 (1984): 155-157.

Andriescu, I. (1993) Contributions to the studies of chalcidoids from the Danube Delta Biosphere Reserve. I. The faunistic summary. *Analele științifice ale Institutului de Cercetare și Proiectare "Delta Dunării"*, 1993: 49-58.



Referencias bibliográficas

Annala, E. (1974) Notes on the larva of *Anogmus hohenheimensis* Ratz. (Hym., Pteromalidae), *Torymus azureus* Boh. and *T. caudatus* Boh. (Hym., Torymidae). *Annales Entomologici Fennici*, 40(1): 35-37.

Araújo, M. B. & Rahbek, C. (2006) How does climate change affect biodiversity? *Science*, 313: 1396-1397.

Askew, R. R. (1960) Some observations on *Diplolepis rosae* (L.) (Hym., Cynipidae) and its parasites. *Entomologist's Monthly Magazine*, 95: 191-192.

Askew, R. R. (1961a) On the biology of the inhabitants of oak galls of Cynipidae (Hymenoptera) in Britain. *Transactions of the Society for British Entomology*, 14 (11): 237-268.

Askew, R. R. (1961b) On the palaeartic species of *Syntomaspis* Foerster (Hym., Chalcidoidea, Torymidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 96: 184-191.

Askew, R. R. (1961c) *Eupelmus urozonus* Dalman (Hym. Chalcidoidea) as a parasite in cynipid oak galls. *Entomologist*, 94: 196-201.

Askew, R. R. (1961d) Some biological notes on the pteromalid (Hym., Chalcidoidea) genera *Caenacis* Förster, *Cecidostiba* Thomson and *Hobbya* Delucchi, with descriptions of two new species. *Entomophaga*, 6: 57-67.

Askew, R. R. (1962) Chalcidoidea (Hymenoptera) in the Manchester Museum (Part I). *Entomologist*, 95: 97-99.

Askew, R. R. (1963) Some Chalcidoidea (Hymenoptera) reared from galls of *Pediaspis aceris* (Förster) (Hym., Cynipidae). *Entomologist*, 96 (1207): 273-276.

Askew, R. R. (1965) The biology of the British species of the genus *Torymus* Dalman associated with galls of Cynipidae on oak, with special reference to alternation of forms. *Transactions of the Society for British Entomology*, 16: 217-232.

Askew, R. R. (1966) Observations on the British species of *Megastigmus* Dalman (Hym. Torymidae) which inhabit cynipid oak galls. *Entomologist*, 99: 124-128.

Askew, R. R. (1970) Observations on the hosts and host food plants of some Pteromalidae (Hym., Chalcidoidea). *Entomophaga*, 15: 379-385.



Askew, R. R. (1975a) Descriptions of a new genus and two new species of Pteromalidae (Hym., Chalcidoidea) reared from cynipid (Hymenoptera) galls, with notes on some other species. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris. Zoologie*, 202: 405-412.

Askew, R. R. (1975b) The organisation of chalcid-dominated parasitoid communities centred upon endophytic hosts. En: Price, P. W. (Ed.) *Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites*. Plenum Press, New York. 130-153 pp.

Askew, R. R. (1980) The diversity of insect communities in leaf mines and plant galls. *Journal of Animal Ecology*, 49(3): 817-829

Askew, R. R. (1984) The biology of gall wasps. En: Ananthakrishnan, T. N. (Ed.) *Biology of Gall Insects*. Oxford and IBH Publishing Co., New Delhi. 223-271 pp.

Askew, R. R. (1994) Two new European species of *Ormyrus* (Hym., Ormyridae). *Entomologist's monthly Magazine*, 130: 87-93.

Askew, R. R. (1997) Two species of Tetrastichinae (Hym., Eulophidae) new to Britain. *Entomologist's Monthly Magazine*, 133: 177.

Askew, R. R. (1999) Parasitoid oviposition in the false chamber of the gall of *Cynips disticha* Hartig (Hym., Eurytomidae, Cynipidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 135: 215-216.

Askew, R. R. (2002) A new *Pseudotorymus* (Hym., Torymidae) from Britain, with observations on its biology and notes on other British species. *Entomologist's Monthly Magazine*, 138: 51-58.

Askew, R. R. (2005) A new European species of *Anastatus* Motschulsky (Hym., Eupelmidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 141: 215-218.

Askew, R. R. & Blasco-Zumeta, J. (1998) Insects associated with galls of a new species of Eurytomidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) on *Ephedra nebrodensis* in Spain. *Journal of Natural History*, 32: 805-821.

Askew, R. R., Gómez, J. F. & Nieves-Aldrey, J. L. (2004) Species of Microdontomerini (Hymenoptera: Chalcidoidea: Torymidae) associated with galls of Cynipidae (Hymenoptera) in Europe. *Journal of Hymenoptera Research*, 13 (2): 214-222.



Referencias bibliográficas

Askew, R. R., Gómez, J. F. & Nieves-Aldrey, J. L. (2007) On the parasitoid community of *Aulacidea lauræ* (Hym., Cynipidae), with description of a new species of *Adontomerus* (Hym., Torymidae). *Journal of Natural History*, 41 (29-32): 1765-1773.

Askew, R. R. & Nieves-Aldrey, J. L. (1988) Some Monodontomerinae and Megastigminae (Torymidae) associated with Cynipidae in Spain (Hymenoptera). *Entomologica Scandinavica*, 18: 355-359.

Askew, R. R. & Nieves-Aldrey, J. L. (2000) The genus *Eupelmus* Dalman, 1820 (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eupelmidae) in peninsular Spain and the Canary Islands, with taxonomic notes and descriptions of new species. *Graellsia*, 56: 49-61.

Askew, R. R. & Nieves-Aldrey, J. L. (2004) Further observations on Eupelminae (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eupelmidae) in the Iberian Peninsula and Canary Islands, including descriptions of new species. *Graellsia*, 60 (1): 27-39.

Askew, R. R. & Nieves-Aldrey, J. L. (2005) A new genus and species of Pteromalidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) from Spain, parasitic in cynipid galls on *Fumaria*. *Journal of Natural History*, 39 (25): 2331-2338.

Askew, R. R. & Nieves-Aldrey, J. L. (2006) Calosotinae and Neanastatinae in the Iberian Peninsula and Canary Islands, with descriptions of new species and a supplementary note on *Brasema* Cameron, 1884 (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eupelmidae). *Graellsia*, 62 (1): 87-100.

Askew, R. R., Nieves-Aldrey, J. L., Pujade-Villar, J., Sadeghi, S. E., Schönrogge, K., Melika, G. & Thuróczy, C. (en prensa) Appendix 6.2. A catalogue of inquilines and parasitoids in cynipid oak galls. En: Stone, G. N., Melika, G. & Csóka, G. (Eds.), *The Oak Cynipids of the Western Palaearctic*. The Ray Society, London.

Askew, R. R., Plantard, O., Gómez, J. F., Hernández Nieves, M. & Nieves-Aldrey, J. L. (2006a) Catalogue of parasitoids and inquilines in galls of Aylacini, Diplolepidini and Pediaspidini (Hym., Cynipidae) in West Palaearctic. *Zootaxa*, 1301: 1-60.

Askew, R. R., Sadeghi, S. E. & Tavakoli, M. (2006b) Chalcidoidea (Hym.) in galls of *Diplolepis mayri* (Hym., Cynipidae) in Iran, with the description of a new species of *Pseudotorymus* Masi (Hym., Torymidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 142: 1-6.

Askew, R. R. & Shaw, M. R. (1974) An account of the Chalcidoidea parasiting leaf mining insects of deciduous trees in Britain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 6: 289-335.



Askew, R. R. & Shaw, M. R. (1986) Parasitoid communities: their size structure and development. En: Waage, J. & Greathead, D. J. (Eds.) *Insect parasitoids*. Academic Press Inc., London. 225-264 pp.

Atmar, W. & Patterson, B. D. (1995) *The nestedness temperature calculator: a Visual Basic program, including 294 presence-absence matrices*. AICS Research, Inc., University Park, NM and The Field Museum, Chicago. (<http://aics-research.com/nestedness/tempcalc.html>).

Auerbach, M. (1984) Stability, probability, and the topology of food webs. En: Strong, D., Abele, L., Simberloff, D. & Thistle, A. (Eds.). *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton. 413-436 pp.

Bakkendorf, O. (1965) Perilampidae, Eupelmidae, Encyrtidae (Hym. Chalcidoidea) from the Hansted Reservation. With descriptions of new species. *Entomologiske Meddelelser*, 30: 105-187.

Barbosa Pereira, M. J., Anjos, N. dos, Lino Neto, J. (1998) Determination of the number of larval instars of the soursop seed borer *Bephratelloides pomorum* (Fab.) (Hymenoptera: Eurytomidae). *Naturalia, Rio Claro*, 23: 165-170.

Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J. & Olesen, J. M. (2003) The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, 100: 9383-9387.

Baselga, A. & Jiménez-Valverde, A. (2007) Environmental and geographical determinants of beta diversity of leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) in the Iberian Peninsula. *Ecological Entomology*, 32: 312-318.

Baumann, T. & Vidal, S. (1992) Patterns in the parasitoid complex of the genus *Isocolus* Förster (Hym. Cynipidae). *Zoologischer Anzeiger*, 229: 1-12.

Beaver, R. A. (1966) The biology and immature stages of *Entedon leucogramma* (Ratzeburg) (Hymenoptera: Eulophidae), a parasite of bark beetles. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)*, 41: 37-41.

Bellido, D. & Pujade-Villar, J. (1999) Especies asociadas a agallas de cinipidos del Pirineo andorrano (Hym: Cynipoidea, Chalcidoidea, Ichneumonoidea). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 23: 277-291.



Referencias bibliográficas

Berg, E. van den, Prinsloo, G. L. & Nesar, S. (1990) An unusual host association: *Aprostocetus* sp. (Eulophidae), a hymenopterous predator of the nematode *Subanguina mobilis* (Chit; Fisher, 1975) Brzeski, 1981 (Anguinidae). *Phytophylactica*, 22: 125-127.

Beyerinck, M. W. (1883) Beobachtungen über die Ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. *Veröffentlicht durch die Kgl. Akademie der Wissenschaften zu Amsterdam*, 1-98.

Blair, K. G. (1939) *Balaninus villosus* F. bred from gall of *Rhodites rosae* L. *Entomologist's Monthly Magazine*, 75: 249.

Blair, K. G. (1944) A note on the economy of the rose bedeguar gall, *Rhodites rosae* L. *Proceedings and Transactions of the South London Entomological and Natural History Society*, 1943-44: 55-59.

Blair, K. G. (1945) Notes on the economy of the rose-galls formed by *Rhodites* (Hymenoptera, Cynipidae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)*, 20: 26-31.

Blair, K. G. (1951) *Eupelmus urozonus* in galls of *Rhodites rosae*. *Entomologist's Monthly Magazine*, 87: 174.

Bolivar y Pieltain, C. (1923a) Estudios sobre calcídidos de la familia eupélmidos. I. Sobre el género *Polymoria* Först. *Revista de Fitopatología*, 1: 20-24.

Bolivar y Pieltain, C. (1923b) Estudios sobre calcídidos de la familia eupélmidos. II. Especies españolas de *Calosota* Curt. *Revista de Fitopatología*, 1: 62-69.

