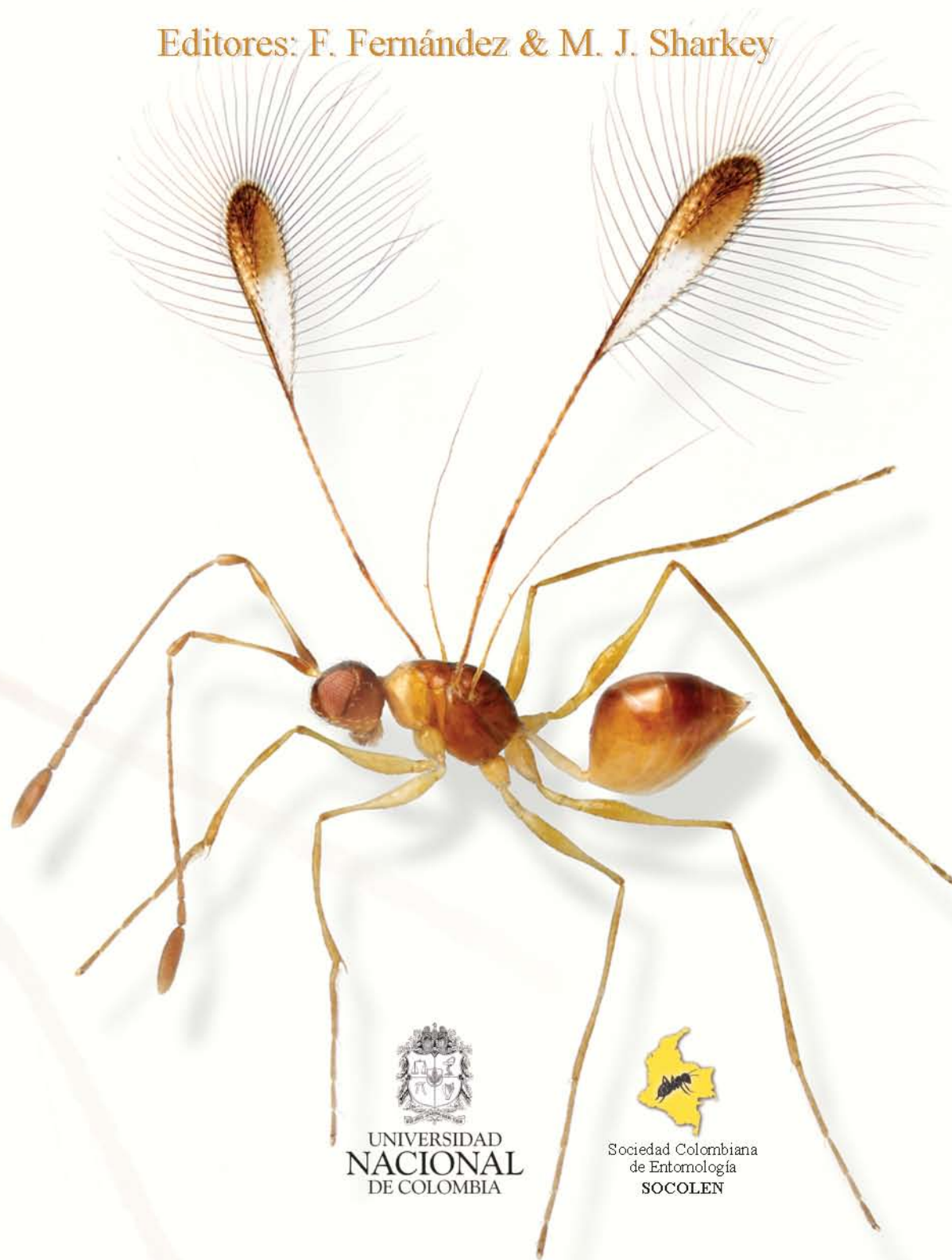


Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical

Editores: F. Fernández & M. J. Sharkey




UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA


Sociedad Colombiana
de Entomología
SOCOLEN

Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical

F. Fernández & M. J. Sharkey

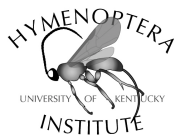
Editores



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA



Sociedad Colombiana
de Entomología
SOCOLEN



CAPÍTULO 3

Filogenia y evolución de Hymenoptera

J. L. Nieves-Aldrey, F. M. Fontal-Cazalla y F. Fernández

Introducción

Los himenópteros pueden ser definidos como «insectos holometábolos haplodiploides con piezas bucales masticadoras pero que carecen de élitros».

Dos de los rasgos derivados que caracterizan al orden Hymenoptera bastarían para definir el orden como monofilético: poseer dos pares de

alas membranosas, un par posterior más pequeño articulado al primero por uno o más ganchos pequeños (hámulos), y presentar un mecanismo de determinación del sexo haplodiploide, por el cual huevos fertilizados diploides normalmente dan lugar a hembras, y huevos haploides no fecundados dan lugar a machos. Sin embargo, Vilhelmsen (1997b) adicionalmente lista varias sinapomorfias que apoyarían la monofilia del grupo (Cuadro 3.1).

Clasificación

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

subdivisiones Parasitica y Aculeata, siguen siendo útiles para separar grandes grupos de himenópteros en el aspecto biológico, de modo que aún son usadas por muchos autores (Goulet y Huber 1993).

Por otra parte, las relaciones filogenéticas de alto nivel de los himenópteros siguen sujetas a controversia y distan aún de estar completamente aclaradas. En consecuencia, la introducción de nuevas categorías en la clasificación del orden, por encima del nivel de superfamilia, y según algunos de los estudios cladísticos realizados, muy pocas veces se ha llevado a cabo (Rasnitsyn 1988). Al contrario, prevalece el criterio de mantener la división tradicional del orden. Más recientemente, en la clasificación del orden Hymenoptera propuesta por Gauld y Hanson (1995b) se abandona esa división tradicional para reconocer únicamente superfamilias dentro del orden, esquema de clasificación recomendado mientras no se tenga claridad sobre la filogenia del grupo. Siguiendo este esquema, el orden, a escala mundial, se divide en 21 superfamilias y, según los autores, el número de familias reconocidas va de 79 (Gauld y Hanson 1995b) a 99 (Goulet y Huber 1993). En este libro se reconoce un total de 88 familias para el mundo, cuya relación nominal y datos de diversidad y biología conocida se presentan en la Tabla 5.1.

Cuadro 3.1 Caracteres sinapomórficos o potencialmente sinapomórficos propuestos para Hymenoptera (recopilados por Vilhelmsen 1997).

Monofilia de Hymenoptera
Parte flexionada del clípeo esclerotizada
Presencia de un complejo labiomaxilar
Fusión entre escleritos laterocervical y pro-episternal anterior
Músculos posteriores notocoxales ausentes y <i>meron</i> no demarcado sobre la coxa
Trocantelo (prefémur) presente
Espolón tibial anterior apical modificado (por ejemplo en limpiador de antena)
Cencros presentes
Venas anales del ala anterior no alcanzan el margen del ala
Presencia de hámulos sobre el margen anterior del ala posterior
Presencia de brazos anteriores mesofurcales
Músculo mesoscutelar metanotal unido al metanoto
Presencia de dos músculos mesofurcales laterofragmales
Metafurca surge anteriormente sobre el <i>discrimen</i>
Primer tergo abdominal fuertemente asociado con el metapostnoto
Espiráculos abdominales rodeados por una cutícula esclerotizada
Tergos abdominales sobrelapan los esternos y rodean los espiráculos abdominales
Anillo basal y volsela presentes en genitalia del macho
Apodema de forma cordada sobre el noveno tergo abdominal en la hembra
Presencia de una articulación basal en el ovipositor
Ojo en larvas (cuando presente) con una cornea única sobrepuesta a varios omatidios
Determinación de sexo haplodiploide (generalmente hembras diplodes y machos haploides)

Origen y registro fósil

A pesar de que la monofilia del orden está bien fundamentada, no ocurre lo mismo con su origen evolutivo y el conocimiento de sus relaciones filogenéticas con los restantes ordenes de insectos holometábolos. En este último aspecto, existen discrepancias en cuanto a las hipótesis manejadas por distintos autores, discrepancias nada fáciles de resolver dada la complejidad de las relaciones basales propuesta en los estudios cladísticos basados en caracteres morfológicos realizados hasta ahora. Recientemente, tampoco los estudios de sistemática molecular, basados en secuencias de los genes 18S ARNr, o 28S ARNr (Whiting *et al.* 1997), han tenido más éxito que los estudios morfológicos en cuanto a aclarar las relaciones basales de los Holometabola (Whitfield 1998). La incongruencia de los resultados se resume generalmente en la dicotomía representada por las distintas hipótesis de Königsmann (1976) y Rasnitsyn (1980, 1988).

El primero concluye que Hymenoptera es el grupo hermano de los Mecopteroidea (Mecoptera + Trichoptera + Lepidoptera + Diptera + Siphonaptera) mientras que Rasnitsyn sugiere que surgieron del orden extinto fósil Miomoptera, que él cree grupo ancestral de los Endopterygota, a la vez que trata a los Coleoptera + Neuropteroidea + Mecopteroidea como una línea separada de los Miomoptera (Wootton 1986; Gauld y Bolton 1988). La posición de Hymenoptera como grupo hermano de Mecopteroidea parece ser la más aceptada actualmente (Wheeler *et al.* 2001, pero hay una propuesta contraria en Whiting 2002).

El origen de los himenópteros se remonta al menos a 220 millones de años atrás, según la datación de los fósiles más antiguos que se sabe pertenecen a este orden de insectos, encontrados en rocas del Triásico medio de Asia Central (Wootton 1986; Whitfield 1998) (Figura 3.1). Dichos fósiles corresponden a sínfitos ancestrales atribuibles a la familia actual Xyelidae. Sin embargo, recientemente se han citado

huellas de daños en plantas fósiles como evidencia indirecta, según la cual el origen del grupo se remonta hasta los 300 millones de años (Labandeira y Phillips 1996). En uno u otro caso las fechas de aparición del orden son anteriores a la aparición de los primeros dinosaurios, mamíferos o dípteros y más de 100 millones de años antes de la aparición de las primeras plantas con flores.

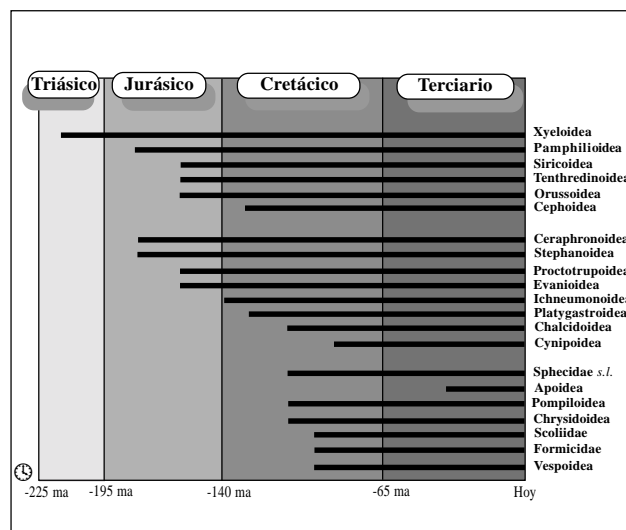
En el Triásico superior los himenópteros ancestrales debían de estar ya ampliamente distribuidos en los continentes primitivos como se evidencia por el hallazgo en Australia de fósiles de Xyelidae con una datación similar. Otros «Symphyta» primitivos, atribuibles a familias actuales, continúan apareciendo en el registro fósil de la Era Secundaria: fósiles del Jurásico superior de Kirguisia se identifican con los primeros Megalodontidae y se han datado varios Siricidae del Jurásico superior de Asia Central. El primer tentredínido conocido data del Cretácico inferior (Rasnitsyn 1980; Wootton 1986) (Figura 3.1).

