

ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN DE AGALLAS FOLIOSAS EN *QUERCUS RESINOSA* LIEMB. (FAGACEAE) EN AGUASCALIENTES, MÉXICO

ABUNDANCE AND DISTRIBUTION OF LEAF-SHAPED GALLS IN *QUERCUS RESINOSA* LIEMB. (FAGACEAE) IN AGUASCALIENTES, MEXICO

**Ricardo Clark-Tapia¹, Cecilia Alfonso-Corrado¹, Jorge E. Campos²,
Gabriel González-Adame¹, Marcelo Briano-Silva³, Víctor Aguirre-Hidalgo¹,
y José Arturo Casasola-González¹**

¹Instituto de Ciencias Ambientales, Universidad de la Sierra de Juárez. Av. Universidad s/n, Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México. CP 68725. ²Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM. Unidad de Biotecnología y Prototipos. Apartado Postal 314. 54000 Tlalnepantla, Estado de México. ³Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Aguascalientes. Av. Universidad núm. 940, Cd. Universitaria, Aguascalientes, Ags., CP 20100.

Correo electrónico: rclark@juppa.unsj.edu.mx

RESUMEN

Las agallas son estructuras de crecimiento anormal en los tejidos de las plantas debido a la actividad parasítica de otro organismo. El estudio de este tipo de estructuras como microhábitat de avispas es escaso en la literatura y no se presenta una descripción detallada de su conformación. En este trabajo se describe la anatomía y morfología de las agallas foliosas, y se evalúan los factores que restringen su abundancia y distribución a nivel foliar, individual y poblacional en los encinos *Quercus resinosa*. Se encontró que la agalla es generada por una avispa de la familia Cynipidae, específica de *Quercus resinosa* Liemb. A nivel foliar, las agallas presentan características anatómicas y morfológicas similares a las del hospedero. A nivel del individuo, el 72.52% de las agallas están ubicadas en el envés de la hoja, mientras que sólo el 27.48% de estas estructuras se forman en el haz. A nivel de la población, el número de agallas varía de una

a diez agallas por árbol. En promedio, cada árbol puede tener 4.88 ± 2.34 agallas. Los árboles mayormente infectados son los de categorías intermedias ($\chi^2=9.67$; $P<0.022$). Entre las cuatro poblaciones estudiadas existen diferencias significativas en los niveles de infestación ($\chi^2=14.78$; $P<0.001$). La supervivencia de las avispas presentes en las agallas fue menor a 35% y se observó una relación significativa entre el tamaño de la agalla y la supervivencia de su hospedero. Finalmente, se piensa que factores climáticos y fisiográficos regulan la abundancia y distribución de la agalla foliosa en el estado de Aguascalientes.

Palabras claves: agalla foliosa, avispa, Cynipidae, distribución, supervivencia.

ABSTRACT

Galls are abnormal morphological structures in tree leaves created by the parasitic activity of the arthropod group of animals. Currently

only a few works focus on the description of leaf-shaped galls as a protection chamber against environmental changes for larva. This study describes the oaks' leaf-shaped gall structure at three levels: foliage, individuals and population, in order to identify the ecological patterns that restrict their abundance and distribution. It was found that these leaves' galls are specific of *Quercus resinosa* Liemb., and they are produced by a wasp of the family Cynipidae. A gall starts growing once the insect oviposit on young leaves of the tree. The principal oviposition season is spring, with an adult wasp emerging in autumn. The number of galls per tree varies from one to more than ten, (4.88 ± 2.4). Gall abundance was significantly different among the three local oak populations ($\chi^2=14.78$; $P<0.001$). While there was a low survival rate of wasps (<35%) there was a positive relationship between gall size and wasp survival. Our findings suggest that climate and physiography can directly restrict the abundance and distribution of leaf-shaped galls.

Key words: leaf-shaped gall, wasp, Cynipidae, distribution, survival.

INTRODUCCIÓN

Las agallas son estructuras de crecimiento anormal formadas en los tejidos de las plantas, debido a la actividad parasítica de otro organismo (Redfern y Shirley, 2002). La complejidad de dichas estructuras varía, desde simples tejidos a órganos muy estructurados (Nieves-Aldrey, 2001; Russo, 2007). Las agallas se distinguen de anomalías comunes tales como hojas enrolladas u hojas minadas, porque son generadas a través de fenómenos de hipertrofia (crecimiento anormal de las células) e hiperplasia (mul-

tiplicación anormal de las células), causadas por el ataque de un agente agresor (Mani, 1964; Weiss, 2000), siendo los insectos el agente formador de agallas más común (Raman, 2007; Russo, 2007). En general, los insectos presentan una alta especificidad hacia el hospedero y más del 90% muestran una dependencia hacia ciertas especies de plantas (Raman, 2007). Por ejemplo, las avispas de la familia Cynipidae (Insecta: Hymenoptera) sobresalen por su alta especificidad hacia las plantas hospederas que parasitan. Siendo capaces de generar las agallas en todos los órganos de la planta (*i.e.* flores, botones, hojas, raíces, ramas y tallos), sin embargo, es más común encontrarlas en las hojas (Russo, 2007). En Norteamérica, más del 80% de las avispas de esta familia utilizan a los encinos (Fagaceae: *Quercus*) como principales hospederos (Price, 2005; Russo, 2007) y muchas de ellas muestran alta especificidad a unas cuantas especies (Burks, 1979; Keator, 1998; Nieves-Aldrey, 2001). Esta especificidad se ha relacionado con los productos químicos de los hospederos (Abrahamson *et al.*, 2003; Germinara *et al.*, 2011).

Las agallas, generadas por las avispas de la familia Cynipidae, son el microhábitat en el que se desarrolla la fase larvaria. Por este motivo, la selección del lugar de generación de la agalla es fundamental para la supervivencia y desarrollo de la larva (Craig *et al.*, 1989; Vreibradic *et al.*, 2000; Aoyama *et al.*, 2012), la cual sólo abandona esta estructura protectora hasta la fase adulta. Diversas hipótesis funcionales han sido propuestas para explicar la importancia de las agallas como un microhábitat creado por avispas. Entre éstas se mencionan las siguientes: *a*) una función mutualista entre el parásito y hospedero (Price *et al.*, 1987);

b) las agallas como mecanismos de defensa para la planta (Hartley, 1998; FossyRieske, 2004); c) la utilización de la agalla como protección contra enemigos naturales de la avispa (Craig *et al.*, 2007; Craig e Itami, 2010) y/o la protección ante condiciones ambientales adversas (Miller *et al.*, 2009). También han sido propuestas como un mecanismo de nutrición (Stone y Schönrogge, 2003; Marini-Filho y Fernandes, 2012).

