

Insectos que inducen la formación de agallas en las plantas: una fascinante interacción ecológica y evolutiva *

José Luis NIEVES-ALDREY

* Texto de la conferencia pronunciada el 20 de octubre de 1998 en el Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.

Dpto. Biodiversidad y Biología Evolutiva. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC).
C/.José Gutiérrez Abascal, 2; 28006 Madrid (España).

Introducción

A lo largo de la historia de la vida las plantas y los insectos han evolucionado estrechamente, y entre estos dos tipos de organismos existen múltiples relaciones de todo tipo: tróficas, reproductoras, protectoras, etc. pero, pocas como las agallas vegetales representan una interacción tan elaborada y compleja desde el punto de vista evolutivo.

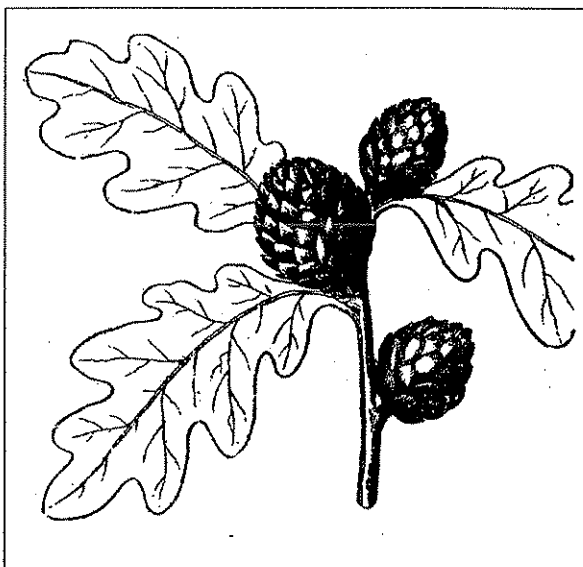
Si hablamos de agallas vegetales, la gente corriente o el observador aficionado de la naturaleza en España, probablemente asociará el término con la imagen de las típicas y vistosas agallas de los robles producidas por el cinípido *Andricus quercustozae* (Bosc) tan frecuentes en muchas zonas de nuestro país, especialmente en el centro y el sur donde son bien conocidas en el medio rural con el apelativo de "bogallas". Muchos las confundirán con frutos u otros órganos de las plantas y pocos podrán siquiera imaginar la extraordinaria variedad, diversidad y complejidad tanto de sus estructuras como de las comunidades de insectos que sustentan (Nieves-Aldrey, 1983).

Las agallas o cecidias pueden ser definidas como "estructuras anormales de partes de los tejidos u órganos de las plantas que se desarrollan por la reacción específica a la presencia o actividad de un organismo inductor" (planta o animal, frecuentemente un insecto) (Meyer, 1987; Shorthouse y Rohlfritsch, 1992). Bajo la acción, ya sea nutricia, o bien de puesta del agente cecidógeno, se produce una reacción de la planta que incluye básicamente el desarrollo anormal o patológico de sus células, tejidos u órganos. El organismo inductor utiliza la estructura como un medio de procurarse nutrición especializada y cobijo frente al medio ambiente y enemigos naturales. Aunque en la naturaleza existen gran variedad de estructuras anormales de las plantas que son producidas por diversos animales y plantas, para ser consideradas agallas, deben ser producidas activamente por las plantas como resultado de una actividad anormal de crecimiento. El carácter fundamental de una agalla, que lo distingue de otras numerosas anomalías que usualmente presentan las plantas, es que la reacción de la planta ante el ataque del organismo extraño incluye sin excepción fenómenos de hipertrofia (crecimiento anormal de las células) e hiperplasia (multiplicación anormal de las células), asociados al proceso de crecimiento anormal. Entre los insectos fitófagos los más cercanos al modo de vida galicícola son los insectos minadores de las hojas y los taladradores o barrenadores de tallos y madera, pero a diferencia de los insectos galicícolas se ven obligados a moverse a través de los tejidos

de la planta para alimentarse activamente y su presencia no es causa de deformaciones tumorales. Los enrollamientos de las hojas producidos por algunos insectos como los lepidópteros tortricidos pudieran confundirse con agallas ya que proporcionan a la larva cobijo y nutrición. Sin embargo dichas estructuras, a diferencia de las verdaderas agallas, no son el resultado de una actividad anormal de crecimiento de la planta inducida por el insecto.

Las agallas vegetales han llamado la atención de los observadores y estudiosos del medio natural desde tiempos antiguos que se han preguntado sobre su origen; por otra parte, las agallas han sido utilizadas por el hombre para diversos fines a lo largo de la historia. El uso de ciertas agallas con fines médicos y curativos está documentado desde la antigüedad grecorromana por autores como Hipócrates, Plinio y Teofrasto que aludieron a sus usos farmacológicos en el tratamiento de diarreas, inflamaciones bucales y hemorroides (Fernandes y Martins, 1985; Csóka, 1997). Se han encontrado restos de agallas, atribuibles al cinípido *Andricus kollari* (Htg), probablemente a la venta para uso médico, entre los productos expuestos en un mercado de la ciudad de Herculano sepultada por la erupción del Vesubio en el año 79 de nuestra Era (Larew, 1987). Otras agallas de cinípidos de la cuenca mediterránea, como las producidas por *Andricus gallaetinctoriae* (Mayr) (agalla de Alepo), especie extendida en gran parte del mediterráneo oriental, fueron utilizadas desde la antigüedad como curtientes de pieles y en la fabricación de tinta de alta calidad y tintes para el pelo y la ropa, gracias a su alto contenido en ácidos tánicos, aprovechamiento comercial que fue especialmente intenso a lo largo del siglo XVII en especial en la industria del cuero. Otros usos de las agallas entran en el campo de la etnobotánica, como su utilización en el adorno corporal, tatuajes o fabricación de collares, por ciertas tribus de África Oriental y Amazonía. Por último, se puede mencionar también el uso de algunas agallas en la alimentación humana como es el caso de las jugosas cecidias producidas por un cinípido en *Salvia pomifera* L. que han sido consumidas eventualmente en la isla de Creta.

El primer científico que descubrió la relación de causa-efecto entre un insecto y su agalla fue el italiano Malpighi en el siglo XVII. Posteriormente, Beijerinck a finales del siglo pasado fue el primero en asociar el proceso de formación de una agalla como resultado de la actividad de la larva dentro de la agalla. Este descubrimiento coincide en el tiempo con



el posterior auge y rápido desarrollo de la ciencia de la Cecidología (Folliot, 1964). Se inicia el inventario de las zoocecidias del globo con los trabajos monumentales de Houard (1908, 1909, 1913, 1922-1923, 1933, 1940) mucho más tarde continuados por Buhr (1964). Además de las citadas, obras de referencia básicas en el estudio de las agallas vegetales son las de Felt (1940), Mani (1964), Docters van Leeuwen (1982), Ananthakrishnan (1984), Meyer (1987), Redfern y Askew (1992) y Shorthouse y Rohlfritsch (1992).

La Cecidología o ciencia que se ocupa del estudio de las agallas de las plantas o cecidias es de ámbito interdisciplinar como pocas en el campo de las ciencias naturales, ya que la comprensión de la íntima relación entre el ser vivo que induce la agalla y la planta hospedadora lleva consigo estudios de tipo muy distinto, morfología y estructura, etiología, citología, fisiología, bioquímica y patología; estudio de ciclos de vida de los agentes inductores, comportamiento, especificidad frente al hospedador, fisiología de la nutrición, naturaleza, significado y evolución de la interacción planta-organismo inductor o el estudio de las relaciones tróficas de las complejas comunidades asociadas a las agallas (Mani, 1992).

Plenamente clasificables dentro del concepto de agallas o cecidias, encontramos en la naturaleza una amplia variedad de formaciones vegetales diferenciadas enormemente en cuanto a su estructura y complejidad, y producidas por organismos también muy diferentes. Se conocen más de 15000 especies de organismos capaces de inducir la formación de agallas entre los que se cuentan virus, bacterias, algas, hongos, protozoos, rotíferos, gusanos nematodos, ácaros e insectos (Felt, 1940). Refiriéndonos al caso más notorio, al de las agallas producidas por insectos, su diversidad pone de manifiesto que esta asociación particular ha surgido independientemente en este grupo muchas veces y de formas muy diversas (Roskam, 1992). Abundan las diferencias entre los distintos grupos de insectos gallicolas. Estas diferencias incluyen los mecanismos de inducción de las agallas, efectos sobre los hospedadores, métodos de alimentación y diferentes ciclos de vida. Lo que es de particular interés en este proceso, es la capacidad, desarrollada independientemente en muchos taxones, de reproducir los procesos de crecimiento de la planta hospedadora, orientándolos para proporcionar cobijo y nutrición adecuadas para el insecto gallicola.