Bolivar y Pieltain, C. (1923c) Estudios sobre calcídidos de la familia eupélmidos. III. Los *Anastatus* de España. *Revista de Fitopatología*, 1: 114-122.

Bonsall, M. B. & Hassell, M. P. (1998) Population dynamics of apparent competition in a host-parasitoid assemblage. *Journal of Animal Ecology*, 67: 918-929.

Bouček, Z. (1961) Beiträge zur Kenntnis der Pteromaliden-fauna von Mitteleuropa, mit Beschreibungen neuer Arten und Gattungen (Hymenoptera). *Sborník entomologického oddělení Národního Musea v Praze*, 34: 55-95.

Bouček, Z. (1974) On the Chalcidoidea (Hymenoptera) described by C. Rondani. *Redia*, 55: 241-285.



- Bouček, Z. (1977)** A faunistic review of the Yugoslavian Chalcidoidea (Parasitic Hymenoptera). *Acta Entomologica Jugoslavica*. 13 suppl., 145 pp.
- Bouček, Z. (1988)** *Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera)*. C.A.B. International. Wallingford, UK. 832 pp.
- Bouček, Z. & Askew, R. R. (1968)** *Palaeartic Eulophidae sine Tetrastichinae*. Index of Entomophagous Insects 3. [Delucchi, V. & Remaudière, G. (Eds.)] Le François, Paris. 260 pp.
- Bouček, Z., & Graham, M. W. R. de V. (1978)** British check-list of Chalcidoidea (Hymenoptera): taxonomic notes and additions. *Entomologist's Gazette*, 29(4): 225-235.
- Bouček, Z. & Rasplus, J-Y. (1991)** *Illustrated key to West-Palaeartic genera of Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea)*. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris. 140pp.
- Briggs, C. J. & Latto, J. (2000)** The effect of dispersal on the population dynamics of a gall-forming midge and its parasitoids. *Journal of Animal Ecology*, 69: 96-105.
- Bugbee, R. (1941)** A new species of the *Eurytoma rhois* complex from the seeds of *Schmaltzia (Rhus) trilobata*. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 14: 97-102.
- Bugbee, R. (1967)** Revision of chalcid wasps of the genus *Eurytoma* in America north of Mexico. *Proceedings of the United States National Museum*, 118: 432-552.
- Bugbee, R. (1975)** *Eurytoma* species from Mexico and Guatemala with synonyms and keys (Hymenoptera: Eurytomidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 68: 251-256.
- Burks, B. D. (1971)** A synopsis of the genera of the family Eurytomidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Transactions of the American Entomological Society*, 97: 1-89.
- Callan, E. McC. (1943)** A note on *Orthopelma luteolator* Grav. and *O. brevicornis* Morl. (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)*, 18: 30-32.
- Callan, E. McC. (1944)** *Habrocytus bedeguaris* Thomson and *Habrocytus periclisti* n. sp. (Hym., Pteromalidae) reared from galls of *Rhodites rosae* (L.). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (B)*, 13: 90-93.
- Cameron, R. A. D. & Redfern, M. (1978)** Population dynamics of two hymenopteran parasites of the yew gall midge *Taxomyia taxi* (Inchbald). *Ecological Entomology*, 3: 265-272.



Referencias bibliográficas

Čapek, M. (1969) An attempt at a natural classification of the family Braconidae based on various unconventional characters (Hymenoptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 71: 304-312.

Čapek, M. (1970) A new classification of the Braconidae (Hymenoptera) based on the cephalic structures of the final instar larva and biological evidence. *Canadian Entomologist*, 102: 846-875.

Čapek, M. (1973) Key to the final instar larvae of the Braconidae (Hymenoptera). *Acta Instituti Forestalis Zvolensis*, 1973: 259-268.

Carvalho, M. R. de, Bockmann, F. A., Amorim, D. S., de Vivo, M., de Toledo-Piza, M., Menezes, N. A., Figueiredo, J. L. de, Castro, R. M. C., Gill, A. C., McEachran, J. D., Compagno, L. J. V., Schelly, R. C., Brito, R. Lundberg, J. G., Vari, R. P. & Nelson, G. (2005) Revisiting the taxonomic impediment. *Science*, 307: 353.

Chapin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Taylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C. & Díaz, S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234- 242.

Chen, Y., Xiao, H., Fu, J., Huang, D-W. (2004) A molecular phylogeny of eurytomid wasps inferred from DNA sequence data of 28s, 18s, 16s and COI genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 300-307.

Claridge, M. F. (1959a) A contribution to the biology and taxonomy of the British species of the genus *Eudecatoma* Ashmead (= *Decatoma* auctt. nec Spinola) (Hym., Eurytomidae). *Transactions of the Society for British Entomology*, 13: 149-168.

Claridge, M. F. (1959b) Notes on the genus *Systole* Walker, including a previously undescribed species (Hym., Eurytomidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 95: 38-43.

Claridge, M. F. (1961a) Biological observations on some eurytomid (Hymenoptera: Chalcidoidea) parasites associated with Compositae, and some taxonomic implications. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)*, 36: 153-158.

Claridge, M. F. (1961b) A contribution to the biology and taxonomy of some Palaearctic species of *Tetramesa* Walker (= *Isosoma* Walk.; = *Harmolita* Motsch.) (Hymenoptera: Eurytomidae) with particular reference to the British fauna. *Transactions of the Entomological Society of London*, 113: 175-216.



Claridge, M. F. (1961c) An advance towards a natural classification of eurytomid genera (Hym., Chalcidoidea) with particular reference to British forms. *Transactions of the Society for British Entomology*, 14: 167-185.

Claridge, M. F. & Askew, R. R. (1960) Sibling species in the *Eurytoma rosae* group (Hym., Eurytomidae). *Entomophaga*, 5: 141-153.

Cohen, J. E. (1978) *Food webs and niche space*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 212 pp.

Cohen, J. E., Beaver, R. A., Cousins, S. H., DeAngelis, D. L., Goldwasser, L., Heong, K. L., Holt, R. D., Kohn, A. J., Lawton, J. H., Martinez, N., O'Malley, R., Page, L. M., Patten, B. C., Pimm, S. L., Polis, G. A., Rejmanek, M., Shoener, T. W., Schoenly, K., Sprules, W. G., Teal, J. M., Ulanowicz, R. E., Warren, P. H., Wilbur, H. M. & Yodzis, P. (1993) Improving food webs. *Ecology*, 74: 252-258.

Cohen, J. E., Briand, F. & Newman, C. M. (1990) *Community food webs: Data and theory*. Springer-Verlag, New York. 308 pp.

Connold, E. T. (1901) *British vegetable galls. An introduction to their study*. Hutchinson & Co., London. 312 pp.

Constantineanu, M. I., Suciu, J., Andriescu, I., Ciochia, V. & Pisica, C. (1956) Contributions à l'étude des chalcidoidiens parasites dans les cynipides gallicoques sur *Rosa canina* L. dans la République Populaire Romaine. *Studii și cercetări științifice - Academia R.P. Române. Filiala Iași. Biologie și științe agricole*, 7: 29-53.

Cornell, H. V. (1983) The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by the Cynipinae (Hymenoptera): Why and how? *The American Midland Naturalist*, 110: 220-234.

Cornell, H. V. (1990) Survivorship, life history, and concealment. A comparison of leaf miners and gall formers. *American Naturalist*, 136: 581-597.

Crosby, C. (1909) On certain seed-infesting chalcid flies. *Cornell University Agricultural Experiment Station Bulletin*, 256: 367-388.

Crowley, T. J. (2000) Causes of climate change over the past 1000 years. *Science*, 289: 270-277.



Referencias bibliográficas

Csóka, G., Stone, G. N., Melika, G. (2005) The biology, ecology and evolution of gall wasps. En: Raman, A., Schaeffer, C. W. & Withers, T. M. (Eds.) *Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods*. Science Publishers, Inc. Enfield, New Hampshire, USA. 569-636 pp.

Cuevas-Reyes, P., Siebe, C., Martínez-Ramos, M. & Oyama, K. (2003) Species richness of gall-forming insects in a tropical rain forest: correlations with plant diversity and soil fertility. *Biodiversity and Conservation*, 12: 411-422.

Cushman, R. A. (1916) *Syntomaspis druparum*, the apple-seed chalcid. *Journal of Agricultural Research*, 7: 487-501.

Cussigh, F. (1992) Osservazioni su *Curculio vicentinus* Cussigh, un inquilino delle galle fogliari di *Pediaspis aceris* Gmelin modificate da *Dichatomus acerinus* Förster (Coleoptera, Curculionidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 70: 181-206.

Cutler, J. R. (1955) The morphology of the head of the final instar larva of *Nasonia vitripennis* Walker (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Proceedings of The Royal Entomological Society of London (A)*, 30 (4-6): 73-81.

Danks, H. V. (1971) Biology of some stem-nesting aculeate Hymenoptera. *Transactions of The Royal Entomological Society of London*, 122: 323-395.

Dawah, H. A. (1987) Biological problems in some *Tetramesa* (Hymenoptera: Eurytomidae). *Biological Journal of The Linnaean Society*, 32: 237-245.

Dawah, H. A., Hawkins, B. A. & Claridge, M. F. (1995) Structure of the parasitoid communities of grass-feeding chalcid wasps. *Journal of Animal Ecology*, 64: 708-720.

Dawah, H. A. & Rothfritz, H. (1996) Generic-level identification of final instar larvae of Eurytomidae and their parasitoids associated with grasses (Poaceae) in N.W. Europe (Hymenoptera: Braconidae, Eulophidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Ichneumonidae, Pteromalidae). *Journal of Natural History*, 30: 1517-1526.

De Nooy, W., Mrvar, A. & Batagelj, V. (2005) *Exploratory social network analysis with Pajek*. Cambridge University Press. New York. 362 pp.

Díaz, N. B. (1973) Una nueva plaga del alcornoque en la república Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 34: 85-88.



Dobson, A. P. & Carper, R. (1992) Global warming and potential changes in host-parasite and disease-vector relationships. En: Peters, R. L. & Lovejoy, T. E. (Eds.) *Global warming and biodiversity*. Yale University Press, New Haven. 201-207 pp.

Doğanlar, M. & Çam, H. (1991) The species of *Eurytoma* Ill. with two-three strong setae on hind tibiae from Türkiye, and description of a new species from Tokat, Türkiye (Hymenoptera, Eurytomidae). *Türkiye Entomoloji Dergisi*, 15: 143-151.

Domenichini, G. (1966) *Hym. Eulophidae palearctic Tetrastichinae*. Index of entomophagous insects, Le François, Paris. 101 pp.

Dupont, Y. L., Hansen, D. M. & Olesen, J. M. (2003) Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography*, 26: 301-310.

Eady, R. D. & Quinlan, J. (1963) Hymenoptera Cynipoidea Key to families and subfamilies and Cynipinae (including galls). Vol. VIII, part 1(a). En: Dolling, W. R & Askew, R. R. (Eds.) *Handbooks for the identification of British Insects*. The Royal Entomological Society of London. 81 pp.

Ehler, L. E. (1992) Guild analysis in biological control. *Environmental Entomology*, 21: 26-40.

Ehrlich, P. R. & Wilson, E. O. (1991) Biodiversity studies: science and policy. *Science*, 253: 758-762.

Eliason, E. A. & Potter, D. A. (2000) Biology of *Callirhytis cornigera* (Hymenoptera: Cynipidae) and the arthropod community inhabiting its galls. *Environmental Entomology*, 29 (3): 551-559.

