

Estado del conocimiento de los Cynipoidea en la Región Neotropical (Hymenoptera)

Norma B. Díaz,
Fabiana E. Gallardo
& Silvana P. Durante

Departamento Científico de
Entomología, Museo de La Plata,
Paseo del Bosque, 1900 La Plata,
Buenos Aires, Argentina.

Proyecto de
Red Iberoamericana de Biogeografía
y Entomología Sistemática **PRIBES 2002**.
C. COSTA, S. A. VANIN, J. M. LOBO
& A. MELIC (Eds.)

ISBN: 84-922495-8-7

m3m : Monografías Tercer Milenio
vol. 2, SEA, Zaragoza, Julio-2002.
pp.: 231-237.

RIBES : Red Iberoamericana de
Biogeografía y Entomología Sistemática.
<http://entomologia.rediris.es/pribes>
Coordinadores del proyecto:
Dr. Jorge LLorente Bousquets (coord.)
Dra. Cleide Costa (coord. adj.)

Coeditores del volumen:

Sociedad Entomológica Aragonesa -SEA
<http://entomologia.rediris.es/sea>
Avda. Radio Juventud, 37
50012 Zaragoza (ESPAÑA)
amelic@retemail.es

CYTED— Programa Iberoamericano de
Ciencia y Tecnología para el Desarrollo.
Subprograma Diversidad Biológica.
Coordinador Internacional:
Dr. Peter Mann de Toledo

ESTADO DEL CONOCIMIENTO DE LOS CYNIPOIDEA EN LA REGIÓN NEOTROPICAL (HYMENOPTERA)

Norma B. Díaz, Fabiana E. Gallardo & Silvana P. Durante

Resumen

En este trabajo se presenta una síntesis del conocimiento acerca de la diversidad de los Cynipoidea (Hymenoptera) en la región Neotropical. Hasta la fecha se registraron para este grupo 667 especies pertenecientes a cuatro familias; la familia mejor representada es Figitidae con 457, seguida por Cynipidae con 175, Liopteridae con 33 e Ibalidae con dos. Se incluye además información actualizada sobre su clasificación, filogenia, registros fósiles y los principales recursos (bibliografía, colecciones y taxónomos) disponibles hasta la fecha para esta región.

Palabras clave: Hymenoptera, Cynipoidea, diversidad, clasificación, filogenia, recursos.

The Cynipoidea (Hymenoptera) of the Neotropical Region: The state of the art

Abstract

A synthesis of the knowledge of the Cynipoidea diversity in Neotropical region is provided. They include a total of 667 species belonging to four families; the richest family in number of species is Figitidae with 457, followed by Cynipidae with 175, Liopteridae with 33 and Ibalidae with two. This work includes information about classification, phylogeny, fossils and the main entomological resources (bibliography, collections and taxonomists) available up to date for this region.

Key words: Hymenoptera, Cynipoidea, diversity, classification, phylogeny, resources.

Introducción

Los representantes de la superfamilia Cynipoidea forman parte de la Sección Parasítica perteneciente a los Hymenoptera Apocrita. Están ordenados en cinco familias que reúnen un total de 3000 especies nominadas, pero la diversidad real del grupo se estima en más de 20000. Los Cynipoidea están presentes en todas las regiones zoogeográficas y su distribución coincide con la de los insectos y plantas huéspedes. Más del 50 % de sus integrantes se comportan como parasitoides primarios o secundarios de otros insectos endopterigotas, útiles o dañinos para la agricultura; el resto son galígenos o inquilinos en otras zooecidias. Teniendo en cuenta la importancia biológica de los cinipoideos y su escaso conocimiento en la región Neotropical, el propósito de esta contribución es presentar una síntesis actualizada de la información acerca de su diversidad en esta región.

Clasificación

Las diferentes clasificaciones supraespecíficas propuestas durante el siglo pasado para el ordenamiento de los representantes de la superfamilia Cynipoidea (Ashmead, 1903; Dalla Torre & Kieffer, 1910; Rohwer & Fagan, 1917; Weld, 1952; Eady & Quinlan, 1963; Riek, 1971; Quinlan, 1979; Nordlander, 1982b; Rasnitsyn, 1980, 1988) brindan escasa información acerca de sus relaciones filogenéticas y son, en general, artificiales.

El sistema clasificatorio con mayor consenso en la actualidad es el propuesto por Ronquist (1999), quien reconoce para las Cynipoidea cinco familias:

Austrocynipidae: considerada la familia más primitiva, se la conoce únicamente para Australia y cuenta con una sola especie descrita (Riek, 1971; Ronquist, 1995a, 1999). Parasitoides en larvas de lepidópteros ecofóridos.

Ibalidae: La mayoría de sus representantes son de distribución holártica. Reúne 20 especies descritas, distribuidas en tres géneros (Weld, 1952; Liu & Nordlander, 1994; Nordlander, Liu & Ronquist, 1996; Liu, 1998b; Ronquist, 1995a, 1999). Parasitan larvas de himenópteros sínfitos que atacan árboles, tanto de madera blanda (coníferas) como de madera dura.

