

## **INSECTOS INDUCTORES DE AGALLAS EN AMÉRICA LATINA: ECOLOGÍA, IMPORTANCIA Y NUEVAS PERSPECTIVAS**

### **JULIO MIGUEL GRANDEZ-RIOS**

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás. CEP: 74001-970, Goiânia, Goiás, Brazil. E-mail: jgrandezrios@yahoo.com

### **ROOSEVELT GARCÍA-VILLACORTA**

Institute of Molecular Plant Sciences, University of Edinburgh, Edinburgh, United Kingdom. E-mail: roosevelt.garcia@gmail.com

### **PABLO CUEVAS-REYES**

Laboratorio de Ecología de Interacciones Bióticas, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, C.P. 58060, Morelia, Michoacán, México. E-mail: pcragalla@gmail.com

### **WALTER SANTOS DE ARAÚJO**

Laboratório de Interações Ecológicas e Biodiversidade, Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, CEP: 74001-970, Goiânia, Goiás, Brazil. E-mail: walterbioaraujo@yahoo.com.br

**RESUMEN:** La inducción de agallas en plantas representa tanto modificaciones morfológicas como fisiológicas de órganos y tejidos vegetales causados por insectos endófagos. En el presente estudio, se realizó una revisión sobre los avances y desafíos para el estudio de este gremio de insectos, así como, la diversidad estimada de insectos agalladores y sus plantas hospederas en América Latina. Encontramos que la mayoría de estudios de insectos inductores de agallas durante el periodo 1950-2013 fueron realizados en Brasil y México, que en conjunto contribuyeron con cerca del 80% de la producción científica latinoamericana. Para América Latina, los insectos que inducen agallas pertenecen principalmente: Diptera (500 spp.), Hemiptera (111 spp.), Hymenoptera (36 spp.), Coleoptera (20 spp.), Lepidoptera (19 spp.) y Thysanoptera (2 spp.). Fabaceae y Asteraceae son las principales familias hospederas de insectos que inducen agallas. Nosotros estimamos que deben existir cerca de 15,407 especies de insectos inductores de agallas en América Latina, siendo que Brasil (5,540), México (4,286), Colombia (4,194) y Perú (3,090) tendrían el mayor número esperado de especies agalladores.

**PALABRAS-CLAVES:** insectos agalladores, interacciones planta-insecto, plantas hospederas, riqueza de especies.

### **GALL-INDUCING INSECTS IN LATIN AMERICA: ECOLOGY, IMPORTANCE AND NEW PERSPECTIVES**

**ABSTRACT:** The induction of galls in plants represents both morphological and physiological changes of plant organs and tissues caused by endophagous insects. In the present study, we review the current advances and challenges for the study of this insect guild as well as estimate the diversity of insect galls and their host plants in Latin America. We found that most studies of gall-inducing insects during the period of 1950-2013 was done in Brazil and Mexico, which together contributed almost 80% of the scientific production in Latin American. In Latin America, galling insects belong mainly to Diptera (500 spp.), Hemip-

tera (111 spp.), Hymenoptera (36 spp.), Coleoptera (20 spp.), Lepidoptera (19 spp.) and Thysanoptera (2 spp.). Fabaceae and Asteraceae are the main host families of gall-inducing insects. We estimate that it may exist about 15,407 species of gall-inducing insects in Latin America, with Brazil (5,540), Mexico (4,286), Colombia (4,194) and Peru (3,090) having the largest number of species galls expected.

**KEY WORDS:** galling insects, plant-insect interactions, host plants, species richness.

## INTRODUCCIÓN

Las agallas representan modificaciones morfológicas y fisiológicas que ocurren en las células, tejidos u órganos de las plantas debido al estímulo químico y desarrollo de organismos en su interior (Stone & Schönrogge, 2003; Price 2005). Particularmente, la inducción de agallas en plantas por parte de insectos representa un fenómeno complejo que se inicia con un estímulo químico que genera fenómenos de hipertrofia (e.g. crecimiento anormal de las células) e hiperplasia (e.g. multiplicación anormal de las células), permitiendo el desarrollo de estructuras anormales de los tejidos vegetales denominados tumores o agallas que ocasionan pérdida de sustancias, bloqueos de vasos conductores y atrofia de determinados órganos (Silva et al. 1996; Foss & Rieske, 2004). Agallas de insectos son encontradas en todos los órganos de las plantas, desde raíces hasta yemas apicales y estructuras reproductivas, siendo más comunes en las hojas y ramas donde los insectos viven la mayor parte de su ciclo de vida (Mani, 1964; Fernandes & Price, 1988).

Se ha propuesto que la capacidad de inducir agallas ha evolucionado muchas veces independientemente en diferentes organismos (Meyer, 1987). Por ejemplo, los cinípidos del orden Hymenoptera que inducen agallas en estructuras muy complejas como nectarios extra florales, revestimientos de pelos, espinas y resinas adhesivas (Price et al., 1987; Stone et al., 2002). Particularmente en insectos, esta interacción agallador-hospedera está presente en siete órdenes diferentes, siendo más comunes y diversos en Diptera, Hemiptera y Hymenoptera (Meyer, 1987; Dreger-Jauffret & Shorthouse, 1992), y en una menor proporción los órdenes Coleoptera, Lepidoptera y Thysanoptera (Nieves-Aldrey, 1998; Stone & Schönrogge, 2003; Shorthouse et al., 2005).

Los insectos inductores de agallas son muy diversos y algunas estimaciones indican que podrían existir aproximadamente 132,000 especies en todo el planeta (Espírito-Santo & Fernandes, 2007). Las vegetaciones de sabanas brasileñas y campos rupestres se estiman como las más ricas en especies de insectos inductores agalladores del mundo (Lara & Fernandes, 1996), presentando aproximadamente 1,129 morfoespecies de agallas (Araújo et al., 2014). Recientemente, otros estudios muestran que las florestas tropica-

les, principalmente en el dosel, pueden hospedar una diversidad de insectos inductores de agallas muy alta (Julião, 2007; Julião et al., 2014).