Ellis, H. A. (2002) Parasitoids (Hymenoptera: Chalcidoidea) of *Phanacis hypochoeridis* (Kieffer) (Hymenoptera: Cynipidae) galls of Cat's-ear (*Hypochoeris radicata* L.) in North East England. *Cecidology*, 17: 2-9.

Ellis, H. A. (2003) Observations on the stem galls of the Hawkweed *Hieracium sabaudum* L. induced by *Aulacidea hieracii* (Bouché) (Hymenoptera: Cynipidae): local records and associated parasitoids (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Vasculum*, 88: 20-26.

Erdős, J. (1959) Symbola ad cognitionem faunae chalcidologicae hungaricae. *Folia Entomologica Hungarica*, 12: 527-534.

Erdős, J. (1966) A bakszakál rovarcönológiája. *Folia Entomologica Hungarica*, 19: 545-552.



Referencias bibliográficas

Espejo-Noguera, F. & Pujade-Villar, J. (2000) Situació i noves aportacions al coneixement de la família Eurytomidae Walker 1833 (Hymenoptera: Chalcidoidea) a la Península Ibèrica i a les illes Balears. *Sessió d'Entomologia de la Institució Catalana d'Història Natural-Societat Catalana de Lepidopterologia*, 10[1997]: 51-62.

Evans, D. (1965) The life history and immature stages of *Synergus pacificus* McCracken and Egbert (Hymenoptera: Cynipidae). *The Canadian Entomologist*, 97: 185-188.

Evenhuis, N. L. (2007) Helping solve the "Other" taxonomic impediment: Completing the eight steps to total enlightenment and taxonomic nirvana. *Zootaxa*, 1407: 3-12.

Ferrière, C. (1929) The Asiatic and African species of the genus *Elasmus* Westw. (Hym, Chalcid.). *Bulletin of Entomological Research*, 20: 411-423.

Ferrière, C. (1950) Notes sur les *Eurytoma* (Hym. Chalcidoidea) I. Les types de Thomson et de Mayr. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 23: 377-410.

Ferrière, C. (1954) Eupelmides brachyptères (Hym. Chalcidoidea). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 27:1-21.

Ferrière, C. & Novicky, S. (1954) Un nouveau genre de Torymidae (Hym. Chalcidoidea). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 27: 33-37.

Finlayson, T. & Hagen, K. S. (1977) *Final-instar larvae of parasitic Hymenoptera*. Simon Fraser University. Canada Pest Management Paper n 10. 111 pp.

Fitch, W. M. (1971) Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology*, 20: 406-416.

Folliot, R. (1964) Contribution à l'étude e la biologie des cynipides gallicoles (Hymenoptères, Cynipoidea). *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, Série 12, 6: 407-564.

Force, D. C. (1974) Ecology of insect host-parasitoid communities. *Science*, 184: 624-632.

Force, D. C. (1985) Competition among parasitoids of endophytic hosts. *The American Naturalist*, 126: 440-444.



Förster, A. (1840) *Beiträge zur Monographie der Pteromalinen, mit einer Tafel Abbildungen, vom Lehrer der Naturgeschichte, Herrn A. Förster.* Prog. Sept. 1840, Bürger- und Provincial-Gewerbschule Aachen. 56 pp.

Fulmek, L. (1968) Parasitinsekten der Insektengallen Europas. *Beiträge zur Entomologie*, 18: 719-952.

Garrido Torres, A. M. (1996) *Pteromalidos de la Comunidad de Madrid (Hymenoptera; Chalcidoidea, Pteromalidae).* Tesis Doctoral. Departamento de Biología. Universidad autónoma de Madrid. 741 pp.

Garrido-Torres, A. M. & Nieves-Aldrey, J. L. (1990) Catálogo actualizado de los pteromálidos de la Península Ibérica e Islas Baleares (Hym., Chalcidoidea, Pteromalidae). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 14: 71-87.

Garrido-Torres, A. M. & Nieves-Aldrey, J. L. (1992) Nuevas citas de Pteromalidae para España (Hymenoptera, Chalcidoidea) colectados con trampas "Malaise". *Actas do V Congresso Ibérico de Entomologia. Boletim da Sociedade Portuguesa de entomologia, Suplemento*, 3: 501-512.

Garrido-Torres, A. M. & Nieves-Aldrey, J. L. (1999) Pteromálidos de la Comunidad de Madrid: faunística y catálogo (Hymenoptera, Chalcidoidea, Pteromalidae). *Graellsia*, 55: 9-147.

Gates, M. W. (2006) Familia Eurytomidae. En: Fernández, F. & Sharkey, M. J. (Eds.) *Introducción a los Hymenoptera de la región Neotropical.* Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá DC. 668-671 pp.

Gates, M. W. & Cascante-Marín, A. (2004) A new phytophagous species of *Eurytoma* (Hymenoptera: Eurytomidae) attacking *Werauhia gladioliflora* (Bromeliales: Bromeliaceae). *Zootaxa*, 512: 1-10.

Gauld, I. D. & Mitchell, P. A. (1977) Hymenoptera Ichneumonidae. Vol. VII, part 2(b). Orthopelmatinae & Anomaloninae. En: Dolling, W. R & Askew, R. R. (Eds.) *Handbooks for the identification of British Insects.* The Royal Entomological Society of London. 29 pp.

Gauthier, N., LaSalle, J., Quicke, D. L. J. & Godfray, H. C. J. (2000) Phylogeny of Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), with a reclassification of Eulophinae and the recognition that Elasmidae are derived eulophids. *Systematic Entomology*, 25: 521-539.



Referencias bibliográficas

Georgiev, G. Ts. & Stojanova, A. M. (2003) New Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitoids of *Dasineura saliciperda* (Dufour) (Diptera, Cecidomyiidae) in Bulgaria. *Journal of Pest Science*, 76 (6): 161-162.

Ghajarieh, H., Bruford, M., Dawah, H. A., Fernandes, C. & Dodd, C. S. (2006) Mitochondrial Phylogenetics of UK Eurytomids. *Journal of Entomology*, 3(2): 167-179.

Gibson, G. A. P. (1995) *Parasitic wasps of the subfamily Eupelminae: classification and revision of world genera (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eupelmidae)*. Memoirs on Entomology International. Associated Publishers. Gainesville, Florida. 421pp.

Gibson, G. A. P., Heraty, J. M. & Woolley, J. B. (1999) Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea - a review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta*, 28: 87-124.

Gibson, G. A. P., Huber, J. T. & Woolley, J. B. (1997) *Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)*. NRC Research Press, Ottawa. 794 pp.

Gijswijt, M. J. (1962) Nederlandse chalcididen. *Entomologische Berichten. Nederlandsche Entomologische Vereeniging, Amsterdam*, 22: 250-252.

Gijswijt, M. J. (1974) Faunistical and biological records of some palaeartic Chalcidoidea. *Entomologische Berichten. Nederlandsche Entomologische Vereeniging, Amsterdam*, 34: 89-93.

Godfray, H. C. J. (1987) The evolution of clutch size in parasitic wasps. *The American Naturalist*, 129: 221-233.

Godfray, H. C. J. (1994) *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, Princeton. 488 pp.

Godfray, H. C. J. (2002) Challenges for taxonomy. *Nature*, 417: 17-19.

Godfray, H. C. J. & Shimada, M. (1999) Parasitoids as model organisms for ecologists. *Researchs in Population Ecology*, 41: 3-10.

Goloboff, P. A. (1993) Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9: 83-91.

Goloboff, P. A. (1996) Methods for faster parsimony analysis. *Cladistics*, 12: 199-220.



Gómez, J. F., Hernández Nieves, M., Garrido-Torres, A. M., Askew, R. R. & Nieves-Aldrey, J. L. (2006) Los Chalcidoidea (Hymenoptera) asociados con agallas de cinípidos (Hymenoptera, Cynipidae) en la Comunidad de Madrid. *Graellsia*, 62: 293-331.

Gómez, J. F., Hernández Nieves, M & Nieves-Aldrey, J. L. (en prensa) Comparative morphology, biology and phylogeny of terminal-instar larvae of the European species of Toryminae (Hym., Chalcidoidea, Torymidae) parasitoids of gall wasps (Hym. Cynipidae). *Zoological journal of the Linnean Society*.

Gonçalves-Alvim, S. J. & Fernandes, G. W. (2001) Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat effects in four neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation*, 10: 79-98.

Gordinier, H. C. (2003) Biology of *Diastrophus nebulosus* (Hymenoptera: Cynipidae) and its parasitoid/inquiline complex in galls on *Rubus flagellaris* (Rosaceae). *Great Lakes Entomologist*, 36: 129-151.

Goulet, H. & Huber, J. T. (Eds.) (1993) *Hymenoptera of the world: an identification guide to families*. Ottawa: Research Branch, Agriculture Canada Publication. 668 pp.

Graham, M. W. R. de V. (1959) Keys to the British genera and species of Elachertinae, Eulophinae, Entedontinae and Euderinae (Hym., Chalcidoidea). *Transactions of the Society for British Entomology*, 13(10): 169-204.

Graham, M. W. R. de V. (1963) Additions and corrections to the British list of Eulophidae (Hym., Chalcidoidea). *Transactions of the Society for British Entomology*, 15(9): 167-275.

Graham, M. W. R. de V. (1969) *The Pteromalidae of north-western Europe (Hymenoptera: Chalcidoidea)*. Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology Supplement no.16. 908pp.

Graham, M. W. R. de V. (1987) A reclassification of the European Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae), with a revision of certain genera. *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology series)*, 55 (1): 1-392.

Graham, M. W. R. de V. (1991) *A reclassification of the European Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae): revision of the remaining genera*. Memoirs of the American Entomological Institute No 49. 322 pp.



Referencias bibliográficas

Graham, M. W. R. de V. (1994) A new European species of *Torymus* with a note on the identity of *Torymus incertus* Förster, 1841. *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien*, 96 (B): 121-124.

Graham, M. W. R. de V. (1995) European *Elasmus* (Hymenoptera: Chalcidoidea, Elasmidae) with a key and descriptions of five new species. *Entomologist's Monthly Magazine*, 131:1-23.

Graham, M. W. R. de V. (1996) Entomological notes on La Crau (France: Bouches du Rhône), including a list of Hymenoptera Chalcidoidea and description of a new species. *Entomologist's Monthly Magazine*, 132: 197-203.

Graham, M. W. R. de V. & Claridge, M. F. (1965) Studies on the *Stenomalina*-group of Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 117: 263-311.

Graham, M. W. R. de V. & Gijswijt, M. J. (1998) Revision of the European species of *Torymus* Dalman (s. lat.) (Hymenoptera: Torymidae). *Zoologische Verhandelingen*, 317: 1-202.

Grissell, E. E. (1976) A revision of Western Nearctic species of *Torymus* Dalman (Hymenoptera: Torymidae). *University of California Publications in Entomology*, 79: 1-120.

Grissell, E. E. (1995) *Toryminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Torymidae): A redefinition, generic classification, and annotated world catalog of species. Vol. 2.* Memoirs on Entomology International. Associated Publishers. Gainesville, Florida. 470 pp.

Gumovsky, A. V. (2007) A taxonomic revision, biology and morphology of immature stages of the *Entedon sparetus* species group (Hymenoptera: Eulophidae), egg-larval endoparasitoids of weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Bulletin of Entomological Research*, 97: 139-166.

