

PRESENCIA EN ESPAÑA DE *FORCIPOMYIA (TRICHOHELEA) TONNOIRI* (GOETGHEBUER, 1920), CON OBSERVACIONES INÉDITAS ACERCA DE SU PARASITISMO SOBRE LEPIDÓPTEROS LICÉNIDOS (DIPTERA: CERATOPOGONIDAE, FORCIPOMYIINAE)

Daniel Ventura Pérez ¹ & Enrique Murria Beltrán ²

¹ Grupo de Ecología Funcional y Cambio Global. Centro Tecnológico Forestal de Cataluña (CTFC). Carretera de Sant Llorenç de Morunys, km.2 (dirección Port del Comte). 25280 Solsona (Lleida, España) – dani.ventura@ctfc.es

² Félix Rodríguez de la Fuente, 1. 22623 Aineto (Huesca, España) – entomomurria@hotmail.com

Resumen: Se cita por primera vez de España el díptero ceratopogónido *Forcipomyia tonnoiri* (Goetghebuer, 1920), y se presentan fotografías y observaciones inéditas acerca de su acción parásita sobre el lepidóptero *Plebejus idas* (Linnaeus, 1761) (Lycaenidae).

Palabras clave: Diptera, Ceratopogonidae, *Forcipomyia tonnoiri*, ectoparasitismo, Lepidoptera, Lycaenidae, primera cita, España.

New record of *Forcipomyia (Trichohalea) tonnoiri* (Goetghebuer, 1920) for Spain, with new observations about its parasitism on lycaenids butterflies (Diptera: Ceratopogonidae, Forcipomyiinae)

Abstract: The biting midge *Forcipomyia tonnoiri* (Goetghebuer, 1920) is recorded for the first time from Spain, and photographs and new observations about its parasitic action on the butterfly *Plebejus idas* (Linnaeus, 1761) (Lycaenidae) are presented.

Key words: Diptera, Ceratopogonidae, *Forcipomyia tonnoiri*, ectoparasitism, Lepidoptera, Lycaenidae, first record, Spain.

Introducción

Los dípteros nematóceros de la familia Ceratopogonidae presentan especies que en su estadio adulto son bien conocidas como hematófagas, muchas de ellas actuando como vectores de diversos virus, protozoos y nemátodos que provocan diversas enfermedades con importantes incidencias sanitarias, que afectan especialmente a animales domésticos y al hombre, en ocasiones con destacables repercusiones económicas (Kettle, 1965, 1977; Linley *et al.*, 1983; Mullen, 2002; Borkent, 2004). Como ocurre con otros dípteros picadores como los mosquitos (Culicidae), flebotomos (Psychodidae, Phlebotominae), o las moscas negras (Simuliidae), son exclusivamente las hembras las que se alimentan con sangre de vertebrados o con hemolinfa de invertebrados (insectos y arácnidos), con la finalidad, a parte de su función energética, de obtener el aporte proteínico necesario para la maduración de los huevos (Lehane, 2005). De los 109 géneros vivientes descritos hasta la actualidad (Borkent, 2008), únicamente cinco poseen hábitos hematófagos (succionando sangre o hemolinfa), perteneciendo a los géneros *Leptoconops* Skuse, 1889, *Austroconops* Wirth & Lee, 1958, *Forcipomyia* Meigen, 1818, *Atrichopogon* Kieffer, 1906 y *Culicoides* Latreille, 1809 (Mullen, 2002; Borkent, 2004; Szadziewski *et al.*, 2007). Al género *Culicoides* pertenecen los conocidos transmisores, entre otras enfermedades, del virus de la Lengua Azul (un arbovirus del género *Orbivirus* de la familia Reoviridae) en rumiantes domésticos y salvajes (Mellor *et al.*, 2000), recientemente extendida por toda Europa (http://www.iah.ac.uk/disease/bt_aw.shtml y http://www.reoviridae.org/dsRNA_virus_proteins/index.html).

El género *Forcipomyia* se incluye en la subfamilia Forcipomyiinae Lenz, 1934 que se compone de tres géneros, dos actuales (*Forcipomyia* y *Atrichopogon*) y uno fósil (*Atriculicoides* Remm, 1976). Este género es el segundo más diverso de la familia Ceratopogonidae con 1080 especies actuales descritas, por detrás del género *Culicoides* (1304 especies) y por delante de *Dasyhelea* Kieffer, 1911 (589 especies), de un total de 5946 especies actuales conocidas para la familia (Borkent, 2008). En Europa se han citado 588 especies de Ceratopogonidae, de las cuales 97 son del género *Forcipomyia* (Szadziewski & Borkent, 2004). En España peninsular se conocen hasta la fecha 23 especies de *Forcipomyia*, de un total de 172 para toda la familia (Delécolle, 2002; Szadziewski & Borkent, 2004; Ventura *et al.*, 2005). El género *Forcipomyia* se halla subdividido en 34 subgéneros (Borkent, 2008), de los cuales 13 se encuentran citados de Europa, y siete de ellos de España peninsular (*Euprojoannisia* Brèthes, 1914, *Forcipomyia* Meigen, 1818, *Lasiohelea* Kieffer, 1921, *Lepidohelea* Kieffer, 1917, *Panhelea* Remm, 1980, *Synthyridomyia* Saunders, 1957, *Thyridomyia* Saunders, 1925) (Szadziewski & Borkent, 2004).