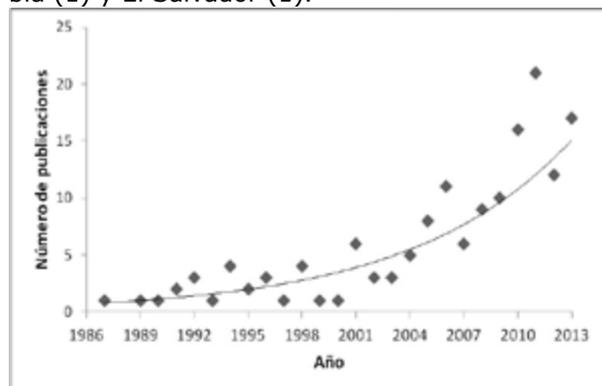
En todos los taxones de insectos inductores de agallas, la morfología de las agallas está determinada principalmente por el insecto y no por la planta hospedera (Cook & Gullan, 2008). Por lo tanto, las agallas pueden ser consideradas como una extensión del fenotipo del insecto que es controlado por un grupo de genes (Stone & Schönrogge, 2003). Desde el punto de vista evolutivo, las agallas parecen tener adaptaciones que permiten a algunos taxa de insectos alimentarse de tejidos con alta calidad nutricional, lo que les confieren protección contra enemigos y estrés ambiental (Price et al., 1986; Weis et al., 1988; Shorthouse et al., 2005). El presente estudio tiene como objetivo revisar los estudios realizados sobre insectos inductores de agallas en América Latina, enfocándose principalmente en los patrones ecológicos, importancia, diversidad estimada de insectos agalladores, así como avances y desafíos para mejorar el conocimiento de esta interacción insecto-planta.

## TENDENCIAS EN LA PRODUCCIÓN CIENTÍFICA SOBRE INSECTOS INDUCTORES DE AGALLAS EN AMÉRICA LATINA

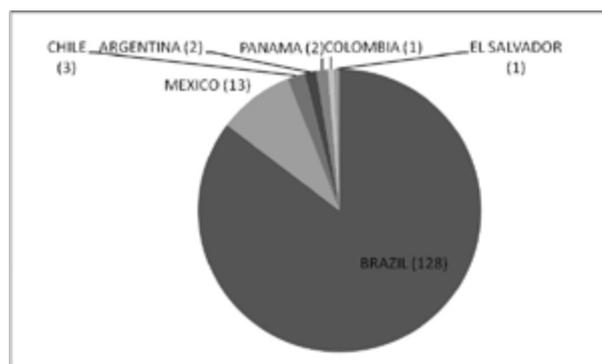
Con el objetivo de realizar una revisión de los datos publicados sobre insectos inductores de agallas en América Latina, se realizó una búsqueda en la base de datos *Web of Science* utilizando específicamente las palabras-claves: gall\* (en el título) + insect\* (en el tópico). Nosotros realizamos la misma búsqueda en el portal de revista *Scielo*, que incluye muchas revistas de América Latina, sin embargo como el número de publicaciones registradas fue menor optamos por presentar los datos de la *Web of Science*. A pesar de que la búsqueda fue limitada y se utilizaron palabras específicas, nos da un buen estimador del desarrollo de los estudios de agallas en América Latina.

Encontramos 180 publicaciones entre los años de 1950 a 2013, indicando que el número de publicaciones por año va creciendo exponencialmente desde la década de los 80`s (Figura 1). Brasil fue el país con mayor contribución para el

estudio de agallas de insectos en América Latina con un total de 128 publicaciones, lo que representa 71% del total (Figura 2). México fue el segundo colocado con 13 publicaciones, seguido por Chile (3), Argentina (2), Panamá (2), Colombia (1) y El Salvador (1).

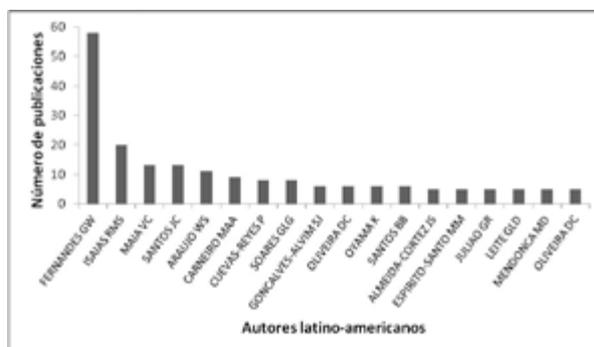


**FIGURA 1.** Número de publicaciones sobre insectos inductores de agallas entre 1980 y 2013, de acuerdo con datos de la Web of Science (28/02/2014).



**FIGURA 2.** Contribución de los diferentes países de América Latina en el número de publicaciones sobre insectos inductores de agallas entre 1950 y 2013, de acuerdo con datos de la Web of Science (28/02/2014).

La Figura 3 presenta los investigadores latino-americanos que más se destacan en el estudio de agallas de insectos en América del Sur y Central. De entre estos, se destaca G.W.Fernandes, que fue el autor de 32,2% de toda la producción científica (e.g. 58 publicaciones). Otros autores que se destacaron fueron R.M.S.Isaias, V.C.Maia, J.C. Santos y W.S.Araújo, que juntos fueron responsables del 31,7% de las 180 publicaciones. Todos los autores citados anteriormente son brasileños. Otros autores importantes destacan P.Cuevas-Reyes y K.Oyama, ambos de México. Con respecto al idioma en que las publicaciones fueron realizadas, el 88% fueron producidos en inglés, el 10% en portugués y el 2% en español. Las áreas de conocimiento más estudiadas fueron la Entomología (29,4%), Ecología (22,2%), Botánica (14,4%) y Conservación (12,75%).



**FIGURA 3.** Contribución de los autores latino-americanos en el número de publicaciones sobre el tema de insectos inductores de agallas entre 1950 y 2013, de acuerdo con datos de la Web of Science (28/02/2014). Solo son representados los autores con más de cinco publicaciones.

Nuestra búsqueda de información muestra que los principales estudios de insectos inductores de agallas en América Latina han sido realizados en Brasil (e.g. Fernandes et al., 1988; Gonçalves-Alvim & Fernandes 2001a; Mendonça, 2007; Cuevas-Reyes et al., 2011; Araújo et al., 2013; Araújo, 2013) y en México (e.g. Cuevas-Reyes et al., 2003; Oyama et al., 2003; Cuevas-Reyes et al., 2004a,b, 2006, 2007; Castellanos et al., 2006). Esos dos países históricamente han contribuido para el conocimiento de la diversidad de agallas, tanto con estudios de inventarios como estudios ecológicos. Entretanto, la literatura también presenta estudios desarrollados en otros países de América Latina como Panamá (Medianero et al., 2010), Argentina (Fernandes et al., 2002), Chile (Niemeyer, 1999), Costa Rica (Blackmer & Hanson, 1997; Hanson & Gómez, 2005; Retana-Salazar & Sánchez-Chacón, 2009) y Perú (Maia & Vásquez, 2006).

