



Facultad de Ciencias
Exactas y Naturales



“FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES”

“UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PAMPA”

Tesina presentada para obtener el grado académico de
LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSECTOS GALÍGENOS DE AGALLAS FOLIARES DE *PROSOPIS CALDENIA*
BURKART (FABACEAE)

LAURA GABRIELA CORNEJO

SANTA ROSA (LA PAMPA)

ARGENTINA

2016

Prefacio

Esta Tesina es presentada como parte de los requisitos para optar el grado Académico de Licenciado en Ciencias Biológicas, de la Universidad Nacional de La Pampa y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad ni en otra Institución Académica. Se llevo a cabo en el Laboratorio de Invertebrados II, dependiente del Departamento de Ciencias Naturales, durante el tiempo comprendido entre Junio de 2015 y Diciembre de 2016 bajo la dirección de Martínez Juan José y bajo la codirección de Corró Molas Bárbara Mariana.

Expreso especiales agradecimientos a mi director y co-directora que han sido imprescindibles para llevar a cabo este trabajo por su constante apoyo y motivación. A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales por su ayuda económica para realizar la tesina, al Departamento de Ciencias Naturales por permitirme utilizar las instalaciones y equipamientos del Laboratorio de Invertebrados II. A los jurados integrantes de la comisión evaluadora por sus aportes para la correcta defensa de la tesina.

Fecha

Firma

Departamento de Ciencias Naturales

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PAMPA

Resumen

Las agallas entomógenas desarrolladas en tejidos y órganos vegetales, representan estructuras de crecimiento altamente reguladas por la actividad del insecto inductor. Constituyen el microhábitat donde el insecto inductor completa su desarrollo y generalmente está asociada a una comunidad de organismos inquilinos y parasitoides que se desarrollan a expensas del organismo inductor o de los tejidos de la agalla. En nuestra región, las especies de *Prosopis* (Fabaceae) soportan un gran número de agallas inducidas por una gran diversidad de insectos. En particular, en *P. caldenia* Burkart se han observado agallas foliares inducidas por una especie de Cecidomyiidae (Diptera), aún no descrita. El objetivo de la tesina fue identificar y describir el insecto inductor y caracterizar la comunidad de insectos gallícolas asociadas a este morfotipo de agalla. Las muestras se obtuvieron de un fragmento de bosque de caldén ubicado en el Campo Anexo del Vivero Forestal Provincial, durante diciembre de 2015 y enero de 2016. Para identificar al insecto inductor se observaron los estadios de larva III, pupa y adulto siguiendo la técnica de Gagné. Se registraron 10 especies de insectos asociados a las agallas foliares de *P. caldenia*. Dos de ellas constituyen especies nuevas para la ciencia, *Rhopalomyia caldeniae* **sp. nov.** como inductora y *Dasineura oportunista* **sp. nov.** como inquilina. Adicionalmente se observaron seis especies de himenópteros parasitoides, un coleóptero inquilino y tisanópteros como ocupantes de las agallas senescentes. Los resultados obtenidos contribuyen al conocimiento de la diversidad de la entomofauna del espinal y podrá utilizarse como fundamento para futuros estudios.

Abstract

Insect induced galls developed on plant tissues and organs represent growth structures highly regulated by the activity of the inducer. They constitute the microhábitat in which the inducer completes its development and is generally associated with a community of inquilines and parasitoids which develop at expense of the inducer or the gall tissues. In our región *Prosopis* (Fabaceae) species support a large number of galls induced by a high diversity of insects. Particularity, leaf galls induced by an undescribed species of Cecidomyiidae were observed on *Prosopis caldenia*. The objective of this work were to describe and to characterize the gall inducer and the community associated with this gall morphotype. Samples were obtained from *Prosopis* forest fragments located in a field belonging to the Provincial Forestal Nursery during December 2015 and January 2016. In order to identify the inducer larva III, pupa and adults stages were observed following the technique proposed by Gagné. Ten insect species were recorded asociated with the leaf galls of *Prosopis caldenia*. Two of them constitute new species to science *Rhopalomyia caldeniae* as the inducer and *Dasineura oportunist*a as an inquiline. Additionally, six species of parasitic wasps, coleoptera inquiline and thrips as occupants of senecent galls were found. This results are a contribution to the knowledge of the insect diversity of the “espinal” and may be used for future studies

INDÍCE

INTRODUCCIÓN	1
Las agallas inducidas por insectos	1
Los dípteros cecidómidos	3
Estado del conocimiento de las agallas en <i>Prosopis</i> en la Argentina, con énfasis en el caldén.	4
MATERIALES Y MÉTODOS	6
Área de estudio	6
Muestreo	6
Análisis de Laboratorio.....	7
Microscopía Óptica.....	7
Microscopía electrónica.....	9
Identificación	9
RESULTADOS	11
Cecidómido inductor.....	11
Cecidómido inquilino	13
Comunidad asociada	22
DISCUSIÓN	26
CONCLUSIONES	28
BIBLIOGRAFÍA	29

Insectos galígenos de agallas foliares de *Prosopis caldenia* Burkart (Fabaceae)

INTRODUCCIÓN

Las agallas inducidas por insectos

Las agallas o cecidias son alteraciones morfo-anatómicas de órganos y tejidos de la planta hospedadora en respuesta a estímulos provenientes de organismos inductores (Dreger-Jauffret & Shorthouse, 1992).

Las agallas inducidas por insectos se denominan agallas entomógenas, y se consideran las más sofisticadas debido a la capacidad de los insectos para controlar ciertos aspectos de la planta hospedadora en su propio beneficio (Stone *et al.*, 2008). Los insectos galígenos producen modificaciones patológicas a modo de hipertrofia o hiperplasia en el tejido de su hospedador, modificando el patrón normal de crecimiento, la estructura de los tejidos vegetales y la producción de recursos alimenticios (Price *et al.*, 1986; 1987; Weis *et al.*, 1988). Como resultado, el insecto adquiere los nutrientes necesarios y queda aislado del ambiente externo en una estructura de protección simétrica y de aspecto definido, la agalla (Raman, 2007).

El proceso de formación de la agalla implica la sucesión de varios estadios: inicio, crecimiento y diferenciación, maduración y senescencia (Kraus, 2009). El estadio de inicio implica un reconocimiento insecto-planta, el cual está dado por un comportamiento específico del insecto inductor. La elección de la especie hospedadora constituye un factor de vital importancia, debido a que la progenie del insecto galígeno llevará a cabo el desarrollo de los estadios iniciales en el interior de los tejidos de la misma, y las defensas de la planta actuarán en contra de la fase larvaria. El estímulo que inicia la formación de la agalla puede ser la oviposición como en algunos himenópteros y coleópteros, o la actividad de alimentación y secreciones salivares de la larva I, como ocurre en dípteros, áfidos, cóccidos y psílidos (Raman *et al.*, 2005). Previo al evento de oviposición, pueden ocurrir una serie de contactos entre el inductor y la superficie de la planta para reconocer la planta hospedadora, la célula vegetal, el tejido y consecuentemente el órgano hospedador (Isaias *et al.*, 2014). Durante el estadio de diferenciación y crecimiento, se produce un aumento en la biomasa de la agalla por

acción continua de la actividad alimentaria del inductor (Raman *et al.*, 2005). En respuesta a este estímulo, las células vegetales proliferan y aumentan de tamaño, y el tejido nutritivo se forma alrededor de la cámara larval. Esta actividad también define el número de cámaras larvales y posiblemente la forma externa de la agalla (Rohfritsch & Shorthouse, 1982; Raman *et al.*, 2005). La maduración de la agalla ocurre cuando el insecto se encuentra en su última fase larval y coincide con el período de mayor alimentación del mismo. En esta etapa, el insecto completa su desarrollo y ocurre la emergencia, es decir, la salida del inductor, la cual dependerá de las estrategias de cada especie. Finalmente, se produce la fase de senescencia caracterizada por la degradación de los tejidos de la agalla (Kraus, 2009). Las agallas senescentes pueden ser colonizadas por otros insectos o ácaros.

Los insectos galígenos pueden desarrollar agallas en diferentes órganos de la planta: raíces, tallos, hojas, inflorescencias o frutos (Kraus, 2009). En general, la morfología de la agalla está relacionada con características de la especie inductora, más que con el órgano afectado, la especie hospedadora o los factores ambientales (Dorchin *et al.*, 2002; Kraus, 2009). La interacción entre la especie inductora y la especie vegetal es específica; cada especie de insecto inductor altera la morfogénesis normal del órgano de la planta hospedadora en un nuevo patrón que deriva en un morfotipo de agalla único y particular (Isaias *et al.*, 2014). Una misma planta puede funcionar como hospedadora para más de una especie de insecto galígeno, y por lo tanto presentará una variedad de morfotipos o agallas diferentes con caracteres específicos (Kraus, 2009; Isaias *et al.*, 2014).

Los insectos galígenos pueden ser atacados por especies de insectos parasitoides, inquilinos o cleptoparásitos, y luego de la emergencia del adulto las agallas pueden ser ocupadas por otras especies de artrópodos que las utilizan a modo de refugio (Raman *et al.*, 2005; Martínez *et al.*, 2013). Por lo tanto, la agalla representa un microhábitat para una comunidad discreta de organismos especializados (Maia, 2012; Raman, 2007). La presencia de parasitoides e inquilinos tiene relación con ciertos aspectos del ciclo de vida del inductor de la agalla, en general el sitio de oviposición y la eclosión de los huevos (Yukawa & Rohfritsch, 2005). La acción de los inquilinos con frecuencia modifica la morfología original de la agalla y provoca altas tasas de mortalidad de la especie galígena. A su vez, la alteración de los tejidos de la agalla por parte de los inquilinos puede permitir la asociación de especies parasitoides, provocando un aumento de la riqueza y complejidad de la comunidad de insectos asociados a

las agallas (Ferraz & Monteiro, 2003). Los parasitoides causan disturbios o interrumpen la alimentación del inductor, lo cual puede afectar la estructura y el desarrollo de la agalla dado que la misma es mantenida por la actividad del inductor (Isaias *et al.*, 2014).

El hábito de inducir agallas ha evolucionado de manera independiente y múltiples veces entre grupos de insectos (Cook & Gullan, 2004), pero ésta capacidad no se da en todos los órdenes (Raman, 2012). En comparación con insectos no galígenos, los insectos inductores de agallas muestran nuevos rasgos con respecto a la fisiología nutricional y dinámica poblacional (Raman *et al.*, 2005). Actualmente, se han registrado alrededor de 120.000 especies de insectos inductores de agallas, pertenecientes a diversos órdenes (Espírito Santo *et al.*, 2007). Entre los más relevantes se encuentran Hemíptera, Hymenoptera y Diptera, siendo menos frecuente en Lepidóptera, Coleóptera y Thysanoptera (Raman, 2012). De todas maneras, la capacidad de inducir agallas no muestra ningún patrón, por lo que suele ser un fenómeno variable entre especies de un mismo orden (Raman, 2012). Las agallas más complejas estructuralmente son atribuidas principalmente a los órdenes Hymenoptera, con especies distribuidas en cinco familias, (Dreger-Jauffret & Shorthouse 1992; Stone *et al.*, 2002), y Diptera con alrededor de siete familias formadoras de agallas, siendo la familia Cecidomyiidae la más importante en cuanto a riqueza y distribución geográfica (Fernandes *et al.*, 2012).

Los dípteros cecidómidos

La familia Cecidomyiidae constituye un grupo antiguo y muy diverso, que cuenta con más de 6200 especies agrupadas en 6 subfamilias y unos 736 géneros (Gagné & Jaschhof, 2014). Las cinco subfamilias basales, Catotrichinae, Lestremiinae, Micromyinae, Winnertziinae y Porricondylinae incluyen sólo un cuarto de las especies conocidas y sus representantes son herbívoros, fungívoros o predadores de otros artrópodos. La subfamilia restante, Cecidomyiinae, es la más diversa e incluye formas herbívoras, en su mayoría inductoras de agallas que en muchos casos son importantes plagas (Gagné & Jaschhoff, 2014). Las especies galígenas generalmente son específicas para una única especie de planta hospedadora, lo que permite reconocer a los inductores por los morfotipos de agallas inducidas (Veenstra *et al.*, 2011).

