

## CAPÍTULO 37

**Familia Bethylidae**

J. M. Vargas-Rojas y M. Terayama

**Diagnosis**

**L**os adultos de Bethylidae son predominantemente negros o marrón oscuro, pero en el Neotrópico se pueden observar coloraciones metalizadas entre el verde, el azul y el rojo, como ocurre en algunos epirinos.

Los betílidos son comprimidos dorsoventralmente y su tamaño varía de 1 a 20 mm (Figura 37.1) (Terayama 2003a). En algunos géneros y especies, los sexos son difíciles de correlacionar, dado que las hembras son usualmente ápteras (Figura 37.3A) u ocasionalmente subápteras, y los machos adultos son macrópteros; en otros géneros se presentan tanto formas ápteras como sub-ápteras (Clausen 1962).

La cabeza es prognata usualmente, las antenas se insertan próximas al clipeo, con 12 o 13 segmentos, número que permanece constante en ambos sexos; las antenas pueden ser filiformes (machos de *Apenesia*), mazudas (hembras de *Dissomphalus*) o pectinadas (machos de *Calyozina*, *Anysepyris* y *Rhabdepyris*); la condición antena pectinada aún no ha sido ampliamente estudiada en la fauna de betílidos del Neotrópico y aunque parece estar restringida a algunos géneros especializados de Epyrinae, aún no se conoce el alcance de este carácter dentro de la discriminación de grupos naturales (Vargas 2001). El clipeo es de gran importancia en la clasificación (Azevedo 1991). Los palpos maxilares tienen no más de 6 segmentos y los labiales no más de 3, las mandíbulas tienen muchos dientes apicales (de 1 a 5, rara vez 7) (Evans 1964). La forma de la cabeza y la posición de los ojos y ocelos son características importantes para el reconocimiento de las especies.

El pronoto consiste en un collar anterior y en un disco dorsal. El mesoscudo puede o no tener las suturas parapsidales y las notaulícas. El

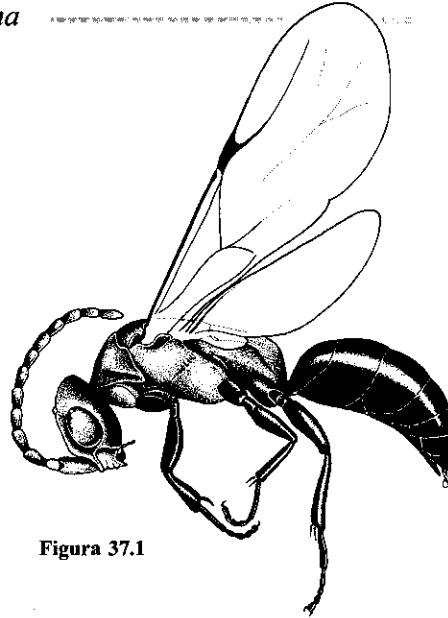


Figura 37.1

escudelo puede tener un sulco transversal y/o un par de foveas (Evans 1964). El propodeo es más desarrollado en relación con el tórax; la forma y escultura es bastante variada, y son usadas en la clasificación. En los especímenes ápteros, las patas son excavadoras, las tibia medias pueden estar dotadas de espinas y las garras tarsales poseen de 1 a 3 dientes con forma variada. Las alas anteriores, cuando presentes, tienen venación reducida, con no más de seis celdas cerradas; las posteriores no presentan celdas cerradas.

El gáster presenta 7 u 8 segmentos. Algunos géneros tienen una genitalia compleja, con los parámetros y cúspides divididos en lóbulos ventrales y dorsales. La volsela puede poseer una porción mediana formando líneas radiales, designada como «Vanus». El edeago puede ser simple o complejo; cuando complejo, está subdividido en lóbulos dorsal mediano y ventral (Snodgrass 1941).

Evans (1964) comenta que la venación alar en la parte externa del ala anterior es muy inconspicua en toda la familia; en la mayoría de los betílidos hay varias franjas hialinas, las cuales presumiblemente marcan el curso de las primeras venas; estas franjas hialinas parecen ser total-

mente constantes en varios complejos de géneros y especies y es probable que puedan ser utilizados algún día generalizadamente en la clasificación.

En algunos géneros, la subcosta está ampliamente engrosada apicalmente, justo antes del estigma, simulando un segundo estigma, por lo que se le ha denominado prostigma.

En el género *Pristocera* el cúbito esta incompleto basalmente, pero la base de esta vena está típicamente preservada en la subfamilia, en la que ésta aparece como una pequeña vena que nace de la vena basal. En algunos géneros de Bethylinae ésta vena encierra una pequeña celda o areola que es equivalente a la primera celda discoidal de la mayoría de los aculeata. La denominada celda discoidal de *Pristocera* y otros betilidos es actualmente la segunda celda discoidal; las celdas marginal y submarginal cerradas están presentes solo en algunos betilinos; en los pristocerinos y epirinos éstas celdas están abiertas o no distinguiblemente cerradas.

## Filogenia

Según Brothers y Carpenter (1993), Bethyridae pertenece a una superfamilia monofilética (Chrysoidea) dentro de la cual la familia Plumaridae es la menos derivada, seguida por Scolebythidae y (Bethyridae + Chrysididae) aparecen

formando el grupo hermano de (Sclerogibbidae + (Drynidae + Embolemidae)). En el primer análisis hennigiano de las relaciones superiores de los himenópteros, basado en caracteres del ovipositor, Oeser (1961) establece que los Aculeata son monofiléticos y se distribuyen en dos linajes, los Aculeata s. str. y los Chrysoidea. Subsiguientes análisis morfológicos han soportado esta dicotomía (Figura 37.2A) (Brothers 1975; Brothers y Carpenter 1993; Ronquist *et al.* 1999b; citados por Ronquist 1999c). Por tanto, en términos de análisis cladísticos cuantitativos, hay acuerdo en que los caracteres morfológicos señalan relaciones de grupo hermano entre drinidos y embolemidos, y la posición basal de los Plumaridae (Figura 37.2A). También hay indicios de que los Chrysididae y los Bethyridae son grupos hermanos y que los esclerogibbidos pueden estar relacionados con los drinidos y los embolemidos (Figura 37.2A). La posición de los Scolebythidae permanece incierta.

Sin embargo, el arreglo filogenético interno de Bethyridae no está aún resuelto. En 1964, Evans presentó el primer trabajo sistemático a nivel de familia; este análisis trata tres subfamilias del Nuevo Mundo, siendo Bethylinae el grupo hermano de (Pristocerinae + Epyrinae). Así mismo, ofrece una hipótesis sobre las relaciones entre los géneros de cada subfamilia. Infortunadamente, pocos caracteres morfológicos fueron indicados para explicar tales relaciones. Terayama (2003a) analiza cladísticamente la familia, usando

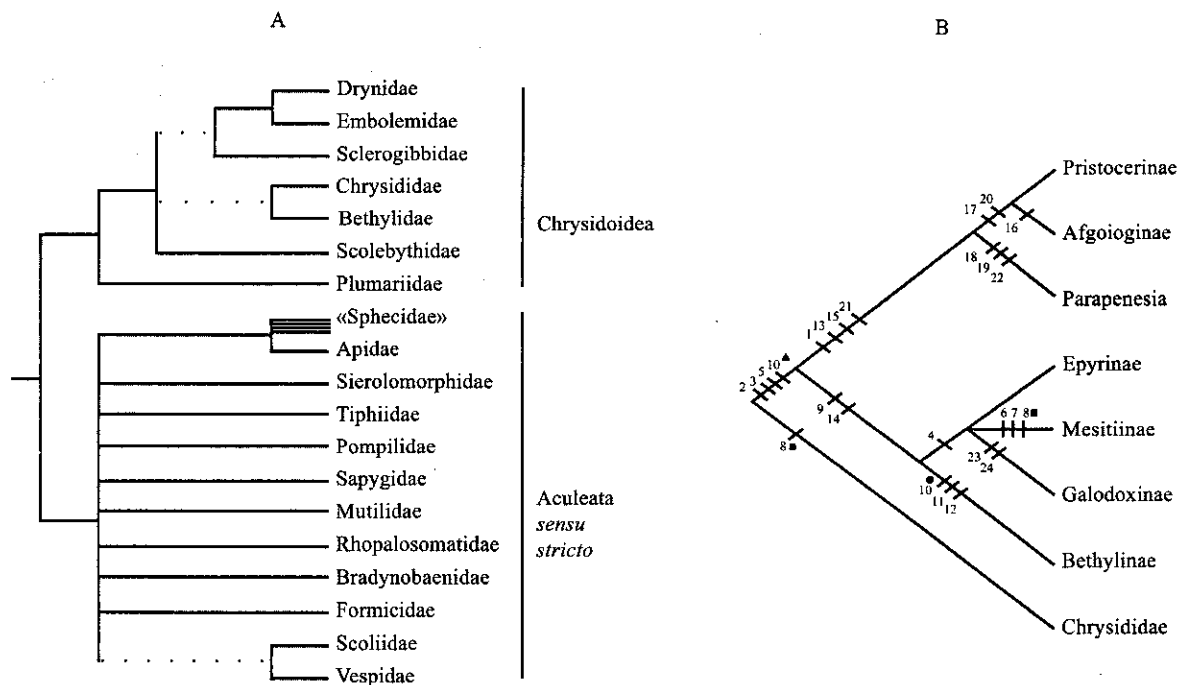


Figura 37.2: A. Resumen de lo que se conoce acerca de las relaciones de los aculeados (Ronquist 1999c). Las líneas sólidas representan relaciones bien soportadas, las líneas punteadas sugieren relaciones. B. Propuesta de filogenia para las subfamilias de Bethyridae (Terayama 2003a). ▲: muestra reversión tardía. ●: reversión de cambios previos. ■: convergencia en cualquier lugar del árbol.

todas las subfamilias posibles, y obtiene un árbol más parsimonioso; de este análisis reconoce seis subfamilias, incluye Afoiogiinae en Pristocerinae, propone la nueva subfamilia Parapenesiinae, establece a Epyrinae, Mesitiinae y Galodoxinae como grupos hermanos entre sí y sostiene a Galodoxinae en su actual posición.

