

FILOGENIA Y EVOLUCIÓN DEL ORDEN HYMENOPTERA

José Luis Nieves-Aldrey y Félix Manuel Fontal-Cazalla

Dpto de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales (C.S.I.C);
c/ José Gutiérrez Abascal 2, 28006, MADRID.
J.L. N-A: aldrey@mncn.csic.es — F.M. F-C: monfc76@mncn.csic.es

Resumen

Se analiza el estado actual del conocimiento sobre filogenia y evolución del orden Hymenoptera a la luz de las más recientes publicaciones sobre el tema. Tras una breve introducción en la que se define el orden, su diversidad y modos de vida, se efectúa un repaso de su clasificación actual, se discute su monofilia y relaciones con otros insectos holometábolos y se recopilan los datos paleontológicos existentes relativos a su origen filogenético y registro fósil. Se resumen y discuten los datos actuales sobre las relaciones filogenéticas de alto nivel taxonómico en el seno del grupo, tanto basadas en caracteres morfológicos como moleculares. Basándose en los estudios filogenéticos existentes, se analiza y se discute la evolución de los modos de vida dentro del orden, con especial énfasis en la historia evolutiva del tipo de alimentación de la larva en los tres grandes grupos tradicionales de himenópteros: "Symphyta", Parasítica y Aculeata, la aparición y evolución del parasitismo y la evolución de la socialización. Un apéndice final recopila los datos conocidos a nivel mundial de riqueza en especies y de la biología de las 18 superfamilias y 79 familias de himenópteros reconocidas.

Palabras clave: Hymenoptera, Filogenia, Evolución, Clasificación, Registro fósil, Parasitoides, Diversidad.

Phylogeny and Evolution of the order Hymenoptera

Abstract

The state of the art on higher level phylogeny and evolution of the Hymenoptera is analysed on the light of the most recent literature on the subject. Following a brief introduction to hymenopteran definition and diversity, its actual classification, monophyly, phylogenetic origin and fossil history is outlined. The actual knowledge on the hymenopteran high level phylogenetic relationships, based both in morphological and molecular data, is summarised and discussed. On the basis of the most recent hypothesis on high level hymenopteran phylogeny, the knowledge of the evolution of the biological life-styles, with special regard to larval diet, parasitoid habit and the development of sociality is also summarised. A final compilation is made on the estimated numbers of described species and trophic habit for the 18 superfamilies and 79 recognised hymenopteran families.

Key words: Hymenoptera, Phylogeny, Evolution, Classification, Fossil record, Parasitoids, Diversity.

INTRODUCCIÓN

Los himenópteros pueden ser definidos como "insectos holometábolos haplodiploides con piezas bucales masticadoras pero que carecen de élitros." Dos de los rasgos únicamente derivados que caracterizan el orden Hymenoptera, la posesión de dos pares de alas membranosas, un par posterior más pequeño articulado al primero por uno o más pequeños ganchos o hamuli, y presentar un mecanismo de determinación del sexo haplo-diploide, por el cual huevos fertilizados diploides normalmente dan lugar a hembras mientras que los huevos haploides no fecundados dan lugar a machos, bastarían para definir el orden como monofilético, aunque Vilhelmsen (1997) adicionalmente lista hasta 17 autapomorfias que apoyarían la monofilia del grupo. Algunos de los estados de carácter derivados señalados por dicho autor son: parte inflexa del clipeo esclerotizada (Vilhelmsen, 1996); espolón apical de las tibias anteriores modificado en el calcar (estructura utilizada en la limpieza de las antenas) (Basibuyuk y Quicke, 1995) y terguitos abdominales que solapan los esternitos circundando los espiráculos abdominales (Kristensen, 1991).

El orden Hymenoptera constituye junto a Coleoptera, Lepidoptera y Diptera uno de los cuatro grupos hiperdiversos de insectos. En la actualidad se conocen entre 120.000 y 200.000 especies de himenópteros, pero estimaciones recientes apuntan a que su diversidad real es probablemente mucho mayor (del orden de 250.000 a 500.000 especies) rivalizando con la de los coleópteros y el puesto de grupo de insecto más diverso (Gaston, 1991; LaSalle y Gauld, 1993; Gauld y Hanson, 1995a; Gaston et al, 1996). Esta suposición se apoya en el hecho de que algunas de las superfamilias del grupo con mayor número de especies, integradas por parasitoides de muy pequeño tamaño, están aún muy deficientemente estudiadas, especialmente en las zonas tropicales, donde se cree que su diversidad potencial es muy alta.

Si destacan por su gran riqueza de especies, son aún más destacables por la extraordinaria diversidad de sus modos de vida que van desde la fitofagia a la predación y el parasitismo o la inducción de agallas, y desde el comportamiento solitario hasta el mutualismo o la formación de sociedades

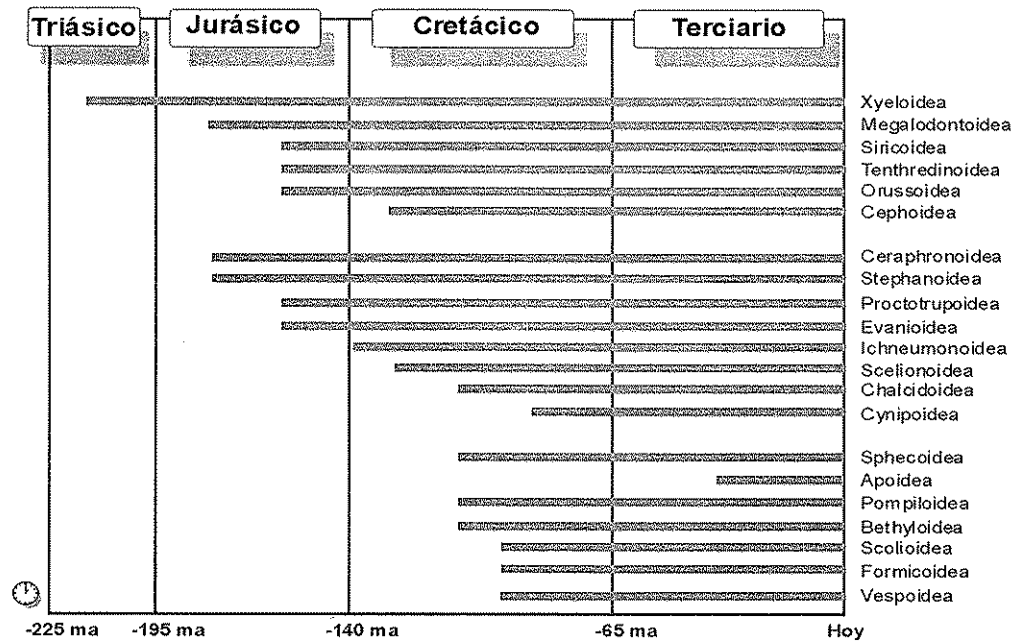


Fig. 1.- Representación de la edad geológica de aparición de las superfamilias de Hymenoptera, reproducida de Wootton (1986), a su vez actualizando datos de Rasnitsyn (1980).

complejas. En el aspecto económico su importancia para el hombre supera la de cualquier otro grupo de insectos. Algunas facetas de interés, que pueden ser destacadas en este sentido, son la polinización de plantas cultivadas, el control biológico por parte de himenópteros parasitoides de plagas agrícolas y forestales y la producción de productos comerciales como la miel y la cera (LaSalle y Gauld, 1993). No menos importante para el hombre es su valor medioambiental ya que se trata de un grupo de insectos que, no sólo forma un componente principal de la Biodiversidad por sí mismo, estando presente en la mayor parte de los ecosistemas terrestres, sino que es vital en el mantenimiento de la diversidad de otros grupos. Hawkins y Lawton (1987) observaron que las cadenas nutricias que comprenden las plantas verdes, los insectos herbívoros (de los que forman parte muchos himenópteros fitófagos y galicolas) y los insectos parasitoides (casi todos himenópteros) incluyen la mitad de todas las especies conocidas de metazoos.

CLASIFICACIÓN

El orden Hymenoptera se ha dividido tradicionalmente en dos subórdenes: "Symphyta" y Apocrita, éste último a su vez subdividido en dos grupos, con categoría de infraorden o sección dependiendo de los autores, denominados Parasitica, o también Terebrantes, y Aculeata (Gauld y Bolton, 1988). Ahora parece claro que, tal como se define tradicionalmente, "Symphyta" es un conjunto parafilético de superfamilias (caracterizadas por presentar en conjunto una serie de caracteres primitivos, compartidos por todos los himenópteros y por la ausencia de los caracteres especializados de los Apocrita). Por lo que respecta a las dos secciones de Apocrita, existe un consenso general en considerar a los Aculeata como un grupo monofilético. Este no es el caso de los "Parasitica" al que todos los estudios de filogenia efectuados señalan como un conjunto parafilético artificial de superfamilias, por lo que su mantenimiento como categoría taxonómica válida en la clasificación actual parece difícilmente defendible. Como consecuencia de los referidos estudios cladísticos se está cuestionando la clasificación tradicional del nivel suprafamiliar del orden. Sin

embargo las categorías "Symphyta" y Apocrita, así como las subdivisiones Parasitica y Aculeata, siguen siendo útiles como fácil medio de separar grandes grupos de himenópteros en el aspecto biológico, así que han seguido siendo usadas por muchos autores (Goulet y Huber, 1993).

Por otra parte, las relaciones filogenéticas de alto nivel de los himenópteros siguen sujetas a controversia y distan aún de estar completamente aclaradas. En consecuencia, la introducción en la clasificación del orden de nuevas categorías por encima del nivel de superfamilia, que sugieren algunos de los estudios cladísticos realizados, raramente se ha hecho (Rasnitsyn, 1988), prevaleciendo el criterio conservador de mantener la tradicional división del orden. Más recientemente, en la clasificación del orden Hymenoptera propuesta por Gauld y Hanson (1995b) se abandona la división tradicional reconociendo únicamente superfamilias dentro del orden y recomendando este esquema de clasificación hasta que se aclare mejor la filogenia del grupo. Siguiendo este esquema, el orden, a escala mundial, se divide en 18 superfamilias y un total de 79 familias cuya relación nominal y datos de diversidad y biología conocida se presenta en el apéndice final de este artículo.

ORIGEN Y REGISTRO FÓSIL

A pesar de que la monofilia del orden está bien fundamentada, no ocurre lo mismo con su origen evolutivo y el conocimiento de sus relaciones filogenéticas con los restantes órdenes de insectos holometábolos. En este último aspecto, existen discrepancias en cuanto a las hipótesis manejadas por distintos autores, las cuales no es fácil resolver dada la manifiesta dificultad de resolución de las relaciones basales por parte de cuantos estudios cladísticos basados en caracteres morfológicos se han realizado hasta ahora. Recientemente, tampoco los estudios de sistemática molecular, basados en secuencias de los genes 18S ARNr, o 28S ADNr (Whiting et al., 1997), han tenido más éxito que los morfológicos en aclarar las relaciones basales de los Holometabola (Whitfield, 1998). La incongruencia de los resultados se resume generalmente en la dicotomía representada por las distintas hipótesis de Königs-

mann (1976) y Rasnitsyn (1980, 1988). El primero concluye que Hymenoptera es el grupo hermano de los Mecopteroidea (Mecoptera + Trichoptera + Lepidoptera + Diptera + Siphonaptera) mientras que Rasnitsyn sugiere que surgieron del orden extinto fósil Miomoptera, que él cree grupo ancestral de los Endopterygota, a la vez que trata a los Coleoptera + Neuropteroidea + Mecopteroidea como una línea separada de los Miomoptera (Wootton, 1986; Gauld y Bolton, 1988).

El origen de los himenópteros se remonta al menos hasta los 220 millones de años, fecha de datación de los fósiles más antiguos que se conocen inequívocamente atribuibles a este orden de insectos, encontrados en rocas del Triásico medio de Asia central (Wootton, 1986; Whitfield, 1998) (Fig. 1). Dichos fósiles corresponden a sínfitos ancestrales atribuibles a la familia actual Xyelidae. Sin embargo, recientemente se han citado evidencias indirectas, indicadas por huellas de daños en plantas fósiles, que harían remontar el origen del grupo hasta los 300 millones de años (Labandeira y Phillips, 1996). En uno u otro caso las fechas de aparición del orden son anteriores a la aparición de los primeros dinosaurios, mamíferos o dípteros y más de 100 millones de años anterior a la aparición de las primeras plantas con flores.

En el Triásico superior los himenópteros ancestrales debían de estar ya ampliamente distribuidos en los continentes primitivos como se evidencia por el hallazgo de Xyelidae fósiles de dicha datación también en Australia. Otros "Symphyta" primitivos, atribuibles a familias actuales, continúan apareciendo en el registro fósil de la Era Secundaria; así fósiles del Jurásico superior de Kirguisia se identifican con los primeros Megalodontidae, se han datado varios Siricidae del Jurásico superior de Asia central, mientras que el primer tentredínido conocido data del Cretácico inferior (Rasnitsyn, 1980; Wootton, 1986) (Fig. 1).