Liopteridae: Se trata de un grupo cosmopolita con 150 especies descritas, reunidas en 10 géneros, ordenados en cuatro subfamilias (Weld, 1952; Ronquist, 1995a, 1995b, 1999). Parasitoidizan larvas de coleópteros cerambícidos y bupréstidos.

Figitidae: Esta familia es de distribución cosmopolita. Reúne 1411 especies, distribuidas en 132 géneros, ordenados en nueve subfamilias (Weld, 1952; Ronquist, 1995a, 1999; Liljebblad & Ronquist, 1998). Son parásitos de larvas de dípteros, neurópteros e himenópteros.

Cynipidae: La mayoría de sus representantes son de distribución holártica. Reúne 1369 especies, distribuidas en 77 géneros, ordenados según algunos autores en seis tribus (Weld, 1952; Ronquist, 1994, 1999). Galígenos e inquilinos.

Las tres primeras familias forman el grupo de los macrocínipoideos y las dos últimas el de los microcínipoideos (Ronquist, 1995a).

Filogenia

Koningsman (1978), Gibson (1986) y Rasnitsyn (1988) han elaborado diversas hipótesis acerca de las relaciones filogenéticas entre las Cynipoidea y otros himenópteros, las que han sido parcial o totalmente desestimadas. Un reciente análisis molecular (Dowton *et al.*, 1997) ubica a esta superfamilia como el grupo hermano de otros Apocrita, incluidos los Diapriidae. Ronquist (1999), teniendo en cuenta, entre otros caracteres, la morfología de los flagélomeros sexuales de los machos, sugiere también que podrían constituir el grupo hermano de esta familia de Proctotrupoidea.

Ronquist (1995a), Dalla Torre & Kieffer (1910), Koningsman (1978), Rasnitsyn (1980, 1988) y Nordlander (1982b) consideran que los Cynipoidea constituyen un grupo natural. En adición al análisis molecular de los Apocrita no aculeados realizado por Dowton *et al.* (1997), los caracteres propuestos por Ronquist (1999) respaldan fuertemente la monofilia del grupo y el ordenamiento que mejor refleja las relaciones de parentesco entre los taxones de alto nivel jerárquico que lo integran sería (Austrocynipidae (Ibaliidae (Liopteridae (Figitidae s. l., Cynipidae)))).

Los macrocínipoideos, a los que pertenecen las tres primeras familias mencionadas representan un grupo basal parafilético; los microcínipoideos, en cambio, constituyen un grupo natural.

Los estudios sistemáticos donde se emplea metodología cladística son muy recientes, cabe mencionar al respecto Nordlander (1980, 1982a), Fergusson (1988), Díaz (1990), Ronquist (1994, 1995a, 1995b), Nordlander *et al.* (1996), Liljebblad & Ronquist (1998), Liu (1998a, 1998b), Schilthuizen *et al.* (1998), Ronquist (1999) y Ros-Farré *et al.* (2000).

Fósiles

Los primeros registros fósiles de himenópteros Apocrita y quizás el primer signo de comportamiento parasitoide en insectos datan del Jurásico inferior a medio (Ceraphronoi-

dea, Stephanoidea). En el Jurásico superior, hace unos 160 millones de años, estaban presentes algunas otras líneas filéticas de superfamilias parasíticas (Proctotrupoidea, Evanioidea). Fósiles de los taxones más importantes de esta serie corresponden al Cretácico medio (Scelionoidea, Ichneumonoidea, Chalcidoidea) exceptuando las Cynipoidea, cuya aparición se retrasa hacia finales del Mesozoico (Nieves-Aldrey & Fontal-Cazalla, 1999).

Los restos fósiles más antiguos de cinipoideos datan del Cretácico superior; se trata de impresiones y ejemplares conservados en ámbar (Rasnitsyn & Kovalev, 1988; Kovalev, 1994, 1995, 1996).

Diversidad

En la fauna neotropical se encuentran presentes cuatro de las cinco familias conocidas de Cynipoidea: Ibaliidae, Liopteridae, Figitidae s. l. y Cynipidae las que reúnen un total de 667 especies (Aluja, Lopez & Sivinski, 1998; Dailey & Sprenger, 1977; Dalla Torre & Kieffer, 1910; De Santis, 1967, 1980; Díaz, 1972, 1980, 1994, 1998; Díaz & De Santis, 1975; Díaz & Gallardo, 1998, 2002; Díaz *et al.*, 2000; Drathen, 1956; Elgueta & Rojas, 2000; Esquivel & DeSantis, 1953; Fergusson & Hanson, 1995; Fernández, 2000; Hernández-Ortiz, Pérez-Alonso & Wharton, 1995; Howard, 1933; Kieffer & Joergensen, 1910; Kinsey, 1937a, 1937b, 1938; Liu & Nordlander, 1994; Maes, 1989, 1999; Nieves-Aldrey & Fontal-Cazalla, 1997; Pujade-Villar, 1998; Ronquist, 1995b, 1999; Weld, 1952; Wharton, Ovrusky & Gilstrap, 1998). La mejor representada es Figitidae con 457 especies, es decir el 68 % de los taxones citados hasta la fecha. El resto de las especies (32 %) se distribuyen de la siguiente manera, 175 especies en Cynipidae, 33 especies en Liopteridae y dos en Ibaliidae. No hay en la región Neotropical ningún representante de la familia Austrocynipidae.

