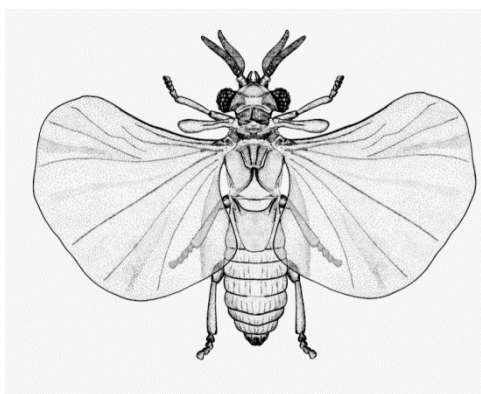


[English version](#)



CLASE INSECTA

Orden Strepsiptera

Jeyaraney Kathirithamby¹, Juan A. Delgado^{2,3}
& Francisco Collantes^{2,4}

¹ Department of Zoology, University of Oxford, South Parks Road, Oxford OX1 3PS, UK jeyaraney.kathirithamby@zoo.ox.ac.uk
² Departamento de Zoología y Antropología Física, Universidad de Murcia, Murcia, (España) ³ jdelgado@um.es ⁴ fcollant@um.es

1. Breve definición del grupo y principales caracteres diagnósticos

El orden de los estrepsípteros es un grupo de insectos parasitoides entomófagos compuesto por unos centenares de especies de aspecto y forma de vida muy peculiares. Mientras que los machos son de vida libre, las hembras suelen permanecer durante toda su vida como endoparásitas dentro del cuerpo de otro insecto (con excepción de la familia Mengenillidae) que actúa como huésped. Los insectos parasitados se refieren en la bibliografía como “estilopizados”. Con diferencia, los grupos de insectos que más sufren su relación con los estrepsípteros son los homópteros y los himenópteros.

Los machos poseen ojos muy característicos, con omatidios escasos pero muy desarrollados, que confieren a cada ojo compuesto el aspecto de una grosella. Igualmente presentan antenas flabeladas, alas anteriores muy reducidas, semejantes a los halterios de los dípteros y alas posteriores muy desarrolladas y de aspecto arrugado (de ahí el nombre del grupo) (Fig. 2A y 2C). Las hembras son neoténicas y endoparásitas en el suborden Stylopodia. En ellas se observan dos regiones bien diferenciadas: un cuerpo sacciforme, incluido dentro de la cavidad corporal del insecto parasitado y un cefalotórax que sobresale de cuerpo del huésped (Fig. 4). En la familia Mengenillidae, sin embargo, tanto machos como hembras (Fig. 1B) emergen del huésped para pupar en el exterior y las hembras neoténicas de esta familia, al igual que los machos, son por tanto de vida libre (Kinzelbach, 1971, 1978; Kathirithamby, 1989, 2009).

Los últimos estudios moleculares confirman la interpretación clásica de su cercanía filogenética a los coleópteros, con su separación como grupos hermanos durante el Pérmico (Wiegmann *et al.*, 2009; Misof *et al.*, 2014). Por desgracia, el registro fósil de los estrepsípteros se encuentra limitado al ámbar, siendo el ejemplar más antiguo proveniente de mediados del Cretácico birmano (hace unos 100 millones de años) (Grimaldi *et al.*, 2005; Kathirithamby & Engel, 2014).

1.1. Morfología

Existe un marcado dimorfismo sexual. Los machos, siempre de vida libre, poseen un tegumento poco esclerotizado. Su **cabeza** es fuertemente transversa y en ella se observan unas conspicuas **antenas** flabeladas y unos **ojos compuestos** muy característicos, formados por entre 15 y 150 omatidios (Fig. 1B) separados por áreas de cutícula lisa o por coronas de sedas. Las **mandíbulas** son simples, han abandonado su función masticadora y poseen aspecto ensiforme (de cuchilla), e incluso pueden estar completamente ausentes, como en la familia Corioxenidae. Las **maxilas**, también muy simplificadas, presentan dos segmentos. El **tórax** está compuesto por los tres segmentos clásicos. El **protórax** es corto y el **mesotórax** porta las **alas mesotorácicas**, muy reducidas y de aspecto claviforme (Kathirithamby, 1989; Pix *et al.*, 1993). El **metatórax**, por el contrario, está muy desarrollado, a veces superando diez veces el tamaño del resto del tórax y posee en su interior músculos del vuelo de tipo asincrónico (Smith & Kathirithamby, 1984). El metatórax porta las **alas metatorácicas**, bien desarrolladas pero con **venación** muy reducida. En las **patas**, el trocánter está fusionado con el fémur en las pro y mesopatas (fig. 1F) y los tarsos presentan entre dos y cinco **tarsómeros**, generalmente provistos de áreas o **placas adhesivas**.