Los primeros registros fósiles de Apocrita (y quizás el primer signo de comportamiento parasitoide en insectos) datan del Jurásico inferior a medio en Rusia. Se trata de un posible Megalyridae y de un representante de una familia cercana a los Stephanidae (Rasnitsyn 1980). Otra supuesta familia de Stephanoidea, Ephialtitidae, es muy frecuente en el Jurásico superior de Kazajistán y en la frontera Jurásico-Cretácico en España (Whalley y Jarzembowsky 1985). En el Jurásico superior, hace unos 160 millones de años, están ya presentes todas las superfamilias, algunas familias modernas de «Symphyta» y algunas líneas filéticas de «Parasítica» como algunos Proctotrupeoidea y Evanioidea. En el Cretácico medio están ya presentes todas las familias más importantes de la sección Parasítica, exceptuando los Cynipoidea cuya aparición se retrasa hasta finales del Mesozoico (Figura 3.1).

Muchos Aculeata aparecen en el Cretácico inferior, hace unos 100 a 125 millones de años. De este periodo datan los excepcionales yacimientos de insectos fósiles conservados en ámbar, encontrados recientemente en Peñacerrada (Alava) al norte de España, en los que los himenópteros se encuentran muy bien representados. Hace unos 95 millones de años, en el Cretácico superior, prácticamente se encuentran representadas todas las familias de himenópteros actuales. Ya en esta época resulta sorprendentemente moderna la entomofauna de himenópteros parasitoides, como lo prueban los excelentes yacimientos de fósiles en ámbar encontrados en Siberia y Norteamérica. También se encuentran representadas familias de aculeados como Bethyliidae, Dryinidae, la subfamilia Masarinae de Vespidae y probablemente Mutillidae, aunque muchas otras familias no aparecen en el registro fósil (ámbar báltico) hasta hace unos 35 a 40 millones de años.

Según los datos de registros fósiles recopilados por Burnham (1978) y hallazgos más recientes de abejas sin

Figura 3.1 Representación de la edad geológica de la aparición de las superfamilias de Hymenoptera, reproducida de Wootton (1986), a su vez actualizada a partir de datos de Rasnitsyn (1980).



aguijón y hormigas (Michener y Grimaldi 1988a, b; Grimaldi *et al.* 1997; Grimaldi y Agosti 2000) los himenópteros sociales estaban ya presentes en el Cretácico superior. Las abejas aparecen como un grupo diverso en el registro fósil del ámbar báltico, en el Oligoceno superior (hace unos 30 millones de años), quedando así representadas todas las familias actuales de Apoidea en esta datación (Zeuner y Manning 1976). También están presentes en el ámbar báltico del Cenozoico prácticamente todos los grupos modernos de hormigas, con algunas excepciones.

Relaciones filogenéticas de Hymenoptera

La corta y relativamente reciente historia de los estudios de filogenia sobre Hymenoptera ha sido bien trazada, entre otros, por Whitfield (1998) cuyas bases seguimos aquí, con algunas modificaciones. Los primeros estudios rigurosos de filogenia de alto nivel taxonómico de Hymenoptera se deben a Königsman (1976, 1977, 1978a, 1978b) (Figura 3.2A). Aunque bajo la perspectiva actual estos trabajos son incompletos, con resultados relativamente pobres, tienen sin embargo el enorme mérito de haber sido pioneros que abrieron el camino a estudios subsiguientes y estimularon notablemente la investigación para resolver las incógnitas y problemas que los primeros dejaron planteados. Hay que esperar a los trabajos del ruso Rasnitsyn (1969, 1975, 1980, 1988) (Figura 3.2B), sólidamente apoyados en una im-

presionante colección de himenópteros fósiles y datos morfológicos de taxones actuales, para encontrar la primera filogenia de alto nivel de himenópteros bien resuelta. Debido a que los trabajos originales fueron publicados en lengua rusa, no causaron efecto inmediato en la comunidad científica, pero desde su publicación en inglés han tenido una enorme influencia y todos los trabajos posteriores se apoyan de uno u otro modo en ellos.

Entre los estudios posteriores de filogenia y evolución de Hymenoptera que se pueden resaltar, hay que citar los de Gibson (1985, 1993) basados sobre todo en morfología comparada del exoesqueleto torácico, el de Jonhson (1988) sustentado en el tipo de articulación de las coxas medias, los de Whitfield *et al.* (1989) y Heraty *et al.* (1994) ambos apoyados en la morfología y anatomía del tórax, y los del equipo de Donald Quicke que ha publicado algunos trabajos interesantes basados en la estructura del ovipositor, del mecanismo limpiador de las antenas, de los hámulos, del comportamiento de limpieza y de las sensilas (Quicke *et al.* 1992, 1994; Basibuyuk y Quicke 1995, 1997, 1999a,b). Whitfield (1998) repasa las cuatro propuestas más destacadas existentes de filogenia de alto nivel de Hymenoptera (Figura 3.2) y propone una filogenia de consenso (Figura 3.3), basada fundamentalmente en la interpretación de Rasnitsyn y modificada por los trabajos subsiguientes de algunos de los autores mencionados. Ronquist *et al.* (1999) reanalizan los caracteres propuestos por Rasnitsyn en 1988, y Sharkey y Roy (2002) reestudian esta propuesta de filogenia enfatizando la venación alar. Finalmente, en el campo de la sistemática molecular, la primera filogenia basada en datos moleculares de Hymenoptera (Figura 3.2D) fue publicada por Downton y Austin (1994) usando secuencias de ácido ribonucleico del gen mitocondrial 16S ARNr, a las que siguieron datos de la enzima citocromo oxidasa I del gen mitocondrial (Downton *et al.* 1997). Este campo experimenta en la actualidad un auge creciente y numerosos trabajos de filogenia de distintos grupos de Hymenoptera basados en datos moleculares se publican o están actualmente en marcha, como se evidencia en la numerosa relación de trabajos presentados dentro de esta temática en la «4th International Hymenopterists Conference» que se celebró en Australia (Campbell y Heraty 1999; Heraty *et al.* 1999; Woolley y La Salle 1999; Laurenne *et al.* 1999).

Whitfield (1998) traza los patrones de evolución de los hábitos nutricios de las larvas de los himenópteros (Figura 3.7). Downton y Austin (2001) realizan un análisis simultáneo (morfológico y molecular) en el orden. Las ideas más recientes en filogenia de Hymenoptera pueden leerse en Vilhelmsen (2003), Schulmeister (2003a, b) y Austin *et al.* (2003). Estas propuestas nos permitirán efectuar el comentario detallado de las distintas hipótesis sobre las relaciones de parentesco de las superfamilias de himenópteros que se han emitido hasta el momento.

Filogenia de los himenópteros basales («Symphyta»)

Los «Symphyta» fósiles más antiguos conocidos pertenecen a la familia Xyelidae. Estos insectos presentan un conjunto de rasgos arcaicos que aparentemente se han perdido en el resto de los himenópteros. Por ejemplo, presentan la venación más extensa y completa de todo el orden y su tórax es también muy primitivo —semejante al que presentan algunos neuropteroides— pues carecen del esclerito postespiracular que, en cambio, está presente en el resto de los himenópteros (Gauld y Hanson 1995a). Todos los estudios cladísticos realizados apoyan la hipótesis inicial de Rasnitsyn (1980) de que Xyelidae es el grupo ancestral del que derivan el resto de los himenópteros. Dicho autor postulaba, por otra parte, un origen difilético del orden a partir del ancestro Xyelidae que, por el contrario, no confirman estudios ulteriores.

Casi todos los estudios indican también la posición relativamente basal de los Tenthredinoidea, mientras que coinciden en la dificultad de resolución de los clados Pamphilioidea, Cephoidea más el conjunto de las líneas siricoides + orussoideas + apócritos, que se presentan como politomías no resueltas (Gauld y Hanson 1995b; Whitfield 1998) (Figura 3.4). Los restantes «sínfitos», excluidos Xyeloidea y Tenthredinoidea, aparecen como un grupo monofilético soportado por la posición y musculatura del labro, la presencia de un puente hipostomal y la ausencia de propatas en las larvas, aunque la posición de los Pamphilioidea es todavía incierta. Los dos grupos de sínfitos más convincentemente monofiléticos son los Pamphilioidea y los Cephoidea, mientras que Orussoidea es un taxón muy autoapomórfico que puede haber surgido de los Siricoidea (Gauld y Bolton 1988). Los últimos años han sido testigos de una serie de extensos y excelentes trabajos en filogenia de los himenópteros basales (Vilhelmsen 1996; 1997a, b; 1999; 2000a, b, c; 2001; Vilhelmsen *et al.* 2001; Jervis y Vilhelmsen 2000; Schulmeister 2003a, b; Schulmeister *et al.* 2002).

En su trabajo más reciente Vilhelmsen (2001) ratifica la monofilia de Hymenoptera y las superfamilias de «Symphyta» excepto «Siricoidea», y propone las siguientes relaciones: Xyeloidea + (Tenthredinoidea + (Pamphilioidea + (Cephoidea + Anaxyelidae + (Siricidae + (Xiphydriidae + (Orussoidea + Apocrita)))))). Las relaciones más basales tienen un soporte débil y «Siricoidea» es parafilético. Vilhelmsen (2001) considera que hay buenas evidencias para las relaciones entre Orussoidea + Apocrita y la monofilia de Apocrita. Las relaciones dentro de Tenthredinoidea son menos claras, con dudas sobre la monofilia de Tenthredinidae y la posición de Diprionidae. Finalmente este autor sugiere que Anaxyelidae y Xiphydriidae pueden ameritar estatus de superfamilia.

