

MORFOLOGIA I EVOLUCIÓ DE LA GENITÀLIA MASCULINA DELS CYNIPINAE

J. Pujade & M. A. Arnedo

ABSTRACT

Morphology of the copulatory apparatus of 20 species of Cynipids belonging to the tribes Synergini, Aylaxini, Rhoditini, Pediaspidini and Cynipini is reported for the first time. A former cladistic analysis (not published) using more than 100 morphological as well as biological characters was performed and a phylogenetic hypothesis of the group was obtained. The male genitalic characters were traced on the cladogram. The importance of these characters in the definition of the different clades as well as their evolution in the subfamily Cynipinae are discussed.

Key words: Cynipinae, male genitalia, phylogeny.

Recepció: 10 II 1996; Acceptació: 25 IV 1996; ISSN: 1134-7783

J. Pujade & M. A. Arnedo. Universitat de Barcelona, Facultat de Biologia, Departament de Biologia Animal, Secció Artròpodes, Avda. Diagonal 645, 08028 Barcelona.

RESUM

S'estudia per primera vegada la morfologia comparada de la genitèlia masculina de 20 espècies de ciníps pertanyents a les tribus: Synergini, Aylacini, Rhoditini, Pediaspidini i Cynipini. A partir d'un anàlisi cladístic previ, el qual no s'exposa en aquest estudi, utilitzant més de 100 caràcters morfològics i biològics de totes les espècies estudiades, s'obtingué una hipòtesi sobre la filogènia del grup. Sobre del cladograma resultant es mapen els diferents caràcters genitèlics. Es discuteix la seva importància en la definició dels diferents clades, així com la seva evolució dins de la subfamília Cynipinae.

1 Projecte 2192; Convocatòria PGC 94A de la Generalitat de Catalunya.

2 Treball presentat a les «XIV Jornadas de la Asociación española de entomología» (Cuenca-95, Espanya).

INTRODUCCIÓ

Els cinipoideus són una superfamília d'himenòpters pertanyents als «parasítica» que agrupa 5 famílies: els Australocynipidae, els Ibalidae, els Liopteridae, els Figitidae (sensu lato) i els Cynipidae. Aquests últims estan caracteritzats per formar cecidis o per ser hostes d'aquestes malformacions. Els cecidògens presenten a la zona paleàrtica 4 tribus caracteritzades per la seva biologia: els Aylacini (que fan gal·les en plantes herbàcies), els Rhoditini (que les fan en el gènere *Rosa*), els Pediaspidini (en el gènere *Acer*), els Cynipini (en el gènere *Quercus*) i els Synergini (que són espècies que no presenten la capacitat cecidògena i que estan associades a gal·les dels Cynipini i Rhoditini).

En el present treball s'estudia la morfologia i evolució de la genitèlia masculina de diverses espècies de gèneres paleàrtics dels Cynipinae: *Synergus* Hartig, 1840 i *Periclistus* Foerster, 1869 (Synergini); *Xestophanes* Förster, 1869, *Diastrophus* Tischbein, 1852, *Aylax* Hartig, 1840 i *Timaspis* Mayr, 1881 (Aylacini); *Diplolepis* Geoffroy, 1762 (Rhoditini); *Pediaspis* Hartig, 1840 (Pediaspidini); *Andricus* Hartig, 1840, *Plagiotrochus* Mayr, 1881, *Callyrhitis* Foerster, 1869, *Trigonaspis* Hartig, 1840, *Biorhiza* Westwood, 1840, *Cynips* Linnaeus, 1758, *Dryocosmus* Giraud, 1859 i *Neuroterus* Hartig, 1840 (Cynipini). Les referències bibliogràfiques al respecte són gairabé inexistents. Tan sols podem destacar el treball de SNODGRASS (1941) pel que fa a la morfologia general de la genitèlia masculina dels himenòpters i l'estudi descriptiu d'algunes espècies de *Synergus* que realitza SCHULZ (1961) tot i que presenta algunes incorreccions que en aquest estudi rectificarem. Cal recordar també que els articles descriptius referits a ciníps realitzats per especialistes sudamericans i de l'Europa de l'Est sovint venen acompanyats sovint de detalls morfològics de la genitèlia masculina poc útils des d'un punt de vista comparatiu.

Un dels esdeveniments més importants que s'han produït dins del camp de la sistemàtica (entesa en sentit ampli com l'estudi de la diversitat) ha estat el desenvolupament, tant en la seva dimensió filosòfica com en la seva vessant més pràctica de l'anàlisi filogenètic (HENNIG 1966; WILEY 1981; FOREY *et al.*, 1992). En els nostres dies, l'adopció d'un marc filogenètic dins del qual s'estudiïn distints processos, ja siguin evolutius, biogeogràfics, ecològics, etc., ha esdevingut un fet, no tan sols recomenable, sinó pràcticament inexcusable. En aquest context ha tingut lloc el ressorgiment del mètode comparatiu, basat en l'estudi del significat biològic de caràcters, a partir de la seva distribució dins un conjunt d'organismes, i la seva correlació amb certes variables. En la seva concepció moderna, el mètode comparatiu consisteix en el mapatge dels trets que es volen investigar sobre un cladograma, el qual és una hipòtesis de la relació filogenètica dels organismes estudiats (BROOKS & McLENNAN, 1990; FUNK & BROOKS, 1991; HARVEY & PAGEL, 1991). S'enten per mapatge l'assignació a cada node terminal de l'arbre de l'estat que presenta per al caràcter objecte d'estudi, i la posterior reconstrucció dels estats del caràcter per el nodes interns, els quals representen ancestres hipotètics dels individus inclosos a l'anàlisi.

Fins el moment actual, s'han dut a terme dues anàlisis cladístiques sobre representats de la família Cynipidae: RONQUIST (1994a) i LILJEBLAD (1995) tot i que hi ha altres estudis al respecte: LILJEBLAD & RONQUIST (1977) i PUJADE, ARNEDO & ROS (en prep.) que apareixeran en breu. Afortunadament, les espècies incloses en aquells treballs o bé són les mateixes *Biorhiza pallida*, *Timaspis phoenixopodos* i *Periclistus brandtii* o bé representen grups semblants (diferents espècies del gènere *Andricus*, *Neuroterus*, *Diplolepis*, *Diastrophus*, *Aylax* i *Synergus*), la qual cosa permet la comparació dels resultats que són comentats a l'apartat de discussió.

MATERIAL I MÈTODES

Per estudiar els caràcters genitàlics es va procedir de la següent manera: un cop extret l'aparell reproductor masculí de les espècies que han estat objecte d'estudi (taula 1), es procedí a un rentat amb lleixiu per extreure la matèria orgànica encara enganxada a les parts quitinoses de la genitèlia. Per cada espècie s'extreia, en la major part dels cassos, l'aparell reproductor d'un mínim de 7 exemplars. Dues o tres d'aquestes mostres era preparades pel microscopi òptic amb polivinil-lactofenol i la resta es muntaven en diferents posicions per poder-los observar i fotografiar mitjançant el microscopi d'escandallatge (previ bany d'or sense l'obtenció del punt crític).

La interpretació dels diferents caràcters de la genitèlia masculina sota una perspectiva filogenètica, feia imprescindible el comptar amb un cladograma previ de les espècies estudiades. Per la realització del present treball s'ha utilitzat una filogènia resultant d'una anàlisi cladística sobre el grup aquí tractat. Cal dir, que aquest resultat és del tot provisional, i que actualment encara s'està procedint a l'introducció de nous taxons i de nous caràcters a la matriu de dades.

L'anàlisi es va dur a terme utilitzant una matriu de caràcters formada per 21 taxons (taula 1), 20 Cynipinae i un *Callaspidia* sp pertanyent als Figitidae, i per 106 caràcters, que corresponen a: la morfologia del cap, antenes, peces bucals, ales, potes, abdomen i genitèlia dels mascles i, de les antenes i l'abdomen de femelles, juntament amb caràcters de tipus biològic. Per obtenir el cladograma es va utilitzar els programes d'anàlisi filogenètic Hennig86 (FARRIS, 1988) i Paup (SWOFFORD, 1993), sota el criteri de parsimònia de Fitch i Wagner (es a dir, qualsevol canvi d'estat dins d'un caràcter contribueix amb un sol pas a la llargada del cladograma). En tots dos casos, es va obtenir el mateix únic arbre (fig. 2) El outgroup utilitzat per orientar el cladograma resultant van ser un representant dels Figitids, que s'ha demostrat recentment (RONQUIST, 1994 b, 1995), que són el grup germà dels Cynipidae.