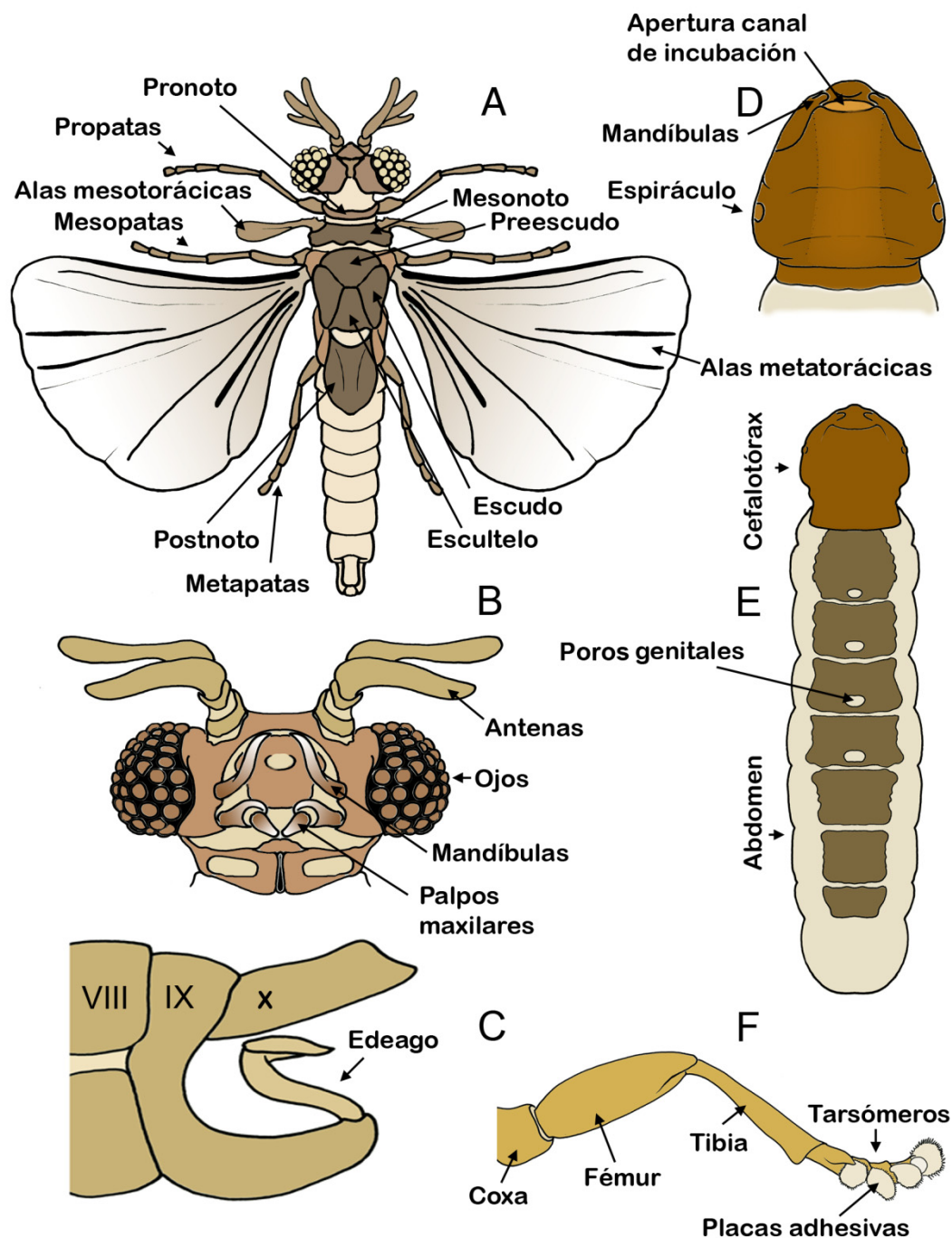


Figura 1. Caracteres morfológicos externos de los adultos del orden Strepsiptera. **A:** Rasgos de un adulto macho, vista dorsal; **B:** Cabeza del macho en vista ventral; **C:** Últimos segmentos abdominales y edeago en vista lateral; **D:** Cefalotórax de una hembra del suborden Stylopidea en vista ventral; **E:** Aspecto general de una hembra del suborden Stylopidea en vista ventral; **F:** Mesopata de un macho adulto mostrando la ausencia aparente de trocánter.

El **abdomen** presenta diez segmentos. El noveno segmento porta el **edeago**, bastante simple y sin parámetros, mientras que el décimo segmento, de aspecto generalmente cilíndrico, sobresale por encima del edeago (Fig. 1C).

Las hembras del suborden Stylopidea carecen de todas las características propias de los insectos hembra adultos y, como ya se ha indicado, su cuerpo larviforme y ápodo permanece en el interior del huésped a excepción de una región llamada **cefalotórax** (Fig. 1D). El cefalotórax está compuesto por los segmentos de la cabeza y el tórax y está separada del membranoso **abdomen** por una marcada constricción del cuerpo. El cefalotórax carece de antenas y ojos y las piezas bucales son simples vestigios, aunque las **mandíbulas** están siempre presentes. El cefalotórax presenta un orificio denominado **apertura del canal de incubación** (o bolsa incubadora o de cría) que se usa durante la cópula para la introducción del esperma por parte del macho. Esta misma apertura es usada más tarde para la emergencia de las primeras fases larvarias. La apertura del canal de cría comunica con el propio

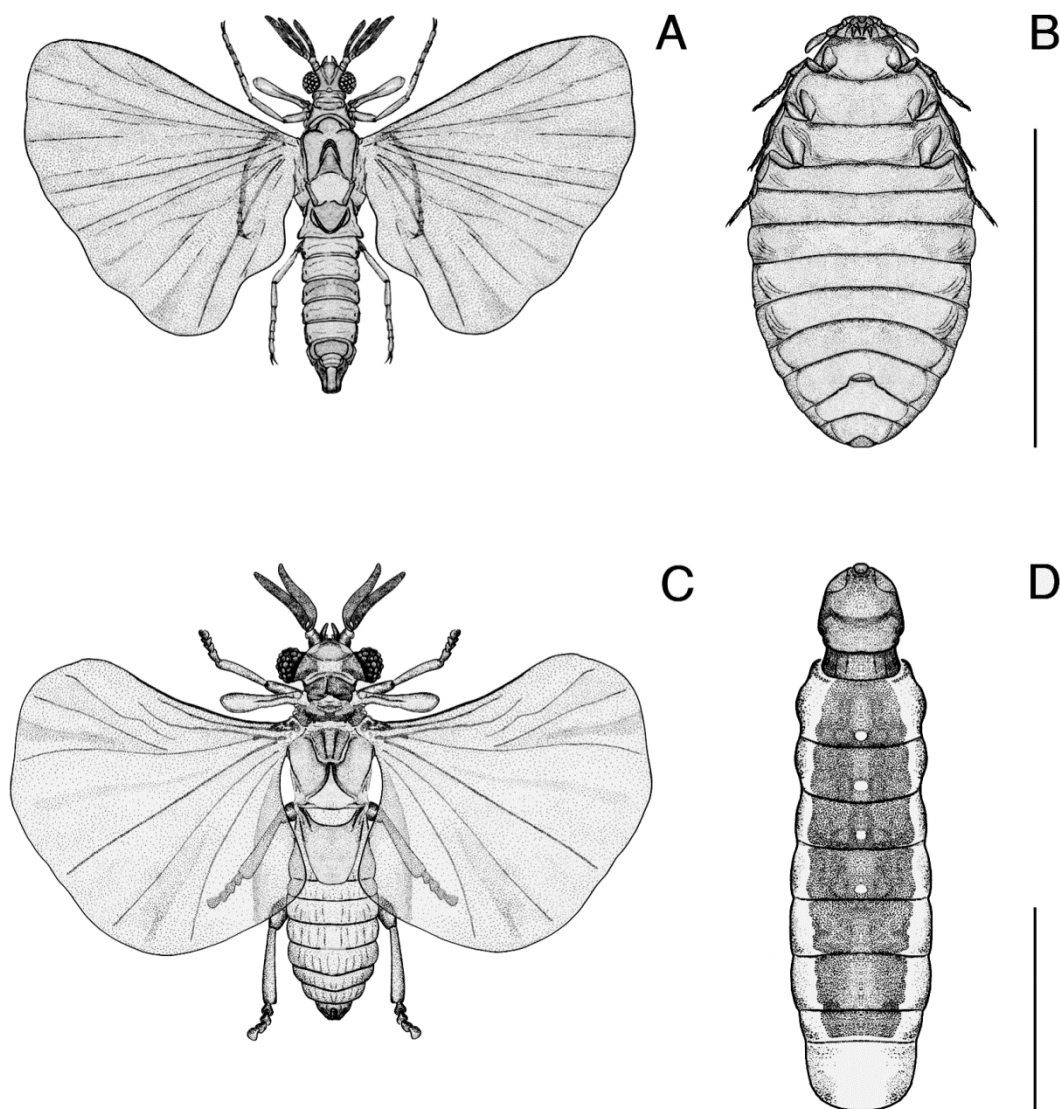


Figura 2. Hábitos de dos representantes de los subórdenes Mengerillidia y Stylopodia. **A:** Aspecto dorsal del macho de *Eoxenos laboulbenei*. **B:** Aspecto ventral de la hembra de *Eoxenos laboulbenei*. **C:** Aspecto dorsal del macho de *Xenos vesparum*. **D:** Aspecto ventral de la hembra *Xenos vesparum*. Escalas (superior para A-C e inferior para D): 3 mm.

canal de cría. Esta bolsa o canal es un espacio que se genera entre el cuerpo de la hembra propiamente dicho y la última cutícula larvaria. A este canal desembocan varios **conductos genitales** (variables en número según la familia) que contactan con la hemolinfa, en donde se encuentran flotando libremente los oocitos femeninos. En el cefalotórax también se observa un par de **espiráculos**. Algunos miembros de este suborden se encuentran en la Península Ibérica e islas macaronésicas.