Desde el punto de vista biológico, han sido mencionadas 492 especies que casi con seguridad se comportan como parasitoides (Fig. 1), de primer o segundo grado, de otros insectos; éstas pertenecen a las familias Ibaliidae, Liopteridae y Figitidae. Las restantes son fitófagas (Fig. 2) y pertenecen a la familia Cynipidae. De las Ibaliidae, las únicas especies registradas para la fauna neotropical parasitoidizan himenópteros siricidos del género *Sirex*. De los representantes de la familia Liopteridae se desconoce su biología; se los ha hallado en relación con coleópteros cerambícidos. Las especies de Figitidae, pueden separarse en dos grupos biológicos diferentes, las que se desarrollan en los estados preimaginales de dípteros ciclorrafos y las que parasitoidizan larvas de neurópteros hemeróbidos y crisópidos, depredadores de homópteros afidoideos y cocoideos plagas. Por último, la mayoría de las especies neotropicales de Cynipidae son causantes de agallas, principalmente en plantas de los géneros *Quercus* (Fagaceae), *Prosopis* y *Acacia* (Leguminosae).

El número de especies citadas para cada uno de los países de la región Neotropical (Fig. 3; Tabla I), no refleja la probable riqueza de especies existentes en cada uno de ellos. El país con mayor número de especies citadas es México con 170, siguiéndole en orden de importancia Brasil con 110, Antillas Menores con 101, Argentina con

Fig. 1. Región Neotropical: número de especies de Cynipoidea parasitoides por país.

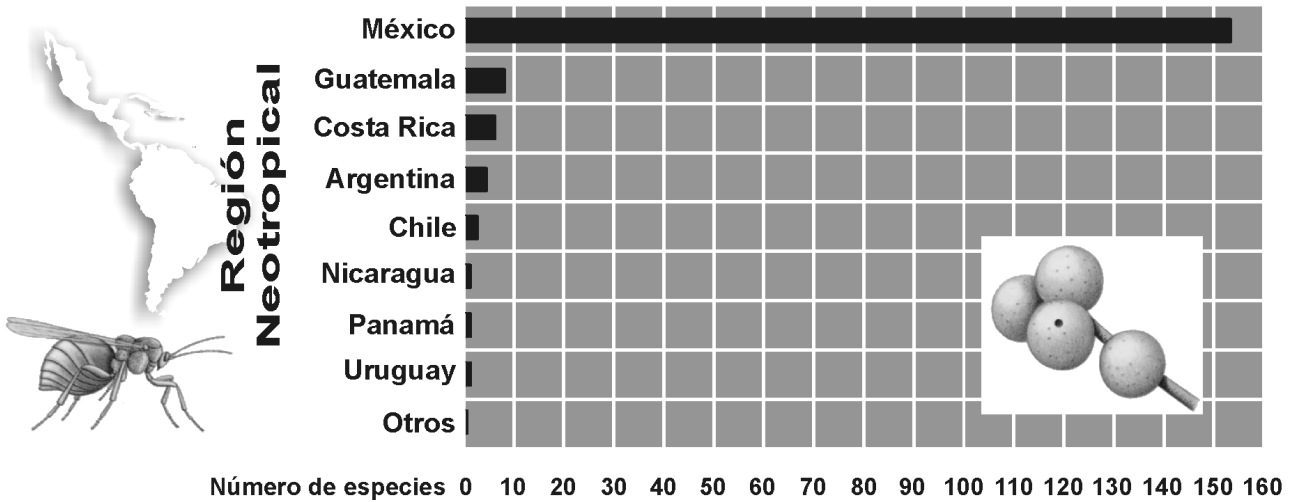
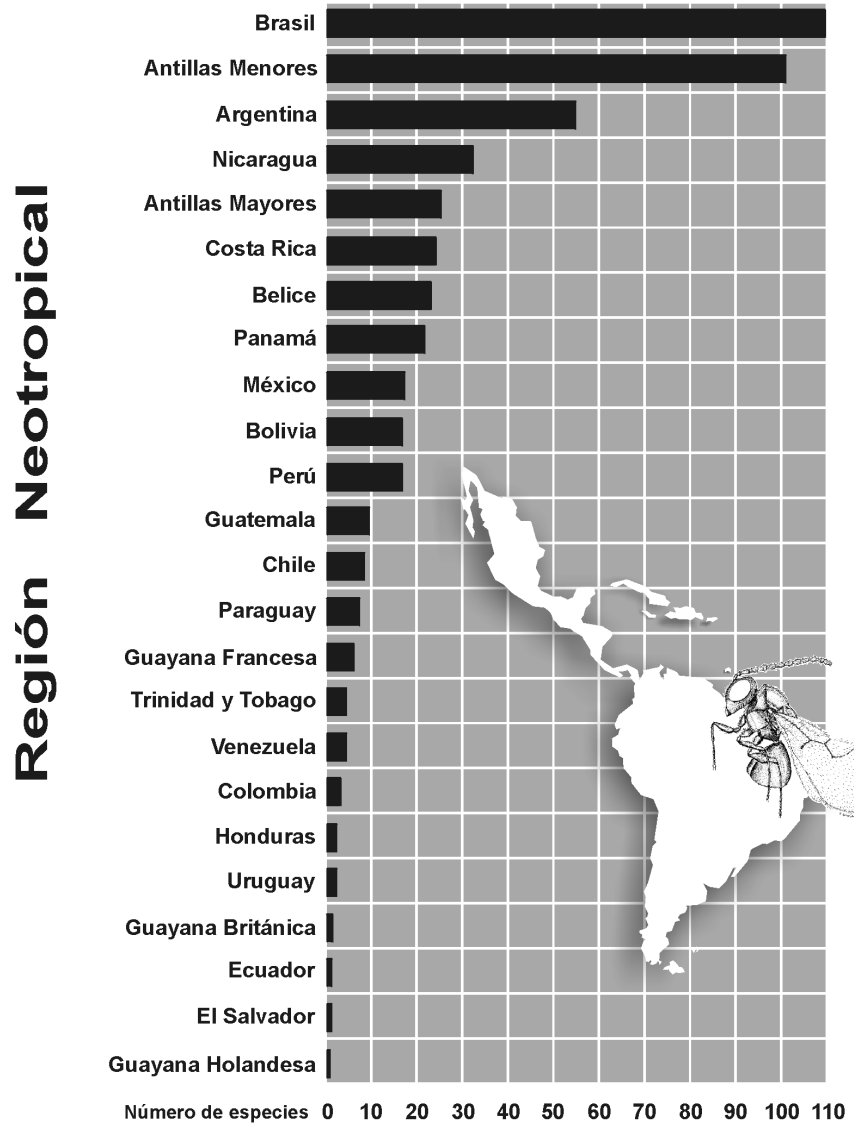


