

FENOLOGIA Y DESARROLLO DE LAS AGALLAS DE LAS RAMAS DEL GÜISARO (*Psidium guineense* Swartz) (Myrtaceae) Y SU RELACION CON VARIAS ESPECIES DE MICROHIMENOPTEROS EN HEREDIA, COSTA RICA

Edgar Suárez y Carlos Esquivel

Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica

RESUMEN

En una población natural de güisaro (*Psidium guineense*), en Barva de Heredia, se estudió el desarrollo de las agallas de las ramas y la fenología de cuatro especies de microhimenópteros emergidos de ellas, desde abril de 1985 a agosto de 1986.

La formación de las agallas comenzó en julio y su número aumentó progresivamente hasta diciembre del mismo año. En julio del año siguiente se presentó otro período de formación de agallas. Las variaciones en el tamaño y la apariencia externa de las agallas, así como la emergencia de las avispas, permitieron establecer tres fases en el desarrollo de las agallas, las cuales se describen en detalle.

La emergencia de las avispas se presentó de octubre a julio. Cuatro especies de microhimenópteros emergieron de las agallas (en orden de abundancia): *Chrysonotomya* sp. (Eulophidae), *Sycophila* (= *Eudecatoma*) sp. (Eurytomidae), *Torymoides* (= *Dimeromicrus*) sp. y *Torymus* sp. (Torymidae). *Chrysonotomya* sp. presentó el pico de emergencia en mayo y probablemente es el inductor de estas agallas. Las otras especies presentaron su pico de emergencia en abril y probablemente son parasitoides de *Chrysonotomya* sp.

ABSTRACT

Development of the stem galls of *Psidium guineense* and phenology of four species of microhymenopteran wasps that inhabited the galls

were studied during 17 months (April 1985 to August 1986) in a natural population of *Psidium* in Barva, Heredia Province, Costa Rica.

Gall formation started in July, their number progressively increasing until December of the same year. A new period of gall formation started in July of the following year. The variations in size and external appearance of the galls, as well as the pattern of wasp emergence, suggest that the galls pass through three stages during their development which are described in detail.

The wasps emerged from the galls between October and July of the following year. Four species of microhymenopterans emerged (in order of abundance): *Chrysonotomya* sp. (Eulophidae), *Sycophila* (= *Eudecatoma*) sp. (Eurytomidae), *Torymoides* (= *Dimeromicrus*) sp. and *Torymus* sp. (Torymidae). *Chrysonotomya* sp. had a peak of emergence in May and probably is the gall maker. The other species had their peaks of emergence in April and are probably parasitoids on *Chrysonotomya* sp.

La biología de las agallas vegetales ha sido un área muy poco estudiada en regiones tropicales (Suárez, en prensa). La literatura al respecto para esta zona es muy escasa y en su mayoría consiste en listas de plantas que presentan agallas (v. gr., Tavares, 1918; Houard, 1926; Sanabria y Torres, 1987). Existen muy pocos estudios sobre las diferentes fases de desarrollo de agallas en los trópicos y casi no se le ha prestado atención a la fenología de los insectos que emergen de ellas (Wolda, 1988).

Al igual que otras agallas comunes en el trópico, aquéllas que se forman en las ramas del güisaro (*Psidium guineense*) no han sido estudiadas en detalle. Del mismo modo, poco se conoce de la biología de este arbusto; Suárez y Esquivel (1987) estudiaron su fenología, y Suárez y Calvo (1989), las agallas que se forman en los frutos.

El primer trabajo sobre las agallas de un arbusto del género *Psidium* (*P. araça*) fue realizado por Ruebsaamen (1908, en Costa-Lima, 1930). Costa-Lima (1930) señaló que las agallas de *P. araça*, que son muy similares a las del presente estudio, presentaban larvas de *Nesomya gallicola* (Eulophidae), pero no especificó en qué épocas del año emergían las avispas.

El objetivo de este trabajo es presentar las observaciones de más de un año sobre el desarrollo de las agallas de *P. guineense*, desde su inicio hasta su decadencia, los insectos que emergieron de ellas y su fenología.