Los primeros registros fósiles de Apocrita (y quizás el primer signo de comportamiento parasitoide en insectos) datan del Jurásico inferior a medio en Rusia. Se trata de un posible Megalyridae y de un representante de una familia cercana a los Stephanidae (Rasnitsyn, 1980). Otra supuesta familia de Stephanidae, Ephialtitidae es muy frecuente en el Jurásico Superior de Kazajistán y en la frontera Jurásico-Cretácico en España (Whalley y Jarzembowsky, 1985). En el Jurásico superior, hace unos 160 millones de años, están ya presentes todas las superfamilias y algunas familias modernas de "Symphyta" y líneas filéticas de Parasitica como algunos Proctotrupeoidea y Evanioidea. En el Cretácico medio están ya presentes todas las familias más importantes de la sección Parasitica exceptuando los Cynipoidea cuya aparición se retrasa hasta finales del mesozoico (Fig. 1).

Los Aculeata aparecen en el Cretácico inferior, hace unos 100-125 millones de años. De este periodo datan los excepcionales yacimientos de insectos fósiles conservados en ámbar encontrados recientemente en el norte de España, en Peñacerrada (Álava), en los que los himenópteros se encuentran muy bien representados. Hace unos 95 millones de años, en el Cretácico superior, se encuentran ya representadas todas las superfamilias de himenópteros actuales con excepción de los Apoidea, grupo que no aparece hasta mediados del Terciario, en fósiles en ámbar del Mar Báltico de hace unos 35 millones de años (Fig. 1). La entomofauna de himenópteros parasitoides de esta época es ya sorprendentemente moderna como lo prueban los excelentes yacimientos de fósiles en ámbar encontrados en Siberia y Norteamérica. También se encuentran representadas familias de aculeados como Masariidae, Bethyidae, Dryinidae y probablemente Mutillidae si bien muchas otras familias no aparecen en el registro fósil (ámbar Báltico) hasta hace unos 35-40 millones de años.

A tenor de los datos de registros fósiles recopilados por Burnham (1978) los himenópteros sociales estaban ya presentes en el Cretácico superior aunque las radiaciones de las superfamilias Vespoidea y Apoidea fueron eventos más recientes. Las abejas aparecen ya como un grupo diverso en el registro fósil del ámbar Báltico, en el Oligoceno superior (hace unos 30 millones de años), estando ya entonces representadas todas las familias actuales de Apoidea (Zeuner y Manning, 1976). También están presentes en el ámbar Báltico del Cenozoico prácticamente todos los grupos modernos de hormigas, con excepción de alguna subfamilia tropical.

RELACIONES FILOGENÉTICAS DEL ORDEN HYMENOPTERA

La corta y relativamente reciente historia de los estudios de filogenia sobre Hymenoptera ha sido bien trazada, entre otros, por Whitfield (1998) a quien, con algunas modificaciones, básicamente seguimos aquí. Los primeros estudios rigurosos de filogenia de alto nivel taxonómico de Hymenoptera se deben a Königsman (1976, 1977, 1978a, 1978b) (Fig. 2A). Aunque bajo la perspectiva actual los trabajos son incompletos y lograron resultados relativamente pobres, tienen sin embargo el enorme mérito de haber sido pioneros que abrieron el camino a estudios subsiguientes y estimularon notablemente la investigación para resolver las incógnitas y problemas que los primeros dejaron planteados. Hay que esperar a los trabajos del ruso Rasnitsyn (1969, 1975, 1980, 1988) (Fig. 2B), sólidamente apoyados en una impresionante colección de himenópteros fósiles y datos morfológicos de taxa actuales, para encontrar la primera filogenia de alto nivel de himenópteros bien resuelta. Debido a que los trabajos originales se publicaron en lengua rusa no causaron efecto inmediato en la comunidad científica, pero desde su traducción y publicación en inglés tuvieron una enorme influencia y todos los trabajos posteriores se han apoyado de uno u otro modo en los estudios de Rasnitsyn.

Entre los estudios posteriores de filogenia y evolución de Hymenoptera que se pueden resaltar, hay que citar los de Gibson (1985, 1993) basados sobre todo en morfología comparada del exoesqueleto torácico, el de Johnson (1988) sustentado en el tipo de articulación de las coxas medias de las patas, los de Whitfield et al. (1989) y Heraty et al. (1994) ambos apoyados en la morfología y anatomía del tórax, y los del equipo de Donald Quicke que ha publicado algunos interesantes trabajos basados en la estructura del ovipositor y del mecanismo limpiador de las antenas en los himenópteros (Quicke et al., 1992, 1994; Basibayuk y Quicke, 1995). Whitfield (1998) repasa las cuatro propuestas más destacadas existentes de filogenia de alto nivel de Hymenoptera (Fig. 2) y propone una filogenia de consenso (Fig. 3), basada fundamentalmente en la interpretación de Rasnitsyn, modificada por los trabajos siguientes de algunos de los autores mencionados. Finalmente, en el campo de la sistemática molecular, la primera filogenia basada en datos moleculares de Hymenoptera (Fig. 2D) fue publicada por Dowton y Austin (1994) usando secuencias de ácido ribonucleico del gen mitocondrial 16S ARNr, a los que siguieron datos de la enzima citocromo oxidasa I del gen mitocondrial (Dowton et al., 1997). Este campo experimenta en la actualidad un auge creciente y numerosos trabajos de filogenia de distintos grupos de Hymenoptera basados en datos moleculares se publican o están actualmente en marcha, como se evidencia en la numerosa relación de trabajos presentados de esta temática en la "4th International Hymenopterists Conference" que se acaba de celebrar en

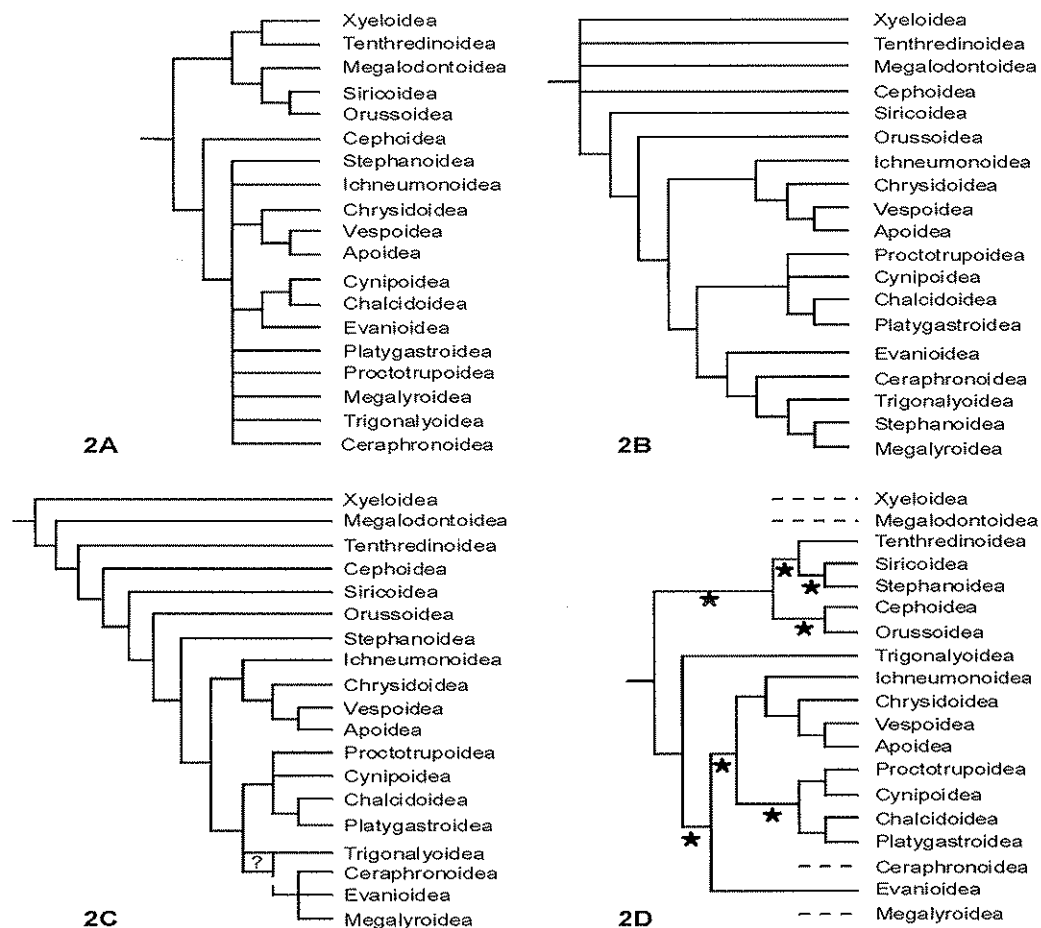


Fig. 2.- Reproducción tomada de Whitfield (1998) de cuatro de las más recientes y destacadas propuestas de filogenias de alto nivel de Hymenoptera, en las que originalmente se han simplificado los árboles para permitir comparaciones directas. (A) hipótesis de Königsmann (1976, 1977, 1978a, 1978b). (B) hipótesis de Rasnitsyn (1988), basada en morfología comparada, hábitos biológicos y evidencias de fósiles. (C) Whitfield (1992), basada en las hipótesis de Rasnitsyn, pero modificada por nuevos datos de morfología comparada. (D) filogenia molecular obtenida a partir de datos de secuencias de 16S ADNmt por Dowton y Austin (1994); en ésta última, los asteriscos indican ramificaciones soportadas por valores de "bootstrap" inferiores al 50% y las líneas discontinuas se refieren a taxa no examinados por los citados autores.

Australia (Campbell y Heraty, 1999; Heraty et al, 1999; Woolley y La Salle, 1999; Laurence et al, 1999).

Tomando como base las cuatro principales filogenias generales de Hymenoptera que se han publicado hasta el momento, las tres basadas en datos morfológicos de Königsmann (1976, 1977, 1978a, 1978b) (Fig. 2A), Rasnitsyn (1988) (Fig. 2B) y Whitfield (1992) (Fig. 2C) y la apoyada en datos moleculares de Dowton y Austin (1994) (Fig. 2D), Whitfield (1998) propone una filogenia intuitiva de consenso (Fig. 3), que basada en nuevas evidencias, le sirve además para trazar los patrones de evolución de los hábitos nutricios de las larvas de los himenópteros (Fig. 7). Las referidas filogenias nos permitirán efectuar el comentario detallado de las distintas hipótesis sobre las relaciones de parentesco de las superfamilias de himenópteros que se han emitido hasta el momento.

FILOGENIA DE LOS "SYMPHYTA"

Los "Symphyta" fósiles más antiguos conocidos pertenecen a la familia Xyelidae. Estos insectos presentan un conjunto de rasgos arcaicos que aparentemente se han perdido en el resto de los himenópteros. Por ejemplo presentan la venación más extensa y completa de todo el orden y su tórax es también muy

primitivo, semejante al que presentan algunos neuropteroides, careciendo de esclerito postspiracular que, sin embargo, está presente en el resto de los himenópteros (Gauld y Hanson, 1995a). Todos los estudios cladísticos realizados apoyan la hipótesis inicial de Rasnitsyn (1980) de que Xyelidae es el grupo ancestral del que derivan el resto de los himenópteros. Dicho autor postulaba, por otra parte, un origen difilético del orden a partir del ancestro Xyelidae que, por el contrario, no confirman estudios ulteriores.

Casi todos los estudios indican también la posición relativamente basal de los Tenthredinoidea, mientras que coinciden en la dificultad de resolución de los clados Megalodontoidea, Cephoidea más el conjunto de las líneas siricoides + orussoides + apócritos, que se presentan como politomías no resueltas (Gauld y Hanson, 1995b; Whitfield, 1998) (Fig. 4). Los restantes himenópteros, excluidos Xyeloidea y Tenthredinoidea, aparecen como un grupo monofilético soportado por la posición y musculatura del labrum, la presencia de un puente hipostomal y la ausencia de propatas en las larvas, aunque la posición de los Megalodontoidea es todavía incierta. Los dos grupos de sínfitos más convincentemente holofiléticos son los Megalodontoidea y los Cephoidea mientras que Orussoidea es un taxon muy autapomórfico que puede haber surgido de los Siricoidea (Gauld y Bolton, 1988).

Una conclusión común de las distintas hipótesis de relaciones filogenéticas de los "Symphyta" es el reconocimiento del hecho de que constituyen un conjunto artificial, parafilético, ya que para ser considerado monofilético tendría que incluir también los Hymenoptera Apocrita (Whitfield, 1998).