Györfi, J. (1944) Beiträge zur Kenntnis der Wirte von Schlupfwespen. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 30: 79-103.

Györfi, J. (1962) Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise der Chalcididen-Arten in Ungarn. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 49: 207-223.

Haeckel, E. (1868) *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. Reimer, Berlin.

Haeselbarth, E. (1979) Zur Parasitierung der Puppen von Forleule (*Panolis flammea* [Schiff.]), Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* [L.]) und Heidelbeerspanner (*Boarmia bistortana* [Goezel]) in bayerischen Kiefernwäldern. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 87: 186-202; 311-322.



Hagen, K. S. (1964) Developmental stages of parasites. En: DeBach, P. (Ed.) *Biological control of insects pests and weeds*. Chapman & Hall, London. 168-246 pp.

Hardouin, R. (1943) *Le peuplement entomologique du rosier*. R. Foulon, Paris. 382 pp.

Hassell, M. P. & May, R. M. (1986) Generalist and specialist natural enemies in insect predator-prey interactions. *Journal of Animal Ecology*, 55 (3): 923-940.

Hassell, M. P. & Waage, J. K. (1984) Host parasitoid population interactions. *Annual Review of Entomology*, 29: 89-114.

Hawkins, B. A. (1988) Species diversity in the third and fourth trophic levels: Patterns and mechanisms. *Journal of Animal Ecology*, 57: 137-162.

Hawkins, B. A. (1990) Global patterns of parasitoid assemblage size. *Journal of Animal Ecology*, 59: 57-72.

Hawkins, B. A. (1994) *Pattern and process in host-parasitoid interaction*. Cambridge University Press. Cambridge U.K. 190 pp.

Hawkins, B. A., Askew, R. R. & Shaw, M. R. (1990) Influences of host feeding-niche and food plant type on generalist and specialist parasitoids. *Ecological Entomology*, 15: 275-280.

Hawkins, B. A. & Goeden, R. D. (1984) Organization of a parasitoid community associated with a complex of galls on *Atriplex* spp. in southern California. *Ecological Entomology*, 9: 271-292.

Hawkins, B. A. & Lawton, J. H. (1987) Species richness for parasitoids of British phytophagous insects. *Nature*, 326: 788-790.

Hawkins, B. A. & Mills, N. J. (1996) Variability in parasitoid community structure. *Journal of Animal Ecology*, 65: 501-516.

Hawkins, B. A. & Sheehan, W. (1994) *Parasitoid community ecology*. Oxford University Press, Oxford. 516 pp.

Hayward, A. & Stone, G. N. (2005) Oak gall wasp communities: ecology and evolution. *Basic and Applied Ecology*, 6: 435-443.



Referencias bibliográficas

Hayward, A. & Stone, G. N. (2006) Comparative phylogeography across two trophic levels: the oak gall wasp *Andricus kollari* and its chalcid parasitoid *Megastigmus stigmatizans*. *Molecular Ecology*, 15: 479-489.

Henneicke, K., Dawah, H. A. & Jervis, M. A. (1992) Taxonomy and biology of the final-instar larvae of some Eurytomidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) associated with grasses in the UK. *Journal of Natural History*, 26: 1047-1087.

Henneman, M. L. & Memmott, J. (2001) Infiltration of a Hawaiian community by introduced biocontrol agents. *Science, American Association for the Advancement of Science*, 293 (5533): 1314-1316.

Heraty, J. (2004) Molecular Systematics, Chalcidoidea and Biological Control. En: Ehler, L. E., Sforza, R. & Mateille, T. (Eds.) *Genetics, Evolution and Biological Control*. CAB International, Wallingford. 39-71 pp.

Hoffmeyer, E. B. (1925) Bemærkninger om danske galhvespe. *Entomologiske Meddelelser*, 16: 1-8.

Hoffmeyer, E. B. (1930/1931) Beiträge zur Kenntnis der dänischen Callimomiden, mit Bestimmungstabelle der europäischen Arten (Hym. Chalc.) (Callimomidenstudien 5). *Entomologiske Meddelelser*, 17: 232-285.

Huelsenbeck, J. P. & Ronquist, F. R. (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17: 754-755.

Ito, M. & Hijii, N. (2002) Factors affecting refuge from parasitoid attack in a cynipid wasp, *Aphelonyx glanduliferae*. *Population Ecology*, 44: 23-32.

Ito, M. & Hijii, N. (2004) Roles of gall morphology in determining potential fecundity and avoidance of parasitoid attack in *Aphelonyx glanduliferae*. *Journal of Forest Research*, 9: 93-100.

Ives, A. R. & Godfray, H. C. J. (2006) Phylogenetic analysis of trophic associations. *The American Naturalist*, 168 (1): E1-E14.

Jason, S. & Vegelius, J. (1981) Measures of ecological association. *Oecologia*, 49: 371-376.

Jennings, M. T. (2001) *Ormyrus papaveris* (Perris, 1840) (Hym., Ormyridae) new to Britain. *Entomologist's Monthly Magazine*, 137: 144.



Jennings, M. T. (2003) A record of *Aprostocetus eurytomae* (Nees, 1834) (Hym., Eulophidae) from Kent. *Entomologist's Monthly Magazine*, 139: 232.

Jennings, M. T. (2004a) Parasitoids reared from galls of *Phanacis hypochoeridis* (Kieffer, 1887), *P. centaureae* Foerster, 1860, and *P. caulicola* (Hedicke, 1939) (Hymenoptera: Cynipidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 55: 67-70.

Jennings, M. T. (2004b) *Torymus boops* Graham, 1994 (Hym., Torymidae) new to Britain with a new host record. *Entomologist's Monthly Magazine*, 140: 296.

Jennings, M. T. (2005a) *Timaspis lusitanica* Tavares, 1904 (Hym., Cynipidae) and an associated parasitoid *Eurytoma punctatella* Zerova, 1978 (Hym., Eurytomidae), both new to Britain. *Entomologist's Monthly Magazine*, 141: 160.

Jennings, M. T. (2005b) *Diplolepis mayri* in Kent - 10 years on. *Cecidology*, 20: 42-43.

Johannesen, J. & Seitz, A. (2003) Larval distributions of the ectoparasitoid wasp *Eurytoma robusta* relative to the host tephritid gall fly *Urophora cardui*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 107: 47-55.

Jonsson, B. G. (2001) A null model for randomization tests of nestedness in species assemblages. *Oecologia*, 127: 309-313.

Kalina, V. (1981a) The Palaearctic species of the genus *Anastatus* Motschulsky, 1860 (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eupelmidae) with descriptions of new species. *Silvaecultura Tropica et Subtropica*, 8: 3-25.

Kalina, V. (1981b) The Palaearctic species of the genus *Macroneura* Walker, 1837 (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eupelmidae), with descriptions of new species. *Sborník Vědeckého Lesnického ústavu Vysoké školy zemědělské v Praze*, 24: 83-111.

Kierych, E. (1971) Galasowki (Hymenoptera, Cynipidae) bieszczadow wraz z opisem nowego podgatunku. *Fragmenta Faunistica*, 17: 297-317.

Kim, Ch-S., Park, I-K., Kim, J-K., Shin, S-Ch., Chung, Y-J. & Choi, K-S. (2005) Biology of *Torymus geranii* (Walker), a Parasitoid of Chestnut Gall Wasp *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu (Hymenoptera, Cynipidae). *Korean Journal of Applied Entomology*, 44 (3): 219-223.



Referencias bibliográficas

Ko, J. H. (1971) Notes on *Eudecatoma variegata* Curtis (Hymenoptera: Eurytomidae) as a parasite of the gall wasps (Cynipidae) in Korea. *Korean Journal of Entomology*, 1: 25-26.

Koleff, P., Gaston, K. J. & Lennon, J. J. (2003) Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72: 367-382.

Kolubajiv, S. (1934) Die Ergebnisse der Züchtung von parasitischen Insektenarten aus ihren Wirten in der staatl. Versuchsanstalt in Prag in den J.J. 1929-33. *Acta Societatis Entomologicae Cechoslovenicae*, 31: 59-68, 113-120, 155-163.

Krogmann, L. & Abraham, R. (2003) The first instar larva of *Nasonia vitripennis* (Walker, 1836) (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae) with a pair of appendages on the labrum and closed spiracles. *Entomologische Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Hamburg*, 14(167): 97-103.

Laboulbène, A. (1877) Liste des éclosions d'insectes observées par le Dr. Joseph-Étienne Giraud, membre honoraire. *Annales de la Société Entomologique de France*, 7: 398-436.

LaSalle, J. (1994) North American genera of Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae). *Journal of Natural History*, 28: 109-236.

LaSalle, J. (2005) Biology of gall inducers and evolution of gall induction in Chalcidoidea (Hymenoptera: Eulophidae, Eurytomidae, Pteromalidae, Tanaostigmatidae, Torymidae). En: Raman, A., Schaeffer, C. W. & Withers, T. M. (Eds.) *Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods*. Science Publishers, Inc. Enfield, New Hampshire, USA. 503-533 pp.

Lázaro, A., Mark, S. & Olesen, J. M. (2005) Bird-made fruit orchards in northern Europe: nestedness and network properties. *Oikos*, 110: 321-329.

Leclercq, J. (1941) Notes sur les hymenopteres des environs de Liege. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 17: 1-10.

Leggo, J. J. & Shorthouse, J. D. (2006) Modification of galls of *Diplolepis triforma* (Hymenoptera: Cynipidae) by the parasitoids *Eurytoma spongiosa* (Hymenoptera: Eurytomidae) and *Glyphomerus stigma* (Hymenoptera: Torymidae). *Canadian Entomologist*, 138: 681-696.

Lennon, J. J., Koleff, P., Greenwood, J. J. D. & Gaston, K. J. (2001) The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, 70: 966-979.



Lewis, O. T, Memmott, J., La Salle, J., Lyal, C. H. C, Whitefoord, C. & Godfray, H. C. J. (2002) Structure of a diverse tropical forest insect - parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 71: 855-873.

Liljeblad, J. (2002) *Phylogeny and evolution of gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae)*. Ph.D. Dissertation. Department of Zoology, University of Stockholm. 176 pp.

Liljeblad, J. & Ronquist, F. (1998) A phylogenetic analysis of higher-level gall wasp relationships (Hymenoptera: Cynipidae). *Systematic Entomology*, 23: 229-252.

Llácer, E., Urbaneja, A., Garrido, A. & Jacas, J-A. (2005) Morphology and development of immature stages of *Galeopsomyia fausta* (Hymenoptera: Eulophidae: Tetrastichinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 98 (5): 747-753.

Lotfalizadeh, H., Delvare, G. & Rasplus, J-Y. (en prensa) *Sycophila pistacina* (Hymenoptera, Eurytomidae) a valid species. *European Journal of Entomology*.

MacDonald, K. E. & Caveney, S. (2004) External morphology and development of immature stages of *Elachertus scutellatus* (Hymenoptera: Eulophidae) in Florida: the first North American record. *Florida Entomologist*, 87: 559-565.

Maple, J. D. (1947) The eggs and first instar larvae of Encyrtidae and their morphological adaptations for respiration. *University of California Publications in Entomology*, 8(2): 25-117.