Por otro lado, Evans (1964) asume que el betílido ancestral fue similar a un Tiphidae, sin fuerte dimorfismo sexual, ambos sexos bien alados y al menos seis celdas cerradas en el ala anterior, antena con 13 segmentos, seis palpos maxilares, tres palpos labiales y un bien desarrollado metanoto. Este ancestro era moderadamente más grande que los Bethyidae actuales, y presentaba el desarrollo de una sola larva por hospedero. La evolución a partir de esta forma generalizada incluye la reducción en la talla del cuerpo y el desarrollo de varias estructuras corporales, incluyendo la segmentación antenal y palpal, ojos, ocelos, carena occipital, notaulo, metanoto y, por supuesto, la reducción en la venación alar así como la talla del ala, llegando a perderse las alas y las tégulas totalmente en las hembras de los Pristocerinae y en ambos sexos de algunos Epyrinae especializados.

También resulta importante la adquisición de ciertas estructuras especializadas tales como los fosos tergaes en *Dissomphalus*, las antenas pectinadas de *Calyozina*, *Procalyzoa*, *Epyris*, recientemente halladas para *Rhabdepyris* en especímenes colombianos (Vargas 2001) y brasileños (Azevedo, comunicación personal), las modificaciones del pronoto en *Aspidepyris*, *Bakeriella* y *Anisepyris*, y la condición bilobada de los parámetros de la genitalia del macho en varios géneros como por ejemplo *Pseudisobrachium*.

Los Bethyidae más derivados desarrollaron patrones comportamentales elaborados, incluyendo el sometimiento de grandes hospederos (mediante repetidas punzadas, primero en la garganta —aparentemente con el ánimo de paralizar las mandíbulas—, y luego en abdomen y patas), colocación de varios huevos en un solo hospedero, cuidado maternal de los huevos y las larvas, alimentación de la hembra adulta sobre el hospedero, etc. (Evans 1964).

## Taxonomía

La familia Bethyidae es una familia de himenópteros poco estudiada, cosmopolita y que ocupa una posición central en la superfamilia Chrysidoidea. Según Terayama (2003a), está integrada por casi 1.900 especies nominales, excluyendo las especies fósiles y, probablemente, con más especies sin describir que descritas, ubicadas en 84 géneros y en las subfamilias: Mesitiinae, Galodoxinae, Pristocerinae, Epyrinae, Bethyinae y la recientemente propuesta subfamilia Parapenesiinae. Terayama (2003b) presenta claves para 64 géneros mundiales de estas seis subfamilias. Gordh y Móczár (1999)

hicieron un gran aporte a la taxonomía del grupo al desarrollar el primer catálogo mundial de la familia.

Dentro de los trabajos neotropicales resaltan los de Azevedo, quien revisa el género *Dissomphalus* (1999a), realiza trabajos sobre los géneros *Rhabdepyris* (1999b) y *Lepidosternopsis* (1999c) y aporta la sinopsis neotropical del género *Dissomphalus* (2003).

## Biología y distribución

La familia está constituida, en el Neotrópico, por las subfamilias Bethyinae, Epyrinae y Pristocerinae (Evans 1964), 21 géneros y más de 450 especies (quedando muchas por describir), distribuidas en 3 subfamilias aproximadamente así: 45% especies en Epyrinae, 10% de especies en Bethyinae y 45% de especies en Pristocerinae y el género *Omaloderus* Walker (Incertae Cedis) cuya ubicación es aún incierta.

Finnamore y Brothers (1993) opinan que ésta es probablemente la familia más grande al interior de la superfamilia; según Terayama (1996), son particularmente abundantes en el Neotrópico los géneros *Apenesia*, *Pseudisobrachium* y *Dissomphalus*, pertenecientes a la subfamilia Pristocerinae.

Quizás el país neotropical que ha recibido recientemente mayor atención, en relación con el estudio de los betílidos, es Brasil, mediante el trabajo del Doctor Celso Oliveira Azevedo y colaboradores en la Universidade Federal do Espírito Santo; en Colombia, recientemente se ha registrado el género *Pseudisobrachium* y se han descrito 5 nuevas especies a partir de hembras ápteras de la familia Pristocerinae (Vargas y Terayama 2002), a partir de material de la Colección Entomológica del Instituto Alexander von Humboldt.

Los betílidos evolucionaron hacia la explotación de hospederos de vida libre y originalmente de talla moderada a grande y posteriormente de pequeña talla (empleando uno a varios por celda de nidificación). Por otro lado, desarrollaron la capacidad de explotar pequeñas larvas alojadas en situaciones protegidas (en suelo, tallos, corteza o semillas).

Estas pequeñas avispas exhiben varias adaptaciones para acceder a los hábitat de sus hospederos (patas fosoriales, cuerpos deprimidos, alas reducidas, etc.). Algunas de las especies desarrollaron diferentes tipos de ataque a grandes hospederos, pero manteniendo su escasa talla (Evans 1964). Así mismo, Clausen (1962) cita para el caso de *Laelius anthrenivorus* mordisqueo por parte de la hembra en la garganta de la hembra hospedera, aparentemente con el objeto de dañar el ganglio cervical.

El múltiple parasitismo presente en Bethyidae, recuerda a varios de los Parasítica, pero es totalmente diferente de los demás Aculeata (Figura 37.2A). Algunos de estos betílidos gregarios desarrollaron tipos complejos de polimorfismo (Evans 1964), y algunas especies, como por ejemplo

*Sclerodermus domesticus*, presentan tipos únicos de comportamiento subsocial (Casale 1991; citado por Azevedo 1991). Muchos acarrear o arrastran su presa hasta una hendidura, exhibiendo comportamientos de porte de presas y cierre del nido similares a los procedimientos utilizados por muchos aculeados típicos, aunque también pueden resultar algunas veces únicos (por ejemplo el acarreo dorsal de presas de algunos *Epyris* y *Chepalonomia*).

Los betílidos presentan una fascinante diversidad en su comportamiento y desarrollo, aunque manifiestan una gran uniformidad en sus preferencias de hospedero. Una importante hipótesis es presentada por Bridwell (1920) y Wheeler (1928), citados por Wilson (1971), según la cual en la forma de subsocialidad presente en el género *Sclerodermus* se evidencian rastros de los orígenes del comportamiento gregario de hormigas, o al menos algunos grupos de estas, relacionado con el modelo de ataque a presas grandes que permite la oviposición gregaria. Las similitudes comportamentales de los Bethyilidae con muchos Aculeata tornan el estudio de sus patrones biológicos muy importante desde el punto de vista evolutivo (Azevedo 1991), pues representan una transición entre los no aculeados (Chalcidoidea) y los aculeados más avanzados.

Los betílidos son, en su mayoría, ectoparásitos gregarios. Atacan casi exclusivamente las larvas de lepidópteros y coleópteros; los lepidópteros hospederos son en su gran mayoría polillas de granos y flores, minadores de hojas, cortadores de hojas y barrenadores de brotes y frutas. Los registros de ataque sobre himenópteros se consideraron dudosos hasta hace muy poco tiempo; sin embargo, el registro de *Goniozus microstigma* Evans (De Melo y Evans 1993), como parásito de los esfécidos *Microstigma xylicola* Melo y *M. similis* Melo, es un claro ejemplo de ataque de betílidos sobre himenópteros.

En cuanto al comportamiento reproductivo, Evans (1969) describe la cópula forética; el autor considera que la cópula puede estar funcionando como un mecanismo de dispersión en las especies donde la hembra no posee alas; además, según Gordh (1990), la captura de machos y hembras en cópula (en géneros fuertemente dimórficos), es una importante evidencia de conespecificidad; la frecuente cópula endogámica de machos con hembras de la misma progenie, que aún no eclosionan completamente, puede facilitar la relación taxonómica entre sexos.