Fig. 2. Región Neotropical: número de especies de Cynipoidea fitófagos por país.

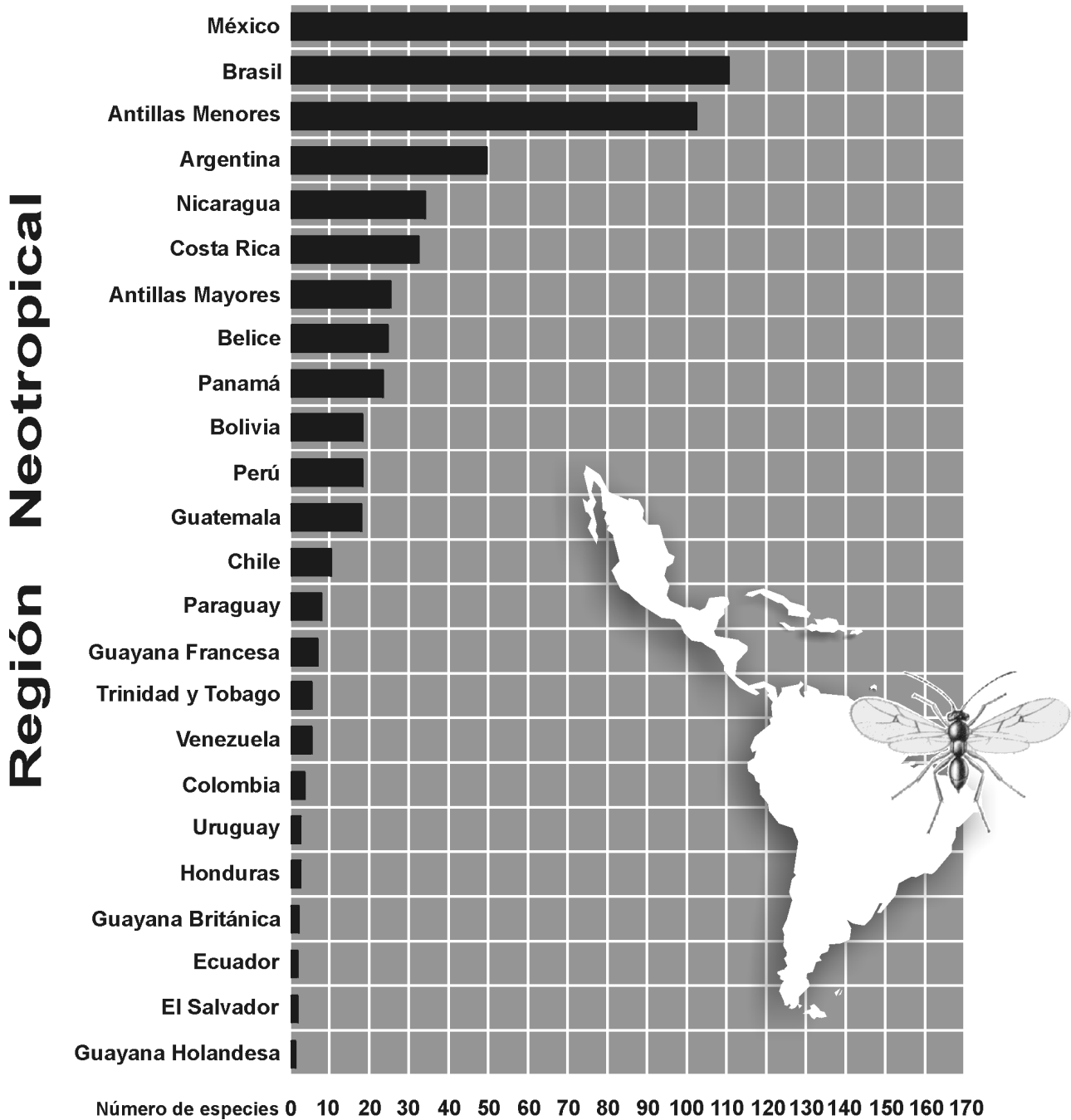


Fig. 3. Región Neotropical: número de especies de Cynipoidea por país.

59, Nicaragua con 33, Costa Rica con 31, Antillas Mayores con 28, Belice con 23, Panamá con 22, Bolivia, Guatemala y Perú con 17, Chile con 10, Paraguay con siete, Guayana Francesa con seis, Trinidad y Tobago y Venezuela con cuatro, Colombia y Uruguay con tres, Honduras con dos, Guayana Británica, Ecuador y El Salvador con una. No hay registros en la Guayana Holandesa.

En lo que respecta a los países con menor número de especies registradas, es indudable que su riqueza ha de ser mayor y esta escasez es producto de la falta de recolecciones, lo que redundará también en la falta de un mayor conocimiento del grupo.

Monografías y catálogos

En el caso particular de las Cynipoidea, la tarea de identificación es realmente dificultosa, especialmente si nos referimos a los niveles genérico y específico. Los trabajos monográficos existentes, Dalla Torre & Kieffer (1910) y Weld (1952) abordan la fauna mundial y presentan sistemas clasificatorios desactualizados, por lo que sólo pueden emplearse como textos orientadores.

Las obras nombradas anteriormente, son a su vez las que primero listaron cinipoideos neotropicales. Los representantes de esta superfamilia han sido catalogados más

Tabla I.
Diversidad específica por familias de Cynipoidea en la región Neotropical

País	Cynipidae	Figitidae	Liopteridae	Ibaliidae
México	152	15	2	1
Brasil	–	83	26	1
Antillas menores	–	101	–	–
Argentina	4	54	–	1
Nicaragua	1	32	–	–
Antillas mayores	–	28	–	–
Costa Rica	6	25	–	–
Belice	–	23	–	–
Panamá	1	20	1	–
Bolivia	–	16	1	–
Perú	–	14	3	–
Guatemala	8	9	–	–
Chile	2	8	–	–
Paraguay	–	7	–	–
Guayana Francesa	–	4	2	–
Trinidad y Tobago	–	4	–	–
Venezuela	–	4	–	–
Colombia	–	3	–	–
Uruguay	1	2	–	–
Honduras	–	2	–	–
Guayana Británica	–	1	–	–
Ecuador	–	1	–	–
El Salvador	–	1	–	–
Guayana Holandesa	–	–	–	–

recientemente, en forma parcial, para Nicaragua (Díaz, 1994; Maes, 1989, 1999), Argentina (De Santis, 1967; Díaz, 1998), Costa Rica (Fergusson & Hanson, 1995) y Brasil (De Santis, 1980; Díaz *et al.*, 2000). Información cuantitativa acerca de estos microhimenópteros presentes en la fauna colombiana y chilena, es brindada por Fernández (2000) y Elgueta & Rojas (2000), respectivamente.

Taxónomos

Los primeros especialistas que realizaron estudios sistemáticos sobre cinipoideos de la región Neotropical fueron en su mayoría de origen europeo o norteamericano, Kieffer, Kinsey, Ashmead, Cameron, Weld, entre otros. Algunos de los autores que han contribuido también, aunque esporádicamente, al conocimiento de este grupo son, Borgmeier, Brèthes, Blanchard, De Santis y más recientemente, Ovruski, Wharton, y Guimaraes; el único taxónomo dedicado exclusivamente a su estudio es Díaz, a quien pertenece la mayoría de los trabajos más modernos. Por otra parte cabe mencionar las contribuciones de Gallardo, joven investigadora, que desde hace pocos años, se ha iniciado en esta línea de trabajo.