La sincronización de la emergencia del adulto con la fenología de la planta hospedadora constituye un evento crítico para la supervivencia de los cecidómidos galígenos (Yukawa & Rohfristch, 2005; Dorchin *et al.*, 2009). Se reconocen varias estrategias de vida que varían según la especie. Luego del desarrollo completo de la larva, algunos pueden mudar a pupa inmediatamente o entrar en dormancia durante semanas o meses antes de emerger como adultos. El adulto tiene una vida efímera de pocos días (Kolesik, 2014). Algunas especies de cecidómidos pueden tener una sola generación por año, otras dos, mientras que unas pocas pueden reproducirse continuamente y tener varias generaciones anuales (Kolesik, 2014). En áreas templadas y en base a cómo el inductor sobrevive la estación invernal, se han señalado dos tipos principales de estrategias de vida, tipos I y II. En el Tipo I, el inductor sobrevive el invierno en el suelo y según las especies, la larva madura abandona la agalla y cae al suelo antes del verano o la larva madura no abandona la agalla, y es la agalla o el órgano que la contiene quien cae al suelo con la larva en su interior. En el Tipo II, la agalla no cae al suelo y, según las especies es la larva madura o la larva I la que permanece en el interior de la agalla todo el invierno (Yukawa & Rohfristch, 2005).

Diversos estudios demuestran la importancia económica de las agallas de cecidómidos, que en algunos casos pueden considerarse como importantes plagas de cultivos, mientras que en otros casos se comportan como enemigos naturales de malezas, áfidos y ácaros (Yukawa & Rohfristch, 2005; Kolesik, 2014). Un importante número de especies han sido descritas recientemente, con mayor énfasis en la región Holártica (Gagné & Jaschhof, 2014). A pesar de su gran diversidad, abundancia e importancia, la fauna neotropical de cecidómidos ha sido pobremente estudiada, ya que sólo se han descrito 565 especies (Maia, 2014). El trabajo más relevante sobre la fauna neotropical lo debemos a Gagné (1994), quien recopiló toda la información disponible hasta 1994 proporcionando una lista de especies, claves de géneros e información sobre el ciclo de vida y las plantas hospedadoras. Las contribuciones más recientes y numerosas de cecidómidos neotropicales son de Brasil, mientras que de la fauna argentina se conocen hasta el momento 45 especies en 24 géneros (Maia, 2014).

Estado del conocimiento de las agallas en *Prosopis* en la Argentina, con énfasis en el caldén.

En Argentina, el estudio de agallas inducidas por insectos es notablemente escaso y fragmentario, siendo probablemente los trabajos de Kieffer & Jorgensen (1910), Jorgensen

(1916; 1917) y Tavares (1915) los más relevantes por el número de especies vegetales tratadas. Es un fenómeno conocido desde hace mucho tiempo en nuestro país, que muchas especies de “algarrobos” (*Prosopis* spp.) soportan una gran diversidad de agallas (Jørgensen, 1916). Se han registrado agallas inducidas por coleópteros, dípteros, himenópteros, lepidópteros y ácaros en diferentes especies del género (Kieffer & Jørgensen 1910; Jørgensen, 1916; 1917; Houard, 1933). En particular, agallas de cecidómidos han sido halladas en diferentes especies argentinas de *Prosopis* (Fabaceae). *Liebeliola prosopidis* Kieffer & Jørgensen y *Meunieriella graciliforceps* Kieffer & Jørgensen fueron descritas asociadas al retortuño, *P. strombulifera*; dos de las tres especies conocidas de *Tetradiplosis* están asociadas a *P. caldenia* (*T. panghitruz* y *T. rayen*) y una a *P. alpataco* (*T. sexdentata*) (Martínez et al. 2013; Kieffer & Jørgensen, 1910); y *Rhopalomyia prosopidis* fue descrita asociada a *P. alpataco* (Kieffer & Jørgensen, 1910).

El caldén, *Prosopis caldenia* Burkart, es una especie arbórea endémica de la República Argentina, dominante en las formaciones boscosas que se desarrollan dentro de la provincia de La Pampa (Cabrera, 1976). A pesar de su importancia económica, cultural y ecológica, la información acerca de las especies gallícolas que se desarrollan sobre esta leguminosa es escasa (Martínez et al., 2013). El caldén soporta al menos 13 morfotipos de agallas inducidas por diferentes especies de insectos (Martínez & Corró Molas, 2016). Recientemente, se describieron dos especies de cecidómidos asociadas a *Prosopis caldenia*. Se trata de *Tetradiplosis panghitruz* Martínez y *T. rayen* Martínez, dos especies nuevas para el género, del que solamente se conocía a su especie tipo, *T. sexdentata* Kieffer & Jørgensen, asociada a *Prosopis alpataco* (Martínez, et al., 2013). *Tetradiplosis panghitruz* induce agallas caulinares y multicamerales en tallos vegetativos, mientras que *T. rayen* induce agallas uniloculares sobre el raquis de las inflorescencias en desarrollo (Martínez et al., 2013). Recientemente se encontraron agallas desarrolladas en los foliolulos de las hojas de *P. caldenia* que aún no han sido registradas en estudios previos. Las agallas están formadas por la coalescencia parcial de dos foliolulos contiguos, los cuales delimitan una única cámara larval a modo de una cápsula con dos valvas. En el caso de las agallas foliares, la especie inductora que se describe en este trabajo, pertenece a la familia Cecidomyiidae (Díptera) (Cornejo et al., 2016). Se conocen agallas similares en *Prosopis alba* (Carabajal de Belluomini & Fiorentino, 2006) y *Acacia* sp. (Gagné, 1994), aunque las especies inductoras no fueron formalmente descritas.

El objetivo general del presente trabajo es contribuir al conocimiento de las agallas asociadas al caldén en la provincia de La Pampa. Los objetivos específicos son: 1) identificar y describir el insecto inductor de las agallas foliares, y 2) caracterizar la comunidad de insectos gallícolas asociada a estas agallas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se llevó a cabo en un fragmento de bosque de caldén ubicado en el Campo Anexo del Vivero Forestal Provincial (36° 33' Sur y 64° 18' Oeste), colindante al Campo de Enseñanza de la Universidad Nacional de La Pampa (Fig. 1A). Biogeográficamente, el área pertenece al Distrito del Caldén de la Provincia del Espinal (Dominio Chaqueño) (Cabrera & Willink, 1971). Este distrito comprende el centro de La Pampa, centro-sur de San Luis y sur de Buenos Aires. El clima es templado y seco, con gran variación de precipitaciones y temperaturas (Cabrera & Willink, 1973). Las condiciones ambientales, en conjunto con las características estructurales de la población, influyen sobre la fenología y crecimiento del caldén, el cual se restringe a los meses del año con temperaturas más altas y libres de heladas que ocurren desde mediados de octubre hasta mediados de abril (Cano, 1988).

Muestreo

Las agallas foliares (Fig. 1B) fueron colectadas diariamente de caldenes agallados durante diciembre de 2015 y enero de 2016, lapso en que los caldenes presentan hojas juveniles y adultas. La colección diaria de agallas permitió obtener los estados de desarrollo (larva III, pupa y adulto) del insecto inductor necesarios para la descripción taxonómica de la especie galígena.

Se obtuvieron dos submuestras de agallas foliares, una para obtener los estadios de larva III y pupa y otra para obtener los adultos. En el primer caso, las agallas colectadas se colocaron en frascos con alcohol 96° a fin de conservar los estadios del insecto inductor. En el segundo caso, las agallas colectadas se colocaron en bolsas plásticas para reducir su deshidratación y se llevaron inmediatamente al laboratorio a fin de acondicionarlas para esperar la emergencia del adulto.

Análisis de Laboratorio

Examen de la larva III y pupa. Del total de las agallas colectadas en cada fecha de muestreo, una fracción se diseccionó bajo lupa para llevar un control del estadio de desarrollo del inductor. Cuando se observó el estadio de larva III, las agallas se conservaron en frascos con alcohol 96° para su posterior identificación y preservación del material.

Obtención del adulto en laboratorio. Para lograr la emergencia de los adultos en el laboratorio es necesario contar con agallas que contengan la pupa. En este estado de desarrollo el insecto no se alimenta y puede completar la maduración a adulto aún si la agalla es colectada y transportada al laboratorio. Para constatar la presencia de pupas se procedió a abrir bajo microscopio estereoscópico algunas agallas en cada fecha de muestreo. Cuando se registró el estado de pupa, el resto de las agallas sin abrir se distribuyeron en tubos Falcon de 50 ml, los cuales fueron revisados diariamente a fin de extraer los adultos emergidos (Fig. 1C). Los adultos obtenidos se conservaron en alcohol 96° para su posterior identificación y descripción. Esta metodología también permitió obtener ejemplares adultos de especies parasitoides o inquilinas que cohabitan estas agallas, posibilitando la caracterización de la comunidad de insectos gallícolas asociada.

Caracterización de la comunidad. Para poder establecer la prevalencia de parasitoides e inquilinos en las agallas foliares, se disecaron 100 agallas de tres fechas de muestreo diferentes. Para determinar el porcentaje representado por cada familia de himenópteros parasitoides se analizó el total de los adultos emergidos de la experiencia de cría.

Microscopía Óptica

Para poder realizar la identificación y descripción de los cecidómidos asociados a las agallas foliares de *Prosopis caldenia*, se utilizó la técnica de montaje propuesta por Gagné (1994). Cuando los especímenes fueron larvas maduras o pupas, se pincharon en la zona abdominal con un alfiler y luego fueron sumergidos en una solución de NaOH ca.10% por 24hs, con el fin de digerir los tejidos blandos. Una vez logrado esto, los especímenes se enjuagaron en una gota de ácido acético durante un minuto para neutralizar el efecto del NaOH. Posteriormente fueron sometidos a deshidratación en concentraciones crecientes de etanol 70° a 100°. Luego se transfirieron a aceite de clavo durante cinco minutos y finalmente fueron montados en preparados microscópicos permanentes con una gota de Bálsamo de

Canadá natural en vista ventral. Para el montaje de los adultos se realizó el mismo procedimiento que para larvas y pupas, sólo que previo a la digestión se le retiraron las alas y se reservaron en aceite de clavo. El adulto, una vez digerido, fue montado junto a las alas sin digerir en la siguiente disposición: cabeza separada del cuerpo en vista frontal, cuerpo en vista lateral, y en el caso de los machos, la genitalia en vista dorsal. Algunos adultos fueron montados enteros y sin digerir en vista lateral.

Las especies de esta familia se identifican taxonómicamente a partir de la observación de caracteres específicos de los estadios de larva III, pupa y adulto (Gagné, 1994). La larva III de los cecidómidos presenta una morfología corporal general cilíndrica-deprimida, con forma cónica en ambos extremos, sin patas. La coloración puede ser blanca, amarilla, naranja o roja, dependiendo de la edad y de las especies. En la cabeza no presentan ojos, pero sí placas sensoriales, papilas y antenas cilíndricas cortas. Con respecto a las piezas bucales poseen un par de mandíbulas articuladas y un par de placas maxilares. En los segmentos corporales anteriores suelen presentar espiráculos. Los caracteres taxonómicos de la larva III, que se tienen en cuenta para la clasificación son: morfología general corporal; presencia/ausencia de la espátula (esclerito anterior y ventral en los primeros segmentos del tórax); número de papilas laterales a cada lado de la espátula cuando está presente y número de papilas terminales (Gagné, 1994). El estado de pupa ofrece varios caracteres diagnósticos para su clasificación, incluyendo modificaciones de la cabeza y el abdomen que la pupa utiliza para cortar o forzar su salida de la agalla; presencia de cuernos o crestas cefálicas; espiráculos y espinas en los segmentos corporales (Gagné, 1994). Los adultos de cecidómidos tienen un aspecto simple y frágil, pero presentan un gran número de adaptaciones morfológicas. Los caracteres que se utilizan para clasificarlos taxonómicamente son: número de artejos en el flagelo de la antena, que primitivamente son 14, pero puede variar en diferentes taxones; número de palpómeros maxilares; venación alar, principalmente la longitud de la vena R5 con respecto a la longitud total del ala; morfología de las uñas tarsales, que puede presentar una gran variedad de formas y pueden tener uno o más dientes basales; forma y quetotaxia de los tergos y esternos abdominales. En hembras y machos adultos son muy relevantes caracteres del postabdomen, principalmente de los últimos tergos y esternos, en hembras se destacan la presencia y estructura del ovipositor (cuando presente) y en machos algunos caracteres de la

genitalia (estructura de cercos, hipoprocto, gonópodos y aedeago, y presencia o ausencia de parámetros) (Gagné, 1989; 1994).