Los hospederos son usualmente contenidos en algún tipo de celda, cámara de alimentación, o capullo; el ataque sobre los hospederos expuestos raras veces ocurre. El desarrollo es siempre externo y la gran mayoría de las especies son gregarias (Clausen 1962). Cada hospedero puede recibir una o varias punzadas, lo que induce una rápida paralización, o incluso la muerte; lo más frecuente es que la parálisis sea permanente (Evans 1964). Los hospederos pueden ser car-

gados o arrastrados hacia lugares aislados, donde las hembras se alimentan de su hemolinfa y depositan uno o más huevos sobre ellos. Cuando una hembra es virgen, ella deposita huevos haploides sobre un hospedero, donde se desarrollan solamente machos. La hembra espera hasta que estos machos eclosionen y entonces puedan fertilizarla, con lo cual ella podrá, ahora, depositar sobre el mismo hospedero una segunda generación de huevos, esta vez haploides y diploides (Evans 1964). Las larvas que eclosionan son parasitoides externos. Algunas hembras permanecen junto con los hospederos hasta que su prole se desarrolla completamente, como ya se dijo, en los betílidos hay una tendencia distintiva hacia el cuidado parental de la progenie (Clausen 1962) y algunas veces más de una generación puede ser criada sobre un hospedero de tamaño grande (Azevedo 1991).

En lo relacionado con el tamaño de la camada, Kearns (1934 citado en Godfray 1994:114), observando especímenes de *Cephalonomia gallicola* —un parasitoide del escarabajo *Lasioderma serricorne*—, señala que «una escasez de hospederos parece impulsar a la hembra a colocar un gran número de huevos por hospedero individual y frecuentemente a retornar al hospedero sobre el cual previamente ella ovipositó, para colocar huevos adicionales», esto evidencia una conexión entre el tamaño de la camada y la tasa de encuentro de nuevos hospederos.

Desde Clausen (1962), los trabajos más importantes, sobre la biología de los betílidos han sido realizados por Gordon Gordh, quien aporta investigaciones propias y recoge numerosos estudios de otros especialistas, que sugieren diversas adaptaciones comportamentales y afinidades con hospederos. Hasta el momento, todas las especies de betílidos para las cuales hay información biológica disponible, son parasíticas (Gordh 1976).

## Importancia económica

La importancia para el humano y las potencialidades biológicas de los Bethyilidae no han sido percibidas aún en toda su expresión, dado nuestro comparativamente débil conocimiento taxonómico y la escasa información biológica registrada hasta el momento.

Los betílidos presentan un gran potencial como controladores biológicos; las larvas (y ocasionalmente las pupas) de Coleoptera, habitantes particularmente del suelo, madera, y semillas, proveen la mayoría de sus hospederos, además, miembros de la subfamilia Bethylinae y algunos pocos de la subfamilia Epirinae atacan las larvas de Lepidoptera barrenadoras y comedoras de semillas, o portadoras de cubierta y enrolladoras de hojas (Evans 1964).

Se conoce poco sobre la forma en que las hembras localizan sus hospederos y qué determina sus rangos de preferencia. Unas pocas especies son capaces (al menos bajo condiciones de laboratorio) de desarrollarse sobre hospederos de diferentes órdenes. Los *Pristocerinae* y la mayoría de los *Epyrinae* atacan un rango de familias de escarabajos que incluyen perforadores de corteza y madera y grupos que infestan granos y legumbres almacenados junto con sus variados productos y otros materiales vegetales almacenados; entre las familias representantes se encuentran *Scolytidae*, *Cerambycidae*, *Ciidae*, *Buprestidae*, *Anobiidae*, *Dermestidae*, *Tenebrionidae*, *Elateridae*, *Bruchidae*, *Cucujidae*, *Ptinidae*, *Bostrichidae*, *Lyctidae*, *Cleridae* y algunos *Curculionidae* (Finnamore y Gauld 1995).

No muchos representantes de la familia han sido utilizados en trabajos de control biológico; los mejor conocidos son *Prorops nasuta* Waterst y *Cephalonomia stephanoderis* Betrem, especies que han sido utilizadas contra la broca del café, *Hypotenemus hampei* Ferrari, en Brasil, Colombia y en países de Centroamérica.

También es importante mencionar que algunas especies de géneros como *Cephalonomia*, *Epyris*, *Laelius* y *Sclerodermus*, han sido registradas como plagas que dañan y crean serios problemas, por sus ataques frecuentes, que pueden ser responsables de dermatitis humana (Essig 1932; Geldern 1927; Essig y Michelbacher 1932; Asahina 1953; Judd 1960;

Kawashima 1959; Matsuura 1981; Yamazaki 1982, etc., citados por Terayama 1999). Puesto que son barrenadores, pueden ser encontrados en habitaciones, principalmente cuando los pisos, ventanas, puertas o techados son de madera. Por ejemplo *Holepyris glabratus*, *Laelius anthrenivorus*, *Epyris californicus*, que agujijonean severamente, con varios casos registrados en California (Essig 1932; citado por Azevedo, en prensa). Las picaduras de los betílidos en hombres duelen como una picadura de mosquito, pero dejan una hinchazón de color anaranjado y 1 cm de diámetro, que permanece por cerca de dos semanas (Azevedo 1999d).

Dentro de los trabajos que destacan la importancia económica de los betílidos nativos, está el desarrollado con *Gonizus legneri* Gordh (Legner *et al.* 1982), registrado para Centroamérica y Sudamérica (sur de Uruguay y Argentina), especie que presenta especial importancia en control biológico del gusano *Amyelois transitella* (Walker) que ataca el almendro; *G. legneri* fue liberada en 1979 en cultivos de almendro en California, produciendo datos experimentales significativos que ponen de manifiesto su potencial para el control biológico del gusano *Amyelois transitella* (navel orangeworm).

Existen varios programas de control biológico alrededor del mundo en los que han sido usados los betílidos. Estos esfuerzos han producido diferentes grados de éxito e incluyen, entre otros, controladores de plagas de cultivos de algodón, papa, uva, naranja, caña de azúcar, zapotillo, etc.

## Clave para las subfamilias neotropicales de Bethyliidae

La morfología utilizada en las claves de la familia Bethyliidae sigue ampliamente a Evans (1964). Se recomienda que el aumento utilizado sea superior a 60x, dado que los especímenes encontrados con mayor frecuencia poseen tamaños reducidos.

- 1 Metanoto del macho bien desarrollado; escudelo y propodeo no hacen contacto medialmente; metanoto con una pequeña fosa medialmente (Figura 37.3B); hembras completamente ápteras, tégulas ausentes, con los ojos pequeños a ausentes (Figura 37.3A), propodeo frecuentemente constreñido (Figura 37.3A); altura de los ojos a lo más 0.25 veces el ancho de la cabeza, anteriormente ..... **Pristocerinae**
- Metanoto muy reducido en ambos sexos; el escudelo en contacto con el propodeo medialmente o casi en contacto; metanoto sin fovea medialmente (Figura 37.3C); hembras con alas, braquípteras, o ápteras; ojos grandes, altura del ojo más de 0.30 veces el ancho de la cabeza ..... 2

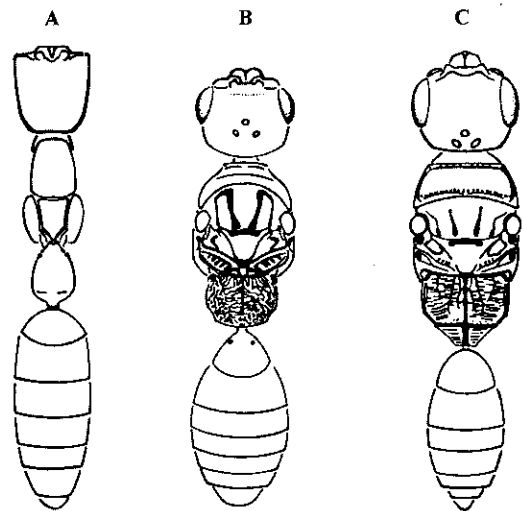


Figura 37.3

2 Vena basal de las alas anteriores simple, sin una vena o una porción de vena naciendo de ella (con pocas excepciones) (Figura 37.4); uñas débil a moderadamente curvas; frente sin carena longitudinal mediana o banda brillante (lisa) extendida desde el clipeo (Figura 37.5) ..... **Epyrinae**

- Vena basal de las alas anteriores con una vena naciendo de ella (Figura 37.6); uñas fuertemente curvas; frente usualmente con una carena longitudinal mediana o banda lisa extendida por una corta distancia desde el clipeo (Figura 37.7) ..... **Bethylinae**

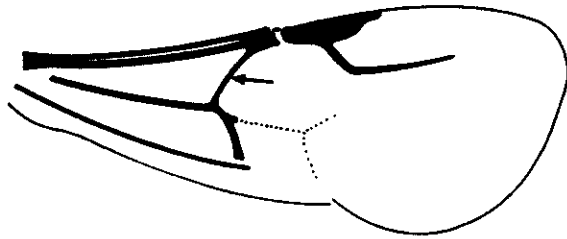


Figura 37.4



Figura 37.5

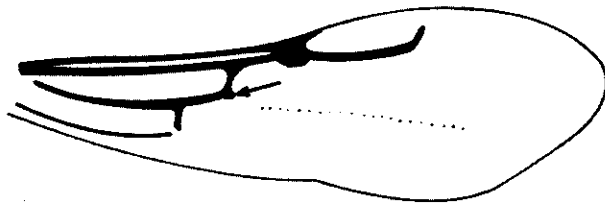


Figura 37.6

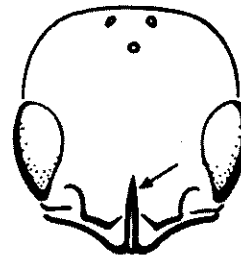


Figura 37.7

### Subfamilia Pristocerinae

Todas las especies en este grupo de avispas presentan fuerte dimorfismo sexual; los machos son completamente alados y tienen ocelos, mientras las hembras se asemejan a las hormigas pues son completamente ápteras y carecen de ocelos.