La diversidad, complejidad y distribución de estructuras gallícolas en especies de encinos está bien documentada en ciertas regiones del mundo (Nieves-Aldrey, 2001; Ronquist y Liljeblad, 2001; Raman, 2007). Sin embargo, la información en México es escasa, a pesar de ser el centro de diversificación del género *Quercus* (Rzedowski, 1983; Nixon, 1998), y poseer 115 especies endémicas (González-Rivera, 1993). Todas ellas potenciales hábitats para una gran diversidad de avispa gallícolas.

En el estado de Aguascalientes que se encuentra localizado en la parte central de México, la relación encinos/avispa no ha sido estudiada. Los encinos en Aguascalientes son el elemento arbóreo dominante de los bosques templados. Se han catalogado 19 especies, siendo *Q. resinosa* Liemb. la más dominante en las partes bajas y áridas del estado (De la Cerda, 1999).

En agosto de 2005 se observó la presencia de proyecciones de aspecto folioso ubicadas principalmente en el envés de la lámina foliar que resultaron ser estructuras gallícolas. Hasta el momento, existen pocos trabajos que describan la formación de agallas foliosas como microhábitat para el parasito (*i.e.* Russo, 2007). El presente trabajo tiene como objetivos: 1) describir la estructura anató-

mica y fisiológica de la agalla y 2) evaluar aspectos de distribución y abundancia de la agalla en el encino *Quercus resinosa* a nivel foliar, de individuo y población, con la finalidad de aportar conocimiento básico sobre esta particular forma de crecimiento.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio. Durante el periodo de marzo de 2005 a enero de 2006 se muestrearon árboles de *Q. resinosa* en cuatro localidades del estado de Aguascalientes: El Ocote (21°47'05"N; 102° 31'48"W, 2008 a 2046 m.s.n.m.), El Terrero (21°54'38"N; 102°35'23"W, 2062 a 2082 m.s.n.m.), Peñón Blanco (22°10'14"N; 102°38'14"W, 2670 a 2689 m.s.n.m.) y Cuesta la Gloria (22°13'19"W; 102°27'01"N, 2254 a 2263 m.s.n.m.). Los cuatro sitios presentan diferentes niveles de perturbación causada por actividades ganaderas y extracción de leña. La vegetación arbórea de El Ocote está dominada por *Q. resinosa*, *Ipomoea arborecens* Humb. & Bonpl. ex Willd y *Q. eduardii* Trel. Las especies dominantes en el Terrero son *Q. resinosa*, *Q. eduardii* y *Q. potosina*, mientras que en Peñón Blanco y Cuesta la Gloria la vegetación dominante es *Q. resinosa* y *Q. eduardii*.

En cada localidad se seleccionó una ladera con la orientación cardinal Sur, donde se estableció un transecto de 100 m de largo por 5 m de ancho en un gradiente altitudinal. Dentro del transecto se seleccionaron al azar 50 individuo. Para cada individuo se registró el porcentaje de presencia de agallas en el árbol y a partir de conteos previos de presencia de agallas se estableció un intervalo de cuatro categorías: (0) ausencia total de agallas; (1) presencia de agallas en menos del 10% de la cobertura total del individuo;

(2) presencia de agallas entre el 10.1 y 25% de cobertura; (3) 25.1 al 50% de cobertura y (4) más del 50% de cobertura.

Descripción de la agalla. Durante el periodo de estudio se realizaron visitas cada mes a los sitios seleccionados, con la finalidad de estimar el periodo de oviposición y eclosión del insecto, el desarrollo de la agalla y coleccionar ejemplares de la avispa, para su posterior identificación. Adicionalmente, en cada sitio se recolectaron 10 hojas con agallas, obteniéndose un total de 126 agallas. Para cada hoja se contó y midió la altura (mm) de cada agalla. Se utilizó un microscopio estereoscopio Carl Zeiss mod. Discovery V8 para describir la morfología foliar de la agalla. La anatomía externa e interna fue analizada mediante muestras diseccionadas y visualizadas en un microscopio electrónico de barrido (JEOL, modelo JBM-5900LV) a 3000X.

Para estimar la actividad fisiológica de la hoja parasitada y de la agalla, se estimó 1) la concentración de clorofila, utilizando un analizador portátil (Chlorophyll Content Meter CCM-200, Opti-Science, USA), y 2) la conductancia estomática ($m^2/s/mol$), a través de un porómetro SC 1 (Decagon Devices, Washington, DC, USA). Estas medidas se tomaron tanto para cada una de las 30 hojas con agallas colectadas previamente, como para sólo una de las agallas de cada hoja.

Distribución espacial de agallas. La distribución espacial de las agallas a nivel foliar, del individuo y la población, fue evaluada sólo en la población de El Ocote. Debido a la baja incidencia de agallas encontradas, menor al 5%, se decidió no evaluar dichos niveles en las otras tres localidades.

Distribución de agallas a nivel foliar. En el sitio seleccionado se recolectaron dos hojas con agallas foliosas de 15 individuos, para tener un total de 30 hojas y 140 agallas. De las hojas recolectadas se registró: la posición de la agalla (envés o haz), la ubicación de la agalla en la hoja (vena primaria, vena secundaria o vena terciaria), y la supervivencia de las avispas. Para detectar factores de mortalidad todas las agallas se abrieron en enero después de la eclosión de los insectos. La mortalidad puede ser causada por depredación (parasitoides), enfermedades causadas por hongos y otros factores que incluyen resistencia de la planta y/o deficiente suministro de nutrientes (Fernandes y Price, 1992). Por tanto, en este caso se consideró muerte por depredación cuando: 1) la agalla presentaba orificios de emergencia por parasitoides y 2) se localizaron restos de la avispa dentro de la cámara. El deceso por hongos se consideró cuando se observó dentro de la cámara una invasión de micelio o hifas. Finalmente, la presencia de larvas muertas dentro de la cámara, se atribuyó a otras causas. Se utilizó una prueba de χ^2 y pruebas de contraste H de Kruskal-Wallis para conocer si existían diferencias entre la ubicación y el crecimiento de la agalla, así como entre la ubicación de la agalla y la supervivencia de las avispas, entre categorías de tamaños. Adicionalmente, se realizó un análisis de correlación de Spearman con contraste de significación de la F para evaluar la significancia entre el tamaño de la agalla y la supervivencia de las avispas.

