

Interacciones antagónicas especialistas en encinos: El caso de los insectos inductores de agallas

Maldonado-López Yurixhi¹, Espinoza-Olvera Norma Angélica², Pérez-López Griselda², Quesada-Béjar Venecia², Oyama Ken³ González-Rodríguez Antonio¹ y Cuevas-Reyes Pablo²

¹Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de la Huerta, Morelia, 58190, Michoacán, México

²Laboratorio de Ecología de Interacciones Bióticas, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, Morelia Michoacán, México. C.P. 58060.

³Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México

Resumen

Los cinípidos (*Hymenoptera: Cynipidae: Tribu Cynipini*) son avispa inductoras de agallas asociadas al género *Quercus* y cuentan con aproximadamente 1000 especies agrupadas en 27 géneros. Pertenecen a la familia *Cynipidae* que es una de las cinco que componen la superfamilia Cynipoidea. La familia *Cynipidae* se caracteriza porque sus miembros son insectos fitófagos altamente especializados que pueden inducir agallas o ser inquilinos de las mismas, a diferencia de las familias restantes, que incluyen solamente insectos parásitos de estados inmaduros de otros insectos. Estos insectos inducen agallas altamente diferenciadas y morfológicamente muy complejas en todos los órganos de sus plantas hospederas (e.i. flores, bellotas, hojas, ramas, yemas y raíces) y pueden contener más de 100 cámaras larvales. El objetivo de este artículo fue analizar y discutir diferentes aspectos ecológicos de los insectos inductores de agallas asociados al género *Quercus* y su importancia como estructuradores de la comunidad de otros grupos de animales.

Palabras clave: *Insectos inductores de agallas, Quercus, parasitoides, inquilinos*

Abstract

The cynipids (*Hymenoptera: Cynipidae: Tribe Cynipini*) are inducing gall wasps associated with *Quercus* and have about 1000 species grouped in 27 genera. The *Cynipidae* family members are characterized by highly specialized phytophagous insects that may induce galls or be inquilines of galls. In contrast, other families include only parasites of immature stages of insects. These insects induce highly differentiated and morphologically complex galls on all organs of their host plants (i.e. flowers, acorns, leaves, branches, buds and roots) and may contain more than 100 larval chambers. The aim of this paper was to analyze and discuss different ecological aspects of gall-inducing insects associated with *Quercus* and the importance of this insect guild as structuring of the community of other animal groups.

Keywords: *Gall-inducing insects, Quercus, parasitoids, inquilines*

Introducción

Existe una estimación aproximada de 13 000 especies de insectos de diferentes órdenes que inducen agallas (i.e. tumores) en sus plantas hospederas (Ananthakrishnan, 1984). La interacción entre los insectos inductores de agallas con sus plantas hospederas es uno de los componentes más conspicuos en las comunidades naturales (Cuevas-Reyes, 2003; Oyama *et al.* 2003) que asume un alto grado de especificidad entre los insectos y sus plantas hospederas (Cornell, 1990; Cuevas-Reyes, *et al.*, 2004a). Debido al hábito sedentario de las larvas, la formación de agallas les proporciona a estos insectos beneficios tales como un microhábitat favorable que facilita los procesos de alimentación, desarrollo y reproducción, confiriéndoles protección ante cambios climáticos, depredación y parasitismo (Price y Pschorn, 1980; Ananthakrishnan, 1984; Weis *et al.*, 1988; Schultz 1992). Sin embargo,

para las plantas, la formación de agallas representa tanto costos fisiológicos en la asignación de recursos a la defensa química, cambios metabólicos en la dirección del crecimiento de los diferentes órganos ya que el crecimiento de la planta es afectado por el desarrollo de agallas (Hartley y Lawton, 1992; Wolfe, 1997; Hartley, 1998), como efectos negativos al reducirse el área y la capacidad fotosintética por la cobertura de agallas (Fay *et al.* 1996). De tal modo, las agallas representan interesantes sistemas estudio en área biológica que van desde la taxonomía hasta la genética molecular de las comunidades. Trabajos recientes han establecido que las agallas representan la extensión del fenotipo de los insectos en cada especie de planta permitiendo la formulación de hipótesis para intentar explicar el origen adaptativo de la inducción de agallas expresado en términos del "Fitness" de los insectos (Stone y Schönrogge, 2003). A pesar de la importancia biológica de los insectos inductores de agallas como modelos de estudio, sus interacciones ecológicas, la diversidad de agallas y los procesos evolutivos involucrados en este grupo han sido poco documentados en sistemas tropicales y menos conocidos son aún en sistemas templados. Por lo tanto, el objetivo de este artículo fue analizar y

✉ **Autor de correspondencia:** Pablo Cuevas-Reyes: peragalla@gmail.com. Laboratorio de Ecología de Interacciones Bióticas, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

discutir diferentes aspectos ecológicos de los insectos inductores de agallas asociados al género *Quercus* y su importancia como estructuradores de la comunidad de otros grupos de animales.

Inducción de agallas por insectos

La inducción de agallas en plantas por parte de insectos representa un fenómeno complejo que se inicia con un estímulo químico, ya sean fluidos que inyectan los insectos adultos al momento de depositar sus huevos, o por secreciones de saliva por parte de las larvas durante su alimentación (Ananthakrishnan, 1984; Price *et al.*, 1987; Dreger-Jauffret y Shorthouse, 1992). Esta interacción química genera fenómenos de hipertrofia (i.e. crecimiento anormal de las células) e hiperlaxia (i.e. multiplicación anormal de las células), lo que permite el desarrollo de estructuras anormales de los tejidos vegetales denominados tumores o agallas donde los insectos viven la mayor parte de su ciclo de vida (Foss y Rieske, 2004). Por lo tanto, la inducción de agallas por parte de los insectos se considera como una capacidad de modificar los niveles nutritivos de los tejidos de sus plantas hospederas, resultando en una alteración de los patrones de crecimiento vegetal debido a la interacción químico-ecológica entre los insectos y sus plantas hospederas (Ananthakrishnan, 1984).

En sistemas templados, las especies de plantas hospederas más comunes asociadas a insectos inductores de agallas pertenecen al género *Quercus*, el cual presenta alrededor de 600 especies en todo el mundo y ocurren en diversos hábitats (Price, 2005). Cerca del 80% de todas las agallas producidas por insectos de la familia Cynipidae (Himenóptera) se desarrollan sobre especies de los géneros *Quercus* y *Rosae* (Harper *et al.*, 2004; Allison y Shultz, 2005). Se han descrito aproximadamente 1000 especies de avispas inductoras de agallas asociadas a 41 especies de encinos en todo el mundo (principalmente en el hemisferio norte) (Ronquist, 1999). Los mecanismos de inducción de las agallas son poco conocidos. Sin embargo, se han utilizado herramientas moleculares en Cynipidos para comprender la manipulación y el desarrollo de agallas en plantas (Shorthouse, 1992; LeBlanc, 2001). Esto contrasta con el conocimiento generado alrededor del desarrollo de agallas por bacterias, específicamente en el caso de las agallas inducidas por *Agrobacterium tumefaciens*, cuyo mecanismo molecular de inducción ya ha sido descrito (Davey *et al.*, 1994). Actualmente, existe un gran interés en determinar el papel de las fitohormonas en el desarrollo de las agallas de insectos. Por ejemplo, Kaldewey (1965) encontró que las agallas en *Quercus robur* presentaron mayores concentraciones de auxinas que en los tejidos de la hoja no agallados. En otros sistemas se ha reportado la presencia del ácido indol-acético en la saliva y glándulas salivales de homópteros (Hori y Endo, 1977; Hori, 1992), citoquininas en los tejidos agallados de *Eritrina latissima*, en las agallas y en la larva de *Eurosta solidaginis* en *Solidago altissima* Mapes y Davies (2001a y b)