Son fácilmente distinguibles de las demás subfamilias por su metanoto bien desarrollado, y la vena basal simple, de la cual no nace una vena (Rs+M) en el macho, y ojos pequeños (altura del ojo máximo 0.25 veces la altura de la cabeza) en la hembra (Terayama 1999). Además presentan la siguiente combinación de características.

Machos: frente sin carena longitudinal mediana o banda pulida extendida desde el clipeo; propleura alargada anteriormente; metanoto desarrollado, escudelo no en contacto medialmente con el propodeo; margen anterior del metanoto con una pequeña emarginación o fovea; esquinas postero-dorsales del propodeo sin espinas; segundo segmento metasomal pequeño, contando con mucho menos de la mitad de

la longitud del metasoma en vista dorsal; pterostigma presente a una distancia de la mitad o más desde la base de las alas anteriores; vena basal simple, sin cúbito; uñas débil a moderadamente curvas.

Hembras: ojos pequeños o ausentes, conformados por un máximo de 50 facetas; ocelos ausentes; pronoto más largo que ancho; mesonoto pequeño, y metanoto reducido; tégula ausente; alas ausentes; propodeo alargado, más largo que ancho.

Se conocen como parasitoides de larvas de Coleoptera. Las hembras son más raramente colectadas que los machos y frecuentemente se recogen con muestras de hojarasca mediante el uso de embudos de Berlesse, o abriendo troncos perforados.

Esta subfamilia comprende 19 géneros en el mundo (Terayama 1999), de los cuales 5 se encuentran en el Neotrópico (Terayama 2003b) conteniendo muchas especies.

## Clave para los géneros neotropicales de *Pristocerinae*

Modificada de Evans 1964

- 1 Completamente ápteros; ocelos ausentes (hembras) (todos los géneros) ..... 2  
 - Bien alados; ocelos presentes (machos) (todos los géneros) ..... 6

- 2(1) Propodeo frecuentemente constreñido al final de su extremo anterior (Figura 37.8), donde forma un par de pequeños procesos, los cuales abrazan la punta del mesonoto alargado; cada ojo consiste en una sola faceta, o con ojos ausentes (Figura 37.9) ..... *Pseudisobrachium*  
 - Propodeo no reducido anteriormente a un par de pequeños procesos; ampliamente en contacto con el mesonoto, si esta de algún modo constreñido en o cerca de los espiráculos. Cada ojo consiste en más de una faceta (algunas excepciones) ..... 3

- 3(2) Mesopleura observada en vista dorsal, muy pequeña (Figura 37.10a). Tórax apenas más ancho a través del mesotórax que a través del protórax. Propodeo más o menos con lados paralelos, a lo más débilmente constreñido (Figura 37.10b). Palpos muy cortos, palpos maxilares con máximo 2 segmentos. Abdomen peciolado ..... *Dissomphalus*  
 - Mesopleura observada en vista dorsal, bastante grande (Figura 37.11a). Tórax claramente más ancho a través del mesotórax que en cualquier otra parte. Propodeo con una más o menos evidente constricción en o cerca a los espiráculos (raramente casi con lados paralelos). Palpos maxilares grandes, con al menos 3 segmentos. Abdomen sésil o peciolado ..... 4

- 4(3) Constricción propodeal fuerte. Máximo ancho del propodeo, al menos dos veces el ancho en la constricción (Figura 37.11b). Palpos maxilares con 6 segmentos ..... *Acrepyris*  
 - Constricción propodeal de débil a moderada, máximo ancho del propodeo raramente arriba de 1.9 veces el ancho en la constricción. Palpos maxilares con 3 o 4 segmentos ..... 5

- 5(4) Tibia media espinosa (en la parte basal de la tibia) (Figura 37.12B). Tórax visto desde encima, sin una fuerte constricción entre el protórax y el mesotórax (Figura 37.12A). La constricción propodeal débil a moderada. Palpos maxilares con 4 segmentos ..... *Apenesia*  
 - Tibia media lisa en la parte basal. Tórax visto desde encima, con una constricción claramente evidente entre el protórax y el mesotórax (Figura 37.13a). La constricción propodeal débil. Palpos maxilares con 3 segmentos. Cuerpo fuertemente aplanado. Antena relativamente larga, filiforme ..... *Parascleroderma*

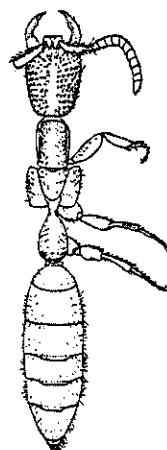


Figura 37.8

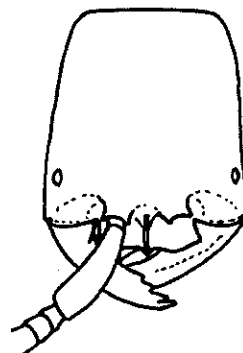


Figura 37.9

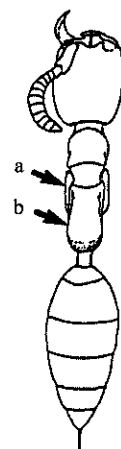


Figura 37.10

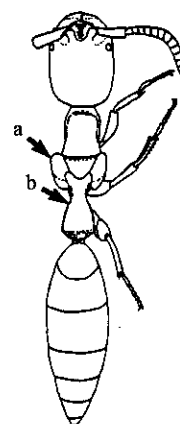


Figura 37.11

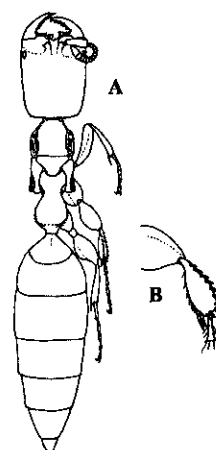


Figura 37.12



Figura 37.13

6(1) Segundo tergito abdominal con uno o dos pares de manchas, pálidas o claras, depresiones, hoyos u otras modificaciones (Figura 37.14). Clípeo largo, bien desarrollado en frente a los receptáculos antenales (Figura 37.15); medialmente con desde 1 a 3 dientes. Palpos maxilares con 5 segmentos ..... *Dissomphalus*  
 - Segundo tergito abdominal simple, sin modificaciones. Clípeo con un lóbulo medio variadamente desarrollado, en cada lado del cual (directamente en frente de los receptáculos antenales) este es muy corto (excepto en unas pocas especies). Palpos maxilares con 6 segmentos (raramente sólo 5) .....7

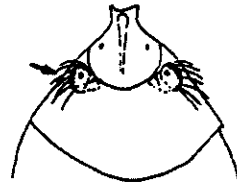


Figura 37.14

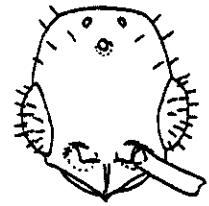


Figura 37.15

7(6) Clípeo con una fuerte saliente, lóbulo mediano un tanto trapezoidal, el cual esta usualmente truncado, ocasionalmente bidentado o con un diente mediano (medio) (lóbulo mediano angulado en 2 especies conocidas) (Figura 37.16). Ojos más bien densa y uniformemente cubiertos con pelos cortos (raramente glabros). Placa sub-genital con 3 tallos basales cortos. Genitalia con los parámetros profundamente divididos en dos lóbulos (Figura 37.17) .....  
 ..... *Pseudisobrachium*

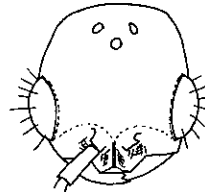


Figura 37.16



Figura 37.17

- Lóbulo medio del clípeo trunco, angulado o redondeado; nunca trapezoidal. Ojos glabros o con una banda de pelos muy cortos o muy largos (en muy pocas especies de *Apensia*, con pelos cortos uniformemente esparcidos). Placa subgenital con un tallo basal medial largo (Figura 37.18). Genitalia con parámetros no divididos profundamente (Figura 37.19) ..... 8



Figura 37.18

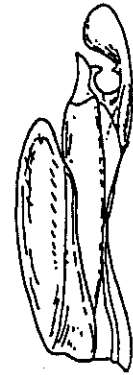


Figura 37.19

8(7) Propodeo con triángulo basal, marcado por una depresión poco profunda y/o una carena. Disco detrás del triángulo, con prominente escultura. Lóbulo medio del clípeo corto, trunco o marginado. Ala anterior con costa escasamente desarrollada más allá del estigma; al menos no más larga que el estigma (Figura 37.20). Uñas con una expansión basal, como dos rayos externos, apareciendo hasta cierto punto tridentadas o trifidas. Cúspides de la genitalia en forma de varillas simples curvadas (Figura 37.19) .....  
 ..... *Acropyris*