A nivel del individuo. Dentro de la parcela se registró el diámetro de cada árbol (denominado individuo), así como la presencia o ausencia de agallas. Con base en el diámetro de los individuos se establecieron cuatro categorías dasométricas: 0-15 cm, 15.1-30

cm, 30.1-45 cm y > 45.1 cm. Se utilizó la χ^2 y pruebas de contraste H de Kruskal-Wallis para conocer diferencias significativas entre categorías de tamaños y la presencia de agallas. Adicionalmente, en cada individuo se registró la ubicación espacial (norte, sur, este, oeste) de las mismas, con la finalidad de conocer si existía una preferencia cardinal en la oviposición de las estructuras gallícolas. La preferencia cardinal en la oviposición se analizó con la prueba de uniformidad de Rayleigh (Kovach, 1994).

A nivel de la población. Se seleccionó una ladera en la localidad de El Ocote donde se estableció una parcela de 2000 m² (100 x 20 m) que comprende desde los 1938 a los 2038 m.s.n.m., con el fin de tener un gradiente altitudinal. La parcela se fraccionó cada 25 m en cuatro zonas: baja (1938-1963 m.s.n.m.), media baja (1963-1988 m.s.n.m.), media alta (1988-2013 m.s.n.m.) y alta (2013-2038 m.s.n.m.). Dentro de cada parcela se registró en los árboles la presencia o ausencia de agallas. Para determinar diferencias significativas de la presencia de agallas entre las zonas se utilizó una prueba de Kruskal-Wallis. Asimismo, se aplicó el análisis de *cluster*, con la regla de amalgamación de Mahalanobis y con la medida de disimilitud de Chord entre las variables abundancia de agallas y características climáticas (precipitación y temperatura) y geográficas (latitud y altitud) de cada sitio, con la finalidad de conocer el grado de afinidad o similitud entre éstas (Ludwing y Reynolds, 1988).

Análisis estadísticos

Con el programa Oriana v. 1.03 (Kovach, 1994) se realizó la prueba de uniformidad de Rayleigh. En el programa estadístico JMP versión 4.0 (SAS Institute, 1999) se

realizaron los cálculos de las demás pruebas estadísticas reportadas en este trabajo.

RESULTADOS

Descripción de las agallas foliosas. La agalla es generada por una avispa de la familia Cynipidae (especie en proceso de descripción) quien oviposita en hojas jóvenes a inicios de la primavera, cuando éstas aún no han madurado, y los adultos eclosionan 4-5 meses más tarde. Durante este periodo ocurre una estimulación que provoca una regresión de las células del parénquima del mesófilo a un estado meristemático (totipotencial), permitiendo así la generación de un primordio foliar, el cuál es una réplica en pequeño de la hoja afectada (figs. 1a-e). El tamaño de este foliolo varía de un mm, en los casos en que la larva muere y se detiene el estímulo de crecimiento; hasta cerca de los 100 mm de largo (en promedio 38.40±18.30 mm) por 1 a 4 cm de ancho. Por otra parte, la cantidad de agallas en cada hoja varía de una a más de 10, con un promedio de 4.88±2.34. En aquellas hojas donde son abundantes, se puede apreciar un “bosque” de agallas foliosas (figs. 1b-c).

Las agallas foliosas generadas sobre las hojas de *Q. resinosa* presentan características morfológicas semejantes a la hoja sobre la que se desarrollan (un pecíolo y una lámina en la que se observa la misma coloración, la venación y la pubescencia normal de hojas no dañadas). Por otro lado, la generación de estas agallas provoca una deformación de la lámina foliar del hospedero, provocando una elevación cónica que culmina con la agalla en su ápice y generando, en la cara opuesta, un embudo con sus márgenes algo redondeados con o sin manchas cloróticas (figs. 1d-e). La cámara de la agalla es una estructura

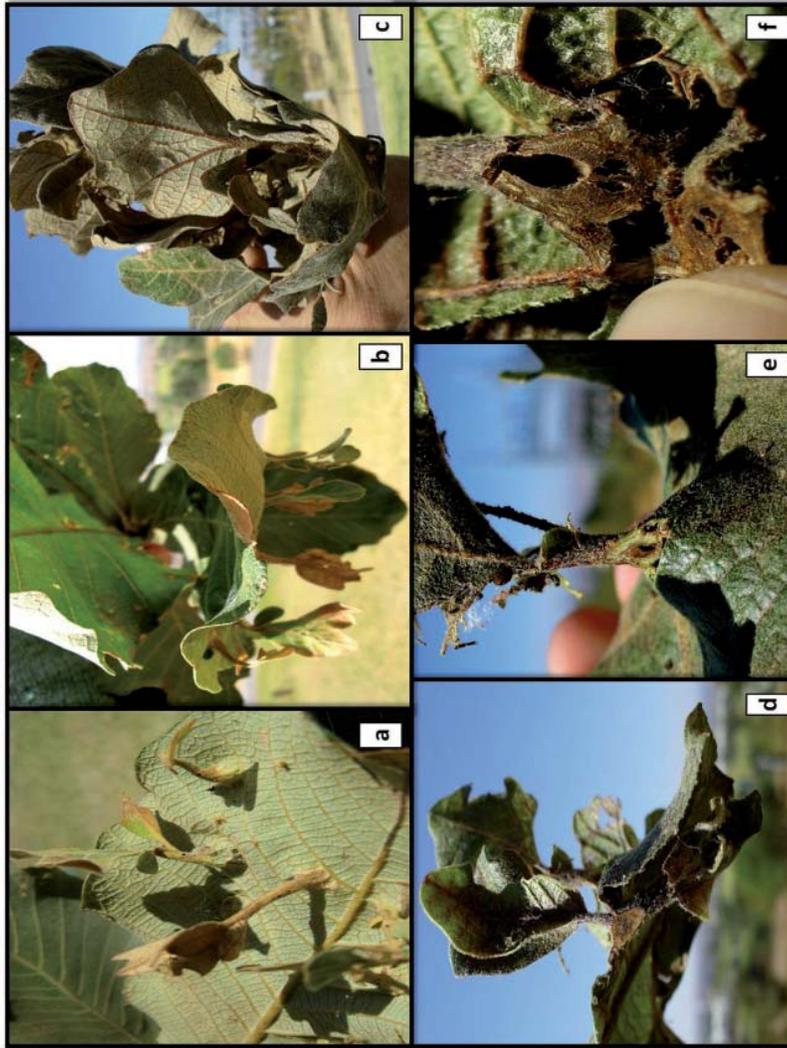


Fig. 1. Agallas foliosas en *Quercus resinosa*: **a)** Zona de infección en venación terciaria en el envés de la hoja; **b-c)** Variación en la cantidad de agallas en el envés foliar, “bosques de agallas”; **d)** Agalla con desarrollo foliar en ambas caras y corte que muestra su conexión a la hoja; **e)** Deformación cónica generada por la agalla y corte longitudinal de su base mostrando la cámara, y **f)** Detalle de la cámara.

engrosada no lignificada (figs. 1f y 2a) que actúa a manera de una “vainita” y como punto de inserción entre agalla y nervios de la hoja (fig. 1a), y de la cual se desarrollan las hojas completas (peciolo y lámina).