Colecciones

Son pocas las Instituciones latinoamericanas que cuentan con colecciones importantes de microhimenópteros, y en particular de Cynipoidea, donde éstos estén ordenados e identificados. En general el producto de las recolecciones realizadas por técnicos y especialistas entomólogos se encuentra conservado en frascos con alcohol y sin determinar, situación que en los últimos años, especialmente en

Argentina y Brasil, ha comenzado a revertirse. No existen por lo tanto listas de las especies o del material tipo que en ellas se conservan, hecho que dificulta aún más la tarea de los taxónomos. Cabe mencionar al respecto, la labor que se está llevando a cabo en el Departamento Científico de Entomología del Muso de La Plata (Argentina), donde se ha confeccionando una base de datos de la colección de materiales tipo de Cynipoidea depositados en dicho departamento, y publicado la lista de los mismos (Díaz & Loíacono, 1995).

Conclusiones y perspectivas

Los antecedentes presentados ponen en evidencia que el conocimiento de la diversidad de los Hymenoptera Cynipoidea en la región Neotropical no refleja en forma adecuada su probable riqueza, ya que los muestreos regionales son muy pobres y pocos los taxónomos trabajando en esta superfamilia. Es necesario por lo tanto, incrementar el estudio de este grupo reuniendo la información que puedan brindar los materiales aún sin estudiar que se conservan en las diferentes colecciones y realizar un exhaustivo relevamiento de la fauna que permita conocer adecuadamente su abundancia y distribución. Se necesita además, trabajar de manera urgente en la elaboración de catálogos y revisiones globales sobre los grupos presentes en esta parte del continente, como así también modernas claves de identificación, al menos hasta el nivel de géneros. Cabe hacer notar que, si tenemos en cuenta su importancia desde el punto de vista biológico, un mejor conocimiento de estos microhimenópteros resulta imprescindible, y esto sólo será posible cuando los especialistas y las instituciones cuenten con el apoyo económico suficiente para poder concretarlo.