Las estructuras botánicas, atribuidas a agallas de insectos, más antiguas que se conocen datan del Cretácico, encontradas en la lauracea *Sassafras potomacensis* Berry en Maryland (EEUU) (Larew, 1986). Uno de los primeros grupos de insectos en desarrollar la vía cecidógena, ya a finales del Cretácico, fueron algunos himenópteros *Symphyta* (tentredínidos gallicolas), mientras que, al parecer, el resto de los insectos cecidógenos, adquirieron esta cualidad y la desarrollaron a lo largo del Terciario, periodo en el que se presume ocurrió la estabilización y diversificación de las angiospermas. De esta época geológica datan algunos restos fósiles encontrados en España, en estratos del Mioceno Superior de la Cerdaña (Lérida), de hojas de distintas familias botánicas que presentan impresiones bidimensionales atribuidas a la acción de diversos ácaros e insectos gallicolas (Diéguez *et al*, 1996).

Clasificación de las agallas y organismos cecidógenos

CECIDOFTOS (FITOCECIDIAS)

- Virus
- Bacterias
- Hongos

CECIDOZOOS (ZOOCECIDIAS)

- Rotíferos
- Nematodos
- Artrópodos
 - Ácaros (Eriophyoidea)
 - Insectos

Insectos

Se conocen unas 13000 especies de insectos cecidógenos (Buhr, 1964). Un 98% están asociados a angiospermas. Los insectos gallicolas se agrupan en realidad en dos grandes grupos uno que comprende los insectos picadores (tisanópteros, hemípteros y sobre todo homópteros) y otro, los representantes de los órdenes superiores de insectos (coleópteros, lepidópteros y sobre todo dípteros e himenópteros). Para los primeros, la formación de una agalla está esencialmente en relación con la alimentación; para los insectos del otro conjunto, la agalla es consecutiva a la puesta y al desarrollo de las larvas.

1/ Gallicolas por picadura alimenticia

- Orden Thysanoptera
- Orden Hemiptera: Familia. Tingidae
- Orden Homoptera: Familias Cercopidae, Cicadellidae, Psyllidae, Aphididae, Eriosomatidae, Adelgidae, Phylloxeridae, Coccidae, Kermidae, Asterolecaniidae, Diaspididae y Eriococcidae.

2/ Gallicolas en relación a la puesta

- Orden Lepidoptera. Familias Tortricidae y Gelechiidae
- Orden Coleoptera. Familia Apionidae
- Orden Diptera. Familias Cecidomyiidae, Tephritidae y Chloropidae
- Orden Hymenoptera: Familias Tenthredinidae, Agaonidae, Pteromalidae, Eurytomidae y Cynipidae.

Aunque se conocen algunos insectos que inducen agallas en plantas criptógamas, la inmensa mayoría de los insectos gallicolas están asociados con plantas con flores. Un

pequeño porcentaje forma agallas en gimnospermas, mientras que el grueso del total (más del 95%) inducen agallas en angiospermas, especialmente en dicotiledóneas (Dreger-Jauffret y Short-house, 1992). Felt (1940) puso de manifiesto las diferencias biogeográficas en cuanto a la composición de las faunas gallicolas y plantas hospedadoras en diferentes partes del globo. En la región paleártica los grupos gallicolas de cecidómidos, tentredínidos y cinípidos son predominantes en plantas de los órdenes Fagales, Salicales, Asterales y Fabales; los cecidómidos predominan en amplias zonas de América central y del Sur, África y Asia sobre todo en plantas de la familia de las leguminosas. Las agallas de cóccidos son especialmente abundantes en plantas mirtáceas de Australia y Nueva Zelanda, mientras que en la India y otras regiones de Asia predominan las agallas de tisanópteros y psílidos.

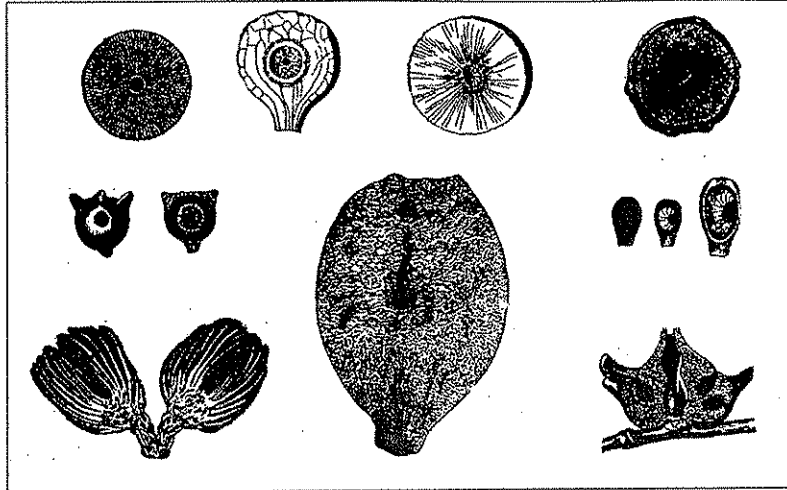
Un rasgo característico de los insectos gallicolas es su especificidad frente al género o especie de planta hospedante y la parte atacada de la planta, de modo que una determinada especie gallicola está asociada únicamente con una especie o grupo relacionado de especies botánicas e induce sus agallas de manera constante y exclusiva sobre un único órgano de la planta. Cualquier órgano y sus partes de la planta es susceptible a la acción del insecto incluyendo raíces, tallos, yemas, hojas, flores y frutos. La información existente de la fauna gallicola mundial, en cuanto a las preferencias de los distintos grupos en relación a los órganos afectados de las plantas, ha sido recopilada por Mani (1964); este autor encuentra un predominio general de las agallas foliares en todos los grupos inductores de agallas, con matices como la preferencia por las raíces de los nemátodos o de los tallos y yemas por los lepidópteros.

Agallas de ácaros

Entre los no insectos, son particularmente importantes las cecidias ocasionadas por ciertos ácaros. La gran mayoría de los ácaros gallicolas pertenecen a la familia Eriophyidae conociéndose unas 500 especies que forman agallas en plantas muy diversas, pero principalmente de la familia de las salicáceas, fagáceas, rosáceas y aceráceas. Las agallas son muy variadas predominando las poco complejas en forma de pústula en las hojas. Muchas consisten en simples invaginaciones del envés foliar densamente tapizadas de pelos denominadas erinosis.

El ciclo de vida típico comienza con un huevo al que sigue una fase de larva (similar al adulto) con varios estadios, y estados ninfales (cada uno con órganos sexuales más desarrollados) que culminan en el adulto. Con frecuencia los machos son raros y la partenogénesis es común. Todos los estadios ocurren en la agalla; a veces los adultos pasan el invierno en grietas u ocultos en las plantas.

Ejemplos representativos de nuestra fauna de ácaros gallicolas son *Eriophyes ulmicola* Nal. que induce agallas en las hojas del olmo común, *E. populi* (Nal.) que produce voluminosas agallas en los tallos de los chopos, *E. inangulis* (Nal.) que induce agallas en el nervio medio de las hojas del aliso, *Phytoptus tiliae* Pagenst. en las hojas del tilo, *E. ilicis* (Can.) que produce típicas erinosis en el envés de las hojas de la encina, *Artacris macrorhynchus* (Nal.) en las hojas de



Acer pseudoplatanus L. o *E. macrochelus* Nal. en las de *Acer campestre* L.

Mención especial merecen las agallas de gran tamaño producidas en los sauces llorones denominadas "escobas de brujas". Estas agallas espectaculares y muy abundantes en los parques y jardines, se producen a comienzos de primavera por deformaciones de los amentos, cuyas flores se transforman en una multitud de pequeñas hojas. Estas malformaciones albergan innumerables ácaros eriófidos de especies diferentes, habiéndose demostrado que encierran también partículas víricas cuyo papel en la formación de las agallas no está aún establecido con certeza.

Agallas de insectos

En el orden Thysanoptera se conocen unas 300 especies gallicolas distribuidas casi exclusivamente en los trópicos, en las regiones biogeográficas Oriental y Australiana. Las especies botánicas afectadas pertenecen fundamentalmente a los géneros *Ficus*, *Piper*, *Acacia* etc. Las agallas son colectivas, generalmente poco diferenciadas, en forma de bolsa, y se desarrollan como consecuencia del efecto acumulador de una población al alimentarse. Apenas existen representantes en la fauna europea; se puede mencionar a *Thaeniothrips firmus* Uzel que produce deformaciones en las hojas de *Vicia cracca* L.