El peciolo puede ser corto o alargado, con una longitud promedio de 2.5 cm de largo por 0.5-0.7 cm de ancho, es de color amarillo tomentoso. Por otro lado, las láminas tienen una textura coriácea y una forma que va de lanceolada a irregularmente lobada o cónica, con márgenes regulares a irregulares. Su tamaño varía, de uno hasta 10 cm de largo y de 0.5 hasta 4 cm de ancho. Hay una venación pinnada o basal, amarillenta, evidente en ambas caras, pero más notoria y elevada en el envés. El ápice de la lámina es variable, con base decurrente, redondeada o levemente cordada. Anatómicamente, la lámina presenta un indumento de color pálido formado por tricomas estrellados (fig. 2a) y algunos pelos glandulares que son más densos en el envés. Las agallas presentan estomas abaxiales (fig. 2a) y un contenido de clorofila (17.07 ± 6.09 ICC) y una conductividad estomática (12.03 ± 7.02 m²s/mol) similar a la hoja del encino (22.53 ± 6.35 ICC y 9.19 ± 6.24 m²s/mol, respectivamente).

Finalmente, la parte interna de la cámara se encuentra formada por tejido que al parecer corresponde a colénquima (parénquima y esclerénquima) debido a sus paredes engrosadas (fig. 2c). Alrededor de éste, se encuentra una gran cantidad de parénquima, que presentan cristales en su interior de naturaleza no determinada (fig. 2d).

Distribución espacial de las agallas

A nivel foliar. Se encontró que 72.52% de las agallas se ubican en el envés de la hoja

y 27.48% en el haz. 52% de las mismas se encuentran ubicadas en la vena secundaria, mientras que entre 35% y 13% se encuentran en las venas terciaria y primaria, respectivamente. Además, se encontraron diferencias significativas entre la ubicación y el crecimiento de la agalla ($H=32.60$, $P<0.001$), así como entre la ubicación de la agalla y la supervivencia de las avispas ($H=76.57$, $P<0.05$).

En general, las agallas logran un mayor tamaño (promedio 4.26 ± 1.39 cm y 3.13 ± 0.86 cm) cuando se ubican en la vena secundaria y terciaria, respectivamente, mientras que el menor tamaño (promedio 2.22 ± 0.52 cm) lo alcanzan cuando se ubican en la vena primaria (fig. 3). Este patrón se observa también en la supervivencia de avispas, que es mayor en las ubicadas en la venas secundaria (46%) y terciaria (43%) y menor (18%) cuando se ubican en la vena primaria.

Asimismo, existe una relación significativa entre el tamaño de la agalla y la supervivencia de las avispas (coeficiente de correlación de Spearman=0.297, $p=0.02$). Sin embargo, del total de agallas analizadas ($n=126$), solamente una tercera parte de las avispas sobrevive en ellas (33%), el resto es depredada (29%) o muere en etapas larvales infectadas por hongos (27%) y 11 % por otros factores (fig. 4).

A nivel del individuo. La presencia de agallas difiere significativamente entre categorías dasométricas ($\chi^2=9.67$; $P<0.022$), presentando una mayor abundancia de individuos infectados en las categorías intermedias (fig. 5). Por otro lado, con la prueba de uniformidad de Rayleigh no se obtuvieron diferencias significativas como para apoyar la idea de una distribución

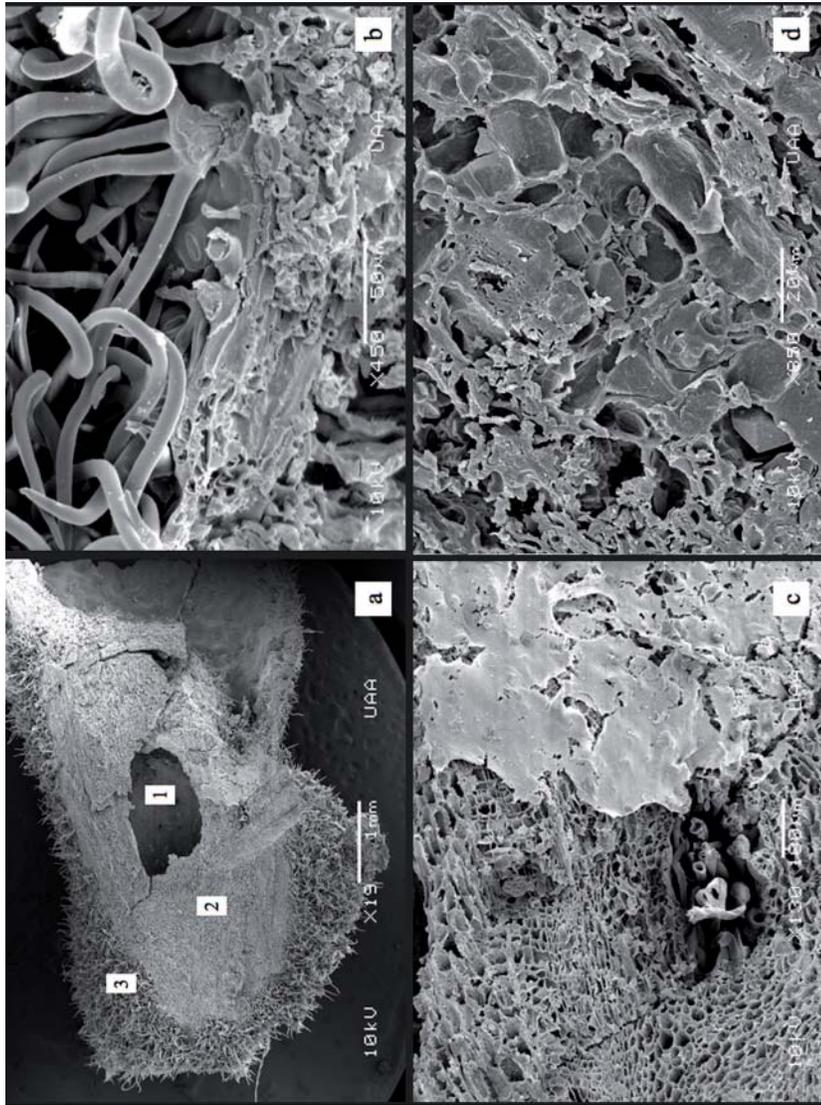


Fig. 2. a) Corte transversal de la agalla: 1) interior de la cámara de maduración, 2) parénquima y esclerénquima, 3) tricomas del tallo. Amplificaciones de cada estructura; **b)** tricomas y estomas en la parte superior derecha; **c)** parénquima y esclerénquima, y **d)** cristales en el parénquima.