FILOGENIA DE LOS APOCRITA

La práctica totalidad de los especialistas están de acuerdo en que los himenópteros Apocrita surgieron de un sínfito antecesor, aunque existen discrepancias en cuanto a qué grupo concreto es el más cercano filogenéticamente. Se ha postulado que el grupo hermano de los Apocrita es el conjunto de Orussoidea y Cephoidea (Rasnitsyn, 1980; Gibson, 1985), pero en la actualidad la mayoría de las evidencias morfológicas existentes, basadas en el estudio del tórax (Gibson, 1985), la articulación de las coxas medias (Johnson, 1988) y la estructura del mataposnito (Whitfield et al., 1989), señalan al primero de ellos como grupo hermano de los Apocrita (Gauld y Hanson, 1995b; Whitfield, 1998) (Fig. 3). Hay que señalar sin embargo que, de todos los clados bien sustentados por datos morfológicos, el que agrupa Orussidae y el conjunto de los Apocrita es uno de los que se contradicen más con los resultados basados en secuenciación de ADN mitocondrial (Dowton y Austin, 1994; Dowton et al., 1997) (Fig. 2D) No obstante estos resultados moleculares indican una proximidad filogenética entre miembros de Siricoidea (*sensu lato*) y los Apocrita (Whitfield, 1998).

Aunque el origen exacto de los Apocrita es incierto, parece claro que surgió de un grupo de "Symphyta" Orthandra que retenía la función del ovipositor ancestral, dado que los Apocrita más primitivos actuales tienen un ovipositor barrenador. Según la hipótesis de Rasnitsyn (1980) los Apocrita se originaron en el Jurásico medio, hace unos 160 millones de años, a partir de las familias Karatavidae y Ephialtidae, y en el Jurásico superior estaban ya presentes al menos ocho familias, incluyendo representantes de las superfamilias Evanioidea, Stephanoidea, Megalyroidea y Proctotrupeoidea. La principal radiación de los Apocrita se produjo en el periodo Cretácico (65-135 millones de años) y al final de dicho periodo geológico estaban ya presentes todas las superfamilias y muchas de las familias actuales (Fig. 1).

Las relaciones filogenéticas de los principales grupos de Apocrita están lejos aún de estar claramente resueltas y subsisten muchos conflictos y contradicciones en la distribución de los estados de carácter entre taxa del grupo. Incluso las relaciones entre superfamilias son oscuras y además la monofilia de algunas de ellas no ha sido aún claramente demostrada, por ejemplo los Proctotrupeoidea posiblemente son polifiléticos y la posición de los Evaniidae en relación a las restantes familias de Evanioidea es ambigua (Gibson, 1985; Johnson, 1988; Gauld y Hanson, 1995b).

Como ya ha sido antes mencionado, los trabajos de filogenia de los Apocrita más importantes son los de Rasnitsyn (1975, 1980, 1988), apoyados en datos muy completos paleontológicos y morfológicos. En su trabajo de 1980 dividió los Apocrita tradicionales en cuatro infraórdenes: Stephanomorpha, Evaniomorpha, Ichneumonomorpha y Vespomorpha (Figs. 4, 5). El primero incluyendo una única familia: Stephanidae, mientras que los Vespomorpha era equivalente a los Aculeata. Los Evaniomorpha comprendían los grupos evanioides, ceraphronoides, trigonálicos y magalyridos, mientras que los Ichneumonomorpha agrupaban icneumonídeos, calcidoídeos, proctotrupeídeos y cinipoídeos. En 1988 modificó su clasificación colocando a los proctotrupeídeos, calcidoídeos

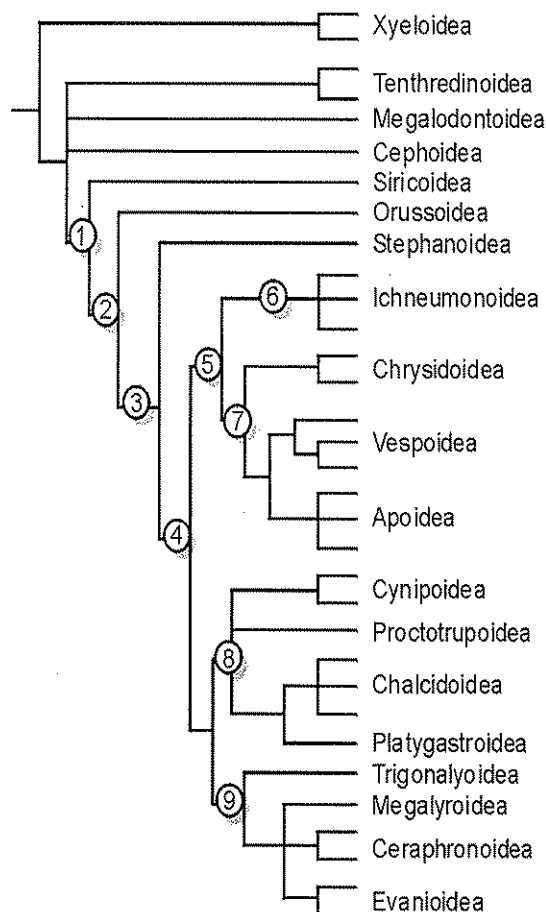


Fig. 3.- Filogenia intuitiva de consenso, elaborada por Whitfield (1998) a partir de las hipótesis previas de filogenias explicadas en la figura 2. Los números indican nodos para los cuales se señalan las correspondientes sinapomorfias (para detalles véase la referencia original citada).

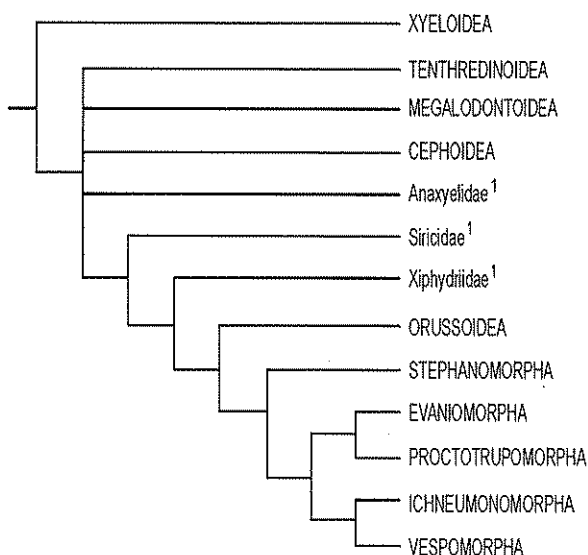


Fig. 4.- Interpretación de Gauld y Hanson (1995b) de las relaciones filogenéticas de los principales grupos de himenópteros, tomada fundamentalmente de Rasnitsyn (1988), pero dejando los estefánidos como Rasnitsyn (1980) y reemplazando el concepto de este autor, que postulaba un origen difilético del grupo a partir de Xyelidae, con la interpretación de Gibson (1993) que considera a Xyelidae el grupo más primitivo de Hymenoptera (=Siricoidea).

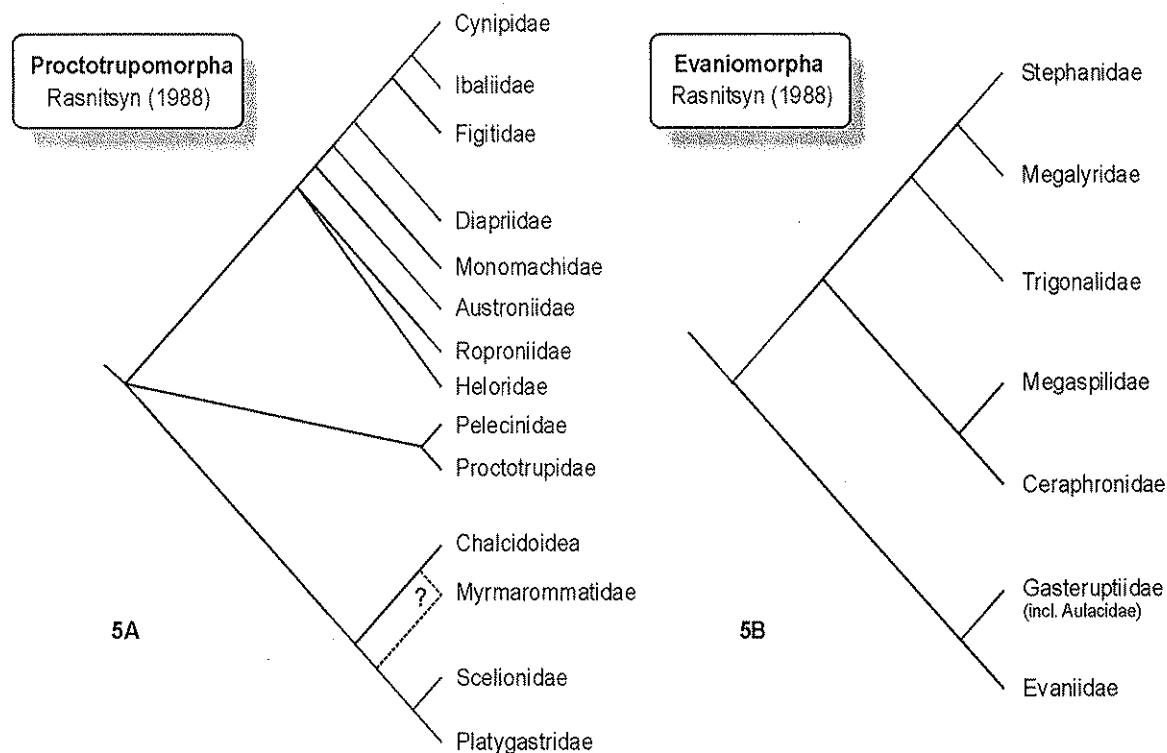


Fig. 5.- Cladogramas reproducidos de Whitfield (1992), en los que se representan las hipótesis de relaciones filogenéticas entre las familias de Proctotrupoidea (A) y Evaniomorpha (B) *sensu* Rasnitsyn (1988).

y cinipoideos en el grupo separado de los Proctotrupoidea (Fig. 5A) y movió la familia Stephanidae al infraorden Evaniomorpha (Fig. 5B), a la vez que presenta una modificación de su anterior concepto de los Ichneumonoidea, considerando a los Ichneumonoidea grupo hermano de los Aculeata (Fig. 2B, 4). Esta concepción ha sido refrendada por otros autores (Quicke et al., 1992) considerando que los aculeados y los icneumonidos tienen una inserción similar del metasoma en el propodeo y ambos grupos tienen valvilli, estructuras aplanadas especializadas presentes en las primeras gonapófisis (Gauld y Bolton, 1988; Gauld y Hanson, 1995b).

FILOGENIA DE LOS GRUPOS DE "PARASITICA"

Parasitica es una clásica división que engloba los grupos de Apocrita que carecen de aguijón y que, en su gran mayoría, son parasitoides, si bien secundariamente incluye también algunos grupos fitófagos. Los estudios cladísticos realizados han demostrado que la división constituye un agrupamiento artificial de superfamilias de himenópteros por lo que se usa tiende a eliminarse. Tradicionalmente incluye las superfamilias Trigonalyoidea, Megalynoidea, Evanioidea, Stephanoidea, Cynipoidea, Chalcidoidea, Proctotrupeoidea, Ceraphronoidea e Ichneumonoidea.

Estudios recientes, apoyados también por datos moleculares (Dowton y Austin, 1994), sugieren que los Stephanoidea (sólo Stephanidae) representan el linaje más basal de los Apocrita, contradiciendo su inclusión por Rasnitsyn (1988) en el grupo Evaniomorpha (Fig. 4). La monofilia de este último grupo (incluyendo Evaniidae, Aulacidae, Gasteruptionidae, Trigonalyidae, Stephanidae, Megaspilidae y Ceraphronidae) fue una de las propuestas más sorprendentes de Rasnitsyn (1988), pero la base de apoyo para esta hipótesis, referida a datos morfológicos, es débil. El análisis basado en datos moleculares de Dowton et al. (1997) encuentra que los

Evaniomorpha son monofiléticos solo si se excluyen las familias Trigonidae y Stephanidae.

Los Proctotrupoidea de Rasnitsyn (Fig. 5A) incluyen las familias tradicionalmente asignadas a los Proctotrupeoidea (excepto los Ceraphronidae y Megaspilidae), los Cynipoidea y los Chalcidoidea. De acuerdo con la opinión de Whitfield (1998), las evidencias morfológicas que soportan este clado son débiles o poco convincentes, pero a la vez tampoco son muy fuertes las que lo contradicen. El trabajo molecular de Dowton y Austin (1994) encuentra leves indicios que sustentan el grupo Proctotrupoidea como monofilético, y el trabajo más reciente de Dowton et al. (1997) indica que los Cynipoidea pudieran no pertenecer a dicho clado.

Las relaciones filogenéticas de los taxa de nivel familia dentro de los Proctotrupeoidea son controvertidas (Masner, 1995; Naumann y Masner, 1985; Whitfield, 1998). Sin embargo, los estudios más recientes, tanto morfológicos como moleculares, sugieren la exclusión de los Ceraphronidae y Megaspilidae de los Proctotrupeoidea, como fue propuesto originalmente por Masner y Dessart (1967) y el reconocimiento de los Platygastroidea como una línea distinta de los Proctotrupeoidea y probablemente formando el grupo hermano de los Chalcidoidea (Fig. 3). La filogenia de los Platygastroidea ha sido estudiada recientemente basada en el sistema del ovipositor (Austin y Field, 1997).