Marchosky, R. J. & Graig, T. P. (2004) Gall size dependent survival for *Asphondylia atriplicis* (Diptera: Cecidomyiidae) on *Atriplex canescens*. *Environmental Entomology*, 33: 709-719.

Margush, T. & McMorris, F. R. (1981) Consensus n-trees. *Bulletin of Mathematical Biology*, 43: 239-244.

Martínez, N. D., Hawkins, B. A., Dawah, H. A. & Feifarek, B. (1999) Effects of sampling effort on characterization of food-web structure. *Ecology*, 80 (3): 1044-1055.

Masi, L. (1927) Reperti di Chalcididae rare o poco note. *Bollettino della Società Entomologica Italiana*, 59: 91-92.

Mayhew, P. J. (1998) The evolution of gregariousness in parasitoid wasps. *Proceedings of the Royal Society (B)*, 265 (1394): 383-389.



Referencias bibliográficas

Mayr, G. (1874) Die Europäischen Torymiden biologisch und systematisch bearbeitet. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, 24 : 53-142.

Mayr, G. (1878) Arten der Chalcidier-Gattung *Eurytoma* durch Zucht erhalten. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, 28: 297-334.

Mayr, G. (1903) Hymenopterologische Miscellen. II. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, 53: 387-403.

Mayr, G. (1904) Hymenopterologische Miscellen. III. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, 54: 559-598.

Mayr, G. (1905) Hymenopterologische Miscellen. IV. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, 55: 529-571.

Mazzone, P. & Viggiani, G. (1984) Osservazioni morfo-biologiche sugli stadi preimmaginali di *Prococophagus varius* Silv. e *P. saissetiae* Ann. e Mynh. (Hym. Aphelinidae), parassiti di *Saissetia oleae* Oliv. (Hom. Coccoidea). *Bolletino del Laboratorio di Entomologia Agraria 'Filippo Silvestri'*, 41: 143-148.

Melika, G., Csóka, G., Stone, G. N. & Schönrogge, K. (2002a) Parasitoids reared from galls of *Andricus caliciformis*, *A. conglomeratus*, *A. coriarius*, *A. coronatus* and *A. lignicolus* in Hungary (Hymenoptera, Cynipidae). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 94: 123-133.

Melika, G., Csóka, G., Stone, G. N. & Schönrogge, K. (2002b) Parasitoids reared from galls of *Andricus aestivalis* Giraud, *Andricus grossulariae* Giraud, *A. multiplicatus* Giraud and *A. vindobonensis* Müller in Hungary (Hymenoptera, Cynipidae). *Fauna Entomologica Hungarica*, 63: 105-112.

Melksham, J. (1992) Notes of the larval stages of *Torymoides* sp. (Hymenoptera: Torymidae): an ectoparasite of the biological control agent *Rhopalomyia californica*. *Entomological Society of Queensland News Bulletin*, 19 (9): 134-135.

Memmott, J. & Godfray, H. C. J. (1992) Parasitoid webs. En: Lasalle, J. & Gauld, I. D. (Eds.) *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB International, Wallingford, U.K. 217-234 pp.



Memmott, J. & Godfray, H. C. J. (1994) The use and construction of parasitoid webs. En: Hawkins, B. A. & Sheenan, W. (Eds.) *Parasitoid Community Ecology*. Oxford University Press, Oxford. 300-318 pp.

Memmott, J., Godfray, H. C. J. & Gauld, I. D. (1994) The structure of a tropical host - parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 63: 521-540.

Mill, N. J. (1993) Species richness and structure in the parasitoid complexes of tortricoid hosts. *Journal of Animal Ecology*, 62: 45-58.

Morphbank (<http://www.morphbank.net>, Septiembre 2007). Florida State University, School of Computational Science, Tallahassee, FL 32306-4026 USA.

Morris, H. M. (1938) Annual report of the entomologist for 1937. *Annual Report of the Department of Agriculture, Cyprus*, 1937: 42-47.

Muesebeck, C. F. W. & Dohanian, S. M. (1927) *A study in hyperparasitism, with particular reference to the parasites of Apanteles melanoscelus (Ratzeburg)*. Bulletin of U.S. Department of Agriculture, No 1487. 35 pp.

Müller, C. B., Adriaanse, I. C. T., Belshaw, R. & Godfray, H. C. J. (1999) The structure of an aphid-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 68: 346-370.

Narendran, T. C. (1994) *Torymidae and Eurytomidae of Indian subcontinent*. University of Calicut, Kerala, India. 500 pp.

Narendran, T. C. (1999) *Indo-Australian Ormyridae (Hymenoptera: Chalcidoidea)*. Dr T. C. Narendran (Publicación privada), Kerala. 227 pp.

Narendran, T. C., Tezcan, S. & Civelek, H. S. (1995) A new species of *Eurytoma* Illiger (Hymenoptera, Eurytomidae) parasitic on *Scolytus rugulosus* Ratzeburg (Coleoptera, Scolytidae) in Turkey and some notes about it. *Türkiye Entomoloji Dergisi*, 19(2): 81-86.

Ndoutoume, A., Kalmès, R. & Rojas-Rousse, D. (2000) Reproductive potential of *Eupelmus orientalis* (Crawford) and *Eupelmus vuilleti* (Crawford) (Hymenoptera: Eupelmidae), two parasitoids of Bruchidae (Coleoptera) during the harvest and storage of cowpea pods (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). *African Entomology*, 8: 201-209.



Referencias bibliográficas

Nees ab Esenbeck, C. G. (1834) *Hymenopterorum Ichneumonibus affinium monographiae, genera Europaea et species illustrantes*. 2. Stuttgart and Tubingen. 448 pp.

Nieves-Aldrey, J. L. (1981) Datos sobre *Diplolepis rosae* (L.) (Hym., Cynipidae) y sus himenópteros parásitos en Salamanca. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 4 (1980): 107-113.

Nieves-Aldrey, J. L. (1983a) Contribución al conocimiento de la fauna de himenópteros inquilinos y parásitos en las agallas de *Diplolepis mayri* (Schlechtendal) y *Diplolepis eglanteriae* (Hartig) (Hym., Cynipidae). *Graellsia*, 39: 93-102.

Nieves-Aldrey, J. L. (1983b) Sobre las especies de *Sycophila* Walker, asociadas con agallas de cinípidos en la Península Ibérica, con descripción de una nueva especie (Hym., Eurytomidae). *Eos*, 59: 175-191.

Nieves-Aldrey, J. L. (1984a) Primeros datos sobre los representantes de la familia Ormyridae en España, con descripción de una nueva especie (Hym., Chalcidoidea). *Graellsia*, 40: 119-127.

Nieves-Aldrey, J. L. (1984b) Sobre las especies de *Sycophila* Walker, asociadas con agallas de cinípidos en la Península Ibérica, con descripción de una nueva especie (Hym., Eurytomidae). *Eos*, [1983] 59: 175-187.

Nieves-Aldrey, J. L. (1986) La colección de cinípidos gallícolas (Hym., Cynipidae, Cynipinae) del Instituto Español de Entomología. *Graellsia*, [1985], 41: 113-124.

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. (1995) Two new species of Aylacini (Hymenoptera: Cynipidae) from France, associated with *Silybum* and a new gall from *Scorzonera* (Asteraceae). *Annales de la Société entomologique de France*, 31 (4): 369-375.

Nieves-Aldrey, J. L. (2001a) Nuevos datos faunísticos, corológicos y biológicos sobre los cinípidos del ámbito íbero-balear (Hymenoptera, Cynipidae). *Graellsia*, 57 (1): 39-72.

Nieves-Aldrey, J. L. (2001b) Hymenoptera, Cynipidae. En: Ramos, M. A., Alba Tercedor, J., Bellés, X., Gósalbez, J., Guerra, A., Macpherson, E., Martín-Piera, F., Serrano, J., Templado, J. (Eds.) *Fauna Ibérica, vol. 16*. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). 636 pp.



Nieves-Aldrey, J. L. (2002) Anotaciones sobre la morfología y biología de *Neaylax salviae*, nuevo cinípido para la fauna ibérica incluyendo la descripción de la larva. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 31: 61-65.

Nieves-Aldrey, J. L. (2003a) Descubrimiento de la agalla y ciclo biológico de *Neaylax versicolor* (Nieves-Aldrey) (Hymenoptera, Cynipidae): primer registro de un cinípido asociado a plantas papaveráceas del género *Fumaria*. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 32: 111-114.

Nieves-Aldrey, J. L. (2003b) Primera cita para España de *Timaspis urospermi* (Kieffer), con notas taxonómicas y biológicas, incluyendo la descripción de la larva (Hymenoptera, Cynipidae, Aylacini). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 33: 79-83.

Nieves-Aldrey, J. L. (2004) A new species (Hymenoptera, Cynipidae) from Cabo de Gata Nature Park (Spain) inducing galls on *Launaea arborescens*, including description of its terminal instar larva. *Graellsia*, 60 (2): 175–184.

Nieves-Aldrey, J. L. (2005a) Notas taxonómicas y biológicas sobre *Timaspis rufipes* Ionescu & Roman (Hymenoptera, Cynipidae), un nuevo cinípido para la fauna ibérica. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 36: 109–114.

Nieves-Aldrey, J. L. (2005b) A new species of *Iraella* Nieves-Aldrey (Hymenoptera: Cynipidae), from Northeastern Spain, inducing galls on *Papaver* (Papaveraceae). *Annals of the Entomological Society of America*, 98(6): 853-860.

Nieves-Aldrey, J. L. (2005c) *Ormyrus salmanticus* Nieves-Aldrey, 1984 (Hymenoptera: Chalcidoidea: Ormyridae), a valid species. *Journal of Hymenoptera Research*, 14: 206-207.

Nieves-Aldrey, J. L. & Askew, R. R. (2002) Calcidoideos (Hym., Chalcidoidea) asociados a agallas de Aylacini y Diplolepidini (Hym., Cynipidae) en España. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 26 (1-2): 11-37.

Nieves-Aldrey, J. L. & Fontal-Cazalla, F. (1999) Filogenia y evolución del orden Hymenoptera. En: *Evolución y Filogenia de Arthropoda*. Melic, A. (Ed.). Vol. Monográfico de la SEA, 26: 459-474.

Nieves-Aldrey, J. L., Gómez, J. F. & Askew, R. R. (2007) Two new species of *Idiomacromerus* (Hymenoptera: Torymidae) from the stem gall wasp on *Papaver somniferum*, with notes on the parasitoid community. *Annals of the Entomological Society of America*, 100 (3): 381-389.



Referencias bibliográficas

Nieves-Aldrey, J. L., Gómez, J. F & Hernández Nieves, M. (2004) Nuevos datos sobre *Aulacidea freesei* y *Phanacis zwoelferi* (Hymenoptera, Cynipidae, Aylacini), inductores de agallas en *Silybum marianum* (Asteraceae), en la Península Ibérica, incluyendo la descripción y comparación de sus últimos estadios larvales y sus agallas. *Boletín de la Sociedad aragonesa de Entomología*, 34: 85-93.

Nieves-Aldrey, J. L., Gómez, J. F., Hernández Nieves, M. & Lobo, J. M. (2006) Los Cynipidae (Hymenoptera) de la Comunidad de Madrid: Lista anotada, mapas de distribución, riqueza y estatus de conservación. *Graellsia*: 62: 371-403.