Los representantes de la familia Mengerillidae (Fig. 2A y 2B) son, por el contrario, de vida libre ya en el estado de pupa y las hembras neoténicas presentan una cabeza bien diferenciada, así como ojos, antenas, patas y un orificio destinado al parto. Sin embargo, no presentan alas ni ano (Fig. 2B). Los miembros de esta peculiar familia se encuentran distribuidos por todo el sur de Europa, incluida la Península Ibérica.

1.2. Ciclo vital

La larva de primer estadio es de vida libre y posee una morfología perfectamente adaptada para su misión, la búsqueda de un huésped (Fig. 3A y 3B). Por su parecido con la larva de los Meloidae se utiliza el nombre de triungulino para referirse a este estadio. Su cuerpo presenta fuertes sedas, sobre todo en su región ventral (Fig. 3B) las cuales, presumiblemente, son usadas para poder asirse mejor al huésped. Una vez la larva I ha penetrado en su hospedador, muda a larva II, un estadio cresiforme muy simplificado (Fig. 3C y 3F). A partir de la larva II o III el sexo ya es identificable en muchas especies (Fig. 3D y 3G). La diferencia más marcada entre sexos en este estadio es la existencia en algunas especies de primordios de las patas (referidos a veces como propatas) en las larvas macho. En la larva IV, tanto machos como hembras desarrollan mandíbulas en su bulbosa cabeza, las cuales son empleadas para abrirse paso

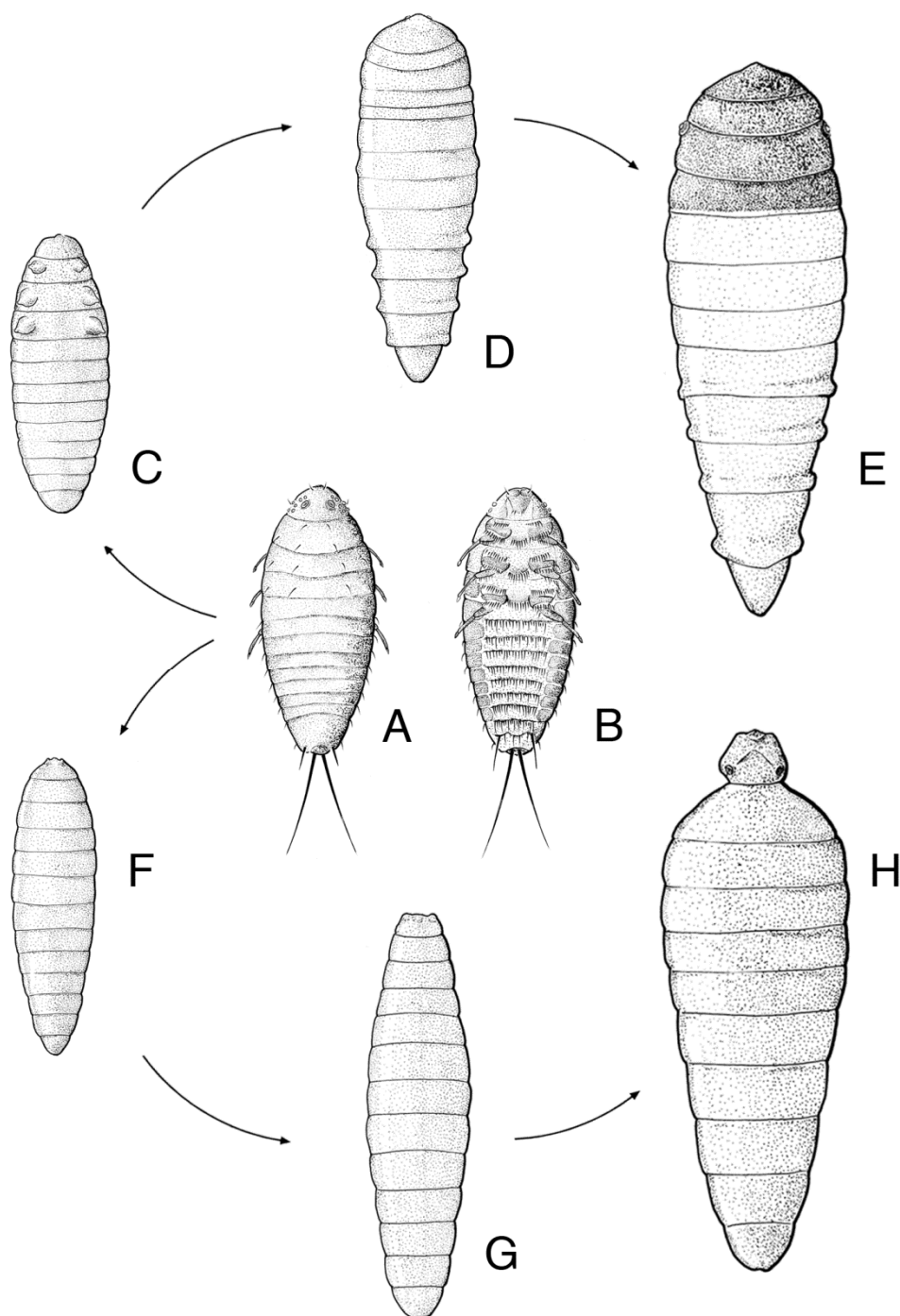


Figura 3. Aspecto de los diferentes estadios larvarios en el suborden Stylopídia basados en una especie de *Halictophagus* (redibujado de Luna de Carvalho & Kogan (1991) omitiendo detalles, escalas y algunos errores). **A:** Larva I, vista dorsal. **B:** Larva I, vista ventral. **C:** Larva II macho en vista ventral. **D:** Larva III macho en vista ventral. **E:** Larva IV macho en vista dorsal mostrando la región anterior más esclerotizada (cefaloteca). **F:** Larva II hembra en vista ventral, **G:** Larva III hembra en vista dorsal. **H:** Larva IV hembra en vista ventral, mostrando la región anterior bien diferenciada que dará lugar al cefalotórax de la fase adulta.

a través de la cutícula del huésped. En este proceso, la cabeza de la larva IV macho de los Stylopídia (Fig. 3E) se esclerotiza para formar la región anterior del pupario (cefaloteca). En el caso de las hembras (Fig. 3H), esta región dará lugar al cefalotórax adulto, en donde se observará claramente la apertura del canal de cría. Los machos de los Stylopídia pupan de esta manera en el huésped vivo y emergen posteriormente como adultos de vida libre, forzando el desprendimiento de la cefaloteca, mientras que las hembras continúan siendo endoparásitas por el resto de su vida. Tras la fecundación, los embriones se desarrollan en el interior de la cavidad corporal de la hembra de forma vivípara, hasta su emergencia como larvas I. El ciclo vital de la especie *Xenos vesparum* (Rossi) puede verse en la figura 4.