Estos inventarios muestran que los organismos inductores de agallas más importantes en América Latina, son insectos del orden Diptera (Gagné & Jaschhof, 2014). En este orden se destacan la familia Cecidomyiidae, que presenta más de 500 especies registradas en América Latina (Maia, 2005) del total de 6,000 especies descritas (Gagné & Jaschhof, 2014). Los estudios también muestran que insectos de los órdenes Hymenoptera, Hemiptera, Thysanoptera, Lepidoptera y Coleoptera inductores de agallas también son importantes en América Latina (Fernandes & Santos, 2014). De entre estos, Hemiptera es el segundo orden más diverso con 111 especies de agalladores, distribuidos en las familias: Psyllidae, Coccidae, Aphididae y Brachyscelidae. Seguidamente el orden Hymenoptera con 41 especies de insectos agalladores pertenecientes a nueve familias. En la Tabla 1 se muestra la diversidad de especies de los diferentes taxones de insectos inductores de agallas registradas en América Latina.

**Tabla 1.** Principales Órdenes y Familias de insectos inductores de agallas en América Latina.

Taxon	Número de especies	Referencias
Coleoptera		
Curculionidae	12	Maia, 2012a
Apionidae	6	Maia, 2012a
Brupestidae	1	Maia, 2012a
Erihrinidae	1	Maia, 2012a
Diptera		
Cecidomyiidae	500	Maia, 2005
Hemiptera		
Psyllidae	56	Maia, 2006
Coccidae	28	Maia, 2006
Aphididae	26	Maia, 2006
Brachyscelidae	1	Maia, 2006
Hymenoptera		
Eulophidae	13	Maia, 2012b
Eurytomidae	8	Maia, 2012b
Cynipidae	6	Maia, 2012b
Chalcidoidea	3	Maia, 2012b
Figitidae	3	Maia, 2012b
Agaonidae	1	Maia, 2012b
Pteromalidae	1	Maia, 2012b
Scelionidae	1	Maia, 2012b
Lepidoptera		
Gelechiidae	9	Maia, 2006
Cecidosidae	4	Maia, 2006
Momphidae	3	Maia, 2006
Cosmopterigidae	1	Maia, 2006
Diaschinidae	1	Maia, 2006
Tortricidae	1	Maia, 2006
Tysanoptera		
Phlaeothripidae	2	Maia, 2006

Las especies de plantas hospederas de insectos inductores de agallas en la América Latina están ampliamente distribuidas en las Angiospermas. Dentro de las familias de plantas hospederas, se destacan Fabaceae y Asteraceae como las familias que soportan más especies de agalladores (Araújo, 2011a; Maia et al., 2008; Araujo et al., 2014; Medianero et al., 2014). Además de estas, también presentan números representativos de insectos agalladores las familias Euphorbiaceae, Nyctaginaceae, Myrtaceae, Rubiaceae, Solanaceae y Melastomataceae (Mendonça et al., 2014).

Un patrón interesante que ha sido encontrado en muchos estudios es la presencia de taxones súper-hospederos. Esos taxones son géneros o especies de plantas que presentan una alta diversidad intrínseca de insectos agalladores generalmente por presentar alta sincronía y simpatria con la flora local (Araújo, 2011a). El género *Baccharis* L. (Asteraceae), por ejemplo, presenta 121 especies de insectos agalladores registradas en diferentes formaciones sabanicas en el sur-este brasileño, siendo que la especie *B. dracunculifolia* De Candolle hospeda 17 morfoespecies de insectos agalladores (Fernandes et al., 1996).

Otros resultados apuntan que la especie *Copai-fera langsdorffii* Desfontaines (Fabaceae) también presenta una alta diversidad de insectos agalladores, con 23 especies registradas (Costa et al., 2010), mientras que, Araújo (2011b) registró 18 especies de insectos agalladores en *Qualea Aublet* (Vochysiaceae), ambos estudios realizados en Cerrado Brasileños.

#### ¿CUÁNTAS ESPECIES DE INSECTOS INDUCTORES DE AGALLAS EXISTEN EN AMÉRICA LATINA?

Con el fin de responder a esa pregunta, nosotros estimamos la diversidad de insectos inductores de agallas en América Latina. Para eso revisamos literaturas disponibles y calculamos el promedio de las plantas que son hospederas de agallas, así como la riqueza media de insectos

inductores de agallas por especie de planta (Gonçalves-Alvim & Fernandes 2001a; Lara et al., 2002; Cuevas-Reyes et al., 2003; Medianero et al., 2003; Cuevas-Reyes et al., 2004b; Araújo et al., 2013) (Tabla 2). Una metodología similar fue utilizada por Espírito-Santo & Fernandes (2007) para estimar el número global de especies de agallas por regiones biogeográficas. En el referido estudio, los autores hacen una estimación del número de especies de insectos agalladores para la región Neotropical (20 a 25 mil especies de insectos agalladores). Además los autores no estiman la diversidad de insectos agalladores para cada país latinoamericano, ellos hacen un cálculo superestimado de la diversidad de insectos agalladores, y no utilizan ninguna medida de control de la proporción de especies vegetales que hospedan agallas en el Neotrópico.

**Tabla 2.** Estimación del número de especies de plantas hospederas y insectos agalladores para los diferentes países de América Latina.

País	(A) Número total de especies de plantas	(B) Número estimado de especies de plantas hospederas*	(C) Número estimado de especies de insectos agallas†
Argentina	6986 <sup>a</sup>	2256	1196
Belize	4000 <sup>a</sup>	1292	685
Bolivia	17367 <sup>b</sup>	5610	2973
Brasil	32364 <sup>b</sup>	1045	5540
Chile	5250 <sup>b</sup>	1696	899
Colombia	24500 <sup>b</sup>	7913	4194
Costa Rica	8249 <sup>a</sup>	2664	1412
Cuba	6514 <sup>b</sup>	2104	1115
El Salvador	3978 <sup>a</sup>	1285	681
Ecuador	17517 <sup>b</sup>	5658	2999
Guyana Francesa	16500 <sup>a</sup>	5330	2825
Guatemala	8000 <sup>a</sup>	2584	1370
Haití	4000 <sup>a</sup>	1292	685
Honduras	10000 <sup>a</sup>	3230	1712
México	25036 <sup>b</sup>	8087	4286
Nicaragua	5796 <sup>a</sup>	1872	992
Panamá	7345 <sup>a</sup>	2372	1257
Paraguay	13000 <sup>a</sup>	4199	2225
Perú	18055 <sup>b</sup>	5832	3090
República Dominicana	8000 <sup>a</sup>	2584	1370
Uruguay	2750 <sup>a</sup>	888	471
Venezuela	15820 <sup>b</sup>	5110	2702
América Latina	90000 <sup>c</sup>	29070	15407

<sup>a</sup> Número total aproximado de especies de plantas obtenidos en diferentes fuentes, tales como artículos, bancos de datos y sitios de Internet.