Se ha propuesto que partículas de ADN de virus o elementos transponibles como plásmidos están involucrados en el proceso de inducción de agallas (Cornell, 1983). En el caso de los cinípidos, el desarrollo de las agallas es a partir de meristemos indiferenciados embrionicos como se ha observado en grupos de insectos estrechamente relacionados con la tribu Cynipinae donde se ha demostrado que tienen relaciones mutualistas con

virus o partículas viroides. Si las partículas virales o móviles de ADN están involucradas en la formación de agallas de cinípidos, las células vegetales potencialmente tienen la capacidad genética de desarrollar en una amplia variedad de formas anormales que son suprimidas durante el desarrollo normal. Por lo tanto, las partículas virales podrían estar actuando como genes reguladores que sustituyen a los del desarrollo normal de la planta. Así la secuencia de ADN estaría “encendida” para un desarrollo anormal (Mani, 1964). Este hecho, junto con concentraciones anormales de tejidos puede entonces producir las diversas morfologías únicas de las agallas que observamos (Stone *et al.*, 2002).

Las agallas de los cinípidos pueden ser divididas estructuralmente en dos partes, la cámara larval y la estructura externa. La cámara larval es similar en todas las agallas de cinípidos (Bronner, 1992) y esta formada por tejido nutritivo donde se alimenta la larva. La capa externa es la responsable de la diversidad morfológica de las agallas de cinípidos, que incluye capas de tejido leñoso o esponjoso, espacios de aire dentro de la agalla, y superficies con resina, pubescencia o espinas (Figura 1) (Stone y Cook, 1998).

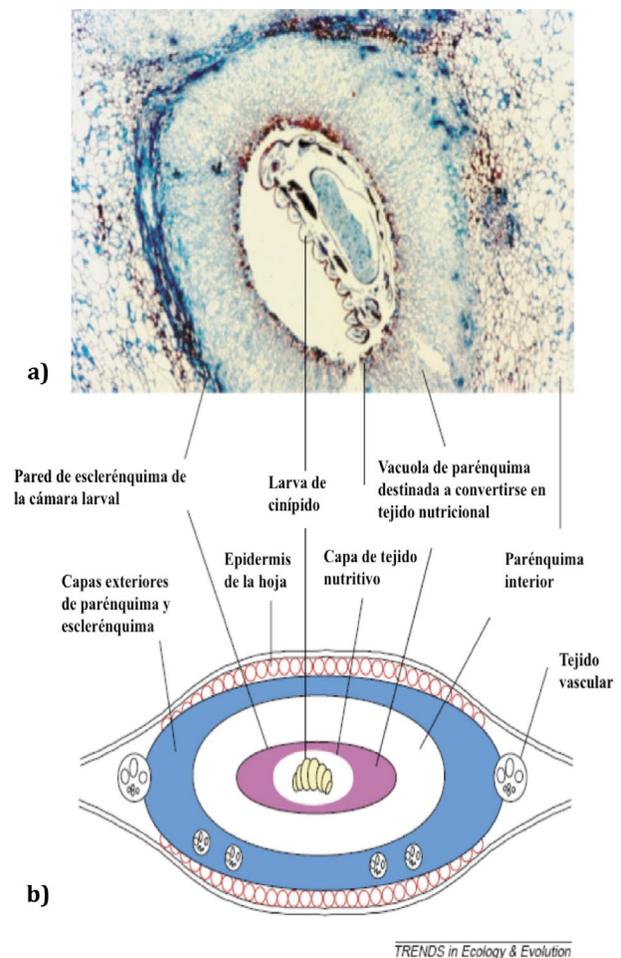


Figura 1. Esquema de la distribución de tejidos de agallas inducidas por cinípidos. Sección de una agalla inducida en tallo por *Diplolepis spinosa* (a). Distribución de los tejidos de agallas inducidas por *Diplolepis spinosa* (b). Tomada de Stone & Schönrogge (2003)

Existen tres etapas de formación de la agalla, la iniciación, el crecimiento y la maduración (Rohfritsch y Shorthouse, 1982;

Rey, 1992). La iniciación ocurre después de la oviposición por la avispa adulta dentro del tejido meristemático del hospedero, con una subsecuente necrosis y proliferación de las células debajo del huevo (Rey, 1992; Brooks y Shorthouse, 1997, 1998). El estadio de crecimiento consiste principalmente en la expansión celular, resultado por el cual ocurre el crecimiento de la agalla y de la cámara interna. La larva rasga sobre el tejido interior de la agalla durante el desarrollo y mientras la larva incrementa su tamaño, las capas celulares del tejido interno de la agalla disminuyen. Las células del parénquima son transformadas en células nutritivas, mientras que la larva rasga y muestra un incremento en la concentración de lípidos y proteínas, así como un incremento en amilasas, lo que se refleja en concentraciones más bajas de almidón (Bronner 1992; Rey, 1992; Brooks y Shorthouse 1998). Mientras la agalla alcanza la maduración, la proliferación celular cesa, la mayoría de los tejidos de la agalla se lignifican, la larva y la pupa maduran hasta la eclosión de los adultos. Estas tres etapas de formación de la agalla, representan reacciones químicas de sustancias análogas a las auxinas de las plantas, que son secretadas en la saliva del insecto en el momento de la oviposición o durante la alimentación de las larvas, alterando sus patrones de crecimiento y desarrollo en células, tejidos u órganos, desviando los recursos asignados al crecimiento vegetal para la formación de la agalla y permitiendo el desarrollo in situ de huevos y larvas (Ananthakrishnan, 1984; Nieves Aldrey, 1998; Foos y Rieske, 2004).

La capacidad de inducir agallas ha evolucionado muchas veces independientemente en diferentes organismos (Meyer, 1987). Particularmente en insectos, la inducción de agallas ha evolucionado en al menos siete ordenes diferentes (Meyer, 1987; Dreger-Jauffret y Shorthouse, 1992) y se han descrito más de 13,000 especies agrupadas en los siguientes ordenes: Homoptera, Diptera e Himenoptera que son los más comunes y diversos y en una menor proporción se encuentran los órdenes Thysanoptera, Hemiptera, Lepidoptera y Coleoptera (Nieves-Aldrey, 1998; Stone y Schönrogge, 2002; Shorthouse *et al.*, 2005). En todos estos taxa, la morfología de la gallas está determinada principalmente por el insecto y no por la planta hospedera (**Figura 2**). Por lo tanto, la agallas pueden ser consideradas como una extensión del fenotipo del insecto que es controlado por un grupo de genes (Stone, 2003). Las estructuras externas más complejas de agallas, como nectarios extra florales, revestimientos de pelos, espinas y resinas adhesivas, son inducidas por avispa de Cynipidos (Himenóptera) (Cornell, 1983; Price, 1987; Stone, 2002).