Per al mapatge dels caràcters estudiats sobre el cladograma inferit, es va utilitzar el programa d'ordinador MacClade 3 (MADDISON & MADDISON, 1992). Aquest programa permet la reconstrucció dels estats dels caràcters en els nodes interns sota el criteri de màxima parsimònia. En el cas que la reconstrucció

Taula 1. Relació de les característiques principals dels grups estudiats. H:halàrtica, E: Europa, N-A: Nort d'Àfrica, P: Paleàrtica, E-O: Europa occidental i N-A: Nord Amèrica.

	GÈNERES MOSTREJATS	Nº SP	DISTRIBUCIÓ	HOSTES ESTUDIATS	ESPÈCIES
FIGITIDAE	<i>Callaspidia</i>	20	H	Pupes de dípters	<i>Callaspidia</i> sp
CYNIPIDAE					
AYLACINI	<i>Aylax</i>	3	E, N-A	Papaveràcies	<i>minor</i>
	<i>Diastrophus</i>	15	H	Rosàcies herbàcies i Liliàcies	<i>rubi</i>
	<i>Timaspis</i>	10	P	Asteràcies i Apiàcies	<i>phoenixopodos</i>
	<i>Xestophanes</i>	4	P	Rosàcies herbàcies	<i>potentillae</i>
SYNERGINI	<i>Synergus</i>	60	H	Cynipini	<i>umbraculus</i>
	<i>Periclistus</i>	15	H	Rhoditini	<i>brandtii</i>
RHODITINI	<i>Diplolepis</i>	40	H	Rosàcies llenyoses	<i>mayri</i>
PEDIASPIDINI	<i>Pediaspis</i>	1	E-O	Aceràcies (<i>Acer</i>)	<i>nervosa</i>
CYNIPINI	<i>Neuroterus</i>	80	H	<i>Quercus</i> no perennifolis	<i>aprilinus</i>
	<i>Trigonaspis</i>	5	E	<i>Quercus</i> no perennifolis	<i>quercusbaccarum</i>
	<i>Andricus</i>	400	H	<i>Quercus</i> no perennifolis	<i>synaspis</i>
					<i>anthracina</i>
					<i>pseudoinflator</i>
					<i>kollari</i>
	<i>Cynips</i>	7	E	<i>Quercus</i> no perennifolis	<i>divisa</i>
	<i>Biorhiza</i>	20	H	<i>Quercus</i> no perennifolis	<i>pallida</i>
	<i>Plagiotrochus</i>	23	E, N-A	<i>Quercus</i> perennifolis	<i>australis</i>
	<i>Callyrhitis</i>	100	E, N-A	<i>Quercus</i>	<i>rufescens</i>
	<i>Dryocosmus</i>	15	E, N-A	<i>Quercus</i> no perennifolis	<i>nervosus</i>

d'alguns d'aquests nodes fos equivocada, es a dir, que l'assignació de qualsevol dels estats fos igualment parsimoniosa, es van utilitzar criteris addicionals d'optimització coneguts com ACCTAN i DELTRAN (SWOFFORD & MADDISON, 1987). Ambdós criteris representen assumcions contràries sobre la possible evolució del caràcter. DELTRAN afavoreix l'aparició «tardana» dels canvis d'estats, maximitzant per tant els paral·lelismes sobre les reversions. Al contrari, ACCTAN accelera l'aparició dels canvis d'estat, maximitzant alhora les reversions sobre els paral·lelismes. Donat que en l'estat actual de coneixement sobre l'evolució del grup no hi ha raons objectives per afavorir un tipus d'optimització sobre l'altre, en els casos on es van presentar reconstruccions equivoques, es va estudiar l'efecte sobre l'evolució del caràcter que cadascun comportava.

RESULTATS

1. Morfologia de la genitèlia

La morfologia de la genitèlia masculina dels cinípids no s'allunya a grans trets (fig. 1) del model general dels himenòpters. Possiblement això fa que KIEFFER (1897) afirmi que, al seu entendre, la monotonia en el model desmereix el seu estudi. Un examen exahustiu mercès sobretot a la utilització de la

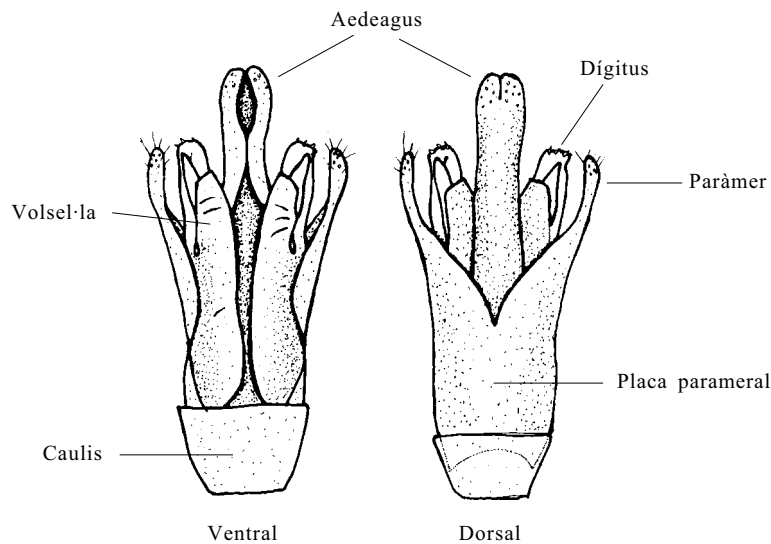


Figura 1. Trets anatòmics significatius de la genitalia masculina dels Cinipidae.

microscopia electrònica, ens en revela certes peculiaritats que cal esmentar, i ens ofereix múltiples característiques dignes de ser analitzades.

1.2. L'aedeagus

Presenta en la superfície de la part superior, anomenat el cap de l'aedeagus, un conjunt de porus pilífers, amb nombre variat, i amb distribució dispersa i escassa; en cadascun d'aquests pors hi ha sempre present un pèl de molt petites dimensions (foto 14). La distribució d'aquests pèls és relativament homogènia en cadascuna de les espècies. Aquestes estructures deixen d'estar presents o són molt més escasses, fins i tot ocasionals, per sota del cap de l'aedeagus. Els dos lòbuls que formen el cap de l'aedeagus estan separats dorsal i superiorment (foto 6). Aquests lòbuls, a vegades, a l'unir-se deixen veure una sutura dorsal de longitud i definició variables segons l'espècie; així és inexistent o molt curta (no arriba al coll de l'aedeagus) en els Synergini (foto 1) i en la major part dels Cynipini (fotos 3, 4), mentre que en els Aylacini, els Rhoditini, els Pediaspidini (foto 2) i a *Callaspidia* sp és visiblement llarga (com a mínim arriba a la alçada del dígitus), presentant-se en tota la superfície dorsal a *Andricus anthracina* (p.e.); a *Diplolepis mayri* (Rhoditini) la projecció d'aquesta sutura és molt feble (només indicada per una depressió visible lateralment). El primer dels caràcters esmentats per RONQUIST (1994a) és la definició del cap de l'aedeagus, que pot ser més o menys pronunciada; així en *Periclistus brandtii*,