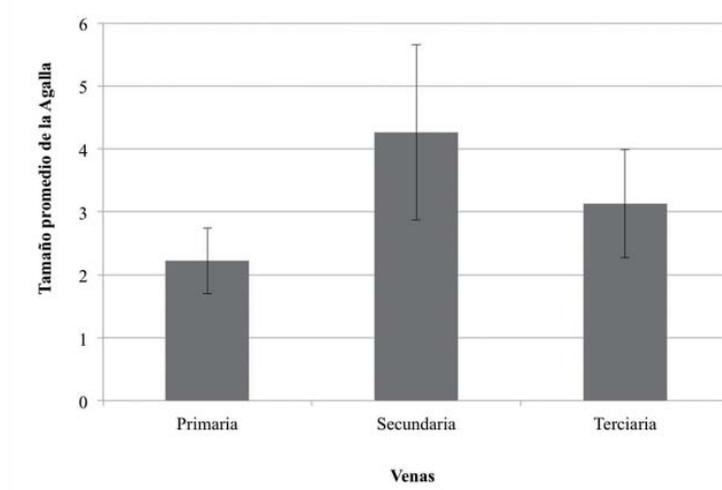


Fig. 3. Relación entre la ubicación de la agalla en la hoja y el tamaño promedio de la agalla. Las líneas representan la desviación estándar.

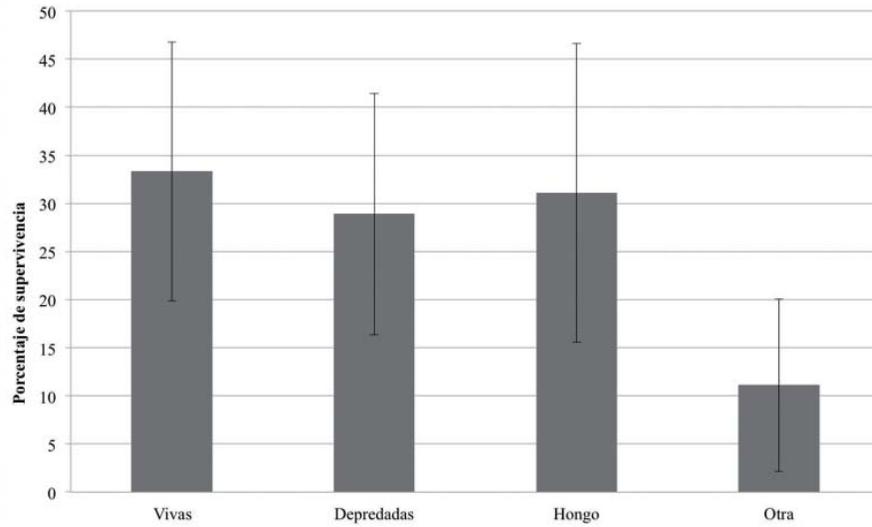


Fig. 4. Porcentaje de supervivencia y causas de mortalidad de avispas. Las líneas representan la desviación estándar.

sesgada hacia alguna zona cardinal del árbol ($p=0.063$).

A nivel de la población. Las poblaciones difieren en el nivel de infestación por agallas entre sitios ($\chi^2=14.78$; $P<0.001$). Las poblaciones de Cuesta La Gloria y Peñón Blanco presentan un porcentaje menor a 15% de árboles infectados, mientras que en El Ocote y El Terrero el porcentaje es mayor a 40%. En el *cluster* se muestra la magnitud de los valores de distancias calculados que reflejan una alta afinidad entre los sitios El Terreno y El Ocote, siendo ambas poblaciones significativamente diferentes de Cuesta La Gloria y Peñón Blanco ($F=11.60$ $p<0.001$), lo que indica diferencias geográficas y climáticas destacadas entre ambos grupos (fig. 6). Por otra parte, el análisis espacial realizado en El Ocote mostró diferencias significativas en la abundancia de agallas entre zonas del perfil altimétrico ($H=71.58$; $P<0.001$), siendo más abundantes la zona alta y media alta con un promedio de 71.19 ± 33.68 y 64.19 ± 22.76 de agallas, respectivamente.

DISCUSIÓN

La estructura gallícola foliosa descrita en este estudio, es un ejemplo más de la gran diversidad de tipos y formas de agallas que existen. Este tipo es específico de *Quercus resinosa*, al no encontrarse en ninguna de las otras 18 especies de encinos de Aguascalientes. Biológicamente es interesante por la estructura anatómica y morfológica parecida al de una hoja. En la literatura existen agallas con formas morfológicas que van desde simples pelotas a estructuras muy complejas (Nieves-Aldrey, 2001; Ronquist y Liljeblad, 2001; Stone y Schönrogge, 2003; Russo, 2007), sin embargo, estructuras foliosas son raras y poco estudiadas. Por ejemplo, Russo

(2007) reporta una agalla en forma de hoja, de la cual sólo proporciona información de su tamaño (5 mm de altura por 4 mm de ancho), color y forma anatómica.

La evolución de las agallas es compleja y se apoya en diversas hipótesis funcionales. En este trabajo, se propone que el origen del microhábitat folioso creado por las avispas Cynipideas es con una finalidad de nutrición, aspecto que ha sido reportado anteriormente en los trabajos de Price *et al.* (1987); Nyman y Julkunen-Titto (2000), Lebel *et al.* (2008) y Marini-Filho y Fernandes (2012). En este momento se desconoce si existe una relación mutualista entre las especies (Price *et al.*, 1987), y/o si la mayor superficie fotosintética generada por la agalla proporciona algún beneficio al hospedero, como para apoyar esta hipótesis. No obstante, se descarta la hipótesis de actuar como mecanismo de defensa para la planta (Hartley, 1998; Foss y Rieske, 2004), al ser infectada por muérdago y otras especies gallícolas.