Los himenópteros y coleópteros asociados a las agallas fueron identificados a nivel de Familia utilizando un microscopio estereoscópico Zeiss Stemi 508, con una cámara digital incorporada Axiocam ERc5s. Los preparados se observaron bajo microscopio óptico Meopta.

Microscopía electrónica

Para la observación y estudio de algunos caracteres morfológicos, especialmente los sensilios antenales, las papilas larvales y las estructuras cefálicas de la pupa, se utilizó el microscopio electrónico de barrido (MEB) FEI XL-30 perteneciente al Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Por tratarse de especímenes muy poco esclerotizados, fueron deshidratados mediante la técnica de punto crítico y luego metalizados con una cobertura de oro-paladio para mejorar el contraste.

Identificación

La identificación y clasificación de los insectos asociados a las agallas se realizó siguiendo las claves de Gagné (1994) y Maia (2014) para Cecidomyiidae; Goulet & Huber (1993), Gibson (2006), Masner & Arias Pena (2006) para Hymenoptera, y Morrone & Posadas (1998) y Marvaldi & Lanteri (2005) para Coleoptera. La identificación a nivel de familia de coleópteros e himenópteros inquilinos y/o parasitoides fue confirmada por especialistas.

Todo el material analizado quedará depositado en la Colección Nacional de Entomología del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia

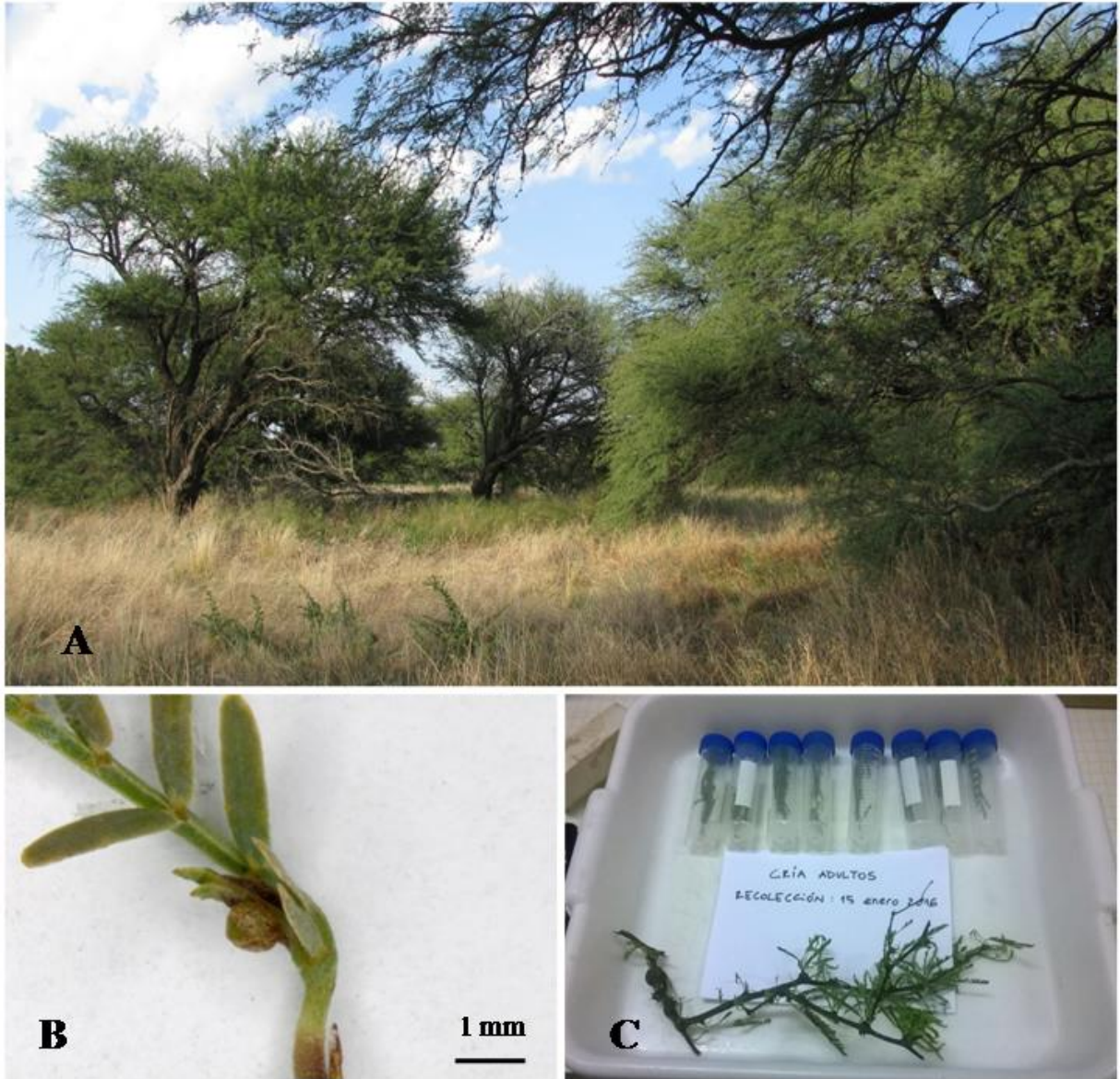


Fig. 1 A) Sitio de muestreo Campo anexo al Vivero Forestal Provincial. B) Agalla foliar de *Prosopis caldenia*. C) Cría de los adultos en laboratorio

RESULTADOS

Al analizar las agallas foliares del caldén, se observaron dos cecidómidos como posibles inductores de las mismas. La discriminación entre ambos para llegar a distinguir la especie inductora de la especie inquilina fue posible gracias a la observación directa de los estadios inmaduros en el interior de las agallas y a la asociación entre larvas, pupas y adultos. Así, la larva inductora fue observada frecuentemente como el único ocupante de la agalla, mientras que la larva inquilina fue hallada en el interior de la agalla siempre asociada a una larva inductora. En el estadio de la larva III es notable cómo la larva inquilina afecta el desarrollo de la inductora desplazándola a los márgenes de la agalla, debido probablemente al rápido desarrollo de la especie inquilina. La especie inquilina es la única ocupante de la agalla durante el estadio de pupa, cuando sólo quedan restos de la cutícula larval del inductor. Por otro lado, la larva de la especie inductora se observó sola, acompañada por la especie inquilina o atacada por parasitoides.

La larva inductora es fácilmente distinguible morfológicamente de la forma inquilina, pero esta discriminación se vuelve mucho más compleja para los estadios de desarrollo posteriores como pupa y adulto. La asociación entre las larvas con las pupas y los cecidómidos adultos fue muy importante para determinar cuál de las dos especies era la inductora y para proceder a su identificación y descripción. Esto fue posible gracias a la cría *ex situ* de la larva III madura, lo cual implica la observación directa de la metamorfosis fuera de la agalla. En dos ocasiones pudo observarse la muda de larva III a pupa de la especie inquilina a partir de larvas maduras extraídas de las agallas y acondicionadas en tubos eppendorf. La asociación de la larva III con la pupa de la especie inductora se realizó por eliminación ya que la larva III madura de esta especie es aparentemente más sensible a la deshidratación y muere con mucha facilidad, lo que dificulta la cría en laboratorio. La asociación de pupas con adultos se logró fácilmente ya que, por un lado la pupa es más resistente a la cría *ex situ* y por otro, la exuvia pupal asociada a los adultos emergidos de las agallas presenta caracteres fácilmente reconocibles.

Cecidómido inductor

La especie inductora de las agallas foliares de *Prosopis caldenia* se atribuye al género *Rhopalomyia* RübSaamen. Actualmente se considera que este género constituye uno de los

más numerosos de la familia Cecidomyiidae, con al menos 250 especies distribuidas por todo el mundo (Gagné, 2004).

Familia Cecidomyiidae

Subfamilia Cecidomyiinae

Tribu Rhopalomyini

Rhopalomyia Rübsaamen

Las especies de la Región Neotropical se caracterizan por presentar adultos con 15 flagelómeros; palpos con tres segmentos; uñas tarsales simples o dentadas; vena R5 tan larga como la longitud del ala o más; gonocoxitos completamente setosos; hembras con octavo tergito entero, ovipositor elongado y protrusible y cercos fusionados. Larva con espátula presente, ausente o reducida, con 6 papilas laterales a cada lado de la misma y seis papilas terminales, en ocasiones también reducidas o ausentes (Gagné 1994).

Rhopalomyia caldeniae Cornejo & Martínez **sp. nov.**

(Figs. 2A-F, 3A-F, 4A-D)

Macho: Longitud total 1,2 - 1,6 mm (n = 6) (Fig. 2A). Ojos ampliamente unidos dorsalmente, omatidios circulares algo separados cerca del vértex (Fig. 2B). Antenas con 12 flagelómeros bien diferenciados, el cuello mide aproximadamente la mitad de la longitud de los nodos (Fig. 2C). Sensilios circumflagelares compuestos por una banda transversal posterior que se divide anteriormente rodeando aproximadamente 20 setas (Fig. 2C). Cara con 8 - 10 setas a cada lado de la línea media. Palpos con 3 segmentos (Fig. 2B). Alas aproximadamente del largo total del cuerpo, con la vena R5 alcanzando el ápice del ala (Fig. 2D). Anepímero con 10 - 20 setas. Patas con uñas tarsales bidentadas, el empodio sobrepasa la curvatura de las uñas y los pulvilos son cortos. Tergos abdominales aproximadamente cuadrangulares con una fila transversal de setas a lo largo de su extremo apical (Fig. 2F). El octavo tergo es más pequeño, poco esclerotizado y con menor cantidad de setas. Genitalia (Fig. 2E) con cerco bilobulado, con lóbulos ovales y con varias setas en cada uno; hipoprocto cuadrangular a bilobulado, con los ángulos apicales agudos, cada uno portando una seta apical; gonocoxitos robustos, uniformemente setosos en vista dorsal; gonostilos aproximadamente cilíndricos con

numerosas setas en su cara externa y uniformemente setulosos en toda su longitud; parámetros setulosos, algo más cortos que el edeago.

Hembra: Longitud total 1,4 – 2,1 mm (n = 6) (Fig. 3A). Antenas con 12 flagelómeros cilíndricos, el último par fusionados. Con dos sensilios circumflagelares transversales que rodean a los antenómeros posteriormente y delimitan en la cara anterior un área aproximadamente circular que encierra 7 - 8 setas (Fig. 3B). Tarsos con uñas bidentadas similares a las del macho (Fig. 3F). Tergo VIII entero y ancho. Post abdomen con ovipositor elongado y protrusible, con cercos fusionados (Fig. 3C); con dos tipos de setas posteriores al hipoprocto, las más basales largas y delgadas, las apicales cortas y robustas (Figs. 3D-E).

Pupa: Longitud corporal 1,6 – 1,8 mm (n = 4) (Fig. 4A). Un par de setas cefálicas largas, sobrepasando la base de las antenas. Cara sin sensilios ni dientes. Espiráculos protorácicos cortos, no visibles en vista anterior, cubiertos por las antenas (Fig. 4B). Base de las antenas sin crestas ni cuernos. Tergos abdominales sin espinas apicales.