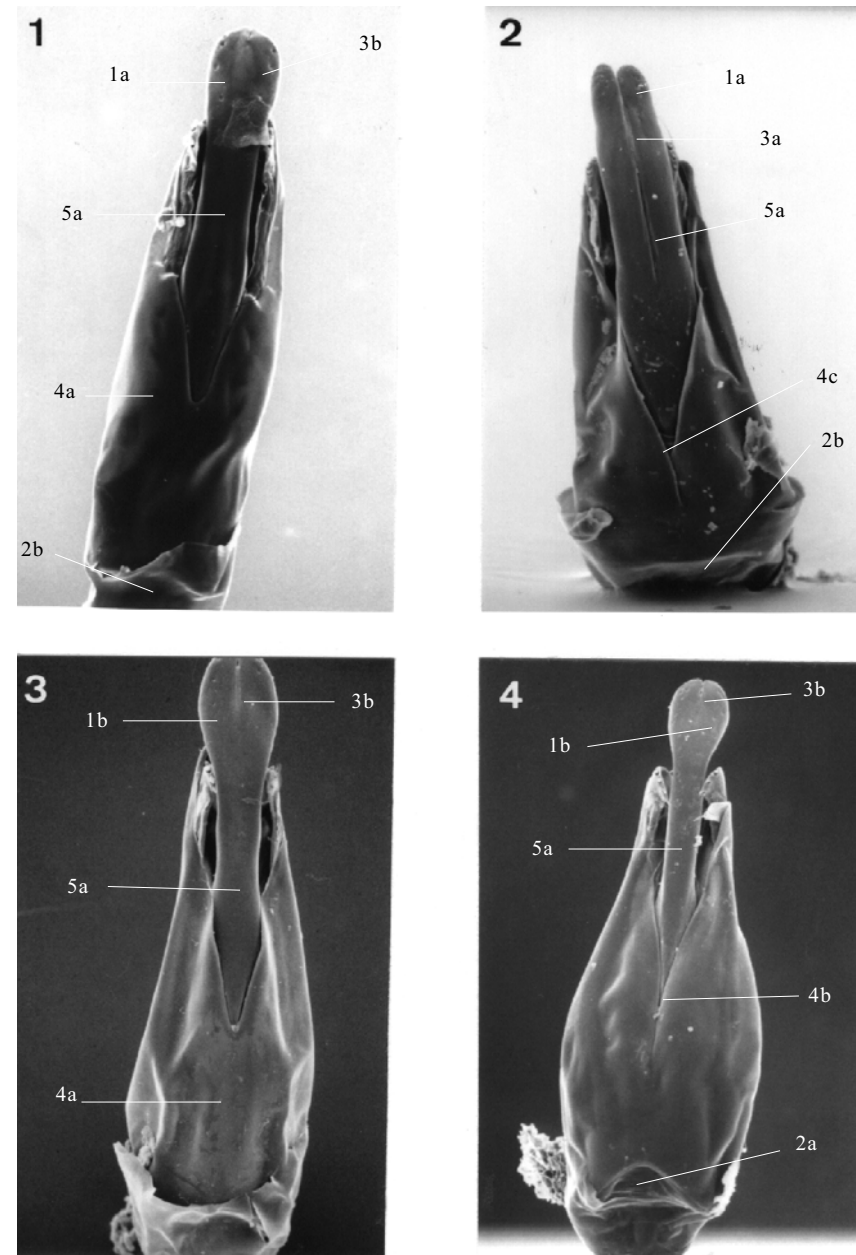


Foto 1-4. Genitalls en visió dorsal. (1) *Synergus umbraculus* (x 200); (2) *Pediaspis aceris* (x 200); (3) *Andricus kollari* (x 150); (4) *Biorhiza pallida* (x 100). Les abreviacions estan indicades en el text.

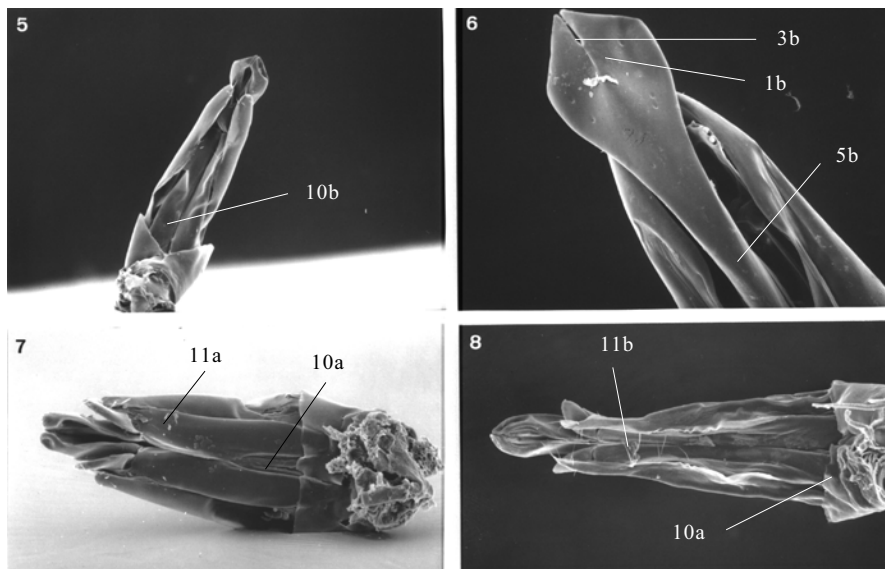


Foto 5-8. (5) Genitalia de *Callirhytis rufescens* (x 100); (6) detall de l'edeagus de *Callirhytis rufescens* en visió dorsal (x 300); (7) visió ventral de la genitalia de *Pediaspis aceris* (x 200); (8) idem de *Neuroterus aprilius* (x 200). Les abreviacions estan indicades en el text.

Pediaspis aceris (foto 2) i *Callaspidia* sp i en cert grau també a *Andricus pseudoinflator* (p.e.) no hi trobem una diferenciació en la part posterior entre el cap i el coll, mentre que a *Synergus* (foto 1), els Aylacini i Rhoditini així com també a *Neuroterus* observem una certa diferenciació provocada per una feble corbatura lateral seguida d'una feble disminució del diàmetre del coll; el cap està perfectament delimitat en la majoria dels Cynipini (foto 3, 4, 6) degut sempre a un estrenyiment acusat del coll de l'edeagus que està sovint acompanyat per certa angulació dels laterals del cap per una corbatura brusca i pronunciada. Pel que fa a la forma cal destacar que, en visió dorsal, aquesta pot presentar-se ovalada (en aquells que presenten el cap poc diferenciats), oval-circular o circular en la resta. A la part ventral del cap de l'edeagus observem una cavitat còncava generalment glabra (foto 14) malgrat això, tant a *Callaspidia* com a *Periclistus* (foto 18), *Xestophanes*, *Plagiotrochus*, i *Dryocosmus* (foto 13) hi destaca una esquamositat punyent en la zona còncava que sobresurt a la cara externa ventral de l'edeagus a *Callaspidia* i en cert grau a *Xestophanes* i que es projecta també al coll a *Periclistus* (foto 18). A *Neuroterus* i *Callirhytis* es poden observar d'un a tres pèls en la part inferior basal interna. El coll de l'edeagus no presenta particularitats a destacar en visió dorsal a no ser la gran disminució del gruix observada a *Callirhytis* (foto 6) respecte a totes les altres formes estudiades (fotos 1-4); ventralment, l'edeagus, està tapat per la volsella.