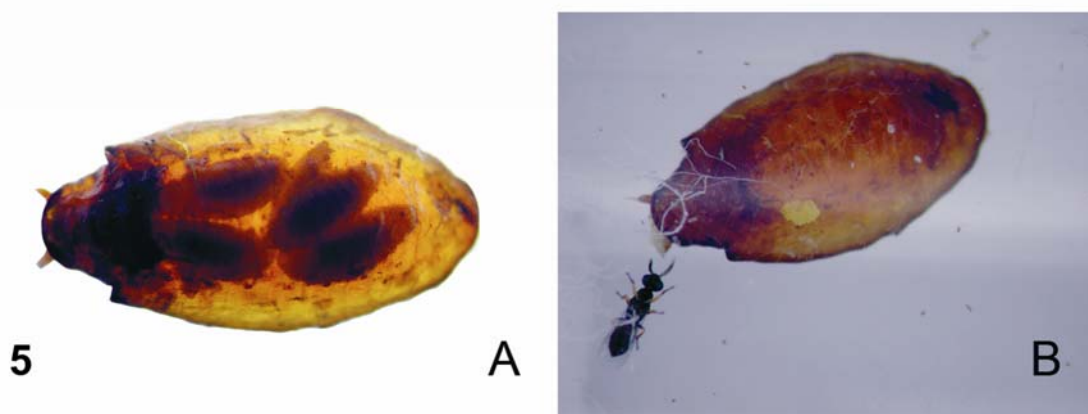
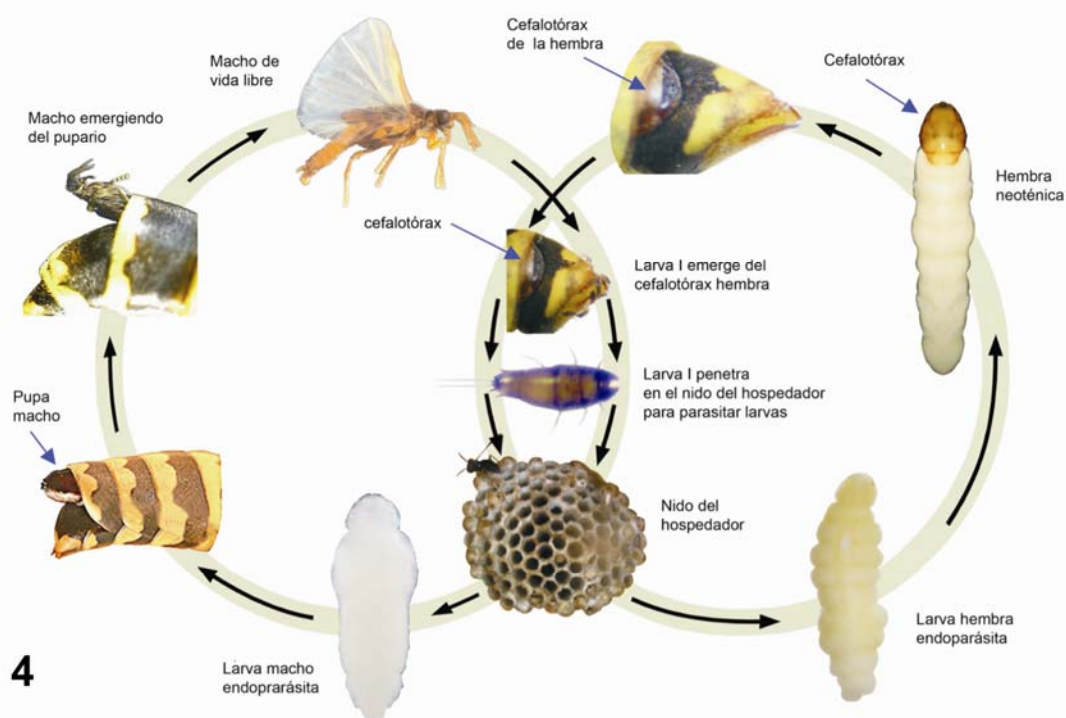


Figura 4. Ciclo vital de *Xenos vesparum*. **Figura 5. A:** Pupa hembra de *Eoxenos laboulbenei* con larvas del calcídido *Idiomacromerus gregarious*. **B:** El mismo pupario tras la eclosión de los adultos. Nótese el orificio de salida en la región dorsal.

En la familia Mengenillidae, los acontecimientos son similares, pero al final del estadio de larva IV, tanto machos como hembras abandonan el huésped para realizar la pupación fuera de éste. Ambos sexos generan un pupario (ver figura 5) que presenta piezas bucales, patas y segmentos corporales bien diferenciados. Los adultos, de vida libre, emergen de estos puparios, aunque las hembras pueden permanecer en ellos durante toda su vida en algunas ocasiones.

1.3. Biología

Las hembras de las especies actuales del suborden Mengenillidia son de vida libre cuando adultas y tanto machos como hembras, emergen para pupar fuera del huésped. En los Strepsiptera Stylopodia sólo hay dos estadios de vida libre: el macho adulto y la fase de larva I. La larva I emerge completamente formada de la hembra y es la fase encargada de buscar al huésped adecuado (Fig. 4). Una vez ha penetrado esta fase en el huésped, se produce la muda al estadio de larva II (Kinzelbach, 1971; Kathirithamby, 1989, 2009). Se han reportado casos en los que las larvas del estadio I en algunas especies de la familia Stylopidae son capaces de penetrar en los huevos del huésped seleccionado; en todos estos casos se trata de insectos endopterigotos (Linsley & MacSwain, 1957; Maeta *et al.*, 2001; Hughes *et al.*, 2003). En el caso de la especie *Stichotrema dallatorreanum* Hofeneder perteneciente a la fauna de Papúa-Nueva Guinea se ha observado que la penetración en el huésped se realiza a través de los tarsos y no a través de otras regiones corporales (Kathirithamby, 2001).

Las larvas de los estrepsípteros, siempre endoparásitas, llevan a cabo el proceso de muda de una manera peculiar, pues la apolisis no es seguida de ecdisis (Kathirithamby *et al.*, 1984). Al final del estadio IV las larvas macho rompen la cutícula del huésped y proyectan hacia el exterior una región denominada cefaloteca (Fig. 3E) y comienzan a pupar. Mientras tanto, las hembras atraviesan la pared corporal del huésped y proyectan una región hacia el exterior denominada cefalotórax (Fig. 3H) y se transforman en una hembra neoténica sin pasar por una fase de pupa (Erezyilmaz *et al.*, 2014).

Al final del periodo de pupa, los machos emergen de su pupario como insectos de vida libre y rápidamente inician la búsqueda de una hembra. La vida de un macho es extremadamente corta y, generalmente, no supera las cinco o seis horas. Una vez consumada la inseminación a través de la apertura del canal de cría de la hembra, el macho muere casi inmediatamente. La hembra, que permanece viva en el interior del huésped durante mucho más tiempo, es altamente fecunda y produce una cantidad de larvas del primer estadio que puede ir de las 3000 a las 750.000. Estas larvas emergen a través de la apertura del canal de cría y emprenden la búsqueda de un huésped adecuado inmediatamente.

1.4. Historia natural

La hembra de *Eoxenos laboulbenei* Peyerimhoff es parasitada por himenópteros Chalcidoidea (Fig. 5) como *Idiomacromerus gregarious* (Silvestri) y *Hockeria mengenillarum* (Silvestri). *Idiomacromerus gregarious*, fue descrita por Silvestri (1943) y, desde entonces, no había sido recolectada de nuevo hasta que fue recientemente capturada y redescrita por Delgado *et al.* (2014). Los huéspedes del género *Eoxenos* (orden Thysanura) son mirmecófilos y parte de la población que habita en un hormiguero se encuentra parasitado (estilopizado) por larvas de este estrepsíptero (Delgado, Collantes & Kathirithamby, en prep.). El mecanismo de estilopización por parte de la larva I y el comportamiento de los huéspedes tisanuros antes de la emergencia de los estrepsípteros es todavía desconocido y está siendo en la actualidad objeto de estudio. En cualquier caso, hormigas, tisanuros, estrepsípteros y parasitoides calcídidos forman una red de interacciones tanto ecológicas como evolutivas que ofrecen una fascinante oportunidad para estudiar cómo los invertebrados se adaptan e interaccionan en lugares áridos como el sureste peninsular.

