

PRIMER ESTUDIO DE LAS AVISPAS DE LAS AGALLAS DE LA REPÚBLICA DE PANAMÁ, INCLUYENDO UNA LISTA ACTUALIZADA DE LOS CINÍPIDOS NEOTROPICALES (HYMENOPTERA, CYNIPOIDEA, CYNIPIDAE)

Enrique Medianero¹ & José Luis Nieves-Aldrey²

¹ Programa Centroamericano de Maestría en Entomología, Vicerrectoría de Investigación y Postgrado, Universidad de Panamá, C. P. 0824. – emedianero@ancon.up.ac.pa

² Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva, C/ José Gutiérrez Abascal 2, ES-28006 Madrid, España. – aldrey@mncn.csic.es

Resumen: Se ha efectuado el primer estudio faunístico y taxonómico de los cinípidos de Panamá, a la vez que se actualiza el conocimiento de las tribus, géneros y especies de esta familia de himenópteros en la Región Neotropical. Los resultados apoyan la hipótesis de que las montañas de Centroamérica albergan una fauna rica de inductores e inquilinos de agallas de las tribus Cynipini y Synergini (Cynipidae). Como resultado de 20 meses de muestreo en los bosques de *Quercus* de las montañas de Panamá se colectaron 65 diferentes agallas inducidas por cinípidos, se obtuvieron los adultos inductores de 45 de ellas, los cuales se clasificaron en 10 géneros de la tribu Cynipini. Se estima que un 94% de las especies aún no han sido descritas. Los géneros de cinípidos inductores identificados son: *Andricus*, con 12 especies; *Neuroterus*, con 9; *Dryocosmus*, con 7 especies; *Cynips*, con 4 especies; *Amphibolips*, con 3 especies; *Disholcaspis*, *Loxaulus* y *Odontocynips* con 2 especies cada género; *Callirhytis* y *Bassetia*, con una especie cada uno. Se han identificado 11 especies de inquilinos de la tribu Synergini, 10 del género *Synergus*, de las cuales 8 son nuevas para la ciencia, y una especie perteneciente al recientemente descrito género *Agastoroxenia*. Adicionalmente dos nuevos géneros de cinípidos inductores, aún en periodo de estudio, han sido detectados en el material colectado. La fauna actual en el Neotrópico de la familia Cynipidae queda actualizada en 6 tribus, 21 géneros y 45 especies, de las cuales 41 son nativas y 4 han sido introducidas en la región. Para Panamá se aporta una lista de 21 especies de la familia Cynipidae, de las cuales 10 son inductores de agallas y 11 son inquilinas. Por último se discute el estado actual del conocimiento de las especies de la familia Cynipidae en la República de Panamá.

Palabras clave: Hymenoptera, Cynipidae, Cynipini, Synergini, agallas, inductor, inquilino, Chiriquí, Panamá.

First study of the oak gall wasps of Panama with an updated checklist of the Cynipidae (Hymenoptera, Cynipoidea) of the Neotropical region

Abstract: A comprehensive faunistic and taxonomic study of the oak gall wasps of Panama has been made for the first time, and an updated checklist of the Cynipidae of the Neotropical Region is provided. The results support the hypothesis that the mountains of Central America host a rich fauna of inducers and inquiline of galls of the tribes Cynipini and Synergini (Cynipidae). As a result of twenty months of sampling in montane *Quercus* forests of Panama, 65 different galls induced by cynipids were collected, the adult inducers of 45 of them were reared and these were determined as belonging to 10 genera of the tribe Cynipini. It is estimated that 94% of the species are undescribed. The identified cynipid genera are *Andricus*, with 12 species; *Neuroterus*, with 9 species; *Dryocosmus*, with 7 species; *Cynips*, with 4 species; *Amphibolips*, with 3 species; *Disholcaspis*, *Loxaulus* and *Odontocynips*, with 2 species each; *Callirhytis* and *Bassetia*, with one species each. Eleven species of the tribe Synergini have been identified, 10 species of the genus *Synergus*, of which 8 are new species, and one species belonging to the recently described genus *Agastoroxenia*. In addition, two new genera of gall inducers have been detected in the material collected. The current fauna of the family Cynipidae in the Neotropical region is updated to 6 tribes, 21 genera and 45 species, of which 41 are native and 4 have been introduced into the region. A list of species of the Cynipidae is provided for Panama that includes 21 species, of which 10 are gall inducers and 11 inquilines. Finally, the current state of knowledge about the Republic of Panama's Cynipidae is discussed.

Key words: Hymenoptera, Cynipidae, Cynipini, Synergini, galls, inducer, inquiline, Chiriquí, Panama.

Introducción

Las especies incluidas en la familia Cynipidae constituyen un grupo de insectos singular dentro de la superfamilia Cynipoidea del orden Hymenoptera (Nieves-Aldrey, 2001). Las cerca de 1400 especies descritas son fitófagas especializadas que inducen agallas o viven como inquilinas dentro de éstas (Csóka *et al.*, 2005; Liu & Ronquist, 2006; Pujade-Villar & Hanson, 2006; Liljeblad *et al.*, 2008). Se encuentran agrupadas en las tribus inductoras de agallas Aylacini (21 géneros y 170 especies), Eschatocerini (1 género y 3 especies), Pedialepini (2 géneros y 2 especies), Diplolepidini (2 géneros y 55 especies) y Cynipini (25 géneros y ca. 1000 especies) (Liljeblad *et al.*, 2008). Una tribu recientemente descrita se ha añadido a esta lista, Qwaqwaini Liljeblad, Nieves-Aldrey & Melika, con una especie afrotropical que induce agallas en

Scolopia mundii (Eckl. & Zeyh.) Warb. (Salicaceae) (Liljeblad *et al.*, 2011). Las especies que viven como inquilinos o parasitoides en agallas, principalmente de otros cinípidos, se agrupan en las tribus Synergini (8 géneros y 170 especies) y Paraulacini (2 géneros y 6 especies) (Nieves-Aldrey, 2001; Liu & Ronquist, 2006; Nieves-Aldrey *et al.*, 2009).

Los Cynipidae se encuentran de forma natural en todos los continentes con excepción de Australia, que no tiene fauna nativa, aunque unas pocas especies han sido introducidas allí por el hombre (Nieves-Aldrey, 2001). La distribución de la familia es, sin embargo, desigual, y la gran mayoría de las tribus de cinípidos se encuentran en zonas templadas del hemisferio norte dentro de la Región Holártica, aunque algunas son endémicas de o se extienden por otras regiones zoo-

geográficas (Nieves-Aldrey, 2001). Los Aylacini están representados principalmente en Europa, pero unos pocos linajes importantes están centrados en Norteamérica; la tribu incluye formadores de agallas en plantas de las familias Asteraceae, Rosaceae, Lamiaceae, Valerianaceae, Papaveraceae, Apiaceae, Brassicaceae y Smilacaceae. Las especies de la tribu Eschatocerini son endémicas de Suramérica y forman agallas en *Acacia* y *Prosopis* (Fabaceae). Los Pediaspidini se distribuyen en el Paleártico occidental e inducen agallas en *Acer* (Sapindaceae). Los Diplolepidini están mayoritariamente representados en la región Holártica, formando agallas en *Rosa* (Rosaceae) (Nieves-Aldrey, 2001; Liu & Ronquist, 2006). Los Paraulacini son parasitoides o inquilinos letales en agallas inducidas por especies del género *Aditrochus* Rüb-saamen (Pteromalidae) sobre *Nothofagus* (Fagaceae), en Argentina y Chile (Nieves-Aldrey *et al.*, 2009). Los Cynipini y la mayor parte de los inquilinos de la tribu Synergini, que en conjunto constituyen más del 80% de todas las especies de cinípidos conocidos, presentan una mayor distribución en la región Holártica y están asociados particularmente a plantas de la familia Fagaceae, principalmente al género *Quercus* (Nieves-Aldrey, 2001; Liu & Ronquist, 2006). Varias especies de Cynipini utilizan plantas hospedadoras de otros géneros cercanamente relacionados dentro de las Fagaceae, como *Castanea*, *Castanopsis* y *Lithocarpus* (Stone *et al.*, 2002). La tribu Cynipini ha sido considerada generalmente como un grupo natural, y varios estudios filogenéticos basados en caracteres morfológicos y moleculares soportan esta hipótesis (Kinsey, 1920; Ronquist, 1994, 1999; Liljeblad & Ronquist, 1998; Nylander, 2004; Liu *et al.*, 2007; Liljeblad *et al.*, 2008). Cada especie de Cynipini esta generalmente asociada a una especie o un grupo relacionado de especies de *Quercus*, induciendo agallas en los órganos de su planta hospedante (Weld, 1952; Ronquist, 1994; Liljeblad & Ronquist, 1998; Nieves-Aldrey, 2001; Stone *et al.*, 2002; Csóka *et al.*, 2005). Esta asociación entre las especies de Cynipidae y su planta hospedante determina el patrón de distribución mundial de esta familia de insectos (Nieves-Aldrey, 2001), por lo que en América central y del sur, donde el grupo ha sido poco estudiado y existen muy pocas citas de cinípidos, cabe esperar que las especies inductoras de agallas de la tribu Cynipini y sus inquilinos de la tribu Synergini ocurran donde quiera que las especies de *Quercus* sean abundantes, es decir, a través de las zonas montañosas de Centroamérica y Colombia (Stone *et al.*, 2002; Csóka *et al.*, 2005; Nieves-Aldrey, 2005; Liu & Ronquist, 2006).

A pesar que autores como Kinsey (1936) estimaban que los mayores linajes de avispas inductoras de agallas habrían divergido en México y América Central, los reportes de especies de la familia Cynipidae en el Neotrópico son escasos (Díaz & Gallardo, 2002; Díaz *et al.*, 2002, 2008; Liu & Ronquist, 2006; Pujade-Villar & Hanson, 2006). En México y Guatemala, especialmente en las áreas de México norte y central incluidas en la región Neártica, se han citado 157 especies de Cynipidae, en su mayoría Cynipini y unas pocas especies de Synergini asociadas a *Quercus*, (Kinsey, 1936, 1937a, 1937b, 1938; Pujade-Villar *et al.*, 2009). Hasta este momento se han citado 11 géneros de la familia Cynipidae en el Neotrópico, mientras que cuatro especies de los géneros *Phanacis* Förster, *Timaspis* Mayr (Aylacini), *Pediopsis* Tischbein (Pediaspidini) y *Plagiostrochus* Mayr (Cynipini) han sido introducidas en la región (Weld, 1926; Pujade-Villar &

Díaz, 2001; Nieves-Aldrey & Grez, 2007). Los géneros de Cynipidae citados en el Neotrópico son: *Eschatocerus* Mayr (Eschatocerini); *Amphibolips* Reinhard, *Andricus* Hartig, *Callirhytis* Förster, *Disholcaspis* Dalla Torre & Kieffer, *Dryocosmus* Giraud, *Neuroterus* Hartig, *Odontocynips* Kieffer (Cynipini); *Synergus* Hartig (Synergini); *Paraulax* Kieffer y *Cecinotofagus* Nieves-Aldrey & Liljeblad (Paraulacini) (Pujade-Villar & Hanson, 2006; Nieves-Aldrey *et al.*, 2009). Sin embargo, hasta el inicio de este trabajo no existía ninguna especie formalmente descrita de los géneros *Amphibolips*, *Callirhytis*, *Disholcaspis*, *Dryocosmus* y *Neuroterus* y no había registros de la tribu Diplolepidini y sus inquilinos en Centro y Sur de América (Liu & Ronquist, 2006), datos que se han modificado recientemente con la descripción de tres nuevas especies del género *Amphibolips*, dos del género *Disholcaspis*, dos del género *Loxaulus* y una del género *Bassettia* de Panamá (Medianero & Nieves-Aldrey, 2010a, 2010b, 2011, Medianero *et al.*, 2011a; Medianero *et al.*, 2011b).