Larva III: Longitud total corporal 1,4 – 1,9 mm (n = 20) (Fig. 4C). Cuerpo relativamente ovalado, de color blanquecino. Cabeza pequeña, con antenas cortas. Tegumento de aspecto verrugoso, con una marcada reducción de las papilas en todo el cuerpo. Espátula protorácica ausente (Fig. 4D).

Cecidómido inquilino

El cecidómido clasificado como inquilino en las agallas foliares se atribuye al género *Dasineura* Rondani. Al igual que *Rhopalomyia*, *Dasineura* es un género muy diverso, con 466 especies en todo el mundo (Gagné & Jaschhof, 2014), de las cuales 61 se han citado para el Neotrópico (Cid Maia, 2013).

Familia Cecidomyiidae

Subfamilia Cecidomyiinae

Tribu Dasineurini

Dasineura Rondani

Las especies del género en la Región Neotropical se caracterizan por presentar adultos con 15 flagelómeros; palpómeros con cuatro segmentos; uñas tarsales bidentadas; vena R5 más corta que el ala; gonocoxitos parcialmente desnudos; hembras con octavo tergo dividido longitudinalmente, ovipositor elongado y protrusible, con cercos fusionados. Larva con espátula bidentada en el extremo anterior y seis papilas laterales a cada lado de la misma, dispuestas en dos grupos de tres; con ocho papilas setáceas terminales.

Dasineura oportunista Cornejo & Martínez **sp.nov.**

(Figs. 5A-F, 6A-D, 7A-F)

Macho: Longitud total 1 – 1,4 mm. (n = 8) (Fig. 5A). Ojos ampliamente unidos dorsalmente, puente ocular tan ancho como el diámetro de 6 omatidios circulares (Fig. 5B). Antenas con 13 flagelómeros, el primero con cuello reducido y el resto con cuello y nodo claramente distinguible. Sensilios circumflagelares compuestos por una banda transversal posterior que se divide anteriormente rodeando aproximadamente 20 - 24 setas (Fig. 5C). Cara con más de 20 setas a cada lado de la línea media. Palpos con 4 segmentos. Alas aproximadamente del largo total del cuerpo, con la vena R5 que finaliza antes del ápice del ala (Fig. 5D). Anepímero con aproximadamente 11 -12 setas. Patas con uñas tarsales bidentadas, el empodio sobrepasa levemente la curvatura de las uñas y los pulvilos son cortos. Tergos abdominales aproximadamente cuadrangulares con una fila transversal de setas a lo largo de su extremo apical (Fig. 5F). Genitalia con cerco bilobulado, profundamente dividido, con varias setas en cada lóbulo; hipoprocto bilobulado, con lóbulos angostos, portando cada uno una seta apical; gonocoxitos robustos, en vista dorsal con setas en el tercio apical; gonostilos algo más anchos basalmente, con numerosas setas, setulosos en la porción basal y ventral, y estriados en el resto de la superficie; parámetros setulosos, aproximadamente tan largos como el edeago (Fig. 5E).

Hembra: Longitud corporal 1,3 – 2,1 mm (n = 10) (Fig 6A). Antenas con 12 flagelómeros cilíndricos, el último par fusionados. Sensilios circumflagelares que posteriormente se visualizan a modo de bandas paralelas (Fig. 6B), y en vista frontal rodean 6 - 8 setas. Tergo VIII dividido longitudinalmente (Fig. 6C), ovipositor elongado y protrusible con un patrón de setas similar a la especie anterior, pero más pequeñas (Fig. 6D). Tarsos con uñas bidentadas (Fig. 6E) similares a las del macho.

Pupa: Longitud corporal 1,4 – 1,5 mm (n = 3) (Fig. 7A). Con crestas pronunciadas en la base de las antenas. Poseen setas cefálicas largas, que sobrepasan a las antenas. Un par de setas en la cara. Espiráculos protorácicos largos y curvos, visibles en vista frontal (Fig. 7B). Tergos abdominales sin espinas apicales.

Larva III: Longitud corporal 1,3 – 2,1 mm (n = 5) (Fig. 7C). Cuerpo relativamente alargado, de color anaranjado. Tegumento verrugoso. Cabeza pequeña, con antenas gruesas y cortas. Presencia de espátula protorácica bidentada (Fig. 7D), con 6 papilas a cada lado de la misma, dispuestas en dos grupos de tres (Fig. 7E). Con 8 papilas terminales (Fig. 7F).

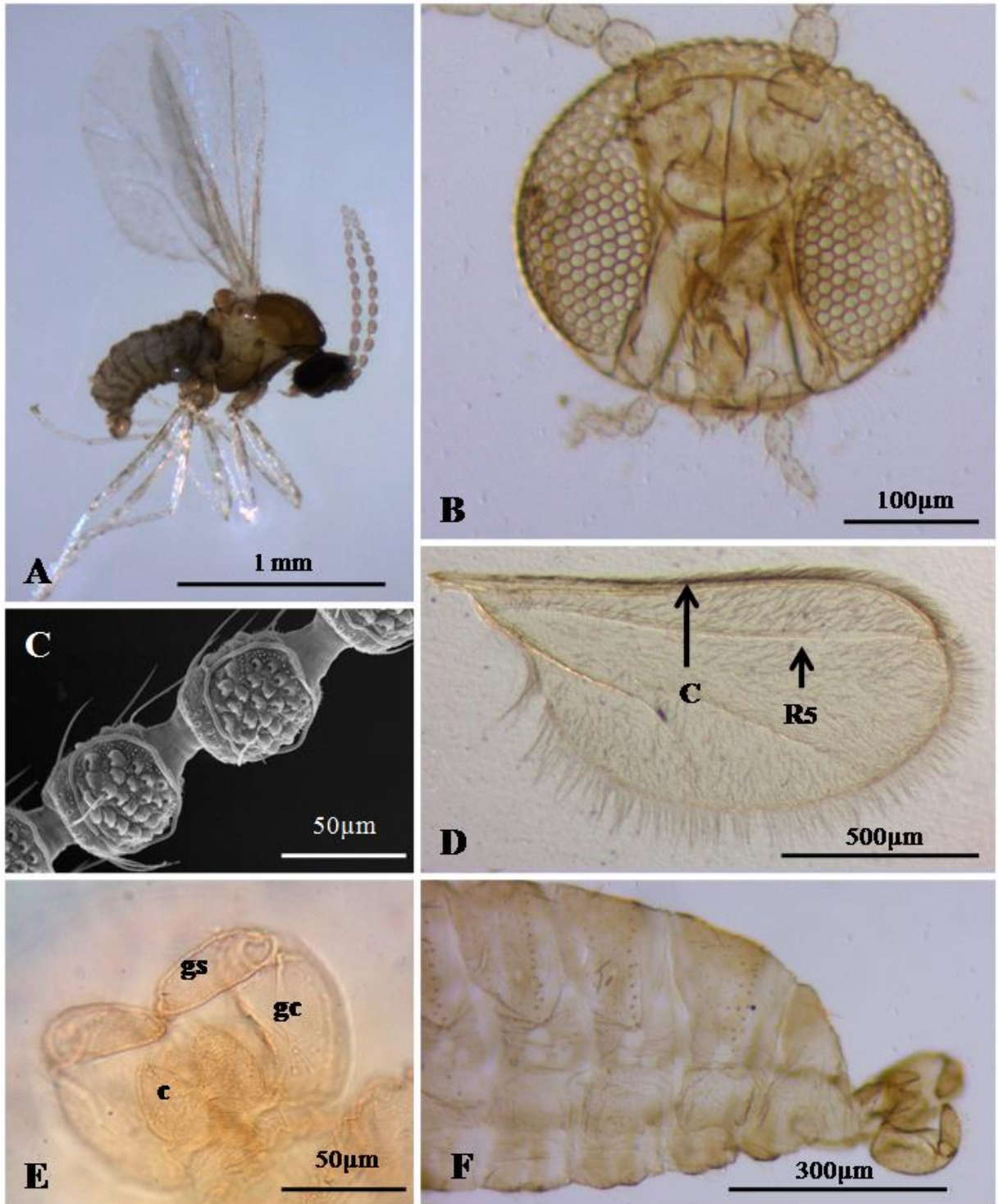


Fig. 2 *Rhopalomyia caldeniae* sp. nov. **A)** Hábito adulto macho. **B)** Cabeza macho en vista frontal. **C)** Flagelómeros. **D)** Ala: C (vena costa) R5 (vena R5) **E)** Genitalia macho: gs (gonostilos) gc (gonocoxitos) c (cercos). **F)** Tergos abdominales en vista lateral.

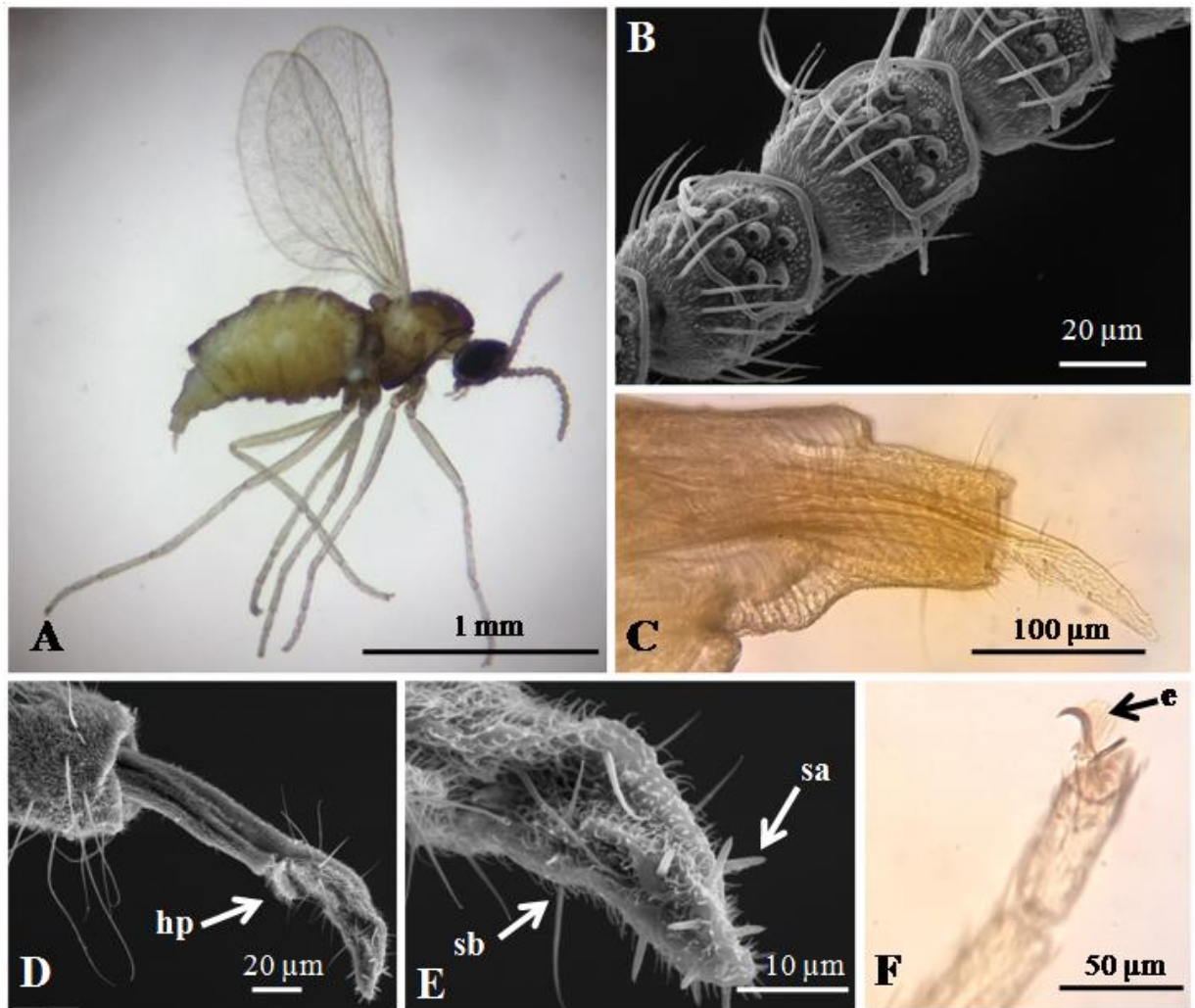


Fig. 3 *Rhopalomyia caldeniae* sp. nov. **A)** Hábito adulto hembra. **B)** Flagelómeros. **C)** Ovipositor en vista lateral. **D)** Detalle ovipositor: hp (hipoprócto). **E)** Detalle ovipositor: sa (setas apicales cortas y robustas) sb (setas basales largas y delgadas). **F)** Pata: e (empodio)