La filogenia de nivel superior dentro de la superfamilia Chalcidoidea, enorme conjunto de himenópteros de gran importancia ecológica y económica, que agrupa entre 60.000 y 100.000 especies distribuidas en 20 familias y 89 subfamilias, está siendo muy estudiada en años recientes. Hay consenso casi general en considerar al grupo monofilético, siendo Platygastroidea su grupo hermano. A la vez, se está poniendo de manifiesto que algunas de las familias tradicionales de Chalcidoidea no son monofiléticas. Este es el caso, por ejemplo de los Pteromalidae, "cajón de sastre" que agrupa muchos taxa

que no pueden ser colocados en otras familias de calcídidos o de los Aphelinidae que pueden ser parafiléticos respecto a los Signiphoridae (Hanson y LaSalle, 1995; Whitfield, 1998).

En el nivel más basal del cladograma de los Chalcidoidea, Gibson (1986) encontró que la familia Mymaromatidae es posiblemente el grupo hermano de Chalcidoidea y que Mymaridae es, a su vez, el grupo hermano del resto de los Chalcidoidea. Consecuentemente a esta hipótesis, modificó más tarde la clasificación (Gibson, 1993) elevando los Mymaromatidae a la categoría de superfamilia, cambio que, en general, no ha sido seguido por otros autores. Woolley y LaSalle (1999) basándose también en datos morfológicos confirman que la agrupación más probable de dicho nivel basal es la siguiente (Mymaromatidae (Mymaridae (Rotoitidae (resto de los Chalcidoidea)))). Por otra parte, sus resultados indican la existencia de al menos cuatro líneas filéticas distintas de calcídidos: un linaje compuesto de Eurytomidae, Chalcididae y Leucospidae, una línea "eulófida" compuesta de Eulophidae, Elasmidae y Trichogrammatidae, una línea "eupelmida" compuesta de Eupelmidae, Tanaostigmatidae y Encyrtidae y una línea "perilámpida" con Eucharitidae y Perilampidae. Adicionalmente, encuentran que las relaciones entre sí de Torymidae, Agaonidae y Ormyridae son difíciles de elucidar, al igual que las de Aphelinidae, Signiphoridae, Tetracampidae y Pteromalidae con otros calcídidos.

En relación a la filogenia de Chalcidoidea cabe mencionar, por último, los numerosos trabajos basados en datos moleculares (casi siempre basados en secuencias de nucleótidos de ADN sinónimas de la región D2 del gen 28S ARNr) que se están llevando a cabo actualmente por distintos equipos, de los que son botón de muestra, por mencionar algunos ejemplos, los centrados en Chalcididae de Campbell y Heraty (1999), en el complejo Perilampidae/Eucharitidae (Heraty y Darling, 1999), Eulophidae (LaSalle et al., 1999), Agaonidae (Rasplus y Kerdelhue, 1999) o el que investiga las relaciones de Aphelinidae y Signiphoridae de Woolley et al. (1999). Algunos de estos trabajos cuestionan claramente la monofilia de algunas familias tradicionales de Chalcidoidea, como es el caso de Chalcididae, Eucharitidae, Agaonidae o Aphelinidae.

La superfamilia Cynipoidea, a tenor de los recientes estudios de Ronquist (1995, 1999), es un grupo claramente monofilético. De acuerdo con dicho autor, las relaciones con otros grupos de Apocrita no están claras aunque algunas evidencias sugieren que puede ser el grupo hermano de los Diapriidae (Proctotrupeoidea) (Fig. 5A). Las relaciones filogenéticas más probables son (Austrocynipidae (Ibaliidae, (Liopteridae, (Figitidae (*sensu lato*), Cynipidae)))); las tres primeras familias formando el grupo de los macrocinipoides (*sensu* Ronquist, 1995) y las dos últimas el de los microcinipoides.

Ichneumonoidea aparece en el análisis de Rasnitsyn (1988) (Fig. 2B) como grupo hermano de los Aculeata, hipótesis que no refutan los resultados basados en datos moleculares de Dowton y Austin (1994) (Fig. 2D). La monofilia de los Ichneumonoidea, incluyendo sólo Ichneumonidae y Braconidae como grupos actuales, está apoyada por numerosas sinapomorfias, señaladas por Sharkey y Wahl (1992). Además todos los datos de sistemática molecular publicados apoyan esa relación filogenética, aunque Quicke et al., (1999) encontraron algunas significativas incongruencias entre los resultados basados en caracteres morfológicos y los moleculares, que atribuyeron a la inclusión en el análisis morfológico de caracteres ligados a la biología y potencialmente convergentes.

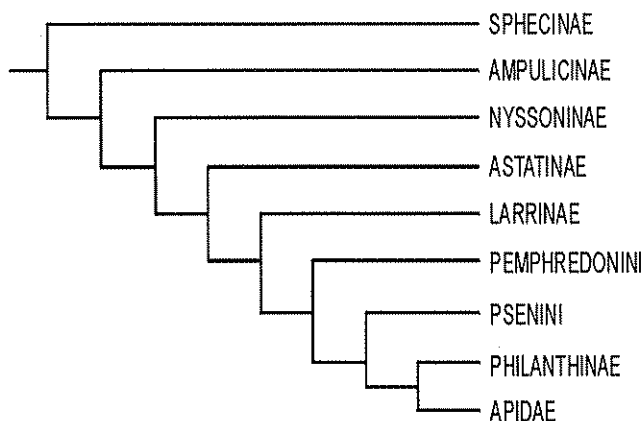


Fig. 6. - Hipótesis de relaciones filogenéticas de algunas tribus y subfamilias de esfécidos y los Apidae. Se ha demostrado la monofilia de todos los taxa del cladograma excepto de Nyssoninae. Reproducida de Gauld y Hanson, 1995b, a su vez modificada de Alexander (1992).

FILOGENIA DE LOS ACULEATA

Bajo la denominación de aculeados se agrupa una gran diversidad de himenópteros que presenta un origen evolutivo común (Brothers, 1975; Carpenter, 1986; Gauld y Bolton, 1988; Goulet y Huber, 1993; Brothers y Carpenter, 1993; Hanson y Gauld, 1995). Este origen común es demostrado por la presencia en todos los aculeados de una característica diagnóstica clara: la existencia de un aguijón que apareció sólo una vez a lo largo de la evolución del grupo.

A pesar de ser un grupo monofilético, la clasificación de los aculeados presenta poco consenso entre los distintos especialistas (Tabla I). Clásicamente se han reconocido siete superfamilias de aculeados: Chrysidoidea (=Bethylloidea), Tiphioidea (=Scolioidea), Formicoidea, Pompiloidea, Vespoidea, Sphecoidea y Apoidea (Richards, 1977; Krombein et al., 1979). En los años setenta la aplicación de métodos cladísticos supuso las primeras opiniones contrarias a esta clasificación (Brothers, 1975) y el establecimiento progresivo entre los distintos especialistas de una clasificación donde el número de superfamilias es ostensiblemente menor. En general se reconocen tres superfamilias Chrysidoidea, Vespoidea y Apoidea incluyéndose las antiguas superfamilias Pompiloidea, Formicoidea y varias familias de los antiguos Tiphioidea en la superfamilia Vespoidea (siguiendo a Brothers, 1975) y los tradicionales Sphecoidea y Apoidea se han dividido en varias familias (siguiendo a Krombein et al., 1979). Parece existir un consenso general, a tenor de los estudios cladísticos realizados, de que las tres superfamilias arriba mencionadas son claramente monofiléticas. Gauld y Bolton (1988) listan las características diagnósticas para cada una de las superfamilias).

Las principales diferencias entre las clasificaciones más actuales tienen que ver con la alta diversidad que se presenta en los esfécidos y en los ápidos (Tabla I). Gauld y Bolton (1988) sugieren la definición de dos familias dentro de los Apoidea por presentar ambas caracteres derivados compartidos, la familia Apidae para incluir a todas las abejas y abejorros, con la demostración reciente de la monofilia de estos últimos (Druart y Rasmont, 1999), y la familia Sphecidae para todas las avispas cavadoras. No obstante, es señalada la posibilidad de que Sphecidae sea un grupo parafilético con respecto a Apidae (Fig. 6). Goulet y Huber (1993) dividen los Apoidea en dos grupos, los Apiformes donde incluyen como familias muchas de las subfamilias incluidas en Apidae por

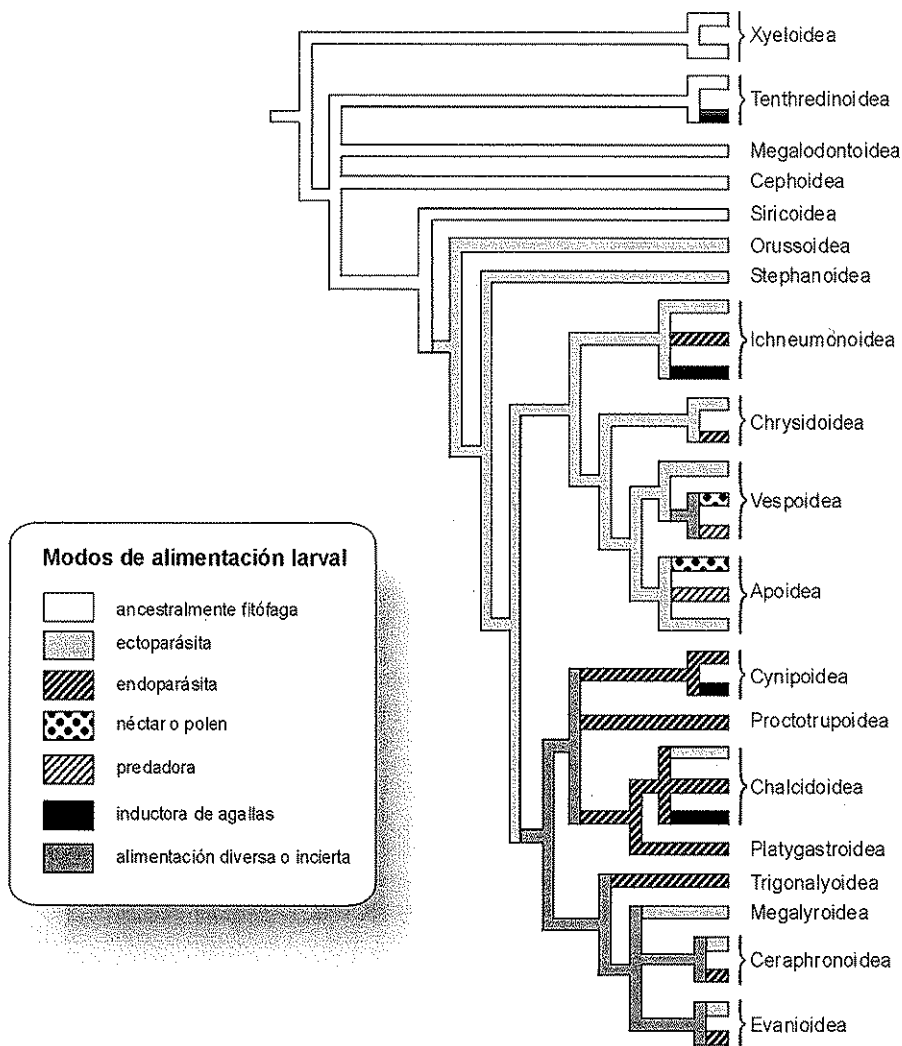


Fig. 7.- Hipótesis más parsimoniosa de evolución de los tipos de alimentación de la larva de Hymenoptera, trazados sobre la filogenia de la figura 3. Tomada de Whitfield (1998). De arriba abajo, en el orden que aparecen en el cuadro: larva ancestralmente fitófaga, ectoparásita, endoparásita, alimentándose de néctar o polen, depredadora, inductora de agallas y de alimentación equivocada o ambigua.

Gauld y Bolton y los Spheciformes, donde incluyen muchas de las subfamilias incluidas en Sphecidae por Gauld y Bolton. Los Vespoidea los dividen prácticamente en las mismas familias definidas por Gauld y Bolton, salvo Eumenidae y Masariidae que las consideran dos subfamilias de Vespidae. Hanson y Gauld (1995) tratan la clasificación de los aculeados de una manera similar a la de Gauld y Bolton. En las publicaciones más recientes se trata la superfamilia Apoidea como un grupo monofilético compuesto por esfécidos, ápidos y el género *Heterogyna* Nagy, un pequeño grupo de avispas (Melo, 1999).