Bibliografía

- ALUJA, M., M. LÓPEZ & J. SIVINSKI 1998. Ecological evidence for diapause in founative and one exotic species of larval-pupal fruit fly (Diptera: Tephritidae) parasitoids in tropical environments. *Annals of the Entomological Society of America* **91**(6): 821- 833.
- ASHMEAD, W. 1903. Clasificación of the gallwasps and the parasitic Cynipoids of the superfamily Cynipoidea II. *Psyche* **10**: 7-13, 59-73.
- DAILEY, D & C. SPRENGER 1977. Three new gall-inducing *Callirhytis* Foerster from *Quercus cedroensis* Mueller (Hymenoptera: Cynipidae). *Pan Pacific Entomological* **53**(1): 43-46.
- DALLA TORRE, K. & J. KIEFFER 1910. Cynipidae. *Das Tierreich* **24**: 1-891.
- DE SANTIS, L. 1967. *Catálogo de los Himenópteros argentinos de la Serie Parasítica, incluyendo Bethyloidea*. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires.
- DE SANTIS, L. 1980. *Catálogo de los Himenópteros brasileños de la Serie Parasítica, incluyendo Bethyloidea*. Editora da Universidade Federal do Paraná, Curitiba
- DÍAZ, N. B. 1972. Una nueva plaga del alcornoque en la República Argentina. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* **34**(1-2): 85-88.
- DÍAZ, N. B. 1980. Cinipoideos galígenos e inquilinos de la República Argentina. *Rev. Soc. entomol. Argent.* **39**(3-4): 221-226.
- DÍAZ, N. 1990. Análisis cladístico del género *Acantheucoela* Ashmead, 1900 (Cyn.: Eucoilidae). *Revista brasileira de Entomología* **34**(4): 767-773.
- DÍAZ, N. 1994. Hymenoptera Cynipoidea de Nicaragua. *Revista Nicaraguense de Entomología* **29**: 7-14.
- DÍAZ, N. 1998. Cynipoidea. En: *Biodiversidad de Artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomía*. Morrone & Coscaron eds. Ediciones sur, capítulo 38: 399- 407
- DÍAZ, N. B. & L. DE SANTIS 1975. Las agallas esferoidales del algarrobo de Chile. *Neotrópica* **21**(65): 89-93.
- DÍAZ, N. & F. GALLARDO 1998. *Synergus nicaraguensis*, una nueva especie de agastoparasitoide de la familia Cynipidae (Hymenoptera: Cynipoidea). *Revista Nicaraguense de Entomología* **43**: 41-50.
- DÍAZ, N. & F. GALLARDO 2002. Cynipoidea. In: J. LLORENTE BOUSQUETS, J. J. MORRONE & H. PONCE ULLOA (eds.), *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. pp. 617-630. México.
- DÍAZ, N., F. GALLARDO, P. ROS- FARRÉ & J. PUJADE- VILLAR 2000. Biodiversity of Cynipoidea from Brazil (Hymenoptera). *Abstracts, book I, XXI International Congress of Entomology, Brazil*. Pág. 124.
- DÍAZ, N. & M. LOIACONO 1995. Los ejemplares Tipo de Cynipoidea (Hymenoptera) depositados en la colección del Museo de La Plata. *Revista del Museo de La Plata, Serie Técnica y Didáctica* **20**: 1-9.
- DOWTON, M., A. D. AUSTIN, N. DILLON & E. BARTOWSKY 1997. Molecular phylogeny of the apocritan wasps: The Proctotrupomorpha and Evaniomorpha. *Systematic Entomology* **22**: 245- 255.
- DRATHEN, T. 1956. Cecidias de *Hypochoeris glabra*. *Revista Universitaria* (Chile) **40/41**(1): 59-61 (1955-1956).
- EADY, R. & J. QUINLAN 1963. Hymenoptera Cynipoidea key to families and subfamilies and Cynipinae (including galls). *Royal Entomological Society of London, Handbooks for the Identification of British Insects* **8**(12): 1-81.
