

APROXIMACIÓ AL CONEIXEMENT DE LA BIOGEOGRAFIA DE LA TRIBU CYNIPINI (HYMENOPTERA: CYNIPOIDEA: CYNIPIDAE) A LA REGIÓ PALEÀRTICA

D. Bellido & J. Pujade-Villar

ABSTRACT

Introduction to the knowledge of Biogeography of Cynipini tribe (Hymenoptera: Cynipoidea: Cynipidae) in the Palaearctic Region. Studies on taxonomy of the Cynipini tribe in the Palaearctic area are abundant both in the last 150 years and phylogenetic aspects are being intensely studied, mainly by our colleagues in England and Sweden. On the other hand, biogeographical studies on this group are scarcely developed.

In this work the main causes leaving to present patterns of distribution of Cynipini in the Palaearctic area, and especially in Iberian Peninsula are commented. Problems to infer biogeographical patterns are also discussed. Finally expansion and reduction processes in distribution of the group throughout history and effect of glacial refuges are commented, and its paper on the existence of sibling species, difficult to separate both at morphological and cecidological level.

Key words: Hymenoptera, Cynipidae, Cynipini, biogeography, Iberian Peninsula, review.

Recepció: 15.07.2001; Acceptació: 30.09.2001; ISSN: 1134-7723

David Bellido & Juli Pujade-Villar. Universitat de Barcelona. Facultat de Biologia. Dept. Biologia Animal (Artròpodes). Avda. Diagonal, 645. 08028 Barcelona.

RESUM

Els estudis sobre la tribu Cynipini a la zona paleàrtica, referents a la taxonomia han estat molt abundants en els darrers 150 anys. Els aspectes filogenètics són en l'actualitat objecte d'un intens esforç, principalment per part dels nostres col·legues d'Anglaterra i Suècia. En canvi l'estudi de la biogeografia d'aquest grup està molt poc desenvolupat.

En aquest treball es presenten les possibles causes que poden haver format els actuals patrons de distribució de les espècies de Cynipini a la zona paleàrtica i amb especial atenció a la península Ibèrica. També s'aborden els problemes per inferir patrons biogeogràfics en aquest grup. Finalment s'exposen els processos d'expansió i reducció de les àrees de dispersió al llarg de la història i es comenta l'efecte

dels refugis en les èpoques glacials, així com el seu paper en l'existència d'espècies germanes, molt difícils de separar tant a nivell morfològic com cecidològic.

INTRODUCCIÓ

Aquest estudi, que es centra fonamentalment a la península Ibèrica, forma part d'un treball més extens que estem realitzant juntament amb altres autors sobre la biogeografia de la tribu Cynipini (Hymenoptera: Cynipidae) al Paleàrtic. Aquesta tribu es caracteritza per produir gal·les de diversa complexitat a fagàcies del gènere *Quercus*, encara que algunes espècies ataquen gèneres propers, com *Lithocarpus*, *Castanopsis* i *Castanea*. És molt important fer notar l'estreta relació entre els Cynipini i els seus hostes, ja que això afecta profundament la seva biogeografia.

La distribució del grup és eminentment holàrtica, amb algunes penetracions a les zones tropicals, a través de les cadenes muntanyoses en les que es troben els seus hostes.

Desafortunadament el registre fòssil dels Cynipini no és gaire clarificador, i malgrat que alguns estudis recents han millorat força el coneixement del registre fòssil del grup (Rasnitsyn & Kovalev, 1988; Kovalev, 1994, 1995), la posició taxonòmica de molts grups és encara molt controvertida (Ronquist, 1999). Tot i això, podem dir que molts dels gèneres actuals són força antics i es remunten com a mínim a l'Oligocè. Destaquem a la península Ibèrica la troballa de gal·les fòssils atribuïdes a Cynipini dins el Miocè de la Cerdanya, moltes de les quals presenten un aspecte similar a espècies actuals (Diéguez *et al.*, 1996).

La coneixença, encara parcial, del grup fa que molts cops es faci difícil inferir patrons biogeogràfics pels cinípids. En primer lloc trobem que la biologia del grup és encara força desconeguda, i de moltes espècies no es coneix la generació alternant (Pujade-Villar *et al.*, 2001); també hi ha greus manques de coneixement en els factors més importants de la dinàmica poblacional dels Cynipini al llarg de la història, que s'intenten analitzar en aquest treball; i finalment hi ha també mancances en el coneixement dels mateixos hostes, fet que dificulta l'establiment de relacions entre aquests i els cinípids que els ataquen.

ORIGEN DELS CYNIPINI

L'origen del grup és incert, encara que es considera Euràsia com a lloc més probable. Kovalev (*com. pers.*) proposa que la tribu es va originar a l'est d'Àsia durant l'inici del Miocè (23-20 Myr), lloc on alguns autors situen l'aparició del gènere *Quercus* durant el Cretaci (veure Menitsky, 1984; Akhmetiev, 1984). Malgrat això, estudis més recents situen l'origen del gènere *Quercus* a les latituds mitjanes d'Amèrica del Nord (Manos *et al.*, 1999). Per altra banda, estudis filogenètics (Ronquist, 1999) indiquen que el grup germà dels Cynipini són els Pediaspidini (que, a més de tenir alternança generacional com els Cynipini, indueixen gal·les en *Acer*); aquestes dues tribus tenen com a grup germà els Diplolepidini (que no presenten alternança generacional i indueixen gal·les

en el gènere *Rosa*); el clade es completa amb els Eschatocerini a la base de les tribus esmentades (tribu que produeix gal·les en *Acacia* i *Prosopis* a sud d'Amèrica).