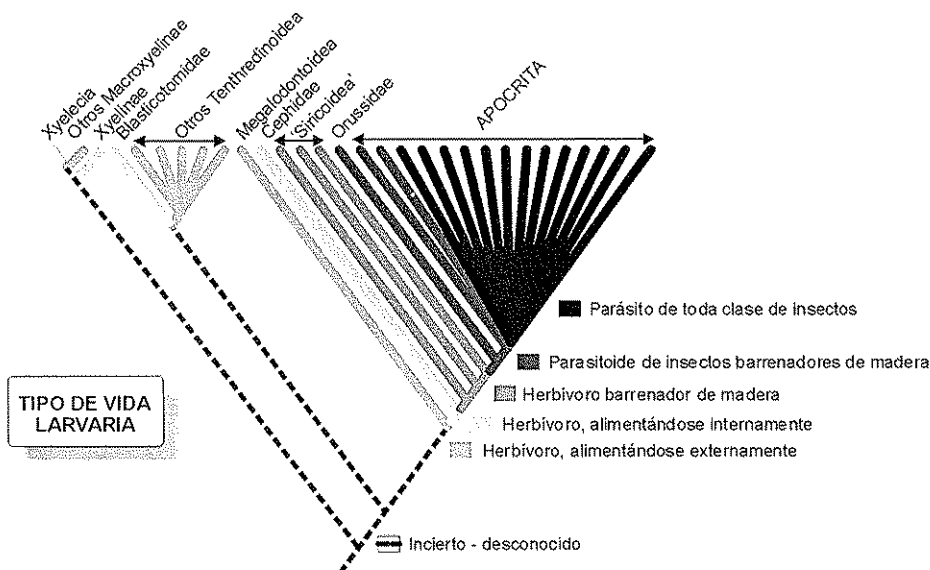
Las relaciones filogenéticas en las superfamilias de aculeados están bastante bien conocidas en comparación con muchos de los grupos del antiguo conjunto "Parasitica". La superfamilia Chrysidoidea presenta una relación de grupo hermano con el clado formado por las superfamilias Apoidea + Vespoidea (Fig. 3). En la filogenia de los Chrysidoidea (Fig. 9), los Plumariidae representan al grupo de crisídidos más basales. Varios autores han trabajado para esclarecer las relaciones de parentesco entre las distintas familias de los Vespoidea (Fig. 10). Es clara la relación de grupo hermano de los Sierolomorphidae con el resto de la superfamilia. Las mayores controversias surgen con las relaciones filogenéticas de los Apoidea, donde se incluye la diversidad más alta de aculeados. Una posible hipótesis de parentesco se muestra en la figura 6.

HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS MODOS DE VIDA Y COMPORTAMIENTO EN EL ORDEN HYMENOPTERA

No se conoce nada de los hábitos tróficos de los precursores de los himenópteros del periodo Pérmico y es muy difícil determinar el tipo de alimentación de la larva ancestral de los himenópteros dada la diversidad de modos de vida de los linajes basales del orden (Vilhelmsen, 1997) (fig. 8). Como ya se ha comentado, la radiación adaptativa de los himenópteros ancestrales, sínfitos fitófagos similares a la actual familia Xyelidae, es muy antigua remontándose al principio del Paleozoico. Es interesante resaltar que esta radiación evolutiva se produjo antes de que tuviera lugar la de los lepidópteros o la de otros grupos importantes de insectos fitófagos como los coleópteros crisomélidos, por lo que los himenópteros ancestrales pueden haber jugado un papel esencial en la primitiva explotación del recurso de las plantas por los insectos Endopterygota (Wootton, 1986).

Un cambio evolutivo trascendental en el devenir futuro del orden se produjo por la transición de la fitofagia al parasitismo. El comportamiento parasitoide fue probablemente una innovación de los himenópteros y la espectacular diversificación de los Parasitica desde finales del Jurásico y a lo largo del periodo Cretácico refleja las enormes posibilidades de este modo de vida, que ha sido determinante de que en la actualidad el tipo de vida parasitoide constituya el componente mayorita-

Fig. 8.- Interpretación de Vilhelmsen (1997), con información compilada de Smith y Middlekauff (1987) y Gauld y Bolton (1988), del tipo de vida de la larva en los linajes basales de Hymenoptera. Por columnas, de arriba abajo y de izquierda a derecha: herbívoro, alimentándose internamente; herbívoro, alimentándose externamente; herbívoro, barrenador de madera; parasitoide de insectos barrenadores de madera, parásito de toda clase de insectos e incierto.



rio de la diversidad de los Hymenoptera y uno de los más numerosos del conjunto de los insectos. Un último importante paso evolutivo de los himenópteros fue la adquisición de la capacidad asociada para el comportamiento complejo, que hizo posible los métodos especializados depredadores de los Aculeata carnívoros, que se diversificaron junto a los Parasitica en el Cretácico, y finalmente condujo al comportamiento eusocial. La culminación de este comportamiento está representada por las complejas sociedades de abejas y hormigas, sin parangón en todo el reino animal.

EVOLUCIÓN DE LOS "SYMPHYTA"

Hace unos 135-200 millones de años, en el Jurásico, la fauna de himenópteros estaba dominada por especies de las superfamilias Xyeloidea, Siricoidea y Megalodontoidae, todas ellas fitófagas, que probablemente estaban asociadas con pteridofitas, gimnospermas y otros grupos de plantas no vasculares que formaban parte de la vegetación dominante de aquel tiempo (Gauld y Hanson, 1995b). Muchos de los representantes actuales de dichos grupos de sínfitos viven actualmente en las regiones templado-frías del globo asociadas con coníferas.

Rasnitsyn (1980) postuló la existencia de dos líneas evolutivas en los "Symphyta", una línea Tenthredinoidea, de hábitos tróficos exofíticos, esto es con tendencia a alimentarse de la planta externamente, caracterizada morfológicamente por larvas con stemmata (ocelos) posicionados dorsalmente en relación a las antenas y adultos con ovipositores cortos, especializados en cortar los tejidos vegetales en los cuales efectuaban la puesta. Un segundo linaje o línea evolutiva comprendería los restantes "Symphyta" (Los Orthandria) y los Apocrita, caracterizada por una posición posteroventral, en relación a las antenas, de los stemmata en la larva y por una tendencia de ésta a vivir internamente (hábito endofítico). Sin embargo, esta hipótesis de Rasnitsyn sobre dos líneas filéticas en el origen de los himenópteros no está apoyada por resultados de estudios posteriores (Gauld y Hanson, 1995b).

Se ha especulado sobre cual sería el tipo de alimentación de las larvas en las líneas filéticas primitivas de sínfitos, en cuanto a si comían externa o internamente en las plantas a las que estaban asociados, pero como ha hecho notar Vilhelmsen (1997) (Fig. 8), no es fácil de determinar dado que los

linajes basales de himenópteros, especialmente los Xyelidae, presentan actualmente una gran variedad de estilos de vida; algunos macrosielinos se alimentan externamente de las hojas de árboles deciduos mientras que otros xiélidos se alimentan internamente de yemas o renuevos de abeto o de conos fructíferos de pinos (Smith y Middlekauff, 1987; Vilhelmsen, 1997). Más aún, el tipo de alimentación externa en los Xyelidae actuales no puede ser calificado de ancestral ya que se alimentan de angiospermas cuyo registro fósil solo llega hasta el Cretácico inferior mientras que los primeros xiélidos se remontan al Triásico. Muchos Tenthredinoidea se alimentan externamente, bastantes de angiospermas, y se podría especular que su diversificación se produjo junto al de este grupo de plantas. Sin embargo una familia de tentredinoides, los Blasticotomidae, es barrenadora en helechos de modo que el tipo ancestral de alimentación en los tentredinoides no puede establecerse con certeza (Vilhelmsen, 1997).

LA EVOLUCIÓN DEL PARASITISMO EN LOS APOCRITA

Hay práctica unanimidad entre los distintos autores en apoyar la hipótesis, postulada por primera vez por Rasnitsyn (1988), de que la aparición del parasitismo en los himenópteros tuvo lugar una única vez en el ancestro común de los Orussidae + Apocrita, cuyo hospedador probablemente fue una larva de un insecto xilófago que practicaba galerías en la madera y, al menos en parte, comía hongos (Vilhelmsen, 1997; Whitfield, 1998) (Figs. 7, 8). Se cree que la transición en la larva del modo de vida fitófago al parásito probablemente tuvo lugar a través de una vía intermedia barrenadora de madera. La habilidad para dirigir la puesta de los huevos hacia hospedadores con modos de vida encerrados, tales como hábitats en galerías de la madera o agallas de plantas, estaba ya presente en grupos de sínfitos siricoides y orussoides con su forma aciculada de ovipositor. Este escenario se apoya en el hecho de que las larvas de Orussidae y de las familias primitivas de Apocrita: Stephanidae y Megalyridae parasitan larvas de insectos barrenadores de madera y parece que este era el modo de vida ancestral de los Apocrita. Más aún en algunas de las principales líneas de Apocrita, como por ejemplo en los Cynipoidea, los miembros primitivos están asociados con hospedadores barrenadores de madera. Una vez adquirido, el

estilo de vida parasitoide permitió una gran radiación de los himenópteros Apocrita utilizando toda clase de insectos como hospedadores lo que dio lugar a una gran parte de la diversidad actual en el grupo.

Una adaptación clave en la evolución de los Apocrita fue el desarrollo de una modificación morfológica en la articulación del tórax y el abdomen formando el complejo propodeo-metasoma. Esta modificación permitiría a la hembra efectuar la puesta directamente sobre el hospedador, mientras que, por el contrario, los Orussidae, únicos sínfitos parasitoides que retienen aún la forma primitiva de articulación tórax-abdomen de los linajes primitivos de himenópteros, se limitan a efectuar la puesta en las galerías producidas por su hospedador y ha de ser la larva quien lo busque activamente (Nauermann, 1991).

Todos los indicios apuntan a que la forma ancestral de parasitismo era externa mientras que el endoparasitismo surgió más tarde (Fig. 7). Las hembras adultas de muchas de las líneas basales de Apocrita son capaces de usar veneno para paralizar al hospedador temporal o permanentemente. Esta habilidad, por lo que se conoce, está bastante extendida en los Apocrita y probablemente se desarrolló tempranamente (Gauld y Bolton, 1988; Robertson, 1968; Tobias, 1976). En los pocos casos en que se ha estudiado, se ha comprobado que la inducción de parálisis permanente o incluso la producción de la muerte por la acción de venenos inyectados por los parasitoides, es ancestral o primitiva respecto a otros efectos más sutiles como la producción de parálisis temporal que aparecen más tarde.

El parasitismo externo se encuentra en los clados basales dentro de los Orussoidea, Stephanoidea, Ichneumonoidea y Aculeata que son ectoparasitoides de hospedadores que viven en el interior de las plantas, frecuentemente en galerías de troncos (Fig. 7). La superfamilia Megalyroidea y bastantes integrantes de las superfamilias Evanioidea, Chalcidoidea y Ceraphronoidea son también ectoparasitoides (Fig. 7). Sin embargo, los macrocinipoides primitivos (Cynipoidea: Ibalidae y Liopteridae) son endoparasitoides a pesar de que atacan hospedadores dentro de galerías en madera. El endoparasitismo es el tipo de parasitismo más extendido en los grupos más evolucionados de Ichneumonoidea y Chalcidoidea, así como es la norma en todos los Proctotrupoidea y Platygastroidea (Fig. 7).

En la evolución del parasitismo en los himenópteros ha sido clave el desarrollo de dos estrategias o comportamientos distintos, la estrategia koinobionte y la idiobionte, términos propuestos por Askew y Shaw (1986) que han sido casi universalmente aceptados. Los parasitoides IDIOBIONTES paralizan completamente el desarrollo de sus hospedadores en el momento de la puesta y sus larvas consumen un recurso alimentario inmóvil e indefenso. Por lo general suelen ser ectoparásitos que atacan larvas de artrópodos que viven encerrados, o en situaciones en las que gozan de cierto grado de protección frente al ambiente externo. Los parasitoides KOINOBIOTES 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. A diferencia de los idiobiontes permiten que la larva de hospedador continúe desarrollándose mientras el parásito se va alimentando de sus órganos no vitales. La mayoría de los koinobiontes son endoparásitos y atacan larvas de artrópodos que viven en situaciones más expuestas al ambiente externo.

En algunos grupos de "Parasitica" se encuentran comportamientos notables en el tipo de parasitismo que practican. Se pueden citar entre otros los casos de poliembriónía que presentan algunos Encyrtidae, con miles de embriones

desarrollándose de un solo huevo; casos de primeros estadios larvales móviles (*planidium*) en Eucharitidae o los casos de asociación con virus heredables y partículas semejantes a virus que, entre otros efectos, comprometen la respuesta inmune del hospedador (Gauld y Bolton, 1988; Whitfield, 1998; Edson et al., 1981; Rizki y Rizki, 1990). Una última variación extrema en el parasitismo que merece destacarse, es el modo de vida inusual que han adoptado los Trigonalioidea cuyas especies efectúan la puesta sobre el tejido de algunas plantas y dependen de que los huevos sean comidos por larvas de lepidópteros o himenópteros sínfitos. Los huevos típicamente solo se desarrollarán si la larva es posteriormente parasitada o comida por otro insecto (ocasionalmente moscas taquinidas) aunque en algunos casos se desarrollan directamente en la larva sínfita (Gauld y Bolton, 1988).