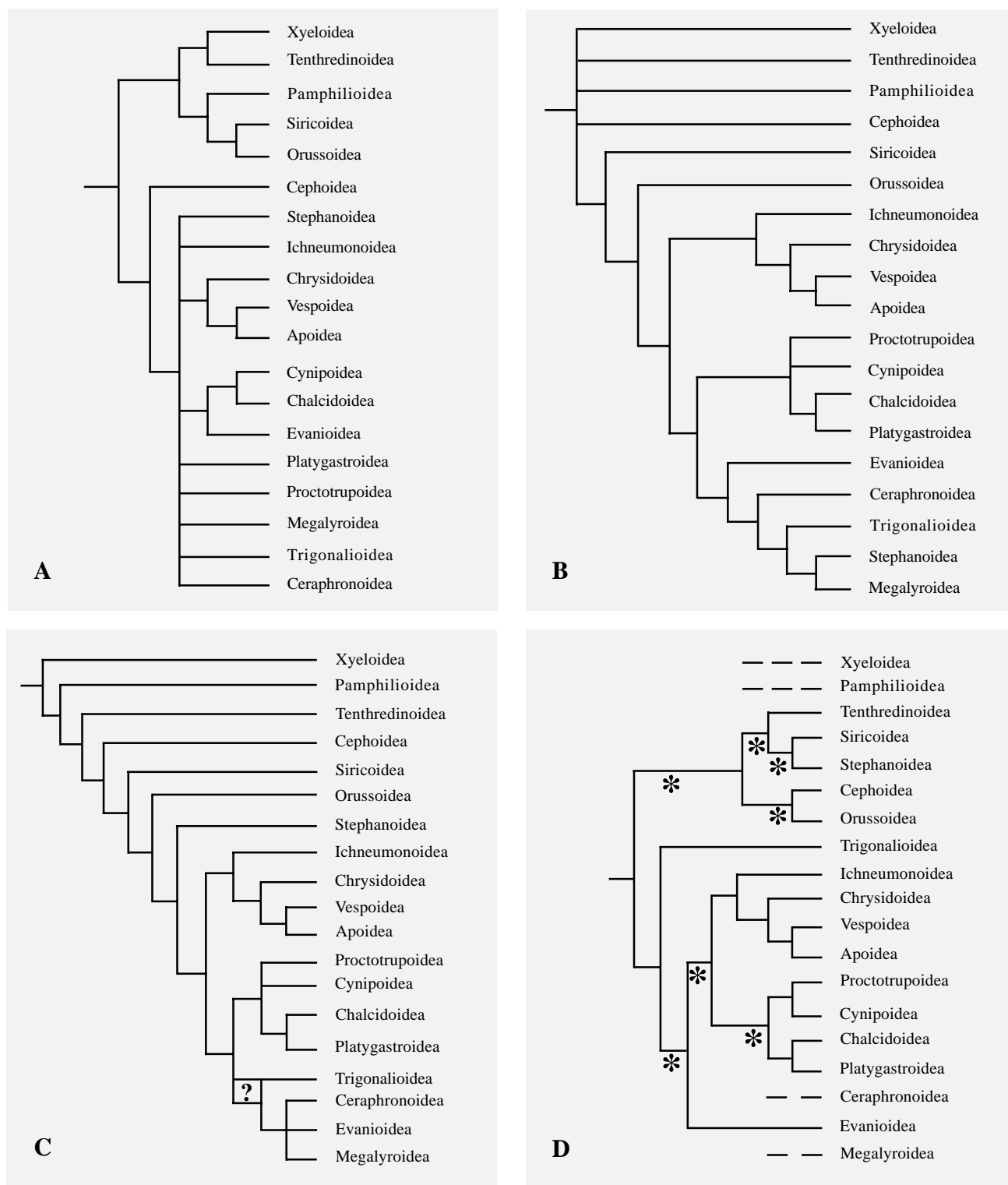


Figura 3.2 Reproducción tomada de Whitfield (1998) de cuatro de las más recientes y destacadas propuestas de filogenias de alto nivel de Hymenoptera, en las que originalmente se han simplificado los árboles para permitir comparaciones directas: **A.** Hipótesis de Königsmann (1976, 1977, 1978a, 1978b). **B** Hipótesis de Rasnitsyn (1988), basada en morfología comparada, hábitos biológicos y evidencias fósiles. **C.** Whitfield (1992), basada en las hipótesis de Rasnitsyn, pero modificada por nuevos datos de morfología comparada. **D.** Filogenia molecular obtenida a partir de datos de secuencias de 16S ADNm por Downton y Austin (1994); en ésta última, los asteriscos indican ramificaciones soportadas por valores de «bootstrap» inferiores al 50% y las líneas discontinúas se refieren a taxones no examinados por estos autores.

Aún más recientemente Schulmeister *et al.* (2002) realizan el primer análisis simultáneo de los grupos basales de Hymenoptera usando datos de origen morfológico y molecular y análisis de sensibilidad. En este estudio en general se apoyan las conclusiones de Ronquist *et al.* (1999) y Vilhelmsen (2001, véase arriba), excepto en que Pamphilioidea aparece como grupo hermano de Tenthredinoidea y Anaxyelidae y Siricoidea aparecen como grupos monofiléticos (Siricoidea). La propuesta de estos autores es la siguiente: (Xyeloidea + (Tenthredinoidea *s.l.* + Pamphilioidea) + (Cephoidea + (Siricoidea + (Xiphydriidea + (Orussoidea + Apocrita))))). En cuanto a Tenthredinoidea estos autores proponen: (Blasticotomidae + (Tenthredinidae [incluye Diprionidae] + (Cimbicidae + (Argidae + Pergidae))))). En este trabajo se sigue la sugerencia de Vilhelmsen (2001) de ascender a superfamilia a Xiphydriidae y proponen los nombres **Unicalcarida** para el clado Siricoidea + (Xiphydriidea + (Orussoidea + Apocrita)) y **Vespina** para el clado Orussoidea + Apocrita.

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

Filogenia de los Apocrita

Prácticamente la totalidad de los especialistas están de acuerdo en que los himenópteros Apocrita surgieron de un sínfito antecesor, aunque existen discrepancias en cuanto a qué grupo concreto es el más cercano filogenéticamente. Se ha postulado que el grupo hermano de los Apocrita es el conjunto de Orussoidea y Cephoidea (Rasnitsyn 1980; Gibson 1985), pero en la actualidad la mayoría de las evidencias morfológicas existentes, basadas en el estudio del tórax (Gibson 1985), la articulación de las coxas medias (Johnson 1988) y la estructura del metaposoto (Whitfield *et al.* 1989), señalan al primero de ellos como grupo hermano de los Apocrita (Gauld y Hanson 1995b; Whitfield 1998) (Figura 3.3). Hay que señalar sin embargo que, de todos los clados bien sustentados por datos morfológicos, el que agrupa Orussidae y el conjunto de los Apocrita es uno de los que contradice más los resultados basados en secuenciación de ADN mitocondrial (Dowton y Austin 1994; Dowton *et al.* 1997) (Figura 3.2D). Estos resultados moleculares indican una proximidad filogenética entre miembros de Siricoidea (*sensu lato*) y los Apocrita (Whitfield 1998). Sin embargo, los recientes estudios de Ronquist *et al.* (1999),

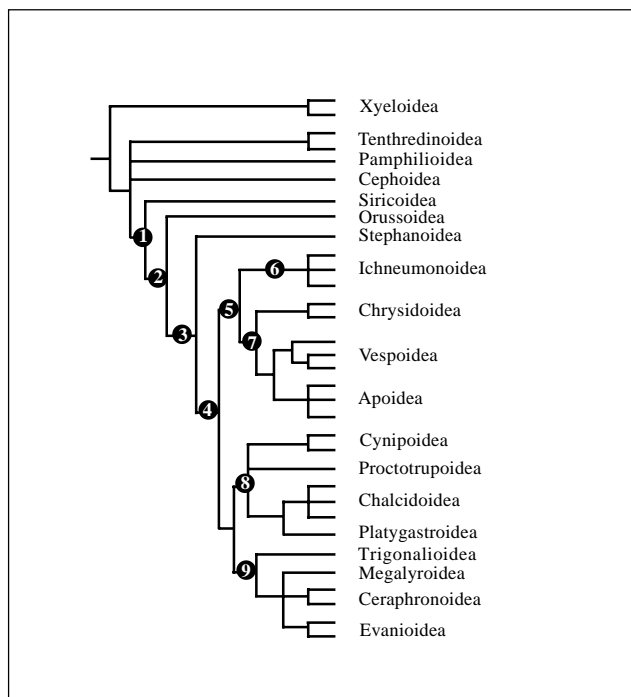


Figura 3.3 Filogenia intuitiva de consenso, elaborada por Whitfield (1998) a partir de las hipótesis previas de filogenias explicadas en la Figura 3.2. Los números indican nodos para los cuales se señalan las correspondientes sinapomorfias (para detalles, véase la referencia original citada).

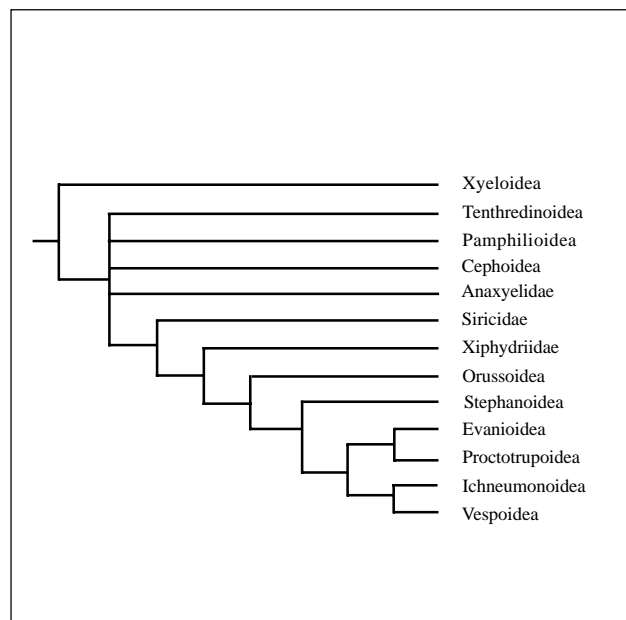


Figura 3.4 Interpretación de Gauld y Hanson (1995b) de las relaciones filogenéticas de los principales grupos de himenópteros, tomada fundamentalmente de Rasnitsyn (1988), pero dejando los estefánidos como Rasnitsyn (1980) y reemplazando el concepto de este autor, que postulaba un origen difilético del grupo a partir de Xyelidae, con la interpretación de Gibson (1993) que considera a Xyelidae el grupo más primitivo de Hymenoptera (=Siricoidea).

Vilhelmsen (2001) y Schulmeister *et al.* (2002) apuntan hacia la proximidad entre Orussoidea y Apocrita (véase lo expuesto más arriba). Vilhelmsen (2001) provee una lista de sinapomorfías para este clado, el cual puede considerarse robusto y la propuesta más aceptable a la luz de nuestro conocimiento en el orden.

Aunque el origen exacto de los Apocrita es incierto, parece claro que surgió de un grupo de «Symphyta» ortandro que retenía la función del ovipositor ancestral, dado que los Apocrita más primitivos actuales tienen un ovipositor barrenador. Según la hipótesis de Rasnitsyn (1980) los Apocrita se originaron en el Jurásico medio, hace unos 160 millones de años, a partir de las familias Karatavitidae y Ephialtitidae, y en el Jurásico superior estaban ya presentes al menos ocho familias, incluyendo representantes de las superfamilias Evanioidea, Stephanoidea, Megalyroidea y Proctotrupoidea. La principal radiación de los Apocrita se produjo en el periodo Cretácico (65-135 millones de años) y al final de dicho periodo geológico estaban ya presentes todas las superfamilias y muchas de las familias actuales (Figura 3.1).

Las relaciones filogenéticas de los principales grupos de Apocrita aún están lejos de ser claramente resueltas y subsisten muchos conflictos y contradicciones en la distribución de los estados de carácter entre taxones del grupo. Incluso las relaciones entre superfamilias son oscuras y además la monofilia de algunas de ellas no ha sido aún claramente demostrada, por ejemplo los Proctotrupoidea posiblemente son polifiléticos y la posición de los Evaniidae

en relación a las restantes familias de Evanioidea es ambigua (Gibson 1985; Johnson 1988; Gauld y Hanson 1995b; Ronquist *et al.* 1999).

Como se mencionó antes, los trabajos de filogenia de los Apocrita más importantes son los de Rasnitsyn (1975, 1980, 1988), apoyados en datos muy completos paleontológicos y morfológicos. En su trabajo de 1980 dividió los Apocrita tradicionales en cuatro infraórdenes: Stephanomorpha, Evaniomorpha, Ichneumonomorpha y Vespomorpha. El primero incluía una única familia: Stephanidae, mientras que los Vespomorpha eran equivalentes a los Aculeata. Los Evaniomorpha comprendían los grupos evanioideos, ceraphronoides, trigonálidos y megalyridos, mientras que los Ichneumonomorpha agrupaban icneumónidos, calcidoideos, proctotrupoideos y cinipoideos. En 1988 Rasnitsyn modificó su clasificación colocando a los proctotrupoideos, calcidoideos y cinipoideos en el grupo separado de los Proctotrupomorpha (Figura 3.5A), movió la familia Stephanidae al infraorden Evaniomorpha (Figura 3.5B) y presentó a la vez una modificación de su anterior concepto de los Ichneumonomorpha, considerando a los Ichneumonoidea grupo hermano de los Aculeata (Figuras 3.2B y 3.4). Esta concepción ha sido refrendada por otros autores (W. R. M. Mason, en documento no publicado; Quicke *et al.* 1992) considerando que los aculeados y los icneumónidos tienen una inserción similar del metasoma en el propodeo y ambos grupos tienen valvilli, estas son, estructuras aplanadas especializadas presentes en las primeras gonapófisis (Gauld y Bolton 1988; Gauld y Hanson 1995b).

