



universidad
de león



FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES

**AGRUPACIÓN DE AGALLAS
INDUCIDAS POR FORDINOS Y
PENFIGINOS ATENDIENDO A SUS
CARACTERÍSTICAS HISTOLÓGICAS**

**GROUPING OF GALLS INDUCED BY
FORDINI AND PEMPHIGINI ACCORDING
TO THEIR HISTOLOGICAL
CHARACTERISTICS**

Autor: Irene Martín Tamayo

GRADO EN BIOLOGÍA

Julio, 2021

ÍNDICE

1. Introducción.....	1
2. ¿Qué son las agallas?.....	2
3. Clasificación de agallas de artrópodos	2
4. Agallas abiertas, cerradas y pseudoagallas.....	4
5. Histología de las agallas. Trabajos publicados.....	5
6.Aspectos histológicos a considerar.....	7
6.1. Pared de la agalla	9
6.2. Posición del floema y el xilema.....	9
6.3. Epidermis interna.....	11
6.4. Zona de cierre	11
7. Agallas inducidas por forдинos, penfiginos y eriosomatinos.....	12
7.1. Tribu Fordini.....	12
7.2. Tribu Pemphigini	14
7.3. Tribu Eriosomatini.....	15
8. Tratamiento estadístico de los datos utilizados	16
9. Resultados y discusión	16
10. Conclusiones.....	21
11. Agradecimientos.....	22
12. Bibliografía.....	24

RESUMEN

Esta revisión se centra en el análisis de las características histológicas de especies de pulgones pertenecientes a las tribus Fordini, Pemphigini y Eriosomatini. Se explica de manera introductoria, qué es una agalla y se desarrolla una pequeña clasificación de agallas formadas por artrópodos. Además, se explican las diferencias entre los distintos tipos de agallas que se pueden formar. Se enumeran también, las características histológicas a tener en cuenta en el trabajo realizando con una breve descripción de cada una de ellas. Por último, se explica el tratamiento estadístico de los datos utilizados y se expone la clasificación jerárquica y los resultados. Se establecen dos grupos: el primero formado por pulgones inductores de agallas abiertas. El segundo incluye dos subgrupos: pulgones inductores de agallas foliares con "puerta" y otro grupo formado por pulgones que forman agallas cerradas.

Palabras clave Áfidos, agallas, características histológicas, clasificación, convergencia, estudio estadístico.

ABSTRACT

This review focuses on the analysis of the histological characteristics of aphid species of the tribes Fordini, Pemphigini and Eriosomatini. An introductory explanation is given of what a gall is and a small classification of galls formed by arthropods is developed. In addition, the differences between the different types of galls that can be formed are explained. The histological characteristics to be taken into account in the present work are also listed, with a brief description of each one of them. Finally, the statistical treatment of the data used is explained and the hierarchical classification and results are presented. Two groups are established: the first is formed by aphids inducing open galls. The second includes two subgroups: aphids inducing foliar galls with a "door" and another group formed by aphids forming closed galls.

Key words Aphids, convergence, classification, galls, histological characteristics, statistical study.

1. Introducción

La presencia de las agallas en el mundo de las plantas es bien conocida. Son estructuras inducidas en plantas por otros organismos. Se sabe que entre los organismos capaces de inducir la formación de agalla se encuentran los áfidos (Muñoz-Viveros *et al.*, 2014). Estos insectos utilizan las agallas como refugio frente a posibles condiciones adversas que ocurran en el exterior, como fuente nutricional y como barrera protectora frente a posibles enemigos (Nieves-Aldrey, 1998).

Los áfidos se alimentan del floema. Los que inducen agallas poseen unos ciclos de vida realmente complejos. A pesar de este hecho que hace que su estudio sea complicado, estos artrópodos detentan una enorme especificidad entre la relación que se crea entre ellos mismos y el género o especie de la planta hospedante y, por ende, la parte de la planta en la que inducen la agalla. Esta alta especificidad les hace muy interesantes en cuanto a posibles implicaciones evolutivas (Shorthouse *et al.*, 2005).

El mecanismo de inducción de dichas estructuras es una de las asociaciones más complejas entre insectos y plantas que se conocen en el mundo natural (Shorthouse *et al.*, 2005). La forma de la agalla que se induce, es específica para cada especie de áfido (Wool, 2004). La capacidad de control que poseen los áfidos frente al crecimiento, diferenciación y fisiología de los órganos de las plantas hace que se estén utilizando como guías para realizar modelos evolutivos (Ronquist y Liljeblad, 2001).

El mundo de las agallas es difícil de considerar. Para intentar facilitar el estudio, el presente trabajo se centra en analizar y comparar características histológicas de las agallas inducidas por pulgones pertenecientes a las tribus Fordini, Pemphigini y Eriosomatini. Se presenta una clasificación jerárquica, usando datos de trabajos publicados en la Universidad de León (Álvarez *et al.*, 2009, 2014, 2016, 2020; Álvarez, 2012; Muñoz-Viveros *et al.*, 2014).

Las características histológicas más importantes consideradas en el presente trabajo pertenecen a agallas formadas en especies de los géneros *Pistacia*, *Populus* y *Ulmus*. El objetivo del trabajo es tratar de averiguar si existen características comunes entre ellas y/o, por el contrario, existen características diferenciadoras.

2. ¿Qué son las agallas?

Según Meyer (1987) y Shorthouse y Rohfritsch (1992), las agallas son “estructuras anormales de parte de los tejidos u órganos de las plantas que se desarrollan por la reacción específica a la presencia o actividad de un organismo inductor”. El organismo inductor puede ser un microorganismo, un nematodo o, con más frecuencia, un insecto. Las agallas, actúan como estructuras nutricias y protectoras para el organismo inductor y para su descendencia.

Pueden existir otras estructuras anormales desarrolladas en la planta, pero el hecho fundamental que diferencia a las agallas de otras alteraciones es que la reacción de la planta frente al ataque del organismo invasor implica sin excepción fenómenos de hipertrofia, definida como el crecimiento anormal de las células e hiperplasia, basada en una multiplicación anormal de las células (Nieves-Aldrey, 1998).

3. Clasificación de agallas de artrópodos

Se conoce la existencia de al menos unas 15.000 especies de insectos inductores de agallas (Rogerson y Mani, 1965; Krikorian, 1988). Dentro de esas especies se incluyen los pulgones pero, solo aproximadamente el 10-20% de las 4700 especies conocidas de pulgones, inducen agallas (Chakrabarti, 2007; Chen y Qiao, 2012).

La diversidad que existe dentro del mundo de las agallas es muy grande, ya que son diferentes dependiendo de la especie que produce su inducción. Esto quiere decir que, su desarrollo, está controlado por el insecto inductor. Por esta razón, se dice que las agallas son fenotipos extendidos de los organismos inductores (Stone y Schönrogge, 2003; Inbar *et al.*, 2004; Inbar, 2008; Álvarez *et al.*, 2014, 2016).

La histología de las agallas responde a las necesidades del organismo inductor (Stone y Schönrogge, 2003; Álvarez *et al.*, 2009). Por ello, se pueden distinguir dos tipos de agallas:

- 1) Insectos que inducen agallas a través de succión: En este grupo se encuentran los hemípteros. Dentro de los hemípteros, se localiza la familia Aphididae. Estos insectos chupadores del floema, inducen la hipertrofia e hiperplasia del tejido vascular (Ferreira *et al.*, 2019).

- 2) Insectos que inducen agallas masticando o rascando: En este grupo se encuentran coleópteros, lepidópteros, dípteros e himenópteros. Estas agallas tienen los típicos tejidos nutritivos rodeando la cámara de la agalla.

Los insectos masticadores inducen la formación de la agalla para alimentarse directamente de las células de ésta. Al actuar directamente sobre las células, éstas sufren una transformación que convierte los tejidos del hospedador en tejidos altamente nutritivos para el insecto (González *et al.*, 2002; Carneiro y Isaias, 2015; Giron *et al.*, 2016; Oliveira *et al.*, 2016; Richardson *et al.*, 2017).

En el otro lado, se encuentran las agallas inducidas por áfidos. Estas agallas están sometidas a fenómenos de hipertrofia e hiperplasia. La hipertrofia produce un incremento en el tamaño de las células provocando un crecimiento de los haces vasculares. Se inicia al principio de la formación de la agalla hasta el final de la fase de crecimiento y desarrollo de la misma (Ferreira *et al.*, 2019). Por otra parte, se encuentra el fenómeno de hiperplasia celular. Este proceso provoca un aumento en el número de células vasculares y también se inicia al principio de la formación de la agalla y se mantiene hasta el desarrollo total de la agalla (Álvarez *et al.*, 2013; Ferreira *et al.*, 2019).

Los áfidos gallícolas poseen una ventaja sobre los áfidos de vida libre. Los tejidos que forman las agallas, al estar modificados, son una gran fuente de alimento ya que permiten un mejor acceso a los haces vasculares (Hartley y Lawton, 1992). Los áfidos obtienen el alimento succionando la savia del floema. Esta savia es muy rica en azúcares, pero muy pobre en aminoácidos. Para que el áfido pueda suplir este déficit nutricional, utiliza los tejidos de la agalla ya que posee una gran cantidad de aminoácidos, esenciales para el desarrollo de estos individuos (Hartley y Lawton, 1992; Álvarez *et al.*, 2009). Para alcanzar los elementos cribosos de la planta y succionar el contenido floemático, poseen unas estructuras denominadas estiletes. Además, tienen la peculiaridad de poseer unas glándulas productoras de cera que consiguen crear un ambiente hidrofóbico en el interior de la agalla. Los excrementos de los pulgones tienen una alta concentración en azúcares. Se denomina melaza. Esta melaza forma gotas y son recubiertas por la cera producida por estas glándulas que posee el pulgón. Estas bolas de melaza recubiertas de cera son empujadas al centro de la agalla o a su apertura (Kutsukake *et al.*, 2019).