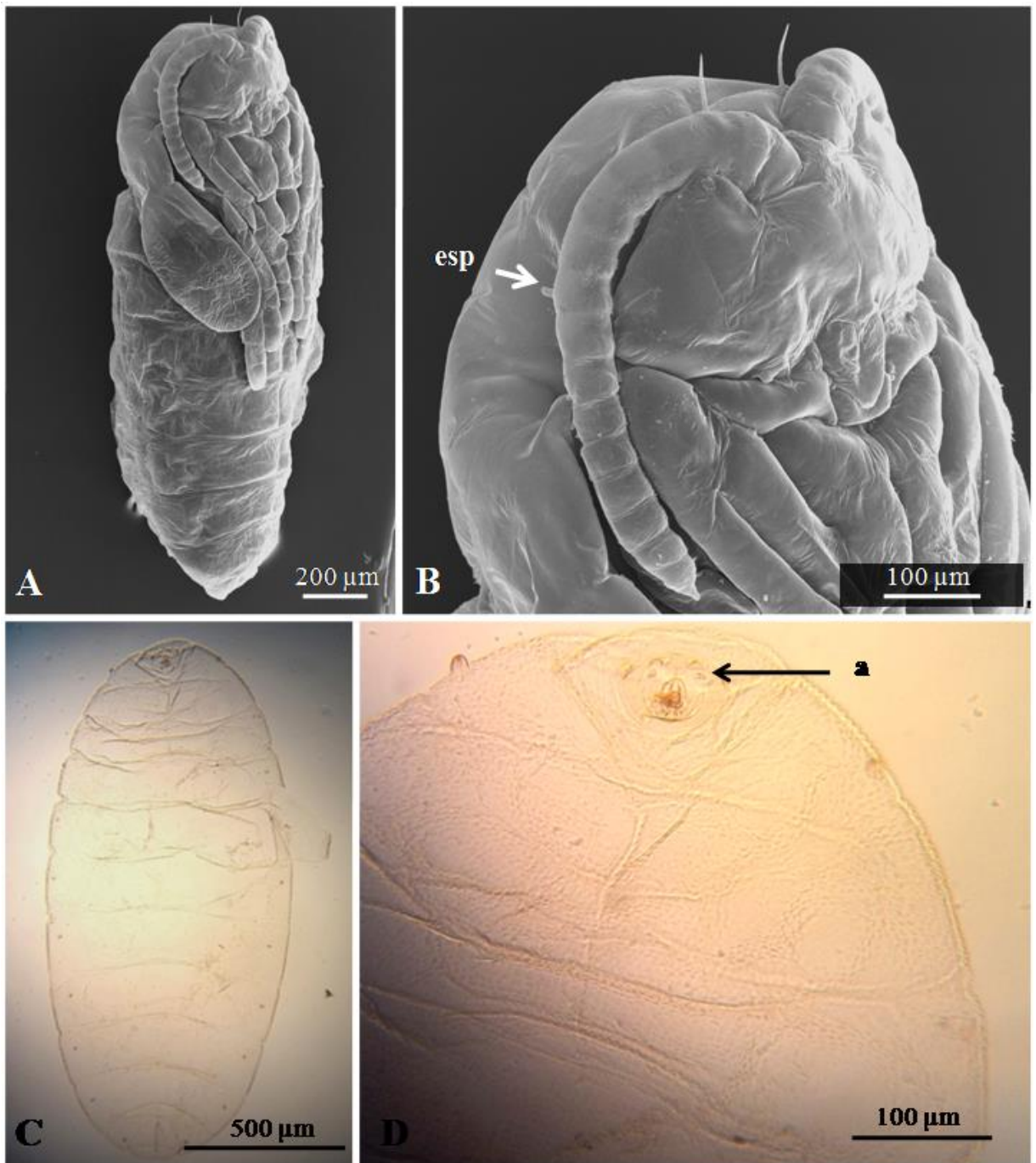


Fig. 4 *Rhopalomyia caldeniae* sp. nov. **A)** Pupa. **B)** Detalle cabeza pupa: esp (espiráculo corto). **C)** Larva III en vista frontal. **D)** Detalle cabeza larva: a (antenas)

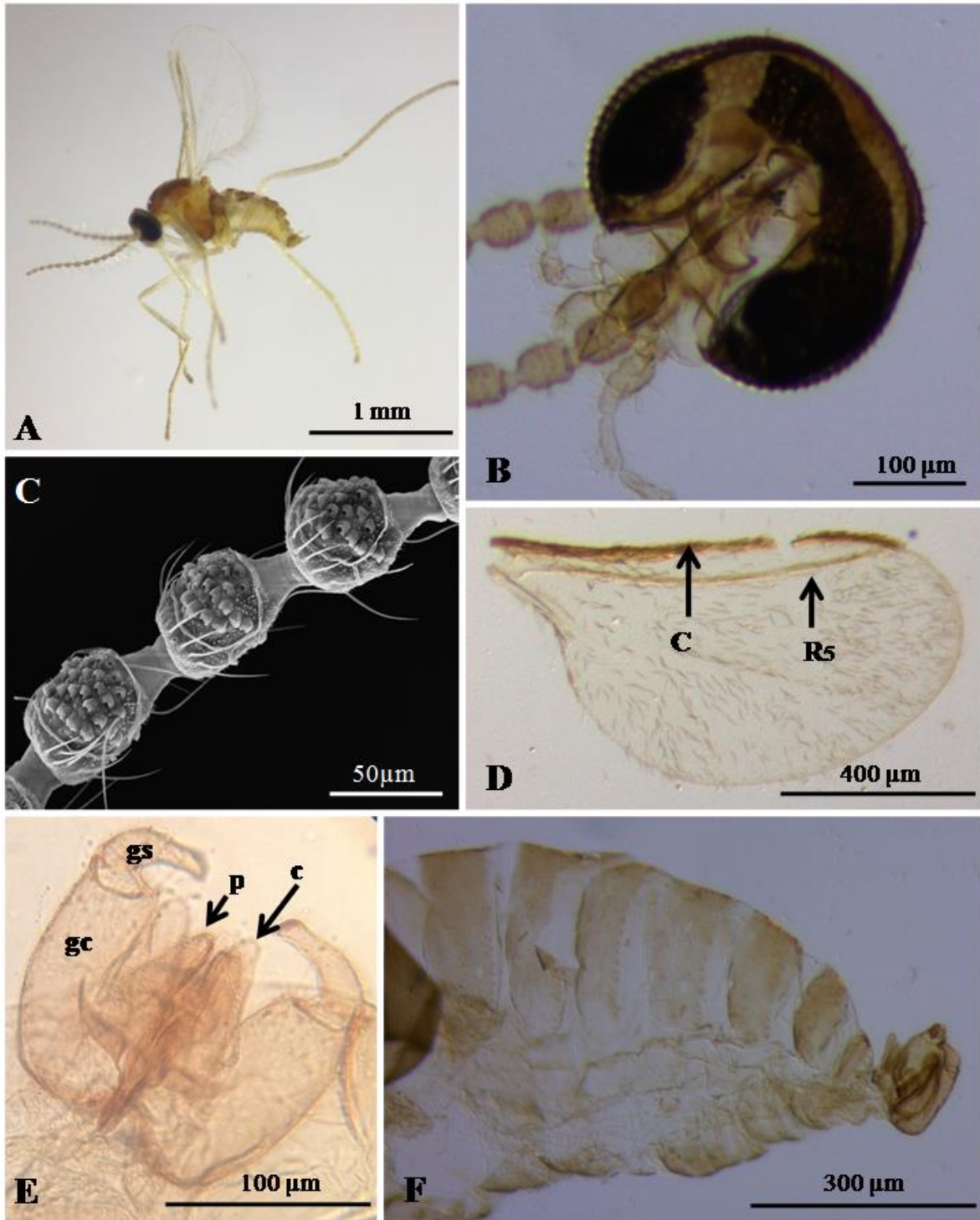


Fig. 5 *Dasineura oportunista* sp. nov. **A)** Hábito adulto macho. **B)** Cabeza macho en vista frontal. **C)** Flagelómeros. **D)** Ala: C (vena costa) R5 (vena R5) **E)** Genitalia macho: gs (gonostilos) gc (gonocoxitos) p (parámetros) c (cercos). **F)** Tergos abdominales en vista lateral

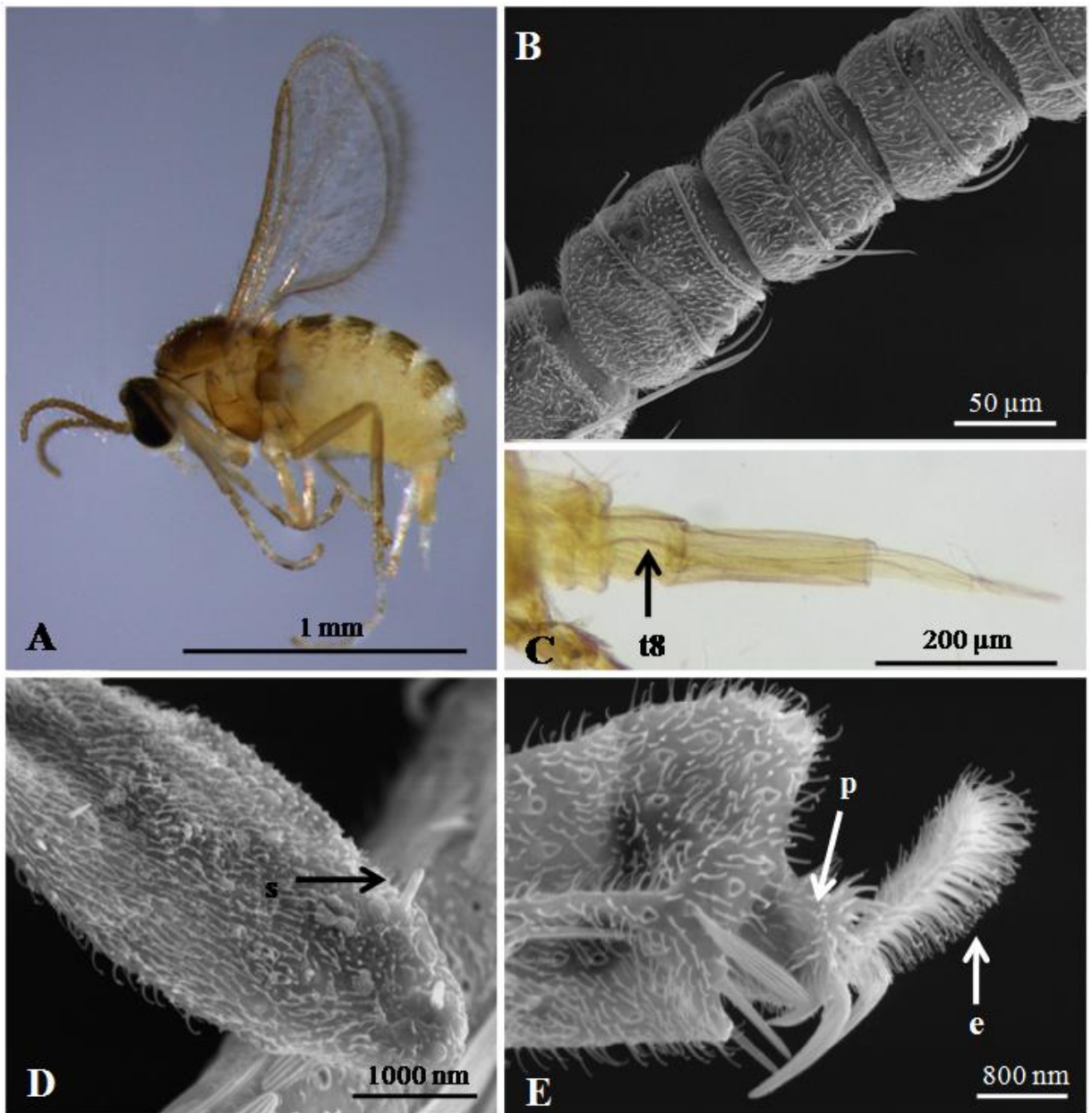


Fig. 6 *Dasineura oportunisti* sp. nov. **A)** Hábito adulto hembra. **B)** Flagelómeros en vista posterior. **C)** Ovipositor en vista lateral. **D)** Detalle ovipositor: s (setas). **E)** Pata: p (pulvilos) e (empodio)