MÉTODOS

El presente trabajo se realizó de abril de 1985 a agosto de 1986, en el mismo lugar y condiciones descritas por Suárez y Esquivel (1987).

Para dar seguimiento al desarrollo de las agallas, se marcaron con tarjetas de plástico 50 ramas de güisaro seleccionadas al azar, en las cuales se contaron las agallas, desde julio a diciembre de 1985; en 1986 se hizo una sola medición, en marzo, y luego, continuamente, de mayo a agosto. En las ramas seleccionadas se registró, de agosto de 1985 a mayo de 1986, la longitud, el ancho (o diámetro mayor) y la altura (o diámetro menor) de las agallas, así

como los agujeros causados por la emergencia de los insectos que vivían en ellas. Las observaciones se realizaron cada tres semanas.

Para estudiar la periodicidad en la emergencia de las avispas, se seleccionaron al azar otras 30 ramas de güisaro, en las cuales se encerraron las agallas presentes en bolsas de nylon, durante todo el período del estudio. Cada tres semanas se abrían las bolsas y se depositaban los insectos emergidos en alcohol de 70°. Además cada dos semanas se trasladaron al laboratorio entre 10 y 20 ramas no marcadas, con agallas, y se encerraron en bolsas de plástico que se mantuvieron colgadas, para coleccionar los insectos emergidos.

RESULTADOS

En julio de 1985 se inició la formación de agallas en las ramas nuevas de los arbustos y su número aumentó progresivamente hasta diciembre. Un nuevo período de formación de agallas se presentó en el mismo mes, el año siguiente (Fig. 1). El desarrollo de las agallas en la población estudiada se presentó, por tanto, durante la época lluviosa.

Las variaciones en el tamaño, la forma y la apariencia externa de las agallas, así como la emer-

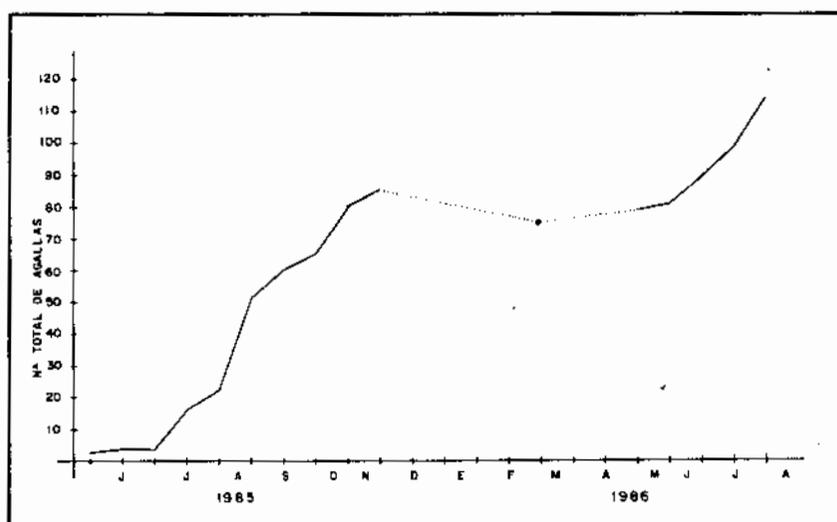


FIGURA 1. Variación en la cantidad de agallas presentes en *P. guineense* durante el período de estudio. La línea discontinua representa el período en el que no se tomaron datos, con excepción de marzo de 1986.