Los órdenes Hemiptera y especialmente Homoptera comprenden numerosos grupos gallicolas. Las familias mejor representadas en nuestra fauna son Psyllidae, Eriosomatidae, Adelgidae y Phylloxeridae. Los psílidos, con una diversidad estimada en unas 350 especies gallicolas es un grupo eminentemente tropical y subtropical. En nuestras latitudes las especies cecidógenas provocan agallas consistentes sobre todo en simples enrollamientos foliares, principalmente sobre *Fraxinus*, *Rhamnus*, *Laurus*, etc. Las agallas son simples en forma de bolsa abierta o cerrada, provocadas por individuos generalmente solitarios. Por regla general presentan un alto grado de especificidad. Como ejemplos representativos podemos citar a *Psyllopsis fraxini* (L.) que forma cecidias en las hojas del fresno y *Trioza alacris* Flor. que induce la formación de agallas foliares en el laurel. La familia Adelgidae tiene algunos representantes que producen agallas en forma de piña en las coníferas. En las especies típicas, el ciclo biológico es heteroécico y se cierra en dos coníferas distintas; por ejemplo *Adelges abietis* (L.) que es cecidógena sobre *Picea abies* (L.) mientras que en la planta hospedante secundaria, *Larix decidua* Miller, no produce agallas.



La mayoría de homópteros gallicolas se engloban en la familia Eriosomatidae que comprende los pulgones con capacidad de inducir la formación de agallas. Los géneros más representativos son *Baizongia*, *Forda*, *Eriosoma*, *Schizoneura* y *Pemphigus*, asociados preferentemente con plantas de las familias Salicaceae, Ulmaceae y Anacardiaceae. Las cecidias son a veces muy conspicuas, pero generalmente sin una forma muy estructurada y compleja. La inducción de la agalla es provocada por la acción de la población de individuos al alimentarse. Los ciclos de vida son complejos; son de tipo holocíclico que se inicia con una hembra fundadora que da lugar a la agalla; de ésta emergen insectos alados que por partenogénesis efectúan la puesta en las raíces de otra planta distinta. Después de hibernación emergen sexúparos alados que completan el ciclo. Algunas especies representativas en nuestra fauna son *Baizongia pistaciae* L. que origina las espectaculares agallas en forma de cuerno de cabra en plantas del género *Pistacia* y otras que producen en esas mismas plantas agallas foliares en forma de media luna como las de *Forda formicaria* Heiden o en forma de urna como las de *Gеоica utricularia* (Pass). En los olmos autóctonos son frecuentes varias especies que producen conspicuas cecidias en las hojas, destacando las de *Tetraneura ulmi* (L.) y *Eriosoma lanuginosum* Htg. y en los chopos pueden citarse, entre otras, las especies *Pemphigus bursarius* (L.) y *Pemphigus spirothecae* Pass. que inducen agallas que consisten en deformaciones de los peciolos de las hojas. Por último, entre las agallas de homópteros se pueden mencionar también las producidas por especies de la familia Phylloxeridae que incluyen la conocida filoxera de la vid, *Viteus vitifoliae* (Fitch) oriunda de América del Norte, que ataca raíces y hojas de especies de vides silvestres y cultivadas.

Los órdenes Coleoptera y Lepidoptera, en contraste con su gran diversidad, cuentan con relativamente pocas especies gallicolas. Los coleópteros están representados por unas 135 especies gallicolas en Europa pertenecientes sobre todo a las familias Curculionidae, Apionidae y Buprestidae. Una de las especies más conocidas es *Nanophyes duriei* Lucas que forma agallas en los tallos basales de *Umbilicus rupestris* (Salisb.) (Crassulaceae). Otras especies atacan raíces de crucíferas o flores y frutos de escrofulariáceas. Por su parte, el orden Lepidoptera presenta también escasos representantes con capacidad de inducir agallas, unas 100 especies en todo el mundo, la mayoría pertenecientes a la familia Tortricidae. La especie más característica es *Evetria* (= *Petrova*) *resinella* L. que forma agallas de aspecto resinoso en las ramitas de *Pinus sylvestris* L.

El orden Diptera es el orden de insectos que agrupa mayor número de especies gallicolas. Estas especies pertenecen fundamentalmente a dos familias: *Cecidomyiidae* y *Tephritidae* con escasos representantes también en la familia Chloropidae, entre los que se puede mencionar de nuestra

fauna a *Lipara lucens* Magnus que forma cecidias en la gramínea *Phragmites communis* Trin.

La familia *Tephritidae*, perteneciente al suborden *Cyclorrhapha*, agrupa especies cecidógenas asociadas casi exclusivamente con compuestas. Las agallas se forman casi siempre en las cabezuelas florales o a veces en los tallos. Uno de los géneros más comunes es *Urophora* con diversas especies asociadas con *Centaurea*, *Cirsium* y otros géneros de Asteraceae, algunas de las cuales han sido utilizadas, principalmente en Estados Unidos y Australia, en el control biológico de especies invasoras de cardos. Pero sin duda la familia más importante en el aspecto que nos ocupa es la familia *Cecidomyiidae*, perteneciente al suborden *Nematoceera*. Las agallas de estos dípteros son ya, al igual que las de los cinípidos, morfológicamente muy variadas y estructuralmente complejas. Los cecidómidos no engloban solamente especies gallicolas sino también especies micófagas y zoófagas. Se conocen más de 3000 especies de cecidómidos, de las cuales aproximadamente el 60% son gallicolas. A diferencia de otros grupos de insectos cecidógenos, los cecidómidos tienen una distribución geográfica muy amplia y presentan una alta diversidad en amplias regiones del globo, en especial en Eurasia y América. Algunos géneros son cosmopolitas y no están tan restringidos a grupos concretos de plantas hospedadoras; así, hay muchos representantes en monocotiledoneas, especialmente gramíneas y en gimnospermas, a la vez que también se reparten en las principales familias de angiospermas. Los ciclos de vida son variados, univoltinos o multivoltinos, a veces complejos comportando una partenogénesis cíclica. Los huevos son depositados en la superficie de los tejidos de las plantas y la larva busca activamente el lugar donde iniciar la agalla. Contrariamente a las agallas de cinípidos, el insecto no suele completar su ciclo en el interior de la agalla ya que, por regla general, después de la pupación, o poco antes de ésta, la agalla se abre liberando al insecto que completa su desarrollo en el suelo hasta la emergencia del adulto.

La fauna ibérica de cecidómidos se ha cifrado en 240 especies (Skuhravá *et al.*, 1996) pero probablemente es mucho más rica y su diversidad real, considerando lo escaso de su conocimiento y datos extrapolados de faunas europeas mejor conocidas, podría ser estimada en más de 500 especies. Entre las especies representativas por la abundancia o peculiaridad de sus agallas que pueden citarse están *Taxomyia taxi* (Inch.) que forma agallas en forma de alcachofa en las yemas del tejo (*Taxus baccata* L.); *Arceuthomyia valerii* (Tavares) en el enebro (*Juniperus oxycedrus* L.); *Mikiola fagi* (Htg.) que forma agallas ovoides en las hojas del haya (*Fagus sylvatica* L.); *Dasineura rosaria* (Loew.) que induce la formación de agallas en forma de roseta en los sauces (*Salix alba* L.); *Dryomyia lichtensteini* (F. Löw) abundantísima en las hojas de la encina (*Quercus ilex* L.); *Asphondylia verbasci* (Vallot), en botones florales de *Verbascum* sp.; *Bayeriella thymicola* (Kieffer) en los tallos del tomillo (*Thymus* spp.); *Lasioptera eryngii* (Vallot) que forma agallas en los tallos de *Eryngium campestre* L. y *Rhopalomyia navasi* Tavares que induce agallas algodonosas en los tallos de *Artemisia herba-alba* Asso.