4. Agallas abiertas, cerradas y pseudoagallas

En lo referido a la morfología de las agallas que forman los áfidos, podemos encontrar gran diversidad de formas.

La morfología de la agalla puede variar desde simples pliegues en las hojas hasta estructuras mucho más complejas de gran tamaño que pueden llegar a adoptar forma de cuerno o globo (Álvarez *et al.*, 2009, 2013; Álvarez, 2012).

Según Álvarez *et al.* (2013), se podría hablar de dos tipos de agallas. El primer tipo engloba a agallas más o menos cerradas donde los áfidos nacen, se desarrollan y crecen. En un determinado momento, estas agallas se abren o se rompen parcialmente, permitiendo que los áfidos que hayan alcanzado una cierta madurez abandonen la agalla. También puede ocurrir que, dichas agallas posean una “puerta” que permita salir a los individuos (Álvarez *et al.*, 2013).

El otro tipo de agalla son las llamadas pseudoagallas. Se encuentran permanente abiertas. Estas agallas pueden tener el aspecto de pliegues, rollos o ampollas en las hojas de la planta hospedadora (Chen y Qiao, 2012). Son deformaciones discontinuas, es decir, hay partes en las pseudoagallas que se encuentren alteradas y otras partes no.

A diferencia de las pseudoagallas, las agallas verdaderas tienen una estructura mucho más compleja y pueden encontrarse en otras localizaciones, no solo exclusivamente en la hoja, por ejemplo, la rama o el peciolo (Chen y Qiao, 2012).

Por lo tanto, se pueden distinguir tres tipos de agallas (Álvarez *et al.*, 2013):

- Agallas cerradas que explotan cuando maduran. Originan verdaderas alteraciones en la estructura original del lugar donde inducen la agalla.
- Agallas no completamente cerradas. Este tipo induce alteraciones menos drásticas que el grupo anterior.
- Agallas que se encuentran permanentemente abiertas, denominadas pseudoagallas. Este tipo de agallas generan alteraciones leves.

Se puede decir que, filogenéticamente, las pseudoagallas y las agallas que provocan un enrollamiento en la hoja son evolutivamente anteriores a las agallas totalmente cerradas (Sano y Akimoto, 2011).

5. Histología de las agallas. Trabajos publicados

En el presente trabajo, se analizan las características histológicas de las agallas inducidas por pulgones estudiadas en la Universidad de León. Todos los datos utilizados para la elaboración de los análisis del presente Trabajo Fin de Grado se obtuvieron de trabajos publicados.

Se analizaron 14 agallas pertenecientes a la tribu Fordini. Todas las especies de pulgones de dicha tribu se recogen en los estudios indicados en la Tabla 1. La segunda tribu estudiada es la perteneciente a Pemphigini. Se estudiaron 8 especies de pulgones recogidas en el trabajo señalado en la Tabla 2. Por último, se estudiaron dos especies de pulgones pertenecientes a la tribu Eriosomatini, *Tetraneura ulmi* (Linnaeus, 1758) y *Eriosoma ulmi* (Linnaeus, 1758) (Álvarez *et al.*, 2013). Ambas fueron recogidas al oeste de la provincia de León.

En todos los casos, se estudió microscópicamente la estructura de las agallas, comparándola con la estructura del órgano (hoja, foliolo, peciolo, rama) donde se produjo la inducción.

Tabla 1. Especies de la tribu Fordini incluidas en los análisis del presente estudio.

ESPECIES	LOCALIZACIÓN	PUBLICADO EN
<i>Aploneura lentiscii</i> (Passerini, 1856)	Barcelona, España	Álvarez <i>et al.</i> (2016)
<i>Asiphonella cynodonti</i> (Das, 1918)	Malkya, Israel	Álvarez <i>et al.</i> (2016)
<i>Forda riccobonii</i> (De Stefani, 1899)	Malkya, Israel	Álvarez <i>et al.</i> (2016)
<i>Smynthuodes betae</i> (Westwood, 1849)	Malkya, Israel	Álvarez <i>et al.</i> (2016)
<i>Slavum wertheimae</i> (¿?)	Malkya, Israel	Álvarez <i>et al.</i> (2016)
<i>Paraclitus cimiciformis</i> (von Heyden, 1837)	León, España	Álvarez <i>et al.</i> (2009)
<i>Forda marginata</i> (Koch, 1857)	León, España	Álvarez <i>et al.</i> (2009)
<i>Forda formicaria</i> (von Heyden, 1837)	León, España	Álvarez <i>et al.</i> (2009)
<i>Geoica utricularia</i> (Passerini, 1856)	León, España	Álvarez (2012)
<i>Baizongia pistaciae</i> (Linnaeus, 1767)	León, España	Álvarez (2012)
<i>Rectinasus buxtoni</i> (Theobald, 1914)	Baram, Israel	Álvarez <i>et al.</i> (2014)

<i>Geopemphigus morral</i> (Muñoz-Viveros y Remaudière, 2000)	Hidalgo, México	Muñoz-Viveros <i>et al.</i> (2014)
<i>Geopemphigus torsus</i> (Muñoz-Viveros y Remaudière, 2000)	Hidalgo, México	Muñoz-Viveros <i>et al.</i> (2014)
<i>Geopemphigus blackmani</i> (Muñoz-Viveros y Remaudière, 2000)	Hidalgo, México	Muñoz-Viveros <i>et al.</i> (2014)

Tabla 2. Especies de la tribu Pemphigini incluidas en los análisis del presente estudio.

ESPECIES	LOCALIZACIÓN	PUBLICADO EN
<i>Pemphigus bursarius</i> (Linnaeus, 1758)	León, España	
<i>Pemphigus immunitus</i> (Buckton, 1896)	Teruel y Valencia, España	
<i>Pemphigus populi</i> (Couchet, 1879)	León, España	
<i>Pemphigus populinigrae</i> (Schrank, 1801)	León, España	
<i>Pemphigus protospirae</i> (Lichtenstein, 1885)	Teruel, España	Álvarez <i>et al.</i> (2020)
<i>Pemphigus spyrothecae</i> (Passerini, 1860)	León, España	
<i>Pemphigus vesicarius</i> (Passerini, 1862)	Teruel, España	
<i>Thecabius affinis</i> (Kaltenbach, 1843)	León, España	

Según la recomendación 25A del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ITZN, 1999), una vez haya aparecido por primera vez el nombre científico de las especies en una obra publicada, se deben usar abreviaturas si vuelve a aparecer el nombre científico. Por ejemplo, *Aploneura lentiscii* sería *A. lentiscii*. En este trabajo, en el caso de las especies de los géneros de *Populus*, *Pistacia*, *Pemphigus* y *Paracletus*; *Geoica* y *Geopemphigus*; *Aploneura* y *Asiphonella*; *Smynthuroides* y *Slavum*, existe ambigüedad si se abrevian los epítetos. Para evitar confusiones, el CINZ recomienda hacer abreviaturas que eviten ambigüedad. En el Anexo del presente trabajo, se establece una tabla de las abreviaturas establecidas.

6. Aspectos histológicos a considerar

El desarrollo de la agalla en la planta es el resultado de una importante unión específica que se crea entre el individuo inductor en cuestión y el hospedador. El hecho que diferencia a una agalla de otra alteración que pueda suceder en una planta hospedadora son los cambios que se producen debido a los fenómenos de hipertrofia e hiperplasia, mencionados anteriormente. El áfido, al inducir esta estructura, provoca que los haces vasculares, formados por el floema y el xilema, se desarrollen de manera notable, al igual que el parénquima acompañante, sufriendo además un proceso de homogenización (Álvarez *et al.*, 2009, 2013, 2016; Giron *et al.*, 2016; Ferreira *et al.*, 2019).

Los meristemas, regiones concretas responsables del crecimiento de las plantas, juegan un papel muy importante en el desarrollo de las agallas. Los pulgones pueden actuar sobre estructuras que no tengan dicha capacidad y convertirlas en meristemáticas o pueden actuar directamente sobre tejidos meristemáticos, pudiendo afectarlas de manera distinta dependiendo del tipo de agalla y, por lo tanto, de cada especie de pulgón.

En la Tabla 3, se representan las características microscópicas estudiadas en agallas de las 21 especies de áfidos gallícolas. Es importante mencionar que, todos los datos con los que se ha trabajado no son numéricos si no categóricos, aspecto esencial para el posterior tratamiento estadístico.

Tabla 3. Agrupación de agallas de forдинos y penfiginos atendiendo a sus características morfológicas. “+” indica presencia de la característica histológica, “-” indica ausencia y “na” no aplicable. Dentro de la variable correspondiente a “HV” la X indica que el xilema se orienta hacia el interior de la agalla y la F indica que lo hace el floema. (EA: epidermis externa; HV: orientación del tejido vascular; EL: epidermis interna; ZC: zona de cierre).