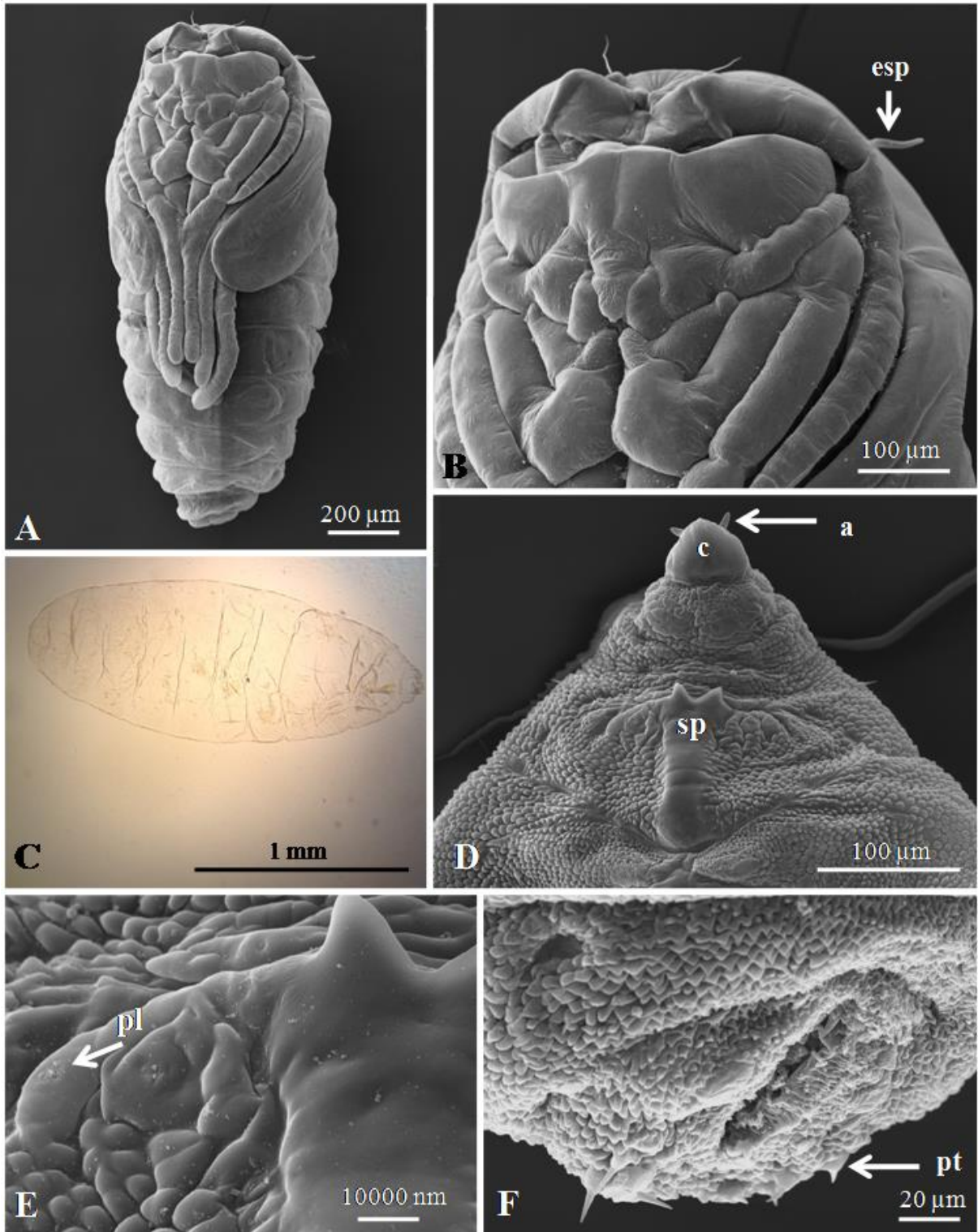


Fig. 7 *Dasineura oportunisti* sp. nov. **A)** Pupa **B)** Detalle cabeza pupa: esp (espiráculo largo). **C)** Larva III en vista frontal. **D)** Detalle cabeza larva: a (antenas) c (cabeza) sp (espátula). **E)** Detalle espátula: pl (pelos laterales). **F)** Detalle larva: pt (papilas terminales)

Comunidad asociada

El estudio de los insectos asociados a las agallas foliares del caldén permitió reconocer ejemplares pertenecientes a diez especies en cuatro órdenes. Además de las especies de cecidómidos inductora (Fig. 8A) e inquilina (Figs. 8B, 8E) mencionadas anteriormente, pudieron observarse himenópteros parasitoides (Fig. 8D), una especie de coleóptero inquilina (Fig. 8C) y tisanópteros como ocupantes posteriores en las agallas senescentes.

Las especies parasitoides registradas pertenecen a las familias Eulophidae (Figs. 9A-B), Eurytomidae (Figs. 9C-D), Tanaostimatidae (Fig. 9E-F), Platygastriidae (Fig. 10A) y Encyrtidae (Fig. 10B). En el caso de los eulófidos fue posible reconocer dos morfoespecies distintas, mientras que para las demás familias sólo se observó una única especie. El porcentaje de parasitoidismo total osciló entre el 14% y 38% y la prevalencia de inquilinos fue menor, oscilando entre el 0% y 14% de las agallas disecadas en las tres fechas de muestreo. Los representantes de la familia Eulophidae fueron los parasitoides más abundantes representando el 64% de todos los parasitoides adultos obtenidos (37% morfoespecie 1 y 27% morfoespecie 2). La disección de agallas permitió observar casos de hiperparasitoidismo (parasitoidismo de segundo grado) y superparasitoidismo (dos parasitoides asociados al mismo individuo hospedador simultáneamente) (Fig. 8D). No fue posible relacionar las especies o familias de himenópteros con estas estrategias debido a que los estadios larvales son difícilmente asociables con los adultos obtenidos.

Una especie de Brentidae (Fig. 10C) se comporta como inquilina en las agallas inducidas por *Rhopalomyia caldeniae* y constituye un caso muy interesante. A la madurez, la larva del coleóptero desplaza al inductor y ocupa totalmente la cámara larval modificando la morfología externa de la agalla que se vuelve más voluminosa y más blanda.

En las agallas senescentes se encontraron tanto ninfas como adultos de Thysanoptera, (Fig. 10D) lo que sugiere que estos insectos serían ocupantes posteriores de las agallas foliares del caldén, utilizándolas como refugio. En ningún caso se los observaron acompañando al inductor, inquilinos o parasitoides.

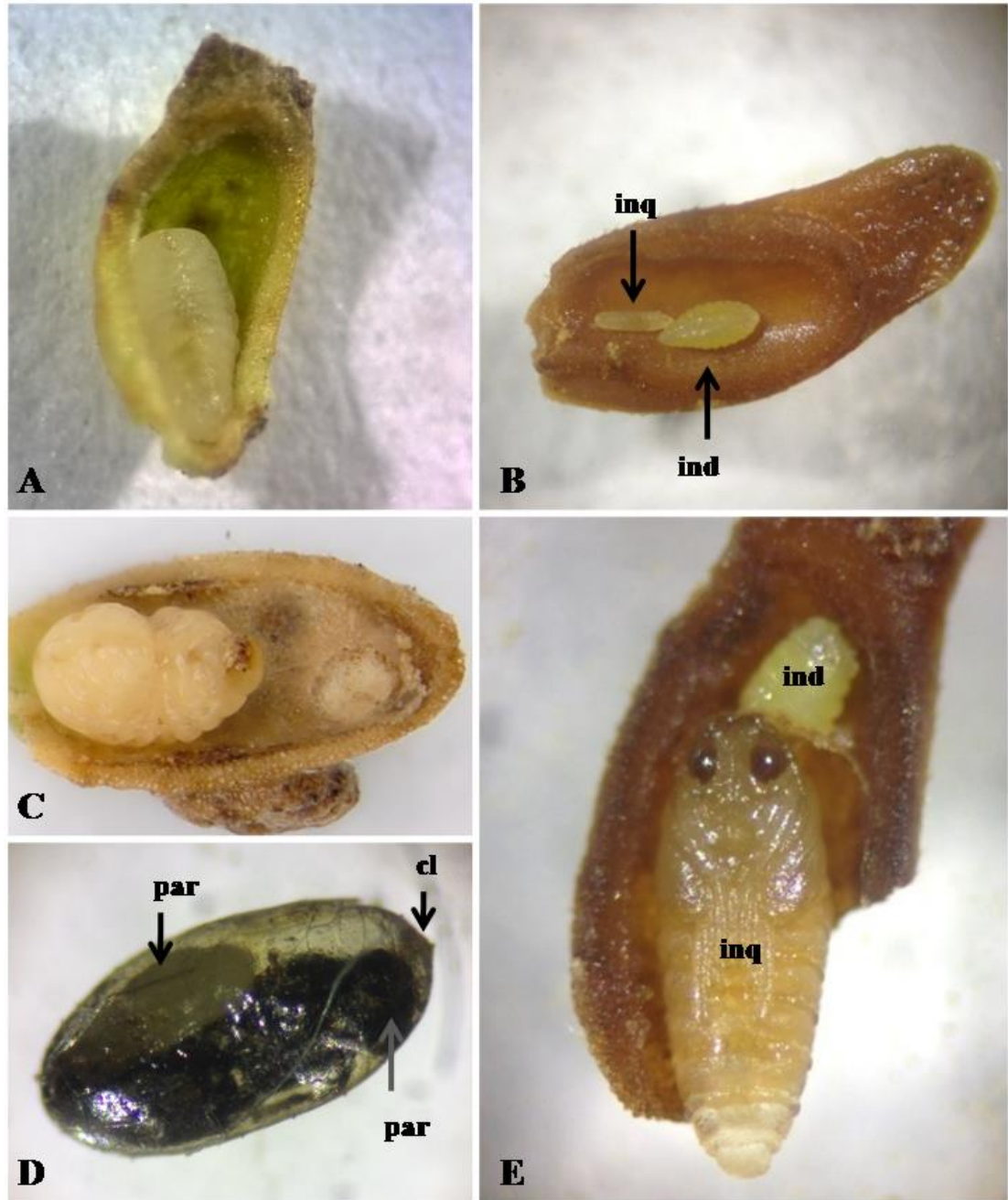


Fig. 8 A) *Rhopalomyia caldeniae* en el interior de la agalla. B) Inquilino *Dasineura oportunist*a (inq) e inductor *Rhopalomyia caldeniae* (ind) en el interior de la agalla. C) Coleóptero inquilino en el interior de la agalla. D) Superparasitoidismo: par (parasitoides) cl (cutícula larval). E) Restos del inductor *Rhopalomyia caldeniae*