Especificidad de los cinípidos inductores de agallas

Los insectos inductores de agallas son un grupo de herbívoros muy especializados sobre sus plantas hospederas y sobre las partes u órganos de los cuales se alimentan (Cuevas-Reyes *et al.*, 2003, 2004a; Harper *et al.*, 2004). Las agallas son crecimientos atípicos de la planta, y desde el punto de vista evolutivo, las agallas parecen ser adaptaciones que permiten a algunos taxa de insectos alimentarse sobre tejidos de alta calidad nutricional, que les confieren protección contra enemigos naturales y el estrés ambiental (Nieves-Aldrey, 1998; Shorthouse *et al.*, 2005). Es más común que las agallas aparezcan sobre hojas y tallos, pero también se pueden encontrar sobre flores, frutos, ramas, troncos y raíces (Abrahamson *et al.*, 2003; Stone y Schönrogge, 2003).



Figura 2. Diversidad morfológica de agallas inducidas por avispas cynipidas en el género *Quercus* en México

La alta especialización de los insectos inductores de agallas sobre sus plantas hospederas pudo originarse como resultado de mecanismos de defensa de las plantas, restringiendo a los insectos a desarrollarse dentro de la agalla. Por lo tanto, la última defensa de la planta contra el insecto inductor de agallas es no activarse y no encapsular al insecto (Pujade-Villar, 2004).

Los cinípidos inductores de agallas presentan un alto grado de especificidad a la especie de encino en que se desarrollan, lo cual demuestra el grado de monofagia de estos insectos (Abrahamson y Weis 1987), restringiéndose a una sola especie de planta hospedera o a un número restringido de hospederos (Abrahamson *et al.*, 2003). Por ejemplo, los cinípidos que inducen agallas en alguna sección de los encinos como *Quercus* nunca inducen agallas en la sección Lobatae y viceversa (Abrahamson *et al.*, 2003), demostrando una alta especificidad de los cinípidos incluso por el órgano y especie de encino hospedero. Sin embargo, en algunos casos una especie de *Quercus* puede ser atacada por distintas especies de cinípidos y cada uno induce agallas morfológicamente diferentes (Shorthouse y Rohfritsch, 1992). Algunos autores sugieren que una mayor diversidad de cinípidos está asociada a especies de encinos que presentan una amplia distribución geográfica (Cornell y Washburn, 1979) y altas concentraciones de taninos en sus estructuras (Taper y Case, 1987, Abrahamson *et al.*, 2003). En la literatura se han descrito solo algunos casos como el de *Quercus turbinella* que está asociado a 20 especies de cinípidos inductores de agallas (Fernandes y Price, 1988). Particularmente, en México, *Quercus castanea* presenta 48 morfoespecies de agallas a lo largo de su distribución. A estas especies de plantas se les han denominado “super-hospederos” (Fernandes y Price, 1988; Fernandes *et al.*, 1996).

Significado adaptativo de las agallas

La evidencia disponible sugiere que el valor adaptativo de las agallas para cualquier insecto, está centrado en tres principales hipótesis generales que son mutuamente compatibles (Stone *et al.*, 2003). La hipótesis “nutricional” establece que el tejido de las agallas contiene mayor concentración de nutrientes y menores concentraciones de compuestos químicos defensivos que otros tejidos no agallados (Hartley 1998; Stone y Schönrogge, 2003). Sin embargo, los resultados en la literatura no son consistentes.

En algunos casos los compuestos químicos defensivos son menos abundantes en los tejidos de la agalla en comparación con tejidos normales desarrollados en la misma planta (Nyman y Julkunen-Titto, 2000), mientras que otros estudios indican que las agallas presentan mayores concentraciones de compuestos químicos como taninos y fenoles (Hartley 1998; Pascual-Alvarado *et al.*, 2008), los cuales en muchas plantas constituyen un factor importante de defensa vegetal contra herbívoros (Grayer y Harborne, 1994; Bennet y Walls-Grove, 1994). Incluso los insectos inductores de agallas son capaces de secuestrar estos compuestos defensivos durante el desarrollo de la agalla, lo que les confiere protección contra enemigos naturales (Hartley y Lawton, 1992; Hartley, 1998).

La “hipótesis del microambiente” establece que los tejidos de la agalla les confieren protección a los insectos de condiciones abióticas desfavorables como la desecación o “estrés hídrico” (Price, 1987; Crespi, 1997). Los insectos que se desarrollan dentro de tejidos de la agalla son a menudo “bañados” por aire húmedo y líquidos provenientes de los tejidos evitando el estrés hídrico (Shorthouse, 1992). Esta hipótesis es ampliamente aceptada como una ventaja selectiva de la inducción de agallas, pero muy poco se sabe sobre el impacto de la variación en la morfología sobre el microclima de la agalla (Cornell, 1987). Si evitar la desecación ha sido importante en la evolución de la forma de las agallas, se esperaría que agallas en hábitats xerofíticos muestran adaptaciones a la protección contra el estrés hídrico. Las modificaciones posibles podrían incluir la evolución de las agallas totalmente cerradas a un estado parcialmente abiertas, o la protección del insecto rodeando las capas de tejido ceroso o de corcho (Stone, 2003).

La “hipótesis del enemigo” sugiere que las estructuras de las agallas han sido seleccionadas para reducir la mortalidad impuesta por los enemigos naturales. En agallas completamente cerradas, todos los ataques por parasitoides ocurren través de tejidos de la agalla. Por lo tanto, la selección natural debería favorecer las modificaciones de la morfología de la agalla en estructuras fuertes que aumentarían la supervivencia del insecto (Hawkins, 1997). Sin embargo, las agallas no proveen protección contra depredadores no especialistas y patógenos, resultado en un ambiente que no es libre de enemigos naturales.

De estas tres hipótesis, sólo la de los enemigos naturales podría explicar la diversidad en la estructura de las agallas (Price *et al.*, 1987; Stone y Cook, 1998), un tema de especial relevancia dada la enorme diversidad de agallas de cinípidos en encinos (Stone *et al.*, 2002).

Ciclos de vida de los cinípidos inductores de agallas

Los cinípidos inductores de agallas presentan ciclos de vida de partenogénesis (i.e. heterogonia), es decir, presentan una alternancia obligada entre las generaciones reproductivas sexuales en primavera y la generación partenogenética (asexual) en verano/otoño (Pujade-Villar *et al.*, 1999; Stone *et al.*, 2002). Las dos generaciones de cinípidos difieren en el tamaño y en características morfológicas. Los cinípidos de la generación sexual son más pequeños y de vida más corta (en algunos casos menores a una semana e.g. *Andricus quercuscalicis*) (Stone *et al.*, 2002). Además, ambas generaciones pueden atacar al mismo órgano

pero producir agallas morfológicamente diferentes (Shorthouse y Rohfritsch, 1992). Debido a todas estas diferencias morfológicas, las dos generaciones de una sola especie en ocasiones han sido clasificadas como diferentes géneros, causando una confusión taxonómica (Melika y Abrahamson, 2000) y aunque la partenogénesis cíclica ha sido descrita en muchas especies de cinípidos, muchas especies son solo conocidas por una sola generación (Stone *et al.*, 2002).