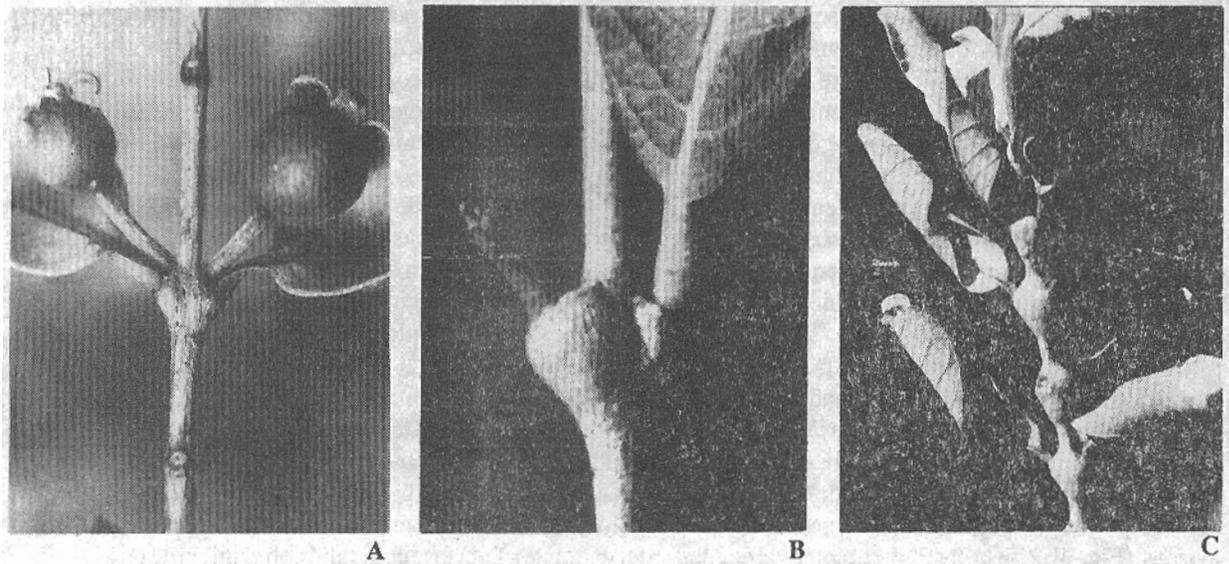


FIGURA 2. Desarrollo de las agallas de las ramas de *P. guineense* durante la fase de crecimiento: a) abultamientos iniciales; b) fusión de los abultamientos; c) formación de una agalla en cada nudo.

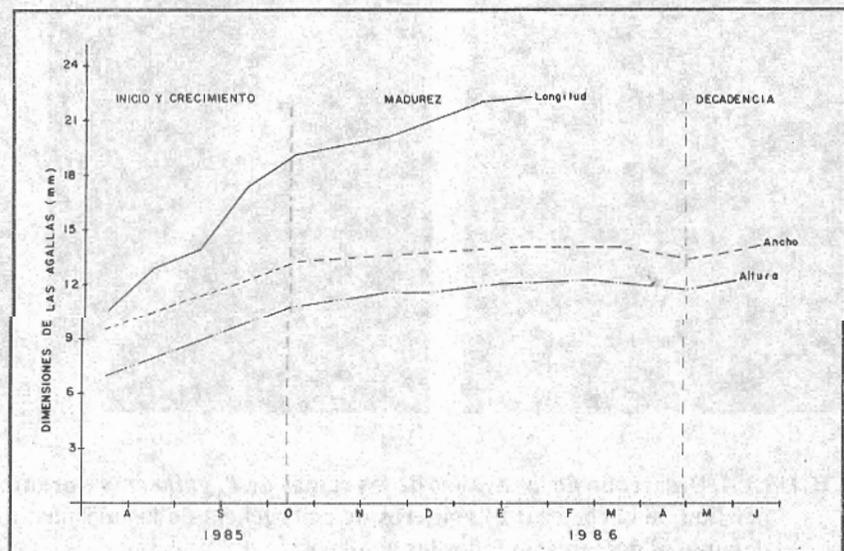
gencia de las avispas, permitió establecer tres fases en su desarrollo:

Primera fase (Inicio y crecimiento).