Del género *Forcipomyia* se han citado diversas especies hematófagas, pertenecientes a diferentes subgéneros, atacando tanto a vertebrados como a diversos invertebrados. Actúan como ectoparásitos, succionando el fluido sanguíneo sin matar al huésped. La mayoría de sus representantes son también además florícolas alimentándose de néctar y actuando como polinizadores (Borkent & Spinelli, 2007), en

ocasiones con cierta importancia para algunas plantas, especialmente para el cacao (*Theobroma cacao* L.) (Saunders, 1959; Bystrak & Wirth, 1978; Young, 2007).

Entre los vertebrados sobre los que se conocen ataques de *Forcipomyia* spp., se encuentran mamíferos (incluido el hombre), aves, reptiles y anfibios, y pertenecen todas ellas al subgénero *Lasiohelea* (Downes, 1958; Debenham, 1983). Entre los invertebrados únicamente han sido citados casos de parasitismo en artrópodos, concretamente en insectos y arácnidos, siempre de tamaño mucho mayor que las propias *Forcipomyia* spp. (éstas oscilan aproximadamente entre 1,5 y 2,5 mm de longitud). Hasta el momento, los únicos subgéneros de *Forcipomyia* de los que se han citado especies ectoparásitas de artrópodos son *Trichohelea* Goetghebuer, 1920, *Pterobosca* Macfie, 1940 y *Microhelea* Kieffer, 1917. Entre los insectos, han sido citados los órdenes Odonata (con especies parásitas pertenecientes a los subgéneros *Trichohelea*, *Pterobosca* y *Microhelea*) (Tokunaga & Murachi, 1959; Wirth, 1972a; Clastrier & Legrand, 1990; Clastrier *et al.*, 1994; Dell'Anna *et al.*, 1995; Wildermuth & Martens, 2007; Martens *et al.*, 2008), Hemiptera Heteroptera (*Trichohelea*) (Clastrier & Delécolle, 1997), Ephemeroptera (Lane & Cotman, 1986), Phasmida (*Microhelea*) (Clastrier & Wirth, 1995), Lepidoptera adultos y larvas (*Microhelea* y *Trichohelea*) (Wirth, 1956; Tokunaga & Murachi, 1959; Wirth, 1972a,b; Wirth & Messersmith, 1971; Lane, 1977, 1984; Lane & Cotman, 1986; Kawahara *et al.*, 2006), larvas de Hymenoptera Symphyta (*Microhelea*) (Wirth, 1972a,b), Orthoptera (*Microhelea*) (Wirth & Castner, 1990; Perez-Gelabert & Grogan, 1999), Neuroptera (*Pterobosca* y *Trichohelea*) (Tokunaga & Murachi, 1959; Wirth, 1966; Wirth & Messersmith, 1971), Megaloptera (*Trichohelea*) (Wirth, 1956), Diptera (*Trichohelea*) (Macfie, 1947; Wirth & Messersmith, 1971) y Coleoptera (*Microhelea* y *Trichohelea*) (Wirth & Messersmith, 1971; Wirth, 1975); y entre los arácnidos los órdenes Opiliones (*Trichohelea*) (Lane, 1947) y Araneae (*Trichohelea*) (Clastrier & Legrand, 1991).

Son algunas de las especies del subgénero *Trichohelea* las que suelen encontrarse parasitando a ejemplares adultos de diferentes familias de Lepidoptera (Lane, 1984). De este subgénero se han descrito 58 especies actuales en el mundo (más tres fósiles) (Borkent, 2008), de las cuales sólo tres se conocen en Europa (Szadziewski & Borkent, 2004): *Forcipomyia* (*Trichohelea*) *chaetoptera* Remm, 1962, *F. (T.) eques* (Johannsen, 1908) y *F. (T.) tonnoiri* (Goetghebuer, 1920). De éstas, *F. (T.) eques* se ha citado repetidamente como ectoparásita sobre Neuroptera en diferentes géneros y especies de la familia Chrysopidae en Europa, Norteamérica y Japón (Wirth & Messersmith, 1971), mientras que únicamente *F. (T.) tonnoiri* ha sido citada sobre adultos de Lepidoptera en Europa (Edwards, 1923, 1925; Wirth, 1956).

Para esta última especie y teniendo en cuenta su peculiar comportamiento, el número de observaciones obtenidas sobre sus huéspedes y notificadas mediante su publicación o con registros fotográficos es realmente muy bajo, a pesar del relativamente gran número de aficionados a los lepidópteros, tanto en España como en el resto de Europa y Norteamérica. Hay dos posibles razones que pueden explicar este fenómeno: su pequeño tamaño (sobre 1,5 mm de longitud) que los hace pasar inadvertidos sobre sus huéspedes y/o su posible rareza que haga que un encuentro sea poco probable.