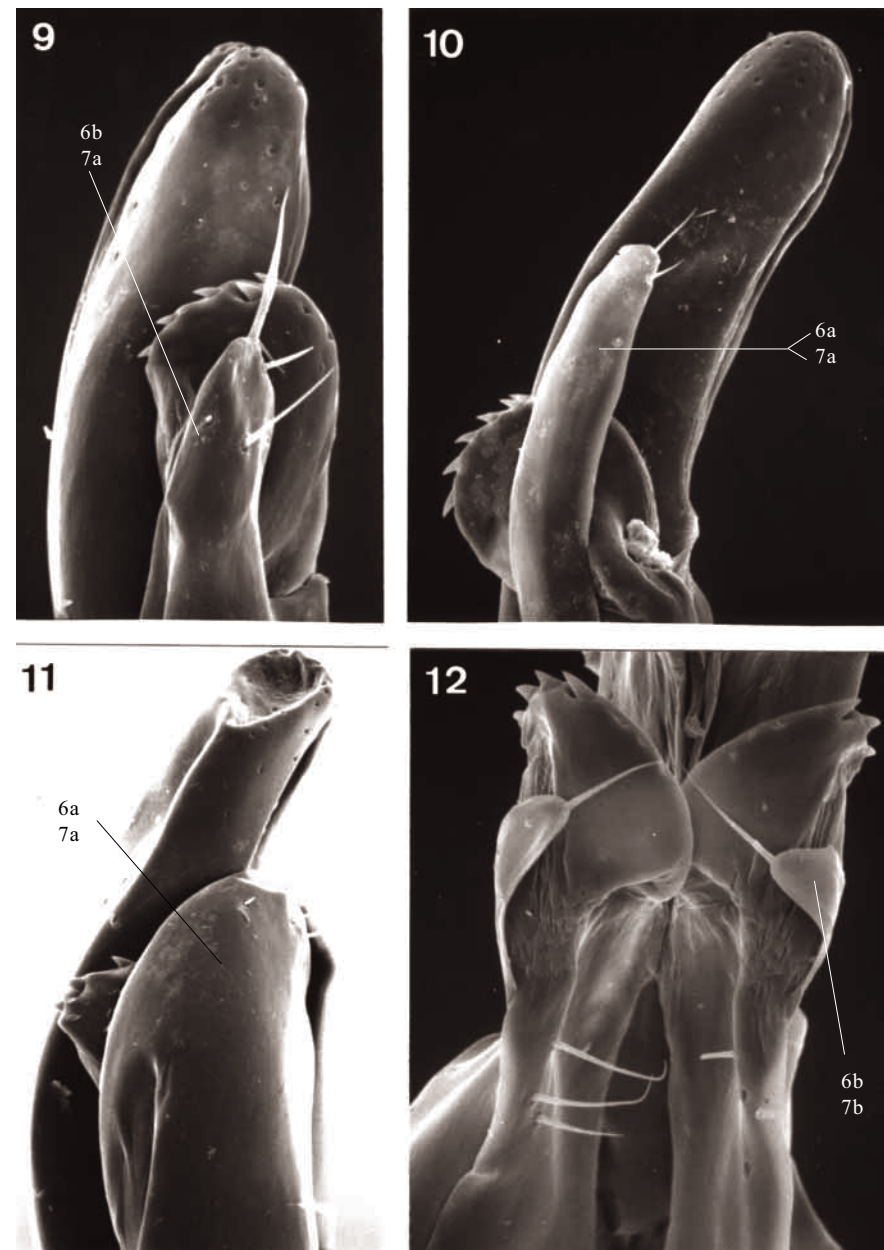


Foto 9-12. (9) Visió apical lateral de la genitalia de *Pediaspis aceris* (x 500); (10) idem de *Diplolepis mayri* (x 400); (11) idem de *Callirhytis rufescens* (x 300); (12) detall ventral de *Andricus antracina* (x 600). Les abreviacions estan indicades en el text.

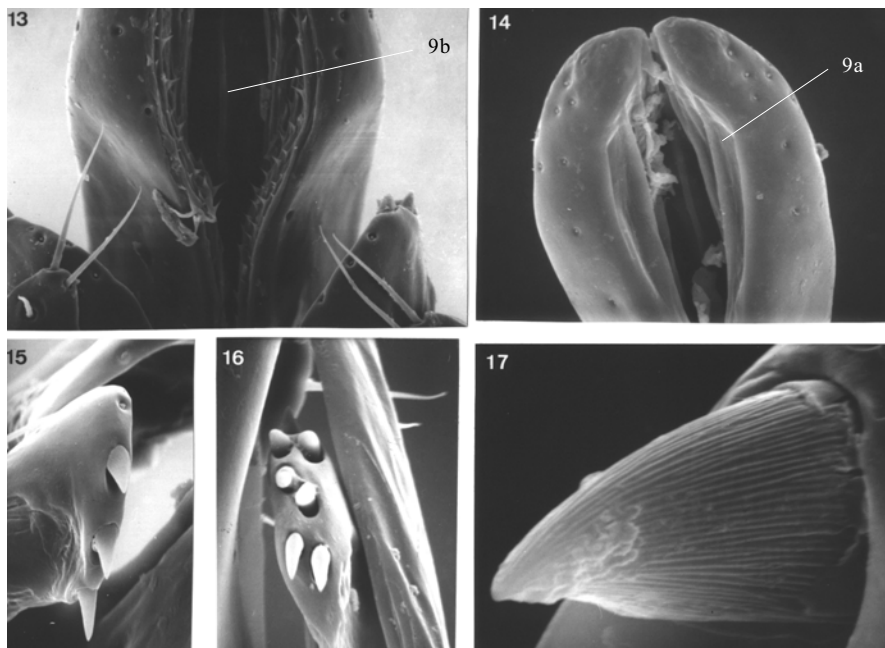


Foto 13-17. (13) Detall del cap de l'edeagus en posició ventral de *Dryocosmus nervosus* (x 1.0 k); (14) idem de *Biorhiza pallida* (x 1.0 k); (15) Dígitus d'*Andricus antracina* (x 1.5 k); (16) idem de *Diplolepis nervosa* (x 2.0 k); (17) detall de la dent del dígitus de *Callirhytis rufescens* (x 10 k). Les abreviacions estan indicades en el text.

1.3. Les plaques paramerals i els paràmers

Presenten múltiples caràcters que cal destacar. En primer lloc i en visió dorsal basal les plaques poden presentar una escotadura profunda (foto 4) o aquesta pot ser feble o fins i tot inexistent (recta, foto 1 i 2; caràcter esmentat per RONQUIST, 1994a). Cal tenir present que aquesta característica ha d'observar-se en extreure la genitèlia o en preparació microscòpica ja que en el microscopi d'escandellatge, el caulis o placa basal cobreix aquesta zona quedant, després del bany d'or, sovint inapreciable. També dorsalment, entre la meitat i el terç inferior de l'edeagus, es manifesta la separació de les dues plaques paramerals en els dos paràmers laterals. En aquest punt la diferenciació pot produir-se bé de forma suau deixant a la vista una estructura en forma de «U» (foto 1, 3) o pot fer-se de forma més acusada en «V» (foto 2, 4). En aquest darrer cas s'observa una sutura més o menys pronunciada que es dirigeix cap a la base dorsal central de les plaques paramerals; hem de tenir present no confondre aquesta sutura amb el colapsament lateral del l'edeagus que produeix el mateix efecte. Hem de destacar que, si l'aspecte és d'«U» no hi observem sutura en

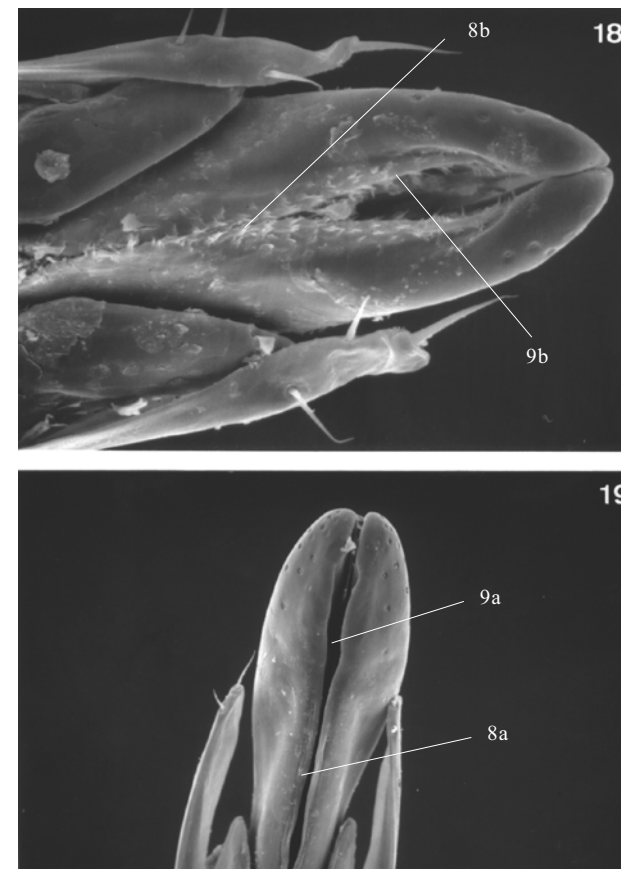


Foto 18-19. Detalls de la part apical ventral de l'edeagus. (18) *Periclistus brandtii* (x 800); (19) *Diplolepis mayri* (x 500).

tots els Cynipinae estudiats mentre que si hi la forma és de «V» la sutura és més o menys visible i més o menys llarga; a *Callaspidia* hi trobem l'estadi intermedi: el seu aspecte és de «U» però la sutura és present i llarga. En tots els casos en els quals hi ha sutura, només és imbrincada (foto 2) en *Pediaspis* (constituint això una autopomorfia d'aquest gènere). Els paràmers ofereixen també diversos aspectes morfològics a tenir en compte. En primer lloc tenim la longitud, caràcter esmentat per RONQUIST (1994a); aquesta pot superar l'alçada del dígitus (foto 10, 11) o no (foto 9, 13); per a l'observació d'aquest caràcter hem de tenir el dígitus amb les dents mirant al cap de l'edeagus. En principi és un caràcter fàcilment distingible degut a les diferències acusades de longitud; a