Asimismo se omite la hipótesis de que la agalla funcione como protección en contra de enemigos naturales (Stone y Schönrogge, 2003; Craig *et al.*, 2007; Craig y Itami, 2010) al presentar una baja supervivencia de avispas. La ubicación espacial que presentan las agallas dentro de los sitios y dentro del hospedero, sugiere que tampoco es contra las condiciones ambientales adversas (Stone y Schönrogge, 2003). No obstante, esta hipótesis no se descarta totalmente, ya que Lebel *et al.* (2008) sugiere que la preferencia de oviposición en la parte inferior de las hojas, reduce el estrés climático derivado de la radiación solar directa, lo que incrementa la abundancia de agallas en el envés de las hojas, patrón similar al encontrado en este estudio. Finalmente, el mayor crecimiento

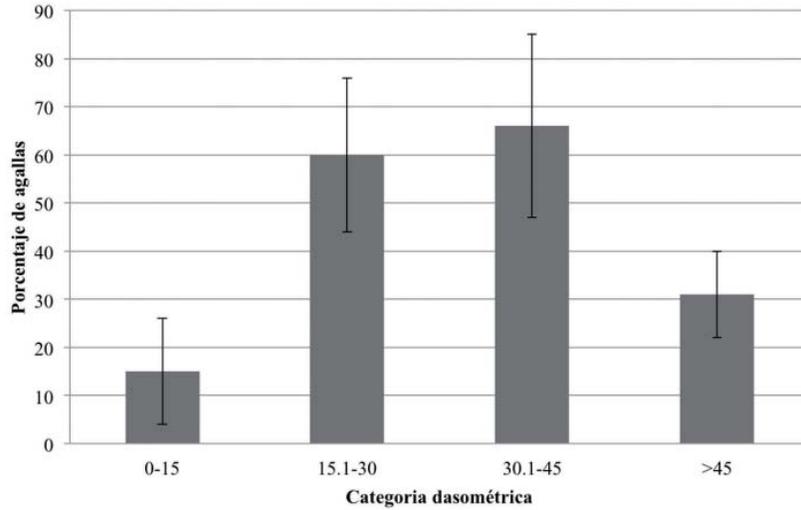


Fig. 5. Porcentaje de agallas por categoría dasométrica de El Ocote, Aguascalientes. Las líneas representan la desviación estándar.

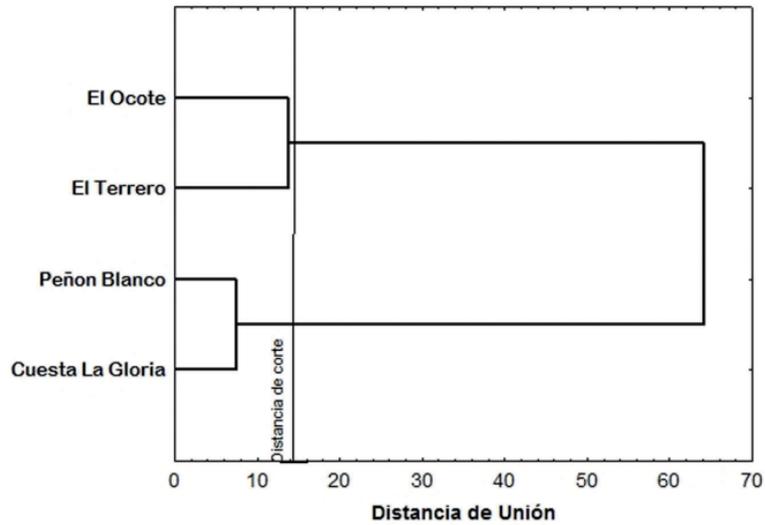


Fig. 6. Distancia de asociación entre grupos del área de estudio formados a partir de atributos geográficos y climáticos. La distancia de corte determina la significancia entre los grupos.

de las agallas y la supervivencia de avispas en venas secundarias y terciarias apoya la hipótesis de nutrición. Esta preferencia del insecto inductor de agallas se relaciona con la selección de elementos del floema y xilema localizados en las venas, que permiten el desarrollo, la supervivencia y reproducción del parásito (Nyman y Julkunen-Titto, 2000; Stone y Schönrogge, 2003, Lebel *et al.*, 2008; Marini-Filho y Fernandes, 2012).

Se ha reportado que al ovipositar, las avispas inyectan secreciones con altos contenidos de auxinas o citocininas (Stone y Schönrogge, 2003; Raman, 2007), que inducen la acción de proteínas patogenéticas relacionadas con el crecimiento hipertrófico que forma la agalla en la planta (Cornell, 1983; Walling, 2000; Inbar *et al.*, 2003). Se desconoce el mecanismo bioquímico por el cual se crea la estructura foliosa después que la avispa oviposita en el tejido meristemático. No obstante se sabe, que la estructura foliosa es fisiológica (*e.g.* axila, nervaduras, peciolo) y anatómicamente (*e.g.* estomas y tricomas) similar a una hoja, incluso en los niveles de clorofila y la conductancia estomática, lo que indicaría una función fotosintética. Se ha reportado que diversos tipos de agallas contienen clorofila y la capacidad de realizar fotosíntesis (Huang *et al.*, 2011; Haiden *et al.*, 2012), con capacidad similar a la hoja hospedera (Fernandes *et al.*, 2010). En este estudio no se descarta que la agalla presente una capacidad fotosintética similar a la hoja, sin embargo sería necesario realizar estudios de las reacciones bioquímicas asociadas a la fotosíntesis, para confirmar esta hipótesis y evaluar además, los efectos en la relación fuente-sumidero entre la agalla y la planta hospedero.

Fernández y Price (1992) y Aoyama *et al.* (2012) sugieren que la selección de sitios de oviposición de la avispa es fundamental para la supervivencia y desarrollo de la larva en la agalla. En nuestro estudio, la supervivencia de la avispa resultó menor al 35%, es decir, baja, comparada con otros insectos productores de agallas, la cual puede llegar a ser superior al 50% (Fernández y Price, 1992; Almeida *et al.*, 2006). En este caso, la mortalidad inducida por patógenos (hongos desconocidos) u otros insectos tales como micro-dípteros y micro-himenópteros fue alta al compararla con lo señalado por Almeida *et al.* (2006). Se sugiere a futuro, analizar la composición química de la agalla foliosa en busca de taninos y fenoles, dado que Cornell (1983) y Taper y Case (1987) mencionan que altos niveles de estos compuestos reducen los riesgos de infección por hongos y enemigos naturales.