En España, la presencia de especies de *Forcipomyia* ectoparásitas de insectos ha quedado patente recientemente mediante la publicación de fotografías en internet. Algunos ejemplos son los siguientes: en odonatos se ofrecen fotos de estos dípteros sobre *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758) (Zygoptera, Coenagrionidae) en Campredó (Tortosa, Tarragona) (Raül Miralta leg.) (http://www.oxygastra.org/gallery2/main.php?g2_itemId=1002), sobre *Orthetrum cancellatum* (Linnaeus, 1758) (Anisoptera, Libellulidae) en Banyoles (Gerona) (David Vilasis Boix leg.) (http://www.oxygastra.org/gallery2/main.php?g2_itemId=2166, http://www.oxygastra.org/gallery2/main.php?g2_itemId=2163), y sobre *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840) (Anisoptera, Libellulidae) en Huesca (Javier Cambra Mur leg.) (<http://www.insectariumvirtual.com/galeria/Sympetrum-fonscolombei-img23379.html>). En lepidópteros se conoce una fotografía sobre el ala posterior de *Melitaea phoebe* (Denis & Schiffermüller, 1775) (Nymphalidae) en Granada (Javier Gállego leg.) (<http://www.insectariumvirtual.com/galeria/Ceratopogonidae-img39293.search.html>). En el caso de las libélulas, la única especie europea que se ha citado como ectoparásita en Odonata es *Forcipomyia* (*Pterobosca*) *paludis* (Macfie, 1936) (Martens *et al.*, 2008), y posiblemente las fotos referidas pudieran corresponder a esta especie. En el caso de los lepidópteros, en Europa únicamente se conoce a *F. (T.) tonnoiri* como parásita de imagos, por lo que podría corresponder a esta especie el espécimen fotografiado parasitando al ninfárido *M. phoebe*.

En estos casos la determinación del parásito es sólo una suposición, ya que no es posible identificar especímenes de *Forcipomyia* mediante una simple fotografía. La recolección de ejemplares y su examen bajo el microscopio son necesarios para garantizar una correcta determinación.

En este trabajo se registra por primera vez de forma fehaciente la presencia en España de la especie ectoparásita *Forcipomyia* (*Trichohelea*) *tonnoiri* (Goetghebuer), según el registro fotográfico ofrecido en las Fig. 1-4, donde se observa su comportamiento parásito sobre el adulto de lepidóptero *Plebejus* (*P.*) *idas* (Linnaeus), y la recolección y examen detallado posterior del ejemplar fotografiado.

Material y métodos

El ejemplar estudiado fue detectado y recolectado por el segundo de los autores (EMB) mientras se fotografiaba un ejemplar macho de *Plebejus idas* (L.). Tras constatar la actividad del díptero a través del visor de la cámara se pudieron tomar algunas fotografías y notas de su comportamiento, recolectando vivo al huésped para evitar perder al diminuto parásito, que se conservó congelado y se envió posteriormente para su determinación al segundo autor (DVP). El único ejemplar de *F. (T.) tonnoiri* recolectado fue convenientemente preparado mediante su disección e inclusión en polivinil lactofenol, y estudiado bajo el microscopio. La preparación microscópica se conserva en la colección del segundo autor (DVP coll.). El ejemplar de *P. (P.) idas* fue preparado para corroborar su identificación, quedando depositado en la colección del primer autor (EMB coll.).