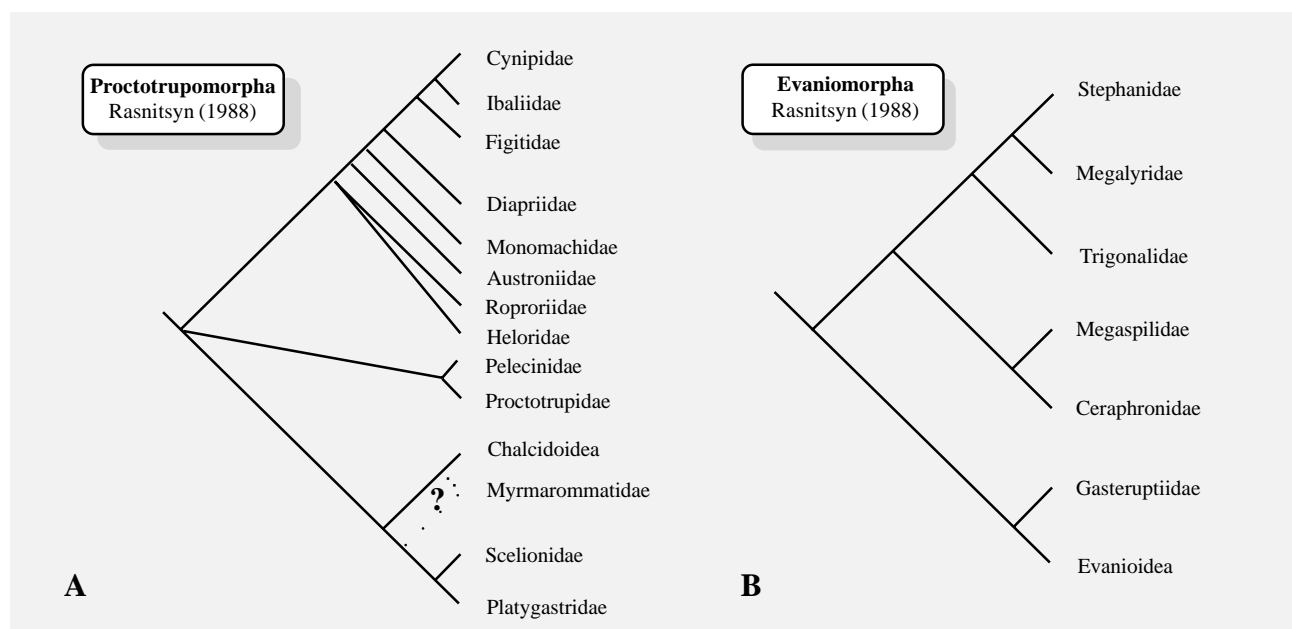


Figura 3.5 Cladogramas reproducidos de Whitfield (1992), en los que se representan las hipótesis de relaciones filogenéticas entre las familias de Proctotrupomorpha (A) y Evaniomorpha (B) (*sensu* Rasnitsyn 1988).

El estudio más reciente en filogenia de Apocrita es el de Dowton y Austin (2001), quienes usan análisis simultáneo molecular (unidades 16S del ADNr, 28S del ADNr y genes de la Citocromo Oxidasa 1) y morfológico. Estos autores muestran en su estudio a Proctotrupomorpha (con la mayoría de avispas endoparásitas) como grupo natural, a Proctotrupeoidea polifilético y a Evaniomorpha como un grado y no un clado. Un resultado intrigante de este estudio es que Aculeata aparece como basal dentro de Apocrita.

Filogenia de los grupos de «Parasítica»

Parasítica es una clásica división que engloba los grupos de Apocrita carentes de aguijón y que, en su gran mayoría, son parasitoides, si bien secundariamente incluye también algunos grupos fitófagos. Los estudios cladísticos realizados han demostrado que la división constituye un agrupamiento artificial de superfamilias de himenópteros por lo que su uso tiende a ser eliminado. Tradicionalmente, incluye las superfamilias Trigonalioidea, Megalyroidea, Evanioidea, Stephanoidea, Cynipoidea, Chalcidoidea, Proctotrupeoidea, Ceraphronoidea e Ichneumonoidea.

Algunos estudios (por ejemplo Dowton y Austin 1994), sugerían Stephanoidea (con sólo la familia Stephanidae) como el linaje más basal de Apocrita, contradiciendo su inclusión por Rasnitsyn (1988) en el grupo de los evaniomorfos (Figura 3.4). La monofilia de este último grupo (incluyendo Evaniidae, Aulacidae, Gasteruptiidae, Trigonalidae, Stephanidae, Megaspilidae y Ceraphronidae) fue una de las propuestas más sorprendentes de Rasnitsyn (1988), pero la base de apoyo para esta hipótesis, referida a datos morfológicos, es débil. El análisis basado en datos moleculares de Dowton *et al.* (1997) encuentra que los Evaniomorpha son monofiléticos solo si se excluyen las familias Trigonalidae y Stephanidae.

El análisis de Ronquist *et al.* (1999) soporta las relaciones de hermandad entre Ichneumonoidea y Aculeata (los cuales son el grupo más basal de Apocrita) y define un gran grupo monofilético, Proctotrupomorpha, que incluye todos los linajes de «Parasítica» excepto Megalyridae, Trigonalidae, Stephanidae, Gasteruptiidae y Evaniidae. Ceraphronoidea aparece como grupo hermano de Platy-gastroidea + (Chalcidoidea + Mymarommatoidea), y todo este clado aparece como grupo hermano de Diapriidae + Cynipoidea. «Proctotrupeoidea» aparece como grupo polifilético, en donde Roproniidae es la familia más basal de Proctotrupomorpha. Sin embargo, el reanálisis de Sharkey y Roy (2002) con énfasis en la venación alar demuestra que los caracteres no sustentan ninguna de estas agrupaciones.

El estudio más reciente de Dowton y Austin (2001) usando «evidencia total» disgrega Aculeata de Ichneumonoidea, coloca a Aculeata como el grupo más basal de Apocrita y coloca a (Megalyridae + Trigonalidae) como un grupo monofilético, grupo hermano de Stephanidae + el resto de Apocrita. Este «resto de Apocrita» se muestra con una politomía que no resuelve las relaciones entre tres grupos:

- Evanioideos más Ceraphronoidea;
- Ichneumonoidea
- (Maamingidae + (Monomachidae + Diapriidae)) como grupo hermano de (Cynipoidea + (Heloridae + (Vanhornidae + Proctotrupidae))) + (Chalcidoidea + Platy-gastroidea).

Las relaciones filogenéticas de los taxones del nivel familia dentro de los Proctotrupeoidea son controvertidas (Masner 1995; Naumann y Masner 1985; Whitfield 1998). Sin embargo, los estudios más recientes, tanto morfológicos como moleculares, sugieren la exclusión de los Ceraphronidae y Megaspilidae de los Proctotrupeoidea, como fue propuesto originalmente por Masner y Dessart (1967) y el reconocimiento de los Platy-gastroidea como una línea distinta de los Proctotrupeoidea y probablemente formando el grupo hermano de los Chalcidoidea (Figura 3.3). La filogenia de los Platy-gastroidea ha sido estudiada recientemente con base en el mecanismo del ovipositor (Austin y Field 1997; Austin *et al.* 2005).

La filogenia de nivel superior dentro de la superfamilia Chalcidoidea —enorme conjunto de himenópteros de gran importancia ecológica y económica, que agrupa entre 60.000 y 100.000 especies distribuidas en 20 familias y 89 subfamilias— ha sido muy estudiada en años recientes. Hay consenso casi general en considerar al grupo monofilético, siendo Platy-gastroidea su grupo hermano (Dowton y Austin 2001; Lino-Neto y Dolder 2001). A la vez, se está poniendo de manifiesto que algunas de las familias tradicionales de Chalcidoidea no son monofiléticas. Es el caso de los Pteromalidae, «cajón de sastre» que agrupa muchos taxones no ubicables en otras familias de calcidoideos, o de los Aphelinidae que pueden ser parafiléticos respecto a los Signiphoridae (Hanson y La Salle 1995; Whitfield 1998; Gibson *et al.* 1999).

En el nivel más basal del cladograma de los Chalcidoidea, Gibson (1986) encontró que la familia Mymarommatoidea es posiblemente el grupo hermano de Chalcidoidea y que Mymaridae es, a su vez, el grupo hermano del resto de los Chalcidoidea. Siguiendo esta hipótesis, Gibson (1993) modificó más tarde la clasificación y elevó a los Mymarommatoidea a la categoría de superfamilia, cambio que, en general, no ha sido seguido por otros autores. Woolley y La Salle (1999), basándose también en datos morfológicos, confirman que la agrupación más probable de dicho nivel

basal es (Mymarommatidae (Mymaridae (Rotoitidae (resto de los Chalcidoidea))))). Por otra parte, sus resultados indican la existencia de al menos cuatro líneas filéticas distintas de calcidoideos: un linaje compuesto por Eurytomidae, Chalcididae y Leucospidae, una línea «eulófida» compuesta por Eulophidae, Elasmidae y Trichogrammatidae, una línea «eupélmida» compuesta por Eupelmidae, Tanaostigmatidae y Encyrtidae y una línea «perilámpida» compuesta por Eucharitidae y Perilampidae. Adicionalmente, encuentran que las relaciones entre sí de Torymidae, Agaonidae y Ormyridae son difíciles de elucidar, al igual que las de Aphelinidae, Signiphoridae, Tetracampidae y Pteromalidae con otros calcidoideos.

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

La superfamilia Cynipoidea, según los recientes estudios de Ronquist (1995, 1999), es un grupo claramente monofilético. De acuerdo con dicho autor, las relaciones con otros grupos de Apocrita no están claras aunque algunas evidencias sugieren que puede ser el grupo hermano de los Diapriidae (Proctotrupeoidea) (Figura 3.5A). Las relaciones filogenéticas más probables son (Austrocynipidae (Ibaliidae, (Liopteridae, (Figitidae (*sensu lato*), Cynipidae))))); las tres primeras familias formando el grupo de los macrocniipoides (*sensu* Ronquist 1995) y las dos últimas el de los microcniipoides. Recientemente Fontal-Cazalla *et al.* (2002) han explorado las relaciones filogenéticas al interior de los Eucolilinae, uno de los grupos de cniipoideos con más géneros y especies descritas.

Ichneumonoidea aparece en el análisis de Rasnitsyn (1988) (Figura 3.2B) como grupo hermano de los Aculeata, hipótesis que no refutan los resultados basados en datos moleculares de Dowton y Austin en 1994 (Figura 3.2D) pero sí los de 2001. La monofilia de los Ichneumonoidea, incluyendo sólo Ichneumonidae y Braconidae como grupos actuales, está apoyada por numerosas sinapomorfías, señaladas por Sharkey y Wahl (1992). Además, todos los datos de sistemática molecular publicados apoyan esa relación filogenética, aunque Quicke *et al.* (1999) encontraron algunas incongruencias significativas entre los resultados basados en caracteres morfológicos y los resultados moleculares, que atribuyeron a la inclusión en el análisis morfológico de caracteres ligados a la biología y potencialmente convergentes.

Filogenia de los Aculeata

Bajo la denominación de aculeados se agrupa una gran diversidad de himenópteros que presenta un origen evolutivo común (Brothers 1975, 1999; Carpenter 1986, 1999; Gauld y Bolton 1988; Goulet y Huber 1993; Brothers y Carpenter 1993; Hanson y Gauld 1995). Este origen común es demostrado por la presencia en todos los aculeados de una característica diagnóstica clara: la existencia de un aguijón que apareció sólo una vez a lo largo de la evolución del grupo. Las propuestas más recientes (Ronquist *et al.* 1999; Dowton y Austin 2001) colocan a los aculeados como un grupo basal en Apocrita.

Clásicamente se han reconocido siete superfamilias de aculeados: Chrysoidea (=Bethyloidea), Tiphioidea (=Scolioidea), Formicoidea, Pompiloidea, Vespoidea, Sphecoidea y Apoidea (Richards 1977; Krombein *et al.* 1979). En los años setenta la aplicación de métodos cladísticos supuso las primeras opiniones contrarias a esta clasificación (Brothers 1975) y el establecimiento progresivo entre los distintos especialistas de una clasificación donde el número de superfamilias es ostensiblemente menor. En general, se reconocen tres superfamilias: Chrysoidea, Vespoidea y Apoidea y se incluyen las antiguas superfamilias Pompiloidea, Formicoidea y varias familias de los antiguos Tiphioidea en la superfamilia Vespoidea (siguiendo a Brothers 1975), mientras que los tradicionales Sphecoidea y Apoidea se han dividido en una a varias familias (Bohart y Menke 1976; Krombein *et al.* 1979; Michener 2000; Amarante 2001). Parece existir un consenso general, a la luz de los estudios cladísticos realizados, de que las tres superfamilias arriba mencionadas son claramente monofiléticas (Brothers 1999). Gauld y Bolton (1988) listan las características diagnósticas para cada una de las superfamilias.