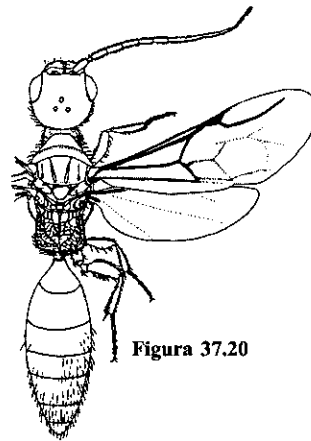


Figura 37.20

- Propodeo con triángulo basal no evidente como arriba, con frecuencia pobremente definido. Remanente del disco débilmente o no esculturado. Lóbulo medio del clípeo saliente angular o redondeadamente saliente. Ala anterior con la costa extendida como una clara vena hasta más allá del estigma (excepto en unas pocas especies, que presentan el clípeo angularmente prolongado medialmente) (Figura 37.21). Uñas dentadas, usualmente sin un diente bien formado, como arriba. Genitalia con cúspides divididas en brazos dorsal y ventral, el último fuertemente setoso (unas pocas excepciones), parámetros no divididos (Figura 37.22) ..... *Apensia*

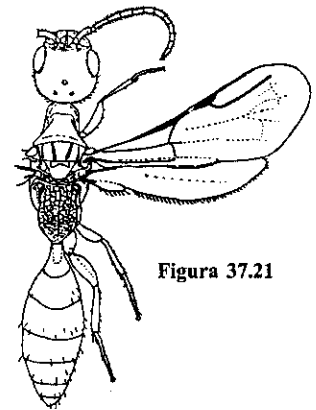


Figura 37.21



Figura 37.22



## Subfamilia Epyrinae

Es la subfamilia más grande y morfológicamente el grupo más diverso dentro de la familia; contiene 42 géneros vivientes —agrupados en 3 tribus— y cerca de 700 especies en el mundo (Evans 1964; Gordh y Móczár 1990; Terayama 1999). Estas avispas son parasitoides de larvas de coleóptero. El promedio de la talla corporal presenta una tendencia a la reducción, que va desde Epyrini, pasando por Sclerodermini, hasta Cephalonomiini.

El análisis morfológico indica que Epyrini es el grupo menos especializado, y que Cephalonomiini es el más especializado (Terayama 1995). Los caracteres que los distin-

guen son: ojos grandes, al menos 0.3 veces el ancho de la cabeza, frente sin carena longitudinal mediana extendida desde el clípeo, pronoto más largo que el mesonoto —especialmente distinguible en hembras—, metanoto reducido, escudelo en contacto medialmente, o casi tocando con el propodeo, esquinas posterolaterales del propodeo anguladas o foveoladas, pero nunca formando espinas distinguibles, vena basal simple, sin dar nacimiento a un segmento de vena, uñas tarsales débil a moderadamente curvas (Terayama 1998). Estas avispas son parasíticas sobre larvas de coleóptero (Terayama 1999).

## Clave para tribus de Epyrinae

Traducida de Evans 1964

- |   |   |
|---|---|
| <p>1 Antenas con 12 segmentos; palpos maxilares con 3-5 segmentos, palpos labiales con 1-2 segmentos; formas aladas con un prostigma, la celda submediana (y frecuentemente la mediana) ausentes o cerradas por una vena muy débil abajo y en el costado externo; ala anterior dentada en la margen anterior opuesta al prostigma; talla máxima cerca de los 2.5 mm ..... <b>Cephalonomiini</b></p> | <p>y cerrada ..... 2</p>  |
| <p>- Antenas con 13 segmentos (pero en los machos de <i>Anisepyrus</i> y <i>Artiepyris</i>, los cuales son bien alados, el tercer segmento puede ser tan pequeño que no se puede ubicar); palpos maxilares con 5-6 segmentos, palpos labiales con 2-3 segmentos; formas aladas sin un prostigma, la celda mediana (y frecuentemente la submediana) bien formada</p>                                 | <p>2(1) Clípeo corto, lóbulo mediano; cuando es diferente, se presenta ancho y truncado algo marginado; formas ápteras y subápteras comunes; formas aladas con vena radial presente o (con mayor frecuencia) ausente; ojos situados bien hacia delante en la cabeza, en la hembra algo proyectados sobre la superficie de la cabeza y localizados bien hacia la parte anterior, sienes muy grandes ..... <b>Sclerodermini</b></p> |
|   | <p>- Clípeo con lóbulo mediano proyectado angular o casi redondeado; formas ápteras y braquípteras no comunes; formas aladas con vena radial fuerte (aunque corta en <i>Laelius</i>) ..... <b>Epyrini</b></p>   |

## Tribu Epyrini

Son betílidos de talla pequeña a mediana, longitud de 1.5-10 mm. Palpos maxilares con seis segmentos, palpos labiales con tres segmentos; antenas con 13 segmentos, pero en los machos de ciertos grupos el tercer segmento está reducido a sólo un anillo en la base del cuarto, el cual se evidencia solamente con estudio a gran aumento; clípeo con un lóbulo mediano que se proyecta fuertemente, es angulado, subangulado o redondeado apicalmente; carena occipital presente, algunas veces débil dorsalmente.

Pronoto frecuentemente más largo que el mesoescudo, algunas veces mucho más largo; mesoescudo con notaulos usualmente bien desarrollados, reducidos o ausentes en *Holepyris* y *Laelius*; propodeo con una carena transversa delineando posteriormente el disco, casi siempre con una carena mediana completa que frecuentemente se continúa

posteriormente sobre un declive; disco frecuentemente con otras carenas longitudinales, ángulos posterolaterales frecuentemente foveolados; uñas variables.

Alas usualmente bien desarrolladas, cortas o ausentes en unas pocas hembras, pero estas hembras muestran poca o ninguna reducción en el tórax o los ocelos; alas no especialmente adelgazadas basalmente, margen anterior del ala anterior casi recta, lóbulo anal del ala posterior bien desarrollado; ala anterior con tres celdas basales cerradas, incluyendo la celda costal estrecha; prostigma ausente, vena radial presente (corta en *Laelius*). Genitalia del macho con los parámetros moderadamente largos, fuertemente hirsutos; cúspides delgadas, frecuentemente divididas en brazos ventral y dorsal; edeago de estructura simple, delgado o escasamente ancho (Evans 1964).

## Clave para los géneros de la tribu Epyrini

Modificada de Evans 1964

1 Escudelo con surco transverso no dividido basalmente, recto, algunas veces ensanchado en cada lado en forma de fosos, siempre conectados por un surco que es uniformemente profundo (Figura 37.23) ..... 2

- Escudelo con un par de fosos basales que por lo general están completamente separados, pero ocasionalmente están conectados por una muy tenue y superficial línea u ocasionalmente están contiguos y separados solamente por un septo sutil delgado (entonces semejando un surco transverso dividido) ..... 5

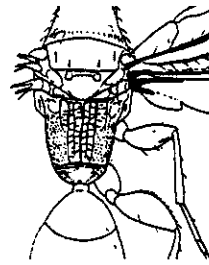


Figura 37.23

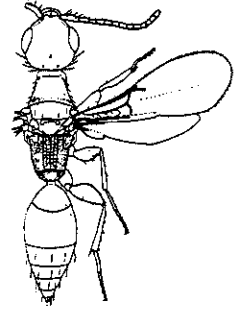


Figura 37.24

2(1) Vena radial muy corta, como máximo ligeramente más larga que la vena basal (Figura 37.24); siempre bien alados; cuerpo y mayoría de las venas de las alas con setas negras largas (o al menos las venas más importantes) ..... *Laelius*

- Vena radial larga, mucho más larga que la vena basal (excepto en las pocas formas subápteras) (Figura 37.25); cuerpo y venas alares con setas más pequeñas en proporción con la talla del cuerpo ..... 3

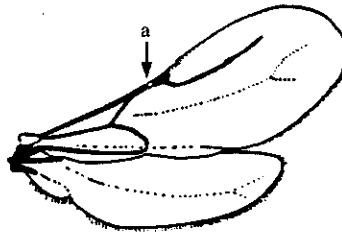


Figura 37.25

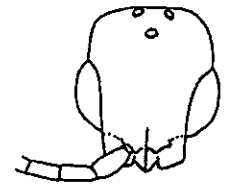


Figura 37.26

3(2) Clípeo con 3 prominentes lóbulos, los lóbulos laterales redondeados, excedidos en la mayoría de las especies por el más estrecho lóbulo medio (Figura 37.26); notaulo débil e incompleto, algunas veces apenas discernible; vena basal alcanzando la subcosta bien basal con respecto a la base del estigma (Figura 37.25a) ..... *Holepyris*

- Clípeo con solamente el lóbulo medio bien desarrollado, lóbulos laterales ausentes o mucho más pequeños que el lóbulo medio (Figura 37.27); notaulo bien desarrollado en muchas especies, usualmente completo o casi completo (Figura 37.28); vena basal alcanzando la subcosta, próxima a la base del estigma (Figura 37.29) ..... 4

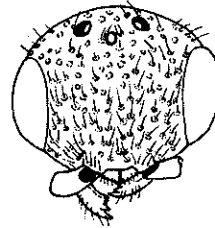


Figura 37.27

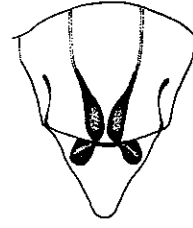


Figura 37.28

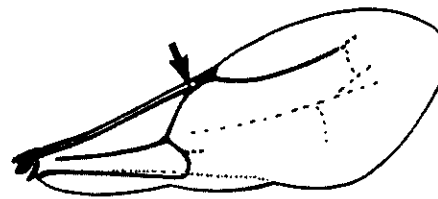


Figura 37.29



Figura 37.31

4(3) Disco pronotal con terminado redondo anteriormente y lateralmente (Figura 37.30), sus lados no afilados (no agudos) o carenados; machos con tercer segmento antenal distinguible o claramente sobresaliente, puesto de relieve, contrastando en relación con el cuarto segmento, por lo general ligeramente más pequeño que el segundo segmento (Figura 37.31) ..... *Rhabdepyris*

- Disco pronotal con una carena transversa en frente, los lados agudos (afilados) y frecuentemente también carenados (Figura 37.32); machos con el 3er segmento antenal muy corto, a lo más 0.8 veces tan largo como el segundo y usualmente mucho más corto que éste, frecuentemente tan cercanamente consolidado con el cuarto segmento, que evade la correcta ubicación; Ojos fuertemente peludos o glabros (en especímenes con antena pectinada), surco

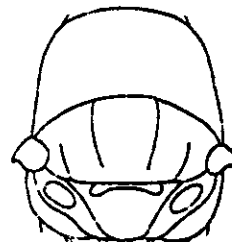


Figura 37.30

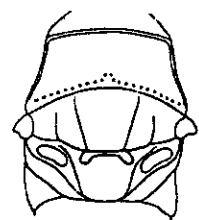


Figura 37.32

en la base del escudelo uniformemente amplio, frecuentemente ampliada en fosos en cada lado; antena simple ....