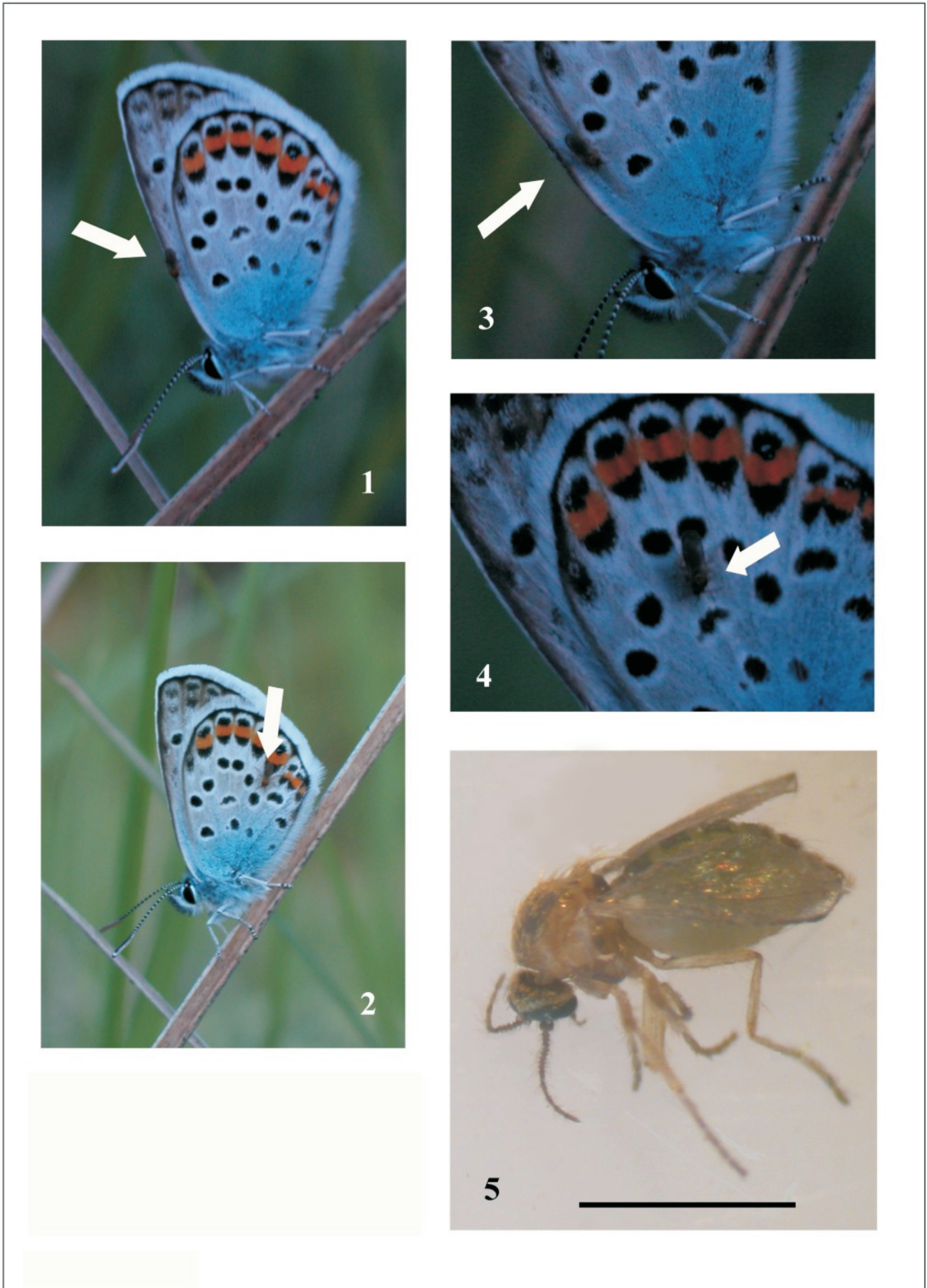


Fig. 1-5. Secuencia gradual de movimientos y acciones de succión de *Forcipomyia (Trichohelea) tonnoiri* (Goetghebuer) sobre las venas del ala anterior y posterior de *Plebejus (Plebejus) idas* (Linnaeus): **1.** sobre la vena costal del ala anterior; **2.** sobre la celda CuA1 cercana a la vena CuA2 del ala posterior; **3.** sobre el borde costal del ala posterior; **4.** sobre la vena M2 del ala posterior; **5.** habitus de *F. (T.) tonnoiri*. Escalas: Fig. 5 = 1 mm.

Comportamiento observado

En el momento de descubrir al díptero éste se encontraba en la costa alar anterior del licénido, cabeza abajo y hundiendo parte de la cabeza entre las escamas alares (Fig. 1). Tras permanecer durante unos 8 a 10 segundos succionando en las venas costales a la altura de la celda, la hembra de *Forcipomyia* continuó descendiendo por la costa, retrocediendo al llegar al tórax. Ascendió de nuevo por la costa del ala posterior izquierda, sin detenerse, y volvió a descender internándose en el área de la celda, buscando y localizando de nuevo una vena alar, en la que se detuvo a succionar durante varios segundos (Fig. 2, 3). Después descendió por la costa del ala posterior buscando otras venas alares, siempre a contra escama (Fig. 4). Estas observaciones sobre el método de alimentación coinciden con las aportadas por Ehrlich (1962) y Kawahara *et al.* (2006), según las cuales las *Forcipomyia* se dirigen sobre las venas para succionar siempre con la cabeza hacia la base del ala, a contra escama para facilitar la penetración hasta la cutícula.

La observación detallada se extendió durante aproximadamente dos minutos, interrumpiéndose por falta de luz tras la toma de fotos. El lepidóptero permaneció inmutable en posición de reposo durante toda la observación, sin parecer percatarse o sentirse molesto con la presencia del ectoparásito. El lugar de reposo elegido por el licénido se situaba en un pequeño claro de un pinar subhúmedo de *Pinus sylvestris* con *P. nigra*, ubicado en una vaguada fresca próxima a un arroyo. La observación se realizó a partir de las 20:55 h. (hora oficial) y durante la toma de las fotografías no se empleó el flash a fin de no alterar la actividad del díptero. A pesar de las pésimas condiciones lumínicas del enclave a la hora de la observación, creemos que las imágenes obtenidas (Fig. 1-4) resumen bien el comportamiento descrito, testificando el parasitismo de las hembras de *F. (T.) tonnoiri* (Fig. 5) sobre lepidópteros licénidos en España.

Datos faunísticos

Forcipomyia (Trichohelea) tonnoiri (Goetghebuer, 1920)
MATERIAL ESTUDIADO: HUESCA, Valle del Guarga Aineto, a 960 m. [30TYM39], 1 ♀, 24-VI-2003, sobre *P. (P.) idas* (L) (Lycaenidae) (E. Murria Beltrán leg./D. Ventura Pérez det. et coll.).