A pesar que en los últimos años se han descrito nuevas especies de Cynipidae de la Región Neotropical (Ritchie & Shorthouse, 1987; Díaz & Gallardo, 1998; Nieves-Aldrey, 2005; Pujade-Villar, 2008; Melika *et al.*, 2009; Nieves-Aldrey *et al.*, 2009; Nieves-Aldrey & Medianero, 2010, 2011; Medianero & Nieves-Aldrey, 2010a, 2010b; Medianero *et al.*, 2011a y 2011b), en términos generales el conocimiento que se tiene de la familia Cynipidae en la región sigue siendo muy precario comparado con otras áreas como Europa y Norteamérica (Burks, 1979; Díaz *et al.*, 2002; Nieves-Aldrey, 2001; Melika, 2006). Por ejemplo, en Panamá, que puede ser considerado el límite de distribución del género *Quercus*, (ya que solo *Q. humboldtii* ha sido citada de Colombia), se han identificado nueve especies de estas plantas (Correa *et al.*, 2004), pero solo una especie de Cynipidae había sido citada para este país (*Andricus championi* Cameron, 1883) al comienzo de este estudio. En Costa Rica existen un número similar de especies de *Quercus* y solo han sido descritas dos especies de cinípidos (*Odontocynips hansonii* Pujade-Villar y *Andricus costaricensis* Pujade-Villar & Melika), aunque existen más de 30 especies de Cynipini colectadas por describir (Pujade-Villar & Hanson, 2006). Por consiguiente, y dado que: 1/-el Sur de Norteamérica es considerado uno de los principales centros de diversificación de especies de Cynipidae (Kinsey 1936, 1937b), como consecuencia del elevado número de especies de *Quercus* que se encuentran en esta región; 2/-que un número representativo de estas especies de plantas llegan hasta Panamá y 3/-que existe un alto grado de especificidad entre las especies de Cynipidae y sus plantas anfitrionas (dependencia que determina los patrones de distribución de estos insectos), parece lógica la existencia de una rica fauna de cinípidos inductores de agallas e inquilinos en este país. La riqueza de especies debería ser *a priori* al menos similar a la de otras áreas con igual número de especies de *Quercus* registrados, como por ejemplo la Península Ibérica, donde cerca de 68 especies, incluidas en 7 géneros de Cynipini, han sido identificadas asociadas a 10 especies de *Quercus* (Nieves-Aldrey, 2001), o en Florida (Estados Unidos), donde 88 especies han sido registradas sobre seis especies de *Quercus* (Abrahamson *et al.*, 2003; Price *et al.*, 2004).

El presente estudio tiene como objetivo recopilar el conocimiento actual de la familia Cynipidae en el Neotrópico y aportar nuevos datos de sus géneros para la región, procedentes

Fig. 1. Mapa de Panamá indicando con círculos los sitios donde se han registrado poblaciones del género *Quercus*. Los círculos en negro indican los sitios muestreados en este estudio. El número dentro del círculo indica el número de sitios de muestreo. Las principales poblaciones de *Quercus* en Panamá se encuentran al occidente del país cerca de la frontera con Costa Rica a unos 450 Km de la ciudad de Panamá. // Map of Panama. The circles indicate populations of the genus *Quercus*. The black circles show the sites sampled for the present study. The numbers inside the circles indicate the number of sites sampled. The main population of *Quercus* in Panama are in the west of the country, near the Costa Rica border, some 450 km from Panama City.

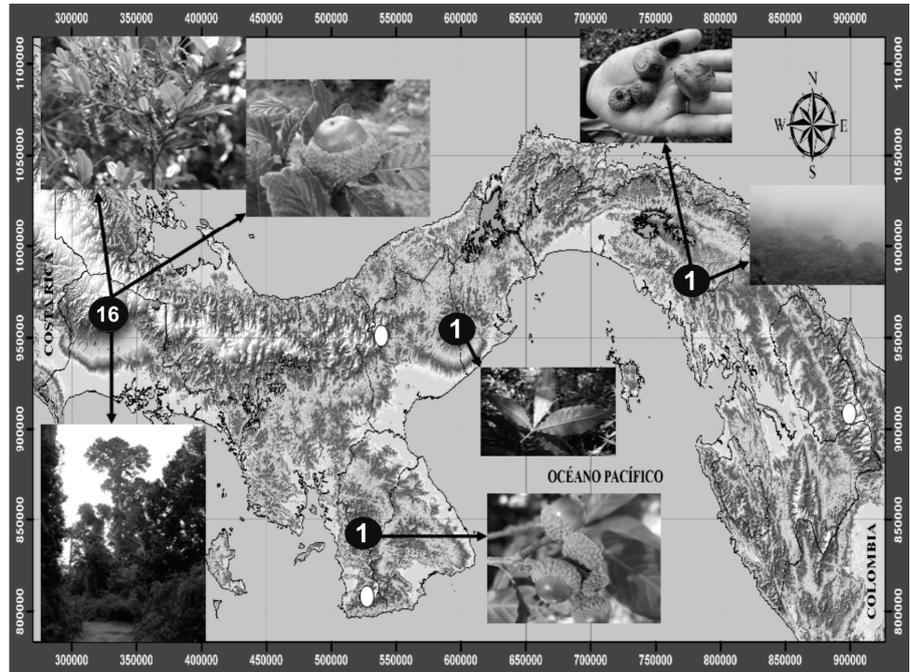


Tabla I. Datos geográficos de los sitios de muestreo en Panamá y número de morfotipos diferentes de agallas de Cynipidae colectados en cada uno. El símbolo * indica los sitios que fueron visitados una sola vez. // Geographical data of the collecting sites in Panama and number of different morphotypes of cynipid galls collected at each one. The asterisks (*) indicate sites that were visited only once.

Provincia	Distrito	Localidad	Sitio	Coordenadas	Altitud (msnm)	n° de agallas	
Chiriquí	Boquete	Carretera de Volcancito	Entrada a Santa Lucía hasta Finca Veggie	8°45'36.5" 82°26'30.2"	1188	17	
			El Salto	8°47'32.8" 82°27'37.9"	1431	14	
		Alto Quiel	Indiada	8°49'01.7" 82°28'32.3"	1600	2	
		Bajo Mono	Bajo Mono	8°49'44.6" 82°28'37.1"	1547	3	
		Alto Chiquero	Alto Chiquero	8°50'49.1" 82°29'18.4"	1869	3	
		Jaramillo	Jaramillo Arriba	8°47'09.8" 82°25'14.0"	1253	1	
		Palmira	Finca Castillo	8°43'49.6" 82°28'05.7"	1093	8	
			Callas Verdes	8°45'26.0" 82°29'04.0"	1483	2	
		Cerro Horqueta	Cerro Horqueta	8°49'25.5" 82°27'43.1"	1655	0	
			Volcán Barú	Caseta de ANAM hasta Nevera	8°47'50.8" 82°29'35.9"	1808	45
		Renacimiento	Río Sereno	Cotito hasta Finca Hill	8°49'58.7" 82°44'44.5"	1270	15
				Piedra de Candela	8°52'47.2" 82°45'18.2"	1274	7
		Bugaba	Volcán	La Iglesia y San Benito	8°47'10.8" 82°49'03.8"	1379	1
			Cerro Punta	Parque Internacional la Amistad	8°53'21.18" 82°35'21.82"	2371	3
		Gualaca	Hornito	El Respingo	8°51'04.63" 82°32'02.55"	2319	10
*Valle las Minas	8°39'51.0" 82°13'19.6"			1117	2		
Coclé	Antón	El Valle	*Cerro Gaital	8°37'2.4" 80°07'13.2"	821	0	
Herrera	Las Minas	El Montuoso	*El Montuoso	7° 44'00.9" 80° 47'5.2"	718	0	
Darién	Chepigana	-	*Cerro Chucanti	8°47'21.2" 78°27'06.7"	1437	0	

de los muestreos realizados en Panamá en los últimos años. Este estudio es el primero en toda Centroamérica en el que se ha planteado un muestreo sistemático y en profundidad de la familia Cynipidae y sus relaciones bióticas. Los únicos estudios de este tipo documentados en el área, referentes a la familia Cynipidae, datan de colectas realizadas por George Champion entre 1879-1883 para la obra Biología-Centrali America y por Alfred Kinsey en 1935-1936, quien en su segundo viaje de colecta de agallas de cinípidos desde Norteamérica llegó hasta Guatemala.

Material y métodos

Selección de los puntos de muestreo

Las colectas de las agallas inducidas por las especies de cinípidos se realizaron en 19 sitios de muestreo de cuatro provincias de la República de Panamá (8° 58' N, 79° 32' O)

con presencia registrada de árboles del género *Quercus* (Tabla I). Se efectuaron 20 muestreos mensuales, en 15 de los sitios ubicados en la Cordillera Central del país, una prolongación de la Cordillera del Talamanca que nace en el sur de Costa Rica, entre diciembre de 2007 y agosto de 2010 (Fig. 1). Estos 15 sitios de muestreo que se visitaron con mayor frecuencia fueron seleccionados por albergar el mayor número de especies y las mayores poblaciones de *Quercus* en Panamá.

Método de muestreo

Para las colectas de las agallas se realizaron muestreos intensivos de duración variable, entre cuatro y seis horas por sitio. Con la ayuda de tijeras y una vara podadora de cuatro metros y medio de extensión, se cortaban ramas de las partes aéreas de las plantas y se realizaba una exhaustiva búsqueda de las

Tabla II. Géneros y número de especies de la tribu Cynipini identificados como inductores de agallas en Panamá. No se incluye dos especies de dos nuevos géneros aún no descritos. // Genera and number of species of the tribe Cynipini identified as gall inducers in Panama. Two species belonging to two undescribed genera are not included.

Género del inductor	Especies / morfo-especies	Nº de agallas				
		Hoja	Rama joven	Bellota	Amento	Yema
<i>Amphibolips</i>	3	1	2	-	-	2
<i>Andricus</i>	12	1	7	1	1	2
<i>Bassettia</i>	1	-	1	-	-	-
<i>Callirhytis</i>	1	1	-	-	-	-
<i>Cynips</i>	4	1	3	-	-	-
<i>Disholcaspis</i>	2	-	2	-	-	-
<i>Loxaulus</i>	2	-	2	-	-	-
<i>Dryocosmus</i>	7	7	-	-	-	-
<i>Neuroterus</i>	9	5	1	-	-	3
<i>Odontocynips</i>	2	-	2	-	-	-

agallas de cinípidos. Las colectas de las cecidias (agallas) correspondían a diferentes fases de desarrollo, aunque preferiblemente maduras, poco antes de que se produjeran las primeras emergencias de insectos. En un cuaderno de campo y en etiquetas se anotaron todos los datos relevantes asociados a las muestras colectadas (fecha, localidad, altitud e información biológica). Las agallas eran fotografiadas “in situ” con una cámara digital (Canon G9), y guardadas en bolsas de papel o plástico dependiendo de la época del año (seca o lluviosa). Las colectas diarias eran individualizadas en frascos para evitar mezclar más de una agalla, rotuladas y almacenadas hasta su posterior traslado a los laboratorios del Programa de Maestría en Entomología de la Universidad de Panamá. En todos los casos en que se encontraron agallas de cada planta hospedadora se tomó una muestra para la identificación de la especie de *Quercus*, género para el cual se utilizaron las claves de Burger (1977), D'Arcy (1987) y Breedlove (2001). Como ayuda en la identificación se realizaron también comparaciones con material depositado en los herbarios de la Universidad de Panamá y del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI).

En el laboratorio las cecidias se colocaron en cajas de emergencia y se revisaban cada dos días por un periodo de seis meses hasta que ocurriera la emergencia de los adultos (inductor, inquilino o parasitoides). Una vez transcurrido este plazo de tiempo el material era recogido y depositado en las colecciones del Programa de Entomología de la Universidad de Panamá. En los casos en que el número de agallas colectadas lo permitía, una muestra de ellas era diseccionada para colecta y preservación de estados inmaduros, fundamentalmente las larvas del inductor y los demás pobladores de la agallas (inquilinos, parasitoides y sucesores). Una proporción de los adultos fue preservada en alcohol al 96%, para disección y estudios moleculares, mientras que la mayor parte de la muestra fue montada en seco mediante la técnica usual para microhimenópteros, pegando los insectos de costado en pequeñas etiquetas rectangulares, sobre alfileres entomológicos. Colecciones de referencia del material estudiado de adultos montados en seco, adultos y estados inmaduros congelados en alcohol, y de agallas conservadas en seco, se encuentran depositadas tanto en el Programa Centroamericano de Maestría en Entomología de la Universidad de Panamá (MEUP) como en el Museo Nacional de Ciencias Naturales en Madrid (MNCN).

Preparación de los ejemplares para el estudio taxonómico

El material emergido de las agallas (inductores, inquilinos cinípidos y parasitoides) se fotografió con una cámara digital Nikon Coolpix 4500 adaptada a un estereomicroscopio Wild MZ8. Para el análisis sistemático de los caracteres morfológicos los ejemplares adultos fueron diseccionados de acuerdo al protocolo establecido por Ronquist & Nordlander (1989) (Fontal-Cazalla *et al.*, 2002, y Liljeblad *et al.*, 2008). Para su observación mediante microscopía electrónica de barrido (SEM) (aproximadamente 20 fotos por ejemplar, correspondientes a las vistas estandarizadas de las partes morfológicas diseccionadas) se utilizó un microscopio electrónico modelo EVO 40 VP Zeiss del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI), Panamá, y un FEI QUANTA 200 del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Para las fotografías con el microscopio electrónico se utilizó, dependiendo del número de ejemplares disponible para disección, la técnica de alto vacío con material diseccionado (revestido con oro u oro-paladium, 60%/40%), o la técnica de bajo vacío con ejemplares enteros (sin diseccionar ni metalizar). Se realizaron fotografías digitales del ala anterior de los especímenes, que habían sido previamente montados en portaobjetos en medio de Euparal.

Identificación taxonómica

Las identificaciones a nivel de género se realizaron mediante los trabajos clásicos de Dalla Torre & Kieffer (1910), Houard (1933) y Weld (1952), y los trabajos más recientes de Nieves-Aldrey (2001), Melika & Abrahamson (2002) y Liljeblad *et al.* (2008). En todos los casos se consultaron también las descripciones originales.