La fauna ibèrica de cinípids inclou al voltant de 140 espècies diferents (Nieves-Aldrey, 1987), de les quals unes 70 són Cynipini. Aquestes espècies estan distribuïdes en 7 gèneres: *Andricus* Hartig, 1840; *Neuroterus* Hartig, 1840; *Biorhiza* Westwood, 1840; *Plagiotrochus* Mayr, 1881; *Callirhytis* Foerster, 1869; *Cynips* Linnaeus, 1758; i *Trigonaspis* Hartig, 1840. La distribució d'aquestes espècies no és uniforme, i la possible explicació dels diferents models de distribució peninsular seran comentats en aquest treball.

LES GLACIACIONS I ELS CYNIPINI

Com ja es sabut les glaciacions van tenir un efecte molt important en molts grups d'organismes (Delcourt & Delcourt, 1993; Hewitt, 1996). Enfront de la visió tradicional (Charlesworth, 1957; Roberts, 1989) que proposava una alternança de períodes freds amb altres més càlids (interglaciars), els estudis de bombolles d'aire a columnes de gel i l'estudi dels sediments suggereixen una oscil·lació climàtica d'una freqüència molt més elevada, a escala centenària o mil·lenària (Dansgaard *et al.*, 1993; Bender *et al.*, 1994; Kotilainen & Shackleton, 1995; Van Andel & Tzedakis, 1996). El resultat va ser una sèrie d'expansions i contraccions de l'àrea de distribució de moltes espècies. A Europa la disposició transversal de les muntanyes va dificultar o impedir la retirada dels boscos terciaris fins als seus refugis al sud d'Europa (península Ibèrica, Itàlica i Balcànica), Nord d'Àfrica, Est d'Europa i Àsia Menor (Delcourt & Delcourt, 1988; Bennet *et al.*, 1991; Sitte *et al.*, 1994), que va significar l'extinció d'un gran nombre d'espècies de *Quercus* (Mai, 1995) i per tant de la seva fauna associada. La recol·lonització d'Europa per part dels cinípids i dels seus hostes va tenir lloc tant des de l'oest (refugis ibèrics i nord-africans) como des de l'est (refugis balcànics), i van quedar algunes espècies de *Quercus* restringides a les àrees-refugi juntament amb la seva fauna associada de cinípids (figura 1).

ESPÈCIES D'ÀMPLIA DISTRIBUCIÓ

De les 70 espècies de Cynipini presents a la península Ibèrica, una part molt important són espècies d'àmplia distribució [*Biorhiza pallida* (Olivier, 1791), *Andricus quercusramuli* (Linnaeus, 1761), *A. quercuscorticis* (Linnaeus, 1761), *A. solitarius* (Boyer de Fonscolombe, 1832), *Neuroterus quercusbaccarum* (Linnaeus, 1858), entre moltes d'altres] que es troben a gran part d'Europa i Àsia Menor i que assoleixen latituds elevades (Vyrzikovskaya, 1962). Aquestes espècies d'àmplia distribució representen probablement un grup d'espècies amb una capacitat de dispersió elevada, afavorida per la gran varietat d'hostes del gènere *Quercus* que ataquen o per la gran àrea de distribució que presenten.

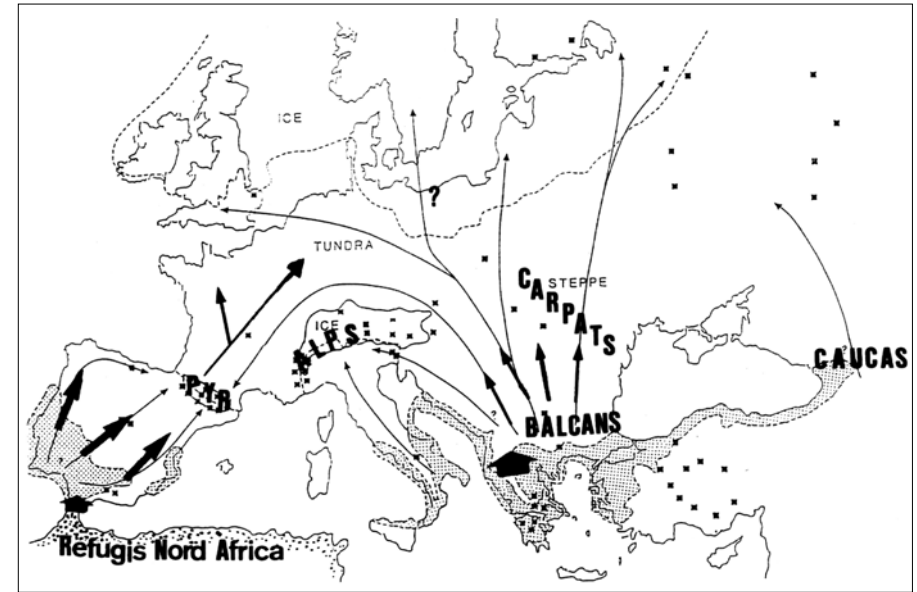


Figura 1. Situació dels refugis glacials i vies de recol·lonització proposades pels Cynipini i els seus hostes en el Paleàrtic occidental (modificat a partir de Hewitt, 1996).