Patrones globales de diversidad de agallas en el género *Quercus*

Los cinípidos inductores de agallas se distribuyen principalmente en las zonas templadas del Hemisferio Norte (región holártica). Se asocian exclusivamente al género *Quercus* y en general cada especie de cinípido está asociada a una especie de encino, o bien a un grupo de encinos estrechamente relacionados (Cornell y Washburn, 1979; Abrahamson *et al.*, 1998; Stone *et al.*, 2002). El género *Quercus* (Fagaceae) cuenta con aproximadamente 500 especies y se encuentra altamente diversificado a nivel mundial principalmente en los bosques templados del hemisferio Norte (Manos *et al.*, 1999). México cuenta con 161 especies del género *Quercus* y es considerado el mayor centro de diversificación y endemismo para el subgénero *Quercus* en América (Nixon, 1993; Valencia, 2004). La distribución global y los centros de riqueza de especies de los cinípidos está directamente relacionada con la distribución de sus plantas hospederas (Ronquist y Liljeblad, 2001; Csóka *et al.*, 2005). En Europa se han reportado alrededor de 280 especies de cinípidos, que representan todas las tribus de *Cynipidae* en las 25 especies de encinos atacadas por esos insectos reportadas para ese continente (Nieves-Aldrey, 2001). En México hay registro de 164 especies en 26 géneros de las cuales 134 son exclusivas para el país (Kinsey, 1936). Sin embargo, los valores aún son inciertos y algunos autores sugieren que la mayor riqueza de avispas asociadas a los encinos se encuentra en el Neártico, particularmente en México donde se estima que existen 700 especies en 29 géneros (Weld, 1957, 1959, 1960).

Los patrones generales de diversidad de insectos inductores de agallas, están asociados además a factores abióticos o ambientales como al estrés hídrico (Fernández & Price 1988), la fertilidad del suelo (Blanche y Westoby, 1995; Cuevas-Reyes *et al.*, 2003), así como a factores bióticos como son la diversidad de plantas, la complejidad estructural de plantas hospederas, formas de crecimiento, la edad de la planta, la defensa y la calidad nutricional (Cuevas-Reyes *et al.*, 2004a, 2004b; Cuevas-Reyes *et al.*, 2006). Algunos estudios demuestran que las especies de plantas hospederas con mayor distribución geográfica, generalmente soportan faunas de insectos fitófagos mayores que aquellas con distribución restringida (Price, 1980; Strong *et al.*, 1984). En sitios templados, la mayor riqueza de especies de insectos inductores de agallas (en relación a la humedad registrada en el ambiente), se ha encontrado en sitios xéricos y una menor riqueza en sitios mésicos (Price *et al.*, 1991; Cuevas-Reyes, 1998).

Los insectos inductores de agallas requieren de tejidos específicos habiendo evidencia que la oviposición y desarrollo particularmente de especies de Cinípidos pueden ser sensibles a los atributos de las plantas hospederas incluido el genotipo, la edad, el tamaño, la fenología y el estado nutricional de las plantas

(Askew, 1975; Stille 1985; Eliason, 2000; Pires, 2000). Por lo tanto, los atributos de las plantas hospederas son fundamentales para determinar la estructura de los insectos inductores de agallas, siendo la diversidad de especies de insectos dependiente de los sitios de reacción (i.e. formación de la agalla) y factores indirectos como el clima, que pueden alterar los sitios y modificar la estructura de la comunidad de insectos inductores de agallas (Weis, 1988; Cuevas-Reyes, 1998).

Comunidad de las agallas de encino inducidas por cinípidos

Otra característica importante asociada a las agallas inducidas por cinípidos, es que se les considera como un microcosmos de intensa actividad ecológica debido a que soportan al menos tres niveles tróficos diferentes (i.e. tejido de la agalla, avispas inductoras de agallas e inquilinos, parasitoides y depredadores) lo cual las convierte en una comunidad compleja e interesante para estudios de tipo ecológico y evolutivos (Nieves-Aldrey, 2001; Ronquist y Liljeblad, 2001; Hayward y Stone, 2005). La interacción entre los tres niveles puede ser compleja, los enemigos naturales comúnmente causan una alta mortalidad en las poblaciones de cinípidos inductores de agallas asociados a los encinos (Schönrogge *et al.*, 1999; Stone *et al.*, 1995; Washburn y Cornell, 1981), ejerciendo un control top-down, como es el caso de la extinción del cinípido *Xanthoterax politum* por dos inquilinos letales *Periclistus* sp. y *Synergus* sp. (Washburn y Cornell, 1981).

Las especies de insectos que inducen la formación de agallas presentan una rica fauna de enemigos naturales, incluyendo depredadores, inquilinos y parasitoides, siendo, muchos de estos específicos en sus agallas hospederas (Price, 2005). Se ha determinado que el principal factor de mortalidad de algunas especies de agallas es el parasitismo (Cooper y Rieske, 2010). Se pueden considerar como controladores o reguladores de las poblaciones, debido a que la tasa de mortalidad de las agallas de Cinípidos es muy alta. Algunos autores de hecho sugieren que la diversidad de la comunidad de Cinípidos de encinos se debe en parte a la abundancia y diversidad de insectos inquilinos, los cuales actúan como recurso adicional del hospedero para los parasitoides de los insectos inductores de agallas (Stone *et al.*, 2002). Como consecuencia los insectos inductores de agallas han respondido ha estos ataques de enemigos naturales desarrollando estructuras en las agallas para defenderse, como espinas y vellos en la superficie, la dureza aumentada, mayor espesor del tejido de la agalla, cámaras falsas y secreción de néctar para atraer hormigas (Hayward y Stone, 2005). Agallas de tamaño similar difieren en su morfología y a menudo forman asociaciones de comunidades de parasitoides muy similares (Stone y Schönrogge, 2003), cambios en el tamaño y estructura durante el desarrollo de un tipo dado de agalla puede reducir el tiempo de ataque del parasitoide. En su mayoría las agallas son lo bastante grandes cuando maduran, por lo que solo parasitoides con oviposidores grandes puede atacar al inductor, sin embargo existen periodos de tiempo, llamados “ventanas de oportunidades” en donde los parasitoides con oviposidores cortos son capaces de atacar una agalla antes de que este físicamente fuera de su alcance (Stone y Schönrogge, 2003). Por ejemplo, en un estudio que encontró que los herbívoros que se alimentan de tejido externo foliar fueron más vulnerables a los depredadores, los minadores de

hojas a parasitoides primarios, los insectos inductores de agallas a parasitoides e hiperparasitoides Memmott *et al.* 2000 (Figura 3).