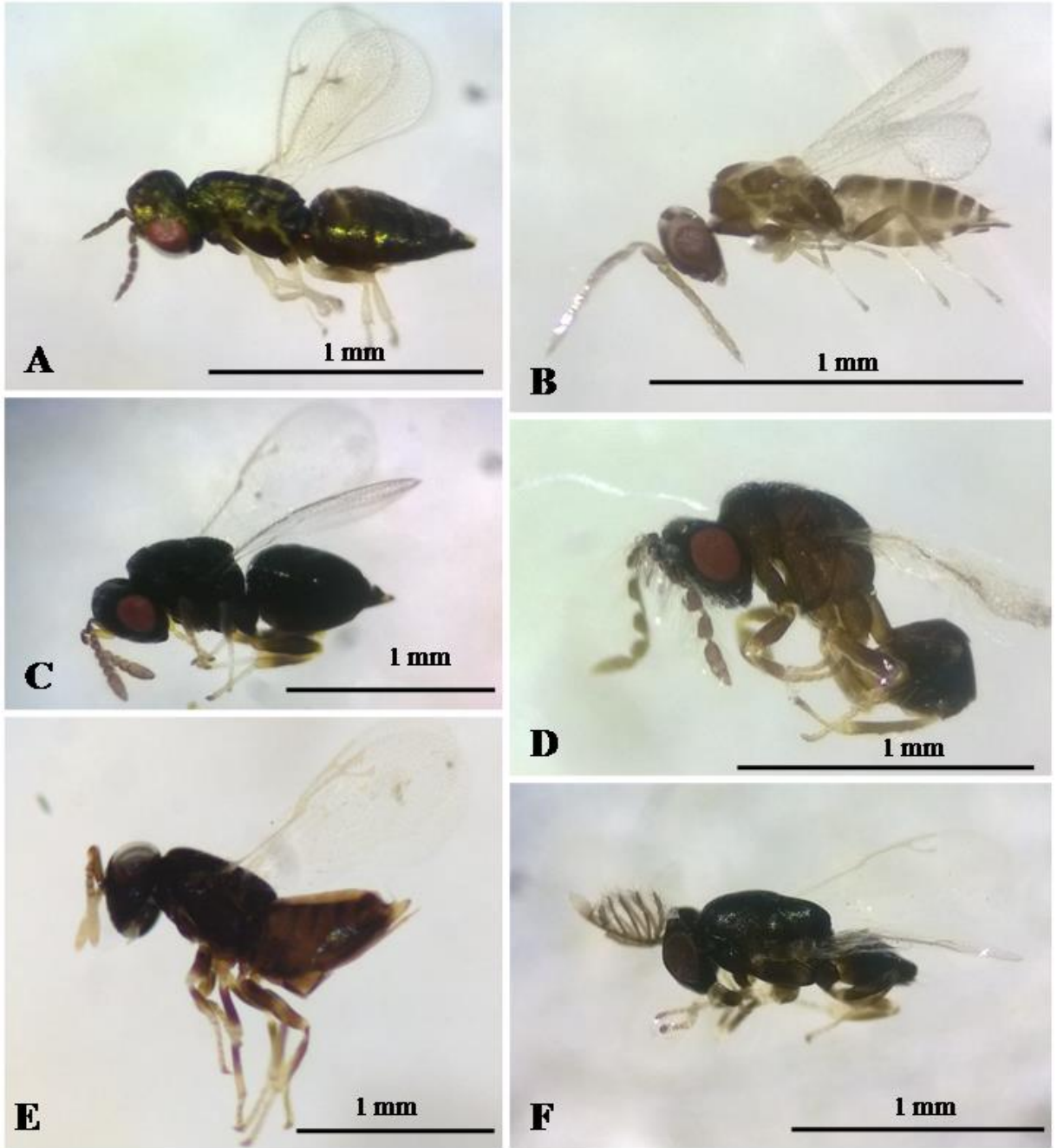


Fig. 9 A) Eulophidae sp. 1 B) Eulophidae sp. 2 C) Hembra Eurytomidae D) Macho Eurytomidae E) Hembra Tanaostigmatidae F) Macho Tanaostigmatidae

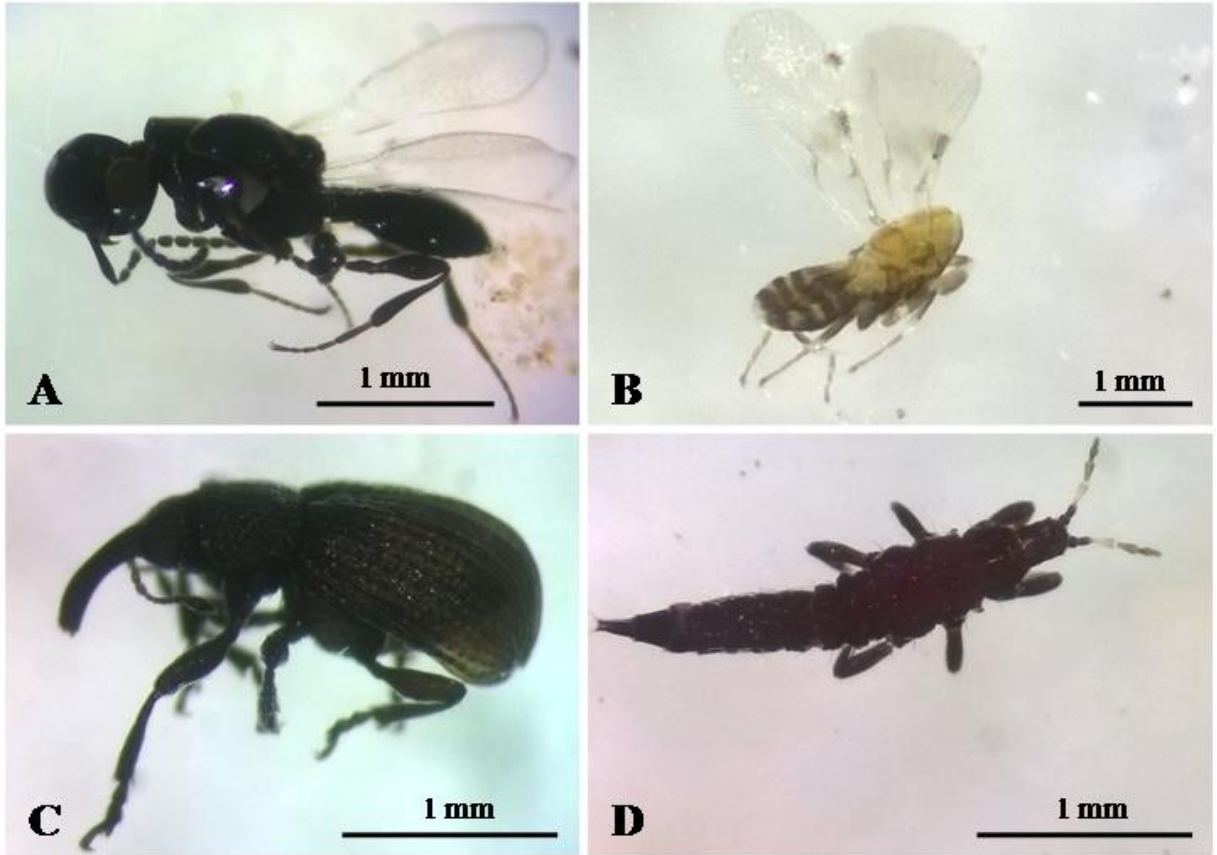


Fig. 10 A) Platygastridae B) Encyrtidae C) Brentidae D) Thysanoptera

DISCUSIÓN

El inductor de las agallas foliares de *Prosopis caldenia* se atribuye al género *Rhopalomyia*, el cual ha sido muy estudiado en la Región Holártica donde se han registrado más de 200 especies (Gagné, 2004). Hasta el momento, y con pocas excepciones, la mayoría de las especies de *Rhopalomyia* son inductoras de agallas en especies de la familia Asteraceae (Dorchin, *et al.*, 2009; Gagné & Jaschohof, 2014). En la Región Neotropical, el género está representado por ocho especies asociadas a varias familias vegetales, aunque su inclusión en el género es dudosa (Gagné & Jaschohof, 2014). En dicha región se han registrado agallas inducidas por especies de *Rhopalomyia* en las familias Asteraceae, Fabaceae, Nyctaginaceae, Solanaceae y Verbenaceae (Gagné, 2004). Las especies neotropicales actualmente incluidas en *Rhopalomyia* se alejan morfológica y biológicamente de las especies holárticas, aunque la relevancia de esta variabilidad no ha sido estudiada. Algunos caracteres (número de palpómeros, número de flagelómeros) observados en *Rhopalomyia caldeniae* son consistentes con estas observaciones y no se ajustan completamente a la definición del género en sentido estricto. La nueva especie se incluye en *Rhopalomyia*, siguiendo un criterio amplio y conservador similar a la propuesta de Kolesik (1996) en su descripción de *Rhopalomyia goodeniae*. El género *Rhopalomyia* se caracteriza por su uniformidad morfológica y por la escasez de caracteres útiles para una clara identificación, sobre todo en el estado adulto (Dorchin, 2009). En este sentido, la morfología de la agalla y la especie vegetal hospedadora son frecuentemente indispensables para llegar a una identificación precisa a nivel específico. En el caso analizado en este trabajo, la morfología de la agalla inducida por *Rhopalomyia caldeniae* no es comparable con ninguna agalla cuyo inductor haya sido formalmente descrito en la Región Neotropical, lo que permite proponerla como una especie nueva para la ciencia.

Las especies del género *Dasineura* se describen en su mayoría como inductoras de agallas simples o complejas en al menos 60 familias de plantas, aunque también hay especies de vida libre (Gagné, 2010). En coincidencia con lo observado en el presente estudio, algunas especies del género *Dasineura* se comportan como inquilinas en agallas inducidas por otros cecidómidos (Kolesik, 2014). Al igual que lo mencionado para las especies de *Rhopalomyia*, la mayoría de las especies neotropicales registradas para el género *Dasineura* se apartan del concepto morfológico del género (ej. número de flagelómeros, grado de división del octavo

tergito abdominal), aunque tampoco se ha estudiado si esta variabilidad amerita la creación de nuevas entidades genéricas (Gagné, 1994). En nuestro país, el único registro de especies de *Dasineura* se refiere a la presencia de la especie exótica *Dasineura mali* como plaga de frutos de pepita en el delta del Río Paraná (Blanchard, 1948; Turica, 1956). *Dasineura oportunist*a constituye el primer registro de una especie nativa del género en la Argentina.

Se reconoce a las agallas entomógenas como sitios aptos para el desarrollo de otras especies además de la inductora, que puedan aprovechar los recursos que brinda, tales como alimento y refugio. En particular en las agallas de cecidómidos se ha registrado una alta riqueza de especies asociadas, donde se encuentran principalmente ensambles de parasitoides (Yukawa & Rohfritsch, 2005)

Las familias de Himenópteros observadas como parasitoides en las agallas foliares del caldén son coincidentes con lo reportado en otros estudios de agallas de cecidómidos. Las especies de las familias Platygasteridae y Eurytomidae se han registrado como endoparasitoides en agallas de cecidómidos, atacan al insecto galígeno durante el estadio larval y en general sincronizan su ciclo de desarrollo con el del hospedador (Yukawa & Rohfritsch, 2005). Las especies de eulófidos se comportan como endo y ectoparasitoides, y pueden atacar a los hospedadores en cualquier estadio de desarrollo: huevos, larvas y pupas (Yukawa & Rohfritsch, 2005). Aunque las especies de Tanaostigmatidae son en su mayoría inductoras de agallas, también se han registrado casos de parasitoidismo en agallas de cecidómidos, atacando al hospedador durante el estadio larval (Fernandes *et al.*, 1987; La Salle 1987). Los representantes de la familia Encyrtidae suelen ser solitarios, parasitoides de huevos, hiperparasitoides de himenópteros y endoparasitoides de una gran variedad de insectos entre los que están incluidos los dípteros (Noyes, 2006).

La Familia Brentidae (Apioninae) incluye formas espermófagas y también especies inductoras de agallas o inquilinas en agallas inducidas por otros insectos (Morrone & Posadas 1998). Por otra parte, los tisanópteros asociados a agallas no son muy frecuentes en la fauna neotropical pero constituyen un grupo muy importante y diversificado en Australia (Crespi *et al.* 2004).