Comprende desde el momento de la aparición de pequeños abultamientos en los nudos de las ramas jóvenes (en julio de 1985) hasta la formación de grandes abultamientos más o menos redondos (en

octubre). Cada agalla incipiente se observa como un par de ligeros hinchamientos opuestos en cada nudo, en la zona inmediata inferior de la base del pecíolo (Fig. 2a). Ambos hinchamientos aumentan de tamaño en ancho, longitud y altura (Fig. 2b) hasta formar la agalla, que aparece como una estructura redondeada u ovalada muy conspicua, en cada nudo de las ramas (Fig. 2c). Esta fase se

FIGURA 3. Variación en las dimensiones de las agallas durante el período de estudio.



caracteriza por la acentuada proliferación de células de los tejidos del tallo; el incremento en las tres dimensiones medidas, especialmente la longitud (Fig. 3), y la ausencia de agujeros de emergencia de insectos. Las agallas en esta fase generalmente sostienen hojas, flores y frutos. En algunas ocasiones las agallas inician su formación en nudos provistos de ramas laterales; en estos casos las agallas no llegan a desarrollarse completamente, pues degeneran antes de llegar a la fase siguiente.

Segunda fase (Madurez). El tamaño de las agallas tiende a estabilizarse, alcanzando sus máximas dimensiones (Fig. 3). En octubre las agallas se descascarán o pierden la corteza (Fig. 4a) y poco tiempo después se presentan, debajo de estas cáscaras, los primeros agujeros de emergencia de las avispas (Fig. 4b). Esta fase se caracteriza por la emergencia de los insectos que se habían desarrollado dentro de las agallas, las cuales son principalmente cuatro especies de avispas que se mencionan posteriormente, aunque también emergió un díptero de la familia Sciaridae y una o más especies de polillas no identificadas. Antes de producirse la emergencia de las avispas, las hojas asociadas a las agallas se secan y caen; las flores y frutos persisten

sobre ellas en algunas ocasiones. En muchos casos el crecimiento en longitud de las agallas termina por fusionar agallas contiguas, de modo que se forman estructuras alargadas en forma de salchichas que incluyen los entrenudos (Fig. 4c).

El porcentaje de agallas con agujeros aumentó desde octubre hasta marzo, cuando ya todas las agallas presentaban agujeros; la cantidad total de agujeros en las agallas observadas aumentó también progresivamente desde octubre hasta mayo (Fig. 5).

Tercera fase (Decadencia o reabsorción). La última fase se presentó desde julio de 1986, una vez que habían emergido las avispas, hasta un momento no definido, en el cual las agallas fueron degenerando. Esta fase coincidió con el inicio de un nuevo período de formación de agallas en las ramas nuevas, resultado de la brotación que se presentó en los meses anteriores (Suárez y Esquivel, 1987). En esta fase las agallas muestran un ligero aumento en ancho y altura, pero ello no se debe al crecimiento vegetativo, sino al aumento en volumen por expansión de la agalla, probablemente por acumulación de agua. Durante este proceso se encontraron den-