EVOLUCIÓN DE LOS MODOS DE VIDA DE LOS ACULEATA

Como se ha podido demostrar por los distintos análisis cladísticos publicados hasta el momento, el evento evolutivo que dio origen a los primeros aculeados fue la gradual adquisición de un aguijón venenoso a partir del ovipositor del icneumonídeo antecesor. En la historia evolutiva de los aculeados ha sido importante el desarrollo de cuatro características biológicas: El mecanismo de puesta, la provisión parental de comida para la larva, la dieta de la larva y el mecanismo de determinación sexual (Gauld y Bolton, 1988; Gauld y Hanson, 1995c).

1.- El mecanismo de puesta

En el antecesor sínfito de los Apocrita la hembra poseía unas glándulas asociadas al ovipositor cuyas excreciones durante la puesta hacían más susceptible el sustrato para el desarrollo de sus larvas. En algún momento de su historia evolutiva, estas glándulas se transformaron y comenzaron a producir veneno que paralizaba la presa y permitía transportarla viva, pero inmóvil, como alimento para la larva. En el transcurso de la evolución el ovipositor de los aculeados acabó usándose únicamente en la inoculación del veneno, que terminó por desarrollarse también como arma defensiva incluso contra grandes vertebrados. Actualmente la función defensiva del empleo del aguijón se efectúa por medio de dos estrategias evolutivas distintas: una defensa inmediata mediante el dolor producido por la picadura y una defensa posterior por la toxicidad del veneno (Schmidt, 1999). Incluso en algunos linajes el veneno pasó a tener la capacidad no sólo de paralizar al hospedador, sino de modificar su conducta para favorecer el ciclo del parasitoide.

2.- La provisión parental de comida para la larva

El antecesor de los himenópteros presentaba una dieta larval vegetariana y así los primeros himenópteros realizaban la puesta en tejidos vegetales que proporcionaban el alimento a la larva. En el transcurso de la evolución de estos grupos se produjo el salto a la dieta larvaria carnívora. La hembra buscaba activamente otros artrópodos, que por lo general permanecían ocultos en distintos nichos del ecosistema, en los que colocaba un huevo y que servían de alimento a la larva (ectoparasitismo). El siguiente evento evolutivo fue atacar artrópodos no ocultos, siguiendo dos estrategias evolutivas diferentes. Paralizar al hospedador con un veneno potente y transportarlo a lugar seguro o reducir el poder del veneno para permitir el desarrollo del hospedador después de la puesta.

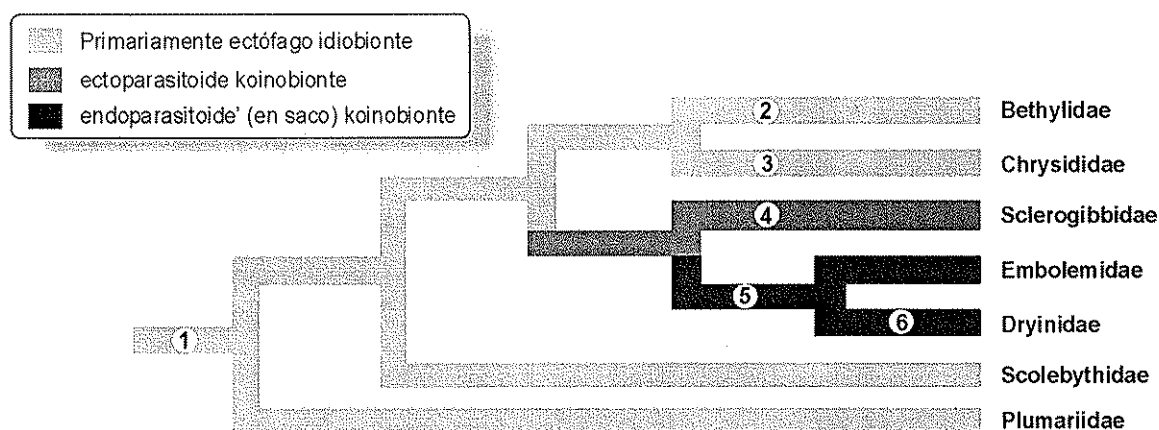


Fig. 9.- Hipótesis de historia evolutiva de los Chrysidoidea. 1: explotación de coleópteros hospedadores en el suelo, hojarasca y madera podrida (hábitats ancestrales); 2: explotación de coleópteros en los hábitats ancestrales, pero algunos grupos atacan larvas de lepidópteros en situaciones similares; 3: explotación de hospedadores ocultos en los hábitats ancestrales; 4: atacando émbidos en los hábitats ancestrales; 5: atacando Auchenorrhyncha en situaciones ancestrales; 6: explotando Auchenorrhyncha en situaciones expuestas. Como con muchos otros grupos de parasitoides la evolución de la koinobiosis ha favorecido aparentemente la explotación de hospedadores no ocultos (Gauld y Hanson, 1995d). Leyenda de las tramas, de arriba abajo: primariamente ectófago idiobionte, ectoparasitoide koinobionte, "endoparasitoide" (en saco) koinobionte.

Como el hospedador debe ser suficientemente grande para asegurar el completo desarrollo de la larva del himenóptero parasitoide, esto representaba un peligro potencialmente importante para la hembra en el momento de realizar la puesta. Este hecho supuso una presión suficientemente grande como para que tuvieran lugar otras dos estrategias evolutivas distintas en el transcurso de la evolución del grupo: Poner el huevo sobre, o más comúnmente, en el interior de fases larvianas del artrópodo hospedador o construir un nido donde se llevan artrópodos pequeños paralizados.

En general se puede considerar que los aculeados son parasitoides idiobiontes ecto o endoparasitoides, que usan un nido como principal estrategia evolutiva, para evitar que los hospedadores muertos o paralizados sean devorados por especies necrófagas presentes en el ecosistema. La principal característica distintiva de los Aculeata dentro de los Apocrita es la transformación de un ovipositor funcional en un aguijón venenoso para la captura de presas así como para la defensa. Una posible vía de evolución hacia la aparición del aguijón a partir del ovipositor pudo ser que el propio imago se introdujera en el sustrato en busca del hospedador, dejando de utilizar el ovipositor para la puesta del huevo (Gauld y Bolton, 1988). La aparición de un aguijón venenoso permitió una posterior radiación adaptativa, con el resultado de distintos modos de vida establecidos como estrategias evolutivas exitosas, al poder explotarse hospedadores de vida libre, unido al desarrollo de métodos de transporte de las presas al nido diferentes. En muchas especies la construcción de los nidos supuso una modificación del hábitat.

Entre las especies que se adaptaron a la construcción de un nido fueron importantes dos estrategias evolutivas. Ciertas especies realizaban un aprovisionamiento del nido en masa. Esto es, la hembra introduce suficiente cantidad de alimento en el nido antes de que comience el desarrollo larvario y a continuación lo sella. Pero un paso evolutivo importante significó la existencia de especies que producían un aprovisionamiento progresivo del nido. La hembra va surtiendo el nido según el estado de desarrollo de la larva hasta que completa su desarrollo. Esto supone que la hembra debe estar en contacto con la larva que se encuentra en el nido.

Entre los Aculeata también encontramos casos que no pueden considerarse como idiobiontes ectoparasitoides. Los

dríinidos son un ejemplo de koinobiontes ectoparasitoides de ninfas de homópteros (Fig. 9). Las avispas y hormigas sociales no pueden considerarse idiobiontes al alimentar a sus larvas con alimento animal macerado. Otros ejemplos incluyen las abejas sociales y solitarias que tienen una dieta vegetal derivada a base de néctar y polen y las especies de abejas cleptoparasitas (que parasitan a otras especies cercanas filogenéticamente al ocupar sus nidos y aprovechar los recursos aportados por la hembra propietaria del nido) y que alimentan a sus larvas con materia vegetal derivada de los nidos de las abejas parasitadas.

3.- La dieta de la larva

Como ya se ha mencionado, la aparición en un momento dado en la evolución del grupo de la dieta carnívora de la larva desde una dieta vegetariana, marcó el desarrollo de las estrategias evolutivas de búsqueda y aprovechamiento de artrópodos presentes en el ecosistema.

4.- El mecanismo de determinación sexual

El mecanismo haplo-diploide de determinación del sexo ha posibilitado el desarrollo de sociedades muy complejas o verdaderas sociedades, caracterizadas por la presencia de castas con división del trabajo donde las hembras son diploides, fértiles ponedoras (reinas) o trabajadoras estériles y los machos son haploides y sólo contribuyen a la fecundación de las reinas.

Los aculeados más primitivos, representados por los crisídidos, tienen un modo de vida parasitoide (Fig. 9). Las líneas más primitivas son idiobiontes ectófagos (parasitoides o predadores) de coleópteros. La radiación adaptativa se produjo al darse la explotación de distintos tipos de hospedadores y con diferentes estilos de vida, como lepidópteros u homópteros, tanto de vida libre como de hábitos endofíticos.

En los Vespoidea ya se observa una historia evolutiva caracterizada por atacar muchos tipos distintos de hospedadores en hábitats muy distintos (Fig. 10). Entre los pompilidos, véspidos y formícidos se da una construcción de nidos complejos y, en los dos últimos, la existencia de verdaderas sociedades. El desarrollo evolutivo de las sociedades tiene su

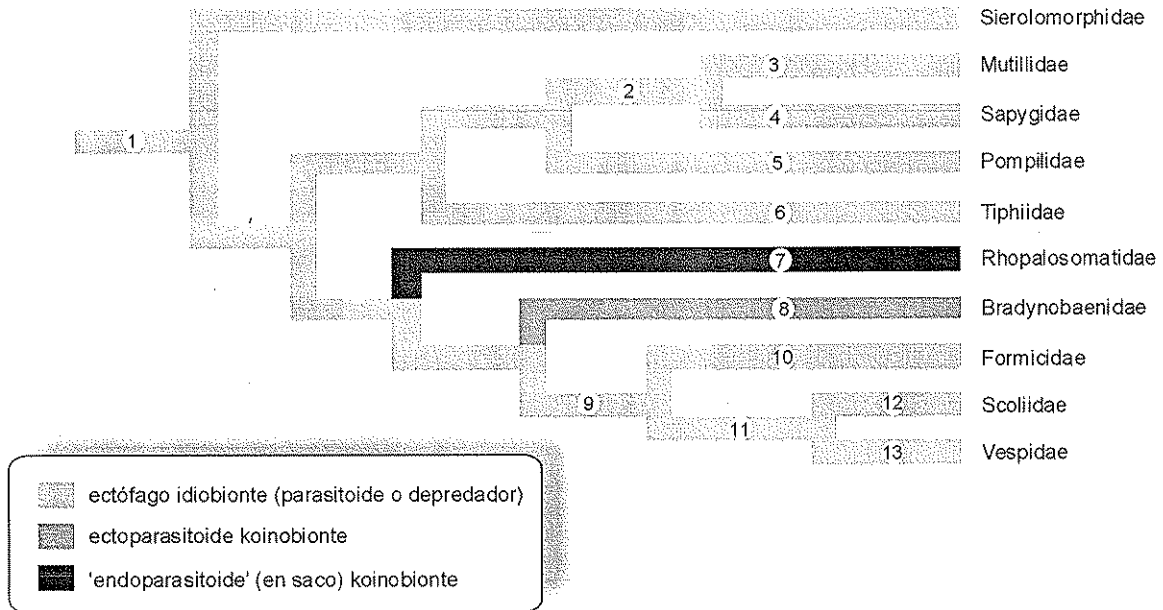


Fig. 10.- Hipótesis de la historia evolutiva de los Vespoidea. 1: explotación de un único artrópodo hospedador (probablemente un coleóptero inmaduro) en el suelo (hábitat ancestral); 2: explotación de un único himenóptero aculeado inmaduro en las celdas del hospedador en el hábitat ancestral; 3: explotación por algunas especies de hospedadores o atacando otros estados inmaduros en lugares cerrados; 4: otras especies explotan hospedadores en otras situaciones; 5: explotación de una araña en el hábitat ancestral, pero muchas especies ocultan la presa en lugares distintos para buscarla posteriormente; muchas especies construyen celdas y algunas son ectoparasitoides koinobiontes de arañas activas; 6: una especie ataca y busca posteriormente grilotalpídeos en el hábitat ancestral y algunas atacan hospedadores ancestrales en galerías de la madera; 7: explotando grillos en el hábitat ancestral; 8: atacando Solifugae inmaduros en el hábitat ancestral (sólo una especie conocida con esta biología); 9: Búsqueda posterior del hospedador (presa); 10: Conducta eusocial, atacando muchos y variados artrópodos en el hábitat ancestral, si bien muchas especies en hábitats distintos, y/o usando hongos o vegetales como alimento; 11: construcción y sellado de celdas que contienen el hospedador (presa); 12: explotación de un único hospedador ancestral en el hábitat ancestral; 13: atacan varios insectos hospedadores que se encuentran en el hábitat ancestral después de haber realizado la puesta, aunque hay muchas especies que explotan diferentes hábitats y en algunas se da la conducta social. La construcción de nidos complejos ha evolucionado independientemente en Pompilidae, Vespidae y Formicidae. Leyenda de las tramas, de arriba abajo: ectófago idiobionte (parasitoide o depredador), ectoparasitoide koinobionte, "endoparasitoide" (en saco) koinobionte. Reproducido de Brothers (1995).

origen en la adopción de un nido comunal por parte de varias hembras fértiles de especies solitarias. Existen dos rutas distintas por las que se trata de explicar el desarrollo de verdaderas sociedades (definidas por división del trabajo y la existencia de castas), las rutas parasocial y subsocial que suponen la adquisición gradual de la organización eusocial, pero según el orden de adquisición de estas características se habla de una u otra ruta (Gauld y Bolton, 1988). Se deben desarrollar tres condiciones en un nido comunal para que se convierta en una verdadera sociedad: La condición cuasisocial -varias hembras reproductoras comparten cuidados parentales en el nido comunal-, la condición semisocial -varias hembras parentales de la misma generación comparten el cuidado parental y cierta división del trabajo- y la condición eusocial -la condición semisocial se extiende a dos o más generaciones por la duración reproductora de las hembras parentales-. Se produce una fuerte diferenciación entre hembras reproductoras (reinas) y hembras asistentes (trabajadoras), con el resultado de la aparición de castas diferenciadas morfológicamente. Parece que el origen de las sociedades se ha producido varias veces en el seno de los aculeados, al menos en las familias Formicidae (Gauld y Bolton, 1988) y Vespidae (Schmitz y Moritz, 1999).