<sup>b</sup> Número total aproximado de especies de plantas obtenidos en Forzza et al. (2010).

<sup>c</sup> Número total aproximado obtenido en Antonelli & Sanmartín (2011).

\*Para calcular el valor estimado de plantas hospederas agalladas (B), multiplicamos el promedio de especies hospederas estimadas para América Latina (0,323) por el número de especies de cada país (A).

†Para calcular el valor estimado de insectos inductores de agallas (C), multiplicamos el valor medio de insectos agalladores (0,53) por el total de número de especies de plantas agalladas (B).

Con base en estos estudios compilados se calculó que en promedio 32,3% de las especies de plantas de América Latina son hospederas de agallas y que cada especie de planta presenta en promedio 0,53 especies de insectos inductores

de agallas (Tabla 2). Nosotros usamos las 90,000 especies de plantas listadas para el Neotrópico (Antonelli & San Martín, 2011), para inferir el número total de plantas hospederas potenciales de los insectos inductores de agallas en Améri-

ca Latina. Basado en eso, estimamos que pueden existir cerca de 15,407 especies de insectos inductores de agallas en América Latina, siendo Brasil (5,540 spp.), México (4,286 spp.), Colombia (4,194 spp.) y Perú (3,090 spp.) probablemente los países con mayor diversidad de insectos inductores de agallas (Tabla 2).

Aunque las estimaciones mostraron números esperados extremadamente altos para la diversidad de insectos inductores de agallas en América Latina, es poco lo que se conoce sobre la diversidad de insectos agalladores, por ejemplo, solamente 4.5% (688 spp.) de insectos inductores de agallas en América Latina son conocidas del total estimado. Si estos cálculos se aproximan al número total de insectos inductores de agallas que existen en el Neotrópico, más del 95% de las especies permanecen desconocidas para el mundo.

#### PATRONES DE DIVERSIDAD DE INSECTOS INDUCTORES DE AGALLAS EN AMÉRICA LATINA

Estudios ecológicos con insectos inductores de agallas han generado diferentes hipótesis para explicar los patrones sobre la riqueza de insectos agalladores en sus plantas hospederas (Fleck & Fonseca, 2007). Dentro de esas hipótesis, algunas han sido particularmente importantes para entender la riqueza de los insectos inductores de agallas. Por ese motivo, las hipótesis más importantes que explican los patrones de diversidad de insectos inductores de agallas en América Latina han sido relacionadas con la diversidad florística y estructural de su vegetación, así como las características ambientales de sus hábitats.

La hipótesis de la "riqueza de plantas" es una de las más aceptadas para explicar los patrones de distribución de insectos agalladores latinoamericanos (Fleck & Fonseca, 2007). La hipótesis sugiere que la riqueza de plantas hospederas influye directamente sobre la riqueza de insectos inductores de agallas (Cuevas-Reyes et al., 2003; Araújo, 2013; Araújo et al., 2013), lo que sugiere que cada especie de planta representa un nicho potencial para los insectos agalladores (Mendonça, 2007). Diversos estudios aportan evidencias corroborando la hipótesis de la riqueza de plantas. Por ejemplo, Araújo (2013) en un meta-análisis encontró que la riqueza de especies de plantas afecta fuertemente la riqueza de especies de insectos agalladores, independientemente de la región geográfica y de la escala del estudio. En otro estudio, Cuevas-Reyes et al. (2004b), mostraron que la riqueza de especies de plantas influye sobre la riqueza de especies de insectos inductores de agallas en dos tipos de hábitats (caducifolios y riparios) en los bosques tropicales secos de México. Gonçalves & Fernandes (2001a) encontraron que el incremento de la riqueza de especies de plantas explica el 35% de la variación de la riqueza de insectos inductores de agallas en las sabanas Brasileñas.

Otra hipótesis importante sugiere que los insectos inductores de agallas pueden responder no solo a la diversidad de plantas hospederas, sino también al tipo de ambiente donde la comunidad de plantas ocurre (Fleck & Fonseca, 2007). Esta hipótesis, conocida como la hipótesis del "estrés higrótermal", tiene como principal predicción que la riqueza de insectos inductores de agallas en ambientes con estrés higrótermal o xéricos es mayor que en ambientes menos estresados o méxicos (Fernandes & Price, 1988). Esa es una de las principales razones por las cuales estudios apuntan una mayor riqueza de agalladores en formaciones de sabanas que en diferentes tipos de bosques adyacentes (e.g. Fernandes & Price, 1988; Gonçalves-Alvim & Fernandes, 2001a; Araújo et al., 2014) o en dosel de bosques tropicales que en el sotobosque (Julião, 2007; Julião et al., 2014).

Según Price et al. (1987), los tejidos de las agallas actúan protegiendo los insectos agalladores en condiciones abióticas desfavorables, particularmente relacionadas al estrés del agua y nutrientes de los ambientes xéricos. Para Nieves-Aldrey (1998) la importancia de las agallas también se da en la protección de la larva en relación a elementos atmosféricos, vientos e incidencia de radiación solar. El hábito inductor de insectos inductores de agallas permite colonizar de manera eficiente ambientes donde la mayoría de las especies de herbívoros de vida libre enfrenta condiciones bastante severas (Price et al., 1998; Cuevas-Reyes et al., 2004a). La preferencia de los insectos inductores de agallas por ambientes xéricos representa una "ventana" al escape de ataque de los enemigos naturales como el caso de hongos, que son menos frecuentes en esos ambientes (e.g. Fernandes & Price, 1992).