ESPECIES	Tribu	Órgano	Orientación	Hospedador	Estomas EA	Tricomas EA	Esclereidas	Fibras	HV	EL	Tricomas EL	Estomas EL	ZC	Tricomas ZC	Cristales ZC	Taninos ZC
<i>Ap. lentiscii</i>	Fordini	Hoja	Adaxial	<i>Pi. lentiscii</i>	+	-	-	-	X	+	-	-	+	na	na	na
<i>F. riccobonii</i>	Fordini	Hoja	Adaxial	<i>Pi. atlantica</i>	+	-	-	-	X	+	-	-	+	na	+	na
<i>As. cynodonti</i>	Fordini	Hoja	Adaxial	<i>Pi. palaestina</i>	+	+	-	+	X	+	-	-	+	+	+	na
<i>Sm. betae</i>	Fordini	Hoja	Adaxial	<i>Pi. atlantica</i>	+	+	+	-	X	+	-	-	+	na	na	na
<i>Sl. wertheimae</i>	Fordini	Rama u hoja	Adaxial	<i>Pi. atlantica</i>	+	-	-	-	F	+	-	-	-	na	na	na
<i>R. buxtoni</i>	Fordini	Hoja	Adaxial	<i>Pi. palaestina</i>	+	-	-	-	F	+	-	-	-	na	na	na
<i>Pa. cimiciformis</i>	Fordini	Hoja	Adaxial	<i>Pi. terebinthus</i>	+	-	-	-	X	+	-	-	+	na	na	+
<i>F. marginata</i>	Fordini	Hoja	Adaxial	<i>Pi. terebinthus</i>	+	-	+	-	X	+	-	-	+	na	na	na
<i>F. formicaria</i>	Fordini	Hoja	Adaxial	<i>Pi. terebinthus</i>	+	-	-	-	X	+	-	-	+	+	+	na
<i>Ge. utricularia</i>	Fordini	Hoja	Abaxial	<i>Pi. terebinthus</i>	+	-	-	-	F	+	-	-	-	na	na	na
<i>B. pistaciae</i>	Fordini	Rama u hoja	Adaxial	<i>Pi. terebinthus</i>	+	-	-	-	F	+	-	-	-	na	na	na
<i>Geo. morral</i>	Fordini	Hoja	Adaxial	<i>Pi. mexicani</i>	+	+	-	-	X	+	-	-	+	+	+	na
<i>Geo. torsus</i>	Fordini	Hoja	na	<i>Pi. mexicani</i>	+	-	-	-	X	+	-	-	+	+	na	na
<i>Geo. blackmani</i>	Fordini	Hoja	na	<i>Pi. mexicani</i>	+	-	-	-	X	+	-	-	+	+	na	na
<i>Pe. Bursarius</i>	Pemphigini	Peciolo	na	<i>Po. nigra</i>	+	+	-	-	F	+	+	-	+	+	na	na
<i>Pe. immunis</i>	Pemphigini	Rama	na	<i>Po. nigra</i>	-	+	-	-	F	+	+	-	+	+	na	na
<i>Pe. populinigrae</i>	Pemphigini	Hoja	Adaxial	<i>Po. nigra</i>	-	+	+	-	F	-	+	-	+	+	na	na
<i>Pe. populi</i>	Pemphigini	Hoja	Adaxial	<i>Po. nigra</i>	+	-	-	-	F	-	-	-	-	na	na	na
<i>Pe. protospirae</i>	Pemphigini	Peciolo	na	<i>Po. nigra</i>	+	+	+	-	F	+	+	-	+	na	na	+
<i>Pe. spyrothecae</i>	Pemphigini	Peciolo	na	<i>Po. nigra</i>	+	+	+	-	F	+	+	-	+	+	na	+
<i>Pe. vesicarius</i>	Pemphigini	Hoja	na	<i>Po. nigra</i>	+	-	-	-	F	-	-	-	-	na	na	na

6.1 Pared de la agalla.

Todas las agallas estudiadas, poseen una epidermis externa uniseriada (Figura 1A). En la epidermis se pueden encontrar estomas (Figura 1C) y tricomas. Los tricomas podrían estar relacionados con mecanismos de protección ante posibles intrusos. Las esclereidas (Figura 1B) y las fibras, son estructuras con paredes secundarias endurecidas, que proporcionan dureza y sujeción a la agalla. Convierten a la pared de la agalla en una barrera difícil de traspasar, dificultando la entrada a individuos perjudiciales para la agalla (Álvarez *et al.*, 2009, 2016; Álvarez, 2012; Muñoz-Viveros *et al.*, 2014).

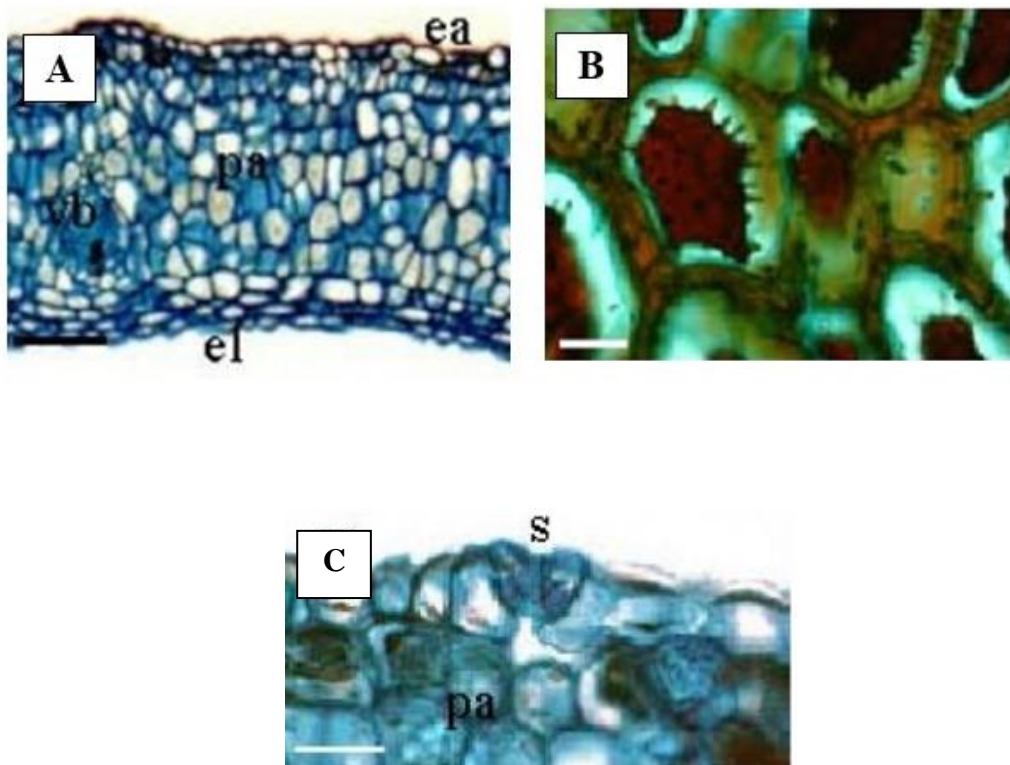


Figura 1. (A) Pared de la agalla, (B) esclereidas presentes en la pared de la agalla, (C) presencia de estomas en la epidermis externa. Abreviaturas: *ea*, epidermis externa; *el* epidermis interna; *pa* parénquima; *s* estoma; *vb* haz vascular. Escalas (A)=100 μ m, (B,C)=20 μ m (Álvarez *et al.*, 2009).

6.2 Posición del floema o el xilema.

En cuanto a la disposición de los haces vasculares existen varios tipos:

- Existen agallas con un solo haz vascular que poseen el floema orientado hacia el exterior (Figura 2A). El xilema, por el contrario, se encuentra dispuesto hacia el

interior de esta (Álvarez, 2012; Muñoz-Viveros *et al.*, 2014; Álvarez *et al.*, 2016).

- Otro tipo de disposición cuenta con agallas que tienen un solo haz vascular, pero con el floema orientado hacia la cámara de la agalla (Figura 2B). Es el caso contrario al anterior. El xilema se encuentra dispuesto hacia el exterior (Álvarez *et al.*, 2013; Ferreira *et al.*, 2019).
- Por último, se encuentran las agallas con dos haces vasculares. El xilema se encuentra enfrentado con el xilema y el floema está dispuesto hacia el interior (Figura 2C) (Álvarez, 2012; Álvarez *et al.*, 2014, 2016; Muñoz-Viveros *et al.*, 2014).