En el orden Hymenoptera se encuentran muchos de los insectos gallicolas más evolucionados y las agallas que producen están entre las más variadas y estructuralmente complejas de todas las zoocidias. La entomofauna gallicola de este orden pertenece fundamentalmente a las familias Tenthredinidae y Cynipidae, con algunos representantes también en las familias de calcídidos Pteromalidae, Eurytomidae y Agaonidae. La familia Tenthredinidae cuenta en

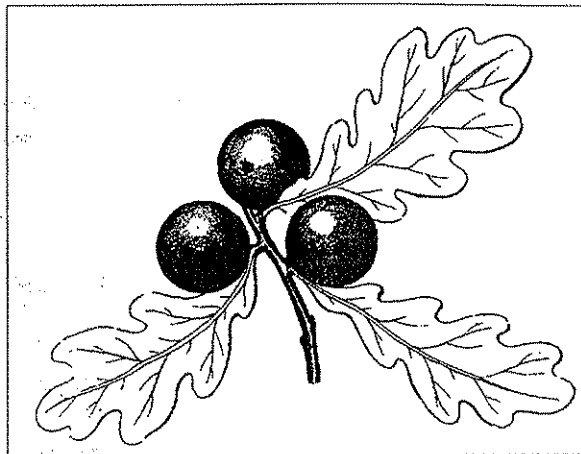
Europa con unas 75 especies que inducen agallas (Buhr, 1975), todas ellas pertenecientes a la subfamilia *Nematinae*. Uno de los géneros más importante es *Pontania* con bastantes especies que inducen agallas en los tallos y hojas de especies de *Salix* (Salicaceae). Las larvas son eruciformes y las hembras adultas poseen un ovipositor en forma de dientes de sierra adaptado para el corte y penetración en los tejidos vegetales. Las larvas pueden pupar bien en el interior de la agalla o en el suelo. Dos especies representativas de nuestra fauna son *Pontania viminalis* L. y *P. proxima* Lep. que forman agallas en las hojas de *S. viminalis* L. y *Salix fragilis* L. respectivamente.

La familia de himenópteros más importante en el aspecto de la producción de agallas, y junto con la de los cecidómidos la más diversa y con agallas más evolucionadas de todas las producidas por insectos, es la familia Cynipidae. Son insectos de pequeño tamaño (1-7 mm), de colores generalmente mates, sombríos y abdomen característicamente comprimido lateralmente que encierra un largo ovipositor enrollado en espiral. Se conocen más de 1400 especies de cinípidos en el mundo distribuidas fundamentalmente en las regiones templadas del hemisferio norte de las cuales unas 140 especies están representadas en la Península Ibérica. Las agallas de estos insectos constituyen sin duda las cecidias más diversificadas en el aspecto morfológico y estructuralmente complejas de todas las zoocecidias. Las estructuras son precisas y complejas y las agallas están provistas de distintas capas de tejidos organizados.

A diferencia de los cecidómidos, los cinípidos inducen sus agallas en un grupo relativamente reducido de familias de plantas hospedantes destacando las fagáceas del género *Quercus* a las que están ligadas aproximadamente el 70% de todas las especies; el resto se reparten, en porcentajes decrecientes, en las familias Asteraceae, Rosaceae, Lamiaceae, Papaveraceae, Valerianaceae y Aceraceae.

Recientes descubrimientos sobre las relaciones filogenéticas y la evolución de los cinípidos (Liljeblad y Ronquist, 1998; Ronquist y Liljeblad, en prensa) indican que los cinípidos galicolas descienden de ancestros parasitoides y adquirieron la facultad de inducir la formación de agallas secundariamente, probablemente en cápsulas fructíferas de alguna planta papaverácea ancestral, comportamiento representado actualmente por la especie *Barbotinia oranien-sis* (Barbotin), el cinípido más primitivo que se conoce, que induce agallas esféricas en las cápsulas fructíferas de diversas especies de *Papaver*. A partir de aquí se habría producido la radiación adaptativa del grupo colonizando primero distintas plantas herbáceas y arbustivas de las familias de las compuestas, labiadas y rosáceas para finalmente colonizar árboles de la familia de las fagáceas, en especial del género *Quercus*, donde el grupo experimentó una explosiva radiación y especiación.

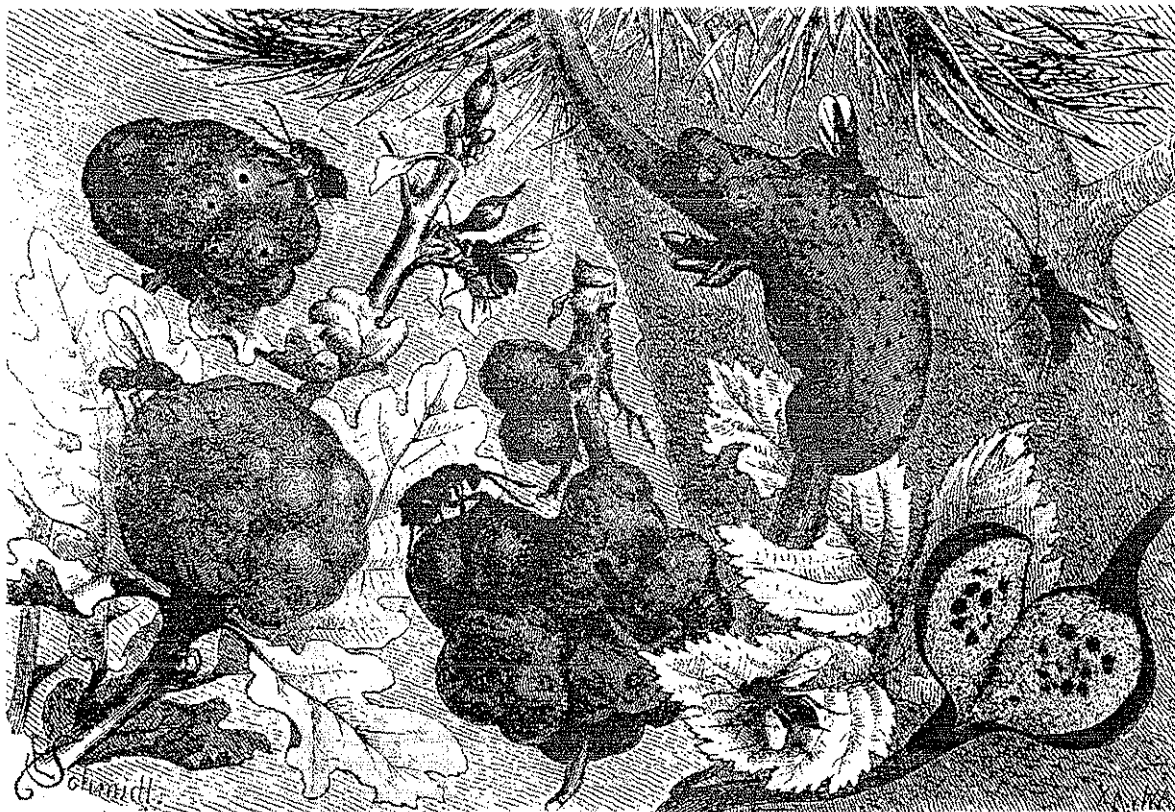
Con arreglo fundamentalmente a su biología y preferencias de plantas anfitrionas los cinípidos se clasifican en varias tribus. La tribu *Aylacini* engloba cinípidos primitivos que inducen agallas en diversas plantas herbáceas de la familia de las papaveráceas, compuestas, labiadas y rosáceas. Constituyen un 23% del total de las especies de cinípidos ibéricas. Los ciclos de vida son simples y las agallas por lo general poco diferenciadas, no separables de los tejidos de la planta hospedadora, muchas consistentes únicamente en simples celdillas larvales incluidas en los tallos de la planta sin que su presencia produzca apenas deformación o hipertrofia de los mismos. Algunas especies representativas de nuestra fauna que se pueden mencionar son *Neaylax verbenac-us* (Nieves-Aldrey) que forma agallas en los frutos de *Salvia*



verbenaca L., *Xestophanes potentillae* (Retzius) que induce agallas de dos tipos morfológicos en los estolones de especies de *Potentilla* (Rosaceae) o *Timaspis lamsanae* (Perris) que produce hipertrofias de los tallos de la compuesta *Lampsana communis* L. En la tribu *Rhoditini* se encuadran cinípidos ligados exclusivamente a plantas del género *Rosa*. Todas las especies ibéricas de la tribu se agrupan en el género *Diplolepis* con especies que inducen agallas en las hojas y tallos de las rosas silvestres. Pueden mencionarse las espectaculares agallas, que encierran múltiples cámaras larvales, producidas por *Diplolepis rosae* (L.) o *D. mayri* (Schlecht.) o las más pequeñas, uniloculares de las hojas inducidas por *D. eglanteriae* (Htg.). El ciclo de vida tiene normalmente una generación anual y la reproducción suele ser por partenogénesis telítica siendo los machos muy raros o desconocidos.