Un factor que influye en la densidad de insectos fitófagos, es el grado de complejidad de la arquitectura de la planta hospedera, por ejemplo la combinación de altura, cobertura, número de ramas y hojas o volumen de la planta (Collevatti y Sperber, 1997; Vrcibradic *et al.*, 2000; Ishihara *et al.*, 2011). En nuestro estudio, no se encontraron diferencias en la abundancia ni supervivencia a nivel de tamaño de hojas. Sin embargo, se obtuvieron diferencias significativas con respecto al tamaño de la planta. Vrcibradic *et al.* (2000) e Ishihara *et al.* (2011) sugieren que la abundancia de agallas se incrementa con el tamaño del árbol, esto coincide con la idea, de que grandes hospederos presentan una mayor densidad de insectos fitófagos, como resultado del efecto de “área per se”.

La distribución de agallas está regulada por diversos factores geográficos (*i.e.* orienta-

ción cardinal, altitud, latitud) y climáticos (*i.e.* precipitación y temperatura). A nivel del individuo, la oviposición preferencial por una dirección geográfica, puede favorecer la abundancia, desarrollo y supervivencia de la especie gallícola (Zargarán *et al.*, 2011). En nuestro estudio, no se encontró una distribución sesgada hacia alguna zona cardinal del árbol, esto sugiere que no existe una oviposición preferencial de la avispa hacia una distribución geográfica en particular. No obstante a nivel de población, la distribución de agallas varía en el gradiente altitudinal y entre sitios. Diversos autores han reportado que la distribución de agallas depende del clima (Fernandes y Price, 1992; Dalbem y Mendonça, 2006) y factores como la altitud y latitud (Fernandes y Price, 1988; Price *et al.*, 1998; Hosseinzadeh, 2012). La baja infección de individuos y abundancia de agallas foliosas en altitudes superiores a los 2200 m.s.n.m. y latitud de 22°, así como áreas con precipitación promedio anual diferente (datos de CNA de Aguascalientes), respaldan esta hipótesis. Sin embargo, es necesario analizar con más profundidad los factores climáticos y ecológicos que regulan la abundancia y distribución de la especie para tener mayor certeza al respecto.

Los resultados presentados en este trabajo son un aporte valioso al conocimiento de las agallas en México, particularmente de un microhábitat que brinda preguntas biológicas y químicas muy interesantes que deben resolverse en estudios futuros.

CONCLUSIÓN

La morfología de la agalla descrita en este trabajo, parecida a una hoja joven, la hace única entre la variedad de formas que se han descrito hasta ahora. Como cualquier otra

agalla, constituye la fuente de alimentación de la avispa que la genera, pero a diferencia de las demás, ésta tiene todas las características funcionales de una hoja. A pesar de ser un refugio para el insecto, existe una alta mortandad entre los individuos de la especie. La presencia de agallas foliosas en la zona de estudio, está restringida a una sola especie de encino, *Quercus resinosa*. Los resultados de esta investigación, indican que existe una preferencia de oviposición dentro de la hoja dirigida a evitar estrés microclimático y obtener mayores nutrientes. Finalmente, se encontró que la abundancia y la distribución de las agallas se encuentran relacionadas al tamaño de los árboles dentro de la población, y a factores orográficos como la altitud y el clima a nivel regional.

AGRADECIMIENTOS

A Araceli Adabache Ortiz por la toma de las fotografías al microscopio electrónico de barrido y a Crystian Sadiel por sus comentarios que mejoraron sustancialmente este trabajo. A la UNSIJ por el apoyo y financiamiento al proyecto 2-EA-0708.

LITERATURA CITADA

- Abrahamson, W.G.; M.D. Hunter, W. Melika, y P.W. Price, 2003. "Cynipid gall-wasp communities correlate with oak chemistry". *Journal of Chemical Ecology*, **29**: 209-223.
- Almeida, F.V.M.; J.C. Santos, F.A.O. Silveira, y G.W. Fernandes, 2006. "Distribution and frequency of galls induced by *Anisodiplosis waltheriae*-Maia (Diptera: Cecidomyiidae) on the invasive plant *Waltheria indica* L.

- (Sterculiaceae)". *Neotropical Entomology*, **35**: 435-439.
- Aoyama, T.; S.I. Akimoto, y E. Hasegawa, 2012. "Gall distribution as a compromise between the optimal gall-site selection and the synchrony to host-plant phenology in the aphid *Kaltenbachiella japonica*". *Arthropod Plant Interactions*, **6**: 461-469.
- Burks, B.D., 1979. "Superfamily Cynipoidea". Krombein, K.V.; P.D. Hurd, D.R. Smith, y B.D. Burks (eds). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. 1. Symphyta and Apocrita (Parasitica). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 1045-1107.
- Collevatti, R.G., y C.F. Sperber, 1997. "The gall marker *Neopelmabaccharidis* (Homoptera: Psyllidae) on *Baccharis dracunculifolia* DC. (Asteraceae): individual, local, and regional patterns". *Annals of the Entomological Society of Brazil*, **26**: 45-53.
- Cornell, H.V., 1983. "The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by the Cynipinae (Hymenoptera): why and how?" *American Midland Naturalist*, **110**: 225-234.
- Craig, T.P.; J.K. Itami, y P.W. Price, 1989. "A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly". *Ecology*, **70**: 1691-1699.
- Craig, T.P.; J.K. Itami, y J.D. Horner, 2007. "Geographic variation in the evolution and coevolution of a tritrophic interaction". *Evolution*, **61**: 1137-1152.
- Craig, T.P., y J.K. Itami, 2010. "Divergence of Eurostasolidaginis response to host plant variation and natural enemies". *Evolution*, Published online. [cited 2012 October]. Available from <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1558-5646.2010.01167.x/full>.
- Dalbem, R.V., y M.S. Mendonça JR., 2006. "Diversity of Galling Arthropods and Host Plants in a Subtropical Forest of Porto Alegre, Southern Brazil". *Neotropical Entomology*, **35**: 616-624.
- De la Cerda, M., 1999. *Encinos de Aguascalientes*. 2da. ed. Universidad Autónoma de Aguascalientes. Aguascalientes, México. 84 pp.
- Fernandes, G.W., y P.W. Price, 1988. Biogeographical gradients in galling species richness: test of hypotheses. *Oecologia*, **76**: 161-167.
- , 1992. "The adaptive significance of insect gall distribution: Survivorship of species in xeric and mesic habitats". *Oecologia*, **90**: 14-20.
- Fernandes, G.W., M.S. Coelho, y U. Lüttge, 2010. "Photosynthetic efficiency of *Clusia arrudae* leaf tissue with and without *Cecidomyiidae* galls". *Brazilian Journal of Biology*, **70**: 723-728.
- Foss, L.K., y L.K. Rieske, 2004. "Stem galls affect oak foliage with potential consequences for herbivory". *Ecological Entomology*, **29**: 273-280.
- Germinara, G.S.; A. De Cristofaro, y G. Rotundo, 2011. "Chemical cues for host location by the chestnut gall wasp