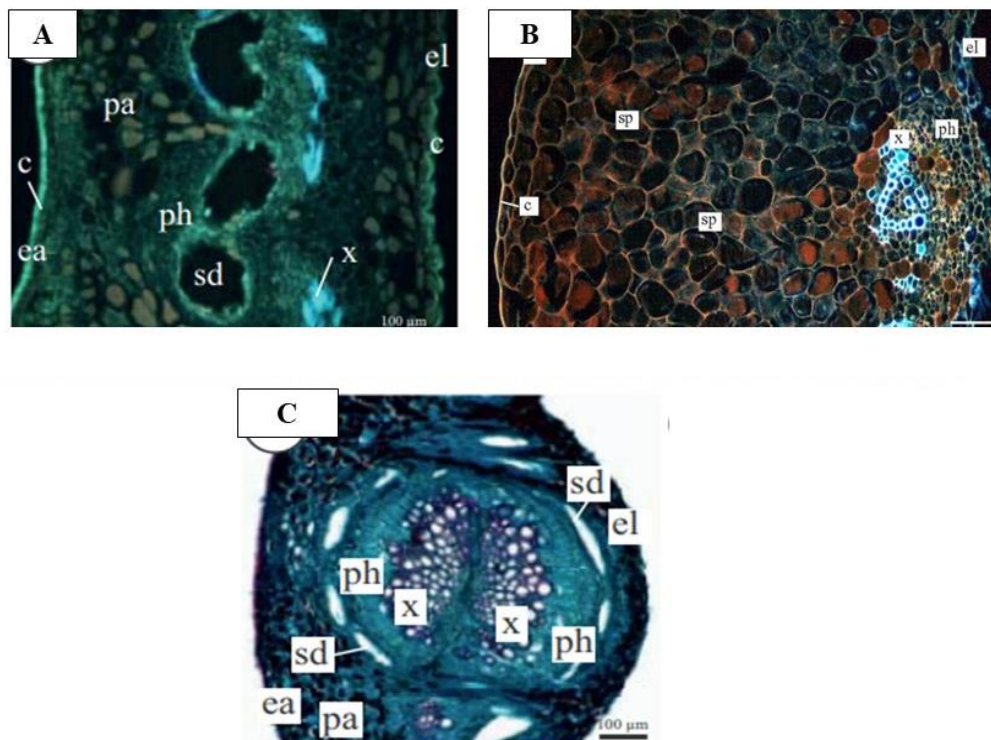


Figura 2. (A) Floema (ph) orientado hacia el exterior de la agalla. (B) Floema orientado hacia el interior de la agalla. (C) Haces vasculares dobles con el floema orientado hacia la luz de la agalla. Abreviaturas: *ph* floema; *ea* epidermis externa; *x* xilema; *el* epidermis externa; *sp* parénquima; *sd* conductos esquizógenos. Escalas (A, B, C)=100 μ m (Álvarez *et al.*, 2013, 2016).

6.3 Epidermis interna.

La epidermis interna puede ser multiseriada. En ocasiones, pueden existir agallas con dicha epidermis sin definir (Figura 3A-C) o incluso ausente (Álvarez *et al.*, 2014). Al igual que en la epidermis externa, se ha valorado la presencia de estomas y tricomas (Figura 3B).

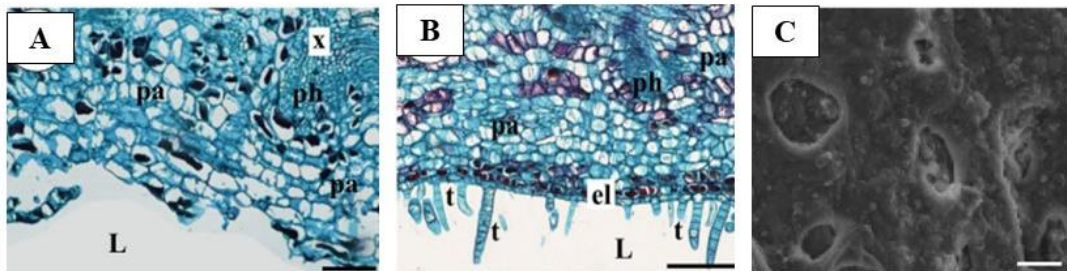


Figura 3. (A) Imagen que muestra la cámara de la agalla con agujeros. (B) Tricomas multicelulares en la epidermis multiseriada. (C) Imagen tomada con microscopio electrónico de barrido. Muestra la epidermis interna con agujeros. Abreviaturas: *pa* parénquima; *L* lumen; *ph* floema; *x* xilema; *el* epidermis interna; *t* tricomas. Escalas (A)=100 μ m, (B)=200 μ m, (C)=20 μ m (Álvarez *et al.*, 2014, 2020).

6.4 Zona de cierre.

La zona de cierre (Figura 4A) corresponde con la “puerta” que presentan algunas agallas. En esta estructura es habitual encontrarse con acumulaciones de tricomas (Figura 4B), cristales y taninos. Es una zona de vulnerabilidad para la agalla por lo que la aparición de dichas acumulaciones permite que los intrusos tengan difícil el acceso al interior de la agalla.

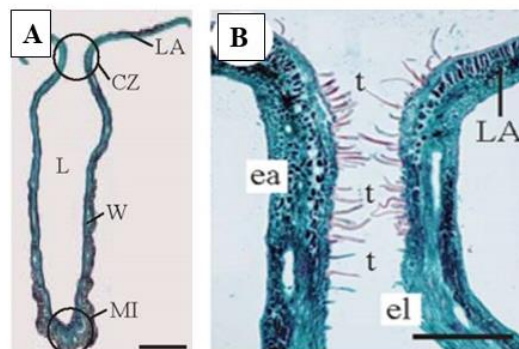


Figura 4. (A) Agalla en sección transversal. Obsérvese la lámina de foliar no modificada (LA). (B) Detalle de la anterior. Tricomas (t). Abreviaturas: *L* lumen; *ZC* zona de cierre; *MI* nervio medio; *W* lámina modificada. Escalas: (A)=1mm, (B)=300 μ m (Muñoz-Viveros *et al.*, 2014).

7. Agallas inducidas por fordinios, penfiginos y eriosomatinos

Los áfidos analizados en el presente trabajo, pertenecen a la subfamilia Eriosomatinae (Aphididae). Se divide en tres tribus: Eriosomatini, Fordini y Pemphigini (García Prieto *et al.*, 2004).

Los ciclos de vida de los áfidos gallícolas son muy complejos. Los más comunes corresponden con ciclos donde se alteran hospedadores primarios y secundarios y también, formas sexuales partenogénicas y singámicas. Los pulgones son muy específicos en su interacción con el hospedador primario pero puede variar en cuanto al hospedador secundario (Wool, 2004). Dentro de la planta hospedadora, cada especie de áfido elige un sitio específico para la formación de la agalla (Inbar y Wool, 1995).

La forma de las agallas es específica de cada especie. Las agallas inducidas por individuos de la misma especie son iguales entre sí, mientras que, las agallas inducidas por diferentes especies en el mismo órgano de una determinada planta son diferentes (Rogerson y Mani, 1965). Esto parece apoyar la hipótesis de que, es el insecto y no la planta, el que determina la forma de la agalla (Wool, 2004).

A continuación, se exponen las características más relevantes de las tribus señaladas, haciendo hincapié especialmente en las características morfológicas externas de las agallas inducidas sobre el hospedador primario correspondiente a cada tribu.

7.1 Tribu Fordini.

Las especies estudiadas en el presente trabajo (Tabla 1) pertenecientes a dicha tribu, inducen agallas en especies del género *Pistacia*. Morfológicamente, se pueden distinguir dos tipos de agallas.

En primer lugar, se encuentran las agallas que forman un pliegue en el foliolo. *Ap. lentiscii* (Figura 5A) desarrolla una agalla en el borde del foliolo con aspecto de “habichuela” muy deprimida. Por su parte, *Sm. betae* (Figura 5B), produce una agalla en el nervio medio del foliolo cuya sección es circular. Las agallas producidas por *Pa. cimiciformis* (Figura 5C) son agallas aplastadas originadas al replegarse el margen del foliolo. Dentro del género *Forda*, *F. marginata* (Figura 5D) forma una agalla fusiforme en el margen del foliolo, *F. riccobonii* (Figura 5E) forma una agalla fuertemente

lobulada, al contrario que *F. formicaria* (Figura 5F). *Geo. morral* (Figura 5G) forma una agalla con aspecto de bolsa que se pliega a lo largo del nervio central de la hoja. Por otra parte, *Geo. torsus* (Figura 5H) presenta una agalla con forma elíptica, aunque la presencia del nervio central no se reconoce. *Geo. blackmani* (Figura 5I) forma una agalla grande, globosa y con lóbulos. Cabe señalar que las tres especies del género *Geopemphigus* son neárticas.

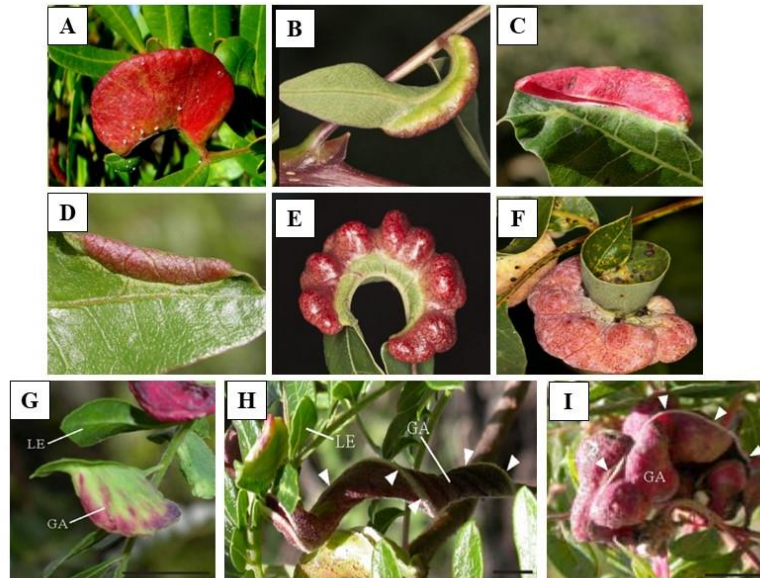


Figura 5. Agallas formadas por (A) *Ap. lentiscii*, (B) por *Sm. betae*, (C) por *Pa. cimiciformis*, (D) *F. marginata*, (E) *F. riccobonii*, (F) *F. formicaria*, (www.biodiversidadvirtual.org/taxofoto) (G) *Geo. morral*, (H) *Geo. torsus* y (I) *Geo. blackmani*. (Muñoz-Viveros *et al.*, 2014). Abreviaturas: GA agalla.