El grueso de las especies de cinípidos galicolas se engloba en la tribu *Cynipini*. Todas las representadas en nuestra fauna (67 especies) están exclusivamente ligadas a especies de *Quercus*. La diversidad de las agallas producidas alcanza en este grupo su cota más alta; pueden tener una o múltiples cámaras larvales y las formas son muy variadas, predominando las esféricas, ovales, cilíndricas, lenticulares, fusiformes o más o menos pedunculadas. El tamaño varía considerablemente desde las que apenas tienen unos milímetros hasta las que superan los 4 centímetros de envergadura. Pueden ser de textura jugosa o duras y leñosas en la madurez; muchas presentan apéndices externos de forma y densidad variables, están provistas de pilosidad externa o tienen la superficie cubierta de secreciones viscosas. Algunas son caducas cuando alcanzan la madurez y el insecto emerge a partir de una larva que a pasado el invierno en el suelo en el interior de la agalla; otras permanecen en el árbol hasta la emergencia de los insectos y algunas incluso permanecen en él una vez que el cinípido productor las ha abandonado. Se forman a expensas de cualquier órgano y su partes de la planta, tanto de las partes aéreas, tallos, hojas, yemas, amentos y glándulas como de las subterráneas, estolones y raíces.

Los ciclos de vida de los cinípidos de los robles son complejos. El ciclo típico es de tipo heterogónico y comprende una alternancia obligatoria de dos generaciones, una bisexual compuesta de machos y hembras y otra unisexual, integrada únicamente por hembras que se reproducen por partenogénesis. La singularidad de este ciclo biológico de los cinípidos se refuerza por el hecho de que la morfología de los insectos y de las agallas producidas por las dos generaciones es por lo general completamente diferente, hasta el punto de que en el pasado, las dos generaciones distintas de muchas especies fueron clasificadas en especies e incluso en géneros



diferentes. Un ejemplo ilustrativo es el de la especie *Biorhiza pallida* Olivier cuya generación bisexual emerge de conspicuas agallas pluriloculares producidas en primavera en las yemas de las partes aéreas de los robles. Las hembras fecundadas efectúan la puesta en las raíces, de resultas de lo cual se forman agallas subterráneas que, una vez maduras, liberan en pleno invierno hembras partenogenéticas completamente ápteras que, a su vez, ponen en los tallos aéreos para dar lugar nuevamente a las agallas de primavera de la generación bisexual.

Con arreglo a la especificidad de los órganos atacados de los robles, podemos mencionar en un rápido recorrido algunas de las especies más comunes o representativas de nuestra fauna. Las agallas foliares son especialmente diversas y abundantes, como las de la generación sexual de *Andricus curvator* Htg., las esféricas del envés de las hojas de las generaciones ágamas de especies de *Cynips*, las de forma lenticular producidas por formas ágamas de especies de *Neuroterus*, las curiosas de *Trigonaspis mendesi* Tav., todas ellas en robles de hoja caduca, o las de *Plagiotrochus australis* (Mayr) en las hojas de la encina. En los amentos o flores masculinas se encuentran agallas de generaciones sexuales de diversas especies como las minúsculas y difícilmente visibles de *Andricus solitarius* (B. de Fonsc.) y *Neuroterus aprilius* (Gir.) o las mucho más llamativas de *Andricus quercusramuli* (L.). En los glandes o frutos de los alcornoques son frecuentes las cecidias de la generación ágama de *Callirhytis rufescens* (Mayr) y afectando las bellotas de los robles podemos encontrar las vistosas agallas de *Andricus panteli* (Tav.). Entre las numerosas cecidias que se forman en las yemas y tallos podemos mencionar las de la generación ágama de *Andricus paradoxus* (Rados.), *A. callidoma* (Htg.) o *Andricus curvator* (Htg.); las encerradas en las yemas, producidas por la generación sexual de *Neuroterus aprilius* (Gir.), las bien conocidas y muy comunes agallas esféricas de *Andricus kollari* (Htg.) o las peculiares en forma de alcachofa, encerrando una agalla interna, de la

generación ágama de *Andricus foecundatrix* (Htg.). Las de la generación ágama de *Plagiotrochus australis* (Mayr) en la encina son simples celdillas larvales situadas bajo la corteza de las ramitas, mientras que las producidas por la generación ágama de la especie afín *Plagiotrochus quercusilicis* (Fab.) causan hipertrofias considerables de las ramitas de encina y coscoja. En el grupo de las cecidias que se forman en las partes subterráneas, estolones y raíces de los robles se pueden citar las de las especies *Andricus quercusradicis* (Fab.), *A. testaceipes* Htg. y las de generaciones sexuales de especies de *Trigonaspis* que se desarrollan en los tallos estoloníferos de los robles.

El proceso de inducción de la agalla

Las causas y mecanismos precisos del proceso de inducción de las agallas son aún mal conocidas. Siguiendo a Folliot (1977) analizaremos a continuación la serie de procesos que comporta el fenómeno de la cecidogénesis, refiriéndonos fundamentalmente al caso de las cecidias de cinípidos, como ya hemos dicho, las más complejas y elaboradas de todas las zoocecidias que, además, son las comparativamente mejor estudiadas.

La secuencia de acontecimientos en el proceso de la cecidogénesis, al menos en el caso de las agallas de cinípidos, comienza por un fenómeno de lisis (rotura de la pared celular) de las células vegetales en contacto con el huevo, introducido por el insecto más o menos profundamente en el interior del tejido vegetal en el proceso de puesta. El determinismo de este fenómeno ha sido analizado entre otros por Bronner (1973). Depositando huevos de la forma ágama de *B. pallida* sobre películas de gelatina, de albúmina, de celulosa y de pectina, constata en todos los casos una destrucción de estas sustancias bajo los huevos depositados. El autor concluye que estas propiedades proteolíticas, celulolíticas y pectinolíticas de los huevos explican la lisis de las células vegetales observable en la cecidogénesis. La

fuerte especificidad entre el cinípido y el hospedador pudiera ser explicada en parte por esta capacidad lítica.

En una fase posterior se detecta un estado precoz de la cecidogénesis caracterizado por una metaplasia celular, es decir se producirían una serie de procesos de inhibición del crecimiento y de la diferenciación normal. Las células involucradas, cercanas a la joven larva, toman caracteres de células jóvenes. El crecimiento de estas células se detiene y de hecho deben constituir un tejido nutritivo primario. A esta fase le siguen unas reacciones de hipertrofia que son las reacciones ordinariamente más importantes y las más visibles en el proceso. Comprenden, por un lado, fenómenos de hipertrofia o crecimiento anormal celular y por otra de multiplicación celular o hiperplasia. Los fenómenos de multiplicación celular se producen particularmente en el seno de órganos todavía en desarrollo. En las agallas de cinípidos se producen a continuación fenómenos de diferenciación histológica de resultados de los cuales se forman alrededor de la cavidad larval del cinípido varias capas tisulares; una capa de tejido nutritivo, un estuche o cubierta más o menos lignificada, un tejido cortical con numerosos haces vasculares que conectan el tejido vascular con la planta y una capa más externa o epidermis.

El tejido nutritivo y la cubierta lignificada que envuelven a la larva constituyen la "agalla interna"; la epidermis y el tejido cortical configuran la "agalla externa". El tamaño de la agalla interna es constante, mientras que la agalla externa suele variar según las especies.