Las relaciones filogenéticas en las superfamilias de aculeados están bastante bien conocidas en comparación con muchos de los grupos del antiguo conjunto «Parasitica» (Brothers 1999; Brothers y Carpenter 1993; Carpenter 1999). La superfamilia Chrysoidea presenta una relación de grupo hermano con el clado formado por las superfamilias Apoidea + Vespoidea (Figura 3.3). En la filogenia de los Chrysoidea (Figura 3.9), los Plumariidae representan al grupo de crisídidos más basales. Carpenter (1999) propone las siguientes relaciones dentro de Chrysoidea: Plumariidae + (Scolebythidae + ((Bethylidae + Chrysididae) + (Sclerogibbidae + (Embolemidae + Dryinidae)))).

Las principales diferencias entre las clasificaciones dentro de Apoidea tienen que ver con la alta diversidad en morfología y comportamiento que presentan los esfécidos *s. l.* y los ápidos (Tabla 5.1). Gauld y Bolton (1988) sugieren

la definición de dos familias dentro de los Apoidea por presentar ambas caracteres derivados compartidos, la familia Apidae para incluir a todas las abejas y abejorros —con la demostración reciente de la monofilia de estos últimos (Druart y Rasmont 1999)— y la familia Sphecidae para todas las avispas cavadoras. No obstante, es señalada la posibilidad de que Sphecidae sea un grupo parafilético con respecto a Apidae (Figura 3.6). Goulet y Huber (1993) dividen los Apoidea en dos grupos: los Apiformes, entre los que incluyen como familias muchas de las subfamilias incluidas en Apidae por Gauld y Bolton (1988), y los Spheciformes, entre los que incluyen muchas de las subfamilias implicadas en Sphecidae por Gauld y Bolton. El estudio de Melo (1999) demuestra la parafilia de los esfécidos *s. l.* y divide a estas avispas en tres familias: Ampulicidae, Sphecidae *s. str.* y Crabronidae; Amarante (2001) sólo acepta dos, Sphecidae (incluyendo Ampulicidae) y Crabronidae. Brothers (1999) muestra la siguiente relación al interior de la superfamilia: Heterogynaidae + (Ampulicidae + (Sphecidae + (Crabronidae + Apidae *s.l.*))). Las relaciones entre las abejas son menos claras a pesar de los excelentes trabajos en filogenia de abejas de lengua larga (Roig-Alsina y Michener 1993) y lengua corta (Alexander y Michener 1995). En una de las figuras de filogenia interna de abejas, Michener (2000: Figura 20.1b) muestra a Stenotritidae como el grupo de abejas más basal, grupo hermano de Colletidae + (Halictidae + (Andrenidae + (Melittidae + (Megachilidae + Apidae)))). Sin embargo Michener (2000) acepta que existen aún importantes incertidumbres en nuestro entendimiento de la filogenia de las abejas.

Varios autores han trabajado para esclarecer las relaciones de parentesco entre las distintas familias de los Vespoidea (Figura 3.10). Los Vespoidea son divididos prácticamente en las mismas familias definidas por Gauld y Bolton (1988), salvo Eumenidae y Masaridae, que son

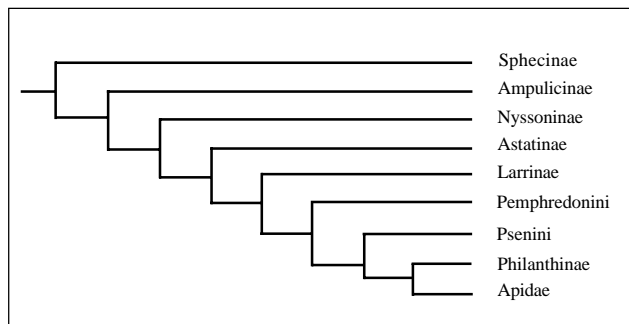


Figura 3.6 Hipótesis de relaciones filogenéticas de algunas tribus y subfamilias de esfécidos y los Apidae. Se ha demostrado la monofilia de todos los taxones del cladograma excepto de Nyssoninae. Reproducida de Gauld y Hanson (1995b), a su vez modificada de Alexander (1992).

consideradas dos subfamilias de Vespidae. Hanson y Gauld (1995) tratan la clasificación de los aculeados de una manera similar a la de Gauld y Bolton. Brothers (1999) presenta la síntesis más actualizada sobre las relaciones internas dentro de las familias de Vespoidea y dentro de algunas subfamilias. Es clara la relación de grupo hermano de los Sierolomorphidae con el resto de la superfamilia. En el resto de los Vespoidea se han propuesto dos clados: Tiphidae + (Sapygidae + Mutillidae) y (Pompilidae + Rhopalosomatidae) + (Bradynobaenidae + (Formicidae + (Scoliidae + Vespidae))).

Historia evolutiva de los modos de vida y comportamiento en el orden Hymenoptera

No se conoce nada de los hábitos tróficos de los precursores de los himenópteros del periodo Pérmico y es muy difícil determinar el tipo de alimentación de la larva ancestral de los himenópteros dada la diversidad de modos de vida de los linajes basales del orden (Vilhelmsen 1997b) (Figura 3.8). Como ya se ha comentado, la radiación adaptativa de los himenópteros ancestrales, sínfitos fitófagos similares a la

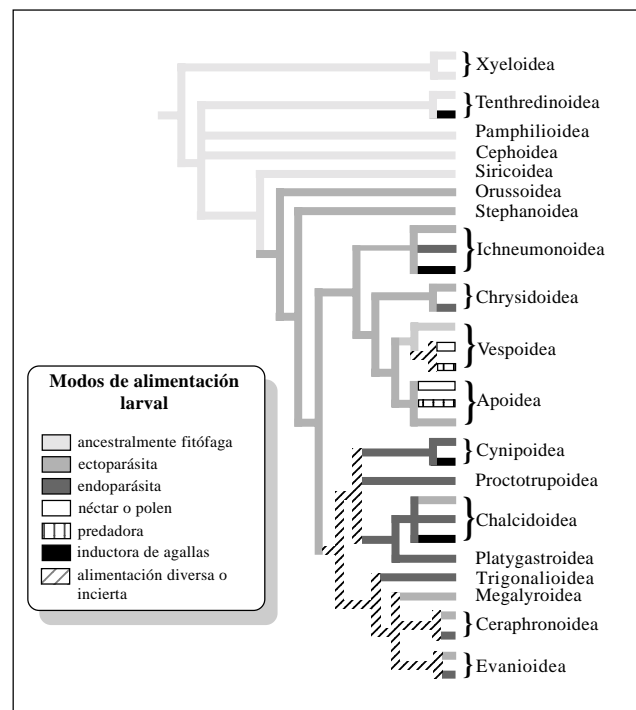


Figura 3.7 Hipótesis más parsimoniosa de evolución de los tipos de alimentación de la larva de Hymenoptera, trazados sobre la filogenia de la Figura 3.3. Tomada de Whitfield (1998).

actual familia Xyelidae, es muy antigua pues se remonta al principio del Paleozoico. Es interesante resaltar que esta radiación evolutiva se produjo antes de que tuviera lugar la de los lepidópteros o la de otros grupos importantes de insectos fitófagos como los coleópteros crisomélidos, por lo que los himenópteros ancestrales pueden haber jugado un papel esencial en la primitiva explotación del recurso de las plantas por los insectos Endopterigota (Wootton 1986).

Un cambio evolutivo trascendental en el devenir futuro del orden se produjo por la transición de la fitofagia al parasitismo. El comportamiento parasitoide fue probablemente una innovación de los himenópteros, y la espectacular diversificación de los Parasitica desde finales del Jurásico y a lo largo del periodo Cretácico refleja las enormes posibilidades de este modo de vida. Esto ha sido determinante para que en la actualidad el tipo de vida parasitoide constituya el componente mayoritario de la diversidad de los Hymenoptera y uno de los más numerosos del conjunto de los insectos. Un último paso evolutivo importante de los himenópteros fue la adquisición de la capacidad asociada para el comportamiento complejo. Este paso hizo posibles los métodos depredadores especializados de los Aculeata carnívoros —que se diversificaron junto con los «Parasitica» en el Cretácico— y finalmente condujo al comportamiento eusocial. La culminación de este comportamiento está representada por las complejas sociedades de abejas y hormigas, sin parangón en todo el reino animal.

Evolución de los «Symphyta»

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

Rasnitsyn (1980) postuló la existencia de dos líneas evolutivas en los «Symphyta»: una línea Tenthredinoidea de hábitos tróficos exofíticos, —esto es, con tendencia a alimentarse de la planta externamente— caracterizada morfológicamente por larvas con ocelos (*stemmata*) ubicados dorsalmente con respecto a las antenas, y adultos con oviposidores cortos, especializados en cortar los tejidos vegetales en los cuales efectúan la puesta; un segundo linaje o línea evolutiva comprendería los restantes «Symphyta» (Los Orthandria) y los Apocrita, y se caracterizaría por una posición posteroventral, en relación con las antenas, de los *stemmata* en la larva y por una tendencia de ésta a vivir internamente (hábito endofítico). Sin embargo, esta hipótesis de Rasnitsyn sobre dos líneas filéticas en el origen de los himenópteros no está apoyada

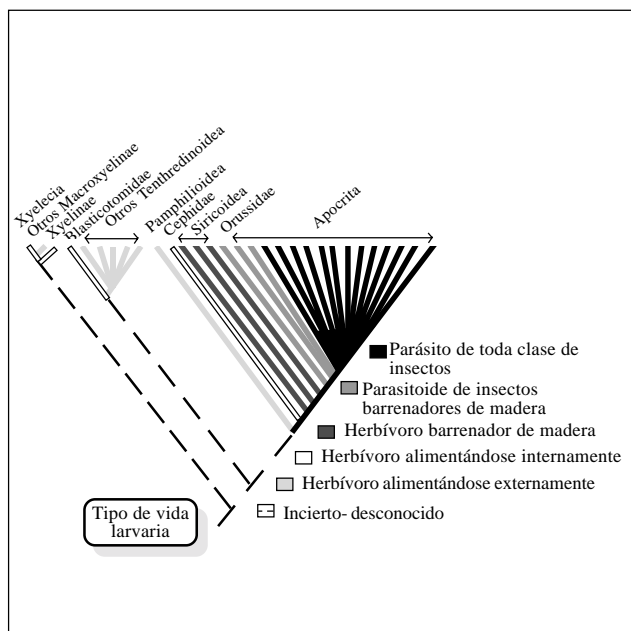


Figura 3.8 Interpretación de Vilhelmsen (1997b), con información compilada de Smith y Middlekauff (1987) y Gauld y Bolton (1988), del tipo de vida de la larva en los linajes basales de Hymenoptera.

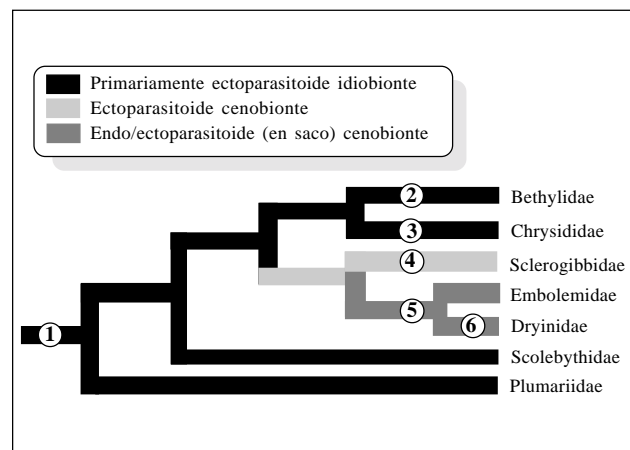


Figura 3.9 Hipótesis de historia evolutiva de los Chrysoidea: 1. Explotación de coleópteros hospederos en el suelo, hojarasca y madera podrida (hábitat ancestrales). 2. Explotación de coleópteros en los hábitat ancestrales, pero algunos grupos atacan larvas de lepidópteros en situaciones similares. 3. Explotación de hospederos ocultos en los hábitat ancestrales. 4. Atacando Embiidina en los hábitat ancestrales. 5. Atacando Auchenorrhyncha en situaciones ancestrales. 6. Explotando Auchenorrhyncha en situaciones expuestas. Como en muchos otros grupos de parasitoides, la evolución de la cenobiosis ha favorecido aparentemente la explotación de hospederos no ocultos (Gauld y Hanson 1995d).

por resultados de estudios posteriores (Gauld y Hanson 1995b).