#### IMPORTANCIA CULTURAL Y ECONÓMICA DE INSECTOS INDUCTORES DE AGALLAS

Los insectos inductores de agallas han despertado el interés humano desde la antigüedad de diversas maneras, tanto por cuestiones culturales como económicas. Por ejemplo, las agallas desarrolladas por la especie de avispa *Andricus gallaetinctoriae* (Oliver) (agallas de Alepo), son usadas en el tratamiento de diarrea, inflamaciones bucales y hemorroides (Fernandes & Martins, 1985). Además, de esas agallas se extraen sustancias usadas para teñir el cabello y tintas de excelente calidad, utilizadas en las pequeñas industrias del cuero, teniendo un excelente material para la industria curtidora (Fernandes & Martins, 1985). Otras agallas son usadas en la producción de insecticidas para obtener sustancias como taninos para combatir insectos picadores-chupadores (Fernandes & Martins, 1985).

Algunos tipos de agallas son utilizadas como alimento, por ejemplo, las agallas de cinípidos del género *Callirhytis* Förster, que presentan alto valor nutritivo (Fernandes & Martins, 1985). Ade-

más, tribus indígenas de diferentes regiones utilizan las agallas de insectos en sus rituales (Fernandes & Martins, 1985). Los indios de la etnia Aguarunas de la Amazonía Peruana, por ejemplo, usan las agallas del árbol de dosel *Licania cecidiphora* Prance (Chrysobalanaceae) para fabricar collares (Berlin & Prance, 1978).

Desde el punto de vista agrícola y forestal, los insectos inductores de agallas son importantes por atacar una gran variedad de plantas cultivadas. En algunos casos, las agallas pueden causar serios problemas de plagas (Fernandes, 1987). Barnes (1946) discute el impacto de 450 especies de cecidomiídeos sobre varias especies de plantas de interés agrícola. Dentro de esas especies, 45 causan daños económicos significativos en sus especies de plantas hospederas, de las cuales 17 fueron especies inductoras de agallas. Por ejemplo, en América Latina, *Iatrophobia brasiliensis* (Rübsaamen) (Cecidomyiidae) causa daño en las hojas de *Manihot esculenta* Crantz, afectando muchos cultivos de Brasil, Perú y México (Barnes, 1946; Hernández, 2011). Además, existen registros que *Zalepidota reticulata* Felt (Cecidomyiidae) causa daño a las hojas de *Theobroma cacao* L. (cacao) en Guatemala (Barnes, 1946). Algunas otras especies de Cecidomyiidae e Hymenoptera provocan daños en diversas especies de árboles y arbustos en América Latina (Nieves-Aldrey, 1998; Maldonado-López et al., 2013), como es el caso de los cinípidos (Cynipidae, Hymenoptera) que causan daño a los árboles del género *Quercus* L. en América del Norte (Maldonado-López et al., 2013).

#### PRINCIPALES AVANCES EN LOS ESTUDIOS DE INSECTOS INDUCTORES DE AGALLAS

Las agallas de insectos han sido ampliamente utilizadas como modelos en estudios ecológicos y biogeográficos tanto en América Latina y en otras partes del mundo, a una escala local y regional (Price et al., 1987; Fernandes & Price, 1988; Araújo, 2013). En las últimas décadas, los estudios sobre la ecología y distribución de insectos inductores de agallas contribuyeron para corroborar varias hipótesis sobre interacción insecto-planta, como la anteriormente discutida hipótesis de la riqueza de plantas (e.g. Cuevas-Reyes et al., 2003; Araújo, 2013).

Mientras que buena parte de los estudios sobre insectos agalladores han sido históricamente realizados en América del Norte y Europa (Weis & Abrahamson, 1986; Blanche & Westboy, 1995; Blanche, 2000), desde la década de los 80's se ha incrementado el número de estudios de insectos inductores de agallas realizados en varios biomas entre los que se encuentra los Chacos Semi-Áridos de Argentina, bosques Semi-Aridos de Chile, bosques húmedos y secos de México, bosques húmedos de Panamá, bosques Amazónicos y vegetación tipo Cerrado de Brasil (Fernandes et al., 1988; Martínez et al., 1992, Cuevas-Reyes et

al., 2003, 2004b; Gonçalves-Alvim & Fernandes, 2001a; Araújo et al., 2013; Julião et al., 2014). El conocimiento sobre las interacciones ecológicas, diversidad y ecología en esta asociación planta-insecto se beneficiaría sin embargo si nuevos estudios enfocasen en cubrir vacíos de conocimientos en otros hábitats poco estudiados de la región.

Son muy abundantes los estudios de presencia y caracterización de agallas en países como Brasil, principalmente en los últimos años (e.g. Fernandes et al., 1988; Gonçalves-Alvim & Fernandes, 2001b; Araújo et al., 2007; Maia et al., 2008; Santos et al., 2012; Coelho et al., 2013). Esos estudios incrementaron listas de familias, especies de plantas, especies de insectos agalladores, así como diferentes formas de agallas. De manera general, estos esfuerzos sobre el conocimiento de la diversidad de agallas también han contribuido para los estudios taxonómicos de agalladores, específicamente de los insectos agalladores de la familia Cecidomyiidae. Como resultado, existe un considerable incremento en el número de especies inductoras de agallas conocidas, presentando un elevado número de 6,131 especies de agallas entomógenas en sus plantas hospederas (Gagné & Jaschhof, 2014).

#### ¿QUÉ FALTA ESTUDIAR SOBRE INSECTOS INDUCTORES DE AGALLAS EN AMÉRICA LATINA?

A pesar del creciente avance en los estudios de insectos inductores de agallas en las últimas décadas, algunos aspectos biológicos todavía son desconocidos. Por ejemplo, a pesar de la altísima diversidad y endemismo de las vegetaciones tropicales Amazónicas, pocos trabajos relatan de manera detallada la presencia de insectos agalladores en esa región. Sin embargo, los pocos trabajos desarrollados han apuntado una elevada riqueza, abundancia y diversidad de agallas en la Amazonía Brasileña (Julião, 2007; Julião et al., 2014). Por otro lado, la diversidad de insectos inductores de agallas, en otras regiones como la Amazonía Peruana y porciones Amazónicas de Colombia, Venezuela, Ecuador, Bolivia, Guyana, Surinam y Guyana Francesa, son todavía completamente desconocidas.

Otro aspecto importante es que estudios sobre agallas causadas por insectos son en su mayoría caracterizaciones y descripciones con baja resolución taxonómica en los niveles menores. Por ejemplo, buena parte de las descripciones de agallas no presenta identificaciones completas de las plantas hospederas y/o no hacen referencia a las especies de insectos inductores de agallas (Carneiro et al., 2009). De manera que estudios más detallados sobre identificaciones taxonómicas son necesarios para conocer de manera más confiable quienes son los agentes agalladores.