Cálculos estadísticos

Se calcularon los estimadores no paramétricos Jackknife 1, Jackknife 2 y Bootstrap para estimar la riqueza de especies en el área de estudio. Los cálculos se realizaron con el programa *EstimateS* 8.2 ® (Colwell, 2009).

Resultados

Un total de 1437 individuos de la familia Cynipidae fueron colectados en los 20 meses de muestreo en Panamá, de los cuales 770 individuos corresponden a cinípidos inductores de la tribu Cynipini y 667 a inquilinos de la tribu Synergini.

Tribu Cynipini

Se identificaron 65 morfotipos diferentes de agallas inducidas por especies de la tribu Cynipini (Figs. 2-5). Se obtuvieron los adultos inductores de 45 de ellas (69%), que se clasificaron dentro de 10 géneros (Tabla II). Los individuos emergidos de dos agallas colectadas sobre las hojas y tallos de *Q. bume-lioides* Liebm., *Q. lancifolia* Schledl & Cham. y *Q. insignis* M. Martens & Galeotti (secc. Quercus, robles blancos) no pudieron ser incluidos dentro de ninguno de los géneros conocidos de Cynipini y se ha determinado como nuevos géneros (Nieves-Aldrey *et al.*, en preparación). *Andricus* Hartig con doce, *Neuroterus* Hartig, con nueve y *Dryocosmus* Giraud con siete especies son los géneros de la tribu Cynipini mejor representados en los sitios de colecta (Tabla II).

El género *Amphibolips* Reinhard se cita por primera vez en Panamá, describiéndose tres especies nuevas para la ciencia (Medianero & Nieves-Aldrey, 2010a).

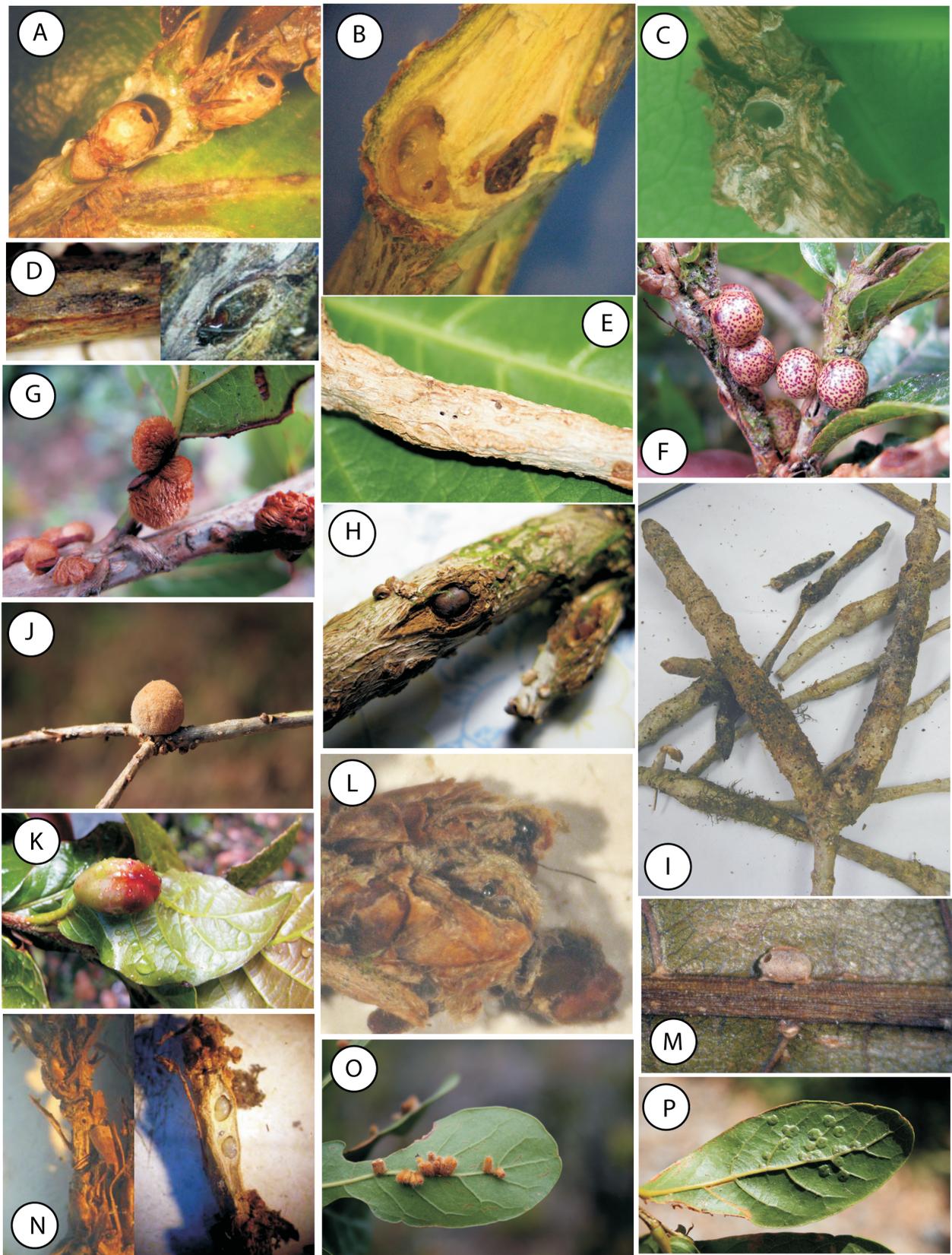


Fig. 2. Agallas colectadas sobre *Quercus bumelioides*: (A-D) agallas inducidas por especies indeterminadas del género *Andricus*; (E) agalla de *Bassetia caulicola*; (F-H) agallas inducidas por especies indeterminadas de dos géneros no descritos afines al género *Cynips*; (I) agalla de *Loxaulus championi*; (J) agalla de *Disholcaspis bettyannae*; (K-P) agallas inducidas por especies indeterminadas del género *Neuroterus*. // Galls collected on *Quercus bumelioides*: (A-D) galls induced by unidentified species of the genus *Andricus*; (E) gall of *Bassetia caulicola*; (F-H) galls induced by unidentified species of two undescribed genera close to the genus *Cynips*; (I) gall of *Loxaulus championi*; (J) gall of *Disholcaspis bettyannae*; (K-P) galls induced by unidentified species of the genus *Neuroterus*.

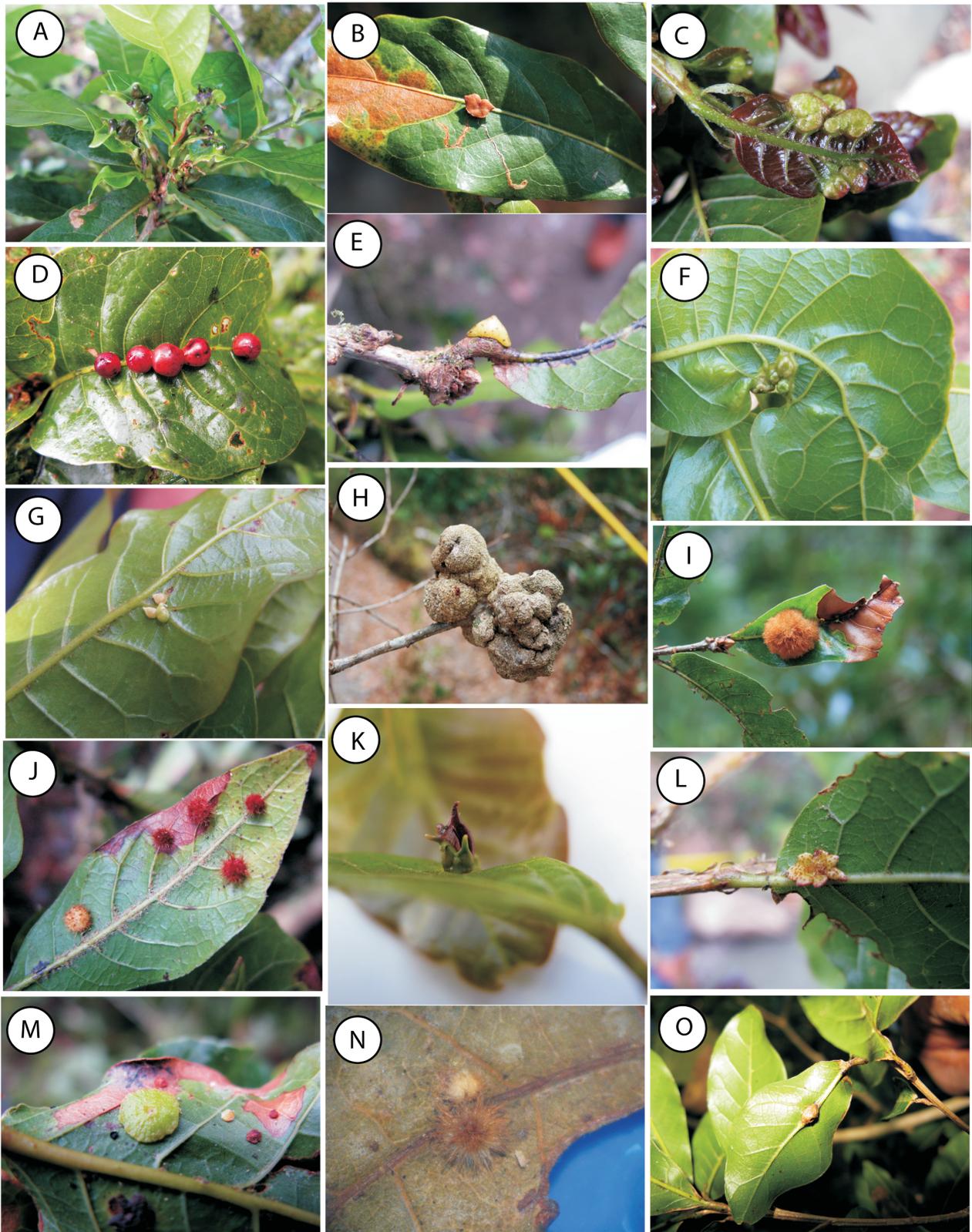


Fig. 3. Agallas colectadas sobre *Quercus bumelioides*: (A-G) agallas inducidas por especies indeterminadas del género *Dryocosmus*; (H) agalla de *Odontocynips championi*; (I) agalla de *Andricus guatemalensis*; (J-O) agallas inducidas por especies de géneros indeterminados de cinípidos. // Galls collected on *Quercus bumelioides*: (A-G) galls induced by unidentified species of the genus *Dryocosmus*; (H) gall of *Odontocynips championi*; (I) gall of *Andricus guatemalensis*; (J-O) galls induced by species of unidentified cynipid genera.