Se ha especulado sobre cual pudiera ser el tipo de alimentación de las larvas en las líneas filéticas primitivas de sínfitos (en cuanto a si comían externa o internamente en las plantas a las que estaban asociados), pero, como ha hecho notar Vilhelmsen (1997b) (Figura 3.8), esto no es fácil de determinar dado que los linajes basales de himenópteros, especialmente los Xyelidae, presentan actualmente una gran variedad de estilos de vida: algunos macrosielinos se alimentan externamente de las hojas de árboles deciduos mientras que otros xiélidos se alimentan internamente de yemas o renuevos de abeto o de conos fructíferos de pinos (Smith y Middlekauff 1987; Vilhelmsen 1997b). Más aún, el tipo de alimentación externa de los Xyelidae actuales no puede ser calificado de ancestral ya que se alimentan de angiospermas, cuyo registro fósil solo llega hasta el Cretácico inferior, mientras que los primeros xiélidos se remontan al Triásico. Muchos Tenthredinoidea se alimentan externamente — bastantes de angiospermas— y se podría especular que su diversificación se produjo junto al de este grupo de plantas. Sin embargo, una familia de tentredinoides, los Blasticotomidae, es barrenadora en helechos, de modo que el tipo ancestral de alimentación de los tentredinoidea no puede establecerse con certeza (Vilhelmsen 1997b).

La evolución del parasitismo en los Apocrita

Prácticamente hay unanimidad entre los distintos autores en apoyar la hipótesis, postulada por primera vez por Rasnitsyn (1988), de que la aparición del parasitismo en los himenópteros tuvo lugar por única vez en el ancestro común de los Orussidae + Apocrita, cuyo hospedero probablemente fue una larva de un insecto xilófago que realizaba galerías en la madera y, al menos en parte, comía hongos (Vilhelmsen 1997b, 2001; Whitfield 1998; Downton y Austin 2001) (Figuras 3.7 y 3.8). Se cree que la transición de la larva del modo de vida fitófago al parásito probablemente tuvo lugar a través de una vía intermedia barrenadora de madera.

La habilidad para dirigir la puesta de los huevos hacia hospederos con modos de vida encerrados, tales como hábitat en galerías de la madera o agallas de plantas, estaba ya presente en grupos de sínfitos siricoides y orussoides gracias a la forma aciculada de su ovipositor. Este aspecto se apoya en el hecho de que las larvas de Orussidae y de las familias primitivas de Apocrita (Stephanidae y Megalyridae), parasitan larvas de insectos barrenadores de madera lo que sugiere que este era el modo de vida ancestral de los Apocrita.

Más aún, en algunas de las principales líneas de Apocrita, como por ejemplo en los Cynipoidea, los miembros primitivos están asociados con hospederos barrenadores de madera. Una vez adquirido, el estilo de vida parasitoide permitió una gran radiación de los himenópteros Apocrita utilizando toda clase de insectos como hospederos, lo que dio lugar a una gran parte de la diversidad actual en el grupo.

Una adaptación clave en la evolución de los Apocrita fue el desarrollo de una modificación morfológica en la articulación del tórax y el abdomen que dio como resultado el complejo propodeo-metasoma. Esta modificación permitiría a la hembra efectuar la puesta directamente sobre el hospedero, mientras que, por el contrario, los Orussidae, únicos sínfitos parasitoides que retienen aún la forma primitiva de articulación tórax-abdomen de los linajes primitivos de himenópteros, se limitan a efectuar la puesta en las galerías

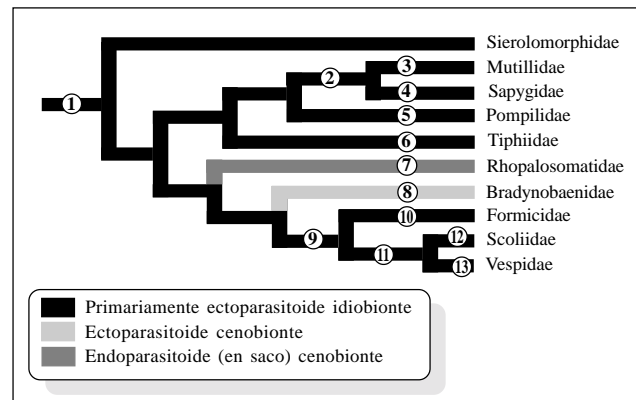


Figura 3.10. Hipótesis de la historia evolutiva de los Vespoidea: 1. Explotación de un único artrópodo hospedero (probablemente un coleóptero inmaduro) en el suelo (hábitat ancestral). 2. Explotación de un único himenóptero aculeado inmaduro en las celdas del hospedero en el hábitat ancestral. 3. Explotación de algunas especies de hospederos en otras situaciones o atacando otros estados inmaduros en lugares cerrados. 4. Otras especies explotan hospederos en otras situaciones. 5. Explotación de una araña en el hábitat ancestral, aunque muchas especies ocultan la presa en lugares distintos para buscarla posteriormente; gran cantidad de especies construyen celdas y algunas son ectoparasitoides cenobiontes de arañas activas. 6. Una especie ataca y busca posteriormente grilotalpídos en el hábitat ancestral y algunas atacan hospederos ancestrales en galerías de la madera. 7. Explotando grillos en el hábitat ancestral. 8. Atacando Solifugae inmaduros en el hábitat ancestral (sólo una especie conocida con esta biología). 9. Búsqueda posterior del hospedero (presa). 10. Conducta eusocial, atacando muchos y variados artrópodos en el hábitat ancestral, aunque muchas especies en hábitat distintos, y/o usando hongos o vegetales como alimento. 11. Construcción y sellado de celdas que contienen el hospedero (presa). 12. Explotación de un único hospedero ancestral en el hábitat ancestral. 13. Atacan varios insectos hospederos que se encuentran en el hábitat ancestral después de haber realizado la puesta, aunque hay muchas especies que explotan diferentes hábitat y en algunas se da la conducta social. La construcción de nidos complejos ha evolucionado independientemente en Pompilidae, Vespidae y Formicidae. Reproducido a partir de Brothers (1999).

producidas por su hospedero y ha de ser la larva quien lo busque activamente (Naumann 1991).

Todos los indicios apuntan a que la forma ancestral de parasitismo era externa mientras que el endoparasitismo surgió más tarde (Figura 3.7). Las hembras adultas de muchas de las líneas basales de Apocrita son capaces de usar veneno para paralizar al hospedero temporal o permanentemente. Esta habilidad, por lo que se conoce, está bastante extendida entre los Apocrita y probablemente se desarrolló tempranamente (Gauld y Bolton 1988; Robertson 1968; Tobias 1976). En los pocos casos estudiados, se ha comprobado que la inducción de parálisis permanente o incluso la producción de la muerte por la acción de venenos inyectados por los parasitoides, es ancestral o primitiva respecto a otros efectos más sutiles, como la producción de parálisis temporal, que aparecen más tarde.

El parasitismo externo se encuentra en los clados basales dentro de los Orussoidea, Stephanoidea, Ichneumonoidea y Aculeata, ectoparasitoides de hospederos que viven en el interior de las plantas, frecuentemente en galerías de troncos (Figura 3.7). La superfamilia Megalyroidea y bastantes integrantes de las superfamilias Evanioidea, Chalcidoidea y Ceraphronoidea son también ectoparasitoides (Figura 3.7). Sin embargo, los macrocinipoideos primitivos (Cynipoidea: Ibaliidae y Liopteridae) son endoparasitoides a pesar de que atacan hospederos dentro de galerías en madera. El endoparasitismo es el tipo de parasitismo predominante en los grupos más evolucionados de Ichneumonoidea y Chalcidoidea, y la norma en todos los Proctotruoidea y Platygastroidea (Figura 3.7).

En la evolución del parasitismo entre los himenópteros ha sido clave el desarrollo de dos estrategias o comportamientos distintos: la estrategia cenobionte y la idiobionte, términos propuestos por Askew y Shaw (1986) que han sido casi universalmente aceptados. Los parasitoides **idiobiontes** paralizan completamente el desarrollo de sus hospederos en el momento de la puesta y sus larvas consumen un recurso alimentario inmóvil e indefenso. Por lo general suelen ser ectoparasitoides que atacan larvas de artrópodos, aprovechando que éstas viven encerradas, o en situaciones en las que gozan de cierto grado de protección frente al ambiente externo. Los parasitoides **cenobiontes** adoptan una estrategia distinta que consiste en no paralizar a sus hospederos una vez que la hembra adulta del parasitoide ha efectuado la puesta sobre ellos. A diferencia de los idiobiontes, permiten que la larva del hospedero continúe su desarrollo mientras el parasitoide se alimenta de los órganos no vitales. La mayoría de los cenobiontes son endoparasitoides y atacan larvas de artrópodos que viven en situaciones más expuestas al ambiente externo.

En algunos grupos de «Parasitica» se encuentran comportamientos notables en el tipo de parasitismo que practican. Se pueden citar entre otros los casos de poliembriónia

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

Evolución de los modos de vida de los Aculeata

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

- **El mecanismo de puesta.** En el sínfito antecesor de los Apocrita la hembra poseía unas glándulas asociadas al ovipositor cuyas excreciones durante la puesta hacían más susceptible el sustrato para el desarrollo de sus larvas. En algún momento de su historia evolutiva, estas glándulas se transformaron y comenzaron a producir veneno que paralizaba la presa y permitía transportarla viva, pero inmóvil, como alimento para la larva. En el transcurso de la evolución el ovipositor de los aculeados acabó usándose únicamente en la inoculación del veneno, que terminó por desarrollarse también como arma defensiva incluso contra grandes vertebrados.

Actualmente, la función defensiva del aguijón se realiza por medio de dos estrategias evolutivas distintas: una defensa inmediata gracias al dolor producido por la picadura y una defensa posterior debida a la toxicidad del veneno (Schmidt 1999). Incluso en algunos linajes el veneno pasó a tener la capacidad no sólo de paralizar al hospedero, sino de modificar su conducta para favorecer el ciclo del parasitoide.

● **La provisión parental de comida para la larva.** El antecesor de los himenópteros presentaba una dieta larval vegetariana y así los primeros himenópteros realizaban la puesta en tejidos vegetales que proporcionaban el alimento a la larva. En el transcurso de la evolución de estos grupos se produjo el salto a la dieta larvaria carnívora. La hembra buscaba activamente otros artrópodos, que por lo general permanecían ocultos en distintos nichos del ecosistema, en los que colocaba un huevo y que servían de alimento a la larva (ectoparasitismo). El siguiente evento evolutivo fue atacar artrópodos no ocultos, siguiendo dos estrategias evolutivas diferentes. Paralizar al hospedero con un veneno potente y transportarlo a lugar seguro o reducir el poder del veneno para permitir el desarrollo del hospedero después de la puesta. Como el hospedero debe ser suficientemente grande para asegurar el completo desarrollo de la larva del himenóptero parasitoide, esto representaba un peligro potencialmente importante para la hembra en el momento de realizar la puesta. Este hecho supuso una presión suficientemente grande como para que tuvieran lugar otras dos estrategias evolutivas distintas en el transcurso de la evolución del grupo: poner el huevo sobre, o más comúnmente, en el interior de la larva del artrópodo hospedero o construir un nido donde se llevan artrópodos pequeños paralizados.

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

Entre las especies que se adaptaron a la construcción de un nido fueron importantes dos estrategias evolutivas. Ciertas especies realizaban un aprovisionamiento en masa; esto es, la hembra introducía suficiente cantidad de alimento en el nido antes de comenzar el desarrollo larvario, para después sellarlo. Pero un paso evolutivo importante significó la existencia de especies que producían un aprovisionamiento progresivo. La hembra surtía el nido, según el estado larval, hasta la culminación de su desarrollo. Esto supone

que la hembra debía estar más tiempo en contacto con la larva.