- ELGUETA, M. & F. ROJAS 2000. Hymenoptera de Chile. In: MARTÍN-PIERA, F., J. J. MORRONE & A. MELIC (eds.), *Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PrIBES 2000*. Pp. 245-251. Sociedad Entomologica Aragonesa, m3m vol.1, Zaragoza.
- ESQUIVEL, L. & L. DE SANTIS 1953. Descripción de una nueva especie de cinípido Galígeno de la República Argentina (Hymenoptera: Cynipoidea). *Rev. Fac. Agr., La Plata, Buenos Aires* **29**(1): 27-34.
- FERGUSON, N. 1988. A comparative study of the structures of phylogenetic importance of female genitalia of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology* **13**: 13-30.
- FERGUSON, N. & P. E. HANSON 1995. The Cynipoid families. In: HANSON, P. E. & I. D. GAULD (eds). *The Hymenoptera of Costa Rica*, pp. 247- 253. Oxford University Press, Oxford.
- FERNÁNDEZ, F. 2000. Sistemática de los Himenópteros de Colombia: Estado del Conocimiento y Perspectivas. In: MARTÍN-PIERA, F., J. J. MORRONE & A. MELIC (eds.), *Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PrIBES 2000*. Pp. 233-243. Sociedad Entomologica Aragonesa, m3m vol.1, Zaragoza.
- GIBSON, G. A. P. 1986. Evidence for monophyly and relationships of Chalcidoidea, Mymaridae, and Mymarommatidae (Hymenoptera: Terebrantes). *Canadian Entomologist* **118**: 205- 240..
- HERNANDEZ-ORTIZ, V., R. PEREZ-ALONSO & R. A. WHARTON 1995. Native parasitoids associated with the genus *Anastrepha* (Dipt.: Tephritidae) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Entomophaga* **39**(2): 171-178.
- HOWARD, C. 1933. Les zoocécidies des plantes de l'Amérique du Sud et de l'Amérique Centrale. *Marcellia* **27**: 9-27.
- KIEFFER, J. & P. JOERGENSEN 1910. Gallen und Gallentiere aus Argentinien. *Central f. Bakt. Jena Abt.* **2**(27): 362-444.
- KINSEY, A. 1937a. New Mexican gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). *Revista de Entomología* **7**(1): 39- 79.
- KINSEY, A. 1937b. New Mexican gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). *Revista de Entomología* **7**(4): 428- 471.
- KINSEY, A. 1938. New Mexican gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae) IV. *Proceeding of the Indiana Academy of Sciences* **47**: 261- 280.
- KÖNIGSMAN, E. 1978. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 3: "Terebrantes". *Deutsche entomologische Zeitschrift, (N. F.)* **25**: 1-55.
- KOVALEV, O. V. 1994. Paleontological history, phylogeny and the system of brachycleistogastromorphs and cynipomorphs (Hymenoptera, Brachycleistogastromorpha infraorder n., Cynipomorpha infraorder n.) with description of new fossil and recent families, subfamilies and genera. *Entomologicheskoe Obozrenie* **73**: 385- 426.
- KOVALEV, O. V. 1995. New taxa of fossil cynipoids (Hymenoptera, Cynipoidea) from the Cretaceous and Palaeogene. *Amber and fossils* **1**: 9- 16.
- KOVALEV, O. V. 1996. New higher taxa of cynipoids (Hymenoptera, Cynipoidea): Renaming of a family and description of a new family and genus. *Entomologicheskoe Obozrenie* **75**: 408- 416.
- LILJEBLAD, J. & F. RONQUIST 1998. A phylogenetic analysis of higher-level gall wasp relationships. *Systematic Entomology* **23**: 229- 252.