Dins d'aquest grup d'espècies d'àmplia distribució, n'hi ha 4 a la península Ibèrica pertanyents al gènere *Cynips* [*C. disticha* Hartig, 1840; *C. divisa* Hartig, 1840; *C. quercus* (Fourcroy, 1785) i *C. quercusfolii* (Linnaeus, 1758)], que representen un cas una mica particular. L'afinitat entre aquestes espècies i algunes espècies californianes de *Besbicus* Kinsey, 1929 i *Antron* Kinsey, 1929 (Cornell & Washburn, 1979) no deixa de ser sorprenent, per la qual cosa se'ns planteja la següent pregunta: és aquesta afinitat fruit d'una convergència o no? Segons Axelrod (1975 & 1979), les similituds entre les comunitats mediterrànies d'arreu del món no serien fruit només d'una convergència, sinó de la presència durant l'Eocè d'un cinturó de vegetació escleròfil·le, que es va estendre durant el període àrid del Miocè, per quedar relegat després a diferents ambients mediterranis isolats. Aquesta teoria té tant partidaris (Valiente-Banuet *et al.*, 1998) com detractors (Fritsch, 1996; Manos *et al.*, 1999) encara que predominen els segons. Del que no hi ha dubte, és de que la distribució californiana d'aquests gèneres afins a *Cynips* és avui en dia més restringida, i que en el passat es podien trobar molt més a l'est dels Estats Units (Kinsey, 1929), com demostra la troballa recent d'unes gal·les fòssils a un enclavament on aquests no es troben actualment (Waggoner & Poteet, 1996). Malgrat això, fins al moment no hi ha cap prova convincent que relacioni els "Cynips 'sensu' Kinsey" americans amb els "Cynips 'sensu' Linnaeus" que trobem a Europa.

ESPÈCIES DE DISTRIBUCIÓ MEDITERRÀNIA

La major part d'espècies mediterrànies es troben incloses dins el gènere *Plagiotrochus*. Les espècies d'aquest gènere estan repartides per la conca mediterrània i, encara que n'hi ha algunes que només han estat citades a la península Ibèrica, aquest fet es deu probablement a un estudi insuficient de la fauna cecidògena lligada als *Quercus* típicament mediterranis (*Q. ilex* i *Q. coccifera*, per exemple) en gran part de l'àmbit mediterrani. Recentment (Bellido *et al.*, 2000) mencionen la troballa d'aquest gènere a l'Himàlaia, la qual cosa fa que la seva distribució sobrepassi l'àmbit mediterrani. Aquesta espècie inclosa de manera prèvia i errònia dins el gènere *Callirhytis*, presenta alguns caràcters considerats com a primitius dins del gènere, com és la presència d'un escut rugós transversalment (Ronquist, 1995; Bellido *et al.*, 2000). Aquests fets fan pensar en un possible origen del gènere *Plagiotrochus* a la regió de l'Himàlaia (figura 2). L'hoste d'aquesta espècie de *Plagiotrochus* és *Quercus semecarpifoliae*, vegetal emparentat amb espècies mediterrànies de *Quercus* com és *Q. suber*, tal com constata la presència d'espècies fòssils (*Q. sosnowskyi*) a cavall entre totes dues. Probablement, les primeres espècies de *Plagiotrochus* haurien migrat a través del sistema muntanyenc de l'antic Thetys seguint als seus hostes, fins a la regió mediterrània, on haurien sofert una petita radiació que hauria originat les 13 espècies mediterrànies que es coneixen.

Cal mencionar, també, una espècie de *Plagiotrochus* centroeuropea, *Plagiotrochus marianii* (Kieffer, 1902), que té un hoste de *Quercus marcescent* relacionat evolutivament amb els roures perennifolis mediterranis (Melika *et al.*, 2001). Per tant, la creença de que *Plagiotrochus* és un gènere exclusivament present en perennifolis es desestima i es presenta una nova qüestió: ¿el gènere *Plagiotrochus*, gènere derivat i relacionat amb *Neuroterus* (Pujade-Villar *et al.*, dades no publicades), ataca *Quercus* perennifolis secundàriament o aquests hostes són els primaris?. Les dades acumulades aquests darrers anys ens permeten afirmar que, malgrat els perennifolis són evolutivament més primitius que els caducifolis (Manos *et al.*, 1999) les espècies de *Plagiotrochus* provenen d'hostes caducifolis que s'expandiren i diversificaren en els perennifolis.

A part del gènere *Plagiotrochus*, hi ha algunes espècies d'*Andricus* associades a *Quercus* perennifolis i/o marcescents, concretament a *Q. suber*, com per exemple *A. mayeti* Kieffer, 1896 i *A. niger* Tavares, 1916. Les afinitats d'aquestes espècies, de distribució també mediterrània, són incertes encara que poden ser les generacions sexuades d'alguna de les formes agàmiques de Cynipini conegudes, de les que no es coneix encara la forma alternant.

ESPÈCIES DE DISTRIBUCIÓ RESTRINGIDA

Tenim un grup reduït d'espècies de distribució restringida. Algunes d'elles es consideraven com endemismes ibèrics; aquest era el cas fins fa ben poc de *Plagiotrochus panteli* Pujade-Villar, 1985, i *P. vilageliui* Pujade-Villar, 2000, per exemple. D'altres espècies com *Andricus pseudoinflator* Tavares, 1901; *A. pictus* Hartig, 1856, *Trigonaspis mendesi* Tavares, 1901; *T. bruneicornis* Tavares, 1902 i *T. baeticus* Nieves-Aldrey, 1990