Entre los Aculeata también encontramos casos que no pueden considerarse como idiobiontes ectoparasitoides. Los drínidos son un ejemplo de cenobiontes endo/ectoparasitoides de ninfas de homópteros (Auchenorrhyncha) (Figura 3.9). Las avispas y hormigas sociales no pueden considerarse idiobiontes al alimentar a sus larvas con alimento macerado de origen animal. Otros ejemplos incluyen las abejas sociales y solitarias que tienen una dieta vegetal a base de néctar y polen, y las especies de abejas cleptoparásitas (que parasitan a otras especies cercanas filogenéticamente al ocupar sus nidos y aprovechar los recursos aportados por la hembra propietaria del nido) que alimentan a sus larvas con materia vegetal derivada de los nidos de las abejas parasitadas.

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

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

Los aculeados más primitivos, representados por los crisídidos, tienen un modo de vida parasitoide (Figura 3.9). Las líneas más primitivas son idiobiontes ectoparasitoides (parasitoides o predadores) de coleópteros. La radiación adaptativa se produjo al darse la explotación de distintos tipos de hospederos y con diferentes estilos de vida, como lepidópteros u homópteros, tanto de vida libre como de hábitos endofíticos.

En los Vespoidea se observa una historia evolutiva caracterizada por atacar una gran diversidad de hospederos en hábitat muy distintos (Figura 3.10). Entre los pompílidos, véspidos y formícidos se da una construcción de nidos complejos y, en los dos últimos, la existencia de verdaderas sociedades. El desarrollo evolutivo de las sociedades tiene su origen en la adopción de un nido comunal por parte de varias hembras fértiles de especies solitarias. Existen dos rutas distintas por las que se trata de explicar el desarrollo de verdaderas sociedades (definidas por división del trabajo y la existencia de castas), las rutas parasocial y subsocial, que suponen la adquisición gradual de la organización eusocial; según el orden de obtención de estas características eusociales se habla de una u otra ruta (Gauld y Bolton 1988).

Se deben desarrollar tres condiciones en un nido comunal para que se convierta en una verdadera sociedad: la condición cuasisocial —varias hembras reproductoras comparten cuidados parentales en el nido comunal—, la condición semisocial —varias hembras parentales de la misma generación comparten el cuidado parental y cierta división del trabajo— y la condición eusocial —la condición semisocial se extiende a dos o más generaciones por la duración reproductora de las hembras parentales—. Se produce entonces una fuerte diferenciación entre hembras reproductoras (reinas) y hembras asistentes (trabajadoras), que provoca la aparición de castas diferenciadas morfológicamente. Parece que el origen de las sociedades se ha producido varias veces en el seno de los aculeados, al menos en las familias Formicidae (Gauld y Bolton 1988) y Vespidae (Schmitz y Moritz 1999).

En la historia evolutiva de los Apoidea se dan estrategias claramente definidas en cada una de las divisiones, esfeciformes y abejas, pero en la mayoría de los casos existe un nido donde se desarrolla la larva. Parece que en los Apoidea se desarrolló originariamente el comportamiento de la construcción del nido antes de capturar la presa. La ausencia de nido que se da en algunas especies de *Chlorion* (Sphecidae), o su construcción después de la captura, son comportamientos derivados subsecuentemente (Melo 1999). Los esfécidos *s. l.* primitivos presentan un estado intermedio entre aprovisionamiento progresivo y en masa. En primer lugar se introduce una presa con un huevo. Cuando la larva comienza a alimentarse se introducen rápidamente suficientes presas y se sella el nido. Los esfécidos *s. l.* más avanzados sólo añaden presas al nido cuando el estado de desarrollo de la larva lo requiere. Hay especies que tienen varios nidos a la vez con larvas en distintos estados de desarrollo y especies que presentan un cuidado parental primitivo, consistente en que la hembra macera la presa para alimentar a la larva.

Las abejas solitarias están emparentadas cercanamente con los esfécidos *s. l.* Etológicamente, pueden ser consideradas como esfécidos especializados con una alimentación larvaria a base de polen y néctar. Exceptuando las especies de abejas cleptoparasitas, todas las abejas construyen

nidos, frecuentemente compuestos de varias cámaras larvarias aprovisionadas en masa con polen y néctar, mientras que las abejas sociales presentan un nido eusocial con aprovisionamiento progresivo.

Perspectivas

Una hojeada a las múltiples propuestas referentes a la filogenia de Hymenoptera muestra algunos avances pero también muchos problemas sin resolver (Grimaldi y Engel 2005). Puesto que el grupo es altamente autoapomórfico, es difícil proponer caracteres adecuados que puedan brindar luces sobre, por ejemplo, la posición de algunos grupos basales en conflicto (como Anaxyelidae). A pesar de la impresionante serie de trabajos apoyados en la cladística y en «datos moleculares», hay poca concordancia entre las diferentes propuestas de los autores. Vilhelmsen (2003) muestra cierto consenso en las relaciones de los grupos basales, aunque hay problemas sin resolver (como la filogenia interna de Tenthredinoidea). La situación dentro de Apocrita es aún más desalentadora, pues, con excepción del clado Proctotrupomorpha, hay poco consenso entre las diferentes propuestas (Austin *et al.* 2003). Grupos como Aculeata, Ichneumonoidea, Ceraphronoidea y Trigonalioidea cambian de un lugar a otro dentro de la filogenia de Hymenoptera, en algunos casos ocupando posiciones contrastantes entre una y otra propuesta. Austin *et al.* (2003) abrigan la esperanza de que el nuevo megaproyecto de filogenia morfológica y molecular en este grupo de insectos (con más de 500 caracteres morfológicos y secuencias de cinco genes) pueda ofrecer, en cinco años, una nueva y robusta filogenia.

Agradecimientos

A Antonio Melic (Sociedad Entomológica Aragonesa) por su permiso para reproducir y actualizar el capítulo de Nieves-Aldrey y Fontal-Cazalla (1999) para esta publicación.

Literatura citada

- Alexander, B. A. 1992. An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecid wasps. (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 1:25-61.
- Alexander, B. A. y C. D. Michener. 1995. Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *University of Kansas Science Bulletin* 55:377-424.
- Amarante, S. T. P. 2001. A synonymic catalog of the Neotropical Crabronidae and Sphecidae. (Hymenoptera: Apoidea) *Archivos de Zoología* 37(1):1-139.
- Askew, R. R. y M. R. Shaw. 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development, pp. 225-264, en: Waage, J. Y. y D. Greathead (eds.). *Insect Parasitoids*. Academic Press, London.
- Austin, A. D. y S. A. Field. 1997. The ovipositor system of scelionid and platygastriid wasps (Hymenoptera: Platygastroidea): comparative morphology and

- phylogenetic implications. *Invertebrate Taxonomy* 11:1-87.
- Austin, A., M. Dowton y A. Deans. 2003. The pattern of relationships among superfamilies of apocritan Hymenoptera derived from recent morphological and molecular analyses. *Entomologische Abhandlungen* 61(2):164-165.
- Austin, A., N. F. Johnson y M. Dowton. 2005. Systematics, evolution and biology of scelionid and platygastriid wasps. *Annual Review of Entomology* 50:553-582.
- Basibuyuk, H. H. y D. L. J. Quicke. 1995. Morphology of the antenna cleaner in the Hymenoptera with particular reference to non-aculeate families (Insecta). *Zoologica Scripta* 24:157-77.
- Basibuyuk, H. H. y D. L. J. Quicke. 1997. Hamuli in the Hymenoptera (Insecta) and their phylogenetic implications. *Journal of Natural History* 31:1563-1585.
- Basibuyuk, H. H. y D. L. J. Quicke. 1999a. Grooming behaviours in the Hymenoptera (Insecta): potential phylogenetic significance. *Zoological Journal of the Linnean Society* 125:349-382.
- Basibuyuk, H. H. y D. L. J. Quicke. 1999b. Gross morphology of multiporous plate sensilla in the Hymenoptera (Insecta). *Zoologica Scripta* 28:51-67.
- Bohart, R. y A. S. Menke. 1976. *Sphecid wasps of the world. A generic revision*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, CA.
- Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *The University of Kansas Science Bulletin* 50:483-648.
- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28:233-250.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea. *Journal of Hymenoptera Research* 2(1):227-304.
- Burnham, L. 1978. Survey of social insects in the fossil record. *Psyche, Cambridge* 85(1):85-113.
- Campbell, B. C. y J. Heraty. 1999. Phylogenetic utility of secondary structures of the D2 region of 28S rRNAs of chalcidoids: non-monophyly of Chalcididae, p. 29, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Carpenter, J. M. 1986. Cladistics of the Chrysidoidea (Hymenoptera). *Journal of the New York Entomological Society* 94:303-330.
- Carpenter, J. M. 1999. What do we know about chrysidoid (Hymenoptera) relationships? *Zoologica Scripta* 28:215-232.
- Dowton, M. y A. D. Austin. 1994. Molecular phylogeny of the insect order Hymenoptera: apocritan relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 91:9911-9915.
- Dowton, M. y A. D. Austin. 2001. Simultaneous analysis of 16S, 28S, CO1 and morphology in the Hymenoptera: Apocrita-evolutionary transitions among parasitic wasps. *Biological Journal of the Linnean Society* 74:87-111.
- Dowton, M., A. D. Austin, N. Dillon y E. Bartowsky. 1997. Molecular phylogeny of the apocritan wasps: the Proctotrupomorpha and Evaniomorpha. *Systematic Entomology* 22:245-255.
- Druart, E. y P. Rasmont. 1999. A new method to produce phylogenetic trees applied to the phylogeny of bumble bees (Hymenoptera: Apidae), p. 32, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Edson, K. M., S. B. Vinson, D. N. Stoltz y M. D. Summers. 1981. Virus in a parasitoid wasp: suppression of the cellular immune response in the parasitoid's host. *Science* 211:582-83.
- Fontal-Cazalla, F. M., M. L. Buffington, G. Nordlander, J. Liljebblad, P. Ros-Farré, J. L. Nieves-Aldrey, J. Pujade-Villar y F. Ronquist. 2002. Phylogeny of the Eucoilinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae) *Cladistics* 18:154-199.
- Gauld, I. y B. Bolton. 1988. *The Hymenoptera*. British Museum (Natural History), London.
- Gauld, I. y P. E. Hanson. 1995a. The order Hymenoptera, pp. 4-6, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London.
- Gauld, I. y P. E. Hanson. 1995b. The evolution, classification and identification of the Hymenoptera, pp. 138-156, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London.
- Gauld, I. y P. E. Hanson. 1995c. Important biological features in the evolution of the order, pp. 28-32, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London.
- Gauld, I. y P. E. Hanson. 1995d. Introduction to the chrysidoid families, pp. 464-465, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London.
- Gibson, G. A. P. 1985. Some pro- and mesothoracic characters important for phylogenetic analysis of Hymenoptera, with a review of terms used for structures. *The Canadian Entomologist* 117:1395-443.
- Gibson, G. A. P. 1986. Evidence for monophyly and relationships of Chalcidoidea, Mymaridae and Mymarommatidae (Hymenoptera: Terebrantes). *The Canadian Entomologist* 118:205-240.
- Gibson, G. A. P. 1993. Groundplan structure and homology of the pleuron in Hymenoptera based on a comparison of the skeletomusculature of Xyelidae (Hymenoptera) and Raphidiidae (Neuroptera). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 165:165-187.
- Gibson, G. A. P., J. M. Heraty y J. B. Woolley. 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatidae – a review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta* 28:87-124.
- Goulet, H. y J. T. Huber. 1993. *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Centre for Land and Biological Resources Research Ottawa, Ontario.
- Grimaldi, D. y D. Agosti. 2000. A formicine in Cretaceous amber