Por otro lado, se mencionan los individuos que forman agallas similares a ampollas. Continuando con la morfología externa, *Ge. utricularia* (Figura 6A), forma una agalla globosa, más o menos esférica o ligeramente lobulada (Nieto Nafría *et al.*, 2002), *B. pistaciae* (Figura 6B), desarrolla una agalla con peculiar forma de plátano, pudiendo llegar a alcanzar los 22 centímetros de longitud, *R. buxtoni* posee una forma esférica y alargada y, por último, *Sl. wertheimae* (Figura 6C) recuerda con su morfología externa a una coliflor (Inbar, 2006).

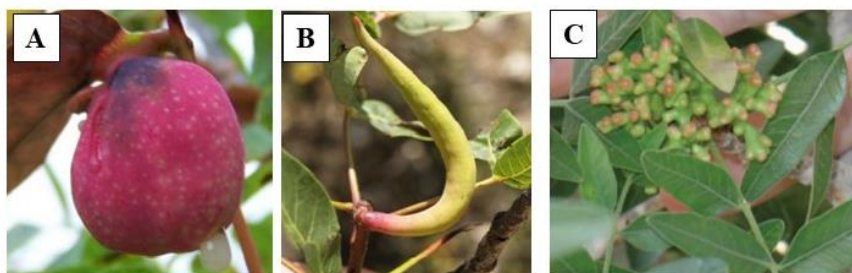


Figura 6. Agallas formadas por (A) *Ge. utricularia*, (B) *B. pistaciae* (www.biodiversidadvirtual.org/taxofoto) y (C) *Sl. wertheimae* (Gerchman y Inbar, 2011).

7.2 Tribu Pemphigini.

Los pulgones estudiados (Tabla 2) pertenecientes a esta tribu inducen agallas o pseudoagallas sobre plantas del género *Populus*. Aquí se pueden distinguir las agallas por el sitio de inducción, dependiendo de si aparecen en la rama, peciolo u hoja. En la hoja, se pueden formar agallas o pseudoagallas.

Pe. immunis (Figura 7A), forma agallas en el lateral de las ramas. Tiene una forma más o menos esférica.

Dentro de las especies que forman agallas en el peciolo encontramos: *Pe. protospirae* y *Pe. spyrothecae*. La agalla aparece en el peciolo, enrollándose. Se diferencian entre sí porque la agalla formada por *Pe. spyrothecae* (Figura 7C) tiene pocas vueltas y su superficie es rugosa, al contrario que *Pe. protospirae* (Figura 7B), con muchas vueltas y superficie lisa (Nieto Nafría *et al.*, 2002). En *Pe. bursarius* (Figura 7D), la agalla se forma en la parte lateral del peciolo. Es una agalla enrollada, con forma de bolsa o vejiga (Nieto Nafría *et al.*, 2002). Las regiones no afectadas del peciolo se encuentran en un lado y la agalla en el lado contrario.

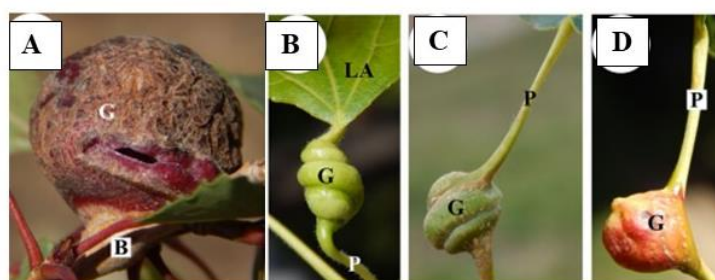


Figura 7. Agallas formadas por (A) *Pe. immunis*, (B) *Pe. protospirae*, (C) *Pe. spyrothecae* y (D) *Pe. bursarius*. Abreviaturas: G agalla; LA hoja; P peciolo; B rama. (Álvarez *et al.*, 2020).

Por otra parte, se encuentran las especies formadoras de agallas en la hoja. *Pe. populinigrae* (Figura 8E), induce una agalla fusiforme que forma un pliegue en la hoja, sobre el nervio medio (Nieto Nafría *et al.*, 2002). *Pe. vesicarius* (Figura 8D) y *Pe. populi* (Figura 8C), se caracterizan por ser agallas que se desarrollan como ampollas más o menos irregulares en la hoja y en la proximidad de los peciolos. *Pe. populi* es lisa

y consistente al tacto y *Pee. vesicarius* es globular, con abultamientos sobre el peciolo (Álvarez, 2020). *T. affinis* (Figura 8AB), induce 2 tipos de agallas: una agalla temporal, específica para la fundadora, en la que la primera generación de áfidos que se produce no tiene alas. Tiene el aspecto de un pliegue en el borde la hoja. Estos insectos abandonan la agalla temporal e inducen una agalla en su forma definitiva, es decir, a través de la cual se dispersarán para llegar a sus huéspedes secundarios. Se pliega toda la lámina formando una pseudoagalla. Las zonas modificadas son más cercanas al nervio central (Álvarez *et al.*, 2020).

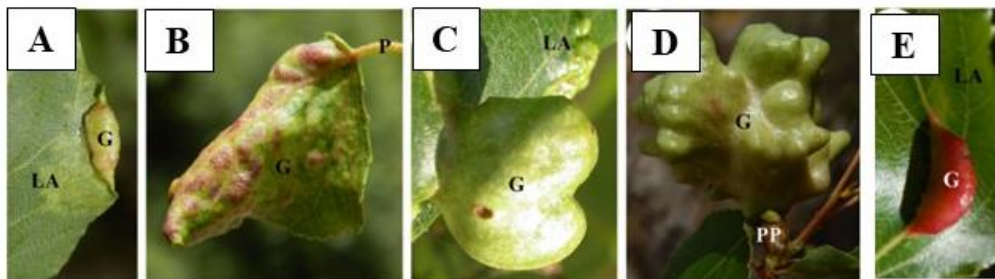


Figura 8. Agallas formadas por *T. affinis* (A) agalla temporal y (B) agalla definitiva, (C) *Pe. populi*, (D) *Pe. vesicarius* y (E) *Pe. populinigrae*. Abreviaturas: G agalla; LA hoja; P peciolo; PP peciolo corto y engrosado (Álvarez *et al.*, 2020).

7.3 Tribu Eriosomatini

Los áfidos que forman esta tribu inducen agallas en especies del género *Ulmus*. Tanto *E. ulmi* como *T. ulmi* inducen las agallas en las hojas de *U. minor*. Hay dos tipos de agallas: (1) agallas que se parecen a bolsas cerradas totalmente o de forma incompleta y (2) agallas enrolladas (Sano y Akimoto, 2011).

T. ulmi (Figura 9A) forma agallas globosas en las hojas, mientras que *E. ulmi* (Figura 9B) forma pseudoagallas, curvando la hoja sobre sí misma (Álvarez *et al.*, 2013).

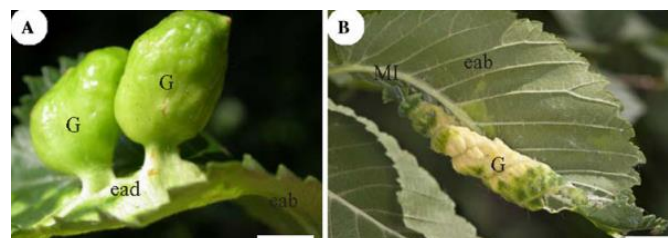


Figura 9. Agallas inducidas por *T. ulmi* (A) y *E. ulmi* (B). Abreviaturas: G agalla; ead epidermis adaxial; eab epidermis abaxial; MI nervio medio (Álvarez *et al.*, 2013)

8. Tratamiento estadístico de los datos utilizados

Para poder realizar la clasificación jerárquica de los individuos que tuvieran coincidencias en las variables consideradas en la Tabla 3, se usó el programa informático IBM SPSS Statistics 22 (IBM Corp., 2013). En primer lugar, se realizó un análisis de correspondencias múltiples para agrupar las 21 especies estudiadas y posteriormente se aplicó un análisis de clasificación con enlace de Ward sobre las correspondencias. Se usaron 5 correspondencias para resumir y clasificar los datos.

T. affinis decidió eliminarse del presente estudio. Induce una pseudoagalla y el resto de las especies señaladas inducen agallas verdaderas. Por otra parte, las especies correspondiente a la tribu Eriosomatini tampoco se incluyeron en el presente estudio por dos razones. En primer lugar, la agalla formada por *E. ulmi*, al igual que ocurre con *T. affinis* es una pseudoagalla. Aunque *T. ulmi* forme una agalla verdadera, incluir estas dos especies en el estudio no sería representativo para la tribu, ya que de Fordini y Pemphigini se estudian 14 y 7 especies respectivamente.