1.5. Distribución

Los estrepsípteros tienen una distribución mundial, aunque parecen ser más frecuentes en ambientes tropicales. Posiblemente, están presentes en muchos de los ambientes terrestres ibéricos y macaronésicos. Los machos son relativamente frecuentes, pero son escasamente recolectados por los entomólogos, lo que ofrece la falsa impresión de ser un grupo poco representado en muchos ecosistemas y regiones.

1.6. Interés científico y aplicado

Los estrepsípteros son un enigmático grupo de insectos caracterizados por su sorprendente morfología e historia natural. Para la ciencia entomológica constituyen un grupo fascinante en el que se han descrito muchas adaptaciones morfológicas, fisiológicas y etológicas que lo hacen ser un interesante objeto de estudio. Sin embargo, su escaso interés aplicado y su dificultad para estudiarlo lo mantienen como uno de los órdenes de insectos más desconocido.

En relación con los grupos de insectos a los que parasita, es importante señalar que la estilopización de algunos insectos por parte de los estrepsípteros induce cambios morfológicos en los huéspedes, como en el caso de la genitalia externa de los chinches de la familia Delphacidae parasitados por *Elenchus* (Elenchidae), que queda reducida en extremo e, incluso, desaparece por completo (Lindberg, 1939; Kathirithamby, 1978). Esta reducción fue interpretada en el pasado como un caso en el que se inducían intersexos, como los observados en los himenópteros parasitados por estrepsípteros. Los cambios morfológicos inducidos en los huéspedes han generado no pocas confusiones de identificación e incluso la descripción de falsas nuevas especies basadas en individuos estilopizados.

Desde un punto de vista aplicado, algunas especies ejercen un cierto papel regulador en las poblaciones de algunos insectos plaga. Por ejemplo, *Javesella dubia* (F.) (Delphacidae), especie parasitada por *Elenchus tenuicornis* (Kirby) es una especie que representa una seria plaga para los cereales (especialmente la avena) en Europa, incluida España (Raatikainen, 1967) y que ve sometida sus poblaciones a una intensa parasitación en ciertas regiones.

2. Sistemática interna

Los Strepsiptera constituyen claramente un grupo monofilético. Kinzelbach (1971, 1978) dividió el orden en dos subórdenes, los Mengenillidia y los Stylopidia, distribuyendo en ellos a 13 familias (incluyendo las fósiles) a través de una aproximación cladista en la que se usaron exclusivamente caracteres morfológicos, fundamentalmente masculinos. Los Mengenillidia y los Stylopidia constituyen grupos hermanos (McMahon *et al.*, 2011). La primera filogenia en donde se emplearon caracteres moleculares es la de McMahon *et al.* (2011), en ella también se tuvieron en cuenta datos morfológicos. En este trabajo se confirmó tanto la monofilia de los integrantes vivos del orden, como la de los clados Stylopidia y Stylopidiformia. Resultados similares habían sido propuestos con anterioridad sobre la base de datos morfológicos exclusivamente (Kathirithamby, 1989, 2009; Kinzelbach, 1978; Pohl & Beutel, 2005).

El clado Stylopiformia está integrado por especies con ciertas modificaciones tarsales y reducción en el número de tarsómeros, pérdida de patas en las larvas macho (Fig. 3) y la presencia de cefalotórax en las hembras. El trabajo de McMahon *et al.* (2011) también sugiere que la familia Xenidae (que parasita himenópteros de las familias Vespidae y Sphecidae) y los Stylopidae (que parasitan principalmente himenópteros de las familias Halictidae, Andrenidae y Colletidae) son linajes separados, a los que se les otorga actualmente la categoría de familia.

El suborden Mengenillidia está representado en la Península Ibérica por unas pocas especies. Mengenillidia se distingue de Stylopodia en que, tanto los machos como las hembras, emergen del huésped para pupar en el exterior, es decir, ambos son de vida libre. Por el contrario, en los Stylopodia la hembra neoténica no pupa y permanece endoparásita durante toda su vida a excepción del cefalotórax, que sobresale de la cutícula del huésped como se ha indicado, mientras que los machos, aunque de vida libre, pupan igualmente en el interior del huésped.

Hasta la fecha cinco familias (Mengenillidae, Xenidae, Stylopidae, Lychnocolacidae y Elenchidae) y 41 especies han sido citadas en el territorio tratado en este trabajo (Tabla I). El total de especies citadas en España (alcanza las 35, 17 han sido referidas en Portugal, ocho en las islas Canarias, dos en Madeira y una en Azores.

Tabla I. Familias, géneros y especies de estrepsípteros ibéricos y de las islas macaronésicas.
●: presencia. SP.: número total de especies.

	SP.	Portugal	España	Madeira	Canarias	Azores
Suborden Mengenillidia	2	2	2	–	2	–
Mengenillidae	2	2	2	–	2	–
<i>Eoxenos laboulbenei</i>		●	●	–	●	–
<i>Mengenilla chobauti</i>		●	●	–	●	–
Suborden Stylopodia	39	14	33	2	6	1
Elenchidae	1	–	–	1	1	1
<i>Elenchus tenuicornis</i>		–	–	●	●	●
Lychnocolacidae	1	–	1	–	–	–
<i>Lychnocolax hispanicus</i>		–	●	–	–	–
Stylopidae	31	10	28	–	4	–
<i>Halictoxenos spencei</i>		–	●	–	●	–
<i>Halictoxenos tumulorum</i>		●	●	–	●	–
<i>Hylechthrus rubi</i>		●	●	–	–	–
<i>Stylops andrenaphilus</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops borcherti</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops dinizi</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops dominiquei</i>		●	●	–	–	–
<i>Stylops duriensis</i>		●	●	–	–	–
<i>Stylops esteponensis</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops flavipedis</i>		●	–	–	–	–
<i>Stylops giganteus</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops gwynanai</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops ibericus</i>		●	●	–	–	–
<i>Stylops kinzelbachi</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops liliputanus</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops lusohispanicus</i>		●	●	–	–	–
<i>Stylops madrilensis</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops melittai</i>		●	–	–	–	–
<i>Stylops moniliaphagus</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops nassanowi</i>		●	●	–	–	–
<i>Stylops nitidiusculai</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops obsoletus</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops paracuellus</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops pasteelsi</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops praecocis</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops risleri</i>		–	–	–	●	–
<i>Stylops salamancanus</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops spencei</i>		–	●	–	–	–
<i>Stylops spretus</i>		–	●	–	●	–
<i>Stylops thwaitei</i>		●	●	–	–	–
<i>Stylops warnckeii</i>		–	●	–	–	–
Xenidae	6	4	4	1	1	0
<i>Paraxenos sphecidarum</i>		●	●	–	–	–
<i>Pseudoxenos atlanticus</i>		–	–	●	–	–
<i>Pseudoxenos heydeni</i>		–	–	–	●	–
<i>Pseudoxenos schaumii</i>		●	–	–	–	–
<i>Pseudoxenos seyrigi</i>		–	●	–	–	–
<i>Xenos vesparum</i>		●	●	–	–	–
Totales	41	16	35	2	8	1