En la historia evolutiva de los Apoidea se dan estrategias claramente definidas en cada una de las familias, Sphecidae y Apidae, pero en la mayoría de los casos existe un nido donde se desarrolla la larva. Parece que en los Apoidea se desarrolló originariamente el comportamiento de la construc-

ción del nido antes de capturar la presa. La ausencia de nido que se da en algunas especies de *Chlorion* (Sphecidae) o su construcción después de la captura son comportamientos derivados secundariamente (Melo, 1999). Los esfécidos primitivos presentan un estado intermedio entre aprovisionamiento progresivo y en masa. En primer lugar se introduce una presa con un huevo. Cuando la larva comienza a alimentarse se introducen rápidamente suficientes presas y se sella el nido. Los esfécidos más avanzados sólo añaden presas al nido cuando el estado de desarrollo de la larva lo requiere. Hay especies que tienen varios nidos a la vez con larvas en distintos estados de desarrollo y especies que presentan un cuidado parental primitivo, consistente en que la hembra macera la presa para alimentar a la larva. Las abejas solitarias están próximamente emparentadas con los esfécidos. Etológicamente las abejas solitarias se pueden considerar como esfécidos especializados con una alimentación larvaria a base de polen y néctar. Exceptuando las especies de abejas cleptoparasitas, todas las abejas construyen nidos, que frecuentemente están compuestos de varias cámaras larvarias, que son aprovisionados en masa con polen y néctar, mientras que las abejas sociales presentan un nido eusocial con un aprovisionamiento progresivo.

AGRADECIMIENTO

Los autores agradecen el apoyo recibido de la estación biogeológica El Ventorrillo, donde es becario predoctoral uno de los autores (F. M. F.-C.).

BIBLIOGRAFÍA

- ALEXANDER, B.A., 1992. An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecoid wasps. (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research*, 1: 25-61.
- ASKEW, R.R. & SHAW, M.R., 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development. En: WAAGE, J. & GREAT-HEAD, D. (eds). *Insect Parasitoids*. Academic Press London: 225-264.
- AUSTIN, A.D. & FIELD, S.A., 1997. The ovipositor system of scelionid and platygastroid wasps (Hymenoptera: Platygastroidea): comparative morphology and phylogenetic implications. *Invertebr. Taxon.*, 11: 1-87.
- BASIBAYUK, H.H. & QUICKE, D.L.J., 1995. Morphology of the antenna cleaner in the Hymenoptera with particular reference to non-aculeate families (Insecta). *Zool. Scr.*, 24: 157-77.
- BROTHERS, D.J., 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *The University of Kansas Science Bulletin*, 50: 483-648.
- BROTHERS, D.J. & CARPENTER, J.M., 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea. *J. Hymenopt. Res.*, 2(1): 227-304.
- BURNHAM, L., 1978. Survey of Social insects in the fossil record. *Psyche, Cambridge*, 85(1): 85-113.
- CAMPBELL, B.C. & HERATY, J., 1999. Phylogenetic utility of secondary structures of the D2 region of 28s rRNAs of chalcidoids: non-monophyly of Chalcidoidea. *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*, 6-11th January 1999, Cambera, Australia: 29.
- CARPENTER, J.M., 1986. Cladistics of the Chrysidoidea (Hymenoptera). *Journal of the New York Entomological Society*, 94: 303-330.
- DOWTON, M. & AUSTIN, A.D. 1994. Molecular phylogeny of the insect order Hymenoptera: apocritan relationships. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91: 9911-15.
- DOWTON, M., AUSTIN, A.D., DILLON, N. & BARTOWSKY, E., 1997. Molecular phylogeny of the apocritan wasps: the Proctotrupomorpha and Evaniomorpha. *Syst. Entomol.*, 22: 245-255.
- DRUART, E. & RASMONT, P., 1999. A new method to produce phylogenetic trees applied to the phylogeny of bumble bees (Hymenoptera: Apidae). *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*, 6-11th January 1999, Cambera, Australia: 32.
- EDSON, K.M., VINSON S.B., STOLTZ, D.N. & SUMMERS, M.D., 1981. Virus in parasitoid wasp: suppression of the cellular immune response in the parasitoid's host. *Science*, 211: 582-83.
- GASTON, K. J., 1991. The magnitude of Global Insect Richness. *Conservation Biology*, 5(3): 283-296.
- GASTON, K., 1993. Spatial Patters in the Description and Richness of the Hymenoptera. En: *Hymenoptera and Biodiversity*. LASALLE, J. & GAULD, I.D. (Eds.). C.A.B. International. Wallingford: 277-293.
- GASTON, K. J., GAULD, I. D. & HANSON, P., 1996. The size and composition of the hymenopterian fauna of Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 23: 105-113.
- GAULD, I. & BOLTON, B., 1988. *The Hymenoptera*. British Museum (Natural History), London. 332 pp.
- GAULD, I. & HANSON, P.E., 1995a. The order Hymenoptera. En: HANSON, P.E. Y GAULD, I., (Eds). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London: 4-6.
- GAULD, I. & HANSON, P.E., 1995b. The evolution, classification and identification of the Hymenoptera. En: HANSON, P.E. Y GAULD, I., (Eds). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London: 138-156.
- GAULD, I. & HANSON, P.E., 1995c. Important biological features in the evolution of the order. En: HANSON, P.E. Y GAULD, I., (Eds). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London: 28-32.
- GAULD, I. & HANSON, P.E., 1995d. Introduction to the chrysoid families. En: HANSON, P.E. Y GAULD, I., (Eds). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London: 464-465.
- GIBSON, G.A.P., 1985. Some pro-and mesothoracic characters important for phylogenetic analysis of Hymenoptera, with a review of terms used for structures. *Can. Entomol.*, 117: 1395-443.
- GIBSON, G.A.P., 1986. Evidence for monophyly and relationships of Chalcidoidea, Mymaridae and Mymarommatidae (Hymenoptera: Terebrantes). *Can. Entomol.*, 118: 205-240.
- GIBSON, G.A.P., 1993. Groundplan structure and homology of the pleuron in Hymenoptera based on a comparison of the skeletomusculature of Xyelidae (Hymenoptera) and Raphidiidae (Neuroptera). *Mem. Entomol. Soc. Can.*, 165: 165-187.
- GOULET, H. & HUBER, J.T., 1993. *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Centre for Land and Biological Resources Research Ottawa, Ontario. 668 pp.
- HANSON, P.E. & GAULD, I., 1995. *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London. 893 pp.
- HANSON, P.E. & LASALLE, J., 1995. The Chalcidoidea families. Introduction. En: HANSON, P.E. Y GAULD, I., (Eds). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London: 266-272.
- HAWKINS, B. A. & LAWTON, J. H., 1987. Species richness for parasitoids of British phytophagous insects. *Nature*, 326: 788-790.
- HERATY, J.M., CAMPBELL, B. & RASPLUS, J.Y., 1999. Evolutionary transitions within Chalcidoidea inferred from analysis of 28S-D2 rDNA. *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*, 6-11th January 1999, Cambera, Australia: 37.
- HERATY, J.M. & DARLING, D.C., 1999. Relationships of eucharitids and perilampids: Where do we go from here? *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*, 6-11th January 1999, Cambera, Australia: 37.
- HERATY, J.M., WOOLLEY, J.B. & DARLING, D.C., 1994. Phylogenetic implications of the mesofurca and mesopostnotum in Hymenoptera. *J. Hymenopt. Res.*, 3: 241-77.
- JOHNSON, N.F., 1988. Midcoxal articulations and the phylogeny of the order Hymenoptera. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 81: 870-881.
- KÖNIGSMANN, E., 1976. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 1: Einführung, Grundplanmerkmale, Schwestergruppe und Fossilfunde. *Deutsch. Entomol. Zeit.*, 23: 253-79.
- KÖNIGSMANN, E., 1977. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 2: Symphyta. *Deutsch. Entomol. Zeit.* 24: 1-40.
- KÖNIGSMANN, E., 1978a. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 3: Terebrantes (Unterordnung Apocrita). *Deutsch. Entomol. Zeit.*, 25: 1-55.
- KÖNIGSMANN, E., 1978b. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 4: Aculeata (Unterordnung Apocrita). *Deutsch. Entomol. Zeit.*, 25: 365-435.
- KRISTENSEN, N.P., 1991. Phylogeny of extant Hexapods. En: NAUMANN, I.D., (ed.). *The insects of Australia*. Melbourne: Melbourne University press: 125-140.
- KROMBEIN, K.V., HURD, P.P., SMITH, D.R., & BURKS, B.D., 1979. *Catalog of the Hymenoptera of the America North of Mexico* 2: xvi + 1199-2209.
- LABANDEIRA, C.C. & PHILLIPS, T.L., 1996. A Carboniferous insect gall: insight into early ecologic history of the Holometabola. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93: 8470-74.
- LASALLE, J. & GAULD, I. D. (eds). 1993. *Hymenoptera and Biodiversity*. C.A.B. International. Wallingford. 348 pp.
- LASALLE, J.N., GAUTHIER, N., QUICKE, D.L.J. & GODFRAY, H.C.J., 1999. Phylogeny of the Eulophidae: morphological, molecular and biological perspectives. *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*, 6-11th January 1999, Cambera, Australia: 44.
- LAURENNE, N.M., CARMEAN, D., MUONA, J. & QUICKE, D.L.J., 1999. *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*, 6-11th January 1999, Cambera, Australia: 68.
- MASNER, L., 1995. The proctotrupoid families. En HANSON, P.E. Y GAULD, I. (Eds), 1995. *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London: 209-246.
- MASNER, L. & DESSART, P., 1967. La réclassification des catégories taxonomiques supérieures des Ceraphronoidea (Hymenoptera). *Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg.*, 43: 1-43.
- MELO, G.A.R., 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*, 6-11th January 1999, Cambera, Australia: 48.
- NAUMANN, I.D., 1991. Hymenoptera (Wasps, Bees, Ants, Sawflies). En: *The Insects of Australia*, volume II. Melbourne University Press, Melbourne: 916-1000.