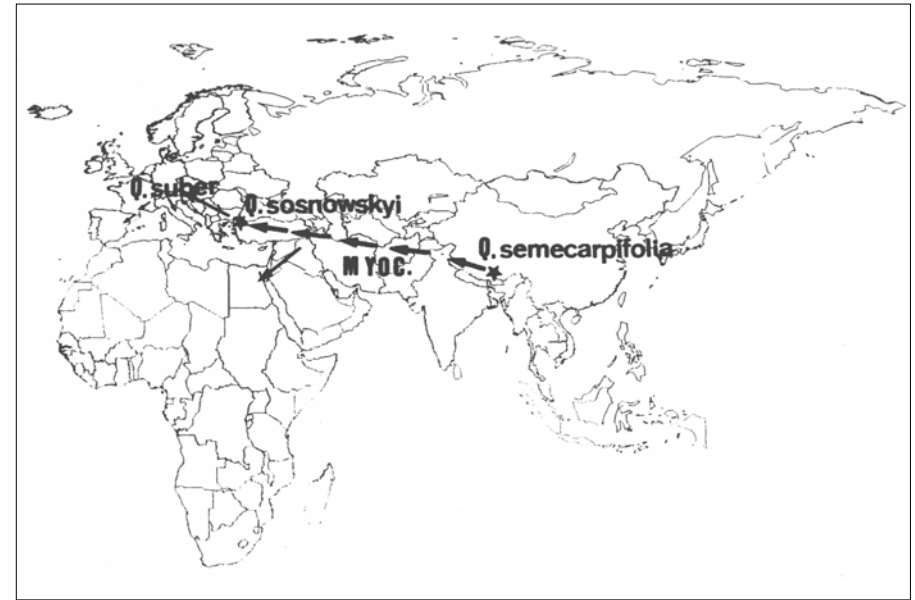


Figura 2. Origen i migració fins la regió mediterrània del gènere *Plagiotrochus*. (veure explicacions al text).

són de distribució ibèrica, malgrat que hi ha alguna cita puntual a llocs propers, com el Nord d'Àfrica (Mimeur, 1939), que hauria de ser confirmada.

El cas de les espècies de *Trigonaspis* peninsulars es força interessant, ja que són 3 espècies molt properes morfològicament, però amb gal·les força diferents (Nieves-Aldrey, 1989). A aquest fet s'uneix la segregació d'aquestes 3 espècies en 3 hostes diferents, fet que podria haver estat l'origen de la seva especiació.

Andricus pseudoinflator, una espècie restringida a la península Ibèrica (les cites d'altres indrets han de ser considerades com a força dubtoses), té com a espècie germana *A. inflator*, àmpliament estesa per tot Europa (figura. 3). En aquest cas, la morfologia de les gal·les agàmiques és molt similar, essent les gal·les agàmiques d'*A. inflator* clarament majors que les d'*A. pseudoinflator*. L'origen d'aquesta separació d'espècies no és gens clara; podria ser merament una expressió de les diferències genètiques de l'hoste o bé podria representar un veritable relict de les glaciacions, on hauria quedat reduït *A. pseudoinflator*.

Per concloure, hem de parlar de dues espècies molt properes amb una distribució bastant atípica: *Andricus dentimitratus* (Retjő, 1887) (= *A. viscosus* Nieves-Aldrey, 1986) i *A. pictus* (Hartig, 1856) [= *A. panteli* (Kieffer, 1901) = *A. broteriae* Pujade-Villar & Bachmann, 1999]. Totes dues espècies presenten gal·les enganxoses al llarg del seu desenvolupament, però són clarament diferenciables, tant a nivell cecidològic com morfològic.



Figura 3. Distribució de les espècies *A. pseudoinflator* (estrella de cinc puntes) i *A. inflator* (asterisc). La presència de l'espècie a un determinat país o regió s'indica marcant aquest darrer.

Andricus dentimitratus es troba dispersa per gran part d'Europa i té com a hostes diversos roures del grup *robur*, mentre que *A. pictus* es troba associat a *Q. faginea* (figura 4), espècie de roure restringit a la península Ibèrica. Aquesta diferència d'hostes podria explicar la segregació de totes dues espècies, però es dona el cas que mentre que *A. dendimitratus* es troba present al nord-est de la península, *A. pictus* es troba restringit al sud i al centre, tot i l'existència de poblacions de *Q. faginea* al nord-est. Dues hipòtesis poden explicar aquesta segregació espacial; la primera fa referència a la competència entre totes dues espècies, fet que s'hauria d'estudiar profundament, ja que no es coneix el cicle d'*A. pictus*; i la segona, al fet de que les poblacions de *Quercus faginea* del nord-est de la península en estar força híbrides no serien susceptibles a l'atac d'*A. pictus* i això faria que no pogués ocupar aquesta zona, on *A. dendimitratus* seria també competitivament superior.

Hi ha un petit grup d'espècies ibèriques, descrites per Tavares a l'inici del segle passat, que han de ser considerades com a dubtoses ja que no s'han tornat a trobar des de la seva descripció i els tipus van ser destruïts per l'incendi que va assolir Lisboa el segle passat. A aquest grup hi podríem incloure una sèrie d'espècies molt interessants, com *A. fidelensis* Tavares, 1902; *A. gallaecus* Tavares, 1916; *A. luisieri* Tavares, 1914, *A. nobrei* Tavares, 1901 i *A. superfetationis* subsp. *geresianus*. El gran nombre d'estudis de l'àrea peninsular fa pensar que les gal·les d'aquestes espècies corresponguin a espècies prèviament descrites mal ubicades o deformades per l'atac fallit d'algun paràsit, per tant, no les podem considerar estrictament com a endemismes ibèrics.