Aylax minor, *Xestophanes potentillae* i *Diastrophus rubi*, però, han estat considerats més curts si bé aquesta diferència és molt feble, mentre que a *Neuroterus aprilius* i a *Biorhiza pallida* els paràmers són només feblement més llargs que l'alçada del dígitus. Per altra banda el paràmers, a nivell del cap, poden ser molsuts (fotos 9, 10, 11) o laminars (foto 12); és un caràcter que en el seu estadi laminar només es presenta en els gèneres més evolucionats (*Trigonaspis*, *Biorhiza*, *Cynips*, *Neuroterus*), i a *Andricus pseudoinflator* i *A.anthracina*; pel que fa a *Plagiotrochus* i a *Dryocosmus*, tot i ser relativament aplanats, presenten un engruiximent en la part central, per la qual cosa hem considerat aquesta peculiaritat com «?» en la matriu del cladograma. A *Callyrhitis* el paràmer és extraordinàriament ample (foto 11). També cal destacar la pilositat que presenta el cap del paràmer; no hem pogut establir una relació entre la presència i pèrdua de pèls en cada espècie ja que la forma dels paràmers de cadascun dels grups estudiats fa que la posició d'aquests pèls sigui més o menys variada en molts casos i no existeixi simetria, en relació al seu nombre en el paràmer dret i esquerra. Cal per tant en aquest punt un estudi més exhaustiu. Malgrat això s'observa que en els Aylacini (excepte a *Diastrophus rubi* i *Xestophanes potentillae*), a *Diplolepis nervosa* (Rhodinini), als Pediasspidini (foto 9), als Cynipini més primitius i *Dryocosmus* el nombre de pèls és més elevat (4-5), mentre que a *Andricus pseudoinflator*, *A.anthracina* (foto 12), *Cynips divisa* i *Neuroterus quercusbaccarum* el nombre de pèls es redueix a tant sols un d'apical, el qual es presenta en totes les espècies estudiades.

1.4. La volsel·la i el dígitus

Podem apreciar a la volsel·la, en posició ventral, a tots els Cynipini (foto 8), un conjunt de pèls llargs en nombre de 1-4 als marges laterals de cada volsel·la. Aquests pèls són extremadament petits als Rhoditini, són curts, però clarament visibles, a *Callaspidia*, als Synergini, Aylacini i Pediasspidini (foto 7) i són visiblement molt més llargs als Cynipini; la distribució d'aquests pèls no ens dóna dades reveladores, si bé en els Cynipini estudiats presenten 3 fileres (a excepció d'*Andricus pseudoinflator*, *A. kollari*, *Callyrhitis rufescens* i *Neuroterus quercusbaccarum*); aquestes juntament amb els Pediasspidini, Aylacini, Synergini i *Callaspidia* en presenten dos i una filera. Pel que fa al dígitus, es situa i s'articula amb la base superior de la volsel·la. La seva forma varia de circular a el·líptica segons les espècies. A la part superior hi trobem disposades una sèrie de dents amb nombre variable proveïdes d'estries longitudinals (foto 17). Tanmateix la disposició d'aquestes dents pot seguir un eix longitudinal (en la majoria dels casos, foto 15) o pot ser de disposició més o menys alterna en alguns dels dos dígitus (*Timaspis phoenixopodos*) o en els dos dígitus (*Pediasspis aceris*, *Diplolepis nervosa* (foto 16) i *Dryocosmus nervosus*). Per altra banda, el nombre de dents al dígitus dret i esquerra no es manté constant.

1.5. La placa basal

Envolta la base de l'edeagus. És molt transparent i al microscopi òptic es veu força malament. Al microscopi electrònic, hem observat que dorsalment

tant a *Callaspidia* sp com a tots els Cynipinae és més estreta al centre que als laterals; a la part ventral podem observar diferències significatives en les espècies. Així es presenta recta o feblement corbada en totes les espècies estudiades (foto 7, 8) a excepció de *Callyrhitis* (foto 5), *Plagiotrochus* i *Dryocosmus* en els quals és fortament incisa.

2. Evolució de la genitèlia

Com a aclariment a l'anotació emprada, cal comentar que per referir-se a un clade, només s'esmenten les espècies que limiten aquest clade, es a dir, el primer brancatge i el terminal, separats ambdós per punts suspensius. Així, al referir-se al clade (A(B(C,D))), s'utilitza l'anotació (A...D).

Caràcter 1 (fig. 3): Forma de la part apical de l'edeagus.

a) *Blanc*: Lleugerament inflat subapicalment (foto 1 i 2).

b) *Negre*: Clarament i abruptament inflat subapicalment (foto 3, 4 i 6).

La possessió d'un edeagus apicalment no inflat sembla ser l'estadi primitiu dins els Cynipinae, del qual s'ha derivat la possessió d'un edeagus inflat apicalment, que ha tingut lloc al menys dos cops de forma independent: En *Diplolepis mayri*, del qual provisionalment es pot considerar una autopomorfia, i dins dels Cynipini, en el clade (*A. kollari* ...*A. anthracina*). S'ha de destacar que en el clade de Cynipini (*C. divisa*...*A. anthracina*) s'ha produït una reversió del caràcter, trobant-se de nou l'estadi no inflat, malgrat ésser en aquest cas un estat derivat.

Caràcter 2 (fig. 4): Forma basal de les plaques paramerals.

a) *Blanc*: Fortament escotada (foto 1 i 2).

b) *Negre*: recte o molt feblement corbada (foto 4).

Els estats d'aquest caràcter en els nodes basals dels comensals, els Aylacini + Rhoditini i dels Pediasspidini + Cynipini són equivocs. Sota el criteri d'optimització DELTRAN les coses no es resolten en absolut. En canvi, sota ACCTRAN, tots aquests nodes es resolten assignant l'estat 'no escotat' a tots ells (es a dir, afavorint la explicació de les homoplàsies com a reversions en lloc de com a canvis convergents). Això implica a nivell evolutiu que les plaques paramerals no escotades basalment són possiblement sinapomorfiques pels Cynipinae, malgrat que l'addició de més grups externs seria necessària per testar aquesta hipòtesis, ja que la reconstrucció del caràcter roman incerta a la base del cladograma. Alhora la reversió d'aquest caràcter és derivada a la tribu Cynipini, i de forma paral·lela per *Periclistus brandtii*.

Caràcter 3 (fig. 5): Sutura dorsal de l'edeagus.

a) *Blanc*: Llarga; arriba com a mínim a l'alçada de la part apical del dígitus (foto 2).

b) *Negre*: Curta; distant de la part apical del dígitus (foto 1, 3 i 4).

Una sutura llarga és un caràter primitiu a Cynipidae. La derivació a una sutura curta a tingut lloc dos cops: als comensals, i al clade (*A. kollari*...*A.*

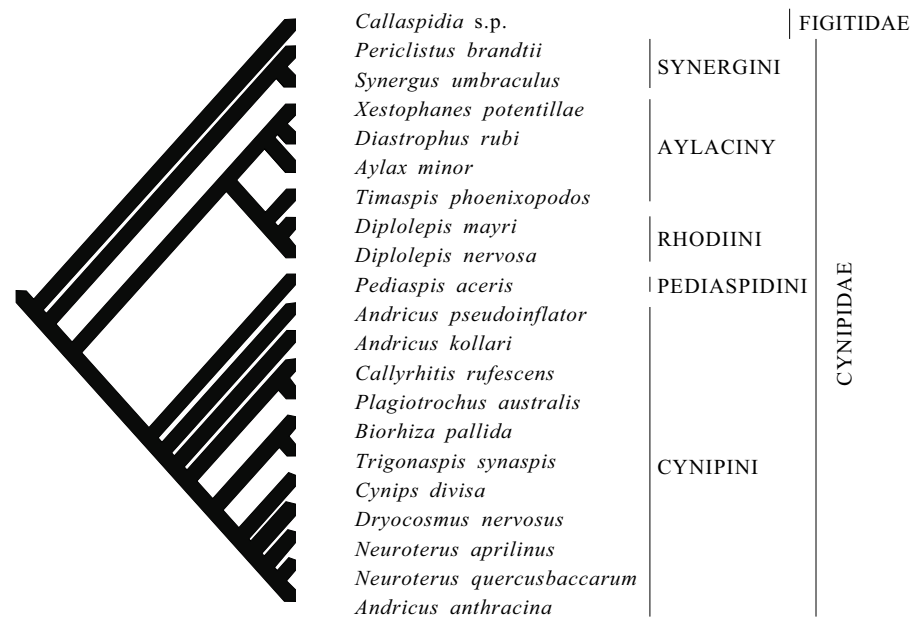


Figura 2. Cladograma obtingut en Hening86 a partir d'una matriu de 106 caràcters i 21 taxons diferents.