3. Diversidad de estrepsípteros en el área de estudio

3.1. Mengenillidae

Generalmente se considera a esta pequeña familia como la que presenta rasgos morfológicos y biológicos más “primitivos” de entre todos los linajes vivos en la actualidad, destacando entre ellos la ausencia de órganos adhesivos en las patas de los machos, la existencia de hembras adultas de vida libre y el empleo de insectos apterigotas como huéspedes. La familia se distribuye por las regiones Paleártica, Afrotropical, Oriental y Australiana. *Eoxenos laboulbenei* (Luna de Carvalho 1953, 1960 1985; Delgado *et al.*, 2014; del Río *et al.*, 2014) ha sido recolectada en la Península Ibérica, así como en las islas Baleares y Canarias. *Mengenilla chobauti* Hofeneder (Luna de Carvalho 1953, 1985; Kathirithamby, Delgado & Collantes, datos no publicados) han sido recolectada igualmente en la Península Ibérica y las islas Canarias. Ambas especies podrían constituir un grupo de especies crípticas que están siendo objeto de estudio en la actualidad (Kathirithamby, Delgado & Collantes, datos no publicados). En este sentido apunta la reciente captura en las islas Baleares de una especie del género *Mengenilla* aún no descrita (del Río *et al.*, 2014). Los huéspedes de *Eoxenos* y *Mengenilla* son especies del orden Thysanura.

3.2. Elenchidae

Se trata de una familia relativamente poco diversa, pero de distribución cosmopolita. *Elenchus tenuicornis* (Luna de Carvalho, 1990) ha sido recolectada en las islas de Cabo Verde y en las isla Canarias (Luna de Carvalho, 1985). También citada en las islas Azores (Borges *et al.*, 2010). Es una especie ampliamente distribuida por la región Paleártica y bien podría constituir un grupo de especies crípticas. *E. tenuicornis* parasita diversas especies de hemípteros de la familia Delphacidae (Homoptera) (Lindberg, 1960).

3.3. Lychnocolacidae

El género *Lychnocolax* ha sido incluido históricamente dentro de la familia Myrmecolacidae (Kinzelbach, 1971; Kathirithamby, 1989), pero recientes estudios filogenéticos sitúan al género como grupo hermano de Stylopidae, Xenidae, Elenchidae y Halictophagidae (McMahon *et al.*, 2011), lo que ha obligado a generar una nueva familia para acomodar su nueva ubicación taxonómica. Los Lychnocolacidae se distribuyen fundamentalmente por áreas circuntropicales de las regiones Australiana, Oriental y Afrotropical y parece que están mayoritariamente ausentes en la región Paleártica. Sorprendentemente, una especie de esta familia ha sido recolectada en una trampa de luz en la provincia de Zaragoza y ha sido descrita como *Lychnocolax hispanicus* Kathirithamby & Kifune (Kathirithamby & Kifune, 1991). Cabe la remota posibilidad de que los ejemplares recolectados en Zaragoza procedan de poblaciones más sureñas, situadas en el norte de África y que alcanzasen la Península Ibérica arrastrados por alguna tormenta. No obstante, basándonos en el escaso lapso de tiempo que viven los machos y en la dificultad de un transporte accidental, consideramos que machos recolectados proceden de una especie verdaderamente asentada en territorio peninsular.

3.4. Stylopidae

Es la familia con mayor número de especies dentro del orden y su distribución es casi cosmopolita, pues aparentemente está ausente de la región Australiana. Sus integrantes son todos parásitos del orden Hymenoptera de las familias Halictidae, Andrenidae, Colletidae y Sphecidae. Los machos de los Stylopidae son fácilmente reconocibles por poseer antenas de seis antenómeros. En la Península Ibérica han sido citadas dos especies de *Halictoxenos* (Kinzelbach, 1978), una especie de *Hylechthrus* (Luna de Carvalho 1953) y 28 especies del género *Stylops* (Luna de Carvalho 1960, 1974, 1985). En las islas Canarias han sido citadas dos especies de *Stylops*, una de ellas endémica de este archipiélago (Luna de Carvalho 1985) y las dos especies de *Halictoxenos* peninsulares.

3.5. Xenidae

Representa una de las más grandes familias de Strepsiptera y sus integrantes son parásitos del orden Hymenoptera, generalmente Vespidae sociales, Sphecidae solitarios y avispas de las familias Eumenidae y Crabronidae. Su distribución es cosmopolita. Los machos de los Xenidae poseen antenas de cuatro antenómeros. *Xenos vesparum* es una especie muy abundante en la región Paleártica (Luna de Carvalho, 1953; Kathirithamby, Delgado & Collantes, datos no publicados). Dentro del género *Pseudoxenos* (Monod, 1925; Luna de Carvalho, 1953, 1960) cuatro especies han sido descritas para la Península Ibérica.

4. Principales fuentes de información disponibles

La información disponible sobre estrepsípteros ibéricos es muy escasa y fragmentada en varios artículos y trabajos, algunos bastante difíciles de obtener y generalmente publicados en revistas extranjeras por

especialistas de otros países. Lo que sigue a continuación es un conjunto de recursos que pueden ser interesantes y ayudar en la identificación de estrepisípteros ibéricos y macaronésicos.

4.1. Recursos generales relacionados con la terminología, taxonomía e identificación de los estrepisípteros

En cuanto a bibliografía en español apenas es posible citar como texto más interesante el capítulo sobre estrepisípteros del clásico tratado Imms de Entomología (Richards & Davies, 1984). No hay disponibles en el mercado ninguna guía de identificación general, ni siquiera basada en la fauna centroeuropea. Respecto a la fauna europea, el clásico trabajo de Kinzelbach (1978) sigue siendo imprescindible. En relación específicamente a la fauna ibérica deben citarse los artículos de Abdul-Nour (1969), Bolívar (1926) y, sobre todo, los trabajos de Luna de Carvalho (1950a y b, 1953, 1960, 1969 y 1974). Por lo que se refiere a la fauna macaronésica debe citarse a Kinzelbach (1967) y Luna de Carvalho (1985). Información de carácter general o interesante puede consultarse en los trabajos de Kathirithamby (1989), Luna de Carvalho & Kogan (1991) y Pohl & Beutel (2008).

4.2. Claves de familias, géneros y especies de estrepisípteros

Como claves utilizables hasta el nivel de especie existen dos obras fundamentales para el ámbito al ibérico: Kinzelbach (1978) y Luna de Carvalho (1974).