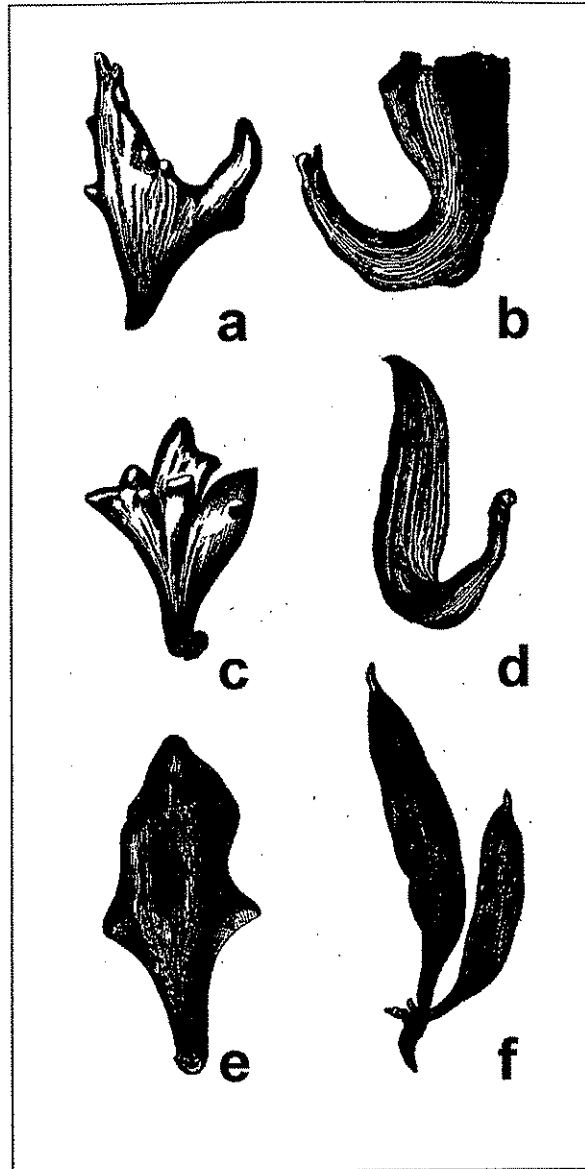
Factores que determinan la formación de una agalla

Los diferentes tipos de factores en juego en la cecidogénesis pueden ser investigados considerando que una agalla es producida por un insecto, como consecuencia de una acción mecánica sobre el vegetal (picadura de alimentación o de puesta), que se puede acompañar de la introducción de una sustancia (saliva o producto de secreción de las glándulas del aparato de puesta), permitiendo el desarrollo "in situ" de huevos y larvas (Folliot, 1977).

Un primer factor debido a la acción mecánica debe ser considerado ya que se ha comprobado experimentalmente que la producción artificial de pequeñas heridas en las plantas puede provocar deformaciones de carácter tumoral que comportan fenómenos que aparecen en la cecidogénesis como hipertrofia, hiperplasia y detención de la diferenciación celular.

Un segundo factor, que tradicionalmente se ha considerado esencial, es el factor químico. La inserción de un huevo por el insecto gallicola se acompañaría de la introducción de una sustancia cuya acción daría como resultado la formación de la agalla. Sin embargo el proceso real dista mucho de ser tan simple. En el caso de una especie del género *Pontania*, especie gallicola sobre *Salix*, se ha demostrado el aporte de una sustancia cecidógena junto con la puesta. Después de ésta, y antes de la eclosión de la larva, se produce una fuerte hiperplasia y un desarrollo notable de la agalla. De todas formas, generalmente en los casos en que la puesta de un huevo está en el origen de una agalla, los signos histológicos de la cecidogénesis no aparecen más que con la presencia de una larva lo que tiende a minimizar la importancia de las sustancias inyectadas con la puesta.

La naturaleza de las sustancias responsables de la cecidogénesis ha sido estudiada por numerosos autores, que se han esforzado en obtener artificialmente agallas utilizando una gran variedad de sustancias químicas. Merece especial



Agallas producidas por homópteros. a, c, e: China; b, d, f: en *Pistacia terebinthus* (Judea).

consideración, entre éstas, la heteroauxina o ácido indolacético, hormona de crecimiento extraída de ciertos vegetales. Se sabe que el papel de las auxinas es permitir la elongación (por tanto la hipertrofia) celular; de estimular las divisiones celulares meristemáticas y, en concentraciones más fuertes, ejercer acciones inhibitoras sobre el crecimiento. La idea de que la heteroauxina pueda estar implicada en la cecidogénesis, se justifica por el hecho de que ésta se acompaña, en efecto, de fenómenos de hipertrofia, de hiperplasia o de inhibición.

Entre los cinípidos y dípteros, que elaboran las agallas más complejas y diferenciadas, parece comprobada la importancia del comportamiento de la larva en la formación de la agalla, mediante la secreción activa de sustancias a medida que se alimenta. En el caso de *Mikiola fagi* se ha visto que la larva se desplaza muy a menudo en el interior de la cavidad larval, deteniéndose en puntos repartidos sobre toda la superficie de la cavidad y provocando eventualmente la regeneración de una parte de la agalla artificialmente suprimida.

Si es perfectamente concebible que la formación de las agallas menos complejas pueda ser explicada razonablemente



bien por el simple proceso químico de una mezcla de hormonas de crecimiento, esta explicación es ya mucho más difícilmente aplicable al caso de las cecidias morfológica y estructuralmente muy complejas, como es el caso de las producidas por cíncipidos. La naturaleza

compleja de la histología de estas agallas, su especificidad de ubicación y forma concretas así como su diversidad estructural, sugieren un complejo control genético a través de alguna forma de secuencia fundamental de desarrollo, determinante del destino estructural de las células. Aunque no apoyada, por el momento, en evidencias experimentales Cornell (1983) ha emitido la hipótesis de que en este proceso intervendrían de modo fundamental partículas de ADN en forma de virus. En los últimos años se ha generado una abundante bibliografía (Stoltz y Whitfield, 1992; Drezen *et al*, 1977) sobre el fenómeno de la transmisión de virus por himenópteros parasitoides a sus hospedadores, a los cuales pueden manipular genéticamente provocando por ejemplo la rotura de sus defensas inmunitarias. El estudio de estos fenómenos de transmisión horizontal tiene gran importancia en la comprensión de ciertos mecanismos evolutivos y pueden arrojar también luz sobre el mecanismo íntimo de la inducción de agallas vegetales complejas.

De todos modos, si se rechaza esta hipótesis, es claro también que lo que se conoce hasta el momento de los procesos meramente químicos involucrados en la cecidogénesis, no basta por sí solo para explicar todos los aspectos del desarrollo cecidial que comporta, aparte de los fenómenos ya citados de hipertrofia e hiperplasia, modificaciones bioquímicas (al nivel de la producción de ARN), inhibiciones de diferenciaciones seguidas de rediferenciaciones a veces complejas, etc. Resulta pues que, en este plano, la cecidogénesis es un fenómeno aún muy poco comprendido (Folliot, 1977).

Significado de la adaptación que representan las agallas de insectos

La interpretación del significado de la formación de las agallas vegetales está sujeta a controversia. Las principales hipótesis existentes acerca de la naturaleza de la adaptación de las agallas de insectos han sido sintetizadas principalmente por Price *et al* (1986, 1987).

1/ Sin valor adaptativo

Se trata de una hipótesis que sostiene que las agallas no tienen ningún valor adaptativo, ya sea para la planta o para el insecto. Las particularidades que exhiben las agallas serían estructuras no selectivas que han evolucionado sin un propósito definido, como una simple reacción mecánica o química de los tejidos de la planta al estímulo del organismo gallicola.

2/ Valor adaptativo para la planta

El principal defensor de esta tesis es Mani (1964, 1992). En palabras de este autor "La ventaja en la formación

de la agalla es para la planta; ésta, produciendo la agalla, ha localizado, en cierto sentido, el parásito en el espacio y el tiempo y le ha forzado a una especialización extrema... el último objeto es la neutralización de los efectos tóxicos del cecidozoo sobre las células de la planta".

3/ Valor adaptativo para la planta y para el fitófago

Esta hipótesis representa un punto de unión entre la anterior y la siguiente. Explica las agallas como una adaptación que favorece tanto al fitófago como a la planta. Por una parte, la continua vitalidad de la planta es beneficiosa para el insecto, que puede disponer en la agalla de mayores y mejores disponibilidades de alimento; por otra, la agalla sería un medio por el cual el fitófago se alimentaría con menor perjuicio para la planta, o lo que es lo mismo, de una manera menos agresiva.