Finalmente, nuevos enfoques con mayor poder meta-analítico, pueden ser usados para es-

clarecer preguntas todavía controversiales, tales como, si la composición florística de especies de plantas influencia la riqueza de insectos inductores de agallas, así como la identificación de taxa "súper-hospederos" que tienen un gran impacto sobre la diversidad de este gremio de insectos. Artículos de síntesis son también importantes para implementar futuras vías de investigación para explorar esta interacción planta-agalla. Desde el punto de vista ecológico, estudios de redes tróficas de interacción que tomen en cuenta la diversidad funcional y filogenética de la interacción agallador-planta pueden ser importantes, considerando su elevado grado de especialización y especificidad.

## CONCLUSIONES

Insectos inductores de agallas y sus plantas hospederas constituyen una de las más interesantes y especializadas interacciones bióticas en la naturaleza. Estudios sobre esos organismos en América Latina han ayudado a elucidar patrones que explican la diversidad de insectos inductores de agallas en todo el mundo a través de estudios ecológicos, biogeográficos y taxonómicos. Los insectos inductores de agallas más representativos son del orden Díptera, pertenecientes a la familia Cecidomyiidae, que representa más de 500 especies registradas en América Latina asociadas principalmente a las familias Fabaceae y Asteraceae. Esta estimativa se debe a una mayor contribución de estudios sobre esta interacción agallador-planta realizados en su mayoría en Brasil y México, respectivamente. A pesar de los avances en las últimas décadas, algunas estimaciones y el gran vacío de estudios en algunas regiones consideradas mega-diversas, muestran que todavía falta mucho que conocer sobre esos organismos. Encontramos que aproximadamente el 95% de las especies inductoras de agallas todavía son desconocidas para la ciencia. El conocimiento acerca de los insectos inductores de agallas es importante no solo desde el punto de vista ecológico o conservacionista, sino también desde el punto de vista económico, teniendo en cuenta los potenciales daños que algunas especies de insectos agalladores pueden causar en cultivos y plantaciones.

## AGRADECIMIENTOS

A Viviane Gianluppi Ferro y Rodrigo Damasco Daud, por la oportunidad de desarrollar el trabajo en la disciplina de Interacción Insecto-Planta, a Fabricio Villalobos por las recomendaciones a una versión inicial del manuscrito. El primer autor desea agradecer a la Organización de los Estados Americanos (OEA) y el Grupo Coimbra de Universidades Brasileñas por la beca otorgada para estudios de Post-grado en Ecología y Evolución,

Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Brasil.

## REFERENCIAS

- Antonelli, A. & I. Sanmartín.** 2011. Why are there so many plant species in the Neotropic? *Taxon*. 60:403–414.
- Araújo, W. S., B. B. dos Santos, H. D. Ferreira & T. C. Lousa.** 2007. Ocorrência de galhas entomógenas na vegetação do Campus da UFG, em Goiânia, Goiás. *Revista Brasileira de Biociências*. 5: 57–59.
- Araújo, W. S.** 2011a. Size , age and composition : characteristics of plant taxa as diversity predictors of gall-midges ( Diptera : Cecidomyiidae ). *Revista de Biología Tropical*. 59: 1599–1607.
- Araújo, W. S.** 2011b. Can host plant richness be used as a surrogate for galling insect diversity? *Tropical Conservation Science*. 4: 420–427.
- Araújo, W. S.** 2013. Different relationships between galling and non-galling herbivore richness and plant species richness: a meta-analysis. *Arthropod-Plant Interactions*. 7: 373–377.
- Araújo, W. S., C. Scareli-Santos, F. A. G. Guilherme & P. Cuevas-Reyes.** 2013. Comparing galling insect richness among Neotropical savannas: effects of plant richness, vegetation structure and super-host presence. *Biodiversity and Conservation*. 22: 1083–1094.
- Araújo, W. S., B. B. Santos, F. A. G. Guilherme & C. Scareli-Santos.** 2014. Galling Insects in the Brazilian Cerrado: Ecological Patterns and Perspectives. In *Neotropical Insect Galls (257-272 pp.)*. Springer Netherlands.
- Barnes, H. F.** 1946. Gall midges of economic importance. Vol. 2. Fodder Crops. London, Crosby Lockwood & Son, 160 p.
- Berlin, B. & T. G. Prance.** 1978. Significance The Ethnobotanical Insect Galls and Human Ornamentation: of a New Species of Licania from Amazonas, Peru. *Biotropica*. 10: 81–86.
- Blackmer, J. L. & P. Hanson.** 1997. Abundance and life history of two gall inducing homopterans on *Nectandra salicina* (Lauraceae) in Monteverde, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 45: 1131–1137.