DIAGNOSIS DE LA HEMBRA:

La especie se caracteriza por sus uñas simples moderada y estrechamente alargadas con fuerte curvatura (Fig. 10), mandíbulas con el margen distal ancho y redondo (Fig. 8), maxilas con numerosas crenulaciones transversas (Fig. 8), el tercer segmento del palpo maxilar con el poro sensorial profundo de abertura estrecha (por tanto, de diámetro menor que su profundidad) (Fig. 7) y dos espermatecas esféricas o ligeramente ovaladas, de tamaño similar y con cuello corto (Fig. 11). Según Wirth & Messersmith (1971) presenta las siguientes medidas y proporciones: longitud del ala = 1,04 mm (0,97-1,14 mm, n = 8), anchura del ala = 0,46 mm (0,44-0,49 mm, n = 8), proporción costal = 0,51 (0,49-0,53, n = 8), proporción antenal = 1,72 (1,58-2,00, n = 8), proporción metatarsal = 2,42 (2,22-2,82, n = 15). En nuestro ejemplar (Fig. 6 y 9) las mediciones y proporciones son: longitud del ala = 1,06 mm, anchura del ala = 0,48 mm, proporción costal = 0,50, proporción antenal = 1,59 y proporción metatarsal = 2,10.

Esta especie tiene una amplia distribución holártica: Andorra, Bélgica, Reino Unido (Gales), República Checa, Estonia, Alemania, Hungría, Lituania, Polonia, Eslovaquia, Suiza, Ucrania, Rusia (sur de los territorios europeos, lejano oriente), Georgia, Kazajistán, Estados Unidos (New York, New Hampshire, Alaska) y Canadá (Ontario) (Wirth & Messersmith, 1971; Remm, 1988; Szadziewski & Borkent, 2004).

Sólo existe un registro de este díptero para el área ibérica, concretamente del principado pirenaico de Andorra (Delécolle, 2002).

De la localización geográfica del registro aportado, en pleno Prepirineo central, cabe deducir que este ceratopogónido se encuentra ampliamente distribuido por la cordillera pirenaica.

Relación parasitaria

La especie *F. (T.) tonnoiri* se ha citado únicamente en Europa sobre lepidópteros adultos de las familias Pieridae (*Pieris napi* (Linnaeus, 1758)) en Ty Gwyn Farm, Aberhosan, Machynlleth, North Wales (Reino Unido) (Edwards, 1923), Notodontidae (*Phalera bucephala* (Linnaeus, 1758)) en Europa sin citar localidad (Wirth, 1956), Geometridae (*Ectropis crepuscularia* (Denis & Schiffermüller, 1775) y *Alcis repandata* (Linnaeus, 1758)) y Lymantriidae (*Lymantria monacha* (Linnaeus, 1758)), las tres citas de Zürich (Suiza) (Edwards, 1925).

La observación descrita en este trabajo sobre la actividad parasitaria de *F. (T.) tonnoiri* sobre *P. (P.) idas* representa, por tanto, la primera cita de esta especie sobre un lepidóptero ropalócero de la familia Lycaenidae.

Sobre la familia Lycaenidae han sido citadas otras especies de *Forcipomyia* del subgénero *Trichohelea* en Norteamérica, concretamente *F. (T.) baueri* Wirth, 1956 sobre *Callophrys gryneus siva* (Edwards, 1874) (citada como *Mitoura siva* Edwards en Wirth (1956), Bauer (1961) y Lane (1984)), *Celastrina ladon* (Cramer, 1780) (citada como *Celastrina argiolus* en Ehrlich (1962), Wirth & Messersmith (1971) y Lane (1984)) y *Euphilotes enoptes dammersi* (Comstock & Henne, 1933) (citada como *Philotes enoptes dammersi* Comstock & Henne en Bauer (1961) y como *Philotes enoptera* (sic) *dammersi* Comstock & Henne en Wirth (1956) y Lane (1984)), todas de Arizona (Estados Unidos).

No parece darse en *F. (T.) tonnoiri* una elevada especificidad parasitaria dada la amplitud filogenética de sus huéspedes, pertenecientes a cinco familias diferentes de lepidópteros, tanto de Papilionoidea (Pieridae y Lycaenidae) como de macrolepidópteros nocturnos (Notodontidae, Geometridae y Lymantriidae). Sí que se dan, por otro lado, en las especies parásitas de lepidópteros adultos (10 especies conocidas en total, todas pertenecientes al subgénero *Trichohelea* (Lane, 1984; Lane & Cotman, 1986)) unas coincidencias morfológicas aparentemente adaptativas a las características de sus huéspedes, como son unas mandíbulas más fuertemente esclerotizadas con el ápice ampliamente redondeado, unas maxilas largas, expandidas y romas apicalmente, y unas uñas normalmente esbeltas, fuertemente recurvadas o de curva más abierta pero con pectinaciones basales (Lane, 1984). Estas modificaciones especiales de las uñas probablemente representan adaptaciones para facilitar la