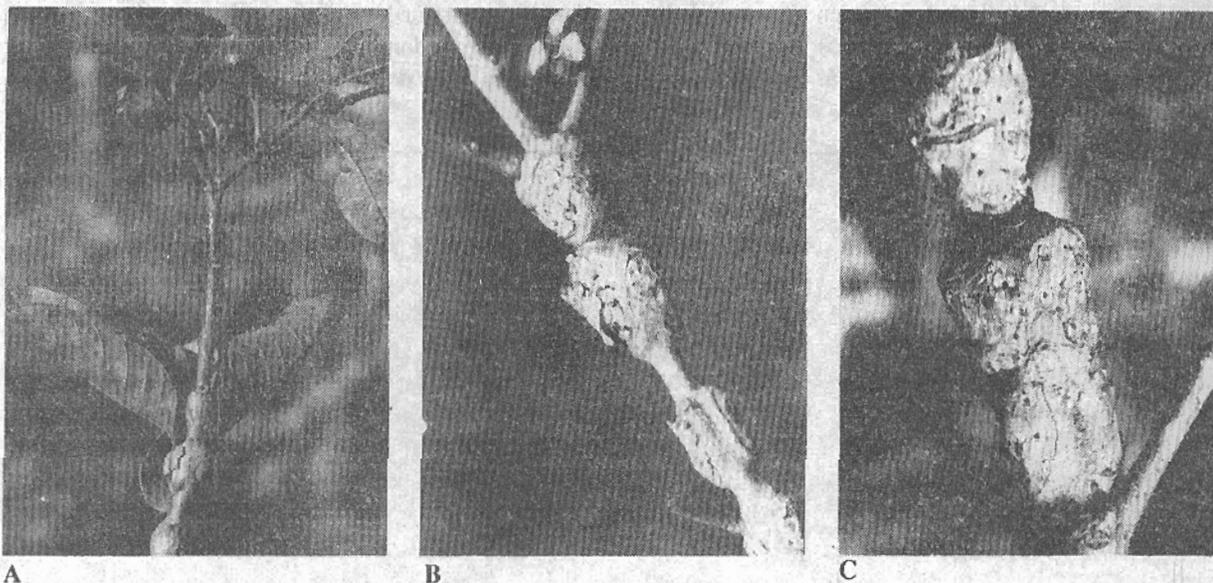


FIGURA 4. Desarrollo de las agallas de las ramas de *P. guineense* durante la fase de madurez: a) pérdida de la corteza; b) agujeros de emergencia de las avispas; c) caída de las cáscaras, dejando al descubierto todos los agujeros.

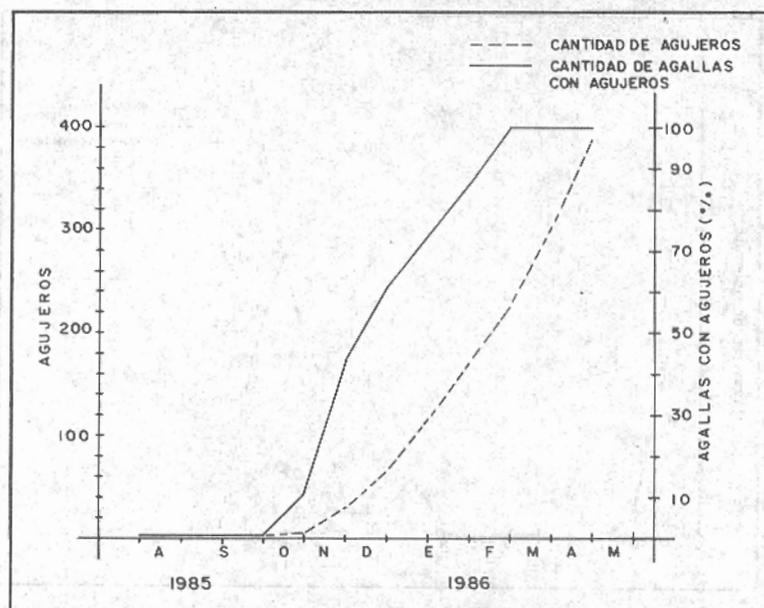


FIGURA 5. Cantidad de agallas con agujeros de emergencia de las avispas, y cantidad total de agujeros presentes en las agallas observadas durante el período de estudio.

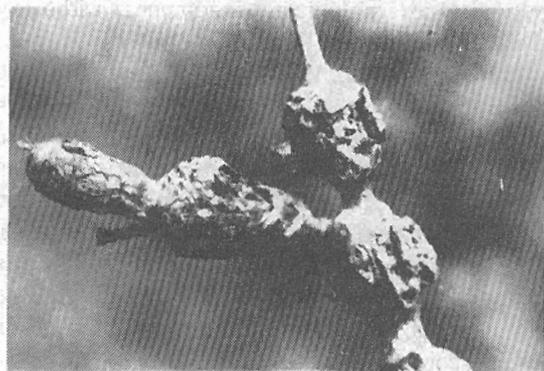
tro de la agalla muchas larvas no identificadas de insectos inquilinos. Esta fase conduce a dos resultados distintos: aproximadamente el 50 % de las agallas se seca completamente y junto con ellas las porciones distales de las ramas (Fig. 6a), mientras el otro 50 % de las agallas y las porciones distales de las ramas se mantienen vivas. Con el tiempo, el crecimiento en grosor de las ramas termina por «reabsorber» las agallas que se mantienen vivas, en

DISCUSION

Los resultados revelan una sincronía marcada entre los eventos relacionados con el inicio, crecimiento y decadencia de las agallas y la fenología de la planta (Suárez y Esquivel, 1987). De igual modo el desarrollo de las avispas dentro de las agallas, su emergencia y reproducción están muy

cuyo caso se pueden notar cicatrices en las ramas, en los sitios donde previamente se formaron las agallas (Fig. 6b).