En cuanto a las características estudiadas, no se han incluido aspectos histológicos que dependen exclusivamente de la planta hospedadora como el número de haces vasculares y la presencia de conductos esquizógenos propios del género *Pistacia* (Álvarez *et al.*, 2014, 2016). Se tiene en cuenta qué tejido vascular se orienta hacia el interior de la agalla, si el floema o el xilema.

9. Resultados y discusión

Al realizar los tratamientos estadísticos anteriormente mencionados, la clasificación jerárquica obtenida se muestra en la Figura 10: Se divide el dendrograma en dos grupos. El primero (I), forma agallas abiertas. El segundo grupo, está formado a su vez por dos subgrupos (II+III). Son grupos hermanos. Comparten la característica de inducir agallas cerradas o con “puerta”.

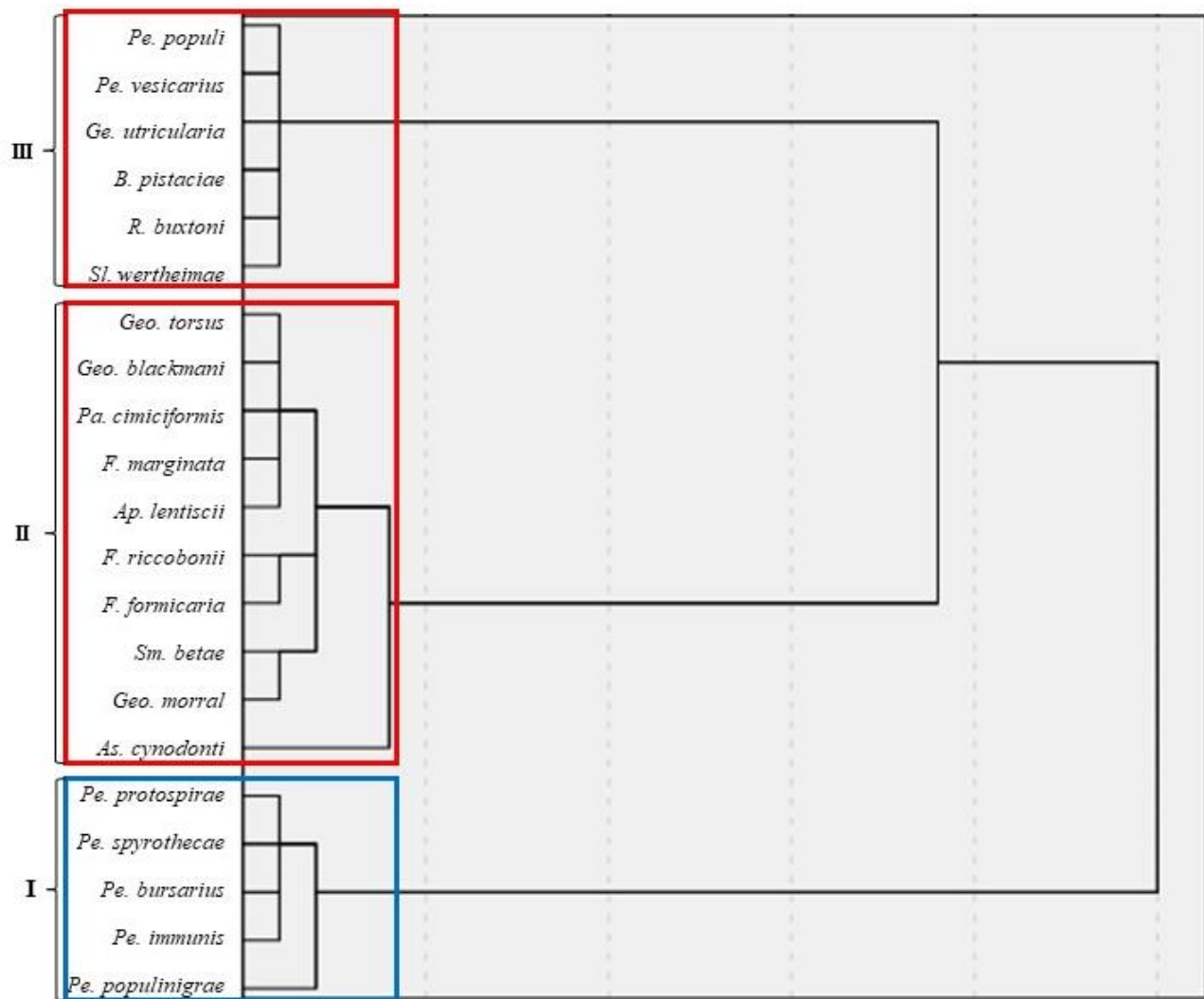


Fig 10. Clasificación jerárquica de los individuos estudiados. Rodeado de azul, se encuentra el primer grupo de pulgones señalado formado por 5 especies (I). Rodeados de rojo, se encuentran los subgrupos II y III.

- Grupo I – Agallas abiertas, cuatro de ellas no foliares.

En este grupo se engloban las siguientes especies: *Pe. protospirae*, *Pe. spyrothecae*, *Pe. bursarius*, *Pe. immunis* y *Pe. populinigrae*. Todas ellas pertenecen a la familia Pemphigidae e inducen agallas sobre la especie *Po. nigra*.

Las agallas formadas por estos pulgones pueden acoger en su interior a un número variable de individuos. En el caso de *Pe. protospirae* y *Pe. spyrothecae* rondan alrededor de los 50 individuos (Urban, 2002), *Pe. bursarius* puede llegar a tener hasta 250 individuos (Dunn, 1959) y *Pe. inmunitis* hasta 500 individuos (Roberti, 1938). En *Pe. protospirae* no está documentado.

Los pulgones que forman este grupo pueden formar la agalla en el peciolo, en la rama o en la hoja de la planta huésped.

El floema de estas agallas se encuentra orientado hacia el lumen (Álvarez *et al.*, 2020). Como se ha indicado anteriormente, a la hora de alimentarse, los áfidos introducen sus estiletes en la planta hasta llegar a las células del floema. Es posible que la longitud del estile del áfido tenga que ver sobre qué tejido conductor encontramos orientado hacia el interior de la agalla.

Se caracterizan también, por ser agallas abiertas y poseer un número variable de tricomas en la epidermis interna, además de una cutícula muy fina o incluso ausente. Las bolas impermeables de melaza recubiertas de cera mencionadas anteriormente, son empujadas hacia el centro de la agalla o hacia la apertura de esta para eliminar los residuos producidos por los pulgones (Kutsukake *et al.*, 2019). Los tricomas de estas agallas se impregnan de ceras y de esta forma, se mantienen limpias y secas (Uematsu *et al.*, 2018). Esto explica por qué se pueden ver melaza en la hoja o en el suelo justo donde se encuentra la agalla (Álvarez *et al.*, 2020).

- Grupo II – Agallas foliares con zona de cierre.

El siguiente grupo reúne a diez agallas, todas ellas inducidas por especies de la tribu Fordini. *Geo. torsus*, *Geo. blackmani* y *Geo. morral* inducen agallas en *Pi. mexicana*. *Pa. cimiciformis*, *F. marginata* y *F. formicaria* en *Pi. terebinthus*. *Ap. lentiscii* forma agallas en *Pi. lentiscus*, *F. riccobonii* y *Sm. betae* en *Pi. atlantica* y, por último, las agallas inducidas en *Pi. palaestina* se producen por *As. cynodonti*, aunque también pueden ser inducidas por *R. buxtoni*.

El número de individuos que pueden llegar a albergar varía bastante. Puede oscilar entre los 20-100 áfidos en géneros como *Paracletus*, *Forda* y superar los 100 áfidos en géneros como *Aploneura* y *Asiphonella* (Inbar, 2007).

Las agallas que forman estos fordinos pueden modificar la estructura del foliolo de dos formas: (1) las agallas pueden alterar una parte del foliolo y venir acompañadas por una parte no modificada del mismo o (2) la agalla modifica el foliolo alterándolo de manera que no se observa ninguna parte no alterada. Cuando sucede esto, se supone que la agalla se ha formado a partir de un brote (Álvarez *et al.*, 2016).

Todas estas agallas presentan un solo haz vascular con el xilema como tejido conductor más cerca de la luz, al contrario que el grupo I. Como se ha comentado anteriormente, los áfidos se

alimentan de las células del floema. Se podría pensar que la longitud de los estiletes de los pulgones puede tener algo que ver. Es decir, si el estilete del áfido es muy largo podría deberse a que necesita bordear las células del xilema hasta llegar a las del floema. Esto podría explicar la disposición del tejido conductor pero se necesitan más estudios sobre las características morfológicas de los áfidos formadores de agallas para ayudar con esta cuestión (Álvarez *et al.*, 2020).

Estas agallas poseen una particularidad. Presentan una zona de cierre. El foliolo se aplana y forma esta estructura similar a una “puerta” (Álvarez *et al.*, 2016). Estas zonas son susceptibles a posibles entradas de depredadores por lo que, se podrían poner en riesgo las poblaciones de áfidos que albergan en su interior. Es habitual encontrar tricomas, cristales, taninos y esclereidas cerca de la zona de cierre. Esto permite que la agalla sea de difícil acceso para los depredadores (Simmons *et al.*, 2003; Álvarez *et al.*, 2009, 2016; Muñoz-Viveros *et al.*, 2014; Ferreira *et al.*, 2019). Es posible que el modo de eliminación de los desechos de los pulgones sea ser expulsados por la “puerta” que poseen estas agallas.