..... *Anisepyrus*

5(2) Pronoto con su parte posterior elevada y prolongada arqueadamente hacia atrás hasta descansar en la base del mesoscuto (Figura 37.33); mesopleura con una fovea extremadamente profunda debajo de la tégula (conocido de macho solamente) ..... *Aspidepyris*

- Pronoto con su margen posterior simple, no prolongada hacia atrás tanto que descansa en la base del mesoscuto; mesopleura no aproximadamente tan profundamente foveolada ..... 6

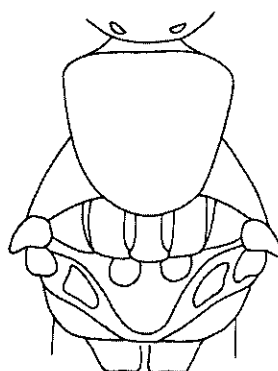


Figura 37.33

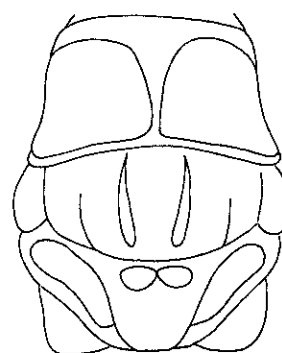


Figura 37.34

6(5) Disco pronotal transversalmente carenado en frente, algunas veces también con carenas longitudinales marginando los lados y/o con una carena media (Figura 37.34); fosos escudelares grandes, en las más de las especies separados sólo por un septo tenue; uñas dentadas ... *Bakeriella*

- Pronoto simple, sin carena de algún tipo; fosos escudelares variables, raramente como arriba, uñas variables ..... 9

7(6) Antena con 13 segmentos distinguibles; genitalia del macho con los parámetros relativamente anchos, el *digitus* no tan alargado como abajo (Figura 37.35) .... *Epyris* (*Epyris*)

- Antena con sólo 12 segmentos distinguibles, tercer segmento siendo reducido a un anillo pequeño apenas discernible hacia la base del cuarto segmento, menos de la mitad del largo del segundo segmento; genitalia del macho con los parámetros y el *digitus* extremadamente largos y delgados (conocida del macho solamente) (Figura 37.36) ....  
..... *Epyris* (*Artiepyris*)

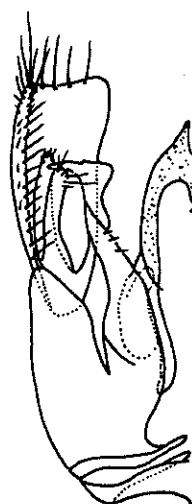


Figura 37.35



Figura 37.36

## Tribu Cephalonomini

Avispas diminutas; raramente exceden los 2.5 mm de longitud. Palpos maxilares con tres a cinco segmentos; antenas simples, con doce segmentos; clípeo con lóbulo medio corto, romo y redondeado o trunco, algunas veces no distinguible; carena occipital ausente.

Mesoescudo sin notaulos; propodeo con o sin una carena transversa marginando el disco posteriormente, con o sin una carena mediana, nunca con carena discal además de la carena mediana, ángulos posterolaterales nunca foveolados; uñas simples o dentadas.

Alas presentes, reducidas, o ausentes, tégulas usualmente preservadas al menos como diminutos alerones en formas sin alas (ambos sexos pueden ser ápteros); formas aladas con alas delgadas basalmente, ala posterior con lóbu-

lo anal muy pequeño, ápice del ala anterior y ápice y margen del ala posterior orlada con sedas bastante largas y delicadas; ala anterior con subcosta fuerte, conduciendo a un prostigma algo redondeado que está seguido por un pequeño estigma verdadero, este último dando nacimiento a una vena radial en algunos géneros, pero la vena radial completamente ausente en *Cephalonomia*; venas mediana y anal presentes, muy débilmente indicadas, o ausentes; cuando presente, curvada sobre la unión con el prostigma.

Abdomen relativamente corto y robusto, ligeramente deprimido; genitalia del macho con los parámetros cortos y anchos, cúspides no divididas, bastante anchos y en forma de plato, portando numerosas sedas, edeago grande, bilobulado apicalmente (Evans 1964).

## Clave para los géneros de la tribu Cephalonomiini

Modificada de Evans 1964

- |  |   |
|--|---|
| <p>1 Vena radial completamente ausente (Figura 37.37a); alas frecuentemente ausentes o muy reducidas ... <i>Cephalonomia</i></p> <p>- Vena radial presente al menos en parte (Figuras 37.38a; 37.39a); alas siempre bien desarrolladas ..... 2</p> <p>2(1) Frente simple, no prolongada como abajo (Figura 37.40a); palpos maxilares con 4 segmentos, labiales con</p> | <p>2 segmentos; disco propodeal marginado atrás ..... <i>Plastanoxus</i></p> <p>- Frente fuertemente prolongada abajo en un proceso bífido, el cual yace sobre los receptáculos antenales (Figura 37.41a); palpos maxilares con 3 segmentos, labiales con 12 segmentos; disco propodeal no marginado atrás ..... <i>Prorops</i></p> |
|--|---|

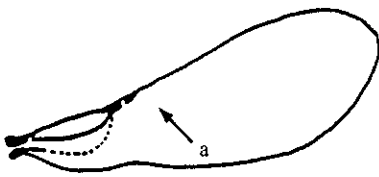


Figura 37.37

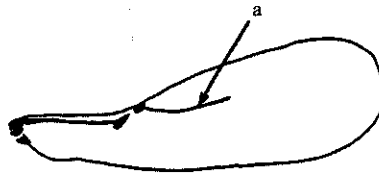


Figura 37.38

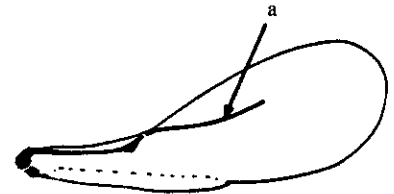


Figura 37.39

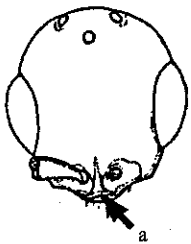


Figura 37.40

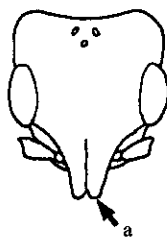


Figura 37.41

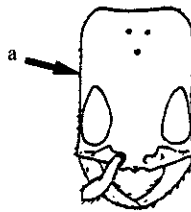


Figura 37.42

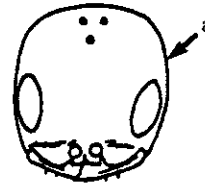


Figura 37.43



Figura 37.44

## Tribu Sclerodermini

Avispas pequeñas, raramente excediendo los 5 mm, de textura delgada, alas bien desarrolladas o (poco común) pequeñas o ausentes.

Palpos maxilares con cinco o seis segmentos, palpos labiales con dos o tres segmentos; mandíbulas relativamente rectas, delgadas o robustas, con desde dos hasta siete dientes apicales; antenas simples, con trece segmentos; clipeo con un lóbulo medio corto y ancho que está truncado o marginado apicalmente; ojos de la hembra bastante pequeños, no fuertemente convexos, situados bien hacia adelante hacia la superficie frontal de la cabeza; carena occipital ausente (excepto en *Glenosema* que la presenta).

Pronoto alargado; mesoescudo con notaulos ausentes o vagamente indicados; propodeo con o sin una carena transversa marginando el disco posteriormente; tibias con o sin

espinas cortas densas; uñas simples o dentadas.

Alas, cuando están bien desarrolladas, algo variables; en *Nesepyris* las alas recuerdan a los Epyrini, presentando tres celdas basales cerradas y una vena radial; en *Chilepyris* la vena radial no está presente (excepto por una muy débil línea); y en *Sclerodermus* el estigma es pequeño y la costa (algunas veces también la vena anal) ausente; no hay prostigma, aunque en *Nesepyris* la subcosta está algo engrosada más allá de la unión de la vena basal.