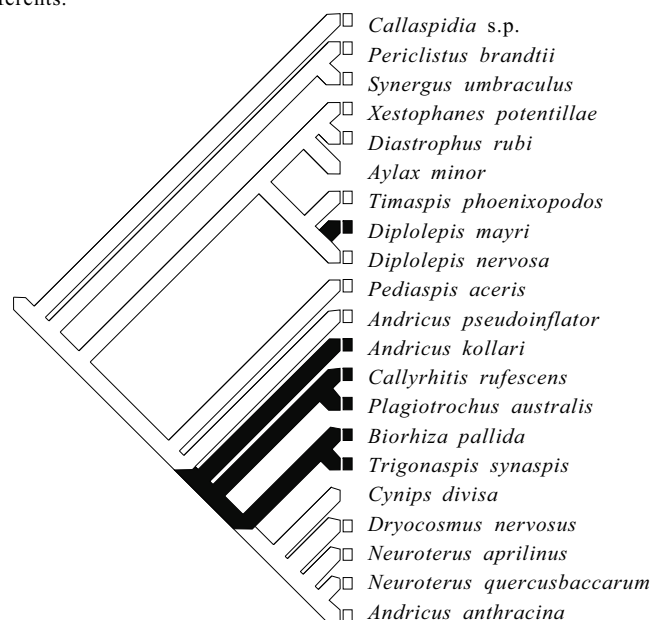


Figura 3. Mapatge dels diferents estadis del caràcter 1: forma de la part apical de l'edeagus.

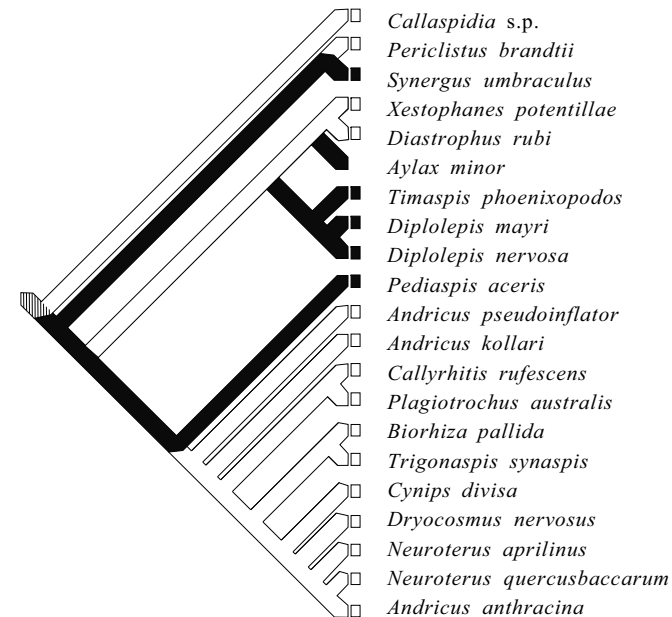


Figura 4. Mapatge dels diferents estadis del caràcter 2: forma basal de les plaques paramerals.

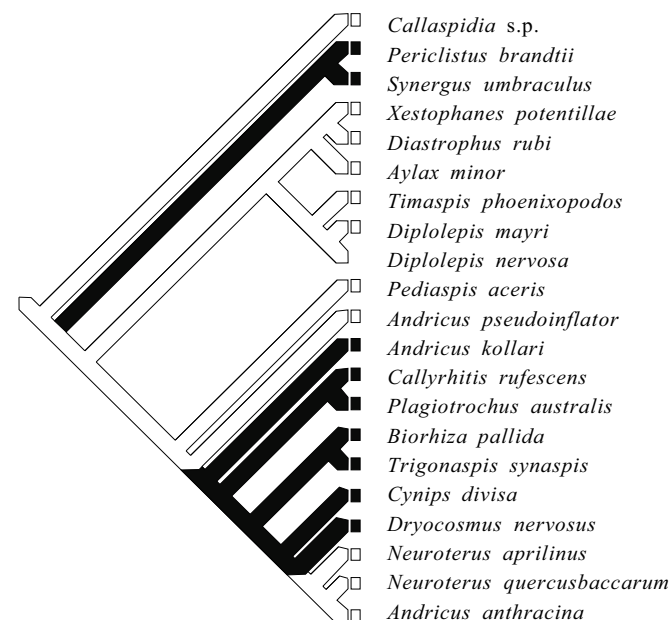


Figura 5. Mapatge dels diferents estadis del caràcter 3: sutura dorsal de l'edeagus.

anthracina). La presència d'una sutura llarga al clade (*N. aprilinus*...*A. anthracina*) no és primitiva sinó secundària.

Caràcter 4 (fig. 6): Sutura de la zona d'unió basal dels paràmers.

- a) *Blanc*: Absent (foto 1 i 3).
- b) *Puntejat*: Present no imbrincada (foto 4).
- c) *Negre*: Present imbrincada (foto 2).

L'absència de sutura és clarament primitiva dins els Cynipinae, tot i que podria tractar-se d'una sinapomorfia de la subfamília, tot i que amb les dades actuals no resulta possible testar aquesta hipòtesi (reconstrucció a la base del cladograma equívoca). L'aparició d'una sutura ha tingut lloc a diverses línies de forma independent (*D. rubi*, *Diplolepis*, (*B. pallida*...*A. anthracina*)). Una sutura imbrincada és autopomòrfica per *Pediaspis aceris*. Finalment, cal esmentar que la manca de sutura de *D. nervosus* ha d'interpretar-se com una pèrdua secundària del caràcter.

Caràcter 5 (no mapat): Part central de l'edeagus en visió dorsal.

- a) *Ampla*: amplada clarament superior o al voltant de la meitat del cap de l'edeagus (foto 1, 2, 3 i 4).
- b) *Estreta*: amplada molt inferior a la meitat del cap de l'edeagus (foto 6).

El mapatge d'aquest caràcter resulta trivial ja que tan sols *Callyrhitis rufescens* presenta l'edeagus amb un coll estret.

Caràcter 6 (fig. 7): Longitud del paràmer.

- a) *Blanc*: Llarg: supera l'alçada del dígitus (foto 10 i 11).
- b) *Negre*: Curt: no supera l'alçada del dígitus (foto 9 i 12).

La presència de paràmers curts caracteritza als Cynipidae cecidògens, tot i que al menys en tres ocasions al llarg de l'evolució del grup ((*T. phoenixopodos*..*D. nervosa*), *A. kollari*, *C. rufescens*) s'ha produït un allargament secundari d'aquests.

Caràcter 7 (fig. 8): Aspecte del paràmer.

- a) *Blanc*: molsut (foto 9, 10 i 11).
- b) *Negre*: laminar (foto 12).

El paràmer laminar és una sinapomorfia dels Cynipini més derivats (*B. pallida*...*A. anthracina*). *A. pseudoinflator* presenta també aquest estadi del caràcter, tot i que amb tota seguretat, es tracta d'una evolució paral·lela del mateix.

Caràcter 8 (fig. 9): Esquamositat punyent a la part externa i ventral de l'edeagus.

- a) *Blanc*: Absent (foto 19).
- b) *Negre*: Present per la zona del coll (foto 18).