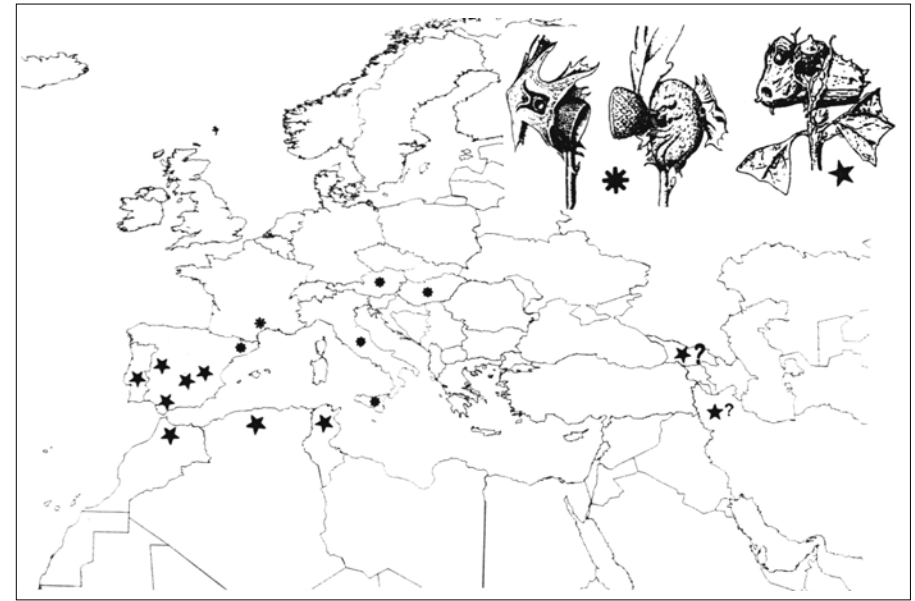


Figura 4. Distribució de les espècies *A. pictus* (estrella de cinc puntes) i *A. dendimitratus* (asterisc). La presència de l'espècie a un determinat país o regió s'indica marcant aquest darrer.

LA IMPORTÀNCIA DE L'HOSTE *Q. cerris* AL PALEÀRTIC

En l'actualitat, tot i que la taxonomia del gènere *Quercus* no està clarificada, s'accepta que hi ha al voltant de 20 espècies autòctones a Europa (Tutin *et al.*, 1993). D'aquestes, unes 11 són a la península (Castroviejo *et al.*, 1990). De totes les espècies hostes, és *Quercus cerris* la clau pels cinípid europeus, ja que hi ha moltes espècies que en depenen en alguna de les seves fases de cicle vital.

Donada l'absència de *Q. cerris* a la península Ibèrica, moltes espècies de cinípid europeus són absents a la nostra àrea, ja que per tancar el cicle necessiten amb total certesa aquesta espècie de *Quercus*; és el cas, per exemple, d'*Andricus lignicolus* (Hartig, 1840), *A. quercuscalicis* (Burgscorf, 1873), *Aphelonix cerricola* (Giraud, 1859), *Chilaspis nitida* (Giraud, 1882), *Dryocosmus nervosus* (Giraud, 1859), *Neuroterus aggregatus* (Wachtl, 1880), etc. Altres espècies, de les quals no es coneix el cicle, malgrat que es troben en espècies de roures de la secció *robur* i que presenten gal·les vistoses, no s'han trobat a la península Ibèrica, potser perquè per tancar el cicle, és a dir, per obtenir la forma alternant desconeguda, necessiten probablement també l'espècie *Q. cerris*; és el cas, per exemple, de moltes espècies d'*Andricus* com: *A. aries* (Giraud, 1859), *A. caputmedusae* (Hartig, 1843), *A. hungaricus* (Hartig, 1843), *A. polycerus* (Giraud, 1859), etc. Cal mencionar, també, pel que fa algunes espècies lligades amb *Q. cerris*, que, estudis sobre poblacions d'algunes d'aquestes espècies, com és el cas d'*Andricus quercuscalicis*, mostren el rang d'invasió

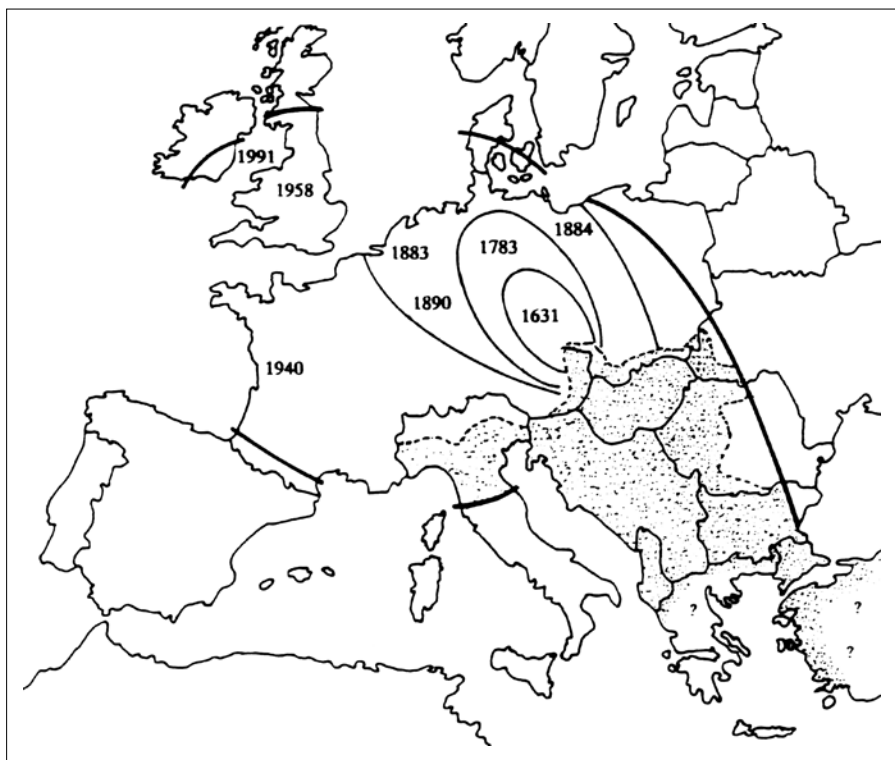


Figura 5. Registres de la dispersió històrica d'*Andricus quercuscalicis* (segons Stone & Sunnucks, 1993).

d'aquesta espècie de cinípid (figura 5) a partir dels Balcans en els darrers 500 anys a Europa, mercès a la dispersió de *Q. cerris* provocada per l'home (Stone & Sunnucks, 1993).