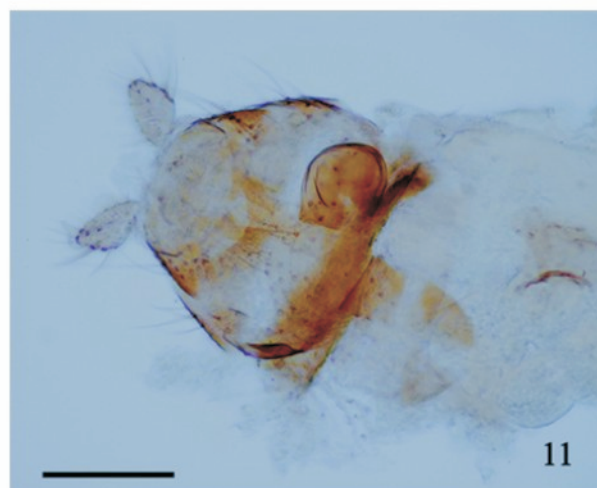
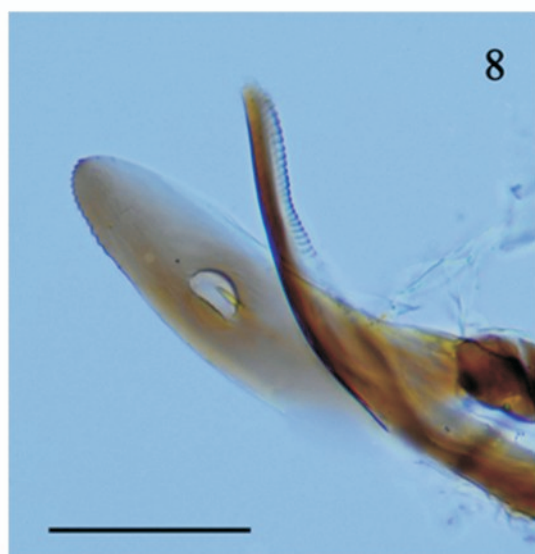
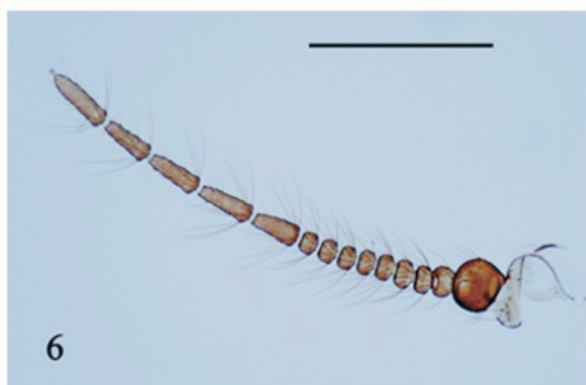


Fig. 6-11. *Forcipomyia (Trichohelea) tonnoiri* (Goetghebuer): **6.** antena; **7.** palpo maxilar; **8.** mandíbula (izquierda) y maxila (derecha); **9.** ala; **10.** uñas y tarsómeros distales; **11.** parte distal del abdomen (una de las espermatecas está disgregada). Escalas: Fig. 7-8, 10 = 0,05 mm; Fig. 11 = 0,1 mm; Fig. 6, 9 = 0,2 mm.

sujeción del díptero a las escamas de los lepidópteros (Lane, 1977). La forma en que se direcciona el díptero para succionar la hemolinfa del huésped resulta congruente con la hipótesis de Lane (1977), tal como se observa en la serie de fotografías (Fig. 1-4) y como también se muestra en Ehrlich (1962) y Kawahara *et al.* (2006).

La actividad parasitaria de los individuos de *F. (T.) tonnoiri* parece concentrarse al atardecer, aprovechando el reposo del huésped. Tanto nuestras observaciones, realizadas a las 20:55 h (hora oficial), como las aportadas por Edwards (22:15 h) en verano de 1914 en Gales (Reino Unido) (Edwards, 1923) y “late afternoon” (24-VII-1925) en Zürich (Suiza) (Edwards, 1925), parecen atestiguar este comportamiento. Otras observaciones, como la de Bauer (1961) de *F. (T.) baueri* sobre el licénido *Callophrys gryneus siva* (“late one hot August afternoon” el 25-VIII-1952 en Arizona (Estados Unidos)) lo corroboran. No obstante, en las observaciones realizadas por Lane (1984) en marzo

de 1980 durante el periodo del día de las 8:30-12:00 h en Belém (Pará, Brasil) de *F. (T.) aeronautica* Macfie, 1935 sobre diferentes especies de ropalóceros, encontró una mayor prevalencia sobre los lepidópteros que se encontraban en las áreas más oscuras de la selva. Este hecho sugiere la posibilidad de que la actividad parasitaria de *Forcipomyia* spp., y por tanto también la de *F. (T.) tonnoiri*, sobre lepidópteros, especialmente ropalóceros, pueda extenderse a todo lo largo del día si las condiciones ambientales son las adecuadas, es decir, zonas sombrías con una importante humedad ambiental, simulando así las condiciones que se producen durante el ocaso.

Agradecimiento

Agradecemos la colaboración de Miguel Carles-Tolrá (Barcelona) y su interés en ver publicada esta nota.