La absència d'esquamositat a aquesta part de l'edeagus és generalitzada

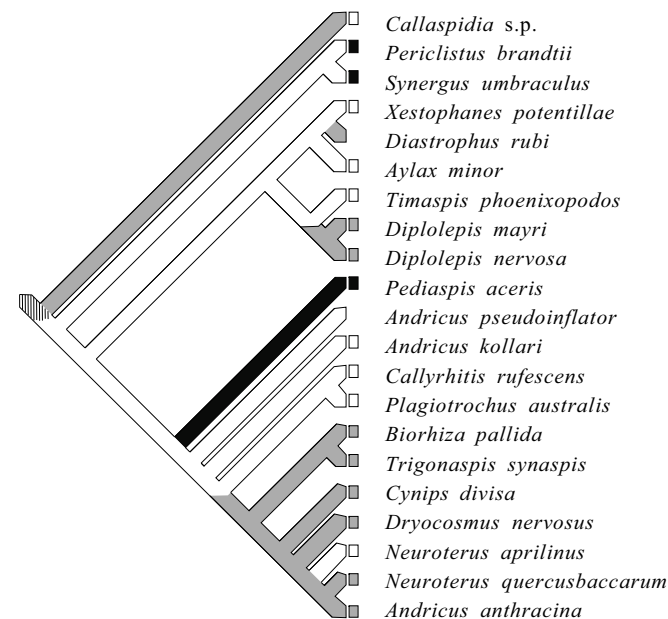


Figura 6. Mapatge dels diferents estadis del caràcter 4: sutura de la zona d'unió dorsal dels paràmers.

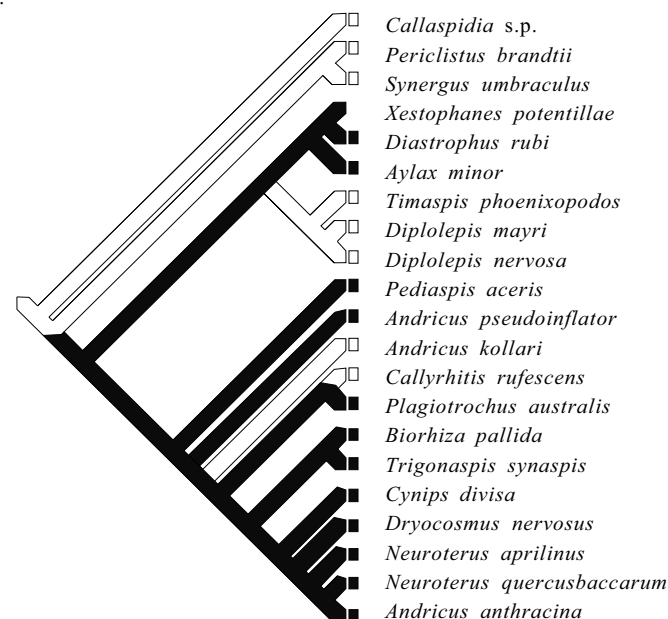


Figura 7. Mapatge dels diferents estadis del caràcter 6: longitud del paràmer.

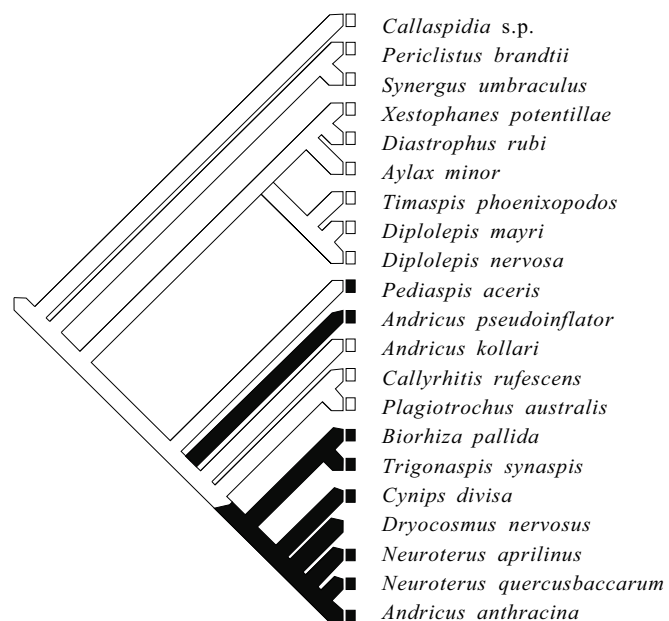


Figura 8. Mapatge dels diferents estadis del caràcter 7: aspecte del paràmer.

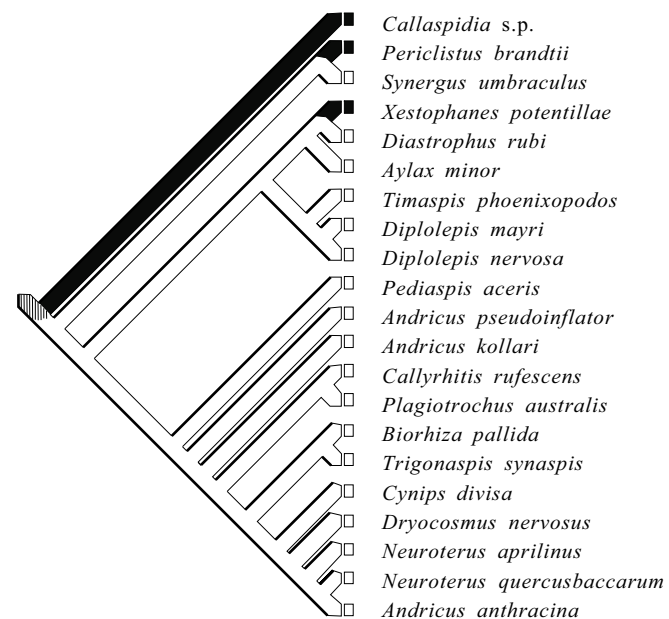


Figura 9. Mapatge dels diferents estadis del caràcter 8: esquamositat punyent a la part externa i ventral de l'edeagus.

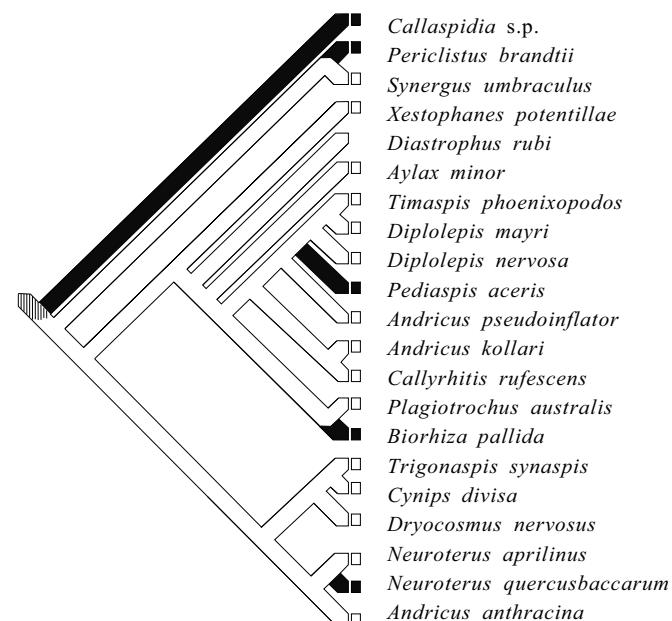


Figura 10. Mapatge dels diferents estadis del caràcter 9: esquamositat punyent situada al marge intern de la part còncava de l'edeagus.

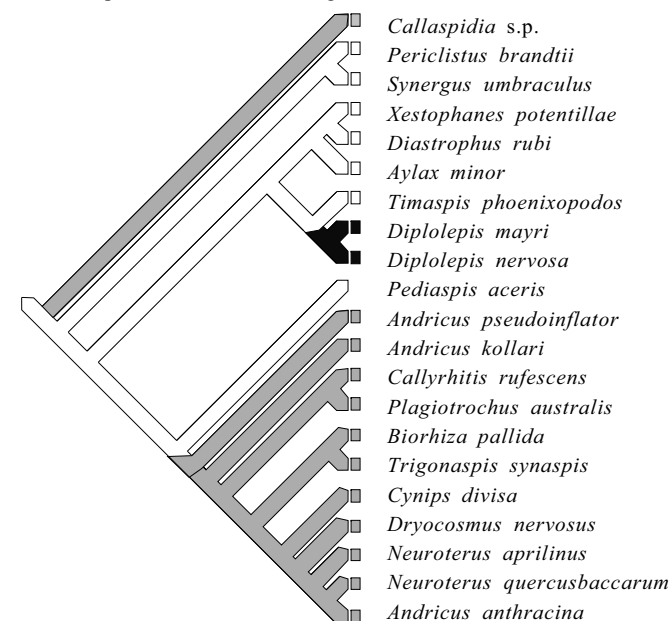


Figura 11. Mapatge dels diferents estadis del caràcter 11: grandària dels pèls a la volsel·la.

als Cynipinae, tot i que *P. brandtii* i *X. potentillae* de forma independent i derivada la presenten. L'addició de nous grups externs (Figitidae, Ibalidae, Liopteridae) permetrà en el futur comprovar si aquesta manca es un estat derivat dels Cynipinae o bé d'un estat derivat dels Figitidae.