En cuanto a las avispas que ocuparon las agallas durante su desarrollo, se encontraron cuatro especies de microhimenópteros, principalmente durante la época seca. Su emergencia, en orden de abundancia fue: *Chrysonotomya* sp. (Eulophidae), *Sycophila* (= *Eudecatoma*) sp. (Eurytomidae), *Torymoides* (= *Dimeromicrus*) sp. y *Torymus* sp. (Torymidae). *Chrysonotomya* sp., la especie más abundante, alcanzó su pico de emergencia en mayo, en tanto que las otras tres especies lo presentaron en abril (Fig. 7).



A



B

FIGURA 6. Agallas de las ramas de *P. guineense* en su fase de decadencia: a) agallas y ramas secas; b) agallas «reabsorbidas».

relacionados con la fenología de *P. guineense*. Se encontró que el inicio de la formación de las agallas, en julio, coincide con el momento en que los arbustos presentan mayor cantidad de ramas y hojas nuevas (Suárez y Esquivel, 1987), de modo que las avispas aprovechan la oportunidad en que las ramas están tiernas y suaves y en activo crecimiento, para desovar en ellas. El desarrollo de las agallas se produce durante la época lluviosa, cuando las plantas presentan más follaje, garantizándose así un gran suministro de sustancias nutritivas, necesarias para la proliferación de los tejidos, el crecimiento de las ramas y el de las agallas.

La caída acentuada de las hojas, que se produce a finales de la época lluviosa (Suárez y Esquivel, 1987) coincide con el máximo desarrollo de las agallas. La gran proliferación de tejidos en las agallas probablemente obstruye o altera los haces vasculares que conducen savia a las hojas adheridas a ellas, provocando así que las hojas se sequen y se desprendan de las plantas, antes de alcanzar su longevidad normal.

Una vez alcanzada la madurez de las agallas, en octubre, se inicia la emergencia de las cuatro especies mencionadas de avispas, siendo más acentuada entre enero y mayo. La época seca podría favorecer esta emergencia, pues las pequeñas avispas probablemente son susceptibles a las lluvias. Quizá la ausencia de lluvias también favorece la reproducción de estos insectos. Sin embargo, se desconoce qué sucede con las avispas desde su emergencia hasta que las agallas se vuelven a formar en los arbustos. Probablemente los adultos entran en diapausa reproductiva hasta que las ramas de *P. guineense* vuelven a producir brotes y ramas nuevas. Un mecanismo como éste para sobrevivir durante un tiempo fuera del hospedero ya ha sido detectado en otros insectos cecidógenos

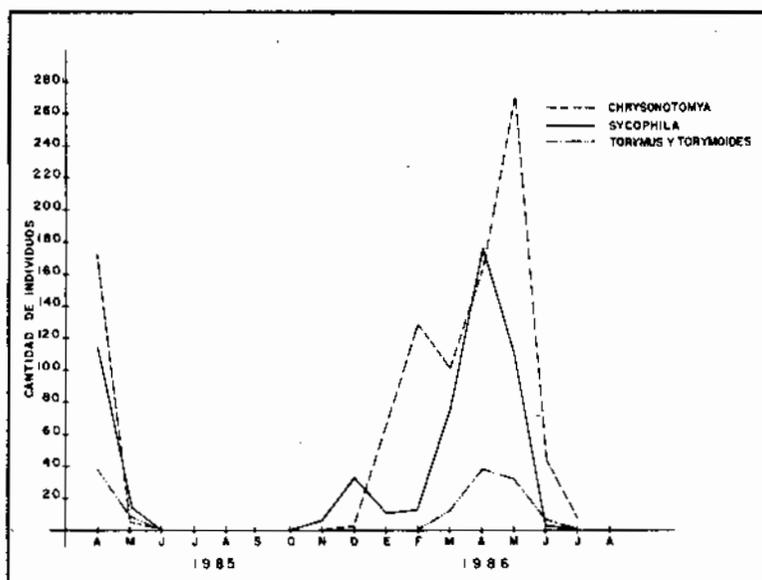


FIGURA 7. Emergencia de los microhimenópteros presentes en las agallas de *P. guineense* durante el período de estudio.