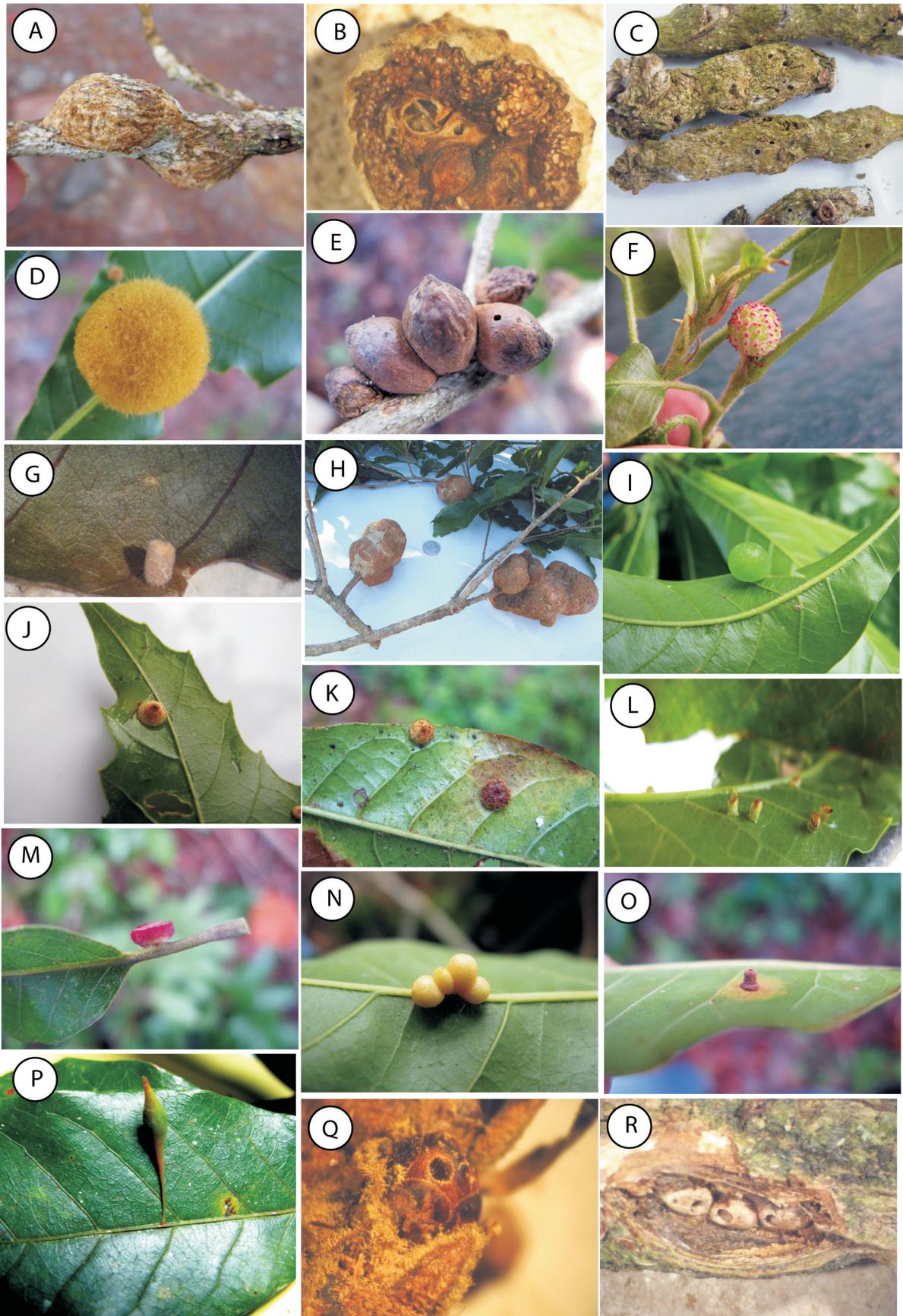


Fig. 4. Agallas colectadas sobre *Q. lancifolia* (A-P) y *Q. insignis* (Q-R): (A-C) agallas inducidas por especies indeterminadas del género *Andricus*; (D) agalla de una especie del género *Cynips*; (E) agallas de *Disholcaspis bisethiae*; (F) agalla inducida por una especie no identificada del género *Dryocosmus*; (G) agalla inducida por una especie del género *Neuroterus*; (H) agalla de *Odontocynips hansonii*; (I-P) agallas inducidas por un cinípido inductor no determinado sobre *Q. lancifolia*; (Q-R) agallas inducidas por especies indeterminadas del género *Andricus* sobre *Q. insignis*. // Galls collected on *Q. lancifolia* (A-P) and *Q. insignis* (Q-R): (A-C) galls induced by unidentified species of the genus *Andricus*; (D) gall of a species of the genus *Cynips*; (E) galls of *Disholcaspis bisethiae*; (F) gall induced by an unidentified species of the genus *Dryocosmus*; (G) gall induced by a species of the genus *Neuroterus*; (H) gall of *Odontocynips hansonii*; (I-P) galls induced by an unidentified cynipid on *Q. lancifolia*; (Q-R) galls induced by unidentified species of the genus *Andricus* on *Q. insignis*.

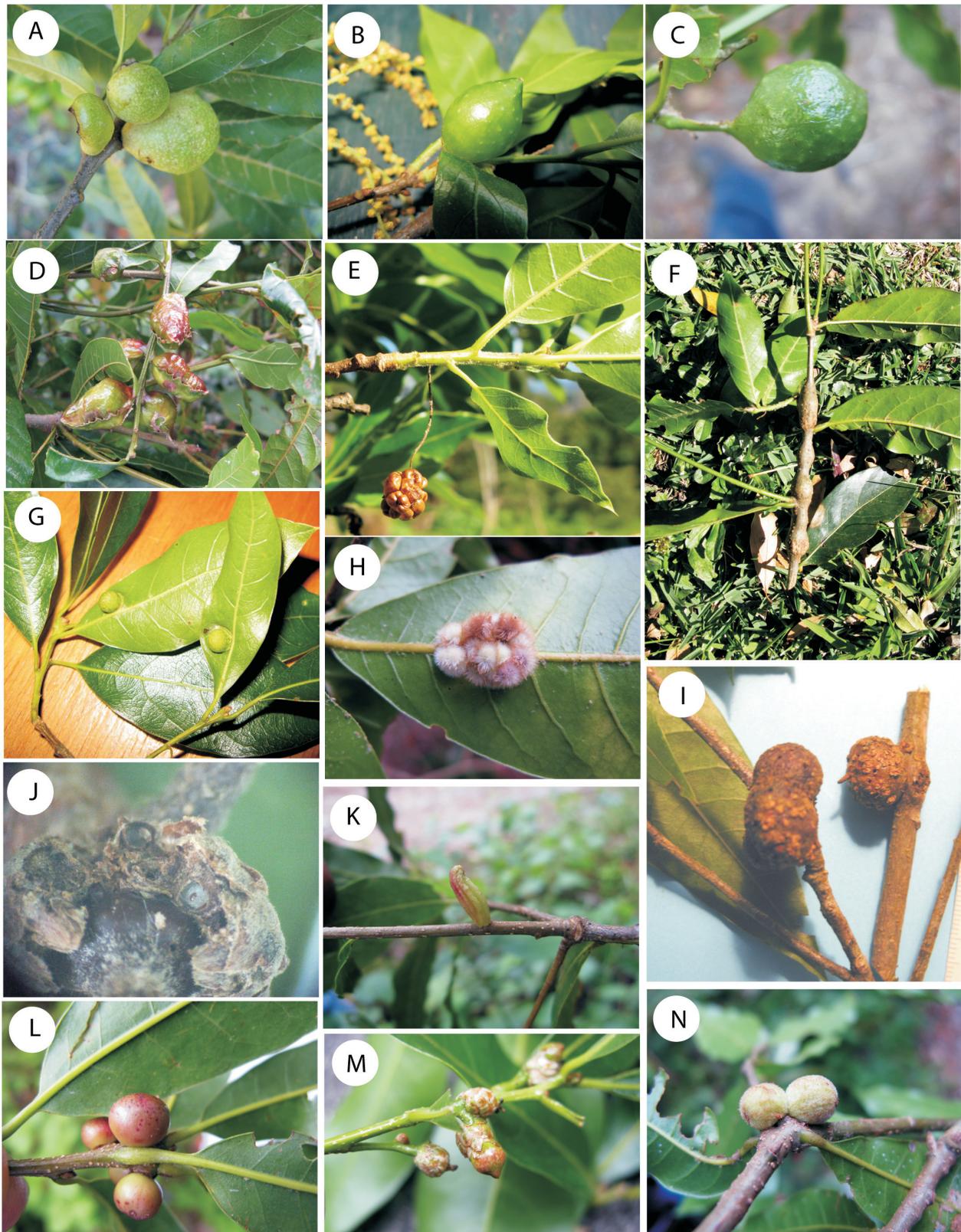


Fig. 5. Agallas colectadas sobre *Quercus salicifolia*: (A-C) agallas inducidas por especies del género *Amphibolips*: (A) de *A. castroviejoii*; (B) de *A. aliciae*; (C) de *A. salicifoliae*; (D) agalla de una especie nueva del género *Callirhytis*; (E-F) agallas de especies indeterminadas del género *Andricus*; (G) agalla de una especie indeterminada del género *Dryocosmus*; (H-N) agallas inducidas por cinípidos de géneros aún no identificados sobre *Q. salicifolia*. // Galls collected on *Quercus salicifolia*: (A-C) galls induced by species of the genus *Amphibolips*: (A) of *A. castroviejoii*; (B) of *A. aliciae*; (C) of *A. salicifoliae*; (D) gall of a new species of the genus *Callirhytis*; (E-F) galls of unidentified species of the genus *Andricus*; (G) gall of an unidentified species of the genus *Dryocosmus*; (H-N) galls induced by as yet unidentified cynipid genera on *Q. salicifolia*.

El género *Disholcaspis* Dalla Torre & Kieffer se cita por primera vez en Panamá, describiéndose dos especies nuevas para la ciencia (Medianero & Nieves-Aldrey, 2011).

Los géneros *Bassetia* Ashmead, y *Loxaulus* Mayr son citados por primera vez para la Región Neotropical, a la vez que se describen una nueva especie de *Bassetia* y dos del género *Loxaulus* (Medianero y Nieves-Aldrey, 2010b; Medianero *et al.*, 2011a).

Se ha colectado la agalla y se ha podido obtener y describir por primera vez el adulto inductor de la única especie de Cynipidae citada hasta el comienzo de este estudio en Panamá, *Cynips championi* Cameron, de la que solo se conocía la agalla (Fig. 3H). Esta especie se ha redescrito y transferido al género *Odontocynips* Kieffer, que junto a *O. hansonii*, conocida previamente solo de Costa Rica, representan las primeras especies de *Odontocynips* citadas de Panamá (Medianero *et al.*, 2011b).

El resto de las especies inductoras de las agallas, aún no identificadas a nivel específico, se estima que son, en su gran mayoría, nuevas para la ciencia, y están en procesos de estudio y descripción (Medianero y Nieves-Aldrey, inédito).

Géneros representados en las muestras en proceso de estudio: *Andricus* Hartig. Se han encontrado representadas 12 morfoespecies inductoras de agallas en casi todos los órganos de las plantas hospedantes.

–*Andricus* sp.1 induce agallas globosas pluriloculares que deforman los amentos de *Q. salicifolia* Née (Fig. 5E). Colectada en la Carretera de Volcancito, El Salto, Alto Chiquero, Palmira y Volcán Barú.

–*Andricus* sp.2 induce agallas crípticas en la base de las ramitas jóvenes de *Quercus bumelioides* (Fig. 2C). Colectada en el Volcán Barú.

–*Andricus* sp.3 induce agallas caulinares conspicuas pluriloculares en los tallos de *Q. salicifolia* (Fig. 5F). Colectada en la Carretera de Volcancito, El Salto, Alto Chiquero y Volcán Barú.

–*Andricus* sp.4 induce cecidias esféricas monotalámicas en las yemas de *Quercus bumelioides* (Fig. 2A). Colectada en el Volcán Barú.

–*Andricus* sp.5 induce agallas crípticas en los tallos de *Quercus bumelioides* (Fig. 2B). Colectada en el Volcán Barú.

–*Andricus* sp.6 induce agallas cónicas en las hojas de *Quercus lancifolia* (Fig. 4J). Colectada en Piedra de Candela.

–*Andricus* sp.7 induce agallas crípticas en los tallos de *Quercus bumelioides* (Fig. 2D). Colectada en el Volcán Barú.

–*Andricus* sp.8 induce cecidias esféricas monotalámicas en las yemas de *Quercus insignis* (Fig. 4Q). Colectada en Bajo Mono.

–*Andricus* sp.9 induce agallas crípticas en los tallos de *Quercus insignis* (Fig. 4R). Colectada en Bajo Mono.

–*Andricus* sp.10 induce agallas hemisféricas en los tallos de *Quercus lancifolia* (Fig. 4A). Colectada en Piedra de Candela.

–*Andricus* sp.11 induce ensanchamiento conspicuos en los tallos de *Quercus lancifolia* (Fig. 4C). Colectada en Palmira.

–*Andricus* sp.12 induce agallas crípticas en las bellotas de *Quercus lancifolia* (Fig. 4B). Colectada en Finca Hill.

El segundo género más abundante fue *Neuroterus* Hartig. Todas las especies de este género se encontraron induciendo agallas en especies de robles blancos (secc. *Quercus*).

–*Neuroterus* sp.1 induce agallas cilíndricas, pubescentes, muy numerosas, en las hojas de *Quercus bumelioides* (Fig. 2O). Colectada en Volcán Barú, El Salto y en la Carretera de Volcancito.

–*Neuroterus* sp.2 induce agallas esféricas sobre las hojas y tallos de *Quercus bumelioides* (Fig. 3D). Colectada en el Volcán Barú y en el Parque Internacional la Amistad.

–*Neuroterus* sp.3 induce agallas crípticas en los tallos jóvenes de *Quercus bumelioides* (Fig. 2N). Colectada en el Volcán Barú.

–*Neuroterus* sp.4 induce agallas subesféricas pluriloculares en el nervio medio de las hojas de *Quercus bumelioides* (Fig. 2K). Colectada en el Volcán Barú, en el Parque Internacional la Amistad y en Volcán.

–*Neuroterus* sp.5 induce pequeñas cecidias de forma oval en las hojas de *Quercus bumelioides* (Fig. 2M). Colectadas en el Volcán Barú.

–*Neuroterus* sp.6 induce agallas en las yemas foliares de *Quercus bumelioides* (Fig. 2L). Colectada en el Volcán Barú.

–*Neuroterus* sp.7 induce agallas lenticulares en las hojas de *Quercus bumelioides* (Fig. 2P). Colectada en Volcán Barú y Piedra de Candela.

–*Neuroterus* sp.8 induce agallas cilíndricas, muy numerosas, en las hojas de *Quercus lancifolia* (Fig. 4G). Colectada en Finca Hill.

–*Neuroterus* sp.9 induce agallas pluriloculares de consistencia dura en las yemas de *Quercus bumelioides*. Colectada en el Volcán Barú.

El tercer género con más especies fue *Dryocosmus* Giraud. Las especies de este género encontradas en Panamá se caracterizan por inducir agallas en las hojas de las diferentes especies de *Quercus*.