Hi ha algunes espècies que originàriament es trobaven als refugis, tant a la península Ibèrica com a la Itàlica i a la Balcànica, i que actualment s'han estès per gran part d'Europa, tant si *Q. cerris* està present o no. Dins d'aquest grup, destacarem alguns exemples: *Andricus grossulariae* Giraud, 1859, *A. kollari* (Hartig, 1843), *A. quercustozae* (Bosc, 1792), *A. gemmeus* (Giraud, 1859) i *Neuroterus saliens* (Kollar, 1857). Aquesta distribució és un efecte de les glaciacions (veure l'apartat «Les glaciacions i els cinípid»). Davant aquest fet se'ns planteja una pregunta: com s'ho fan aquestes espècies que depenen en molts casos de *Q. cerris* per sobreviure en les àrees on aquest roure no es troba? El cas tant d'*Andricus grossulariae* com de *Neuroterus saliens* és que han desenvolupat la facultat de produir gal·les tant a *Q. cerris* com a *Q. suber*. Aquesta última és molt propera filogenèticament a *Q. cerris*, fet que possibilita la col·lonització d'una àrea molt més estesa per part d'aquests cinípid, per la diferent distribució d'aquestes dues espècies de *Quercus* (figura 6).

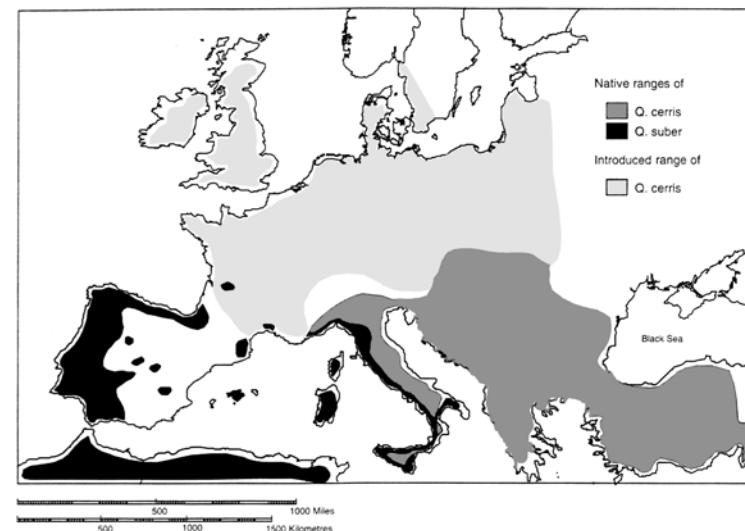


Figura 6. Distribució natural de *Quercus cerris* i *Q. suber*, i l'àrea on s'ha introduït *Q. cerris* (segons Stone *et al.*, 2001).

Encara que actualment es considera que la majoria d'espècies del grup han de tenir una generació alternant, aquesta generació pot ser desconeguda o pot ser no obligatòria (Folliot, 1964; Stone *et al.*, 2001) en algunes espècies. En relació amb això, tenim el cas d'*A. kollari*. Fins fa pocs anys la generació sexuada d'aquesta espècie a la península Ibèrica era desconeguda, per això s'havia especulat sobre la possibilitat d'una agàmia indefinida a les àrees on *Q. cerris* era absent (Csóka, 1997); aquesta possibilitat ha quedat desmentida per estudis biològics (Pujade-Villar, 1992). Nous estudis genètics sobre *A. kollari* mostren una clara divisió a nivell genètic entre les poblacions peninsulars i del sud de França amb les de l'est d'Europa i Àsia Menor (Stone *et al.*, 2001), fets que es confirmen també a nivell morfològic a la generació sexuada (Pujade-Villar & Bellido, *in prep*). En aquest cas les evidències mol·leculars indiquen una separació força antiga i molt anterior a les glaciacions (1-2 milions d'anys per les 2 espècies dins el complex "*A. kollari*"), trobant-se en l'actualitat 2 espècies diferenciades però molt properes: la forma centreeuropea correspondria a *A. kollari* amb la generació sexuada sobre *Q. cerris*, i la peninsular, present també a part del sud de França i nord d'Àfrica, anomenada *A. hispanica*, amb una forma agàmica indife-renciable morfològicament i cecidològicament de l'espècie centreeuropea (Pujade-Villar & Bellido, *in prep*) i amb la generació sexuada sobre *Q. suber*.

Un cas encara més problemàtic és el de les espècies del complex *A. quercustozae*-*A. insana*, ja que estudis genètics (Stone, *com. pers.*) mostren una elevadíssima afinitat genètica entre *A. quercustozae* i *A. insana*, mentre que morfològicament semblen existir entre 2 i 4 morfològies diferenciades (Pujade-Villar & Bellido, *obs. pers.*), que corresponen

a *A. quercustozae* (peninsular), *A. quercustozae* (est-europeu), *A. insana* (turc) i, en menor grau, *A. insana* (balcànic) (Pujade-Villar, Kwast, Thuroczy & Bellido, *in prep.*). En aquest cas, donada la desconeixença de les generacions sexuades, la biologia no ens ajuda a clarificar l'estatus d'aquest complex.