- Grupo III – Agallas cerradas, foliares o de yema.

Este grupo engloba a 6 agallas, 2 de ellas pertenecientes a la tribu Pemphigini; *Pe. populi* y *Pe. vesicarius* y las 4 restantes, correspondientes a la tribu Fordini; *Ge. utricularia*, *B. pistaciae*, *R. buxtoni* y *Sl. wertheimae*. Los pulgones de la tribu Pemphigini forman dicha estructura en la especie *Po. nigra*, mientras que los cuatro fordinos inducen agallas en *Pi. terebinthus*, *Pi. palaestina* y *Pi. atlantica* respectivamente.

Son agallas de gran tamaño y pueden llegar a albergar a miles de áfidos en su interior (Inbar, 2007).

Las agallas que forman las especies de los fordinos mencionados, son agallas que afectan al foliolo de la planta y genera severas alteraciones sobre la estructura original del mismo (Álvarez *et al.*, 2013).

El tejido conductor que siempre está orientado hacia el interior de la agalla en este grupo es el floema, al igual que el grupo I.

Todas estas agallas tienen en común su no comunicación con el exterior, es decir, son agallas cerradas. Un problema que existe con las agallas cerradas es cómo consiguen eliminar los desechos producidos por los áfidos. Otra de las características generales que cumplen estas

agallas es que su epidermis interna presenta en su superficie huecos. Estos huecos en la epidermis permiten la salida de los residuos producidos por los pulgones (Kutsukake *et al.*, 2012, 2019; Álvarez *et al.*, 2014, 2016).

Analizando los resultados en conjuntos, se observa que las agallas de gran tamaño, con forma de ampolla que alberga a miles de individuos se encuentran en el grupo III. Las agallas que forman un pliegue en el margen del foliolo, modificándolo total o parcialmente acogiendo a un número más variable de pulgones (entre 20-100) se concentran en el grupo II. Por último, las agallas espiraladas que tienen una apariencia externa distinta a las anteriormente mencionadas se reúnen en grupo I. En cuanto al número de individuos que pueden llegar a tener en su interior, se encuentran en una posición intermedia con los dos grupos anteriores. La forma y la estructura de la agalla están estrechamente relacionadas con el número de individuos producidos dentro de ellas (Tosaka y Nishida, 2007). Se puede ver que, las agallas más grandes, agrupadas en el grupo III, son las agallas que albergan un mayor número de individuos. Entonces, el tamaño de las agallas inducidas por áfidos está directamente relacionado con el número de individuos dentro de la cámara de la agalla (Zha *et al.*, 2016).

En el grupo III, existen especies de dos tribus distintas que tienen características comunes. Se puede pensar que los pulgones que forman el grupo III, gracias a que inducen una agalla mucho más grande que el resto de los grupos, han conseguido albergar a un mayor número de pulgones. Cuando las alteraciones en los tejidos de la planta son más severas, suele implicar un enriquecimiento e incremento de los tejidos de alimentación de las agallas (Ferreira *et al.*, 2017). En agallas más grandes, la superficie interior de la agalla es mayor y el aporte nutricional aumenta (Chen y Qiao, 2012). Si el aporte nutricional es efectivo, podría aumentar el éxito reproductor. Esto podría explicar porque agallas más grandes y con una mayor superficie nutricional, alberga un mayor número de individuos.

Tanto *B. pistaciae* como *F. formicaria* inducen agallas en la misma especie de planta (*P. terebinthus*). Ambas pertenecen a la tribu Fordini. Podríamos encontrarlas en el mismo grupo de los aquí indicados (I, II o III), pero no ocurre así. Vemos que las agallas que forman estas especies son completamente distintas entre sí. Podemos pensar que estas especies de pulgones han seguido caminos distintos en cuanto a la inducción de la agalla. Puede ser que *B. pistaciae* llegue a la planta hospedadora cuando aún los tejidos estén en proceso de diferenciación y *F. formicaria* llegue a la planta cuando los tejidos ya estén diferenciados.

Como se ha explicado anteriormente, los pulgones consiguen su aporte nutricional a través de las células del floema. Si el pulgón tiene que sortear las células del xilema, su estilete podría ser más largo y flexible. Se puede pensar también que es el haz vascular el que está más cerca de la cámara de la agalla y, en este caso, la posición del tejido vascular no sería un problema. Podría ocurrir que las paredes del xilema, al ser paredes secundarias, son más difíciles de atravesar por los estiletes.

La presencia de huecos en la epidermis interna, la presencia de la zona de cierre con la epidermis adaptada, y, el hecho de que sean agallas abiertas o cerradas pone en conjunto características definitorias y distintivas de cada grupo. Las agallas completamente cerradas que eliminan los residuos a través de los huecos presentes en su superficie interna se mencionan en el grupo III. Agallas con presencia de zona de cierre que permiten la salida de los residuos y sin huecos en la epidermis interna, se agrupan en el grupo II. Por último, encontramos las agallas abiertas que permiten la salida de los residuos recubiertos de cera por la hidrofobicidad de su pared en el grupo I. Se observa entonces que, dependiendo de si la agalla es cerrada o abierta, existen distintos mecanismos de expulsión de desechos y también, distintos mecanismos de defensa frente a intrusos.

Los áfidos se han adaptado a distintas situaciones gracias a distintos mecanismos de protección hacia los individuos que se albergan en el interior de la agalla y al método de expulsión de desechos, siendo unos más efectivos que otros, viéndolo reflejado en el número de individuos que albergan.

Según los resultados obtenidos, se observa que las agallas del grupo III, de mayor tamaño, albergan a un gran número de individuos. Se puede decir que este grupo de pulgones ofrece ventajas adaptativas en comparación con los grupos II y I. El éxito reproductor es mayor y el mecanismo de protección, al ser agallas totalmente cerradas, es mejor.

10. Conclusiones

PRIMERA. Las agrupaciones obtenidas en el presente trabajo, realizadas atendiendo a aspectos histológicos de las agallas y formadas por los individuos de dos tribus distintas, no se han formado por tener relación ni con la taxonomía ni con la planta hospedadora donde se inducen las agallas.

SEGUNDA. Se pueden ver ciertas ventajas evolutivas en cuanto al éxito reproductor y mecanismos de defensas desarrollados en las distintas agallas.

TERCERA. Existe una importante convergencia evolutiva en los pulgones inductores de agallas.

11. Agradecimientos

El presente Trabajo Fin de Grado no hubiera sido posible llevarlo a cabo sin la colaboración inestimable del profesor de Zoología, Víctor Moreno González. Su entusiasmo y vasto conocimiento han sido fundamentales. Es destacable su asesoramiento en cuestiones estadísticas y sus aportaciones sobre la taxonomía de pulgones. También, agradecer la tutorización continuada e implicación excepcional de Rafael Álvarez Nogal, profesor de Biología Celular. Su paciencia y dedicación han sido esenciales para la realización del presente trabajo.

ANEXO

Tabla Anexo: Explicación abreviaturas de las especies según la recomendación 25A del CINZ.

Populus: en el caso de las especies de este género, se abrevia *Po.* Por ejemplo, *Po. nigra*.

Pistacia: en el caso de las especies de este género, se abrevia *Pi.* Por ejemplo, *Pi. mexicani*.

Paracletus: la especie de este género se abrevia *Pa. cimiciformis*.

Pemphigus: en el caso de las especies de este género, se abrevia *Pe.* Por ejemplo, *Pe. populi*.

Geoica: la especie de este género se abrevia *Ge. utricularia*.

Geopemphigus: en el caso de las especies de este género, se abrevia *Geo.* Por ejemplo, *Geo. morral*.

Aploneura: la especie de este género se abrevia *Ap. lentiscii*.

Asiphonella: la especie de este género se abrevia *As. cynodonti*.

Smynthuodes: la especie de este género se abrevia *Sm. Betae*.

Slavum: la especie de este género se abrevia *Sl. wertheimae*.