4.3. Páginas web interesantes

- Kathirithamby, J. 2002. Strepsiptera. Twisted-wing parasites. The Tree of Life Web Project. <http://tolweb.org/tree?group=Strepsiptera>.
- Kathirithamby, 2003a. Strepsiptera. Stylopodia. The Tree of Life Web Project. <http://tolweb.org/tree?group=Stylopodia&contgroup=Strepsiptera>
- Kathirithamby, J. 2003b. Strepsiptera: Host relations. Tree of Life Web project. <http://tolweb.org/tree/eukaryotes/animals/arthropoda/hexapoda/strepsiptera/>

5. Referencias

- ABDUL-NOUR, H. 1969. Une nouvelle espèce de Strepsiptère parasite de Jassidae (Hom. Auch.) *Halictopagus languedoci* n. sp. *Annales Société Entomologique de France*, **5**: 361-369.
- BOLIVAR, C. 1926. Estudio de un nuevo Mengenillidae de España (Streps. Meng.) *Eos. Revista Española de Entomología*, **2**: 5-13.
- BORGES, P.A.V., A. COSTA, R. CUNHA, R. GABRIEL, V. GONÇALVES, A.F. MARTINS, I. MELO, M. PARENTE, P. RAPOSEIRO, P. RODRIGUES, R.S. SANTOS, L. SILVA, P. VIEIRA & V. VIEIRA (eds.) 2010. *Listagem dos organismos terrestres e marinhos dos Açores / A list of the terrestrial and marine biota from the Azores*. Príncipe, Cascais, 432 pp. Accesible (2014) en: http://www.azoresbiportal.angra.uac.pt/files/publicacoes/Listagem_ml.pdf
- EREZYILMAZ, D. F., A. HAYWARD, H. YAN, J. PAPS, Z. ACS, J. A. DELGADO, F. COLLANTES & J. KATHIRITHAMBY 2014. Expression of the pupal determinant *broad* during metamorphic and neotenic development of the strepsipteran *Xenos vesparum* Rossi. *PLoS One*, **9**: e93614, 8pp. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0093614>
- DELGADO, J., R. ASKEW, F. COLLANTES & J. KATHIRITHAMBY 2014. Superparasitism of *Eoxenos laboulbenei* De Peyerimhoff (Strepsiptera: Insecta) by *Idiomacromerus gregarius* (Silvestri) (Hymenoptera: Chalcidoidea): a new record in southern Spain. *Journal of Natural History*, **2014**: 1-11. [http://www.researchgate.net/profile/Francisco_Collantes/publication/262576260_Superparasitism_of_Eoxenos_laboulbenei_De_Peyerimhoff_\(Strepsiptera_Mengenillidae\)_by_Idiomacromerus_gregarius_\(Silvestri\)_Hymenoptera_Chalcidoidea_in_southern_Spain/links/0c960530c955185c47000000.pdf](http://www.researchgate.net/profile/Francisco_Collantes/publication/262576260_Superparasitism_of_Eoxenos_laboulbenei_De_Peyerimhoff_(Strepsiptera_Mengenillidae)_by_Idiomacromerus_gregarius_(Silvestri)_Hymenoptera_Chalcidoidea_in_southern_Spain/links/0c960530c955185c47000000.pdf)
- DEL RÍO, R., C. BARCELÓ, M. Á. MIRANDA, & H. POHL 2014. Primera cita de Mengenillidae (Insecta, Strepsiptera) en las Islas Baleares. *Graellsia*, **70**(2), e011. <http://dx.doi.org/10.3989/graelisia.2014.v70.113>
- HUGHES, D. P., L. BEANI, S. TURALLIZZI & J. KATHIRITHAMBY 2003. Prevalence of the parasite Strepsiptera in *polistes* as detected by dissection of immatures. *Insectes Sociaux*, **50**: 62-68. http://www.researchgate.net/profile/Stefano_Turillazzi/publication/226388107_Prevalence_of_the_parasite_Strepsiptera_in_Polistes_as_detected_by_dissection_of_immatures/links/0912f50d948b83c103000000.pdf
- GRIMALDI, D., J. KATHIRITHAMBY & V. SCHAWARROCH 2005. Strepsiptera and triungula in Cretaceous amber. *Insect Systematics and evolution*, **36**: 1-20.
- KATHIRITHAMBY, J. 1978. The effects of stylopisation on the sexual development of *Javesella dubia* (Kirschbaum) (Homoptera: Delphacidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **10**: 163-179. [http://www.researchgate.net/profile/Jeyarany_Kathirithamby/publication/229786809_The_effects_of_stylopisation_on_the_sexual_development_of_Javesella_dubia_\(Kirschbaum\)_Homoptera_Delphacidae/links/54118d170cf2b4da1bec555e.pdf](http://www.researchgate.net/profile/Jeyarany_Kathirithamby/publication/229786809_The_effects_of_stylopisation_on_the_sexual_development_of_Javesella_dubia_(Kirschbaum)_Homoptera_Delphacidae/links/54118d170cf2b4da1bec555e.pdf)