Pel que fa a *A. gemmeus* hem de dir que la generació sexuada a la península Ibèrica és desconeguda, mentre que Pfundreiter (1962) va descriure una gal·la força vistosa (probablement *A. singulus*) a Europa Central. Si els experiments de Pfundreiter són correctes, ens podríem trobar davant un cas semblant al d'*A. kollari*. Finalment de confirmar-se la validesa de la subespècie *geresianus* descrita per Tavares per *A. superfetationis*, probablement es tractaria d'un altre exemple similar als esmentats.

CONCLUSIONS

Encara que hi ha grans buits al coneixement de la taxonomia, sistemàtica i biologia dels Cynipini, que no ens permeten interpretar alguns aspectes de la història del grup, podem establir diferents hipòtesis al respecte.

Així, per tot el que s'ha esmentat, podem dir que les espècies que presenten una àmplia distribució al Paleàrtic la tenen per la seva gran capacitat de dispersió i l'àmplia gamma d'hostes del gènere *Quercus* que ataquen.

Pel que fa a les espècies mediterrànies de *Plagiotrochus*, sembla clar que el seu origen és extramediterrani i a partir d'espècies que feien gal·les a *Quercus* no perennifolis, encara que la seva diversificació i expansió té com escenari els *Quercus* perennifolis de la regió mediterrània.

Per un altra banda, les espècies lligades al seu cicle vital amb *Q. cerris* tenen la distribució limitada per l'hoste. Encara que algunes d'elles es van adaptar a atacar, en una de les seves generacions, a espècies properes com *Q. suber*, constituint actualment espècies peninsulars germanes de les espècies de l'est d'Europa. Això demostra que la recol·lonització es va realitzar a través dels dos vessants, est i oest, essent els Pirineus una barrera no franquejada per algunes espècies de cinípids i dels seus hostes.

Finalment hi ha un petit grup d'espècies endèmiques, que engloba espècies que són considerades com a tal degut a una falta de prospecció i altres que són veritables endemismes, lligades a espècies de *Quercus* de distribució restringida.

REFERÈNCIES

- AKHMETIEV, M. A., 1993. *Phytostratigraphy of Paleogene and Miocene continental deposits of Boreal Asia*. Geological Institute of Russian Academies of Sciences. Transactions, vol. 475. Moscow, Nauka, 143 pp. (In Russian).
- AXELROD, D. I., 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 62: 280-334.
- AXELROD, D. I., 1979. The roles of plate tectonics in Angiosperm history, In: Gray, J. & Boucot, A. J. (Eds.); *Historical biogeography, plate tectonics and the changing environment (Proceedings of the 17th Biol. Colloquium and selected papers)* pp.435-447.

- BELLIDO, D.; ROS-FARRÉ, P.; KOVALEV, O. & PUJADE-VILLAR, J., 2000. Presence of the genus *Plagiotrochus* Mayr, 1881 in the Himalayan area, with redescription of *Plagiotrochus semicarpifoliae* (Cameron, 1902) n. comb. (Hym., Cynipidae). *Insect. Syst. Evol.*, 31: 241-245.
- BENDER, M.; SOWERS, T.; DICKSON, M. L.; ORCHARDO, J.; GROOTES, P.; MAYEWSKI, P. A. & MEESE, D. A., 1994. Climate correlations between Greenland and Antarctica during the past 100,000 years. *Nature*, 372: 663-666.
- BENNET, K.; TZEDAKIS, P. C. & WILLIS, K., 1991. Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography*, 18: 103-115.
- CASTROVIEJO *et al.* (Eds.), 1990. *Flora Iberica*, vol.II (Platanaceae to Plumbaginaceae). Real Jardín Botánico, C.S.I.C.
- CHARLESWORTH, 1957. *The Quaternary Era with special reference about its glaciation*, vol.II. Ed. E. Arnold. London. 1700 pp.
- CORNELL, H. V. & WASHBURN, J. O., 1979. Evolution of the richness-area correlation for cynipid gall wasps on oak trees: a comparison of two geographic areas. *Evolution*, 33(1): 257-274.
- CSÓKA, G., 1997. *Plant galls*. Budapest: Forest Research Institute and Agroinform.
- DANSGAARD, W.; JOHNSEN, S. J.; CLAUSEN, H. B.; DAHL-JENSEN, D.; GUNDESTROP, N. S.; HAMMER, C. U.; HVIDBERG, C. S.; STEFFENSEN, J. P.; SVEINBJÖRNSDÓTTIR, H.; JOUZEL, J. & BOND, G., 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature*, 364: 218-220.
- DEL COURT, P. A. & DEL COURT, H. R., 1988. Quaternary landscape ecology: relevant scales in space and time. *Landscape ecology*, 2(1): 23-44.
- DEL COURT, P. A. & DEL COURT, H. R., 1993. Paleoclimates, Paleovegetation, and Paleofloras during the Late Quaternary. In: FNA Edit Committee (Eds.). *Flora of North America North of Mexico*. Vol.I: Introduction. Oxford Univ. Press, pp.71-94.
- DIÉGUEZ, C.; NIEVES-ALDREY, J. L. & BARRÓN, E., 1996. Fossil galls (zoocécids) from the Upper Miocene of La Cerdaña (Lérida, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 94: 329-343.
- FOLLIOU, R. 1964. Contribution à l'étude de la biologie des cynipides gallicoles (Hymenopteres, Cynipoidea). *Ann. Sci. Nat. Zool.* 12 ser., 6: 407-564.
- FRITSCH, P., 1996. Isozyme analysis of intercontinental disjuncts within *Styrax* (Styracaceae): Implications for the Madrean-Tethyan hypothesis. *Am. J. Bot.*, 83: 342-355.
- HEWITT, G. M., 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 58: 247-276.
- KINSEY, A. C., 1929. The gall wasp genus *Cynips*. A study in the origin of species. *Indiana Univ. Studies*, 10: 1-577.
- KOTILAINEN, A. T. & SHACKLETON, N. J., 1995. Rapid climatic variability in the North Pacific Ocean during the past 95,000 years. *Nature*, 377: 323-326.
- KOVALEV, O. V., 1994. Palaeontological history, phylogeny and the system of Brachycleistogastromorphs and Cynipomorphs (Hymenoptera, Brachycleistogastromorpha, Infraorder N., Cynipomorpha, Infraorder N.) with description of new fossil and recent families, subfamilies and genera. *Entomol. Obozrenie*, 73(2): 385-426. (In Russian).
- KOVALEV, O. V., 1995. New taxa of fossil cynipoids (Hymenoptera, Cynipoidea) from the Cretaceous and Paleogene. *Amber & Fossils*, 1(1): 9-16.
- MAI, D. H., 1995. *Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse*. Gustav. Fischer Verlag. Jena
- MANOS, P. S.; DOYLE, J. J. & NIXON, K. C., 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12: 333-349.
- MELIKA, G.; ROS-FARRÉ, P. & PUJADE-VILLAR, J., 2001. Synonymy of two genera (*Fioriella* and *Plagiotrochus*) of cynipid gall wasps and description of the bisexual form of *Plagiotrochus razeti* Barbotin (Hymenoptera, Cynipidae, Cynipinae). *Acta Zool. Hung.* (in press)
- MENITSKY, G. L., 1984. *Duby Asii* (Oaks of Asia). Leningrad, Nauka. 316 pp. (In Russian).
- MIMEUR, J. M., 1939. Contribution à l'étude des zoocécidies du Maroc. *Mém. h. Soc. Sci. nat. phys. Maroc. Encyclopédie Entomologique*. P. Lechevalier, Paris. 259 pp.