(Denlinger, 1986). Dado que estas avispas presentan un claro incremento estacional en su emergencia de las agallas, pueden clasificarse en el patrón estacional tipo 1A según Wolda (1988).

Los datos obtenidos muestran una clara relación entre la fenología de la planta, el desarrollo de la agalla y la fenología de los insectos que emergen de ellas. Si esto fuese un patrón generalizado, implicaría que la fenología de insectos cecidógenos tropicales es preponderantemente de los tipos 1A y 1C (Wolda, 1988), dado que estos son los patrones fenológicos más comunes en árboles y arbustos tropicales (Fournier, 1976; Frankie *et al.*, 1974; Opler *et al.*, 1980).

La fase de decadencia de las agallas se inicia en julio, cuando la brotación de las plantas es prácticamente nula (Suárez y Esquivel, 1987) y se inicia un nuevo período de formación de agallas. En esta fase las agallas continúan siendo utilizadas por otras especies de insectos durante algunos meses más. El papel de estos insectos en las agallas se desconoce.

Los resultados no son suficientes para establecer con certeza cuál es la especie de avispa que

induce estas agallas, pero probablemente el desove de una de ellas es el estímulo que desencadena el proceso de formación de las agallas (Mani, 1964).

El problema de saber cuál es la especie que induce estas agallas se torna complejo. La mayoría de la literatura acerca de los géneros de avispas involucrados señala que los mismos participan como parasitoides o inquilinos de otros insectos formadores de agallas (Boucek, 1986; Hopper, 1984; Nieves y Martín, 1986; Wiebes-Rijks, 1978; Yasumatsu y Kamijo, 1979). Las dos especies de torímidos se descartan más fácilmente que las otras como posibles inductores, ya que la literatura sobre *Torymoides* y *Torymus* indica el papel de parasitoides para ambos (Yasumatsu y Kamijo, 1979; Hopper, 1984; Narendran, 1986). La mayoría de los torímidos son ectoparásitos de Cecidomyiidae y Cynipidae, y unas pocas especies del género *Torymus* son parásitas de inductores de agallas de las familias Psyllidae, Eurytomidae y Tephritidae (Narendran, 1986). En cuanto a *Sycophila*, se sabe que consta principalmente de especies asociadas con higos, en los que actúan probablemente como inquilinos (Narendran, 1986). Nieves y Martín (1986) afirman que la mayor parte de las especies europeas de este género son parásitos de cinípidos cecidógenos. *Eudecatoma*, que es sinónimo de *Sycophila*, se señala como parásito de *Andricus kollari* en agallas de *Quercus* (Wiebes-Rijks, 1978). Podría entonces suponerse que corresponde a

Chrysonotomya la función de inductor de las agallas de *P. guineense*. Esta resultó ser la especie más abundante en las agallas, pero este criterio no es suficiente para otorgarle tal papel. Boucek (1986) cita varias especies de este género que son parásitos de cinípidos y psílidos cecidógenos. Por otra parte, Narendran (1986) incluye este género entre otros cuyos miembros son inquilinos o parásitos.

El problema sobre el nicho de estas avispas se complica por el hecho de que una especie que es inquilino en un sistema de agalla puede ser formador de agallas en otra especie vegetal (Narendran, 1986). Todo ello sugiere que las agallas de *P. guineense*, al igual que muchas otras agallas tropicales, ameritan un estudio más profundo, con el fin de conocer mejor las diferentes fases del desarrollo de las agallas de esta región, y comprender las relaciones ecológicas entre los insectos que las habitan, para dilucidar cuáles son los insectos inductores de ellas, los parasitoides e inquilinos y su fenología.