Nieves-Aldrey, J. L., Hernández Nieves, M. & Gómez, J. F. (en revisión) Larval morphology and biology of European species of *Megastigmus* (Hymenoptera, Torymidae, Megastigminae) parasitoids of gall wasps, including a comparison with the larvae of two seed-infesting species. *Zootaxa*.

Nieves-Aldrey, J. L. & Martin-Chicote, I. (1986) Nuevas citas de calcídidos parásitos de insectos gallícolas en España. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 10: 209-213.

Nieves-Aldrey, J. L. & Melika, G. (2005) *Aylax hypecoi* Trotter (Hymenoptera, Cynipidae) in Europe: redescription, with taxonomic and biological notes. *Journal of Natural History*, 39: 2525-2535.

Nieves-Aldrey, J. L. & Parra, L. A. (2003) A new species of *Isocolus* from Spain, inducing galls in flower heads of *Leuzea conifera* (Asteraceae) (Hymenoptera, Cynipidae). *Annales de la Société entomologique de France*, 39 (1): 49-53.

Nieves-Aldrey, J. L., Ronquist, F. & Vårdal, H. (2005) Comparative morphology of terminal-instar larvae of Cynipoidea: phylogenetic implications. *Zoologica Scripta*, 34: 15-36.

Nikol'skaya, M. N. & Zerova, M. D. (1978) Family Torymidae (Callimomidae) (Torymids). En: Medvedev, G. S. (Ed.) *Keys to the Insects of the European part of the USSR, vol. 3, part 2*. New Delhi: Amerind Published Co [Edición inglesa traducida del ruso, 1987], 651-685 pp.

Nordlander, G (1973) Parasitsteklar i galler av *Diplolepis rosae* (L.) och *D. mayri* Schlechtd. (Hym. Cynipidae) (Hym. Ichneumonoidea, Chalcidoidea, Cynipoidea). *Entomologisk Tidskrif*, 94: 148-176.

Noyes, J. S. (1978) On the number of genera and species of Chalcidoidea (Hymenoptera) in the world. *Entomologist's Gazette*, 29: 163-164.



Noyes, J. S. (1990) The number of described chalcidoid taxa in the world that are currently regarded as valid. *Chalcid Forum*, 13: 9-10.

Noyes, J. S. (2003) Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic publication. www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidooids/index.html [access 05-May-2006].

Nylander, J. A. A. (2004) *Bayesian phylogenetics and the evolution of gall wasps*. Ph.D. Dissertation. Department of Evolution, Genomics and Systematics, University of Uppsala. 43 pp.

Nylander, J. A., Ronquist, F., Huelsenbeck, J. P. & Nieves-Aldrey, J. L. (2004) Bayesian Phylogenetic Analysis of Combined Data. *Systematic Biology*, 53 (1): 47-67.

O'Connor, J. P., Nash, R. & Bouček, Z. (2000) A catalogue of the Irish Chalcidoidea (Hymenoptera). *Occasional Publication of the Irish Biogeographical Society*, 6: 1-135.

Otten, E. (1940) Gezogene Chalcidien und ihre Wirte (Hymenoptera). *Arbeiten über Morphologische und Taxonomische Entomologie*, 7: 177-202.

Paine, R. T. (1988) On food webs: road maps of interactions or the grist for theoretical development? *Ecology*, 69: 1648-1654.

Parker, H. L. (1924) Recherches sur les formes post-embryonnaires des chalcidiens. *Annales de la Société Entomologique de France*, 93, 262-379.

Parker, H. L. & Thompson, W. R. (1925) Notes on the larvae of the Chalcidoidea. *Annals of the Entomological Society of America*, 18(3): 384-395.

Patterson, B. D. & Atmar, W. (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. En: Heaney, L. R. & Patterson, B. D. (Eds.) *Island biogeography of mammals*. Academic Press, London. 65-82 pp.

Patterson, B. D. & Brown, W. (1991) Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. *Journal of Biogeography*, 18: 395-402.

Peterson, A. (1951) *Larvae of insects. Part II. Coleoptera, Diptera, Neuroptera, Siphonaptera, Mecoptera, Trichoptera*. Edwards Bros., Ann Arbor, Michigan. 416 pp.

Peterson, A. (1959) *Larvae of insects. Part I. Lepidoptera and plant infesting Hymenoptera*. Edwards Bros., Ann Arbor, Michigan. 315 pp.



Referencias bibliográficas

Phillips, W. J. (1927) *Eurytoma parva* (Girault) Phillips and its biology as a parasite of the wheat jointworm, *Harmolita tritici* (Fitch). *Journal of Agricultural Research*, 34 (8): 743-758.

Pimm, S. L. (1982) *Food webs*. Chapman & Hall, London. 268 pp.

Pimm, S. L., Lawton, J. H., & Cohen, J. E. (1991) Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350: 669-674.

Plantard, O. (1997) *Écologie des communautés de parasitoïdes associés aux Cynipidae galligènes (Hymenoptera): Rôle des caractéristiques des galles, de la structure des populations et de la phylogénie des hôtes sur leur cortège parasitaire*. Thèse de Doctorat. Université de Paris. Paris. 286 pp.

Plaut, H. N. (1972) On the biology of the immature stages of the almond wasp, *Eurytoma amygdali* End. (Hym., Eurytomidae) in Israel. *Bulletin of Entomological Research*, 61: 681-687.

Polis, G. A. & Winemiller, K. O. (1996). *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman & Hall. London. xiv+472 pp.

Poulard, J-C. & Blanchard, F. (2005) The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science*, 62(7): 1436-1443.

Price, P. W. (1984) *Insect ecology*. 2nd ed. Wiley InterScience. New York. 607 pp.

Price, P. W. & Clancy, K. M. (1986) Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 41-65.

Pujade-Villar, J. (1989a) Primeros datos sobre los eupelmidos asociados a agallas en Cataluña (Hym., Chalcidoidea, Eupelmidae) con la descripción del macho de *Macroneura seculata* (Ferrière, 1954). *Orsis*, 4: 151-160.

Pujade-Villar, J. (1989b) Sobre la variabilitat morfològica d'algunes espècies dels Ormyridae Foerster, una nova família d'himenòpters per a Catalunya (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Sessió d'Entomologia de la Institució Catalana d'Història Natural-Societat Catalana de Lepidopterologia*, 5: 77-90.



Pujade-Villar, J. (1991a) *Contribucio al coneixement dels cinípids cecidògens dels arbres i arbusts de Catalunya dels cinípids associats a aguests i dels seus parasits*. Tesis doctoral. Departamento de Biología animal, Universidad de Barcelona. 1128 pp.

Pujade-Villar, J. (1991b) *Dichatomus* Förster, 1878, un nuevo género de eulófido para la Península Ibérica (Hym., Chalcidoidea Eulophidae). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 15: 342.

Pujade-Villar, J. (1992a) Sobre las especies de *Aprostocetus* Westwood, 1833, recolectadas en Cataluña en agallas de cinípidos producidas sobre especies del género *Rosa* y *Quercus* (Hym., Chalcidoidea, Eulophidae). *Orsis*, 7: 79-85.

Pujade-Villar, J. (1992b) Sobre la presencia de *Diastrophus rubi* (Hym., Cynipidae) en el nordeste Ibérico y sobre sus parásitos (Hym., Torymidae, Eurytomidae, Eupelmidae). *Boletim da Sociedade portuguesa de Entomologia (Actas de V Congresso Ibérico de Entomología. Lisboa)*, Suppl. 3: 117-126.

Pujade-Villar, J. (1992c) Especies asociadas (Hym., Ichneumonidea [sic], Chalcidoidea) a agallas de las distintas especies de *Diplolepis* Geoffroy (Hym., Cynipoidea) detectadas en el Nordeste Ibérico. *Boletim da Sociedade portuguesa de Entomologia (Actas de V Congresso Ibérico de Entomología. Lisboa)*, Suppl. 3, 2: 127-136.

Pujade-Villar, J. (1993) Revisió de les espècies del gènere *Diplolepis* de l'Europa centro-occidental (Hym., Cynipidae) amb una especial atenció a la Península Ibérica. *Historia Animalium*, 2: 57-76.

Pujade-Villar, J. (1994a) Sobre las especies de pteromálidos (Hym., Pteromalidae) detectadas en agallas de *Diplolepis* sp. (Hym., Cynipidae) en Cataluña. *Orsis*, 9: 107-108.

Pujade-Villar, J. (1994b) Sobre les espècies de *Sycophila* Walker, 1871 relacionades amb cinipo-ccidis recol.lectats sobre *Quercus* y *Rosa* a Catalunya (Hymenoptera: Chalcididae: Eurytomidae). *Butlletí Institució Catalana Història Natural secció Zoologia*, 61: 69-79.

Pujade-Villar, J. (1994c) Nota sobre *Glyphomerus stigma* (Fabricius, 1793) (Hym., Chalc., Torymidae). *Butlletí Institució Catalana Història Natural secció Zoologia*, 61: 85-86.

Pujade-Villar, J. (1994d) Sobre el complejo parasitario (Hym.: Eurytomidae, Pteromalidae, Eulophidae y Eupelmidae) de *Pediaspis aceris* (Gmelin) (Hym.: Cynipidae) en la Península Ibérica. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 18: 21-30.



Referencias bibliográficas

Pujade-Villar, J. (1997) Sobre la identidad del huésped de *Rhodus oriundus* Quinlan, 1968 (Hym., Cynipoidea: Cynipidae, Aylaxini). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 21: 284-285.

Pujade-Villar, J. (1998) Els cinípids cecidògens presents a Andorra que no es troben en fagàcies (Hym.: Cyn.: Aylacini, Rhoditini). *Annals de l'Institut d'Estudis Andorrans* (Centre de Barcelona), 1995: 13-39.

Pujade-Villar, J. (2003) Col·lecció Vilarrúbia II: Microhimenòpters dipositats al Museu de Zoologia de Barcelona lligats a gal·les de Cynipidae (Cynipoidea, Chalcidoidea, Ichneumonoidea). *Sessió d'Entomologia de la Institució Catalana d'Història Natural-Societat Catalana de Lepidopterologia*, 12 (2001): 85-102.

Pujade-Villar, J., Kwast, E., Thuroczy, C. & Bellido, D. (2002) Gall wasps and their associated fauna collected in Greece, with some taxonomic changes and description of a new species (Hymenoptera: Cynipidae, Chalcidoidea). *Acta Zoologica Cracoviana*, 45: 351-364.

Pujade-Villar, J., Melika, G., Ros-Farré, P., Ács, Z. & Csoka, G. (2003) Cynipid inquiline wasps of Hungary, with taxonomic notes on the Western Palaearctic fauna (Hymenoptera: Cynipidae, Cynipinae, Synergini). *Folia Entomologica Hungarica*, 64: 121-170.

Quicke, D. L. J. (1997) *Parasitic wasps*. Chapman & Hall. London. 470 pp.

Randolph, S. (2005) *The natural history of the rose bedeguar gall and its insect community*. The British Plant Gall Society. 92 pp.

Reagan, D. P. & Waide, R. B. (Eds.) (1996) *The Food Web of a Tropical Rain Forest*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 616 pp.

Redfern, M. & Askew, R. R. (1992) *Plant galls*. En: *Naturalists' Handbooks*, vol. 17. Richmond Publishing Co. Ltd. Slough. 99 pp.

Rejmánek, M. & Stary, P. (1979) Connectance in real biotic communities and critical values for stability of model ecosystems. *Nature*, 280: 311-313.