- NIEVES-ALDREY, J. L., 1987. Estado actual de conocimiento de la subfamilia Cynipinae (Hym., Parasítica, Cynipidae) en la península Ibérica. *Eos*, 63: 179-195.
- NIEVES-ALDREY, J. L., 1989. Sobre las especies europeas del género *Trigonaspis* Hartig, con descripción de una nueva especie de España (Hym., Cynipidae). *Eos*, 65: 91-108.
- PFÜTZENREITER, F., 1962. Generationswechsel der Eichengall wespe *Andricus gemmea*. *Natur und Museum*, 92(10): 367-371.
- PUJADE-VILLAR, J., 1992. *Andricus kollari* (Htg.) (Insecta: Hymenoptera: Cynipidae) 2ª part: Consideracions sobre el seu cicle biològic. *La Sitja del Llop*, 3: 12.
- PUJADE-VILLAR, J.; BELLIDO, D.; SEGÚ, G. & MELIKA, G., 2001. Current state of knowledge of heterogony in Cynipidae (Hym.: Cynipoidea). *Ses. Conj. Entomol.*, 11: 85-105.
- RASNITSYN, A. P. & KOVALEV, O. V., 1988. The oldest Cynipoidea (Hymenoptera, Archaeocynipidae, fam. n.) from the Early Cretaceous Transbaikalia. *Vestnik Zoologii*, 1988, 18-21.
- ROBERTS, N., 1989. *The Holocene, an environmental history*. Ed. Basil Blackwell. 227 pp.
- RONQUIST, F., 1995. Phylogeny and early evolution of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Syst. Entomol.*, 20: 309-335.
- RONQUIST, F., 1999. Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zoologica Scripta*, 28(1-2): 139-164.
- SITTE, P.; ZIEGLER, H.; EHRENDORFER, F. & BRESINSKY, A., 1994. *Strasburger, Tratado de Botánica*. 8ª ed. (in Spanish). Omega ed. Barcelona. 1070 pp.
- STONE, G.; ATKINSON, R.; ROKAS, A.; CSÓKA, G. & NIEVES-ALDREY, J. L., 2001. Differential success in northwards range expansion between ecotypes of the marble gallwasp *Andricus kollari*: a tale of two lifecycles. *Molecular Ecology*, 10: 761-778.
- STONE, G. & SUNNUCKS, P., 1993. Genetic consequences of an invasion through a patchy environment –the cynipid gallwasp *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae). *Molecular Ecology*, 2: 251-268.
- TUTIN *et al.* 1993. *Flora Europaea vol. I (Psilotaceae to Platanaceae)* 2ª ed. Cambridge Univ. Press.
- VALIENTE-BANUET, A.; FLORES-HERNÁNDEZ, N.; VERDÚ, M. & DÁVILA, P., 1998. The chaparral vegetation in Mexico under nonmediterranean climate: the convergence and Madrean-Tethyan hypothesis reconsidered. *Am. J. Bot.*, 85: 1398-1408.
- VAN ANDEL, T. H. & TZEDAKIS, P. C., 1996. Palaeolithic landscapes of Europe and environs, 150000-250000 years ago: an overview. *Quat. Sci. Rev.*, 15: 481-500.
- VYRZHNIKOVSKAYA, A. V., 1962. [Gall-wasps (Hymenoptera, Cynipoidea, Cynipinae) of the Leningrad Region] In: *Fauna of Leningrad Region and Karelia. Trudy Zool. Inst. akademii Nauk SSSR*, 31: 138-171 (In Russian).
- WAGGONER, M. W. & POTEET, M. F., 1996. Unusual oak leaf galls from the Middle Miocene of northwestern Nevada. *J. of Palaeontology*, 70(6): 1080-1084.