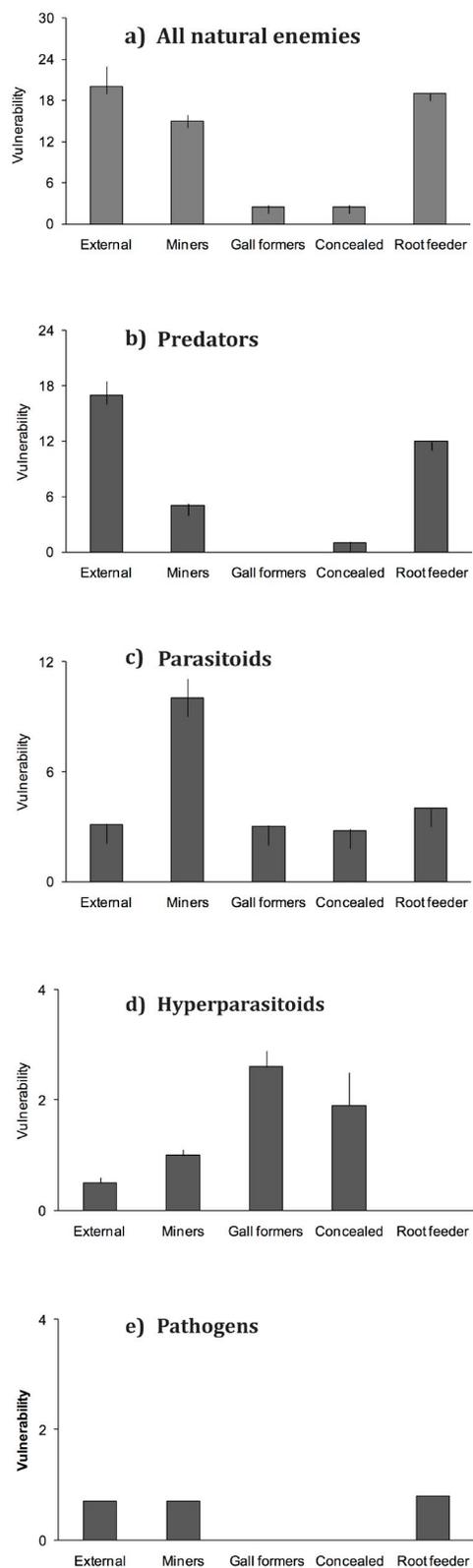


Figura 3. Efectos del tipo de alimentación (gremio) sobre la vulnerabilidad de los herbívoros (estimado como el número de especies depredadas) por: (a) Todos los enemigos naturales; (b) Depredadores; (c) Parasitoides primarios; (d) Hiperparasitoides y (e) Patógenos. Tomada de Memmott *et al.* 2000.

La dureza y espesor del tejido de la agalla también son importantes para la defensa debido que se ha demostrado que agallas de tamaño grande y con capas de esclerénquima gruesas rodeando la cámara de la larva se correlacionan negativamente con la abundancia de parasitoides (Cooper y Rieske, 2010). Por lo tanto, los componentes básicos de las agallas son las plantas hospederas, los inquilinos y los parasitoides y depredadores.

Plantas hospederas.

Los insectos inductores de agallas en general, requieren de tejidos específicos de sus plantas hospederas en cierta etapa de desarrollo habiendo evidencia de una alta sensibilidad a los atributos del hospedero como genotipo, edad, tamaño, fenología y estado nutricional (Askew, 1984; Ejlsen A. 1978; Eliason y Potter, 2000). El tiempo y el sitio de oviposición son cruciales para el desarrollo de las agallas (Weis *et al.*, 1988; Whitham, 1986). Diversos estudios han mostrado evidencia de que los efectos bottom-up son importantes en las interacciones cinípido-planta hospedera (Stone *et al.*, 2002), sin embargo, aunque no hay duda de que los cinípidos pueden causar un gran daño e incluso matar a sus plantas hospederas (Crawley y Long, 1995; Kato y Hijii, 1997), ningún estudio ha mostrado claramente los efectos top-down de estas avispas sobre la dinámica poblacional de los encinos (Stone *et al.*, 2002).

Inquilinos.

El término inquilino proviene del latín inquilinus y se refiere a un organismo que vive como comensal en el hábitat de otra especie. Los inquilinos de las agallas incluyen moscas, escarabajos, palomillas, pero principalmente son cinípidos inquilinos que pertenecen a la tribu Synergini (Csóka *et al.*, 2005) que son insectos que perdieron la habilidad de inducir agallas, pero pueden inducir el desarrollo de cámaras larvales con tejido nutritivo, induciendo sus propias células nutritivas, alargan y modifican a la agalla y algunos retardan el crecimiento de la agalla. (Shorthouse, 1973; Ronquist, 1999; Hayward y Stone, 2005). Existe un registro de 128 especies de inquilinos de los géneros *Ceroptres*, *Saphronecrus*, *Synergus*, y *Synophrus*, que presentan una alta especificidad a sus hospederos (Csóka *et al.*, 2005). Algunos inquilinos frecuentemente matan a los agalleros. Los inquilinos inducen sus propias células nutritivas, alargan y modifican a la agalla y algunos retardan el crecimiento de la agalla. El género *Periclistus* es su inquilino que mata al agallero y redirige a la agalla “endoagallas” (Ronquist, 1994).

Parasitoides.

Los parasitoides han tenido un papel importante sobre la diversidad de cinípidos ya que reducen el número de cinípidos permitiendo disminuir la competencia y la coexistencia de muchas especies (Stone *et al.*, 2002). Todos los parasitoides conocidos que atacan a los cinípidos son avispas que incluyen miembros de las familias Ichneumonidae, Braconidae, y Chalcidoidea, que son las más importantes en términos de riqueza de especies y nivel de mortalidad (Askew, 1984; Wiebes-Rijks y Shorthouse, 1992; Stone *et al.*, 2002; Hayward y Stone, 2005). Son responsables del 40-100% de mortalidad de los cinípidos. Los parasitoides varían en su especificidad al hospedero. Las comunidades de cinípidos

en encinos se caracterizan por gran número de especies polífagos y un número limitado de parasitoides especialistas (Askew, 1984). Sin embargo, diferentes tribus de la familia *Cynipidae* son comúnmente atacado por los mismos géneros de parasitoides (Csóka *et al.*, 2005). Pueden ser endo o ectoparasitoides. Todos los endoparasitoides y los ectoparasitoides más grandes atacan solo inductores de agallas en lugar de inquilinos (Hayward y Stone, 2005). La mayoría de los parasitoides atacan las agallas mediante la penetración del tejido con sus oviposidores y depositan uno o más huevos en la superficie o en el interior de la larva en desarrollo. Después de que los huevos eclosionan, las larvas del parasitoide consumen al hospedero en desarrollo. Algunos parasitoides son dominantes y otros incidentales o especies satélite.

Askew (1984) señala que los principales factores que influyen la composición de la comunidad de parasitoides son la fenología donde los parasitoides tienen que ovipositar dentro de una ventana de tiempo de desarrollo del hospedero y de la agalla. Existe sucesión temporal de los parasitoides que atacan en las agallas jóvenes y las maduras. Muchos parasitoides atacan al inicio de la formación de la agalla, su ataque varía entre años y sitios (Craig *et al.*, 1990; Stone y Schönrogge, 2003; Hayward y Stone, 2005). La localización de la agalla en la planta hospedera es otro factor importante que afecta la composición de parasitoides debido a que la distribución en parches de las agallas de cinípidos ha promovido la especificidad de los parasitoides a la planta hospedera (Askew, 1984). Finalmente, la estructura y ubicación de la agalla de ambas generaciones de cinípidos son muy diferentes, lo que abre la posibilidad de que la alternancia de fenotipos sea favorecida por la selección natural, al permitirles reducir la mortalidad causada por enemigos como los parasitoides, que reconocen sólo uno de los dos fenotipos en el ciclo de vida (Pujade-Villar *et al.*, 1999; Hayward y Stone, 2005). Las agallas de un tamaño similar que se desarrollan en la misma parte de la planta al mismo tiempo, presentan comunidades similares de parasitoides (Askew, 1984; Hayward y Stone, 2005). Por lo tanto, la divergencia morfológica de las agallas puede ser interpretada como una respuesta evolutiva de los cinípidos para reducir la eficiencia de los parasitoides creando un espacio libre de enemigos, y el resultado es que se pueden encontrar varias especies de cinípidos localmente a pesar de las altas tasas de parasitismo. Tal es el caso de los “superhospederos” asociados a por lo menos 15 cinípidos inductores de agallas. Abrahamson y Weis (1987), proponen que la respuesta evolutiva a incrementar el tamaño de la agalla pudo ocurrir a través de cambios en la habilidad de estimular tejidos y el tiempo de oviposición en el pico reactivo de la planta. Las agallas de cinípidos multiloculadas y más grandes presentan menores tasas de parasitismo.