- Blanche, K. R. & M. Westoby.** 1995. Gall-forming insect diversity is linked to soil fertility via host plant taxon. *Ecology*. 76: 2334–2337.
- Blanche, K. R.** 2000. Diversity of insect-induced galls along a temperature – rainfall gradient in the tropical savannah region of the Northern Territory, Australia. *Austral Ecology*. 25: 311–318.
- Carneiro, M. A. A., C. S. A. Branco, C. E. D. Braga, E. D. Almada, M. B. M. Costa, V. C. Maia & G. W. Fernandes.** 2009. Are gall midge species (Diptera, Cecidomyiidae) host-plant specialists ? *Revista Brasileira de Entomologia*. 53: 365–378.
- Castellanos, I., P. Cuevas-Reyes, L. Rios-Casanova, K. Oyama & M. Quesada.** 2006. Abundance of gall midges on *Poulsenia armata* (Moraceae): Importance of host plant size and light environment in Tropical Rain Forests 1. *Biotropica*. 38: 569–573.
- Coelho, M. S, M. A. A. Carneiro, C. A. Branco, & G. W. Fernandes.** 2013. Gall-inducing insects from Serra do Cabral , Minas Gerais , Brazil. *Biota Neotropica*. 13: 102–109.
- Cook, L. G. & P. J. Gullan.** 2008. Insect, not plant, determines gall morphology in the *Apiomorpha pharetrata* species-group (Hemiptera: Coccoidea). *Australian Journal of Entomology*. 47: 51–57.
- Costa, F. V., M. Fagundes, & F. S. Neves.** 2010. Arquitetura da planta e diversidade de galhas associadas à *Copaifera langsdorfii* (Fabaceae). *Ecologia Austral*. 20: 9–17.
- Cuevas-Reyes, P., C. Siebe, M. Martinez-ramos, & K. Oyama.** 2003. Species richness of gall-forming insects in a tropical rain forest : Correlations with plant diversity and soil. *Biodiversity and Conservation*. 12: 411–422.
- Cuevas-Reyes, P., M. Quesada, C. Siebe & K. Oyama.** 2004a. 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., M. Quesada, P. Hanson, R. Dirzo & K. Oyama.** 2004b. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest : The importance of plant species richness , life-forms , host plant age and plant density. *Journal of Animal Ecology*. 92: 707–716.
- Cuevas-Reyes, P., M. Quesada & K. Oyama.** 2006. Abundance and leaf damage caused by gall-inducing insects in a Mexican Tropical Dry Forest. *Biotropica*. 38: 107–115.
- Cuevas-Reyes, P., M. Quesada, P. Hanson & K. Oyama.** 2007. Interactions among three trophic levels and diversity of parasitoids: A case of top-down processes in Mexican Tropical Dry. *Environmental Entomology*. 36: 792–800.
- Cuevas-Reyes, P., F. T. de Oliveira-ker, G. W. Fernandes & M. Bustamante.** 2011. Abundance of gall-inducing insect species in sclerophyllous savanna : understanding the importance of soil fertility using an experimental approach. *Journal of Tropical Ecology*. 27: 631–640.
- Dreger-Jauffret, F. & J. D. Shorthouse.** 1992. Diversity of gall-inducing insects and their galls. In *Biology of insect-induced galls*, eds. JD Shorthouse, O Rohfritsch, 8–34p. Oxford University Press, New York.
- Espírito-Santo, M. M. & G. W. Fernandes.** 2007. How many species of gall-inducing insects are there on earth, and where are they ? *Annals of the Entomological Society of America*. 100: 95–99.
- Fernandes, G. W. A. & R. P. Martins.** 1985. As galhas. Tumores de plantas. *Ciência Hoje*. 4: 58–64.
- Fernandes, G. W.** 1987. Gall forming insects: Their economic importance and control. *Revista Brasileira de Entomologia*. 31: 379–398.
- Fernandes, G. W. A., E. T. Neto & R. P. Martins.** 1988. Ocorrência e caracterização de galhas entomógenas na vegetação do campus Pampulha da Universidade Federal de Minas Gerais. *Revista Brasileira de zoologia*. 5: 11–29.
- Fernandes, G. W. & P. W. Price.** 1988. Biogeographical gradients in galling species richness Tests of hypotheses. *Oecologia*. 76: 161–167.
- Fernandes, G. W. & P. W. Price.** 1992. The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia*. 9: 14–20.

- Fernandes, G. W., M. A. A. Carneiro, A. C. F. Lara, L. R. Allain, G. I. Andrade, G. R. Julião, T. R. Reis & I. M. Silva.** 1996. Gallling insects on neotropical species of *Baccharis* (Asteraceae). *Tropical Zoology*. 9: 315–332.
- Fernandes, G. W., O. Varela, E. H. Bucher, J. M. Chani, A. L. Echevarria, M. M. E. Santo, & J. Lima.** 2002. Gall-forming insects on woody and herbaceous plant species of the semi-arid chaco forest, Argentina. *Lundiana*. 3: 61–66.
- Fernandes, G. W. & J. C. Santos.** 2014. *Neotropical Insect Galls*. 550pp. Springer Netherlands.
- Fleck, T. & C. R. Fonseca.** 2007. Hipóteses sobre a riqueza de insetos galhadores: uma revisão considerando os níveis intra-específico, interespecífico e de comunidade. *Neotropical Biology and Conservation*. 2: 36–45.
- Forzza, R. C., P. M. Leitman, A. F. Costa, A. A. Carvalho Jr., A. L. Peixoto, B. M. T. Walter, C. Bicudo, D. Zappi, D. P. Costa, E. Lleras, G. Martinelli, H. C. Lima, J. Prado, J. R. Stehmann, J. F. A. Baumgratz, J. R. Pirani, L. Sylvestre, L. C. Maia, L. G. Lohmann, L. P. Queiroz, M. Silveira, M. N. Coelho, M. C. Mamede, M. N. C. Bastos, M. P. Morim, M. R. Barbosa, M. Menezes, M. Hopkins, R. Secco, T. B. Cavalcanti, V. C. Souza.** 2010. *Catálogo de Plantas e Fungos do Brasil*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro / Andréa Jakobsson Estúdio, Rio de Janeiro. 871p. Vol. 1.
- Foss, L. K. & L. K. Rieseke.** 2004. Stem galls affect oak foliage with potential consequences for herbivory. *Ecological entomology*. 29: 273–280.
- Gagné, R. J. & M. Jaschhof.** 2014. *A Catalog of the Cecidomyiidae (Diptera) of the World*. 3rd Edition. Digital version 2.
- Gonçalves-Alvim, S. J. & G. W. Fernandes.** 2001a. Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat effects in four neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation*. 10: 79–98.
- Gonçalves-Alvim, S. J. & G. W. Fernandes.** 2001b. Comunidades de insetos galhadores (Insecta) em diferentes fisionomias do cerrado em Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 18: 289–305.
- Hanson, P. E. & J. Gómez-Laurito.** 2005. Diversity of gall-inducing arthropods of Costa Rica. *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods*. 2: 673–692 (Eds: Raman, A.; Schaefer, C.W.; Withers, T.M.) Science Publishers, Inc., Enfield, New Hampshire, USA and Plymouth, U.K. (ISBN 1-57808-346-X).
- Hernández, J. F. R.** 2011. La mosca de las agallas (*Jatrophia brasiliensis*) en el cultivo de yuca. *Revista de la Universidad de La Salle*. 56:277–288.
- Julião, G. R.** 2007. Riqueza e abundância de insetos galhadores associados ao dossel de florestas de terra firme, várzea e igapó da Amazônia Central (Doctoral dissertation, Tese de Doutorado, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 144p.).
- Julião, G. R., E. D. Almada, & G. W. Fernandes.** 2014. Gallling Insects in the Pantanal Wetland and Amazonian Rainforest. In *Neotropical Insect Galls* (377–403 pp.). Springer Netherlands.
- Lara, A. C. F. & G. W. Fernandes.** 1996. The highest diversity of galling insects: Serra do Cipó, Brazil. *Biodiversity Letters*. 3: 111–114.
- Lara, A. C. F., G. W. Fernandes & S. J. Gonçalves-Alvim.** 2002. Tests of hypotheses on patterns of gall distribution along an altitudinal gradient. *Tropical Zoology*. 15: 219–232.
- Maia, V. C.** 2005. *Catálogo dos Cecidomyiidae (Diptera) do estado do Rio de Janeiro*. *Biota Neotropica*. 5:189–203.
- Maia, V. C. & J. Vásquez.** 2006. A new species of gall midge (Diptera: Cecidomyiidae) associated with *Theobroma bicolor* (Sterculiaceae) from Peru. *Arquivos do Museum Nacional*. 64: 125–129.
- Maia, V. C.** 2006. Galls of Hemiptera, Lepidoptera and Thysanoptera from Central and South America. *Publicações Avulsas do Museu Nacional*. 110:3–22.
- Maia, V. C., M. A. G. Magenta & S. E. Martins.** 2008. Ocorrência e caracterização de galhas de insetos em áreas de restinga de Bertioiga (São Paulo, Brasil). *Biota Neotropica*. 8: 167–197.
- Maia, V. C.** 2012a. Coleopterous galls from the Neotropical region. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*. 52:175–184.