–*Dryocosmus* sp.1 induce cecidias lenticulares unidas por un punto muy fino a las hojas de *Quercus bumelioides* (Fig. 3B). Colectada en el Volcán Barú.

–*Dryocosmus* sp.2 induce agallas vesiculares monotalámicas dispersas en las hojas de *Q. salicifolia* (Fig. 5G). Colectada en la Carretera de Volcancito y en el Volcán Barú.

–*Dryocosmus* sp.3 induce agallas vesiculares irregulares, agregadas, en hojas de *Quercus bumelioides* (Fig. 3C). Colectada en el Volcán Barú.

–*Dryocosmus* sp.4 induce cecidias piriformes, diminutas, en hojas de *Quercus bumelioides* (Fig. 3G). Colectada en el Volcán Barú.

–*Dryocosmus* sp.5 induce cecidias globosas irregulares, pluriloculares, en hojas de *Quercus bumelioides* (Fig. 3F). Colectada en el Volcán Barú.

–*Dryocosmus* sp.6 induce agallas cónicas pluriloculares en las hojas nuevas de *Quercus bumelioides* (Fig. 3A). Colectadas en la Carretera de Volcancito, El Salto, Alto Chiquero y en el Volcán Barú.

–*Dryocosmus* sp.7 induce cecidias esféricas en el peciolo de las hojas de *Quercus lancifolia* (Fig. 4F). Colectada en Palmira.

Cuatro especies con características morfológicas afines al género *Cynips* Linnaeus fueron encontradas en las muestras, al igual que las especies del género *Neuroterus* todas induciendo sus agallas en especies de robles de la sección *Quercus* (robles blancos).

–*Cynips* sp.1 induce agallas cónicas en el peciolo de las hojas de *Quercus bumelioides* (Fig. 3E). Colectada en el Volcán Barú, El Salto, Finca Hill y en la Carretera de Volcancito.

–*Cynips* sp.2 induce cecidias esféricas en tallos de *Quercus bumelioides* (Fig. 2F). Colectada en el Volcán Barú.

–*Cynips* sp.3 induce cecidias ovales en los tallos de *Quercus bumelioides* (Fig. 2H). Colectada en el Volcán Barú.

–*Cynips* sp.4 induce cecidias esféricas algodonosas plurilocu-

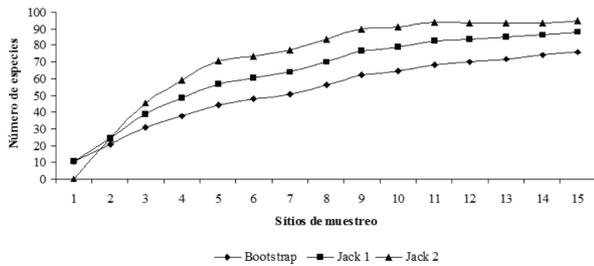


Fig. 6. Curva de acumulación de especies con los estimadores no paramétricos Jackknife 1, Jackknife 2 y Bootstrap. Las curvas alcanzaron una leve asíntota y estiman un número de morfotipos de agallas entre 76 y 95 para el área de estudio. // Species accumulation curve with non-parametric estimators Jackknife 1, Jackknife 2 and Bootstrap. The curves show a slight asymptote and estimate a number of gall morphotypes between 76 and 95 for the study area.

lares en hojas *Quercus lancifolia* (Fig. 4D). Colectadas en Cotito, Finca Hill y Piedra de Candela.

Una especie incluida en el género *Callirhytis* Förster fue colectada induciendo agallas globulares muy irregulares pluriloculares en el nervio medio de las hojas de *Q. salicifolia* (Fig. 5D). Colectada en la Carretera de Volcancito, Volcán Barú y Alto Chiquero.

Un porcentaje estimado en el 25% (11 agallas) de los 45 morfotipos de agallas de las cuales se obtuvo el adulto corresponden a formas sexuadas, mientras que de las restantes agallas solo se obtuvieron hembras y las evidencias morfológicas y fenológicas existentes apuntarían a que se trata de agallas de formas asexuales (ágamas).

Estimación de la riqueza de especies del área muestreada a partir de los muestreos realizados.

Las curvas de acumulación de especies construidas con los estimadores no paramétricos Jackknife 1, Jackknife 2 y Bootstrap basadas en los veinte meses de muestreo realizados en las 15 localidades ubicadas en la cordillera central de Panamá alcanzaron una leve asíntota y sugieren un número de agallas entre 76 y 95 para el área de estudio (Fig. 6).

Tribu Synergini

Se determinaron 11 especies de inquilinos en los 65 tipos de agallas colectadas. Diez especies pertenecen al género *Synergus*, de las cuales ocho son especies nuevas para la ciencia y dos, *Synergus nicaraguensis* Díaz & Gallardo y *S. mesoamericanus* Ritchie y Shorthouse, conocidas de Nicaragua y Guatemala, son citadas por primera vez para Panamá (Nieves-Aldrey & Medianero, 2011). Un género y una especie, *Agastoroxenia panamensis* Nieves-Aldrey & Medianero, han sido descritos recientemente para la región (Nieves-Aldrey & Medianero, 2010). El género de inquilinos descrito es el primero de este grupo trófico endémico de la Región Neotropical.

Especies de *Quercus* anfitrionas

Los muestreos se efectuaron en ocho de las nueve especies de *Quercus* consideradas válidas en Panamá (Tabla III); no se pudo colectar sobre *Q. costaricensis*, por lo inaccesible de la población. Nueve morfotipos de agallas inducidas por especies de los géneros *Amphibolips*, *Dryocosmus* y *Neuroterus* se colectaron sobre más de una especie de *Quercus*, aunque siempre pertenecientes a la misma sección del género. *Quer-*

cus bumelioides y *Q. lancifolia* (secc. *Quercus*) son las especies que comparten más tipos diferentes de agallas, con cinco en total. *Quercus bumelioides*, con 35 morfotipos de agallas, es la especie de *Quercus* que hospeda más especies de Cynipini, seguida de *Q. lancifolia* y *Q. salicifolia*, esta última de la sección Lobatae (Tabla III). De los 65 morfotipos de agallas colectadas 53% se encontraban en hojas, 37% en ramitas o ramas jóvenes producidas en la temporada, 4% en bellotas, 4% en yemas y 1% en amentos (Tabla III).

Riqueza por sitio de colecta

El Volcán Barú, que representa el punto más alto de la República de Panamá, con una altitud de 3475 metros, fue la localidad donde más agallas diferentes se colectaron (Tabla I). Otras localidades de importancia por su riqueza de agallas son Volcancito, El Salto (Distrito de Boquete) y las ubicadas en el corregimiento de Río Sereno (Distrito de Renacimiento), que es próximo a la frontera con Costa Rica (Tabla I). No se encontraron agallas en las poblaciones de *Quercus* que se encuentran en las localidades del centro y oriente del país: El Montuoso, Cerro Gaital y Cerro Chucanti (Fig. 1).

Parasitoides asociados a las agallas

Las agallas colectadas tienen una rica fauna de parasitoides asociados de diferentes familias de Chalcidoidea, la cual está aún casi por completo por estudiar. Entre los géneros más comunes destacan *Torymus* Dalman (Torymidae), *Eurytoma* Illiger, *Sycophila* Walker (Eurytomidae), *Eupelmus* Dalman (Eupelmidae), *Aprostocetus* Westwood (Eulophidae) y *Ormyrus* Westwood, (Ormyridae); este último género incluye tres especies: *O. venustus* Hanson, *O. unifasciatipennis* Girault y *O. hegeli* Girault; esta última se cita por primera vez para el Neotrópico, y fue obtenida de agallas de *Disholcaspis bisethiae* en *Q. lancifolia*, en la localidad de Río Sereno (Renacimiento), próxima a la frontera con Costa Rica. Adicionalmente, de las agallas han emergido tres especies de la superfamilia Ichneumonoidea: *Clistopyga moraviae* Gauld (Ichneumonidae), una especie del género *Bracon* Fabricius y otra del género *Psenobolus* Reinhard (Braconidae).

La fauna neotropical de Cynipidae

Sobre la base de los resultados de campo y de la revisión de la literatura, se concluye que la fauna actual en el Neotrópico de la familia Cynipidae queda constituida por seis tribus, 21 géneros y 45 especies, de las cuales 41 son nativas y 4 han sido introducidas en esta región biogeográfica (Tabla IV, Apéndice I). Cabe destacar que no han sido descritas especies de los géneros *Callirhytis*, *Cynips*, *Dryocosmus* y *Neuroterus* pero su presencia en el Neotrópico está confirmada por los resultados de este estudio.

Discusión

Los resultados obtenidos confirman la hipótesis inicial de este trabajo de que las especies de *Quercus* distribuidas en las montañas de Panamá albergan una fauna rica de especies de la familia Cynipidae. El número de géneros de la tribu Cynipini colectados en Panamá (sin incluir dos nuevos géneros que se encuentran en proceso de estudio y descripción) es similar en diversidad a las cifras del continente europeo. Los resultados de este estudio concuerdan con un escenario en el que, después de las dos últimas glaciaciones en las que las especies de *Quercus* encontraron las condiciones climáticas

Tabla III. Especies de *Quercus* de Panamá muestreadas: número aproximado de individuos revisados por muestreo, número de agallas encontradas y su distribución por órgano de la planta. // Panamanian *Quercus* species sampled: approximate number of trees sampled on each visit, number of galls found and where in the trees they were collected. **IND = N°** individuos revisados por muestreo

Especie de <i>Quercus</i>	Sección	IND	Agallas encontradas						
			n° total	hoja	Ramitas jóvenes	bellotas	amentos	yemas	
<i>Q. salicifolia</i>	Lobatae	300	14	4	7	2	1	-	
<i>Q. benthamii</i>	Lobatae	4	2	1	1	-	-	-	
<i>Q. cortesii</i>	Lobatae	3	3	1	2	-	-	-	
<i>Q. gulielmi-treleasei</i>	Lobatae	15	-	-	-	-	-	-	
<i>Q. humboldtii</i>	Lobatae	15	-	-	-	-	-	-	
<i>Q. bumelioides</i>	Quercus	275	35	19	13	-	-	3	
<i>Q. lancifolia</i>	Quercus	200	20	14	5	1	-	-	
<i>Q. insignis</i>	Quercus	25	3	1	1	-	-	1	

Tabla IV. Relación de especies de Cynipidae citadas en la Región Neotropical y su distribución por país (Arg = Argentina; Chi = Chile; Col = Colombia; CRi = Costa Rica; Gua = Guatemala; Mex = México; Pma = Panamá; Nic = Nicaragua; Uru = Uruguay). Con * especies introducidas en la región. // List of species of Cynipidae recorded from the Neotropical Region, with their distribution by countries (Arg = Argentina; Chi = Chile; Col = Colombia; CRi = Costa Rica; Gua = Guatemala; Mex = Mexico; Pma = Panama; Nic = Nicaragua; Uru = Uruguay). With * species introduced into the region.