4/ Valor adaptativo para el insecto

Es la hipótesis más plausible y defendida por mayor cantidad de autores. En apoyo de esta tesis se presentan varios argumentos:

al adquisición de mejoras nutricionales

En las agallas se encuentran altas concentraciones de compuestos potencialmente nutritivos, lo que acrecienta las disponibilidades de alimento del organismo gallicola. También la citología e histoquímica de la capa de tejido nutritivo que rodea a la cavidad larval en la agalla favorece al insecto. Por otro lado, la diferenciación normal de los tejidos de la planta se rompe o distorsiona a consecuencia de la formación de la agalla. A la vez que se incrementan los nutrientes, se reducen las defensas químicas, en particular disminuyen los componentes fenólicos de la capa de tejido nutritivo. En definitiva, la agalla se convierte en un refugio frente a las defensas de la planta a la par que en una rica fuente de alimento.

bl Ventajas microambientales

La agalla proporciona, en general, protección frente al ambiente físico hostil (Felt, 1940). Sin embargo es preciso determinar qué o cuales factores físicos son importantes en este aspecto. Por ejemplo, las temperaturas bajas probablemente no tienen importancia selectiva en la formación de las agallas. Es bien conocido el hecho de la similitud existente entre la temperatura ambiental y la de los tejidos de las plantas; es decir, la temperatura de las plantas sigue estrechamente la de su ambiente. En este sentido, además, los insectos gallicolas están tan bien adaptados en sus estrategias para pasar el invierno como los insectos de vida libre, y por tanto la agalla no es necesaria como un agente aislante del frío. La importancia de la agalla radica más en la resistencia que proporciona ante repentinos cambios de temperatura (stress higrótermal) y en la protección que ofrece a la larva del contacto corporal con los elementos atmosféricos: lluvia, nieve, hielo y luz solar. Un importante factor que debe ser considerado es el de las relaciones de intercambio de agua del fitófago. Muchos estudios demuestran los efectos limitantes del bajo contenido de agua en la dieta de fitófagos. Para evitar este problema muchos herbívoros viven en minas, hojas enrolladas, etc, refugios que aumentan la capa fronteriza con el exterior y el contenido de humedad del microambiente, reduciendo consecuentemente las pérdidas de agua del fitófago.

Las agallas proporcionan protección frente a los enemigos naturales, particularmente frente a parasitoides. La importancia de la morfología de la agalla y la diversidad de los tipos de agallas en cualquier comunidad es explicada por muchos autores como un resultado de las fuerzas de presión selectiva ejercidas por el ataque de los parasitoides. Se parte de la base de que, las razones para la existencia de una morfología compleja en las agallas, consideradas en un contexto ecológico, probablemente tienen poco que ver con la función nutritiva de las agallas. En efecto, la nutrición es proporcionada exclusivamente por la capa de tejido más interna que rodea la larva (la capa de tejido nutritivo), que representa generalmente una parte muy pequeña del volumen total de la agalla.

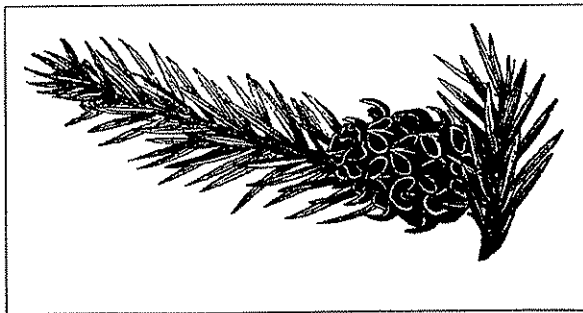
Como factor importante de protección frente a hongos y organismos fitófagos, se ha señalado el hecho de las altas concentraciones de tanino que muestran la mayor parte de las agallas de cinípidos en la capa de tejido que se encuentra entre la epidermis y la agalla interna. Estas elevadas concentraciones de tanino, como inhibidoras del crecimiento fúngico y microbiano, evitarían la instalación de estos organismos en las condiciones ideales de crecimiento que encontrarían, de otro modo, en el interior húmedo, oscuro y nutritivo de la cavidad larval de la agalla.

Uno de los rasgos notables que exhiben las agallas, que apoyarían la hipótesis de que han sido moldeadas por la evolución como estrategia defensiva frente a los parasitoides, es el grado de analogía funcional de las estructuras de las agallas contempladas como defensa frente a los parasitoides. Las cecidias siguen las distintas vías existentes encaminadas a incrementar su dureza y su diámetro, cualidades ambas que muestran ser defensas efectivas. El aumento de dureza se consigue por medio de capas tisulares colenquimatosas fuertes y compactas que dificultan la oviposición de los parasitoides. Otros cinípidos producen agallas con tejidos parenquimatosos esponjosos muy desarrollados que ocupan la porción central de la agalla incrementando así considerablemente su diámetro. Este mecanismo evita el ataque por algunas especies, pero otras se han adaptado alargando en el mismo grado sus oviposidores.

A pesar de las estrategias defensivas de las agallas, éstas, en el caso de los cinípidos, pueden presentar altos porcentajes de parasitismo, en parte debido a que no proporcionan protección adecuada durante sus primeros estadios de desarrollo. Existe una ventana de vulnerabilidad en el primer estadio de desarrollo de las agallas cuando es más blanda y más pequeña. En este momento son exitosos los ataques por parte de parasitoides monófagos, especialistas con ciclos de vida sincronizados con el del gallicola.

Insectos gallicolas: importancia económica y control

Los insectos gallicolas atacan una gran variedad de plantas de interés agrícola y forestal y, en algunos casos, pueden causar serios problemas de producción de plagas (Fernandes, 1987). Entre las especies de mayor importancia económica se puede mencionar a *Orseolia oryzae*, díptero cecidómido que afecta fuertemente a la producción de arroz en el sudeste asiático. Barnes (1946-1956) discute el impacto de unas 450 especies de cecidómidos sobre varias plantas de interés agrícola. Entre dichas especies, 45 causan daños económicos significativos a sus plantas hospedadoras, de las cuales 17 eran especies gallicolas.



Otras especies que se pueden mencionar son: *Mayetio-la destructor* (Say) (Diptera, Cecidomyiidae) que induce agallas en los tallos del trigo abortándolos o provocando la detención de su crecimiento. Se trata de una especie que constituye una importante plaga en las zonas trigueras del medio-oeste americano. En Europa una especie similar es *Haplodiplosis marginata* que causa serios daños al trigo y otros cereales. *Aspondylia* sp es una importante plaga de la soja en Japón y *Dasineura medicaginis* (Bremi) causa daños a la alfalfa.

Los insectos gallicolas pueden tener también una relativamente importante incidencia forestal. *Euura* y *Pontania*, géneros de himenópteros tentredínidos, causan daño en salicáceas. Diversas especies de cinípidos de los géneros *Plagiotrochus*, *Callirhytis* y *Andricus* pueden causar daños en especies de *Quercus*. Algunos cecidómidos y homópteros gallicolas dañan árboles y arbustos. En el caso particular de los *Adelgidae* dañan diversas coníferas, especialmente *Abietaceae*.

Comunidades e interrelaciones tróficas dentro de las agallas

Las agallas de insectos, especialmente las de cinípidos y cecidómidos constituyen "puntos calientes" ecológicos ya que constituyen el soporte de una rica comunidad asociada de organismos, especialmente artrópodos, que encuentra acomodo, cobijo y disponibilidades alimenticias dentro de la variabilidad morfológica y estructural que aquellas exhiben (Askew, 1980, 1984). En general se puede afirmar que existe una relación directamente proporcional entre la complejidad estructural de una agalla, la diversidad del taxa inductor y la complejidad de la comunidad asociada de insectos. En este sentido, las comunidades más complejas se dan en las agallas de cinípidos y cecidómidos.

Se pueden hacer dos grandes grupos para diferenciar la comunidad faunística asociada a las agallas: fauna primaria y fauna secundaria; la fauna primaria esta integrada por aquella comunidad de insectos ligada directamente a las cecidias o a sus habitantes por una relación trófica. Esta fauna, por regla general, se establece en las agallas a lo largo del proceso de su crecimiento y maduración, cuando el organismo cecidógeno se encuentra ocupando la agalla. La forman fundamentalmente dos grupos distintos de insectos: los inquilinos y los parasitoides.

Los inquilinos viven a expensas de los tejidos de la agalla como comensales. En las agallas de cinípidos los inquilinos son fundamentalmente otros cinípidos, pertenecientes a la tribu Synergini, que han perdido la facultad de inducir agallas y también algunas especies de cecidómidos, lepidópteros y coleópteros. Los inquilinos no suelen provocar daños al cinípido productor, salvo en algunos casos que son letales para las larvas del legítimo propietario de la agalla al que usurpan el espacio y alimento. También es frecuente que

sean causa de modificaciones en el desarrollo normal de las cecidias y en su estructura, provocando malformaciones o abortando su crecimiento.

Los parasitoides son, tanto cualitativa como cuantitativamente, el componente mayoritario de la entomofauna primaria ligada a agallas de cinípidos. Lo integran fundamentalmente himenópteros calcídidos (Chalcidoidea) aunque también forman parte de él otros himenópteros de las familias Braconidae e Ichneumonidae.

La comunidad de inquilinos y parasitoides está estructurada en intrincadas redes tróficas que, para las agallas de cinípidos, han sido estudiadas en detalle por Askew (1961, 1980), Redfern y Askew (1992) y Wiebes-Rijks y Shorthouse (1992).