AGRADECIMIENTOS

En la identificación de las avispas participaron los Drs. E. Grissell y M. Schauff del United States Department of Agriculture (USDA), así como los Drs. Patricio Fidalgo y Paul Hanson. Agradecemos también al Lic. Renán Calvo y al estudiante Danilo Alvarez su colaboración en el trabajo de campo.

LITERATURA CITADA

- Boucek, Z. 1986. Taxonomic study of chalcidoid wasps (Hymenoptera) associated with gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) on mango trees. *Bull. Ent. Res.* 76: 393-407.
- Costa-Lima, A. da. 1930. Sobre um hymenoptero-ccidia do araçazeiro. *O Campo*, Nº. 8.
- Denlinger, D.L. 1986. Dormancy in tropical insects. *Ann. Rev. Ent.* 31: 239-264.
- Fournier, L.A. 1976. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo de premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. *Turrialba* 26: 54-56.
- Frankie, G.W., H.G. Baker y P.A. Opler, 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-919.
- Hopper, K.R. 1984. The effects of host-finding and colonization rates on abundances of parasitoids of a gall midge. *Ecology* 65: 20-27.
- Houard, C. 1926. Les collections cécidologiques du Laboratoire D'Entomologie du Muséum D'Histoire Naturelle de Paris: galls de L'Amérique Tropicale. *Marcellia* 23: 95-124.
- Mani, M.S. 1964. Ecology of plant galls. E. Junk Publ. The Hague, Netherlands. 434 pp.
- Narendran, T.C. 1986. Chalcids and sawflies associated with plant galls. In: *Biology of gall insects*. T.N. Ananthakrishnan (ed.). Oxford and IBH Publ. Co., New Delhi, India. 362 pp.
- Nieves A., J.L. e I. Ch. Martín. 1986. Nuevas citas de calcídidos parásitos de insectos gallícolas en España. *Bol. Asoc. Esp. Ent.* 10: 209-213.
- Opler, P.A., G.W. Frankie y H.G. Baker. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68: 167-188.
- Sanabria, I. y J.H. Torres. 1987. Agallas e insectos asociados en plantas de la familia Compositae, en flora espontánea del Departamento de Cundinamarca (Colombia). *Colciencias, Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia*. 215 pp.
- Suárez, E. Las agallas de las ramas jóvenes de *Phoebe cinnamomifolia* (Lauraceae) inducidas por *Prionomerus* sp. (Curculionidae), y su relación con avispa parasitoides y homigas sucesoras. *Brenesia* (en prensa).
- Suárez, E. y R. Calvo. 1989. Formación de agallas en los frutos del guísaro (*Psidium guineense* Swartz) (Myrtaceae) y su relación con los microhimenópteros *Prodecatoma* sp. (Eurytomidae) y *Torymus* sp. (Torymidae). *Brenesia* 31: 43-52.
- Suárez, E. y C. Esquivel. 1987. Fenología del guísaro (*Psidium guineense* Swartz) en Barva de Heredia, Costa Rica. *Brenesia* 28: 97-105.
- Tavares, J. da Silva. 1918. Cecidologia brasileira. Cecidias que se criam nas plantas das familias Verbenaceae, Euphorbiaceae, Malvaceae, Anacardiaceae, Labiatae, Annonaceae, Ampelidaceae, Bignoniaceae, Aristolochiaceae e Solanaceae. *Brotéria, Braga Zool. T.* 16: 21-68.
- Wiebes-Rijks, A.A. 1978. The sexual generation of the *Andricus kollari*-group in The Netherlands (Hymenoptera: Cynipidae). *Ent. Berich.* 38: 139-142.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 1-18.
- Yasumatsu, K. y K. Kamijo. 1979. Chalcidoid parasites of *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu (Cynipidae) in Japan, with descriptions of five new species (Hymenoptera). *Esakia* 14: 93-111.