Reuter, O. M. (1913) *Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der Sozialen Instinkte*. Friedländer, Berlin. 448 pp.

Riedel, M. (1910) *Gallen und Gallwespen*. Lutz, Stuttgart. 96 pp.



Rizzo, M. C. & Massa, B. (2006) Parasitism and sex ratio of the bedeguar gall wasp *Diplolepis rosae* (L.) (Hymenoptera: Cynipidae) in Sicily (Italy). *Journal of Hymenoptera Research*, 15: 277-285.

Rodríguez-Gironés, M. A. & Santamaría, L. (2006) A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography*, 33: 924-935.

Rokas, A., Melika, G., Abe, Y., Nieves-Aldrey, J. L., Cook, J. M. & Stone, G. N. (2003) Lifecycle closure, lineage sorting and hybridisation revealed in a phylogenetic analysis of European oak gallwasps (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini) using mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 36-45.

Rokas, A., Nylander, J. A. A., Ronquist, F. & Stone, G. N. (2002) A maximum-likelihood analysis of eight phylogenetic markers in gallwasps (Hymenoptera: Cynipidae): Implications for insect phylogenetic studies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 22: 206-219.

Romero, C. & Andrade, G. I. (2004) International conservation organizations and the fate of local tropical forest conservation initiatives. *Conservation Biology*, 18 (2): 578-580.

Ronquist, F. (1994) Evolution of parasitism among closely related species: Phylogenetic relationships and the origin of inquiline in gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). *Evolution*, 48(2): 241-266.

Ronquist, F. (1999a) Phylogeny of the Hymenoptera: The state of the art. *Zoologica Scripta*, 28: 3-11.

Ronquist, F. (1999b) Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zoologica Scripta*, 28: 139-164.

Ronquist, F. & Huelsenbeck, J. P. (2003) MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19: 1572-1574,

Ronquist, F. & Liljebald, J. (2001) Evolution of the gall wasp-host plant association. *Evolution*, 55 (12): 2503-2522.

Ronquist, F. & Nieves-Aldrey, J. L. (2001) A new subfamily of Figitidae (Hymenoptera: Cynipoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 14: 483-494.



Referencias bibliográficas

Rosen, H. von (1966) Zur Kenntnis des Pteromaliden-Genus *Mesopolobus* Westwood, 1833 (Hym., Chalc.) X. *Entomologisk Tidskrif*, 87: 76-84.

Rosenheim, J. A. (1993) Single-sex broods and the evolution of nonsiblicidal parasitoid wasps. *The American Naturalist*, 141: 90-104.

Roskam, J. C. (1982) Larval characters of some eurytomid species (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 85: 293-305.

Rössig, H. (1904) Von welchen Organen der Gallwespenlarve geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus? *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Geografie und Biologie der Tiere*, 20: 19-90.

Roth, P. (1949) Beiträge zur Biologie der Gallwespen. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft Basel*, 60: 104-178.

Rott, A. S. & Godfray, H. C. J. (2000) The structure of leaf miner parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 69: 274-289.

Samways, M. J. (2005) *Insect diversity conservation*. Cambridge University Press, Cambridge. 342 pp.

Schoenly, K., Beaver, R. A. & Heumier, T. A. (1991) On the trophic relations of insects: a food-web approach. *The American Naturalist*, 137: 597-638.

Schönrogge, K. & Crawley, M. J. (2000) Quantitative webs as a means of assessing the impact of alien insects. *Journal of Animal Ecology*, 69: 841-868.

Schönrogge, K., Stone, G. N. & Crawley, M. J. (1995) Spatial and temporal variation in guild structure: parasitoids and inquilines of *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae) in its native and alien rangos. *Oikos*, 72: 51-60.

Schönrogge, K., Stone, G. N. & Crawley, M. J. (1996a) Alien herbivores and native parasitoids: rapid development of guild structure in an invading gall wasp, *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae). *Ecological Entomology*, 21: 71-80.

Schönrogge K, Stone, G. N. & Crawley, M. J. (1996b) Abundance patterns and species richness of the parasitoids of inquilines of the gall-former in an alien cynipid-gall: *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae). *Oikos*, 77: 507-518.



Schröder, D. (1967) *Diplolepis* (= *Rhodites*) *rosae* (L.) (Hym.: Cynipidae) and a review of its parasite complex in Europe. *Commonwealth Institute of Biological Control Technical Bulletin*, 9: 93-131.

Segú-López, G. & Pujade-Villar, J. (2000) Noves aportacions dels eupèlmids braquípters col·lectats a la Península Ibèrica i les Illes Balears. (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eupelmidae). *Sessió d'Entomologia de la Institució Catalana d'Història Natural-Societat Catalana de Lepidopterologia*, 10 (1997): 71-77.

Sellenschlo, U. (1982) Die Larvalentwicklung des Mantidae-Parasiten *Podagrion pachymerum* (Walker, 1833) Bouček, 1977 (Hym.: Torymidae). *Neue Entomologisches Nachrichtenblatt*, 3: 3-6.

Sellenschlo, U. (1983) Die Larven der Torymidae - einer nicht ganz seltenen Gruppe der Erzwespen. *Neue Entomologisches Nachrichtenblatt*, 4: 24-28.

Sellenschlo, U. (1984) Makroskopische Erkennungsmerkmale und deren biologische Bedeutung bei Torymidae-Larven (Hymenoptera, Chalcididae). *Entomologische Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Hamburg*, 7 (120): 457-464.

Sellenschlo, U. (1989a) Eier und Larven von Torymidae. Deutsche Gesellschaft für allgemeine und angewandte *Entomologie Nachrichten*, 3 (3): 71.

Sellenschlo, U. (1989b) Kopfdrüsen bei Erzwespenlarven – Schutz einrichtungen gegen Mikroorganismen. *Mikrokosmos*, 78 (5): 146-148.

Sellenschlo, U. & Wall, I. (1984) *Die Erzwespen Mitteleuropas: System, Biologie und Bibliographie der Torymidae und Ormyridae*. Verlag Erich Bauer, Keltern. 111 pp.

Shaw, M. R. (1997) *Rearing Parasitic Hymenoptera*. The Amateur Entomologist Society n° 25. 46 pp.

Shaw, M. R. (2006) Habitat considerations for parasitic wasps (Hymenoptera). *Journal of Insect Conservation*. 10 (2): 117-127.

Shear McCann, K. (2000) The diversity stability debate. *Nature*, 405: 228-233.

Short, J. R. T. (1952) The morphology of the head of larval Hymenoptera with special reference to the head of the Ichneumonoidea, including a classification of the final instar larvae of the Braconidae. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 103 (2): 27-84.



Referencias bibliográficas

Short, J. R. T. (1959) A description and classification of the final instar larvae of the Ichneumonidae (Insecta, Hymenoptera). *Proceedings of the United States National Museum*, 110: 391-511.

Shorthouse, J. D. (1972) An emergence technique for small insects. *The Canadian Entomologist*, 104: 1331-1332.

Shorthouse, J. D. (1973) The insect community associated with rose galls of *Diplolepis polita* (Cynipidae, Hymenoptera). *Quaestiones entomologicae*, 9: 55-98.

Shorthouse, J. D. (1998) Role of *Periclistus* (Hymenoptera, Cynipidae) inquilines in leaf galls of *Diplolepis* (Hymenoptera, Cynipidae) on wild roses in Canada. En: Csóka, G., Mattson, W. J., Stone, G. N. & Price, P.W. (Eds.) *The Biology of Gall-inducing Arthropods*. USDA Forest Service Technical Report NC-1999. USDA St Paul. 61-81 pp.

Shorthouse, J. D. & Leggo, J. J. (2002) Immature stages of the galler *Diplolepis triforma* (Hymenoptera: Cynipidae) with comments on the role of its prepupa. *The Canadian Entomologist*, 134: 433- 446.

Skrzypczynska, M. (1975) *Eurytoma bouceki n. sp.* (Hymenoptera, Eurytomidae), its stages of development, biology and economic importance. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 79: 204-213.

Soberón, J. & Llorente, J. (1993) The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7(3): 480-488.

Soné, K. (1986) Ecology of host-parasitoid community in the pine needle gall midge *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye (Diptera, Cecidomyiidae). *Journal of Applied Entomology*, 102: 516 - 527.

Stage, G. & Snelling, R. (1986) The subfamilies of Eurytomidae and systematics of the subfamily Heimbrinae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 375: 1-17.

Stark, R. W. & Koehler, C .S. (1964) Biology of the gall wasp, *Eurytoma tumoris*, on Scots Pine. *The Pan-Pacific Entomologist*, 40 (1): 41-46.

StatSoft (2001) *STATISTICA computer program, version 6.0*. By StatSoft, Tulsa, OK.



- Steffan, J. R. (1962)** Nouvelles espèces de torymides paléarctiques (Hym. Torymidae). *Entomophaga*, 7: 181-188.
- Stevenson, R. E. (1967)** Notes on the biology of the Engelmann spruce weevil, *Pissodes engelmanni* (Curculionidae: Coleoptera) and its parasites and predators. *The Canadian Entomologist*, 99: 201-213.
- Stiling, P. & Rossi, A. M. (1994)** The window of parasitoid vulnerability to hyperparasitism: template for parasitoid community structure. En: Hawkins, B. A. & Sheehan, W. (Eds.) *Parasitoid Community Ecology*. Oxford University Press, Oxford. 228-244 pp.
- Stille, B. (1984)** The effect of hostplant and parasitoids on the reproductive success of the parthenogenetic gall wasp *Diplolepis rosae* (Hymenoptera, Cynipidae). *Oecologia*, 63: 364-369.
- Stojanova, A. (2004)** Eurytomidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of the Eastern Rhodopes (Bulgaria). En: Beron, P. & Popov, A. (Eds.), *Biodiversity of Bulgaria 2. Biodiversity of Eastern Rhodopes (Bulgaria and Greece)*. Pensoft and National Museum of Natural History, Sofia. 489-495 pp.
- Stojanova, A. (2005)** *Glyphomerus aylax* sp.n. (Hymenoptera: Torymidae) from Bulgaria. *Revue Suisse de Zoologie*, 112: 173-182.
- Stone, G. N. & Cook, J. M. (1998)** The structure of cynipid oak galls: patterns in the evolution of an extended phenotype. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, 265: 979-988.
- Stone, G. N. & Schönrogge, K. (2003)** The adaptative significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 512-522.
- Stone, G. N., Schönrogge, K., Atkinson, R. J., Bellido, D. & Pujade-Villar, J. (2002)** The population biology of oak gallwasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review of Entomology*, 47: 633-668.
- Swofford, D. L. (2002)** *PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4.0b10b*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Szelényi, G. (1956)** Notes on the Merisina (Hym., Chalcidoidea). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici (n.s.)*, 7: 167-180.



Referencias bibliográficas

Szelényi, G. (1957) Notizen über die Arten der Gattung *Liodontomerus* Gah. (Hym. Chalcid.). *Folia Entomologica Hungarica*, 10: 111-123.

Szelényi, G. (1975) Description of eurytomid wasps from Hungary and Yugoslavia (Hymenoptera, Eurytomidae). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 67: 257-264.

Szelényi, G. (1976a) Mongolian eurytomids (Hymenoptera: Chalcidoidea). II. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 22: 173-187.