CONCLUSIONES

Se encontraron **diez (10) especies** de insectos asociados a las agallas foliares de *Prosopis caldenia*: la especie inductora, dos especies inquilinas, seis especies de parasitoides y una especie ocupante. La especie inductora pertenece a la familia Cecidomyiidae, es atribuida en este trabajo al género *Rhopalomyia* y se trata de una especie nueva para la ciencia: *Rhopalomyia caldeniae* Cornejo & Martínez **sp. nov.** Una segunda especie de Cecidomyiidae fue identificada comportándose como inquilina y también constituye una nueva entidad específica: *Dasineura oportunist*a Cornejo & Martínez **sp. nov.** El hallazgo de la especie de *Dasineura* constituye el primer registro de una especie nativa del género en Argentina.

El ensamble de insectos asociados a la agalla estudiada es diverso y comprende especies parasitoides e inquilinas, cuya presencia tienen un importante impacto en el desarrollo normal de la especie galígena así como también de la agalla. Otras especies de artrópodos están presentes en las agallas una vez emergido el insecto galígeno, y la utilizan como refugio.

Estos hallazgos permiten proponer estudios más exhaustivos acerca de la fauna de cecidómidos argentinos y continuar con estudios sobre la comunidad de insectos asociados a las agallas del caldén, considerando que esta especie endémica soporta por lo menos 13 morfotipos de agallas diferentes.

BIBLIOGRAFÍA

- Blanchard, E. E.** (1948). En manzanos del Delta se ha detectado la presencia del "Dasyneura mali." *IDIA* 1(11): 6
- Cabrera, A. L.** (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. Buenos Aires: Acmé.
- Cabrera, A. L. & Willink, A.** (1973). Biogeografía de América Latina. USA: Secretaria General de la organización de los Estados Americanos Washington, D.C.
- Cano, E.** (1988). Pastizales naturales de La Pampa: Descripción de las especies más importantes. La Pampa: Convenio AACREA-Provincia de La Pampa.
- Carabajal de Belluomini M. V. & Fiorentino, D. C.** (2006). Caracterización fitosanitaria de viveros de *Prosopis alba* (Griseb.) en Santiago del Estero. *Quebracho* (13):93-102.
- Cook, L. G. & Gullan, P. J.** (2004). The gall-inducing habit has evolved multiple times among the eriococcid scale insects (Sternorrhyncha: Coccoidea: Eriococcidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. (83):441-452.
- Cornejo, L. G., Martínez, J. J. & Corró Molas, B. M.** (2016). Caracterización de la comunidad de insectos asociadas a agallas foliares de *Prosopis caldenia* Burkart (Fabaceae). Resúmenes XII Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales. Santa Rosa: COPROCNA.
- Crespi, B. J., Morris D. C. & Mound L. A.** (2004). Evolution of ecological and behavioural diversity: Australian *Acacia* thrips as model organisms. CSIRO, Canberra.
- Dreger - Jauffret, F. & Shorthouse, J. D.** (1992). Diversity of gall-inducing insects and their galls. En: Shorthouse, J. D y Rohfritsch, O. (Eds.), *Biology of Insect-Induced Galls* (págs. 8–33) Oxford: Oxford University Press.
- Dorchin, N., Mcevoy, M. V., Dowling, T. A., Abrahamson, W. G. & Moore, J. G.** (2009). Revision of the goldenrod-galling *Rhopalomyia* species (Diptera: Cecidomyiidae) in North America. *Zootaxa*. 2152: 1-35

- Dorchin, N.**, Freidberg, A & Aloni, R. (2002). Morphogenesis of stem gall tissues induced by larvae of two Cecidomyiidae species (Díptera: Cecidomyiidae) on *Suaeda monoica* (Chenopodiaceae). *Canadian Journal of Botany*. (80): 1141-1150.
- Espírito-Santo, M. M.**, Neves, F. S., Andrade-Neto, F. R & Fernandes, G. W. (2007). Plant architecture and meristem dynamics as the mechanisms determining the diversity of gall-inducing insects. *Oecologia* (153): 353–64.
- Fernandes G.W.**, Carneiro, M. A. A. & Isaias, R. M. S. (2012). Gall Inducing Insects: From Anatomy to Biodiversity. En: Panizzi, A. R. & Parra, J. R.P (Eds.) *Insect bioecology and nutrition for integrated Pest management*. (págs. 369-395) Boca Ratón: CRC Press, Taylor & Francis.
- Ferraz, F .F. F.** & Monteiro, R. F. (2003). Complex interactions involving a gall midge *Myrciamyia maricaensis* Maia (Diptera: Cecidomyiidae), phytophagous modifiers and parasitoids. *Revista Brasileira de Zoología*. 20 (3): 433-437.
- Gagné, R. J.** & Jaschhof, M. (2014). *A catalog of the Cecidomyiidae (Diptera) of the World 3rd Edition Digital versión 2*. 493pp. https://www.ars.usda.gov/ARSPUserFiles/80420580/Gagne_2014_World_Cecidomyiidae_Catalog_3rd_Edition.pdf
- Gagné, R. J.** (2010). *Update for a catalog of the Cecidomyiidae (Diptera) of the World. Digital versión 1*. 545pp. https://www.ars.usda.gov/ARSPUserFiles/12754100/Gagne_2010_World_Catalog_Cecidomyiidae.pdf
- Gagné, R. J.** (2004). A catalog of the Cecidomyiidae (Diptera) of the World. *Memoires of the Entomological Society of Washintong*. 23: 1-208
- Gagné, R. J.** (1994). *The gall midges of the Neotropical Region*. Ithaca y Londres: Cornell University Press.
- Gagné, R. J.** (1989) *The plant-feeding gall midges of North America Region*. Ithaca y Londres: Cornell University Press.

- Gibson, G. A. P.** (2006). Superfamilia Chalcidoidea. En: Fernández, F. & M. J. Sharkey (Eds.) *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. (págs. 629-646) Bogotá: Sociedad Colombiana de Entomología.
- Goulet, H.** & Huber, J. T. (1993). *Hymenoptera of the World: An identification guide to families*. Ottawa: Agriculture Canada.
- Kieffer, J. J.** & Jorgensen, P. (1910). Gallen and Gallentier aus Argentinien. *Centralblatt Bakt. Parasit. und Infekt.* 27: 362-442.
- Houard, C.** (1933). *Les zoocécidies des plantes de l'Amérique du Sud et de l'Amérique Central*. París: Hermann & Cie.
- Isaias, R. M. S;** Oliveira, D. C; Carneiro, R. G. S. & Kraus, E. (2014). Developmental anatomy of galls in the Neotropics: arthropods stimuli versus host plant constraints. En: Fernandes, G. W. & Santos, J. C. (Eds.) *Neotropical Insect Galls*, (págs. 15-34) Springer, London.
- Jörgensen, P.** (1916). Zoocecidios argentinos. *Physis* 12 (2): 349-365
- Jörgensen, P.** (1917). Zoocecidios argentinos (Conclusión). *Physis* 13 (3): 1-29
- Kolesik, P.** (2015). A review of gall midges (Diptera: Cecidomyiidae: Cecidomyiinae) of Australia and Papua New Guinea: morphology, biology, classification and key to adults. *Austral Entomology*. 51 (2): 127-148
- Kolesik, P.** (1996). *Rhopalomyia goodeniae*, a new species of Cecidomyiidae (Diptera) damaging *Goodenia lunata* (Goodeniaceae) in inland Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*. 120 (4): 155-160
- Kraus, J. E.** (2009). GALHAS: morfogenese, relacoes ecológicas e importancia económica. En: Tissot-Squalli, M.L (Ed.). *Interações ecológicas & biodiversidad* (págs. 109-140). Ijuí: UNIjuí.
- LaSalle, J.** (1987). New World Tanaostigmatidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Contributions of the American Entomological Institute* 23(1):1-181.

- Maia, V. C.** (2014). Cecidomyiidae. En: Roig- Juñent, S., Claps, L. E & Morrone, J. J. (Eds.), *Biodiversidad de artrópodos argentinos*. Vol. 4 (págs. 339-357). San Miguel de Tucumán, Argentina: Ed. INSUE-UNT
- Maia, V. C.** (2012). Coleopterous galls from the Neotropical Region. *Papéis Avulsos de Zoología*. 52 (15): 175-184.
- Martínez, J. J.,** Corró Molas, B. M & Alfonso, G. L. (2013). New species of *Tetradiplosis* (Diptera: Cecidomyiidae) inducing galls on *Prosopis caldenia* (Fabaceae) in Argentina. *Zootaxa*, 3702 (6): 587-596.
- Martínez, J. J. &** Corró Molas, B. M. (2016). Las agallas inducidas por ácaros e insectos en *Prosopis caldenia* Burkart (Fabaceae) Resúmenes XII Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales. Santa Rosa: COPROCA
- Marvaldi, A. E &** Lanteri, A. A. (2005) Key to higher taxa of South American weevils base on adult characters (Coleoptera, Curculionoidea). *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 65-87.
- Masner, L. &** Arias Pena, T. M. (2006) Superfamilia Platygastroidea. En: Fernández, F. & M. J. Sharkey (Eds.) *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. (págs. 769-770) Bogotá: Sociedad Colombiana de Entomología.
- Morrone, J. J. &** Posadas, P. E. (1998). Curculionoidea. En: Morrone, J. J. & Coscarón, S. (Eds.) *Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomica* (págs. 258-278). La Plata: Ediciones Sur
- Noyes, J. S.** (2006). Familia Encyrtidae. En: Fernández, F. & M. J. Sharkey (Eds.) *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. (págs. 769-770) Bogotá: Sociedad Colombiana de Entomología.
- Price, P.W.,** Fernandes, G.W. & Waring, G. L. (1987). Adaptive nature of insects galls. *Environ. Ent.*, 16 (1): 15-24.
- Price, P. W.,** Waring, G. L. & Fernandes, G. W. (1986). Hypotheses on the adaptive nature of galls. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. (88): 361–3.

- Raman, A.** (2012). Gall induction by hemipteroid insects. *Journal of Plant Interactions*, (7): 29-44.
- Raman, A.** (2007). Insect-Induced plant galls of India: unresolved questions. *Current Science*, 92 (6): 748-757.
- Raman, A., Schaefer, C. W & Withers, T. M.** (2005) Biology, Ecology, and Evolution of Gall-Inducing Arthropods. *New Hampshire: Science*, vol. 2.
- Rohfritsch, O. & Shorthouse, J. D.** (1982) Insect galls. En Günter, K. & Schell, J. S. (Eds.), *Molecular biology of plants tumors* (págs. 131-152). New York: Academic Press.
- Stone, G. N., Van der Ham, R. W. J. M. & Brewer, J. G.** (2008). Fossil oak galls preserve ancient multitrophic interactions. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*. (275): 2213–9.
- Stone, G. N., Schönrogge, K., Atkinson, R. J., Bellido, D. & Pujade-Villar, J.** (2002) The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review Entomology*. (47): 633–68.
- Tavares, J. S.** (1915). Cécidologie Argentine. *Brotéria, Série Zoológica* 13: 88-126.
- Turica, A.** (1956). *Dasyneura* (Perrisia) mali Kieffer. "Enrulado de las hojas del manzano". IDIA 103: 14 - 22.
- Veenstra, A. A., Michalczyk, A. & Kolesik, P.** (2011). Taxonomy of two new species of gall midge (Diptera: Cecidomyiidae) infesting *Tecticornia arbuscula* (Salicornioideae: Chenopodiaceae) in Australian saltmarshes. *Australian Journal of Entomology* 50: 393–404.
- Weis, A. E., Walton, R & Crego, C. L.** (1988). Reactive plant tissue sites and the population biology of gall makers. *Annual Review Entomology*. 33: 467–86.
- Yukawa, J. & Rohfritsch, O.** (2005). Biology and Ecology of gall-inducing Cecidomyiidae (Diptera). En: Raman, A C., Schaefer, W & Withers, T. M (Eds.), *Biology, Ecology and Evolution of Gall-inducing Arthropods*. (págs. 273 - 304). USA: Science Publisher.