- LIU, Z. 1998a. Phylogenetic Systematics and Historical Biogeography of Macro cynipoids Parasitizing Woodboring Insects. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Silvestria* **62**: 1- 153.
- LIU, Z. 1998b. A new species of *Ibalia* from Borneo, and revised phylogeny and historical biogeography of Ibalidae (Hymenoptera: Cynipoidea). *Journal of Hymenoptera Research* **7**: 149- 156.
- LIU, Z. & G. NORDLANDER 1994. Review of the family Ibalidae (Hym.: Cynipoidea) with key to genera and species of the world. *Entomologica Scandinavica* **25**: 377-392.
- MAES, J. M. 1989. Catálogo de los Insectos controladores biológicos en Nicaragua. III. Insectos parasitoides. *Revista Nicaraguense de Entomología* **10**: 1-130.
- MAES, J. M. 1999. *Insectos de Nicaragua*. SETAB, MARENA, Managua, Nicaragua. Vol. 3: 1701- 1704.
- NIEVES-ALDREY, J. L. & F. M. FONTAL-CAZALLA 1997. Inventario de himenópteros parasitoides (Cynipoidea y Chalcidoidea, Hymenoptera, Insecta) de la isla de Coiba (Panamá). In: *Flora y Fauna del Parque Nacional de Coiba (Panamá)* AECI, 375-395.
- NIEVES-ALDREY, J. L. & F. M. FONTAL-CAZALLA 1999. Filogenia y Evolución del orden Hymenoptera. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* (vol. monográfico: Evolución y filogenia de Arthropoda), **26**: 459-474.
- NORDLANDER, G. 1980. Revision of the genus *Leptopilina* Foster, 1869, with notes on the status of some other genera (Hym.: Cyn.: Eucoilidae). *Entomologica scandinavica* **11**: 428-453.
- NORDLANDER, G. 1982a. Identities and relation ships of the previously confused genera *Odonteucoila*, *Conuecoela* and *Trichoplasta* (Hym.: Eucoilidae). *Entomologica scandinavica* **13**: 269-292.
- NORDLANDER, G. 1982b. *Systematics and phylogeny of an interrelated group of genera within the family Eucoilidae (Insecta: Hymenoptera, Cynipoidea)*. PhD thesis, Department of Zoology, University of Estockholm, Sweden.
- NORDLANDER, G., Z. LIU & F. RONQUIST 1996. Phylogeny and historical biogeography of the cynipoid wasp family Ibalidae (Hymenoptera). *Systematic Entomology* **21**: 151-166.
- PUJADE-VILLAR, J. 1998. A propósito de la posición taxonómica de las especies del género *Plagiotrochus* Mayr en el continente americano (Hymenoptera: Cynipidae). *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.* **66**: 112-114.
- QUINLAN, J. 1979. A revisionary classification of the Cynipoidea (Hymenoptera) of the Ethiopian zoogeographical region. Aspiceratinae (Figitidae) and Oberthuerellinae (Liopteridae). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology* **39**: 81-133.
- RASNITSYN, A. 1980. Origin and evolution of Hymenoptera. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademiya Nauk, SSSR* **123**: 1-196.
- RASNITSYN, A. 1988. An outline of evolution of the hymenopterus insects (order Vespida). *Oriental Insects* **22**: 115-145.
- RASNITSYN, A. & O. V. KOVALEV 1988. The oldest Cynipoidea (Hymenoptera: archaeo cynipidae fam. n.) from the Early Cretaceous Transbaikalia. *Vestnik Zoologii* Págs. 18- 21.
- RIEK, E. 1971. A new subfamily of cynipoid wasps (Hym.: Cynipoidea) from Australia. *Entomological Essays to Commemorate the Retirement of Professor K. Yasumatsu* Pp. 107-112. Hokuryukan Publ. Co., Tokyo.
- ROHWER, S. & M. FAGAN 1917. The type-species of the genera of the Cynipoidea or the gall wasps and the parasitic cynipoids. *Proceedings of the United States National Museum* **53**: 357-380.
- RONQUIST, F. 1994. Evolution of parasitism among closely related species: phylogenetic relationships and the origin of inquiline gall wasps (Hym.: Cynipidae). *Evolution* **48**(2): 241-266.
- RONQUIST, F. 1995a. Phylogeny and early evolution of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology* **20**: 309-335.
- RONQUIST, F. 1995b. Phylogeny and classification of the Liopteridae, an archaic group of cynipoid wasps (Hymenoptera). *Entomologica Scandinavica* **46**: 1-74.
- RONQUIST, F. 1999. Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zoologica Scripta* **28**(1- 2): 139-164.
- ROS-FARRÉ, P., F. RONQUIST & J. PUJADE-VILLAR 2000. Redescription of *Acanthaegilips* Ashmead, 1897, with characterization of the Anacharitinae and Aspiceratinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae). *Zoological Journal of the Linnaean Society* **129**: 467-488.
- SCHILTHUIZEN, M., G. NORDLANDER, R. STOUTHAMER & J. M. VAN ALPHEN JAQUES 1998. Morphological and molecular phylogenetics in the genus *Leptopilina* (Hymenoptera: Cynipoidea: Eucoilidae). *Systematics Entomology* **23**: 253-264.
- WELD, L. 1952. *Cynipoidea (Hym.) 1905-1950*. Ann Arbor, Michigan, publ. autor.
- WHARTON, R., S. OVRUSKI & F. GILSTRAP 1998. Neotropical Eucoilidae (Cynipoidea) Associate with Fruit- Infesting Tephritidae, with New Records from Argentina, Bolivia and Costa Rica. *Journal of Hymenoptera Research* **7**(1): 102-115.