Bibliografía

- BAUER, D. L. 1961. Midge-flies biting butterflies. *Journal of the Lepidopterists' Society*, **15**(2): 91-92.
- BORKENT, A. 2004. 10. Ceratopogonidae. Pp.113-126. En: W. C. Marquardt (ed.), *Biology of Disease Vectors*, 2nd edition. Elsevier Academic Press, Amsterdam.
- BORKENT, A. 2008. *World Species of Biting Midges (Diptera: Ceratopogonidae)*. Accesible en: <http://www.inhs.illinois.edu/research/FLYTREE/CeratopogonidaeCatalog.pdf> (Última actualización: 31 de marzo de 2008).
- BORKENT, A. & G.R. SPINELLI 2007. Neotropical Ceratopogonidae (Diptera: Insecta). En: J. Adis, J.R. Arias, G. Rueda-Delgado & K.M. Wantzen (eds.), *Aquatic Biodiversity in Latin America (ABLA)*. Vol. 4. Pensoft, Sofia-Moscow. 198 pp.
- BYSTRAK, P. & W. WIRTH 1978. The North American species of *Forcipomyia*, subgenus *Euprojoannisia* (Diptera: Ceratopogonidae). *United States Department of Agriculture Technical Bulletin*, number 1591. 51 pp.
- CLASTRIER, J. & J.C. DELECOLLE 1997. Description de *Forcipomyia (Trichohelea) roubaudi* n.sp. ectoparasite d'un hétéroptère réduvide capturé dans la canopée de la forêt guyanaise (Diptera, Ceratopogonidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, **102**(4): 379-383.
- CLASTRIER, J., D. GRAND & J. LEGRAND 1994. Exceptional observations in France of *Forcipomyia (Pterobosca) paludis* (Macfie), a parasite on the wings of dragonflies (Diptera, Ceratopogonidae and Odonata). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, **99**(2): 127-130.
- CLASTRIER, J. & J. LEGRAND 1990. *Forcipomyia (Pterobosca) incubans* Macfie and *F. (Trichohelea) macheti* sp. nov., parasites des ailes de libellules en Guyane française (Diptera: Ceratopogonidae; Odonata). *Revue Française d'Entomologie (Nouvelle Serie)*, **12**: 167-170.
- CLASTRIER, J. & J. LEGRAND 1991. *Forcipomyia (Trichohelea) araneivora* n. sp. ectoparasite d'une araignée habitant les monts Nimba en Guinée (Diptera, Ceratopogonidae; Araneae, Araneidae). *Revue Française d'Entomologie (Nouvelle Serie)*, **13**(4): 155-158.
- CLASTRIER, J. & W. WIRTH 1995. Revision des *Forcipomyia* du sous-genre *Microhelea* de la région neotropical, parasites de phasmes (Diptera: Ceratopogonidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, **31**(2): 97-150.
- DEBENHAM, M.L. 1983. Australasian species of the blood-feeding *Forcipomyia* subgenera, *Lasiohelea* and *Dacnoforcipomyia* (Diptera: Ceratopogonidae). *Australian Journal of Zoology, Supplementary Series* n° **95**: 1-61.
- DELECOLLE, J.C. 2002. Ceratopogonidae. Pp. 26-33. En: Carles-Tolrá Hjorth-Andersen, M. (coord.), *Catálogo de los Dípteros de España, Portugal y Andorra (Insecta)*. Monografías S.E.A., 8. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- DELL'ANNA, L., C. UTZERI, A. SABATINI & M. COLUZZI 1995. *Forcipomyia (Pterobosca) paludis* (Macfie, 1936) (Diptera, Ceratopogonidae) on adult dragonflies (Odonata) in Sardinia, Italy. *Parassitologia*, **37**: 79-82.
- DOWNES, J. A. 1958. The feeding habits of biting flies and their significance in classification. *Annual Review of Entomology*, **3**: 249-266.
- EDWARDS, P. W. 1923. New and old observations on Ceratopogonine midges attacking other insects. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, **17**: 19-29.
- EDWARDS, F. W. 1925. A midge attacking moths in Switzerland. *Entomologist's Monthly Magazine*, **61**: 228-229.
- EHRlich, P. R. 1962. A biting midge ectoparasitic on Arizona Lycaenids. *Journal of the Lepidopterists' Society*, **16**(1): 20-22.
- KAWAHARA A.Y., I.S. WINKLER & W.W. HSU 2006. New Host Records of the Ectoparasitic Biting Midge *Forcipomyia (Trichohelea) pectinunguis* (Diptera: Ceratopogonidae) on Adult Geometrid Moths (Lepidoptera: Geometridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **79**(3): 297-300.
- KETTLE, D.S. 1965. Biting ceratopogonids as vectors of human and animal diseases. *Acta Tropica*, **22**(4): 356-362.
- KETTLE, D.S. 1977. Biology and bionomics of bloodsucking ceratopogonids. *Annual Review of Entomology*, **22**: 33-51.
- LANE, J. 1947. A biologia e taxonomia de algumas especies des grupos *Forcipomyia* e *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae [Heleidae]). *Arquivos da Faculdade de Higiene e Saúde Pública da Universidade de São Paulo*, **1**: 159-170.
- LANE, R. P. 1977. Ectoparasitic adaptations in *Forcipomyia* from butterflies with two new African species (Ceratopogonidae). *Systematic Entomology*, **2**(4): 305-312.
- LANE, R. P. 1984. Host specificity of ectoparasitic midges on butterflies. Pp. 105-108. En: R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery (eds.), *The Biology of Butterflies*. Academic Press, London.