Abdomen relativamente alargado. Los machos se conocen solamente en el género *Sclerodermus*; en este género la genitalia es de forma inusual, estando los parámetros completamente divididos en lóbulos dorsal y ventral; los *digitus* son anchos y sedosos; el anillo basal es pequeño (Evans 1964).

## Clave para los géneros de la tribu Sclerodermini

Modificada de Terayama 1995

- 1 Occipucio alargado, bordes laterales de la cabeza en vista frontal paralelos a subparalelos (Figura 37.42a) ..... 2
  - Occipucio corto, bordes laterales de la cabeza en vista frontal, convexos (Figura 37.43a) ..... 3
- 2 Mandíbulas largas y delgadas (Figura 37.44a), notaulo presente (Figura 37.45a), cuerpo no deprimido dorsoventralmente, ala anterior con vena mediana larga, celdas mediana y submediana separadas por una vena mediana, celda costal presente, celda submediana larga (Figura 37.45b) ..... *Allobethylus*
  - Mandíbulas cortas y anchas (Figura 37.46), notaulo ausente, cuerpo extremadamente deprimido dorsoventralmente; ala anterior con vena mediana corta, celdas mediana y submediana no separadas por una vena mediana, celda costal ausente (Figura 37.47a), celda submediana corta (Figura 37.47b), vena radial corta (Figura 37.47c) ... *Thlastepyris*
- 3 Surcos parapsidales ausentes (Figura 37.48a), carena lateral del propodeo ausente, carena transversa del propodeo ausente, carena media del propodeo ausente (Figura 37.48b) ..... 4
  - Surcos parapsidales presentes (Figura 37.49a), carena lateral del propodeo presente, carena transversa del propodeo presente, carena media del propodeo presente (Figura 37.49b) ..... 5
- 4 Esternitos gastrales 4-6 bimarginados (Figura 37.50), ocelos ausentes, tégulas pequeñas, surco transverso basal del escudelo ausente, escudelo separado del mesoscuto por una línea transversa (Figura 37.51); especies ápteras ..... *Lepidosternopsis*
  - Esternitos gastrales 4-6 simples, ocelos presentes, tégulas grandes, surco transverso basal del escudelo presente, escudelo no separado del mesoscuto por una línea transversa (Figura 37.48) ..... *Sclerodermus*
- 5 Notaulo ausente (Figura 37.49a), cuerpo extremadamente deprimido dorsoventralmente, ojos situados casi en la mitad ..... 6
  - Notaulo presente, ojos situados en la porción anterior; especies completamente aladas ..... *Lepidosternopsis*
- 6 Talla de la cabeza mucho más ancha que el máximo ancho del pronoto, escudelo corto (Figura 37.49c), celda submediana grande (Figura 37.52) ..... *Chilepyris*
  - Talla de la cabeza pequeña, escudelo largo (Figura 37.53), celda submediana extremadamente corta (Figura 37.54a), menos de la mitad de la longitud de la celda mediana, celda y vena costales presentes (Figura 37.54b), vena radial larga (Figura 37.54c) ..... *Alongatepyris*

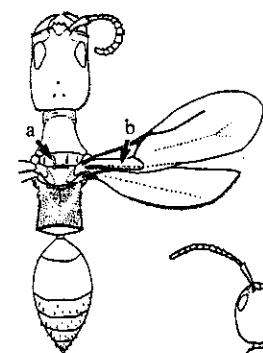


Figura 37.45



Figura 37.50

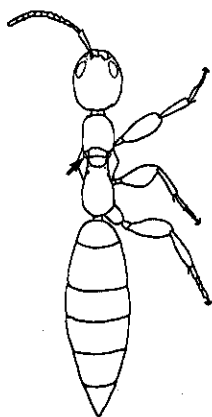


Figura 37.51



Figura 37.46

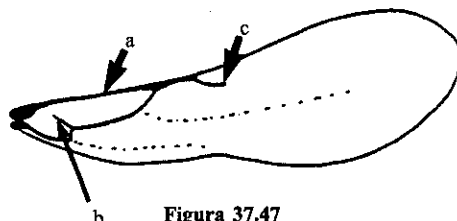


Figura 37.47

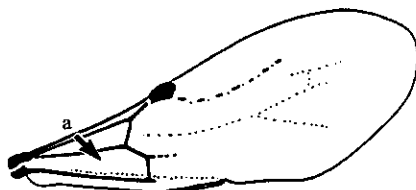


Figura 37.52

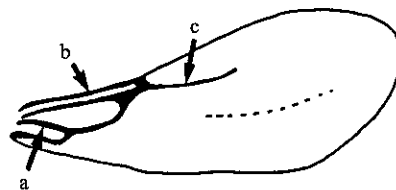


Figura 37.54

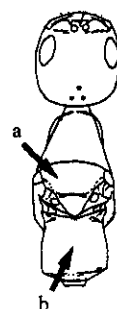


Figura 37.48

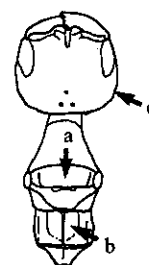


Figura 37.49

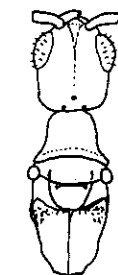


Figura 37.53

## Subfamilia Bethylinae

Según Terayama (1999), muchas especies no exceden los 5 mm de longitud, y relativamente compactas en su morfología. Esta subfamilia se separa fácilmente de las otras, por la presencia de una vena Rs+M, que nace de la vena basal.

Las avispas betilinas son parasitoides de larvas de Lepidoptera. La subfamilia está representada por 400 especies en 7 géneros, de los cuales 3 están en el Neotrópico (*Lytopsenella*, *Goniozus* y *Prosierola*).

### Clave para los géneros de la subfamilia Bethylinae

Modificada de Polasek y Krombein 1994

- |   |   |
|---|---|
| <p>1 Celda marginal cerrada ausente (Figura 37.55) .....2</p> <p>- Celda marginal cerrada presente, alargada y extendida en dirección al ápice del ala (Figura 37.56) .....<br/>..... <i>Lytopsenella</i></p> <p>2(1) Propodeo sin una carena lateral bien desarrollada, escudelo sin foveas grandes, con pequeños surcos, pecio-</p> | <p>lo ventralmente con una quilla bifurcada (Figura 37.57a), disco propodeal sin fositos ..... <i>Goniozus</i></p> <p>- Propodeo con carena lateral bien desarrollada, escudelo con foveas grandes (Figura 37.58a), disco propodeal con un par de fositos en el extremo basalmedial (Figura 37.58b), peciolo ventralmente con una quilla completa (Figura 37.59a) ..... <i>Prosierola</i></p> |
|---|---|

### Agradecimientos

Es oportuno extender nuestro agradecimiento a Edgar Enrique Palacio por la ilustración del habitus correspondiente a la Figura

37.1 y a Germán Fernández por sus valiosos aportes durante la edición del capítulo.