TRIBU	PAÍS	REFERENCIA
Tribu Aylacini		
<i>Phanacis hypochoeridis*</i>	Chi-Arg	Pujade-Villar & Díaz 2001
<i>Timaspis cichorii*</i>	Chi	Nieves-Aldrey & Grez 2007
Tribu Cynipini		
<i>Acraspis fugiensi</i>	Gua	Kinsey 1936, Weld 1952
<i>Amphibolips aliciae</i>	Pma	Medianero & Nieves-Aldrey 2010a
<i>Amphibolips castroviejoi</i>	Pma	Medianero & Nieves-Aldrey 2010a
<i>Amphibolips dampfi</i>	Mex	Kinsey 1937b
<i>Amphibolips salicifoliae</i>	Pma	Medianero & Nieves-Aldrey 2010a
<i>Andricus costaricensis</i>	CRi	Melika <i>et al.</i> , 2009
<i>Andricus guatemalensis</i>	Gua	Cameron 1883
<i>Andricus imitator</i>	Gua	Cameron 1883; Liljeblad & Ronquist 1998
<i>Atrusca luminata</i>	Gua	Kinsey 1936; Weld 1952
<i>Atrusca lucaris</i>	Gua	Kinsey 1936; Weld 1952
<i>Bassetia caulicola</i>	Pma	Medianero & Nieves-Aldrey 2010b
<i>Disholcaspis bettyanne</i>	Pma	Medianero & Nieves-Aldrey 2011
<i>Disholcaspis bisethiae</i>	Pma	Medianero & Nieves-Aldrey 2011
<i>Loxaulus championi</i>	Pma	Medianero <i>et al.</i> 2011a
<i>Loxaulus panamensis</i>	Pma	Medianero <i>et al.</i> 2011a
<i>Odontocynips championi</i>	Pma-Gua	Cameron 1883; Medianero <i>et al.</i> 2011b
<i>Odontocynips hansonii</i>	CRi-Pma	Pujade-Villar 2008; Medianero <i>et al.</i> 2011b
<i>Plagiotrochus amentii*</i>	Arg	Weld 1952; Nieves-Aldrey & Grez 2007
Tribu Eschatocerini		
<i>Eschatocerus acaciae</i>	Uru	Dalla Torre & Kieffer 1910; Weld 1952
<i>Eschatocerus myriadeus</i>	Arg	Weld 1952
<i>Eschatocerus niger</i>	Arg	Weld 1952
Tribu Paraulacini		
<i>Cecinothofagus gallaecoihue</i>	Chi-Arg	Nieves-Aldrey <i>et al.</i> 2009
<i>Cecinothofagus gallaelenga</i>	Chi-Arg	Nieves-Aldrey <i>et al.</i> 2009
<i>Cecinothofagus ibarraii</i>	Chi-Arg	Nieves-Aldrey <i>et al.</i> 2009
<i>Paraulax perplexa</i>	Chi	Dalla Torre & Kieffer 1910
<i>Paraulax queulensis</i>	Chi	Nieves-Aldrey <i>et al.</i> 2009
<i>Paraulax ronquisti</i>	Chi	Nieves-Aldrey <i>et al.</i> 2009
Tribu Pediaspidini		
<i>Pediaspis aceris*</i>	Arg	Pujade-Villar & Díaz 2001
Tribu Synergini		
<i>Agastoroxenia panamensis</i>	Pma	Nieves-Aldrey & Medianero 2010
<i>Synergus baruensis</i>	Pma	Nieves-Aldrey & Medianero 2011
<i>Synergus chiricanus</i>	Pma	Nieves-Aldrey & Medianero 2011
<i>Synergus colombianus</i>	Col	Nieves-Aldrey 2005
<i>Synergus cultratus</i>	Gua	Ritchie & Shorthouse 1987
<i>Synergus elegans</i>	Pma	Nieves-Aldrey & Medianero 2011
<i>Synergus filicornis</i>	Gua	Cameron 1883
<i>Synergus gabrieli</i>	Pma	Nieves-Aldrey & Medianero 2011
<i>Synergus kinseyi</i>	Gua	Ritchie & Shorthouse 1987
<i>Synergus laticephalus</i>	Pma	Nieves-Aldrey & Medianero 2011
<i>Synergus luteus</i>	Pma	Nieves-Aldrey & Medianero 2011
<i>Synergus mesoamericanus</i>	Gua-Pma	Ritchie & Shorthouse 1987
<i>Synergus nicaraguensis</i>	Nic-Pma	Díaz & Gallardo 1998
<i>Synergus ramoni</i>	Pma	Nieves-Aldrey & Medianero 2011
<i>Synergus rufinotaulis</i>	Pma	Nieves-Aldrey & Medianero 2011

adecuadas para distribuirse desde Norteamérica por el corredor montañoso de Centroamérica (Oh & Manos, 2008) y llegar, hace unos 3400 años al altiplano de Santafé de Bogotá (Kappelle, 1996), las poblaciones de Cynipini y sus inquilinos Synergini siguieron el patrón de distribución de sus plantas hospedantes, logrando establecerse y conformar una fauna comparable en diversidad a la de las Regiones Paleártica y Neártica. Las montañas tropicales tienen una gran variedad de hábitat y climas a lo largo de su gradiente altitudinal, lo que resulta en una marcada diferencia entre las tierras altas y las bajas. Debido a estas diferencias ambientales presentan, al igual que las islas, altos niveles de endemismo (Major, 1988). Estos últimos niveles de endemismo se han visto claramente reflejados en las poblaciones de Cynipidae de Panamá aquí estudiadas. Por otra parte, estos mismos resultados indican que, al menos en las montañas de Panamá, esta fauna, ligada inevitablemente a las poblaciones de *Quercus*, se encuentra altitudinalmente muy aislada (entre 1000-3100 m), fraccionada y con la mayoría de la especies presentes en bajas densidades, debido a las actividades agropecuarias que se desarrollan en estas áreas y la creciente degradación y sustitución de los bosques montanos de *Quercus* por cultivos u otras formaciones vegetales. La ausencia de agallas en las áreas muestreadas del centro y oriente del país que hemos constatado en los muestreos de las poblaciones relictas de *Quercus* existentes en dichas áreas, sugiere extinciones locales de las especies debidas a la fragmentación de las poblaciones de estas quercíneas (Fig. 1). Un elemento adicional que complica la situación de las poblaciones de *Quercus* y cinípidos en Panamá son los efectos del llamado calentamiento global, ya que estudios con polen realizados en la cordillera del Talamanca en Costa Rica indican que durante los últimos 18.000 años los bosques de *Quercus* se han desplazado a diferentes alturas en busca de las condiciones climáticas (principalmente temperatura) apropiadas para su desarrollo (Kappelle, 1996). Como en Panamá las poblaciones de *Quercus* crecen en los sitios de mayor altitud, cualquier aumento en la temperatura actual de la zona donde crecen estos árboles se convertiría en un factor limitante para el desarrollo de dichas especies arbóreas, lo que traería como consecuencia la pérdida de la mayor parte de la fauna asociada a estas especies incluyendo los cinípidos.

Los estimadores de riqueza potencial de especies que hemos usado en este trabajo calculan la presencia de entre 76 y 95 especies de cinípidos para el área de estudio. Hay que matizar, sin embargo, que la cifra real será menor debido a la alternancia de generaciones, sexuada y asexuada, que presentan las especies de la tribu Cynipini asociadas a fagáceas. Estas especies producen agallas, en cada una de las dos generaciones, casi siempre morfológicamente distintas. Cabe por ello pensar que algunos de los morfotipos de agallas atribuidos a especies distintas pudieran corresponder en realidad a dos morfotipos de las generaciones alternantes de una misma especie. Para poner en correspondencia los mencionados morfotipos sería necesario completar o cerrar los ciclos biológicos de las especies, ya sea mediante experimentos de infección controlada, unido a más observaciones detalladas de campo, o mediante trabajos de marcadores moleculares, como los que se han realizado o se vienen efectuando con especies paleárticas, mucho mejor conocidas. No cabe esperar, sin embargo, que dichos estudios de las especies panameñas puedan completarse a corto plazo.

Taxonómicamente los resultados también confirman la idea del uso inadecuado de caracteres morfológicos para la

definición de los géneros de la tribu Cynipini (Dailey & Menke, 1980; Melika & Abrahamson, 2002; Liljeblad *et al.*, 2008). Son muchas las homoplasias encontradas en las especies inductoras en este estudio, por lo que la clasificación dentro de un determinado género se convierte en una tarea difícil. En consecuencia solo en los casos donde existen sinapomorfias se ha decidido proponer nuevos géneros. Lamentablemente las recientes sinonimias de muchos de los géneros de Cynipini del Neártico realizada por Melika & Abrahamson (2002), aunque buscaba ordenar la clasificación dentro de Cynipini, quedó incompleta y complicó más la situación ante la falta de información de las especies neotropicales. El mencionado trabajo necesita una mayor revisión, ya que no contó con una adecuada revisión de todos los caracteres morfológicos (Melika *et al.*, 2010).

De los géneros de Cynipini encontrados en este estudio, cinco son de distribución exclusivamente americana: *Ampibolips*, *Bassettia*, *Disholcaspis*, *Loxaulus* y *Odontocynips*. Los otros cinco géneros tienen representantes en otras zonas zoogeográficas del planeta, aunque géneros como *Andricus*, *Callirhytis* y *Neuroterus* son muy diversos en Norteamérica (Burks, 1979), lo que se refleja en nuestros resultados, ya que los géneros *Andricus* y *Neuroterus* fueron de los más ricos en especies en Panamá. Dada su dificultad taxonómica, su estudio no ha podido ser abordado en este trabajo, quedando a la espera de su revisión en los próximos años.

Una aclaración especial merece la cita en Panamá del género *Cynips*. Kinsey (1936) incluyó tres especies colectadas en Guatemala dentro de este género, dos dentro del complejo *Dugesii* del subgénero *Atrusca* y otra dentro del complejo *Arida* del subgénero *Acraspis*. Weld (1952) le dio estatus de género a los subgéneros de Kinsey (1936), y el género *Cynips* (subgénero *Cynips* de Kinsey) quedó restringido al Paleártico. Individuos obtenidos de cuatro morfotipos diferentes de agallas colectadas en Panamá presentan características morfológicas similares a especies del género *Cynips* sin corresponder a ninguno de los subgéneros de *Cynips* bajo el concepto de Kinsey o los géneros de Weld. Futuros estudios deberán esclarecer si estos ejemplares deben atribuirse finalmente al género *Cynips* o a uno o más géneros nuevos.

La presencia de los géneros *Bassettia* y *Loxaulus* en Panamá amplía considerablemente la distribución geográfica de estos géneros, los cuales solo habían sido citados de Estados Unidos (Medianero & Nieves-Aldrey, 2010b; Medianero *et al.*, 2011a).

Conclusión final

Los datos obtenidos en este estudio permiten concluir que la distribución global de la familia Cynipidae, principalmente de las tribus Cynipini y Synergini, deberá ser revisada, ya que los escasos registros que se tiene de la familia en el Neotrópico se deben básicamente a falta de muestreos en la región y no a la ausencia de la familia en la misma. Los resultados también permiten concluir que las poblaciones de la familia Cynipidae, al menos en Panamá, son altamente vulnerables y se encuentran amenazadas de extinción debido a la fuerte presión que reciben por las actividades antropogénicas en las áreas donde crecen sus hospedadores obligados del género *Quercus*.

Agradecimiento

A Elvis Segundo por su ayuda en los muestreos de campo, a Jorge Ceballos (STRI), Laura Tormo y Marta Furió (MNCN) por su asistencia técnica con el SEM. A Alex Espinoza y Carmen Galdames por su ayuda con la identificación y ubicación de las poblaciones de *Quercus* en Panamá. A Fabiana Gallardo y Leopoldo Castro por sus correcciones y comentarios al manuscrito. Enrique Medianero fue apoyado por una beca otorgada por el IFARHU-SENACYT y la Universidad de Panamá y JLNA fue en parte apoyado con los proyectos de investigación CGL2005-01922/BOS, CGL2009-10111 y CGL-2010-15786.