- LANE, R. P. & H. E. COTMAN 1986. A new species of *Forcipomyia* (Diptera: Ceratopogonidae) ectoparasitic on butterflies in New Guinea. *Journal of Natural History*, **20**(3): 617-620.
- LEHANE, M. J. 2005. *The Biology of Blood-Sucking in Insects. 2nd Edition*. Cambridge University Press, New York. 336 pp.
- LINLEY, J. R., A. L. HOCH & F. P. PINHEIRO 1983. Biting midges and human health. *Journal of Medical Entomology*, **20**(4): 347-364.
- MACFIE, J. W. S. 1947. A new species of *Lasiohelea* (Diptera, Ceratopogonidae) from Uganda. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series B, Taxonomy*, **16**(3-4): 29-30.
- MARTENS, A., H. EHMANN, G. PEITZNER, P. PEITZNER & H. WILDERMUTH 2008. European Odonata as hosts of *Forcipomyia paludis* (Diptera: Ceratopogonidae). *International Journal of Odonatology*, **11**(1): 59-70.
- MELLOR, P. S., J. BOORMAN & M. BAYLIS 2000. *Culicoides* Biting Midges: Their role as Arbovirus vectors. *Annual Review of Entomology*, **45**: 307-340.
- MULLEN, G. R. 2002. Biting midges (Ceratopogonidae). Pp. 163-183. En: G. R. Mullen & L. A. Durden (eds.), *Medical and Veterinary Entomology*. Academic Press, San Diego.
- PEREZ-GELABERT, D. E. & W. L. GROGAN JR. 1999. *Forcipomyia (Microhelea) tettigonalis* (Diptera: Ceratopogonidae) parasitizing katydids (Orthoptera: Tettigoniidae) in the Dominican Republic. *Entomological News*, **110**(5): 311-314.
- REMM, H. 1988. Family Ceratopogonidae. Pp. 11-110. En: Á. Soós & L. Papp (eds.), *Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 3: Ceratopogonidae - Mycetophilidae*. Elsevier, Amsterdam.
- SAUNDERS, L. G. 1959. Methods for studying *Forcipomyia* midges, with special reference to cacao-pollinating species (Diptera, Ceratopogonidae). *Canadian Journal of Zoology*, **37**(1): 33-51.
- SZADZIEWSKI, R. & A. BORKENT 2004. Fauna Europaea: Ceratopogonidae. En Jong, H. de (ed.): *Fauna Europaea: Diptera, Nematocera*. Fauna Europaea version 1.2, <http://www.fauna.eur.org>.
- SZADZIEWSKI, R., P. DOMINIAK & A. TOTHOVA 2007. European *Atrichopogon* biting midges of the subgenus *Melohelea* (Diptera: Ceratopogonidae). *Polskie Pismo Entomologiczne*, **76**(4): 267-284.
- TOKUNAGA, M. & E. K. MURACHI 1959. Insects of Micronesia. Diptera: Ceratopogonidae. *Insects of Micronesia*, **12**(3): 103-434.
- VENTURA, D., N. PAGÈS & V. SARTO I MONTEYS 2005. Citas nuevas e interesantes de *Culicoides* Latreille, 1809 para Cataluña y la Península Ibérica (Diptera, Nematocera, Ceratopogonidae). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, **29**(1-2): 75-86.
- WILDERMUTH, H. & A. MARTENS 2007. The feeding action of *Forcipomyia paludis* (Ceratopogonidae, Diptera), a parasite of Odonata imagines. *International Journal of Odonatology*, **10**(2): 249-255.
- WIRTH, W. W. 1956. New species and records of biting midges ectoparasitic on insects (Diptera, Heleidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **49**(4): 356-364.
- WIRTH, W. W. 1966. A new Jamaican blood-sucking midge from lacewings (Diptera Ceratopogonidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **68**(1): 29-32.
- WIRTH, W. W. 1972a. Midges sucking blood of caterpillars. *Journal of the Lepidopterists' Society*, **26**(1): 65.
- WIRTH, W. W. 1972b. The Neotropical *Forcipomyia (Microhelea)* species related to the caterpillar parasite *F. fuliginosa* (Diptera: Ceratopogonidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **65**(3): 564-577.
- WIRTH, W. W. 1975. Biological notes and new synonymy in *Forcipomyia* (Diptera: Ceratopogonidae). *Florida Entomologist*, **58**(4): 243-245.
- WIRTH, W. W. & J. L. CASTNER 1990. New neotropical species of "stick-tick" (Diptera: Ceratopogonidae) from katydids. *Florida Entomologist*, **73**(1): 157-160.
- WIRTH, W. W. & D. H. MESSERSMITH 1971. Studies on the genus *Forcipomyia* 1. The North American parasitic midges of the subgenus *Trichohelea* (Diptera: Ceratopogonidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **64**(1): 15-26.
- YOUNG, A. M. 2007. *The Chocolate Tree, A Natural History of Cacao. Revised and Expanded Edition*. University Press of Florida, Gainesville. 240 pp.