Depredadores.

Algunos Lepidopteros pueden causar una alta mortalidad en agallas inducidas en hojas, al consumir la hoja o el tejido de la agalla. Tal es el caso de la extinción de tres especies de *Neuroterus* en Dinamarca debido al consumo de agallas en hojas por una oruga (Ejlsen, 1978). También son conocidos depredadores vertebrados como pájaros carpinteros y los roedores que pueden abrir incluso agallas grandes y muy lignificadas, mientras que pequeñas aves insectívoras pueden causar mortalidad significa-

tiva en las agallas de paredes delgadas (Csóka, 1997; Schönrogge et al., 1999).

Dispersión de los cinípidos

Para todos los insectos inductores de agallas una limitación importante es la distribución de sus plantas hospedadas. Los cinípidos tienen 3 formas de dispersión: 1) por medio de las agallas en las plantas; 2) por el intercambio humano de las agallas, y 3) Vuelo (Sunnucks et al., 1994). Sin embargo la dispersión por vuelo es limitada, los cinípidos generalmente caminan dentro de los árboles y rara vez se observa volando, sugiriendo la posibilidad de un mayor movimiento dentro de los árboles que entre árboles, lo que contribuye a la distribución parchada de los cinípidos entre hospederos. Aunque otros autores sugieren que los cinípidos pueden desplazarse a grandes distancias (Hardy y Cheng, 1986; Ros-Farré y Pujade-Villar, 1998).

Conclusiones

Los cynípidos inductores de agalla representan un taxa clave debido a las múltiples interacciones tróficas que presentan tanto con enemigos naturales e inquilinos como con sus plantas hospedadas, siendo modelos ideales de estudio en Ecología de comunidades en procesos “top down” y “bottom up”. Si bien los estudios sobre insectos inductores de agallas asociados a encinos se han incrementado en los últimos años, los principales aspectos de la biología de cinípidos siguen generando preguntas sobre los mecanismos genéticos y moleculares involucrados en la inducción de agallas. Esta falta de conocimiento hace que el análisis cuantitativo en las interacciones entre especies de *Quercus* y los *Cynipidae* sea difícil de estimar en la naturaleza. Nuevos enfoques utilizando técnicas moleculares ofrecen la posibilidad de una rápida resolución de los ciclos de vida y su especificidad de los cynípidos.

Considerando que solo se han estudiado las interacciones de insectos inductores de agallas en 40 de las 500 especies de encinos reconocidas a nivel mundial, todavía falta mucho por entender tanto el papel estructural y funcional de los encinos como sitios que albergan una alta diversidad de especies de insectos inductores de agallas, parasitoides, inquilinos y depredadores en sistemas templados, como los procesos y mecanismos genéticos, bioquímicos y fisiológicos involucrados en la inducción de estructuras tan especializadas como las agallas.

Agradecimientos

Pablo Cuevas-Reyes agradece tanto al proyecto “El papel de las especies de *Quercus* en la captura de Carbono y su respuesta al Cambio Climático Global: una aproximación regional en la cuenca de Cuitzeo Clave: 0107430 Fondo Sectorial SEMAR-NAT-CONACYT” como al proyecto “Diversidad y estructura de ensamblajes tróficos de insectos minadores, inductores de agallas y parasitoides asociados a *Quercus castanea* a lo largo de un gradiente hídrico en la Cuenca de Cuitzeo” Consejo de la Investigación Científica, UMSNH por su financiamiento.

Referencias

- Abrahamson WG, Weis AE. 1987.** Nutritional ecology of arthropod gall makers. In *Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates*, eds. Slansky, F.Jr, J.G. Rodriguez. John Wiley & Sons, Inc., New York, pp. 235–258.
- Abrahamson WG, Melika G, Scrafford R, Csóka G. 1998.** Gall-inducing insects provide insights into plant systematic relationships. *American Journal of Botany* 85: 1159–1165.
- Abrahamson WG, Hunter MD, Melika G, Price PW. 2003.** Cynipid gall-wasp communities correlate with oak chemistry. *Journal of Chemical Ecology* 29: 209–223.
- Allison SA, Schultz JC. 2005.** Biochemical responses of chestnut oak to chestnut oak to a galling cynipid. *Journal of Chemical Ecology* 31: 151–166.
- Ananthkrishnan TN. 1984.** Adaptive strategies in cecidogenous insects. In *The biology of gall insects*, ed. TN Ananthkrishnan. Oxford y IBH, New Delhi, pp. 1–9.
- Askew RR. 1975.** The organization of chalcid-dominated parasitoid communities centered upon endophytic hosts. In *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*, ed. PW Price, pp. 130–153. Plenum New York.
- Askew RR. 1984.** The biology of gallwasps. In *The biology of galling insects*, ed. TN Ananthkrishnan. New Delhi: Oxford and IBH Publishing Co, pp. 223–271.
- Bennett RN, Wallsgrove RM. 1994.** Secondary metabolites in plant defense mechanisms. *Plant Physiology* 127: 617–633
- Blanch KR, Westoby M. 1995.** Gall-forming insect diversity is linked to soil fertility via host plant taxon. *Ecology* 76: 23–37.
- Bronner R. 1992.** The role of nutritive cells in the nutrition of cynipids and cecidomyiids. In *Biology of insect-induced galls*, eds. JD Shorthouse, O Rohfritsch, pp 118–140. Oxford University Press, New York.
- Brooks SE, Shorthouse JD. 1997.** Biology of the rose stem galler *Diplolepis nodulosa* (Hymenoptera: Cynipidae) and its associated component community in central Ontario. *Canadian Entomologist* 129: 1121–1140.
- Brooks SE, Shorthouse JD. 1998.** Developmental morphology of stem galls of *Diplolepis nodulosa* (Hymenoptera: Cynipidae) and those modified by the inquiline *Periclistus pirata* (Hymenoptera: Cynipidae) on *Rosa blanda* (Rosaceae). *Can. J. Bot.* 76: 365–81
- Cooper WR, Rieske LK. 2010.** Gall structure affects ecological associations of *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu (Hymenoptera: Cynipidae). *Environmental Entomology* 39:787–797.
- Cornell HV. 1983.** The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by *Cynipidae* (Hymenoptera): why and how?. *American Midland Naturalist* 110: 225–23.
- Cornell HV, Washburn JO. 1979.** Evolution of the richness-area correlation for cynipid gall wasps on oak trees: a comparison of two geographic areas. *Evolution*. 33: 257–274.
- Cornell HV, Lawton JH. 1992.** Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61: 1–12.
- Craig TP, Itami JK, Price PW. 1990.** The window of vulnerability for a shoot-galling sawfly to attack by a parasitoid. *Ecology*. 71: 1471–

1482.