Referencias bibliográficas

- ABRAHAMSON, W.G., M.D. HUNTER, G. MELIKA & P. PRICE 2003. Cynipid gall-wasp communities correlate with oak chemistry. *Journal of Chemical Ecology*, **29**: 209-223.
- BREEDLOVE, D. 2001. Fagaceae. Pp. 1076-1084 in: STEVENS, W.D., U.C. ULLOA, A. POOL & O.M. MONTIEL (eds.), *Flora de Nicaragua*. Monographs in Systematic Botany. Missouri Botanical Garden, **85**(2).
- BURGER, W. 1977. Fagaceae. In: BURGER, W. (ed.), *Flora Costaricensis. Fieldiana: Botany*, **40**: 59-82.
- BURKS, B. D. 1979. Superfamily Cynipoidea. Pp. 1045-1107 in: KROMBEIN, K.V, P. D. HURD, D.R. SMITH & B.D. BURKS (eds.), *Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico*. Volume 1. Symphyta and Apocrita. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- CAMERON, P. 1883. Zoology. Insecta. Hymenoptera. *Biologia Centrali-Americana*. Vol. 1. 497 pp. + 120 pl.
- COLWELL, R.K. 2009. *EstimateS*: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- CORREA, M., C. GALDAMES & M. STAPF 2004. *Catálogo de las plantas vasculares de Panamá*. Quebecor World Bogotá, Santafé de Bogotá, 599 pp.
- CSÓKA, G., G. STONE, G. MELIKA 2005. Biology, ecology, and evolution of gall-inducing Cynipidae. Pp. 574-642 in: RAMAN, A., C. SCHAEFFER & T. WITHERS (eds.) *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing Arthropods*. Science Publishers, Inc.
- DAILEY, D.C. & A.S. MENKE 1980. Nomenclatorial notes on North American Cynipidae (Hymenoptera). *Pan-Pacific Entomologist*, **56**: 170-174.
- DALLA TORRE, K.W. & J.J. KIEFFER 1910. *Cynipidae*. Das Tierreich, 24. Friedlander & Sohn, Berlin. 35 + 891 pp.
- D'ARCY, W.G. 1987. *Flora of Panama*. Checklist and index. Part I. *Monographs in Systematic Botany*. Missouri Botanical Garden, **18**(2): 1-672.
- DE SANTIS, L., P. FIDALGO, & S. OVRUSKI 1993. Himenópteros parasitoides de los géneros *Aditrochus* Ruebsaamen y *Espinosa* Gahan (Insecta, Hymenoptera, Pteromalidae) asociados a agallas en *Nothofagus* (Fagaceae) del sur de Argentina y Chile. *Acta entomologica Chilena*, **18**: 133-146.
- DÍAZ, N.B. 1981. Cinipoideos galígenos e inquilinos de la República Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, **39** (1980): 221-226.
- DÍAZ, N.B. & L. DE SANTIS 1975. Las agallas esferoidales del algarrobo de Chile. *Neotrópica*, **21**: 89-93.
- DÍAZ, N.B. & F. GALLARDO 1998. *Synergus nicaraguensis* una nueva especie de agastoparásitoide de la familia Cynipidae (Hymenoptera: Cynipoidea). *Revista nicaragüense de entomología*, **43**: 41-51.
- DÍAZ, N.B. & F.E. GALLARDO 2002. Cynipoidea. Pp. 617-630 in: LLORENTE BOUSQUETS, J.E. & J.J. MORRONE (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, III*. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- DÍAZ, N.B., F.E. GALLARDO & S.P. DURANTE 2002. Estado del conocimiento de los Cynipoidea en la Región Neotropical (Hymenoptera). Pp. 231-237 in: COSTA, C., S.A. VANIN, J.M. LOBO & A. MELIC (eds.). *Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática: Pribes 2002*. SEA & Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED), Zaragoza, 330 pp.
- DÍAZ, N.B., F.E. GALLARDO & A.L. GADDI 2008. Cinipoideos (Himenópteros). Pp. 121-125 in: OCEGUEDA, S. & J. LLORENTE-BOUSQUETS (coords.). *Catálogo taxonómico de especies de México. En Capital natural de México, I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO. México, CDI.
- FONTAL-CAZALLA, F., M.L. BUFFINGTON, G. NORDLANDER, J. LILJEBLAD, P. ROS-FARRÉ, J.L. NIEVES-ALDREY, J. PUJADE-VILLAR & F. RONQUIST 2002. Phylogeny of the Eucoilinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae). *Cladistics*, **18**: 154-199.
- HOUARD, C. 1933. *Les Zoocécidies des Plantes de l'Amérique du Sud et de l'Amérique Centrale*. Librairie Scientifique A. Hermann, Paris, 519 pp.
- KAPPELLE, M. 1996. *Los bosques de roble (Quercus) de la Cordillera de Talamanca*. Costa Rica, Heredia: INBio; Holland: University of Amsterdam, 336 pp.
- KINSEY, A.C. 1920. Phylogeny of cynipid genera and biological characteristics. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **42**: 357-402.
- KINSEY, A.C. 1936. *The origin of the higher categories in Cynips*. Indiana University, Publication of Science Series **4**: 1-334.
- KINSEY, A.C. 1937a. New Mexican gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). *Revista de Entomología*, **7**: 7-39.
- KINSEY, A.C. 1937b. New Mexican gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). II. *Revista de Entomología*, **7**: 428-471.
- KINSEY, A.C. 1938. New Mexican gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). IV. *Proceedings of Indiana Academy of Science*, **47**: 261-280.
- LILJEBLAD, J. & F. RONQUIST 1998. A phylogenetic analysis of higher level gall wasp relationships (Hymenoptera: Cynipidae). *Systematic Entomology*, **23**: 229-252.
- LILJEBLAD, J., F. RONQUIST, J.L. NIEVES-ALDREY, F. FONTAL-CAZALLA, P. ROS-FARRÉ, D. GAITROS & J. PUJADE-VILLAR 2008. A fully web-illustrated morphological phylogenetic study of relationships among oak gall wasps and their closest relatives (Hymenoptera: Cynipidae). *Zootaxa*, **1796**: 1-73.
- LILJEBLAD, J., J.L. NIEVES-ALDREY, S. NESER & G. MELIKA 2011. Adding another piece to the puzzle: the description of a South African gall wasp and a new tribe (Hymenoptera: Cynipidae). *Zootaxa*, **2806**: 35-52.
- LIU, Z. & F. RONQUIST 2006. Familia Cynipidae. Pp. 839-849 in: FERNÁNDEZ, F. & M.J. SHARKEY (eds.). *Introducción a los Hymenoptera de la región Neotropical*. Universidad Nacional de Colombia & Sociedad Colombiana de Entomología, Bogotá, 893 pp.
- LIU, Z., M. ENGEL & D.A. GRIMALDI 2007. Phylogeny and geological history of the Cynipoid wasp (Hymenoptera: Cynipoidea). *American Museum Novitates*, **3583**: 48 pp.
- MAJOR, J. 1988. Endemism: A botanical perspective. Pp. 117-146 in: MAYERS, A.A. & P.S. GILLER (eds.). *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, London & New York, xiv + 578 pp.
- MEDIANERO, E. & J.L. NIEVES-ALDREY 2010a. The genus *Amphibolips* Reinhard (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini) in the Neotropics, with description of three new species from Panama. *Zootaxa*, **2360**: 47-62.
- MEDIANERO, E. & J.L. NIEVES-ALDREY 2010b. Description of the first Neotropical species of *Bassettia* Ashmead (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini) from Panama. *Graellsia*, **66**(2): 213-220.
- MEDIANERO, E. & J.L. NIEVES-ALDREY 2011. First record of the genus *Disholcaspis* Dalla Torre & Kieffer (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini) in the Neotropics, with description of two new species from Panama. *Zootaxa*, **2802**: 23-33.

- MEDIANERO, E., J.L. NIEVES-ALDREY & G. MELIKA 2011a. Two new neotropical species of oak gall wasps of the genus *Loxaulus* Mayr (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini) from Panama. *Zootaxa*, **2811**: 37-46.
- MEDIANERO, E., J.L. NIEVES-ALDREY & J. PUJADE-VILLAR 2011b. The genus *Odontocynips* Kieffer (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini) in Panama, with redescription of *Cynips championi* Cameron 1883. *Graellsia*, **67**: 35-46.
- MELIKA, G. 2006. Gall Wasps of Ukraine. Cynipidae. *Vestnik zoologii*, supplement **21**(1-2). 644 pp.
- MELIKA, G. & W.G. ABRAHAMSON 2002. Review of the world genera of oak cynipid wasps (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini). Pp. 150-190 in: MELIKA, G. & C. THURÓCZY (eds.). *Parasitic Wasps: Evolution, Systematics, Biodiversity and Biological Control. International Symposium: "Parasitic Hymenoptera: Taxonomy and Biological Control"* (14-17 May 2001, Kőszeg, Hungary). Agroinform, Budapest.
- MELIKA, G., N. PÉREZ-HIDALGO, P. HANSON & J. PUJADE-VILLAR 2009. New species of oak gallwasp from Costa Rica (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini). *Dugesiana*, **16**: 35-39.
- MELIKA, G., J. PUJADE-VILLAR, Y. ABE, C.T. TANG, J. NICHOLLS, N. WACHI, M.M. YANG, Z. PÉNZES, G. CSÓKA & G.N. STONE 2010. Palearctic oak gallwasps galling oaks (*Quercus*) in the section Cerris: re-appraisal of generic limits, with descriptions of new genera and species (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini). *Zootaxa*, **2470**: 1-79.
- NIEVES-ALDREY, J.L. 1985. Biología de *Plagiotrochus amenti* Tav. (Hym., Cynipidae), cinípido cecidógeno nocivo para el alcornoque. Acta do II. Congresso Ibérico de Entomologia, Suplemento N° 1, *Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia*, **1**: 105-115.
- NIEVES-ALDREY, J.L. 2001. *Hymenoptera, Cynipidae*. In: *Fauna Ibérica*, vol. 16. RAMOS, M.A. et al. (eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid, 636 pp.
- NIEVES-ALDREY, J.L. 2005. Notes on the Neotropical species of *Synergus* (Hymenoptera, Cynipidae), with description of a new species from Colombia. *Canadian Entomologist*, **137**: 501-508.
- NIEVES-ALDREY, J.L. & A. GREZ 2007. Two cynipids species inducing galls to herbaceous weeds (Hym., Cynipidae) introduced in Chile. *Agrociencia*, **41**: 921-927.
- NIEVES-ALDREY J.L. & E. MEDIANERO 2010. *Agastoroxenia panamensis*, a new genus and species of inquiline oak gallwasps (Hymenoptera: Cynipidae: Synergini) of the Neotropics. *Annals of the Entomological Society of America*, **103**: 492-499.
- NIEVES-ALDREY, J.L. & E. MEDIANERO 2011. Taxonomy of inquilines of oak gall wasps of Panama, with description of eight new species of *Synergus* Hartig (Hymenoptera, Cynipidae, Synergini). *Zootaxa*, **2774**: 1-47.
- NIEVES-ALDREY, J.L., J. LILJEBLAD, M. HERNÁNDEZ-NIEVES, A. GREZ & J.A.A. NYLANDER 2009. Revision and phylogenetics of the genus *Paraulax* Kieffer (Hymenoptera, Cynipidae) with biological notes and description of a new tribe, a new genus and five new species. *Zootaxa*, **2200**: 1-40.
- NYLANDER, J.A.A. 2004. *Bayesian phylogenetics and the evolution of gall wasps*. PhD. Thesis. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology, 937. 40 pp.
- OH, S-H. & P.S. MANOS 2008. Molecular phylogenetics and cupule evolution in Fagaceae as inferred from nuclear CRABS CLAW sequences. *Taxon*, **57**: 434-451.
- PRICE, P.W., W.G. ABRAHAMSON, M.D. HUNTER & G. MELIKA 2004. Using gall wasps on oaks to test broad ecological concepts. *Conservation Biology*, **18**: 1405-1416.
- PUJADE-VILLAR, J. 2008. Description of *Odontocynips hansonii* n. sp., from Costa Rica (Hymenoptera: Cynipidae). *Dugesiana*, **15**: 79-85.
- PUJADE-VILLAR, J. & N.B. DÍAZ 2001. Cinípidos galígenos introducidos en América del Sur (Hymenoptera: Cynipoidea: Cynipidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, **60**: 209-214.
- PUJADE-VILLAR, J. & P. HANSON 2006. Familia Cynipidae: Las avispa cecidógenas. Pp. 293-302 in: HANSON, P.E. & I.D. GAULD (eds.). *Hymenoptera de la región neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute*, **77**. The American Entomological Institute, Gainesville. 994 pp.
- PUJADE-VILLAR, J., L. GARBIN, P. MARTÍNEZ & N. DÍAZ 2008. On the biological cycle of the gall wasp *Plagiotrochus suberi* Weld 1926 (Hymenoptera: Cynipoidea: Cynipidae) in the circum-Mediterranean region. *Contributions to Zoology*, **77**: 249.
- PUJADE-VILLAR, J., A. EQUIHUA-MARTÍNEZ, E.G. ESTRADA-VENEGAS & C. CHAGOYÁN-GARCÍA 2009. Estado de conocimiento de los *Cynipini* en México (Hymenoptera: Cynipidae), perspectivas de estudio. *Neotropical Entomology*, **38**: 809-821.
- RITCHIE, A.J. & J.D. SHORTHOUSE 1987. A review of the species of *Synergus* from Guatemala, with notes on *Cynips guatemalensis* Cameron (Hymenoptera: Cynipidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **89**: 230-241.
- RONQUIST, F. 1994. Evolution of parasitism among closely related species: Phylogenetic relationships and the origin of inquilinism in gall wasps. *Evolution*, **48**: 241-266.
- RONQUIST, F. 1999. Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zoologica Scripta*, **28** (1-2): 139-164.
- RONQUIST, F. & G. NORDLANDER 1989. Skeletal morphology of an archaic cynipoid, *Ibalia rufipes* (Hymenoptera, Ibalidae). *Entomologica Scandinavica Supplements*, **33**: 1-60.
- STONE, G.N., K. SCHÖNRÖGGE, R.J. ATKINSON, D. BELLIDO & J. PUJADE-VILLAR 2002. The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review of Entomology*, **47**: 633-668.
- WELD, L.H. 1926. *Field notes on gall-inhabiting cynipids wasp with descriptions of a new species. Proceedings of the United States National Museum*, **68**: 1-131.
- WELD, L. H. 1952. *Cynipoidea (Hym.) 1905-1950*. Privately published, Ann Arbor, Michigan, 351 pp.

Apéndice I. Lista actualizada de los Cynipidae de la Región Neotropical

Superfamilia Cynipoidea Latreille 1802

Familia Cynipidae Latreille 1802

Subfamilia Cynipinae Latreille 1802

Tribu Aylacini Ashmead 1903

Phanacis Förster 1860

- *Phanacis hypochoeridis* Kieffer 1887. Introducida. Induce agallas caulinares conspicuas en los tallos de *Hypochoeridis glabra* (Asteraceae). Citada para Chile y Argentina (Pujade-Villar & Díaz, 2001; Nieves-Aldrey & Grez, 2007).

Timaspis Mayr 1881

- *Timaspis cichorii* Kieffer 1909. Introducida. Induce agallas crípticas en los tallos de *Cichorium intybus* (Asteraceae). Citada para Chile (Nieves-Aldrey & Grez, 2007).

Tribu Cynipini Latreille 1802

Acraspis Mayr 1881

- *Acraspis fugiens* Kinsey 1936. Induce agallas esféricas, algo ensanchadas en la base, en las hojas de *Quercus rugosa* (= *Q. decipiens*). Citada para Guatemala (Kinsey, 1936; Weld, 1952).