- KATHIRITHAMBY, J. 1989. Review of the order Strepsiptera. *Systematic Entomology*, **14**: 41-92.
http://www.researchgate.net/profile/Jeyaraney_Kathirithamby/publication/229477368_Review_of_the_Order_Strepsiptera/links/541184a00cf2b4da1bec53bb.pdf
- KATHIRITHAMBY, J. 2001. Stand tall and they still get you in your Achilles foot-pad. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **268**: 2287-2289.
<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1088878/pdf/PB012287.pdf>
- KATHIRITHAMBY, J. 2009. Host parasitoid associations in Strepsiptera. *Annual Review of Entomology*, **54**: 227-249. http://www.researchgate.net/profile/Jeyaraney_Kathirithamby/publication/23283202_Host-parasitoid_associations_in_Strepsiptera/links/0fcfd510f964027ae0000000.pdf
- KATHIRITHAMBY, J & M.S. ENGEL 2014. A revised key to the living and fossil families of Strepsiptera, with the description of a new family Cretostylopidae. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **87**: 385-388.
- KATHIRITHAMBY, J. & T. KIFUNE 1991. The first report of Myrmecolacidae (Strepsiptera: Insecta) from the Palaearctic Region. *The Entomologist*, **110**: 188-192.
- KATHIRITHAMBY, J., D. S. SMITH, M. LOMAS & B. M. LUKE 1984. Apolysis without ecdysis in larval development of a strepsipteran, *Elenchus tenuicornis* (Kirby). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **82**: 335-343. [http://www.researchgate.net/profile/Jeyaraney_Kathirithamby/publication/230177024_Apolysis_without_ecdysis_in_larval_development_of_a_strepsipteran_Elenchus_tenuicornis_\(Kirby\)/links/543f91500cf2e76f022474b4.pdf](http://www.researchgate.net/profile/Jeyaraney_Kathirithamby/publication/230177024_Apolysis_without_ecdysis_in_larval_development_of_a_strepsipteran_Elenchus_tenuicornis_(Kirby)/links/543f91500cf2e76f022474b4.pdf)
- KINZELBACH, R. K. 1967. *Stylops risleri* n. sp. von Teneriffa (Stylopidae, Strepsiptera). *Notulae Entomologicae*, **48**: 37-43.
- KINZELBACH, R. K. 1971. Morphologische Befunde an Fächerflüglern und ihre phylogenetische Bedeutung (Insecta: Strepsiptera). *Zoologische*, **119**: 256 pp.
- KINZELBACH, R. K. 1978. Strepsiptera. *Die Tierwelt Deutschlands* 65. Veb Gustav Fisher Verlag Jena Strepsiptera. 166pp.
- LINDBERG, H. 1939. Der parasitismus der auf *Chlotina*-Arten (Homoptera: Cicadina) lebenden Strepsiptere *Elenchinus chlorionae* n. sp. sowie die einwirkung derselben auf ihren wirt. *Acta Zoologica Fennica*, **22**: 179pp.
- LINDBERG, H. 1960. Die Strepsiptere *Elenchus tenuicornis* Kirby und ihre wirt *Calligypona propinqua* (Fieb.) und *C. anthracina* (Horv.) (Homoptera Araeopidae). *Commetiones biologicae*, **23**: 1-10.
- LINSLEY, E. G. & J. W. MACSWAIN 1957. Observations on the habits of *Stylops pacifica* Bohart. *University of California Publications in Entomology*, **11**: 395-430.
- LUNA DE CARVALHO, E. 1950a. Contribuição para o conhecimento dos Estrepsípteros de Portugal. *Memórias e Estudos do Museu Zoológico da Universidade de Coimbra*, **197**: 1-8.
- LUNA DE CARVALHO, E. 1950b. Contribuição para o conhecimento dos Estrepsípteros de Portugal (II Nota). *Memórias e Estudos do Museu Zoológico da Universidade de Coimbra*, **201**: 1-6.
- LUNA DE CARVALHO, E. 1953. Contribuição para o conhecimento dos Estrepsípteros de Portugal (III Nota). *Memórias e Estudos do Museu Zoológico da Universidade de Coimbra*, **215**: 1-13.
- LUNA DE CARVALHO, E. 1960. Contribuição para o conhecimento dos Estrepsípteros de Portugal (IV nota). *Memórias e Estudos do Museu Zoológico da Universidade de Coimbra*, **263**: 1-13.
- LUNA DE CARVALHO, E. 1969. Contribuição para conhecimento dos Estrepsípteros do Portugal (V nota). *Memórias e Estudos do Museu Zoológico da Universidade de Coimbra*, **309**: 1-13.
- LUNA DE CARVALHO, E. 1974. Contribuição para o estudo dos *stylops* da Peninsula Iberica (Strep Stylopidae). *Eos Revista Española de Entomología*, **48** (1972): 310-365.
- LUNA DE CARVALHO, E. 1985. Estrepsípteros da macronésia (Insecta Strepsiptera). Actas do II Congreso Ibérico de Entomologia. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia*, **2**: 63-74.
- LUNA DE CARVALHO, E. 1990. Novos dados de Estrepsípteros da República de Cabo Verde (Coleoperoides : Strepsiptera : Corioxenidae, Elenchidae e Halictophagidae). *Elytron*, **4**: 203-214.
- LUNA DE CARVALHO, E. & M. KOGAN 1991. Order Strepsiptera, En Stehr, F.W. (Ed.), *Immature Insects*: 659-673. Dubuque, Iowa, Kendall/Hunt Publishing Co. Volumen 2. 975 pp.
- MAETA, Y., K. GÔUKON, K. KITAMURA & R. MIYANAGA 2001. Factors that determine the position where *Pseudoxenos iwatai* Esaki (Strepsiptera: Stylopidae) extrudes from the host abdomen. *Tijdschrift voor Entomologie*, **144**: 203-215.
- MCMAHON, D. P., A. HAYWARD & J. KATHIRITHAMBY 2011. The first molecular phylogeny of Strepsiptera (Insecta) reveals an early burst of molecular evolution correlated with the transition of endoparasitism. *PLoS One* **6**(6): e21206.
- MISOF, B., S. LIU, K. MEUSEMANN, R.S. PETERS, A. DONATH, C. MAYER, P.B. FRANSEN, J. WARE, T. FLOURI, R.G. BEUTEL, O. NIEHUIS, M. PETERSEN, F. IZQUIERDO-CARRASCO, T. WAPPLER, J. RUST, A.J. ABERER, U. ASPÖCK, H. ASPÖCK, D. BARTEL, A. BLANKE, S. BERGER, A. BÖHM, T.R. BUCKLEY, B. CALCOTT, J. CHEN, F. FRIEDRICH, M. FUKUI, M. FUJITA, C. GREVE, P. GROBE, S. GU, Y. HUANG, L.S. JERMIIN, A.Y. KAWAHARA, L. KROGMANN, M. KUBIAK, R. LANFEAR, H. LETSCH, Y. LI, Z. LI, J. LI, H. LU, R. MACHIDA, Y. MASHIMO, P. KAPLI, D.D. MCKENNA, G. MENG, Y. NAKAGAKI, J.L. NAVARRETE-HEREDIA, M. OTT, Y. OU, G. PASS, L. PODSIADLOWSKI, H. POHL, B.M. VON REUMONT, K. SCHÜTTE, K. SEKIYA, S. SHIMIZU, A. SLIPINSKI, A. STAMATAKIS, W. SONG, X. SU, N.U. SZUCSICH, M. TAN, X. TAN, M. TANG, J. TANG, G. TIMELTHALER, S. TOMIZUKA, M. TRAUTWEIN, X. TONG, T. UCHFUNE, M.G. WALZL, B.M. WIEGMANN, J. WILBRANDT, B. WIPFLER, T.K.F. WONG, Q. WU, G. WU, Y. XIE, S. YANG, Q. YANG, D.K. YEATES, K. YOSHIZAWA, Q. ZHANG, R. ZHANG, W. ZHANG, Y. ZHANG, J. ZHAO, C. ZHOU, L. ZHOU, T. ZIESMANN, S. ZOU, Y. LI, X. XU, Y. ZHANG, H. YANG, J. WANG, J. WANG, K.M. KJER & X. ZHOU 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, **346**: 763-767.

- MONOD, TH. 1925. Sur un *Pseudoxenos* parasite d' *Odynerus crenatus* Lepeletier. *Bulletin of the Zoological Society of France*, **50**: 230-244.
- PIX, W., G. NALBACH & J. ZEIL 1993. Strepsipteran forewings are haltere-like organs of equilibrium. *Naturwissenschaften*, **80**: 371-374.
- POHL, H. & R. G. BEUTEL 2005. The phylogeny of Strepsiptera (Hexapoda). *Cladistics*, **21**: 328-374.
[http://www.researchgate.net/profile/Rolf_Beutel/publication/221937272_The_phylogeny_of_Strepsiptera_\(Hexapoda\)/links/09e4150c1e580bb383000000.pdf](http://www.researchgate.net/profile/Rolf_Beutel/publication/221937272_The_phylogeny_of_Strepsiptera_(Hexapoda)/links/09e4150c1e580bb383000000.pdf)
- POHL, H. & R. G. BEUTEL 2008. The evolution of Strepsiptera (Hexapoda). *Zoology*, **111**: 318-338.
[http://www.researchgate.net/profile/Rolf_Beutel/publication/5496505_The_evolution_of_Strepsiptera_\(Hexapoda\)/links/0fcfd50c1e0eb38607000000.pdf](http://www.researchgate.net/profile/Rolf_Beutel/publication/5496505_The_evolution_of_Strepsiptera_(Hexapoda)/links/0fcfd50c1e0eb38607000000.pdf)
- RAATIKAINEN, M. 1967. Bionomics, enemies and population dynamics of *Jaevsella dubia* (F.) (Homoptera: Delphacidae). *Annals Agriculture Fennicae*, **6**: 3-149.
- RICHARDS, O.W. & R.G. DAVIES 1984. *Tratado de Entomología Imms*. Volumen 2. Ed. Omega, Barcelona.
- SILVESTRI, F. 1943. Studi sugli Strepsiptera Insecta. III Descrizione e biologia di specie italiane di Mengenilla. *Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria della Facoltà Agraria in Portici*, **32**: 197-282.
- SMITH, D. S. & J. KATHIRITHAMBY 1984. Atypical 'fibrilla' flight muscles in Strepsiptera. *Tissue & Cell*, **16**: 929-941.
- WIEGMANN, B. M., M. D. TRAUTWEIN, J. W. KIM, B. K. CASSEL, M. A. BERTONE, S.L. WINTERTON, & D.K. YEATES 2009. Single-copy nuclear genes resolve the phylogeny of the holometabolous insects. *BMC biology*, **7**(1), 34.