- Crawley MJ, Long CR. 1995.** Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur*. *Journal of Ecology* 83: 683–96
- Crespi BJ, Carmean DA, Chapman TW. 1997.** Ecology and evolution of galling thrips and their allies. *Annual Review of Entomology* 42: 51–71
- Csóka Gy. 1997.** Plant Galls. *Budapest: Agroinform*. pp 160.
- Csóka Gy, Stone GN, Melika G. 2005.** The biology, ecology and evolution of gall wasps. In *Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods*, eds. A Raman, CW Schaefer, TM. Withers. *Enfield, New Hampshire: Science Publishers*, pp. 573–642.
- Cuevas-Reyes P. 1998.** Patronos locales de la riqueza de especies de dos gremios de insectos en la estación de Biología Chajul en la Selva Lacandona, Chiapas, Mexico, Tesis profesional Facultad de Ciencias- UNAM. *México, D.F.* pp. 103.
- Cuevas-Reyes P, Siebe C, Martínez-Ramos M, Oyama K. 2003.** Species richness of gall-forming insect in a tropical rain forest: Correlations with plant diversity and soil fertility. *Biodiversity and Conservation* 3: 411–422.
- Cuevas-Reyes P, Quesada Hanson M, Dirzo R, Oyama K. 2004a.** Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forests: The importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology* 92:707–716.
- Cuevas-Reyes P, Quesada M, Siebe C, Oyama K. 2004b.** Spatial patterns of herbivory by gall-forming insects: A test of the soil fertility hypothesis in a Mexican tropical dry forest. *Oikos*. 107: 181–189.
- Cuevas-Reyes P, Quesada M, Oyama K. 2006.** Abundante and leaf damage caused by gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica*. 38: 107–115.
- Davey MR. 1994.** Agrobacterium-induced crown gall and hairy root disease: their biology and application to plant genetic engineering. In *Plant galls organisms, interactions, populations*, ed. MAJ Williams. *Clarendon Press*, pp. 9–56.
- Dreger-Jauffret F, Shorthouse JD. 1992.** Diversity of gall-inducing insects and their galls. In *Biology of insect-induced galls*, eds. JD Shorthouse, O Rohfritsch, pp. 8–34. Oxford University Press, New York.
- Ejlersen A. 1978.** The spatial distribution of spangle galls (*Neuroterus* spp.) on oak (*Hymenoptera: Cynipidae*). *Entomol. Med.* 46: 19–25
- Eliason EA, Potter DA. 2000.** Budburst phenology, plant vigor, and host genotype effects on the leaf-galling generation of *Callirhytis cornigera* (*Hymenoptera: Cynipidae*) on pin oak. *Environmental Entomology* 29: 1199–207
- Fay PA, David FA, Knapp AK. 1996.** Plant tolerance of gall-insect attack and gall-insect performance. *Ecology*. 77: 521–534
- Fernandes GW, Price PW. 1988.** Biogeographical gradients in galling species richness tests of hypotheses. *Oecologia*. 76: 161–167.
- Fernandes GW, Carneiro MAA, Lara A, Allain CF, Andrade GI, Reis TR, Silva IM. 1996.** Gallling insects on neotropical species of *Baccharis* (Asteraceae). *Tropical Zoology* 9: 315–332.
- Foss LK, Rieske LK. 2004.** Stem galls affect oak foliage with potential consequences for herbivory. *Ecological Entomology* 29: 273–280.
- Grayer RJ, Harborne JB. 1994.** A survey of antifungal compounds from higher plants 1982–1993. *Phytochemistry*. 37: 19–42.
- Hardy AC, Cheng L. 1986.** Studies in the distribution of insects by aerial currents. III. *Insect drift over the sea*. *Ecological Entomology* 11: 283–290.
- Harper LJ, Shornrogge K, Lim KY, Francis P, Lichtenstein CP. 2004.** Cynipid galls: Insect-induced modifications of plant development create novel plant organs. *Plant Cell Environment* 27: 327–335.
- Hartley SE, Lawton JH. 1992.** Host manipulation by gall-insects: A test of the nutrition hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 61: 113–119.
- Hartley SE. 1998.** The chemical composition of plant galls: Are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former. *Oecologia*. 113: 492–501.
- Hawkins BA, Cornell HV, Hochberg ME. 1997.** Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology*. 78: 2145–2152.
- Hayward A, Stone GN. 2005.** Oak gall wasp communities: evolution and ecology. *Basic and Applied Ecology* 6:435–443.
- Hori K. 1992.** Insect secretions and their effect on plant growth, with special reference to hemipterans. In *Biology of insect-induced galls*, eds. JD Shorthouse, Rohfritsch O, pp. 157–170. New York, USA: Oxford University Press.
- Hori K, Endo M. 1977.** Metabolism of ingested auxins in the bug *Lygus* sp.: conversion of indole-3-acetic acid and gibberellin. *Journal of Insect Physiology* 23: 1075–1080.
- Kaldewey H. 1965.** Wachstumsregulatoren aus pflanzengallen und larven der gallenbewohner. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 78: 73–84.
- Kato K, Hiji N. 1997.** Effects of gall formation by *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu (Hym., *Cynipidae*) on the growth of chestnut trees. *Journal and Applied Entomology Z. Angew. Entomology* 121: 9–15
- Kinsey AC. 1936.** The origin of higher categories in Cynips. *Indiana University Publications, Science Series*, pp. 334.
- Leblanc DA, Lacroix CR. 2001.** Developmental potential of galls induced by *Diplolepis rosae* (*Hymenoptera: Cynipidae*) on the leaves of *Rosa virginiana* and the influence of *Periclistus* species on the *Diplolepis rosae* galls. *International Journal of Plant Science* 162: 29–46
- Mani MS. 1964.** Ecology of plant galls. *Dr W Junk, The Hague*.
- Manos PS, Doyle JJ, Nixon KC. 1999.** Phylogeny biogeography and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 333–349.
- Mapes CC, Davies PJ. 2001a.** Cytokinins in the ball gall of *Solidago altissima* and in the gall forming larvae of *Eurosta solidaginis*. *New Phytologist* 151: 203–212.
- Mapes CC, Davies PJ. 2001b.** Indole-3-acetic acid and ball gall development on *Solidago altissima*. *New Phytologist* 151:195–202.
- Melika G, Abrahamson WG. 2000.** Review of the cynipid gall wasp of the genus *Loxaulus* Mayr (*Hymenoptera: Cynipidae*) with descriptions of new species. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 102: 198–211
- Memmott J, Martínez ND, Cohen JE. 2000.** Predators, parasitoids, and pathogens: species richness, trophic generality and body sizes in