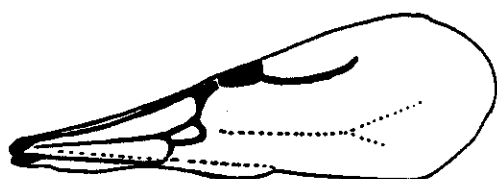


Figura 37.55

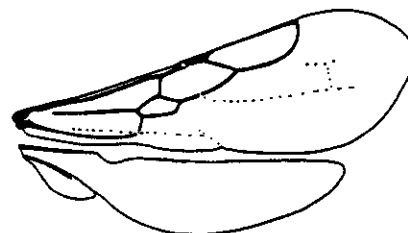


Figura 37.56

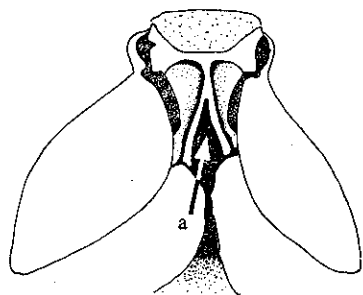


Figura 37.57

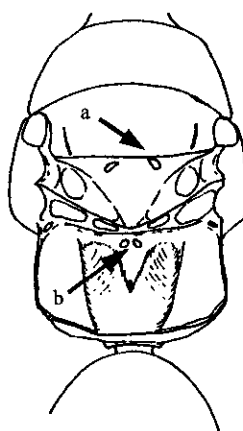


Figura 37.58

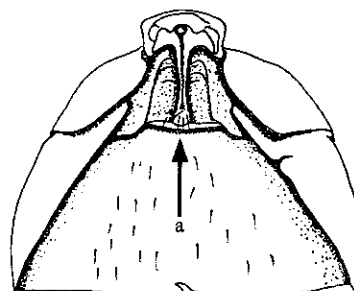


Figura 37.59

## Literatura citada

- Azevedo, C. O. 1991. Comentário dos gêneros de Bethyilidae (Hymenoptera: Aculeata) da região de São Carlos, SP. Brasil. *Anais do Seminário Regional de Ecologia* 6:483-496.
- Azevedo, C. O. 1999a. Revision of the Neotropical *Dissomphalus* Ashmead, 1893 (Hymenoptera: Bethyilidae) with median tergal processes. *Arquivos de Zoologia* 35(4):301-394.
- Azevedo, C. O. 1999b. On the Neotropical *Rhabdepyris* Kieffer (Hymenoptera: Bethyilidae) of the subgenus *Chlorepypis*. *Revista Brasileira de Zoologia* 16(3):887-889.
- Azevedo, C. O. 1999c. Additions to the Neotropical Epyrinae (Hymenoptera: Bethyilidae), with description of a new species of *Lepidosternopsis* from Brazil. *Iheringia, Série Zoologia, Portoalegre* 87:11-18.
- Azevedo, C. O. 1999d. Bethyilidae, pp. 169-181, en: Brandão, C. R. F. y E. M. Cancelo (eds.). *Biodiversidade do estado de São Paulo, Brasil: Síntese do conhecimento ao final do século XX. Invertebrados Terrestres*. Vol. 5. FAPESP, São Paulo.
- Azevedo, C. O. 2003. Synopsis of the Neotropical *Dissomphalus* (Hymenoptera: Bethyilidae). *Zootaxa* 338:1-74.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 2(1):227-304.
- Clausen, C. P. 1962. *Entomophagous insects*. Hafner Publishing Company, New York.
- De Melo, G. A. R. y H. E. Evans. 1993. Two new *Microstigmus* species (Hymenoptera, Sphecidae), with the description of their parasite, *Goniozus microstigma* sp. n. (Hymenoptera, Bethyilidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 95(2):258-263.
- Eady, R. D. 1968. Some illustrations of microsculpture in the Hymenoptera. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London A* 43(4-6):66-72.
- Evans, H. E. 1954. The North American species of *Dissomphalus* (Hymenoptera: Bethyilidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 56(6): 288-309.
- Evans, H. E. 1962. Further studies on the genus *Dissomphalus* in the United States, Mexico, and the Greater Antilles (Hymenoptera: Bethyilidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 64(2):65-78.
- Evans, H. E. 1964. A synopsis of the American Bethyilidae (Hymenoptera, Aculeata). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University* 132(1):1-222.
- Evans, H. E. 1966. Further studies on Neotropical Pristocerinae (Hymenoptera, Bethyilidae). *Acta Hymenopterologica* 2(3):99-117.
- Evans, H. E. 1969. The genera *Apenesia* and *Dissomphalus* in Argentina and Chile (Hymenoptera, Bethyilidae). *Breviora* 311:1-23.
- Evans, H. E. 1979. The genus *Dissomphalus* in Northwestern South America (Hymenoptera, Bethyilidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 81(2):276-284.
- Fernández, F. 1995. La diversidad de los Hymenoptera en Colombia, pp. 373-442, en: Rangel, J. O. (ed.). *Colombia diversidad biótica I*. Universidad Nacional de Colombia e Inderena, Bogotá D. C.
- Finnamore, A. T. y D. J. Brothers. 1993. Family Bethyilidae, pp. 133-136, en: Goulet, H. y J. T. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Publication 1894/E, Ottawa.
- Finnamore, A. T. e I. D. Gauld. 1995. Bethyilidae, pp. 470-479, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids. Behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Gordh, G. 1976. *Goniozus gallicola* Fouts, a parasite of moth larvae, with notes on other bethylids (Hymenoptera: Bethyilidae; Lepidoptera: Gelechiidae). *U. S. Department of Agriculture Technical Bulletin* 1524:1-27.
- Gordh, G. 1990. *Apenesia evansi* sp. n. (Hymenoptera, Bethyilidae) from Australia with comments on phoretic copulation in Bethyilids. *Journal of the Australian Entomological Society* 29:167-170.
- Gordh, G. y L. Móczár. 1990. A catalog of the world Bethyilidae (Hymenoptera, Aculeata). *Memoirs of the American Entomological Institute* 46:1-364.
- Kearns, C. W. 1934. A hymenopterous parasite (*Cephalonomia Gallicola* Ashm.), new to the cigarette beetle (*Lasioderma Serricornis* Fab.). *Journal of Economic Entomology* 27:801-806.
- Legner, E. F., G. Gordh, A. Silveira-Guido & M. E. Badgley. 1982. New wasp may help control navel orangeworm. *California Agriculture* 38(5-6):1, 3-5.
- Polaszek, A. y K. B. Krombein. 1994. The genera of Bethylinae (Hymenoptera: Bethyilidae). *Journal of Hymenoptera Research* 3:91-105.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera (Insecta): The state of the art. *Zoologica Scripta* 28:3-11.
- Snodgrass, R. E. 1941. The male genitalia of Hymenoptera. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 99(14):1-86.
- Terayama, M. 1995. Phylogeny of the bethylid wasp tribe Sclerodermini (Hymenoptera, Bethyilidae). *Proceedings of Japanese Society of Systematic Zoology* 54:65-73.
- Terayama, M. 1996. The phylogeny of the bethylid wasp subfamily Pristocerinae (Hymenoptera, Bethyilidae). *Japanese Journal of Entomology* 64(3):587-601.
- Terayama, M. 1998. *A revision of Bethyilidae of Japan (Hymenoptera, Chrysidoidea)*. The University of Tokyo, Japan.
- Terayama, M. 1999. Family Bethyilidae, pp. 91-131, en: Yamane, Sk., S. Ikudome y M. Terayama (eds.). *Identification guide to the Aculeata of the Nansei Island, Japan*.

- Hokkaido University Press, Japan.
- Terayama, M. 2003a. Phylogenetic systematics of the family Bethylidae (Insecta:Hymenoptera) Part I. Higher classification. *Academic Reports. Faculty of Engineering, Tokyo Institute of Polytechnics, Tokyo Metropolitan University* 26(1):1-15.
- Terayama M. 2003b. Phylogenetic systematics of the family Bethylidae (Insecta: Hymenoptera) Part II. Keys to subfamilies, tribes and genera in the world. *Academic Reports. Faculty of Engineering, Tokyo Institute of Polytechnics, Tokyo Metropolitan University* 26(1):16-29.
- Vargas, J. M. 2001. Dos especies nuevas de *Rhabdepyris* (Hymenoptera, Bethylidae) de Colombia. *Iheringia, Série Zoologia* (90):133-139.
- Vargas, J. M. y M. Terayama. 2002. Five new species of the subfamily Pristocerinae from Colombia. *Biogeography. The Journal of the Biogeographical Society of Japan* (4):25-31.
- Wilson, E. O. 1971. *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.



Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical

Editores: F. Fernández & M. J. Sharkey

© Sociedad Colombiana de Entomología y  
Universidad Nacional de Colombia.  
© Agriculture Canada.

Para detalles y derechos de autor adicionales ver la  
sección de créditos, p. xxix.

ISBN: 958-701-708-0

Cítese como: Fernández, F. y M. J. Sharkey (eds.). 2006.  
*Introducción a los Hymenoptera de la Región  
Neotropical*. Sociedad Colombiana de Entomología y  
Universidad Nacional de Colombia,  
Bogotá D. C., xxx + 894 pp.

Parte de esta obra se debe a los Grants DEBs 9972024 y  
0205982 de NSF a nombre de Michael J. Sharkey  
(Universidad de Kentucky) y Brian Brown (Los Angeles  
County Museum of Natural History), y a la colaboración  
de BioNET-INTERNATIONAL y AndinoNET.

Parte de esta obra se debe al Instituto Humboldt y  
contribuye al Inventario Nacional de la Diversidad de  
Colombia que adelanta este Instituto.

Armado, diseño y corrección de textos:  
Sandra Natalia Velazquez, Punto Exe, Bogotá D. C.

Impresión y acabados:  
Editora Guadalupe Ltda., Bogotá D. C., 2006.

Imagen de la portada:  
*Mymar taprobanicum* Ward (Mymaridae). Longitud del  
ejemplar 700 micrómetros (0.7 mm). Imagen digital  
producida por Klaus Bolte, Canadian Forest Service,  
Natural Resources Canada.

## Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical

Editores: F. Fernández & M. J. Sharkey

© Sociedad Colombiana de Entomología y  
Universidad Nacional de Colombia.

© Agriculture Canada.

Para detalles y derechos de autor adicionales ver la  
sección de créditos, p. xxix.

ISBN: 958-701-708-0

Cítese como: Fernández, F. y M. J. Sharkey (eds.). 2006.  
*Introducción a los Hymenoptera de la Región  
Neotropical*. Sociedad Colombiana de Entomología y  
Universidad Nacional de Colombia,  
Bogotá D. C., xxx + 894 pp.

Parte de esta obra se debe a los Grants DEBs 9972024 y  
0205982 de NSF a nombre de Michael J. Sharkey  
(Universidad de Kentucky) y Brian Brown (Los Angeles  
County Museum of Natural History), y a la colaboración  
de BioNET-INTERNATIONAL y AndinoNET.

Parte de esta obra se debe al Instituto Humboldt y  
contribuye al Inventario Nacional de la Diversidad de  
Colombia que adelanta este Instituto.

Armado, diseño y corrección de textos:  
Sandra Natalia Velazquez, Punto Exe, Bogotá D. C.

Impresión y acabados:  
Editora Guadalupe Ltda., Bogotá D. C., 2006.

Imagen de la portada:  
*Mymar taprobanicum* Ward (Mymaridae). Longitud del  
ejemplar 700 micrómetros (0.7 mm). Imagen digital  
producida por Klaus Bolte, Canadian Forest Service,  
Natural Resources Canada.