- Maia, V. C.** 2012b. Richness of hymenopterous galls from South America. *Papéis Avulsos de Zoologia* (São Paulo). 52:423-429.
- Mani, M. S.** 1964. Ecology of plant galls. Junk, TheHague.
- Maldonado-López, Y., N. A. Espinoza-Olvera, G. Pérez-López, V. Quesada-Béjar, K. Oyama, A. González-Rodríguez & P. Cuevas-Reyes.** 2013. Interacciones antagónicas especialistas en encinos : El caso de los insectos inductores de agallas. *Revista Biológicas*. 2: 32-41.
- Martínez, E., G. Montenegro & M. Elgueta.** 1992. Distribution and abundance of two gall-makers on the euphorbiaceous shrub *Colliguaja odorifera*. *Revista Chilena de Historia Natural*. 65: 75-82.
- Medianero, E., H. Barrios, A. Valderrama & H. Barrios.** 2003. Diversidad de insectos minadores de hojas y formadores de agallas en el dosel y sotobosque del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana*. 89: 153-168.
- Medianero, E., C. Paniagua & G. Castaño-Meneses.** 2010. Comparación temporal de la riqueza y composición de insectos inductores de agallas en el dosel de un bosque tropical. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 81: 465-472.
- Medianero, E., H. Barrios & J. L. Nieves-Aldrey.** 2014. Gall-Inducing insects and their associated parasitoid assemblages in the Forests of Panama. In *Neotropical Insect Galls* (465-496 pp.). Springer Netherlands.
- Mendonça, M. S.** 2007. Plant diversity and galling arthropod diversity searching for taxonomic patterns in an animal-plant interaction in the Neotropics. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 42: 347-357.
- Mendonça, M. S., T. S. P. Toma & J. S. Silva.** 2014. Galls and Gall-forming Arthropods of Southern Brazil. In *Neotropical Insect Galls* (221-256pp.). Springer Netherlands.
- Meyer, J.** 1987. Plant galls and gall inducers. *Gebrüder Borntraeger*.
- Niemeyer, H. M.** 1999. Influence of altitude and host-plant species on gall distribution in *Colliguaja* spp. (Euphorbiaceae) in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. 72: 305-313.
- Nieves-Aldrey, J. L.** 1998. Insectos que inducen la formación de agallas en las plantas; una fascinante interacción ecológica y evolutiva. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*. 23: 3-12.
- Oyama, K., M. A. Pérez-Pérez, P. Cuevas-Reyes & R. Luna-Reyes.** 2003. Regional and local species richness of gall-inducing insects in two tropical rain forests in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 19: 595-598.
- Price, P. W., G. L. Waring & G. W. Fernandes.** 1986. Hypotheses on the adaptive nature of galls. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 88: 361-363.
- Price, P. W., G. W. Fernandes & G. L. Waring.** 1987. Adaptive nature of insect galls. *Environmental Entomology*. 16: 15-24.
- Price, P. W., G. W. Fernandes, A. C. F. Lara, J. Brawn, H. Barrios, M. G. Wright & N. Rothcliff.** 1998. Global patterns in local number of insect gall-forming species. *Journal of Biogeography*. 25: 581-591.
- Price, P. W.** 2005. Adaptive radiation of gall-inducing insects. *Basic and Applied Ecology*. 6: 413-421.
- Retana-Salazar, A. P. & E. Sánchez-Chacón.** 2009. Anatomía de la agalla en *Ficus benjamina* (Moraceae) asociada a "thrips" (Tubulifera: Phlaeothripidae). *Revista de Biología Tropical*. 57: 179-186.
- Santos, B. B., B. A. Ribeiro, T. M. Silva & W. S. Araújo.** 2012. Galhas de insetos em uma área de cerrado sentido restrito na região semi-urbana de Caldas Novas (Goiás, Brasil). *Revista Brasileira de Biociências*. 10: 439-445.
- Silva, I. M., G. I. Andrade, G. W. Fernandes & J. P. Lemos-Filho.** 1996. Parasitic relationships between a gall-forming insect *Tomoplagia rudolphi* (Diptera: Tephritidae) and its host plant (*Vernonia polyanthes*, Asteraceae). *Annals of Botany*. 78: 45-48.
- Shorthouse, J. D., D. Wool & A. Raman.** 2005. Gall-inducing insects—Nature's most sophisticated herbivores. *Basic and Applied Ecology*. 6: 407-411.
- Stone, G. N., K. Schönrogge, R. J. Atkinson, D. Bellido & J. Pujade-Villar.** 2002. The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual review of entomology*. 47: 633-668.

**Stone, G. N. & K. Schönrogge.** 2003. The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology & Evolution*. 18: 512-522.

**Weis, A. E. & W. G. Abrahamson.** 1986. Evolution of host-plant manipulation by gall makers: ecological and genetic factors in the *Solidago-Eurosta* system. *The American Naturalist*. 127: 681-695.

**Weis, A. E., R. Walton & C. L. Crego.** 1988. Reactive plant tissue sites and the population biology of gall makers. *Annual Review of Entomology*. 33: 467-486.

Recebido em 30.X.2014

Aceito em 17.IX.2015