- natural food webs. *Journal of Tropical Ecology* 69: 1–15.
- Meyer J. 1987.** Plant galls and gall inducers. *Gebriüder Borntraeger Verlags buchhandlung Science Publishers, Berlin*, pp. 291.
- Nieves-Aldrey JL. 1998.** Insectos que inducen la formación de agallas en plantas: Una fascinante interacción ecológica y evolutiva. *Boletín SEA* 23:3–12.
- Nieves-Aldrey JL. 2001.** *Hymenoptera, Cynipidae*. In *Fauna Ibérica*. Ramos, eds. MA. Vol. 16. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. pp. 636.
- Nixon KC. 1993.** The genus *Quercus* in Mexico. In *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*, eds. TP Ramamoorthy, R Bye, A Lot, J Fa. Oxford University Press. New York, New York. USA, pp. 447–458.
- Nyman T, Widmer A, Roininen H. 2000.** Evolution of gall morphology and host–plant relationships in willow-feeding sawflies (*Hymenoptera: Tenthredinidae*). *Evolution*. 54: 526–533.
- Oyama K, Pérez-Pérez M, Cuevas-Reyes P y Luna-Reyes R. 2003.** Regional and local species richness of gall-forming insects in two tropical rain forest in México. *Journal of Tropical Ecology* 19: 595–598
- Pascual-Alvarado E, Cuevas-Reyes P, Quesada-M, Oyama K. 2008.** Interactions between galling insects and leaf-feeding insects: the role of plant phenolic compounds and their possible interference with herbivores *Journal of Tropical Ecology* 24: 329–336
- Pires CSS, Price PW. 2000.** Patterns of host plant growth and attack and establishment of gall-inducing wasp (*Hymenoptera: Cynipidae*). *Environmental Entomology* 29: 49–54
- Price PW, Bouton CE, Gross P, Mc-Pheron BA, Thompson JN, Weis A. 1980.** Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review Ecology and Systematics* 11:41–65
- Price PW, Fernandes GW, Waring GL. 1987.** Adaptive nature of insect galls. *Environmental Entomology* 16:15–24.
- Price PW, Pschorn HW. 1988.** Are galling insects protected against parasitoids than exposed feeders? *A test using tenthredinid sawflies*. *Ecological Entomology* 13: 195–205
- Price PW. 1991.** Patterns in communities along latitudinal gradients. In *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*, eds. PW Price, TM Lewinsohn, GW Fernandes, WW Benson, pp. 51–69. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Price PW. 2005.** Adaptive radiation of gall-inducing insects. *Basic and Applied Ecology* 6: 413–421.
- Pujade-Villar J, Bellido, Segú G, Melika G. 1999.** Current state of knowledge of heterogony in *Cynipidae* (*Hymenoptera, Cynipoidea*). *Ses. Entomol.* 11:85–105.
- Rey LA. 1992.** Developmental morphology of two types of hymenopterous galls. In *Biology of Insect-Induced Galls*, eds. JD Shorthouse, O Rohfritsch, pp. 87–101. Oxford University Press, New York, USA.
- Rohfritsch O, Shorthouse JD. 1982.** Insect galls. In *Molecular biology of plant tumors*, eds. G Kahl, JS Schell. Academic Press. New York, pp. 131–152.
- Ronquist F. 1994.** Evolution of parasitism among closely related species: phylogenetic relationships and the origin of inquilineism in gall wasps (*Hymenoptera, Cynipidae*). *Evolution*. 48:241–66
- Ronquist F. 1999.** Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zoologica Scripta*. 28:139–164.
- Ronquist F, Liljeblad J. 2001.** Evolution of the gall wasp-host plant association. *Evolution*. 55:2503–2522.
- Ros-Farré P, Pujade-Villar J. 1998.** Inquilinos y parasitoides de las agallas del género *Plagiotrochus* Mayr colectadas en el Nordeste de la península Ibérica. *Boletín de la Sociedad Española de Entomología* 22:115–143.
- Schönrogge K, Walker P, Crawley MJ. 1999.** Complex life-cycles in *Andricus kollari* (*Hymenoptera, Cynipidae*) and their impact on associated parasitoid and inquiline species. *Oikos*. 84:293–301.
- Shorthouse JD. 1973.** The insect community associated with rose galls of *Diplolepis polita* (*Cynipidae, Hymenoptera*). *Quaestiones Entomologicae* 9:55–98.
- Shorthouse JD, Rohfritsch O. 1992.** Biology of insect-induced galls. Oxford University Press, Oxford.
- Schultz BB. 1992.** Insect herbivores as potential causes of mortality and adaptation in gall-forming insects. *Oecologia*. 90: 297–299.
- Shorthouse JD, Wool D, Raman A. 2005.** Galls- inducing insects- Nature's most. *Basic and Applied Ecology* 6: 407–411.
- Stille B. 1985.** Population genetics of the parthenogenetic gall wasp *Diplolepis rosae* (*Hymenoptera, Cynipidae*). *Genetica*. 67: 145–151.
- Stone GN, Schönrogge K, Crawley MJ, Fraser S. 1995.** Geographic variation in the parasitoid community associated with an invading gallwasp, *Andricus quercuscalicis* (*Hymenoptera: Cynipidae*). *Oecologia*. 104:207–17
- Stone GN, Cook JM. 1998.** The structure of cynipid oak galls: Patterns in the evolution of an extended phenotype. *Proceedings of the Royal Society, London, B*, 265, 979–988.
- Stone GN, Schönrogge K, Atkinson RJ, Bellido D, Pujade-Villar J. 2002.** The population biology of oak gall wasps (*Hymenoptera: Cynipidae*). *Annual Review of Entomology* 47: 633–668.
- Stone GN, Schönrogge K. 2003.** The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology and Evolution* 18:512–522.
- Strong DR, Lawton JH, Southwood R. 1984.** Insects on plants: community patterns and mechanisms. *Blackwell Scientific. Oxford. England*.
- Sunnuck PJ, Stone GN, Schönrogge K, Csóka G. 1994:** The biogeography and population genetics of the invading gall wasp *Andricus quercuscalicis* (*Hymenoptera: Cynipidae*) in Plant Galls. In: *Systematic Association Special*, ed. MJ Williams, pp. 351–68. Clarendon Press, Oxford.
- Taper ML, Case TJ. 1987.** Interactions between oak tannins and parasite structure: unexpected benefits of tannins to gall-wasps. *Oecologia*. 71: 254–61.
- Valencia S. 2004.** Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 75: 33–53.
- Washburn JO, Cornell HV. 1981.** Parasitoids, patches and phenology their possible role in the local extinction of a cynipid gallwasp population. *Ecology*. 62:1597–607
- Weis AE, Walton R, Crego CL. 1988.** Reactive tissue sites and the population biology of gall makers. *Annual Review of Entomology* 33:467–486.

- Weld LH. 1957.** Cynipid Galls of the Pacific Slope. *Ann Arbor, MI: Privately printed*, pp. 64.
- Weld LH. 1959.** Cynipid Galls of the Eastern United States. *Ann Arbor, MI: Privately printed*, pp. 124.
- Weld LH. 1960.** Cynipid Galls of the Southwest. *Ann Arbor, MI: Privately printed*, pp. 35.
- Whitham TG. 1986.** Costs and benefits of territoriality: behavioral and reproductive release by competing aphids. *Ecology*. 67:139–47.
- Wiebes-Rijks AA, Shorthouse JD. 1992.** Ecological relationships of insects inhabiting cynipid galls. *In Biology of insect-induced galls*, eds. JD Shorthouse, O Obfritsch . Oxford University Press, New York, pp. 238–257.
- Wolfe ML. 1997.** Differential flower herbivory and gall formation on males and females of *Neea psychotriodes*, a dioecious tree. *Biotropica*. 29: 169-174