- Dryocos muskuriphilus*". *Journal of Chemistry Ecology*, **37**: 49-56.
- González-Rivera, R., 1993. "La diversidad de encinos mexicanos". *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **44**: 125-142.
- Haiden, S.A.; J.H. Hoffmann, y M.D. Cramer, 2012. "Benefits of photosynthesis for insects in galls". *Oecologia*, cited 2012 october, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22622876>.
- Hartley, S.E., 1998. "The chemical composition of plant galls: are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former?" *Oecologia*, **133**: 492-501.
- Hosseinzadeh, A., 2012. "Species richness and true diversity of cynipid gallwasp community in oakforests of West-Azerbaijan Province (Iran)". *African Journal of Biotechnology*, **11**: 8912-8919.
- Huang, M.Y.; K.H. Lin, M.M. Yang, H.M. Chou, C.M. Yang, y Y.T. Chang, 2011. "Chlorophyll fluorescence, spectral properties, and pigment composition of gallson leaves of *Machilus thunbergii*". *International Journal of Plant Sciences*, **172**: 323-329.
- Inbar, M.; R. Mayer, y H. Doostdar, 2003. "Induced activity of pathogenesis related (PR) proteins in aphid galls". *Symbiosis*, **34**: 293-300.
- Ishihara, M.I.; M. Yamasaki, y J. Yoshikawa, 2011. "Spatial distribution and abundance of budgalls caused by eriophyoid mites among host trees *Carpinus tschonoskii*". *Journal of Applied Entomology*, **131**: 585-587.
- Kovack, W.L., 1994. "Oriana for Windows". Versión 1.03. Kovack Computing Services. Wales, UK.
- Lebel, P. S.; C.L. Da Silva, y J.C. Cortez, 2008. "Galling insect distribution on *Psychotria barbiflora* (Rubiaceae) in a fragment of atlantic forest". *Ecotropicos*, **21**: 46-53.
- Ludwing, J.A., y J.F. Reynolds, 1988. *Statistical Ecology: A Primer on methods and computing*. John Wiley & Sons. 337 pp.
- Miller III, D.G.; C.T. Ivey, y J.D. Shedd, 2009. "Support for the microenvironment hypothesis for adaptive value of gall induction in the California gallwasp, *Andricus quercus-californicus*". *Entomología Experimentalis et Applicata*, **132**: 126-133.
- Mani, M.S., 1964. *Ecology of Plant Galls*. Junk, The Hague, 434 pp.
- Marini-Filho, O.J., y G.W. Fernandes, 2012. "Stemgalls drain nutrients and decrease shoot performance in *Dipluso donorbicularis* (Lythraceae)". *Arthropod-Plant Interactions*, **6**: 121-128.
- Nieves-Aldrey, J.L., 2001. "Hymenoptera, Cynipidae". *Fauna Ibérica*, vol. 16. Ramos, M.A.; J.T. Alba, X.R. Bellés, J.N. Gosálbez, A.S. Guerra, E.M. Macpherson, F.P. Martín, J.P. Serrano, y J.G. Templado. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias. CSIC. Madrid. 636 pp.

- Nyman, T., y R. Julkunen-Titto, 2000. "Manipulation of the phenolic chemistry of willows by gall-inducing sawflies". *Proceedings of the National Academy of Science*, **97**: 13184-13187.
- Nixon, K.C., 1998. "El género *Quercus* en México". T.P.Ramamoorthy; R.Bye, A. Lot, y J. Fa (Eds.). *Diversidad biológica de México*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp. 435-447.
- Price, P.W., G.W. Fernandes, y G.L. Waring, 1987. "Adaptative nature of insects galls". *Environmental Entomology*, **16**: 15-24.
- Price, P.W.; G.W. Fernandes, A.C.F. Lara, J. Brawn, H. Barrios, M.G. Wright, S.P. Ribeiro, y N. Rotheliff, 1998. "Global patterns in local number of insect galling species". *Journal of Biogeography*, **25**: 581-591.
- Price, P.W., 2005. "Adaptive radiation of gall-inducing insects". *Basic and Applied Ecology*, **6**: 413-421.
- Raman, A., 2007. "Insect-induced plant galls of India: unresolved questions". *Current Science*, **92**: 748-757.
- Redfern, M., y P. Shirley, 2002. "British plant galls: identification of galls on plants and fungi". *Field Studies*, **10**: 207-531.
- Rzedowski, J., 1978. *Vegetación de México*. Edit. Limusa, S. A., México. 432 pp.
- Ronquist, F., y J. Liljeblad, 2001. "Evolution of the gall wasp-host plant association". *International Journal of Organic Evolution*, **55**: 2503-2522.
- Russo, R., 2007. *Field Guide to Plant galls of California and other Western States*. The University of California Press. 400 pp.
- SAS Intitute, 1997. "JMP Statistical Software Package", version 4 ed., SAS Institute Inc: Cary, NC.
- Stone, G.N., y K. Schönrogge, 2003. "The adaptative significance of insect gall morphology". *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 512-522.
- Taper, M.L., y T.J. Case, 1987. "Interactions between oak tannins and parasite community structure: unexpected benefits of tannins to cynipid gall-wasps". *Oecologia*, **71**: 254-261.
- Vrcibradic, D.; C.F.D. Rocha y R.F. Monteiro, 2000. "Patterns of gall-forming in *Ossaea confertiflora* (Melastomataceae) by *Lopesia brasiliensis* (Diptera: Cecidomyiidae) in an area of Atlantic rainforest in Southeastern Brazil". *Revista Brasileira de Biologia*, **60**: 159-166.
- Walling, L.L., 2000. "The myriad plant responses to herbivores". *Journal of Plant Growth Regulators*, **19**: 195-216.
- Weiss, A.K., 2000. "Illustrated Guide to the Plant Galls of the Roemer Arboretum. SUNY Geneseo". *Journal of Science and Mathematics*, **1**: 16-32.

Zargarán, M.R.; M.H.Safaralizadeh, A.A. Pourmirza, y O. Valizadegan, 2011. "Effect of cardinal direction on gall-morphology and parasitization of the gallwasp, *Cynips quercusfolii*". *Journal of Insect Science*, **11**: 169. available online: insectscience.org/11.169.

Recibido: 22 noviembre 2011. Aceptado: 21 febrero 2013.