La fauna secundaria está constituida por aquellos organismos indirecta o secundariamente ligados a las agallas. Forman parte de esta fauna organismos cecidófagos, que utilizan la agalla para alimentarse, entre los que se cuentan no solo insectos, sino una gran variedad de otros organismos incluyendo incluso ciertos pájaros que, ocasionalmente, se alimentan de los tejidos o habitantes de algunas agallas; también se incluyen aquí, especies de coleópteros, lepidópteros, hongos saprófitos y parásitos, etc. Por último los sucesores representan la fauna habitante de las agallas una vez que éstas han sido abandonadas por el insecto gallicola y por los inquilinos y la mayor parte de los parasitoides. Entonces, las agallas proporcionan, en muchos casos, cobijo para una gran variedad de artrópodos. En este grupo se engloban, entre otros, formicidos, áfidos y cóccidos mirmecófilos, arañas, pseudoscorpiones, coleópteros pínidos, lepidópteros, tisanópteros y algunos himenópteros como los esfécidos. Entre toda esta fauna, destaca por su importancia la de las hormigas nidificantes en agallas abandonadas.

Como reflexión final se puede resumir en una frase la idea central que he tratado de transmitir en estas líneas, y es la de que de cualquier forma que se presente el prisma de la Cecidología o estudio de las agallas vegetales, nos encontramos con campos de investigación atrayentes como pocos y un abanico fascinante de incógnitas aún por resolver en disciplinas tan diversas como la taxonomía, la biología, la fisiología, la genética, la ecología o la evolución que plantean para el futuro múltiples interrogantes y desafíos a los investigadores en Historia Natural.

Referencias

- ANANTHAKRISHNAN, T. N., (Ed.). 1984. *Biology of Gall Insects*. New Delhi: Oxford & IBH Publishing Company.
- ASKEW, R. R., 1961. On the biology of the inhabitants of oak galls of Cynipidae (Hymenoptera) in Britain. *Transactions of the Society for British Entomology*, 14(11): 237-268.
- ASKEW, R. R., 1980. The diversity of insect communities in leaf mines and plant galls. *Journal of Animal Ecology*, 49(3): 817-829.
- ASKEW, R. R., 1984. The biology of gall wasps. En: *Biology of gall Insects*. Ananthakrishnan T. N.(ed.). Oxford & IBH, New Delhi, India: 223-271.
- BARNES, H. F., (1946-1956). *Gall Midges of economic importance*. London, Crosby & Son, 7 vol.
- BRONNER, R., 1973. Propriétés lytiques des oeufs de *Biorhiza pallida* Ol. *C.R. Acad. Sci. Paris, sér. D* 276: 189-192.
- BUHR, H., 1964. *Bestimmungstabellen der gallen (Zoo und Phytocecidium) an Pflanzen Mittel und Nordeuropas*. Jena: 16 + 762pp. (Tomo I); 763-1572 (Tomo II).
- CORNELL, H. V., 1983. The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by the Cynipinae (Hymenoptera): Why and How. *American Midland Naturalist*, 110(1): 225-234.
- CSÓKA, G., 1997. *Plant Galls*. Agroiinform Kiadohaz. Budapest. 160pp.
- DIÉGUEZ, C., NIEVES-ALDREY, J. L. y BARRON, E., 1996. Fossil galls (zoocécids) from the Upper Miocene of La Cerdaña (Lérida, Spain). *Review of Paleobotany and Palynology*, 94: 329-343.
- DOCTERS VAN LEEUWEN, W. M., 1982. *Gallenboek* (edición de 1957 revisada). Zutphen: Thieme & Cie. 355pp.
- DREGER-JAUFFRET, F. y SHORTHOUSE, J. D., 1992. Diversity of Gall-Inducing Insects and Their Galls. En: *Biology of insect-induced galls*. Shorthouse, J. D. y Rohfritsch, O. (Eds). Oxford University Press. New York: 9-33.
- DREZEN, J. M., POIRIÉ, M., BIGOY Y. y PERIQUETT, G., 1997. Utilizar un virus para parasitar. *Mundo Científico*, 180: 578-581.
- FELT, E. P., 1940. *Plant Galls and Gall Makers*. Comstock, Ithaca London and New York. 364pp.
- FERNANDES, G. W. y MARTINS, R. P., 1985. Tumores de plantas: as galhas. *Ciencia hoje*, 4(19): 58-64.
- FERNANDES, G. W., 1987. Gall forming insects: Their economic importance and control. *Revista Brasileira de Entomologia*, 31(3): 379-398.
- FOLLIOU, R., 1964. Contribution à l'étude de la biologie des cynipides gallicoles (Hymenoptères Cynipoidea). *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, 12(6): 407-564.
- FOLLIOU, R., 1977. Les insectes cecidogènes et la cecidogenese. En: *Traité de Zoologie*. Grasse, P.P., (Ed.). Volume 8, Fasc. V B. Masson. Paris: 389-429.
- HOUARD, M. C., (1908, 1909, 1913). *Les Zoocécidies des Plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée*. 3 vol., Paris, Hermann & Cie.
- HOUARD, M. C., (1922-1923). *Les Zoocécidies des plantes d'Afrique, d'Asie et d'Océanie*. 2 vol., Paris, Hermann & Cie., 1056pp.
- HOUARD, M. C., 1933. *Les Zoocécidies des Plantes de l'Amérique du Sud et de l'Amérique Centrale*. Paris, Hermann & Cie., 519pp.
- HOUARD, M. C., 1940. *Les Zoocécidies des Plantes de l'Amérique du Nord. Galles des Chênes*. Paris, Hermann & Cie., 549pp.
- LAREW, H. G., 1986. The fossil gall record: A brief summary. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 88(2): 385-388.
- LAREW, H. G., 1987. Oak galls preserved by the eruption of Mount Vesubius in A.D. 79, and their probable use. *Journal of Economic Botany*, 41: 33-40.
- LILJEBLAD, J. y RONQUIST, F., 1998. Aphylogenetic analysis of higher-level gall wasp relationships (Hymenoptera: Cynipidae). *Systematic Entomology*, 23: 229-252.
- MANI, M. S., 1964. *The Ecology of Plant Galls*. W. Junk. The Hague. 434pp.
- MANI, M. S., 1992. Introduction to Cecidology. En: *Biology of insect-induced galls*. Shorthouse, J. D. y Rohfritsch, O. (Eds). Oxford University Press. New York: 3-7.
- MEYER, J., 1987. *Plant Galls and Gall Inducers*. Gebrüder Borntraeger. Berlin, Stuttgart. 291pp.
- NIEVES-ALDREY, J. L., 1983. Las agallas vegetales, extraños "frutos". *Vida Silvestre*, 47: 148-155.
- PRICE, P. W., WARING, G. L. y FERNANDES, G. W., 1986. Hypotheses on the adaptive nature of galls. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 88: 361-363.
- PRICE, P. W., FERNANDES, G. W. y WARING, G. L., 1987. Adaptive nature of insect gall. *Environmental Entomology*, 16: 15-24.
- REDFERN, M. y ASKEW, R. R., 1992. *Plant galls*. Naturalists' Handbooks 17. Richmond Publishing Co. Ltd. 99pp.
- RONQUIST, F. y LILJEBLAD, J., (en prensa). Early evolution of the gall wasp-host plant association. *Evolution*.
- ROSKAM, J. C., 1992. Evolution of the Gall-Inducing Guild. En: *Biology of insect-induced galls*. Shorthouse, J. D. y Rohfritsch, O. (Eds). Oxford University Press. New York: 35-48.
- SHORTHOUSE, J. D. y ROHFRTSCH, O. (Eds). 1992. *Biology of Insect-induced galls*. Oxford University Press, New York, Oxford. 285pp.
- SKUHRÁVÁ, M., SKUHRÁVY, V., BLASCO-ZUMETA, J. y PUJADE, J., 1996. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of the Iberian Peninsula. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 20 (1 y 2): 41-61.
- STOLTZ, D. y WHITFIELD, J. B., 1992. Viruses and virus-like entities in the parasitic Hymenoptera. *Journal of Hymenoptera Research*, 1: 125-139.
- WIEBES-RIJKS, A. A. y SHORTHOUSE, J. D., 1992. Ecological relationships of insects inhabiting cynipid galls. En: *Biology of insect-induced galls*. Shorthouse, J. D. y Rohfritsch, O. (Eds). Oxford University Press. New York: 238-257.