Caràcter 9 (fig. 10): Esquamositat punyent situada al marge intern de la part còcava de l'aedeagus.

a) *Blanc*: Absent (foto 14 i 19).

b) *Negre*: Present (foto 13 i 18).

La reconstrucció d'aquest caràcter és equivocada en la branca que duu als comensals. Sota l'optimització ACCTRAN, es resol en l'adopció de l'estat absent com a primitiu en aquest clade. La distribució general d'aquest caràcter és força homoplàstica, apareixent l'estat derivat (presència) independentment 4 cops. L'absència d'esquamositat, com en el cas anterior, com a caràcter derivat dels Cynipinae roman pendent de ser testada.

Caràcter 10 (no mapat): Forma de la part davantera del caulis.

a) *Recte* (foto 7 i 8).

b) *Profundament incís* (foto 5)

La seva distribució correspon a la d'un caràcter fortament homoplàstic. A partir de l'estat ancestral, que és tenir el caulis recte, s'ha derivat al menys tres vegades la presència d'un caulis profundament incís. Convé destacar, de totes maneres, que aquest estadi és sinapomòrfic pel clade (*C. rufescens* + *P. australis*).

Caràcter 11 (fig. 11): Grandària dels pèls a la volsella.

a) *Blanc*: Curts (foto 7).

b) *Negre*: Extremadament curts.

c) *Gris*: Llargs (foto 8).

Aquest caràcter és l'únic dels aquí tractats que no mostra homoplàsia. El mapatge dels diferents estadis, suggereix la presència de pèls curts a la volsella com l'estadi primitiu del caràcter. Aquest estat ha evolucionat en dos direccions. Per una banda, cap a una reducció encara major en els representants dels Rhoditini. Per l'altre, al seu desenvolupament, donant com a lloc la presència de pèls llargs a la volsella, que és sinapomòrfica de la tribu Cynipini, i per tant diagnòstica per la tribu, tot i que això ha de ser probat per l'addició de més representants d'aquesta tribu dins de l'anàlisi.

DISCUSSIÓ GENERAL

Malgrat no exposem la matriu de dades, per les raons que han estat comentades anteriorment sobre la provisionalitat d'aquest estudi, podem afirmar que els resultats de l'anàlisi, donen suport a la monofília dels comensals, la de la tribu Rodhitini i la dels Cynipini, alhora que considera els Pediaspini com a

grup germà d'aquest últim. La tribu Aylacini, que apareix com a parafiletica, queda dividida en dos clades, un d'ells només format per representants d'aquesta tribu, i l'altre format pels Rodhitini més un Aylacini de grup germà. Aquests dos clades són alhora el grup germà del clade (Pediaspini + Cynipini).

Les hipòtesis filogenètiques, donades per RONQUIST (1994a), LILJEBLAD (1995) i LILJEBLAD & RONQUIST (1997) i la nostra, tot i coincidir en reconèixer una sèrie de grups monofilètics, tenen algunes fortes discrepàncies. La diferència més important es troba en les relacions de la tribu Aylacini, que si bé en ambdós casos apareix com a parafiletica, la distribució dels diferents representants es força diferent. Mentre que en els cladogrames dels autors mencionats (Ronquist i Liljebland), hi ha un grup d'Aylacini que representa els brancatges inicials dins una línia que duu als comensals, en l'altre (Pujade i Arnedo) tots els Aylacini es troben com a brancatges de la línia que duu a Cynipini, sent la separació entre comensals i la resta, la primera cladogènesi dins de la subfamília.

La morfologia general externa dels Cynipini presenta una gran quantitat de convergències evolutives degut al seu model biològic parasitari. És per això que l'estudi de la genitèlia per poder separar grups biològics semblava una bon punt de partida ja que a priori l'estructura genitèlica podria haver estat menys afectada per pressions de selecció associades al tipus de vida, i marcar més fàcilment l'evolució d'aquests grups. Malgrat això, aquest estudi posa en evidència que els caràcters genitèlics presenten, més o menys depenent dels casos, un cert nivell d'homoplàsia i que per tant, no estan lliures de selecció, per exemple selecció sexual per selecció de la femella (EBERHARD 1985) o altres constriccions evolutives de determinat tipus.

De totes formes, i com s'ha esmentat anteriorment, les inferències sobre la possible evolució de cadascun dels caràcters està absolutament determinada per la filogènia sobre la qual són mapats. Qualsevol error en la filogènia es converteix en un error en la interpretació de l'evolució del caràcter tractat. És per això, que totes aquests resultats han de considerar-se provisionals, en espera de l'obtenció d'una filogènia més representativa (addició de nous taxons), més contrastada i, sobre tot, més robusta (addició de més caràcters, especialment provinents de fonts d'informació independents, p.ex. de comportament, moleculars, etc.).

BIBLIOGRAFIA

- BROOKS, D. R. & MCLENNAN, D. A., 1990. *Phylogeny, Ecology and Behavior*. The University of Chicago Press, Chicago and London. 434 p.
- EBERHARD, 1985. *Sexual selection and Animal Genitalia*. Harvard, University Press. 244 p.
- FARRIS, J. S., 1988. Hennig86 version 1.5. Computer program distributed by the author, 41 Admiral street, Port Jefferson Station, NY 11776.
- FOREY P. L., HUMPHRIES, C. J., KITCHING, I. J., SCOTLAND, R. W., SIEBERT, D. J. & WILLIAMS, D. M., 1992. *Cladistics. A practical course in systematics*. Oxford University Press, Oxford. 191 p.
- FUNK, V. A. & BROOKS, D. R., 1990. Phylogenetic Systematics as the basis of comparative biology. *Smithsonian Contr. Bot.*, 73:1-45. 1991

- HARVEY, P. H. & PAGEL, M. D., 1991 *The comparative method in Evolutionary Biology*. Oxford series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford. 239 p.
- HENNIG, W., 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, Chicago, London. 263 p.
- KIEFFER, J. J., 1897. *Species des hyménoptères d'Europe et d'Algérie: les Cynipides*. Mme Froment-Dubosclard édit., Paris, t.7, 687., 27 pl.
- LILJEBLAD, J., 1995. *Gall wasps and their plant hosts: phylogenetic relationships and some major features in the evolution of an association*. Graduational studi, Univ. Stockolm, 20 p.
- LILJEBLAD, J. & RONQUIST, f. 1997. A phylogenetic analysis of higher-level gall wasp relationships (Hymenoptera, Cynipidae). *Syst. Entom.* (in press)
- MADDISON W. P. & MADDISON D. R., 1992. *MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution*, version 3.0 Sunderland: Sinauer Associates. 398 p.
- RONQUIST, F., 1994a. Evolution of parasitism among closely related species: Phylogenetic relationships and the origin of inquilinism in gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). *Evolution*, 48 (2): 241-266.
- RONQUIST, F., 1994b. Morphology, Phylogeny and Evolution of Cynipoid Wasp. *Acta Univ. Ups., Comprehensive Summaries of Uppsala Disertations from the Faculty of Science and Technology*, 38: 1-29.
- RONQUIST, F., 1995. Phylogeny and early evolution of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology*, 20: 309-335.
- SCHULZ, U., 1961. Vergleichende morphologische Betrachtung des männlichen äusseren Genitalapparates von *Synergus*-Arten. *Entom. Mitt. Zool. Staat. u. Zool. Mus.*, 32:167-174.
- SNODGRASS, 1941. The Male Genitalia of Hymenoptera. *Smiths. Misc. Coll.* Washington, Bd. 103.
- SWOFFORD, D. L. & MADDISON, W. P., 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Math. Biosci.*, 97: 199-229.
- WILEY, E. O., 1981. *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley and Sons. 439 p.
- SWOFFORD, D. L., 1993. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1.1. Washington: Smithsonian Institution.