- NAUMANN, I.D. & MASNER, L., 1985. Parasitic wasps of the proctotrupoid complex: a new family from Australia and a key to world families. *Aust. J. Zool.*, **33**: 761-83.
- QUICKE, D.L.J., FITTON, M.G. & INGRAM, S., 1992. Phylogenies implications of the structure and distribution of the ovipositor valvelli in the Hymenoptera (Insecta). *Journal of Natural History*, **26**: 587-608.
- QUICKE, D.L.J., FITTON, M.G., NOTTON, D.G., BELSSHAW, R., BROAD, G. & DOLPHIN, K., 1999. Morphological and molecular phylogenetics of Ichneumonidae. *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*, 6-11th January 1999, Canberra, Australia: 50.
- QUICKE, D. L. J., FITTON, M. G. Y., TUNSTEAD, J.R., INGRAM, S. & GAITENS, P.V., 1994. Ovipositor structure and relationships within the Hymenoptera, with special reference to the Ichneumonidae. *J. Nat. Hist.*, **28**: 635-82.
- RASNITSYN, A.P., 1969. The origin and evolution of the lower Hymenoptera. *Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk. SSSR*, **174**: 1-195.
- RASNITSYN, A.P., 1975. Early evolution of the higher Hymenoptera (Apocrita). *Zoologicheskii Zhurnal*, **54**: 848-860.
- RASNITSYN, A.P., 1980. Origin and evolution of hymenopterous insects. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademiiya Nauk SSSR*, **174**: 1-191.
- RASNITSYN, A.P., 1988. An outline of the evolution of the hymenopterous insects (Order Vespida). *Oriental Insects*, **22**: 115-145.
- RASPLUS, J.Y. & KERDELHUE, C., 1999. The polyphyletic origin of fig wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea): Successive exploitations of a mutualism. *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*, 6-11th January 1999, Canberra, Australia: 51.
- RICHARDS, O.W., 1977. Hymenoptera: Introduction and key to families (2nd Edition). *Handbook for the Identification of British Insects*, **6**(1): 1-100.
- RIZKI, R.M. & RIZKI, T.M., 1990. Parasitoid virus-like particles destroy *Drosophila* cellular immunity. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, **87**: 8388-8392.
- ROBERTSON, P.L., 1968. A morphological and functional study of the venom apparatus in representatives of some major groups of Hymenoptera. *Aust. J. Zool.*, **16**: 133-66.
- RONQUIST, F., 1995. Phylogeny and early evolution of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Syst. Ent.*, **20**: 309-335.
- RONQUIST, F., 1999. Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zool. Scr.*, (en prensa).
- SCHMIDT, J.O., 1999. What's in a sting: Truth, trickery and deceit in the name of survival. *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*, 6-11th January 1999, Canberra, Australia: 53.
- SCHMITZ, J. & MORITZ, R.F.A., 1999. Molecular evolution in social wasps. *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*, 6-11th January 1999, Canberra, Australia: 54.
- SHARKEY, M.J. & WAHL, D.B., 1992. Cladistics of the Ichneumonidae (Hymenoptera). *J. Hymenopt. Res.*, **1**: 15-24.
- SMITH, D.R. & MIDDLEKAUFF, W.W., 1987. Suborder Symphyta. En: STEHR, F.D. (ed.) *Immature Insects*, vol. 1. Dubuque. IA: Kendall/Hunt Publishing Company: 618-649.
- TOBIAS, V.I., 1976. Establishment and development of the capacity to paralyze the victim in Parasitica and wasps (Hymenoptera. Apocrita). *Entomol. Rev.*, **55**: 30-61.
- VILHELMSEN, L., 1996. The preoral cavity of lower Hymenoptera (Insecta). Comparative morphology and phylogenetic significance. *Zool. Scr.*, **25**: 143-170.
- VILHELMSEN, L., 1997. The Phylogeny of lower Hymenoptera (Insecta), with a summary of the early evolutionary history of the order. *Zool. Syst. Evol. Research*, **35**: 49-70.
- WHALLEY, P.E.S., & JARZEMBOWSKI, E.A., 1985. Fossil insects from the lithographic limestone of Montsech (late Jurassic-early Cretaceous) Lérida Province, Spain. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.)*, **38** (5): 381-412.
- WHITFIELD, J.B., 1992. Phylogeny of the non-aculeate Apocrita and the evolution of parasitism in the Hymenoptera. *J. Hymenopt. Res.*, **1**: 3-14.
- WHITFIELD, J.B., 1998. Phylogeny and Evolution of Host-parasitoid interactions in Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, **43**: 129-51.
- WHITFIELD, J.B., JOHNSON, N.F. & HAMERSKI, M.R., 1989. Identity and phylogenetic significance of the metapostnotum in nonaculeate Hymenoptera. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **82**: 663-73.
- WHITING, M.F., CARPENTER, J.M., WHEELER, Q.D., & WHEELER, W.C., 1997. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Syst. Biol.*, **46**: 1-68.
- WOOLLEY, J.B., HERATY, J.M., HAYAT, M. & POLASZEK, A., 1999. Phylogenetic structure and relationships of Aphelinidae and Signiphoridae from combined morphological and molecular evidence. *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*, 6-11th January 1999, Canberra, Australia: 60-61.
- WOOLLEY, J.B. & LASALLE, J., 1999. Phylogenetic structure and classification of Chalcidoidea: An overview. En: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*, 6-11th January 1999, Canberra, Australia: 61.
- WOOTTON, R., 1986. Paleontology and Phylogeny. En: Cribb, P.W. (ed.) *The Hymenopterist's handbook*. The Amateur Entomologists' Society, Hanworth, Middlesex: 3-7.
- ZEUNER, F.E. & MANNING, F.J., 1976. A monograph on Fossil bees (Hymenoptera: Apoidea). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.)*, **27**(3): 151-268.

Tabla I

Superfamilias y familias de himenópteros del mundo, siguiendo la clasificación adoptada en Gauld y Hanson (1995). Los datos de riqueza conocida de especies y biología han sido extractados fundamentalmente de Gaston (1993) aunque con modificaciones y actualizaciones de Goulet y Huber (1993) y Hanson y Gauld (1995).

Superfamilias y familias de Hymenoptera en el mundo	nº especies	Biología
XYELOIDEA		
• Xyelidae	56	Fitófagos en conos de pinos
MEGALODONTOIDEA		
• Megalodontidae	70	Fitófagos en plantas herbáceas
• Pamphiliidae	232	Fitófagos en Pinaceae y Rosaceae
TENTHREDINOIDEA		
• Argidae	812	Fitófagos externos de hojas
• Blasticotomidae	9	Fitófagos en el interior de tallos de helechos
• Cimbicidae	131	Fitófagos externos de plantas
• Diprionidae	90	Fitófagos externos de coníferas
• Pergidae	411	Fitófagos externos; algunos minadores
• Tenthredinidae	3840	Fitófagos externos, gallicolas, minadores o frugívoros
CEPHOIDEA		
• Cephidae	79	Fitófagos barrenadores en tallos leñosos y en gramíneas
SIRICOIDEA		
• Anaxyelidae	1	Fitófagos barrenadores de madera en coníferas
• Siricidae	87	Fitófagos barrenadores de coníferas y angiospermas
• Xiphydriidae	94	Fitófagos barrenadores en angiospermas
ORUSOIDEA		
• Orussidae	69	Ectoparasitoides de larvas barrenadoras de madera de coleópteros e himenópteros
STEPHANOIDEA		
• Stephanidae	100	Ectoparasitoides de coleópteros barrenadores
TRIGONALYOIDEA		
• Trigonaliidae	75	Endoparasitoides; la mayoría hiperparásitos
MEGALYROIDEA		
• Megalyridae	45	Ectoparasitoides; la mayoría de coleópteros xilófagos
EVANIOIDEA		
• Aulacidae	150	Ectoparasitoides de larvas de coleópteros y sínfitos barrenadores de madera
• Evanidae	400	Predadores o parasitoides de ootecas de cucarachas
• Gasteruptiidae	500	Ectoparasitoides o cleptoparásitos en nidos de aculeados
CERAPHRONOIDEA		
• Ceraphronidae	354	Ectoparasitoides y endoparasitoides de Diptera, Thysanoptera, Lepidoptera y Neuroptera; hiperparasitoides de Braconidae
• Megaspilidae	448	Ectoparasitoides y endoparasitoides de Homoptera, Neuroptera, Diptera e hiperparasitoides de Homoptera
PROCTOTRUPOIDEA		
• Austroniidae	3	Biología desconocida
• Heloridae	7	Endoparasitoides de Chrysopidae (Neuroptera)
• Monomachiidae	20	Biología desconocida para la mayoría de las especies; una especie endoparásitoide de Diptera
• Pelecinidae	1	Endoparásitoide de Scarabaeidae
• Peradeniidae	2	Biología desconocida
• Renyidae	1	Biología desconocida
• Roproniidae	18	Biología desconocida
• Vanhorniidae	5	Biología desconocida; una especie parásitoide de Eucnemidae (Coleoptera)
• Diapriidae	2300	La mayoría endoparasitoides de Diptera
• Proctotrupidae	310	Endoparasitoides de Coleoptera y Diptera
PLATYGASTROIDEA		
• Platygastriidae	1100	Endoparasitoides de Cecidomyiidae (Diptera), Coleoptera y Homoptera
• Scellionidae	3000	Endoparasitoides de huevos de insectos y arañas
CYNIPOIDEA		
• Austrocynipidae	1	Endoparasitoides de larvas de Oecophoridae (Lepidoptera) en conos de <i>Araucaria</i>
• Cynipidae	1369	Fitófagos gallicolas e inquilinos en plantas angiospermas, especialmente <i>Quercus</i>
• Figitidae	1411	Endoparasitoides de Diptera, Neuroptera, Homoptera e Hymenoptera
• Ibalidae	20	Endoparasitoides de larvas barrenadoras de sirícidos (Hymenoptera)
• Liopteridae	145	Endoparasitoides de larvas barrenadoras de Buprestidae y Cerambycidae
CHALCIDOIDEA		
• Agaonidae	650	Polinizadores, no polinizadores y parasitoides en especies de <i>Ficus</i> (Moraceae)
• Aphelinidae	1120	Endoparasitoides, ectoparasitoides o hiperparasitoides especialmente de Homoptera

Superfamilias y familias de Hymenoptera en el mundo	nº especies	Biología
• Chalcididae	1875	Endoparasitoides primarios o hiperparasitoides principalmente de Lepidoptera y Diptera
• Encyrtidae	3825	Principalmente endoparasitoides de Homoptera; también parasitoides primarios o hiperparasitoides de una gran variedad de órdenes de insectos y Arachnida.
• Eucharitidae	380	Ectoparasitoides de Formicidae (Hymenoptera)
• Eulophidae	3900	Predominantemente parasitoides de larvas minadoras o gallicolas de Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera y Coleoptera.
• Eupelmidae	900	Ectoparasitoides, endoparasitoides o hiperparasitoides de Hymenoptera, Coleoptera, Diptera y otros órdenes de insectos y Araneae.
• Eurytomidae	1425	Fitófagos, gallicolas, seminívoros, ectoparasitoides o hiperparasitoides de larvas de insectos gallicolas, minadores o barrenadores.
• Leucospidae	240	Ectoparasitoides de himenópteros solitarios aculeados
• Mymaridae	1400	Parasitoides de huevos de insectos, principalmente de Homoptera y Hemiptera
• Mymaromatidae	9	Biología desconocida
• Ormyridae	90	Parasitoides de larvas de especies gallicolas de Diptera e Hymenoptera
• Perilampidae	260	Hiperparasitoides de Lepidoptera o parasitoides primarios de larvas barrenadoras de Anobiidae y Platypodidae (Coleoptera).
• Pteromalidae	4115	Ectoparasitoides, endoparasitoides o hiperparasitoides de gran cantidad de órdenes de insectos
• Rotoitidae	2	Biología desconocida
• Signiphoridae	80	Parasitoides primarios o hiperparasitoides de Homoptera
• Tanaostigmatidae	90	Fitófagos gallicolas
• Tetracampidae	50	Parasitoides de Diptera y endoparasitoides de Chrysomelidae y Diprionidae
• Torymidae	1150	Ectoparasitoides de dípteros e himenópteros gallicolas; parasitoides de ootecas de Mantidae o de Lepidoptera y Coleoptera; algunas especies seminívoras o gallicolas
• Trichogrammatidae	675	Parasitoides de huevos de una gran variedad de órdenes de insectos
ICHNEUMONOIDEA		
• Braconidae	40000	Ectoparasitoides, endoparasitoides o hiperparasitoides de insectos
• Ichneumonidae	60000	Ectoparasitoides, endoparasitoides o hiperparasitoides de insectos y arañas
CHRYSIDOIDEA		
• Bethyidae	2200	Ectoparasitoides de Lepidoptera y Coleoptera
• Chrysididae	3000	Ectoparasitoides o cleptoparásitos de distintos órdenes de insectos
• Dryinidae	1100	Ectoparasitoides de Homoptera Auchenorrhyncha
• Embolemidae	10	Biología en gran medida desconocida, una especie parasitoide de ninfas de Homoptera
• Plumariidae	20	Biología desconocida
• Sclerogibbidae	10	Ectoparasitoides de ninfas de Embioptera
• Scolebythidae	8	Ectoparasitoides de Cerambycidae
VESPOIDEA		
• Bradynobaenidae	200	Biología en gran parte desconocida, una especie ectoparasitoide de solífugos (Arachnidae)
• Formicidae	8800	Fitófagos y predadores sociales
• Mutillidae	5000	Ectoparasitoides solitarios de estados inmaduros de otros insectos, principalmente Hymenoptera Aculeata, pero también Diptera, Lepidoptera, Coleoptera y Blattodea
• Pompilidae	4200	Ectoparasitoides solitarios de arañas o cleptoparásitos.
• Rhopalosomatidae	34	Ectoparasitoides solitarios de Gryllidae
• Sapygidae	80	Ectoparasitoides o cleptoparásitos de larvas de Megachilidae, Anthophoridae y Eumeninae
• Scolidae	300	Ectoparasitoides de larvas de Coleoptera Scarabaeoidea y Curculionoidea
• Sierolomorphidae	10	Probablemente ectoparasitoides de otros insectos
• Tiphiidae	1500	Ectoparasitoides de larvas de Coleoptera
• Vespidae	4170	Predadores solitarios o sociales; algunas especies Cleptoparásitas en nidos de especies sociales
APOIDEA		
• Apidae	20000	Polinívoros, ectoparasitoides y cleptoparasitoides solitarios o sociales
• Sphecidae	8000	Predadores solitarios de insectos y arañas y cleptoparásitos
TOTAL	199000	