Szelényi, G. (1976b) Mongolian eurytomids (Hymenoptera: Chalcidoidea). III. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 22: 397-405.

Thomson, C. G. (1878) *Hymenoptera Scandinaviae*. 4. *Pteromalus (Svederus) continuatio*. Lund. 307 pp.

Tilman, D. (2000) Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 405: 208-211.

Tiwari, N. K. (1974) *Eurytoma nesiotus* Crawford (Hym.: Chalcidoidea) an external parasite of gall midge *Asphondylia sesami* Felt. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 77: 189-194.

Tormos, J., Asís, J. D., Gayubo, S. F. & Martín, M.A. (2004) Descriptions of the final instar of *Eurytoma nodularis* and *E. heriadi* (Hymenoptera: Eurytomidae). *Florida Entomologist*, 87(3): 278-282.

Townes, H. (1969) The genera of Ichneumonidae 1. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 11: 1-300.

Townes, H. (1970a) The genera of Ichneumonidae 2. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 12: 1-537.

Townes, H. (1970b) The genera of Ichneumonidae 3. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 13: 1-307.

Townes, H. (1971) The genera of Ichneumonidae 4. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 17: 1-372.

Tscharntke, T. (1992) Coexistence, tritrophic interactions and density dependence in a species-rich parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 61: 59-67.



Tscharntke, T., Vidal, S. & Hawkins, B. A. (2001) Parasitoids of grass-feeding chalcid wasps: a comparison of German and British communities. *Oecologia*, 129: 445-451.

Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A., Valentine, D. H. & Moore, D. M. (Eds.) (1980) *Flora Europaea*. 5 vol. Cambridge University Press. 2415 pp.

Ubaidillah, R., LaSalle, J., Quicke, D. L. H. & Kojima, J. (2003) Cladistic analysis of morphological characters in the eulophine tribe Cirrospilini (Hymenoptera: Eulophidae). *Entomological Science*, 6(4): 259-279.

Valkeila, E. (1959) Beiträge zur Erzwespenfauna (Hym., Chalcidoidea) Finnlands. *Suomen Hyönteistieteellinen Aikakauskirja* 25: 180-181.

Valladares, G. R., Salvo, A. & Godfray, H. C. J. (2001) Quantitative food webs of dipteran leafminers and their parasitoids in Argentina. *Ecological Research*, 16: 925-939.

van Achterberg, C. (1984) Essay on the phylogeny of Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). *Entomologisk Tidskrift*, 105: 41-58.

van Noort, S., Stone, G. N., Whitehead, V. B. & Nieves-Aldrey, J. L. (2007) Biology and redescription of *Rhoophilus loewi* (Cynipidae: Cynipoidea: Hymenoptera), with evolutionary implications on the inquilinism in gall wasps. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90: 153-172.

Vance, A. M. & Smith, H. D. (1933) The larval head of Parasitic Hymenoptera and nomenclature of its parts. *Annals of Entomological Society of America*, 26: 86-94.

Vårdal, H., Salen, G. & Ronquist, F. (2003) Morphology and evolution of the cynipoid egg (Hymenoptera). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139 (2): 247-260.

Varley, G. C. (1937) Description of the eggs and larvae of four species of chalcidoid Hymenoptera parasitic on the knapweed gall-fly. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (B)*, 6: 122-130.

Vidal, S. (Ed.) (1993) Determination list of entomophagous insects. Nr. 12. *International Organization for Biological and Integrated Control of Noxious Animals and Plants, West Palaearctic Regional Section Bulletin* 16: 1-56.



Referencias bibliográficas

Vikberg, V. (1982) Additions to the chalcid fauna of Finland (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Notuale Entomologicae*, 62: 129-142.

Vikberg, V. (2005) Orakärpänen (*Urophora cardui*) ja sen kiilukaisloiset Etelä-Suomessa (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eulophidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Pteromalidae, Torymidae). *Sahlbergia*, 10: 30-49.

Vukasovic, P. (1928) Observations biologiques sur *Rhodites rosae* L. et ses parasites. *Compte rendu des seances de la Societe de Biologie*, 98: 1148-1150.

Walker, F. (1832) Monographia Chalciditum. *The Entomological Magazine*, 1 (1): 12-29.

Walker, F. (1833) Monographia Chalciditum. Family II-Torymidae. *The Entomological Magazine*, 1: 115-142.

Washburn, J. O. & Cornell, H. V. (1979) Chalcid parasitoid attack on a gall wasp population [*Acraspis hirta* (Hymenoptera: Cynipidae)] on *Quercus prinus* (Fagaceae). *The Canadian Entomologist*, 111: 391-400.

Weidner, H. (1956) Zur Kenntnis der gallbildenden Cynipidae II. *Nachrichten des Naturwissenschaftlichen Museums der Stadt Aschaffenburg*, 53: 1-22.

Weidner, H. (1960) Die Cynipidengallen des westlichen Norddeutschland und ihre Bewohner. *Abhandlungen Naturwissenschaftlicher Verein zu Bremen*, 35 : 477-548.

Weis, A. E. (1983) Patterns of parasitism by *Torymus capite* on host distributed in small patches. *Journal of Animal Ecology*, 52: 867-877.

Wiebes-Rijks, A. A. & Shorthouse, J. D. (1992) Ecological relationships of insects inhabiting cynipid galls. En: Shorthouse, J. D. & Rohfritsch, O. (Eds.) *Biology of insect-induced galls*. Oxford University Press. New York: 238-257 pp.

Wilson, H. B., Hassell, M. P. & Godfray, H. C. J. (1996) Host-parasitoid food webs: dynamics, persistence and invasion. *The American Naturalist*, 148: 787-806.

Winemiller, K. O. (1989) Must connectance decrease with species richness? *The American Naturalist*, 134 (6): 960-968.



- Yang, Z. (1996)** *Parasitic wasps on bark beetles in China (Hymenoptera)* (edición en Chino con resumen en inglés). Science Press, Beijing. 363 pp.
- Zerova, M. D. (1967)** Variability of some morphological features of *Tetramesa* (Chalcidoidea: Eurytomidae). *Vestnik Zoologii*, 2: 56-63.
- Zerova, M. D. (1971)** The trends of the morphological evolution in the subfamily Harmolitinae (Hymenoptera, Eurytomidae). *Vestnik Zoologii*, 1: 8-11.
- Zerova, M. D. (1978)** Hymenoptera Parasitica. Chalcidoidea - Eurytomidae. *Fauna Ukraini. Institute of Zoology, Ukrainian RSR*, 11(9): 1-465.
- Zerova, M. D. (1979)** Umfang und ökologische Kennzeichnung der Eurytomiden-Fauna (Hymenoptera, Chalcidoidea) des europäischen Teils der UdSSR. *Verhandlungen VII Internationalen Symposiums für Entomofaunistik in Mitteleuropas*, 240-243.
- Zerova, M. D. (1981)** Phytophagous species of *Eurytoma* Illiger (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eurytomidae) that develop in seeds of certain Cruciferae. *Vestnik Zoologii*, 2: 80-82.
- Zerova, M. D. (1988)** Main trends of evolution and systematics of the Eurytomidae. *Entomological Review*, 68: 102-128.
- Zerova, M. D. (1993)** The new group of phytophagous chalcids of the family Eurytomidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Zoologicheskij Zhurnal*, 72 (10): 68-74.
- Zerova, M. D. (1995)** *Paraziticheskie Pereponchatokrylye: evritominy I evdekatominy Palearktiki*. Kiev, Naukova Dumka, 457 pp.
- Zerova, M. D. (1996)** On the systematic position of two eurytomid genera *Eudecatoma* Ashmead and *Sycophila* Walker (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Vestnik Zoologii*, 1996(1-2): 77-79.
- Zerova, M. D. & Djakonchuk, L. A. (1976)** *Diplolepis mayri* Schlecht. (Hym., Cynipidae) and its Chalcidoidea parasites (Hym.) in the USSR. *Entomologičeskoe obozrenie*, 55: 176-188. [en Ruso]
- Zerova, M. D. & Djakonchuk, L. A. (1978)** Chalcids of the family Torymidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) - parasites of gall-wasps (Hymenoptera, Cynipoidea) on oak in the Ukraine, USSR. *Vestnik Zoologii*, 4: 38-43.



Referencias bibliográficas

Zerova, M. D., Kotenko, A. G. & Seryogina, L. Y. (1983) Morphological developmental and biological features of the preimaginal phases of two species of the *Eurytoma* III (Hymenoptera, Eurytomidae), the secondary parasites of Lepidoptera. *Doklady Akademii Nauk Ukrainiskoi SSR (B)*, 1983(10): 74-78.

Zerova, M. D., Mehrnejad, M. R., Gharaei, B. & Seryogina, L. Y. (2004a) Two new species of the genus *Eurytoma* (Hymenoptera, Eurytomidae) from Iran. *Vestnik Zoologii*, 38 (1): 81-84.

Zerova, M. D. & Seryogina, L. Y. (1999a) Chalcidoid wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea) - Ormyridae and Torymidae, (Megastigminae) of the Ukrainian fauna. *Vestnik Zoologii (Supplement)*, 7: 1-65.

Zerova, M. D. & Seryogina, L. Y. (1999b) Torymid chalcidoid wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea, Torymidae) of tribes Podagrionini and Monodontomerini of the Ukrainian fauna. *Vestnik Zoologii, (Supplement)*, 13: 1-130.

Zerova, M. D. & Seryogina, L. Y. (2002) *A revision of old world Monodontomerus (Hymenoptera: Chalcidoidea: Torymidae)*. Kiev: National Academy of Sciences of Ukraine I.I. Schmalhausen Institute of Zoology. 76 pp.

Zerova, M. D. & Seryogina, L. Y. (2003) Torymid chalcid wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea, Torymidae) of tribe Torymini of the Ukrainian Fauna. *Vestnik Zoologii (Supplement)*, 17: 3-83.

Zerova, M. D. & Seryogina, L. Y. (2006) A review of the Palaearctic species of the genus *Eurytoma*, belonging to the *E. robusta* species-group (Hymenoptera, Eurytomidae), with description of two new species. *Entomological Review*, 86 (6): 695-705.

Zerova, M. D., Seryogina, L. Y., Melika, G., Pavlicek, T. & Nevo, E. (2003a) New genus and new species of cynipid gall inducing wasp (Hymenoptera: Cynipidae) and new species of chalcid wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea) from Israel. *Journal of the Entomological Research Society*, 5: 35-49.

Zerova, M. D., Seryogina, L. Y. & Stetsenko, I. T. (2003b) Catalogue of Torymini species (Hymenoptera, Torymidae) deposited in collection of Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine. *Vestnik zoologii. Supplement*, 17: 84-103. [en Ucrainiano]

Zerova, M. D., Stojanova, A. & Seryogina, L. Y. (2004b) Taxonomic status of the genus *Exopristoides* (Hymenoptera, Torymidae) with description of a *Exopristoides* new species from Bulgaria. *Zoologicheskii Zhurnal*, 83: 1520-1525.

Referencias bibliográficas



Zwölfer, H. (1979) Strategies and counterstrategies in insect population systems competing for space and food in flower heads and plant galls. *Fortschritte der Zoologie*, 25: 331-353.

Zwölfer, H. (1980) Distelblütenköpfe als ökologische Kleinsysteme: Konkurrenz und Koexistenz in Phytophagenkomplexen. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 2: 21-37.