- from New Jersey (Hymenoptera: Formicidae), and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97(25):13678-13683.
- Grimaldi, D. y M. S. Engel. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grimaldi, D., D. Agosti y J. M. Carpenter. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates* 3248:1-48.
- Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). 1995. *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London.
- Hanson, P. E. y J. La Salle. 1995. The Chalcidoid families. Introduction, pp. 266-272, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London.
- Heraty, J. M. y D. C. Darling. 1999. Relationships of eucharitids and perilampids: Where do we go from here?, p. 37, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Heraty, J. M., J. B. Woolley y D. C. Darling. 1994. Phylogenetic implications of the mesofurca and mesopostnotum in Hymenoptera. *Journal of Hymenoptera Research* 3:241-277.
- Heraty, J. M., B. Campbell y J. Y. Rasplus. 1999. Evolutionary transitions within Chalcidoidea inferred from analysis of 28S-D2 rDNA, p. 37, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Jervis M. y L. Vilhelmsen. 2000. The occurrence and evolution of nectar extraction apparatus among Hymenoptera «Symphyta». *Biological Journal of the Linnean Society* 70:121-146.
- Johnson, N. F. 1988. Midcoxal articulations and the phylogeny of the order Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 81:870-881.
- Königsmann, E. 1976. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 1: Einführung, Grundplanmerkmale, Schwestergruppe und Fossilfunde. *Deutsche Entomologische Zeitung* 23:253-79.
- Königsmann, E. 1977. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 2: Symphyta. *Deutsche Entomologische Zeitung* 24:1-40.
- Königsmann, E. 1978a. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 3: Terebrantes (Unterordnung Apocrita). *Deutsche Entomologische Zeitung* 25:1-55.
- Königsmann, E. 1978b. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 4: Aculeata (Unterordnung Apocrita). *Deutsche Entomologische Zeitung* 25:365-435.
- Krombein, K. V., P. D. Hurd, D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). 1979. *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. 3 vols. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Labandeira, C. C. y T. L. Phillips. 1996. A carboniferous insect gall: insight into early ecologic history of the Holometabola. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 93:8470-8474.
- La Salle, J. N., N. Gauthier, D. L. J. Quicke y H. C. J. Godfray. 1999. Phylogeny of the Eulophidae: morphological, molecular and biological perspectives, p. 44, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Laurenne, N. M., D. Carmean, J. Muona y D. L. J. Quicke. 1999. A preliminary molecular phylogeny of the basal apocritan families based upon the D2 expansion region of 28S rDNA, p. 68, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Lino-Neto J. y H. Dolder. 2001. Ultrastructural characteristics of the spermatozoa of Scelionidae (Hymenoptera, Platygastroidea) with phylogenetic considerations. *Zoologica Scripta* 30:89-96.
- Masner, L. 1995. The proctotrupoid families, pp. 209-246, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London.
- Masner, L. y P. Dessart. 1967. La réclassification des catégories taxonomiques supérieures des Ceraphronoidea (Hymenoptera). *Bulletin Insitute Royale des Sciences Naturelles de Belgique* 43:1-33.
- Melo, G. A. R. 1999. Phylogenetic relationships and classification of ten major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. *Scientific Papers, Natural History Museum University of Kansas* 14:1-55.
- Michener, C. D. 2000. *Bees of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Michener, C. D. y D. A. Grimaldi. 1988a. A *Trigona* from Late Cretaceous amber of New Jersey. *American Museum Novitates* 2917:1-10.
- Michener, C. D. y D. A. Grimaldi. 1988b. The oldest fossil bee: Apoid history, evolutionary stasis, and antiquity of social behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 865:6424-6426.
- Naumann, I. D. 1991. Hymenoptera (wasps, bees, ants, sawflies), pp. 916-1000, en: CSIRO (ed.). *The Insects of Australia*. Vol. 2. Melbourne University Press, Melbourne.
- Naumann, I. D. y L. Masner. 1985. Parasitic wasps of the proctotrupoid complex: a new family from Australia and a key to world families. *Australian Journal of Zoology* 33:761-83.
- Nieves-Aldrey, J. L. y F. M. Fontal-Cazalla. 1999. Filogenia y evolución del orden Hymenoptera, pp. 459-474, en: Melic, A., J. J. de Haro, M. Mendez e I. Ribera (eds.). *Evolución y filogenia de Arthropoda*. Vol. monográfico SEA, No. 26, Zaragoza.
- Quicke, D. L. J., M. G. Fitton y S. Ingram. 1992. Phylogenics implications of the structure and distribution of the ovipositor valvilli in the Hymenoptera (Insecta). *Journal of Natural History* 26:587-608.
- Quicke, D. L. J., M. G. Fitton, J. R. Tunstead, S. Ingram y P. V. Gaitens. 1994. Ovipositor structure and relationships within the Hymenoptera, with special reference to the Ichneumonoidea. *Journal of Natural History* 28:635-82.
- Quicke, D. L. J., M. G. Fitton, D. G. Notton, R. Belshaw, G. Broad y K. Dolphin. 1999. Morphological and molecular phylogenetics of Ichneumonoidea, p. 50, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists*

- Conference. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Rasnitsyn, A. P. 1969. The origin and evolution of the lower Hymenoptera. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademiyi Nauk SSSR* 174:1-195.
- Rasnitsyn, A. P. 1975. Early evolution of the higher Hymenoptera (Apocrita). *Zoologicheskii Zhurnal* 54:848-860.
- Rasnitsyn, A. P. 1980. Origin and evolution of hymenopterous insects. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademiyi Nauk SSSR* 174:1-191.
- Rasnitsyn, A. P. 1988. An outline of the evolution of the hymenopterous insects (Order Vespida). *Oriental Insects* 22:115-145.
- Rasplus, J. Y. y C. Kerdelhué. 1999. The polyphyletic origin of fig wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea): Sucessive exploitations of a mutualism, p. 51, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Richards, O. W. 1977. Hymenoptera: Introduction and key to families. 2nd Edition. *Handbook for the Identification of British Insects* 6(1):1-100.
- Rizki, R. M. y T. M. Rizki. 1990. Parasitoid virus-like particles destroy *Drosophila* cellular immunity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 87:8388-8392.
- Robertson, P. L. 1968. A morphological and functional study of the venom apparatus in representatives of some major groups of Hymenoptera. *Australian Journal of Zoology* 16:133-66.
- Roig-Alsina, A. y C. D. Michener. 1993. Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *University of Kansas Science Bulletin* 55:124-162.
- Ronquist, F. 1995. Phylogeny and early evolution of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 20:309-335.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zoologica Scripta* 28:139-164.
- Ronquist F., A. P. Rasnitsyn, A. Roy, K. Eriksson y M. Lindgren. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: A cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data. *Zoologica Scripta* 28:3-12.
- Schmidt, J. O. 1999. What's in a sting: Truth, trickery and deceit in the name of survival, p. 53, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Schmitz, J. y R. F. A. Moritz. 1999. Molecular evolution in social wasps, p. 54, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Schulmeister, S. 2003a. Review of morphological evidence on the phylogeny of basal Hymenoptera (Insecta), with a discussion of the ordering of characters. *Biological Journal of the Linnean Society* 79:209-243.
- Schulmeister, S. 2003b. Simultaneous analysis of basal Hymenoptera (Insecta): introducing robust-choice sensitivity analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 79:245-275.
- Schulmeister S., W. C. Wheeler y J. M. Carpenter. 2002. Simultaneous analysis of the basal lineages of Hymenoptera (Insecta) using sensitivity analysis. *Cladistics* 18:455-484.
- Sharkey, M. J. y D. B. Wahl. 1992. Cladistics of the Ichneumonoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 1:15-24.
- Sharkey, M. J. y A. Roy. 2002. Phylogeny of Hymenoptera: A reanalysis of the Ronquist *et al.* 1999 reanalysis, emphasizing wing venation and apocritan relationships. *Zoologica Scripta* 31:57-66.
- Smith, D. R. y W. W. Middlekauff. 1987. Suborder Symphyta, pp. 618-649, en: Stehr, F. D. (ed.). *Immature insects*. Vol. 1. IA: Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque.
- Tobias, V. I. 1976. Establishment and development of the capacity to paralyze the victim in Parasitica and wasps (Hymenoptera. Apocrita). *Entomological Review* 55:30-61.
- Vilhelmsen, L. 1996. The preoral cavity of lower Hymenoptera (Insecta). Comparative morphology and phylogenetic significance. *Zoologica Scripta* 25:143-170.
- Vilhelmsen, L. 1997a. Head capsule concavities accomodating the antennal bases in Hymenoptera pupating in wood: possible emergence-facilitating adaptations. *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 26:129-138.
- Vilhelmsen, L. 1997b. The Phylogeny of lower Hymenoptera (Insecta), with a summary of the early evolutionary history of the order. *Zoological Systematic and Evolutionary Research* 35:49-70.
- Vilhelmsen, L. 1999. The occipital region in the basal Hymenoptera (Insecta): a reappraisal. *Zoologica Scripta* 28:75-85.
- Vilhelmsen, L. 2000a. Before the wasp-waist: Comparative anatomy and phylogenetic implications of the skeleto-musculature of the thoraco-abdominal boundary region in basal Hymenoptera (Insecta). *Zoomorphology* 119:185-221.
- Vilhelmsen, L. 2000b. Cervical and prothoracic skeleto-musculature in the basal Hymenoptera (Insecta): Comparative anatomy and phylogenetic implications *Zoologischer Anzeiger* 239:105-138.
- Vilhelmsen, L. 2000c. The ovipositor apparatus of basal Hymenoptera (Insecta): phylogenetic implications and functional morphology, *Zoologica Scripta* 29:319-345.
- Vilhelmsen, L. 2001. Phylogeny and classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera (Insecta). *Zoological Journal of the Linnean Society* 70:121-146.
- Vilhelmsen, L. 2003. Toward a consensus: Latest results from simultaneous analysis of the basal hymenopteran lineages. *Entomologische Abhandlungen* 61(2):162-163.
- Vilhelmsen L., N. Isidoro, R. Romani, H. H. Basibuyuk y D. L. J. Quicke. 2001. Host location and oviposition in a basal group of parasitic wasps: the subgenal organ, ovipositor apparatus, and associated structures in the Orussidae (Hymenoptera, Insecta). *Zoomorphology* 121:1-22.
- Whalley, P. E. S. y E. A. Jarzembowski. 1985. Fossil insects from the lithographic limestone of Montsech (late Jurassic-early Cretaceous) Lérida Province, Spain. *Bulletin of the British Museum Natural History (Geol.)*

- 38(5):381-412.
- Wheeler, W. C., M. Whiting, Q. D. Wheeler y J. M. Carpenter. 2001. The Phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics* 17:113-169.
- Whitfield, J. B. 1992. Phylogeny of the non-aculeate Apocrita and the evolution of parasitism in the Hymenoptera. *Journal of Hymenoptera Research* 1:3-14.
- Whitfield, J. B. 1998. Phylogeny and evolution of host-parasitoid interactions in Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 43:129-151.
- Whitfield, J. B., N. F. Johnson y M. R. Hamerski. 1989. Identity and phylogenetic significance of the metapostnotum in nonaculeate Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 82:663-73.
- Whiting, M. F. 2002. Phylogeny of the holometabolous insect orders: molecular evidence. *Zoologica Scripta* 31:3-15.
- Whiting, M. F., J. N. Carpenter, Q. D. Wheeler y W. C. Wheeler. 1997. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Systematic Biology* 46:1-68.
- Woolley, J. B., J. M. Heraty, M. Hayat y A. Polaszek. 1999. Phylogenetic structure and relationships of Aphelinidae and Signiphoridae from combined morphological and molecular evidence, pp. 60-61, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Woolley, J. B. y J. La Salle. 1999. Phylogenetic structure and classification of Chalcidoidea: An overview, p. 61, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Wootton, R. 1986. Paleontology and phylogeny, pp. 3-7, en: Cribb, P. W. (ed.). *The Hymenopterist's handbook*. The Amateur Entomologists' Society, Hanworth, Middlesex.
- Zeuner, F. E. y F. J. Manning. 1976. A monograph on fossil bees (Hymenoptera: Apoidea). *Bulletin of the British Museum Natural History (Geology)* 27(3):151-268.