Amphibolips Reinhard 1865

- *Amphibolips aliciae* Medianero & Nieves-Aldrey 2010. Induce cecidias globulares en las ramitas de *Quercus salicifolia*. Citada para Panamá (Medianero & Nieves-Aldrey, 2010a).
- *Amphibolips castroviejoi* Medianero & Nieves-Aldrey 2010. Induce cecidias globulares de 45 a 58 mm de diámetro en las ramitas de *Quercus salicifolia*. Citada para Panamá (Medianero & Nieves-Aldrey, 2010a).
- *Amphibolips dampfi* Kinsey 1937b. Induce agallas tipo "manzana" similares a las de *A. castroviejoi* en tallos de *Quercus ocoteaefolia*. Citada en Oaxaca, México (Kinsey, 1937b). Esta especie es la única en el área geográfica de México que corresponde a la Región Neotropical.
- *Amphibolips salicifoliae* Medianero & Nieves-Aldrey 2010a. Induce cecidias globulares en las hojas de *Quercus salicifolia*. Citada para Panamá (Medianero & Nieves-Aldrey, 2010a).

Andricus Hartig 1840

- *Andricus costaricensis* Pujade-Villar & Melika 2009. Induce ensanchamientos conspicuos en los tallos de *Quercus costaricensis*. Representa la segunda especie de la tribu Cynipini citada para Costa Rica (Melika *et al.*, 2009).
- *Andricus guatemalensis* (Cameron 1883). Induce agallas algodonosas de forma esférica con la cámara larval muy lignificada en el nervio central de las hojas de *Quercus spp.* Citada para Guatemala y México (Cameron, 1883) y ahora también (nueva cita) en Panamá. Estudios recientes sugieren que esta especie podría ser incluida en un nuevo género de la tribu Cynipini.
- *Andricus*(=*Adleria*) *imitator* Cameron 1883. Induce agallas esféricas algodonosas de gran tamaño en las ramitas o pequeñas ramas de *Quercus sp.* Citada para Guatemala (Cameron, 1883; Liljeblad & Ronquist, 1998). Especie descrita solamente a partir de la agalla. Al igual que la anterior habría que incluirla en un nuevo género.

Atrusca Kinsey 1930

- *Atrusca luminata* Kinsey 1936. Induce cecidias esféricas monotálamicas unidas por un punto muy fino al nervio medio de las hojas de *Quercus rugosa* (= *Q. decipiens*). Citada únicamente de Guatemala (Kinsey, 1936; Weld, 1952).
- *Atrusca lucaris* Kinsey 1936. Induce cecidias esféricas monotálamicas más pequeñas que las de *A. luminata*, unidas por un punto muy fino al nervio medio de las hojas de *Quercus pilicaulis*. Citada únicamente de Guatemala (Kinsey, 1936; Weld, 1952).

Bassettia Ashmead 1887

- *Bassettia caulicola* Medianero & Nieves-Aldrey 2010b. Induce agallas crípticas en los tallos de *Q. bumelioides*. Citada para Panamá (Medianero & Nieves-Aldrey, 2010b).

Disholcaspis Dalla Torre & Kieffer 1910

- *Disholcaspis bettyannae* Medianero & Nieves-Aldrey 2011. Induce agallas esféricas monotálamicas en forma de un brote con una cámara central ovoide, en ramas de *Quercus bumelioides*. Citada para Panamá (Medianero & Nieves-Aldrey, 2011).
- *Disholcaspis bisethiae* Medianero & Nieves-Aldrey 2011. Induce agallas subesféricas similares a las de *D. bettyannae*, pero esta especie forma agregados de 10 o más agallas en los tallos de *Quercus lancifolia*. Citada para Panamá (Medianero & Nieves-Aldrey, 2011).

Loxaulus Mayr 1881

- *Loxaulus championi* Medianero & Nieves-Aldrey 2011. Induce agallas caulinares conspicuas en los tallos de *Q. bumelioides*. Citada para Panamá (Medianero *et al.*, 2011a).
- *Loxaulus panamensis* Medianero & Nieves-Aldrey 2011. Induce agallas crípticas en los tallos de *Q. bumelioides*. Citada para Panamá (Medianero *et al.*, 2011a).

Odontocynips Kieffer 1910

- *Odontocynips championi* (Cameron 1883). Induce agallas globulares muy irregulares en los tallos de *Quercus bumelioides*. Citada para Panamá y Guatemala (Cameron, 1883; Dalla Torre & Kieffer, 1910; Medianero *et al.*, 2011b). Constituía la única especie citada para Panamá hasta 2010. Descrita sobre la base de agallas colectadas por George Champion en 1882 en las montañas de Chiriquí.
- *Odontocynips hansonii* Pujade-Villar 2008. Induce agallas globulares, irregulares, pluriloculares en las ramas de *Quercus insignis* y *Q. lancifolia*. Se conoce de Costa Rica y Panamá (Pujade-Villar, 2008; Medianero *et al.*, 2011b). Esta especie fue la primera de la tribu Cynipini citada para Costa Rica y la segunda del género *Odontocynips*.

Plagiotrochus Mayr 1881

- *Plagiotrochus amenti* Kieffer 1901 (= *P. suberi* Weld 1926). Introducida. Induce agallas crípticas en ramas de *Quercus robur* y *Q. suber*. Citada en los Estados Unidos y Argentina (Weld, 1926, 1952; Nieves-Aldrey, 1985, 2001; Pujade-Villar & Díaz, 2001; Nieves-Aldrey & Grez, 2007; Pujade-Villar *et al.*, 2008).

Tribu Eschatocerini Ashmead 1903

Eschatocerus Mayr 1881

- *Eschatocerus acaciae* Mayr 1881. Induce agallas conspicuas, esferoides u ovoides en los tallos de *Acacia caven*, *A. farnesiana* y *Prosopis spp.* (Fabaceae). Citada para Uruguay (Dalla Torre & Kieffer, 1910; Houard, 1933; Weld 1952) y Argentina (Díaz & De Santis, 1975; Díaz, 1981).
- *Eschatocerus myriadeus* Kieffer & Joergensen 1910. Induce agallas hemisféricas en los tallos de *Prosopis alpataco* y *P. campestris* (Fabaceae). Citada para Argentina (Houard, 1933; Weld, 1952; Díaz & De Santis, 1975; Díaz, 1981).
- *Eschatocerus niger* Kieffer & Joergensen 1910. Induce cecidias globosas de 8-15 mm de diámetro en los tallos de *Prosopis alba*, *P. alpataco* y *P. campestris* (Fabaceae). Citada para Argentina (Houard, 1933; Weld, 1952; Díaz & De Santis, 1975; Díaz, 1981).

Tribu Paraulacini Nieves-Aldrey & Liljeblad 2009

Cecinothofagus Nieves-Aldrey & Liljeblad 2009

- *Cecinothofagus gallaecoihue* Nieves-Aldrey & Liljeblad 2009. Inquilino o parasitoide en agallas inducidas por *Aditrochus coihuensis* Ovruski (Pteromalidae) en yemas y tallos de *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). Citada para Chile y Argentina (Nieves-Aldrey *et al.*, 2009).
- *Cecinothofagus gallaelenga* Nieves-Aldrey & Liljeblad 2009. Inquilino letal o parasitoide en agallas inducidas por *Aditrochus fagicolus* Rübssaamen (Pteromalidae), en hojas de *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae). Citada para Chile y Argentina (Nieves-Aldrey *et al.*, 2009).
- *Cecinothofagus ibarrai* Nieves-Aldrey & Liljeblad 2009. Inquilino o parasitoide en agallas inducidas por *Aditrochus coihuensis* Ovruski (Pteromalidae), en yemas de *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). Citada para Chile y Argentina (Nieves-Aldrey *et al.*, 2009).

Paraulax Kieffer 1904

- *Paraulax perplexa* Kieffer 1904. Especie de biología desconocida. Presumiblemente asociada a agallas inducidas en *Nothofagus obliqua* por especies del género *Espinosa* Gahan o *Aditrochus* Rübssaamen (Pteromalidae: Ormocerinae). Citada de Chile (Dalla Torre & Kieffer, 1910; De Santis *et al.*, 1993; Nieves-Aldrey *et al.*, 2009).
- *Paraulax queulensis* Nieves-Aldrey & Liljeblad 2009. Especie de biología desconocida. Presumiblemente asociada a agallas inducidas por especies del género *Espinosa* Gahan en *Nothofagus obliqua*. Se conoce solo de Chile (Nieves-Aldrey *et al.*, 2009).
- *Paraulax ronquisti* Nieves-Aldrey & Liljeblad 2009. Especie de biología desconocida. Citada de Chile (Nieves-Aldrey *et al.*, 2009).

Tribu Pediaspidini Ashmead 1903

Pediaspis Tischbein 1852

- *Pediaspis aceris* Gmelin 1790. Introducida. Induce agallas en hojas de *Acer aff. campestre*. Citada para Argentina (Pujade-Villar & Díaz, 2001).

Tribu Synergini Ashmead 1896

Agastoroxenia Nieves-Aldrey & Medianero 2010

- *Agastoroxenia panamensis* Nieves-Aldrey & Medianero 2010. Inquilino en agallas conspicuas inducidas por una especie indeterminada del género *Andricus* en los tallos de *Q. lancifolia*. Citada de Panamá. (Nieves-Aldrey & Medianero, 2010).

Synergus Hartig 1840

- *Synergus baruensis* Nieves-Aldrey & Medianero 2011. Inquilino en agallas inducidas por una especie de *Callirhytis* en hojas de *Quercus salicifolia*. Citada para Panamá (Nieves-Aldrey & Medianero, 2011).
- *Synergus chiricanus* Nieves-Aldrey & Medianero 2011. Inquilino en agallas inducidas por una especie de *Andricus* en yemas de *Quercus insignis*. Citada para Panamá (Nieves-Aldrey & Medianero, 2011).

- *Synergus colombianus* Nieves-Aldrey 2005. Inquilino en agallas inducidas presumiblemente por una especie indeterminada de *Callirhytis* en bellotas de *Q. humboldtii*. Citada únicamente de Colombia (Nieves-Aldrey, 2005). Esta especie corresponde al único registro de la familia Cynipidae para Colombia.
- *Synergus cultratus* Ritchie & Shorthouse 1987. Inquilino en agallas inducidas por "*Andricus brelandi*" en *Quercus pilicaulis*. Citada para Guatemala (Ritchie & Shorthouse, 1987).
- *Synergus elegans* Nieves-Aldrey & Medianero 2011. Inquilino que ataca un amplio rango de cecidias inducidas por diferentes géneros como *Amphibolips*, *Disholcaspis* y *Cynips*. Citada para Panamá (Nieves-Aldrey & Medianero, 2011).
- *Synergus filicornis* Cameron 1883. Inquilino en cecidias inducidas por *Andricus guatemalensis* en hojas de *Quercus mexicana*. Citada para Guatemala (Cameron, 1883).
- *Synergus gabrieli* Nieves-Aldrey & Medianero 2011. Inquilino polífago que ataca agallas en hojas entre las que se encuentran las inducidas por *Andricus guatemalensis* y una especie no determinada del género *Neuroterus*. Citada para Panamá (Nieves-Aldrey & Medianero, 2011).
- *Synergus kinseyi* Ritchie & Shorthouse 1987. Inquilino en agallas inducidas por *Andricus pereduros* en *Quercus pilicaulis*. Citada para Guatemala (Ritchie & Shorthouse, 1987).
- *Synergus laticephalus* Nieves-Aldrey & Medianero 2011. Inquilino en una agalla (Fig. 5L) de una especie no determinada de cinípido inductor en ramas de *Q. salicifolia*. Citada para Panamá (Nieves-Aldrey & Medianero, 2011).
- *Synergus luteus* Nieves-Aldrey & Medianero 2011. Inquilino en agallas crípticas inducidas por una especie del género *Loxaulus* en los tallos de *Quercus bumelioides*. Citada para Panamá (Nieves-Aldrey & Medianero, 2011).
- *Synergus mesoamericanus* Ritchie & Shorthouse 1987. Inquilino en agallas inducidas por "*Andricus brelandi*" en *Quercus pilicaulis*, y en las de *Odontocynips championi* en *Q. bumelioides* Citada para Guatemala y Panamá (Ritchie & Shorthouse, 1987; Nieves-Aldrey & Medianero, 2011).
- *Synergus nicaraguensis* Díaz & Gallardo 1998. Inquilino en agallas indeterminadas en el tallo de *Quercus oleoides*. Citado para Nicaragua (Díaz & Gallardo, 1998). Encontrada recientemente también en Panamá en agallas de *Disholcaspis bisethiae* (Nieves-Aldrey & Medianero, 2011).
- *Synergus ramoni* Nieves-Aldrey & Medianero 2011. Inquilino en una agalla (Fig. 5I) de una especie no determinada de cinípido inductor en ramas de *Q. salicifolia*. Citada para Panamá (Nieves-Aldrey & Medianero, 2011).
- *Synergus rufinotaulis* Nieves-Aldrey & Medianero 2011. Inquilino en agalla (Fig. 2F) de una especie no determinada del género *Cynips* en ramas de *Q. bumelioides*. Citada para Panamá (Nieves-Aldrey & Medianero, 2011).