12. Bibliografía

- Álvarez, R. (2012) "Microscopic study of the walls of galls induced by *Geoica utricularia* and *Baizongia pistaciae* in *Pistacia terebinthus*: A contribution to the phylogeny of Fordini", *Arthropod-Plant Interactions*, 6(1). doi:10.1007/s11829-011-9154-3.
- Álvarez, R., Encina, A. y Pérez Hidalgo, N. (2009) "Histological aspects of three *Pistacia terebinthus* galls induced by three different aphids: *Paracletus cimiciformis*, *Forda marginata* and *Forda formicaria*", *Plant Science*, 176(2). doi:10.1016/j.plantsci.2008.11.006.
- Álvarez, R., González-Sierra, S., Candelas, A. y Martínez, J. J. I. (2013) "Histological study of galls induced by aphids on leaves of *Ulmus minor*: *Tetraneura ulmi* induces globose galls and *Eriosoma ulmi* induces pseudogalls", *Arthropod-Plant Interactions*, 7(6). doi:10.1007/s11829-013-9278-8.
- Álvarez, R., Martínez, J. J. I., Muñoz-Viveros, A. L., Molist, P., Abad-González, J. y Nieto Nafría, J. M. (2016) "Contribution of gall microscopic structure to taxonomy of gallicolous aphids on *Pistacia*", *Plant biology (Stuttgart, Germany)*, 18(5). doi:10.1111/plb.12475.
- Álvarez, R., Molist, P., González-Sierra, S., Itzhak Martínez, J. J. y Nieto Nafría, J. M. (2014) "The histological structure of galls induced by aphids as a useful taxonomic character: The case of *Rectinasus* (Hemiptera, Aphididae, Eriosomatinae)", *Zootaxa*, 3861(5). doi:10.11646/zootaxa.3861.5.6.
- Álvarez, R., Moreno-González, V., Martínez, J. J. I., Ferreira, B. G. y Hidalgo, N. P. (2020) "Microscopic study of nine galls induced in *Populus nigra* by aphids of the Iberian Peninsula", *Arthropod-Plant Interactions*. Springer Science and Business Media B.V., 14(6), pp. 799-809. doi:10.1007/s11829-020-09778-1.
- Carneiro, R. G. da S. y Isaias, R. M. dos S. (2015) "Gradients of metabolite accumulation and redifferentiation of nutritive cells associated with vascular tissues in galls induced by sucking insects", *AoB Plants*, 7. doi:10.1093/aobpla/plv086.
- Chakrabarti, S. (2007) "Diversity and biosystematics of gall-inducing aphids (Hemiptera: Aphididae) and their galls in the Himalaya", *Oriental Insects*, 41(1). doi:10.1080/00305316.2007.10417498.
- Chen, J. y Qiao, G. X. (2012) "Galling aphids (Hemiptera: Aphidoidea) in China: Diversity and host specificity", *Psyche (London)*. doi:10.1155/2012/621934.
- DUNN, J. A. (1959) "THE SURVIVAL IN SOIL OF APTERAE OF THE LETTUCE ROOT APHID, *PEMPHIGUS BURSARIUS* (L.)", *Annals of Applied Biology*, 47(4). doi:10.1111/j.1744-7348.1959.tb03491.x.
- Ferreira, B. G., Álvarez, R., Avritzer, S. C. y Isaias, R. M. S. (2017) "Revisiting the histological patterns of storage tissues: Beyond the limits of gall-inducing taxa", *Botany*, 95(2). doi:10.1139/cjb-2016-0189.
- Ferreira, B. G., Álvarez, R., Bragança, G. P., Alvarenga, D. R., Pérez-Hidalgo, N. y Isaias, R. M. S. (2019) "Feeding and Other Gall Facets: Patterns and Determinants in Gall Structure", *Botanical Review*, 85(1). doi:10.1007/s12229-019-09207-w.
- García Prieto, F., Hidalgo Pérez, N., Mier Durante, M. P. y Nieto Nafría, J. M. (2004) "Check-list of Eriosomatinae (Hemiptera, Sternorrhyncha: Aphididae) of the Iberian Peninsula and Balearic Islands", *Graellsia*, 60(2).
- Gerchman, Y. y Inbar, M. (2011) "Distinct antimicrobial activities in aphid galls on *Pistacia atlantica*", *Plant Signaling and Behavior*, 6(12). doi:10.4161/psb.6.12.18031.
- Giron, D., Huguet, E., Stone, G. N. y Body, M. (2016) "Insect-induced effects on plants and possible effectors used by galling and leaf-mining insects to manipulate their host-plant", *Journal of Insect Physiology*. doi:10.1016/j.jinsphys.2015.12.009.
- González, W. L., Ramírez, C. C., Olea, N. y Niemeyer, H. M. (2002) "Host plant changes produced by the aphid *Sipha flava*: Consequences for aphid feeding behaviour and growth", *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 103(2). doi:10.1046/j.1570-7458.2002.00964.x.
- Hartley, S. E. y Lawton, J. H. (1992) "Host-Plant Manipulation by Gall-Insects: A Test of the Nutrition Hypothesis", *The Journal of Animal Ecology*, 61(1). doi:10.2307/5514.
- IBM Corp. Released 2013. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 22.0. Armonk, NY: IBM Corp.

- Inbar, M. (2007) "The Evolution of Gall Traits in the Fordinae (Homoptera)", en *Galling Arthropods and Their Associates*. doi:10.1007/4-431-32185-3_23.
- Inbar, M. (2008) "Systematics of Pistacia: Insights from specialist parasitic aphids", *Taxon*, 57(1). doi:10.2307/25065964.
- Inbar, M., Wink, M. y Wool, D. (2004) "The evolution of host plant manipulation by insects: Molecular and ecological evidence from gall-forming aphids on Pistacia", *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32(2). doi:10.1016/j.ympev.2004.01.006.
- Inbar, M. y Wool, D. (1995) "Phloem-Feeding Specialists Sharing a Host Tree: Resource Partitioning Minimizes Interference Competition among Galling Aphid Species", *Oikos*, 73(1). doi:10.2307/3545732.
- International Commission on Zoological Nomenclature, 1999. International Code of Zoological Nomenclature. International Trust for Zoological Nomenclature. ISBN 0-85301-006-4
- Krikorian, A. D. (1988) "Plant Galls and Gall Inducers . Jean Meyer , S. Cheskin ", *The Quarterly Review of Biology*, 63(2). doi:10.1086/415876.
- Kutsukake, M., Meng, X. Y., Katayama, N., Nikoh, N., Shibao, H. y Fukatsu, T. (2012) "An insect-induced novel plant phenotype for sustaining social life in a closed system", *Nature Communications*, 3. doi:10.1038/ncomms2187.
- Kutsukake, M., Uematsu, K. y Fukatsu, T. (2019) "Plant Manipulation by Gall-Forming Social Aphids for Waste Management", *Frontiers in Plant Science*. doi:10.3389/fpls.2019.00933.
- Muñoz-Viveros, A. L., Martínez, J. J. I., Molist, P., González-Sierra, S., Julián, P. G. y Álvarez, R. (2014) "Microscopic study of galls induced by three species of Geopemphigus (Hemiptera: Aphididae: Eriosomatinae) on Pistacia mexicana", *Arthropod-Plant Interactions*, 8(6). doi:10.1007/s11829-014-9333-0.
- Nogal, Á. (2011) "Initial Stages in the Formation of Galls Induced by Geoica utricularia in Pistacia terebinthus Leaflets: Origin of the Two Vascular Bundles which Characterize the Wall of the Galls", *American Journal of Plant Sciences*. Scientific Research Publishing, Inc, 02(02), pp. 175-179. doi:10.4236/ajps.2011.22019.
- Oliveira, D. C., Isaias, R. M. S., Fernandes, G. W., Ferreira, B. G., Carneiro, R. G. S. y Fuzaro, L. (2016) "Manipulation of host plant cells and tissues by gall-inducing insects and adaptive strategies used by different feeding guilds", *Journal of Insect Physiology*. doi:10.1016/j.jinsphys.2015.11.012.
- Richardson, R. A., Body, M., Warmund, M. R., Schultz, J. C. y Appel, H. M. (2017) "Morphometric analysis of young petiole galls on the narrow-leaf cottonwood, Populus angustifolia, by the sugarbeet root aphid, Pemphigus betae", *Protoplasma*, 254(1). doi:10.1007/s00709-015-0937-8.
- Rogerson, C. T. y Mani, M. S. (1965) "Ecology of Plant Galls", *Mycologia*, 57(1). doi:10.2307/3756723.
- Ronquist, F. y Liljebblad, J. (2001) "Evolution of the gall wasp-host plant association", *Evolution*, 55(12). doi:10.1111/j.0014-3820.2001.tb00765.x.
- Sano, M. y Akimoto, S. I. (2011) "Morphological phylogeny of gall-forming aphids of the tribe Eriosomatini (Aphididae: Eriosomatinae)", *Systematic Entomology*, 36(4). doi:10.1111/j.1365-3113.2011.00589.x.
- Shorthouse, J. D., Wool, D. y Raman, A. (2005) "Gall-inducing insects - Nature's most sophisticated herbivores", *Basic and Applied Ecology*, 6(5). doi:10.1016/j.baae.2005.07.001.
- Simmons, A. T., Gurr, G. M., McGrath, D., Nicol, H. I. y Martin, P. M. (2003) "Trichomes of Lycopersicon spp. and their effect on Myzus persicae (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae)", *Australian Journal of Entomology*, 42(4). doi:10.1046/j.1440-6055.2003.00376.x.
- Tosaka, Y. y Nishida, T. (2007) "Gall surface area is a simple and accurate measure of fitness in Nipponaphidini galling aphids (Homoptera: Aphididae)", *Applied Entomology and Zoology*, 42(2). doi:10.1303/aez.2007.217.
- Uematsu, K., Kutsukake, M. y Fukatsu, T. (2018) "Water-repellent plant surface structure induced by gall-forming insects for waste management", *Biology Letters*, 14(10). doi:10.1098/rsbl.2018.0470.
- Urban, J. (2002) "Occurrence, development and natural enemies of Pemphigus spyrothecae (Homoptera, Pemphigidae)", *Journal of Forest Science*, 48(6). doi:10.17221/11883-jfs.

Wool, D. (2004) "Galling Aphids: Specialization, Biological Complexity, and Variation", *Annual Review of Entomology*. doi:10.1146/annurev.ento.49.061802.123236.