

## MORFOANATOMÍA DE LOS ENTOMOCECIDIOS GEMALES EN *GEOFFROEA DECORTICANS* (FABACEAE), «CHAÑAR»

Por MYRIAM POLANCO, ELISA M. PETENATTI y LUIS A. DEL VITTO\*

**Summary:** *Morphoanatomy of bud galls of Geoffroea decorticans* (Fabaceae), «chañar». Studies to determine and describe both the abnormal anatomical structure of the cecidial types more frequently found in *Geoffroea decorticans* buds in Cuyo, Argentina, as well as the normal stem structure, were carried out. On the other hand, entomological observations to identify the putative galls inductors, parasitoids and commensals were performed. Two structural types there were found: the apple-like, smooth, multicameral gall, and the bur-like, echinate, unicameral one. Galled tissues showed morphological, anatomical and histochemical differences with the normal stem one; in the apple-like gall there was conspicuous hyperplasia of parenchymatic tissues that derives into sclerenchyma. The echinoid gall showed a noteworthy hyperplasia of vascular tissues. Both of them are characterized by a great increase of tannic and mucilages cell inclusions. Several *Hymenoptera* species have been identified in apple-like galls as possible inductors, and *Coleoptera* as commensals. In echinoid galls, their inductor, *Allodiplosis crassa* (Diptera: Cecidomyiidae), was undoubtedly found which is parasitoidized by *Hymenoptera*; *Hymenoptera* and *Coleoptera* species was also found as commensals, too.

**Key words:** Entomocecidia; Galls; Bud galls; *Geoffroea decorticans*; «Chañar»; Morphoanatomy; Cuyo; Argentina.

### INTRODUCCIÓN

Los cecidios son una manifestación del parasitismo que tiene lugar entre un agente cecidógeno (animal o vegetal) y una planta hospedante, y constituyen parte integrante de ésta (Shorthouse & Rohfrisch, 1992; Weis & al., 1988), ya que el agente induce neoformación o hipertrofia de algunos tejidos de la planta a través de un estímulo morfogénico (Font Quer, 1989). Constituyen típicos casos de interacción negativa, en realidad aún poco comprendidos; muchos de ellos han sido interpretados como estrategias adaptativas del inductor o de la planta afectada (Holmes, 1948; Wardlaw, 1965). Considerada modernamente dentro de la herbivoría, la cecidogénesis es un fenómeno complejo que depende de múltiples factores químicos, físicos y bióticos (Abrahamson & al., 1991; Fay & Knapp, 1996), siempre con importantes consecuencias para la planta hospedante (DeClerck-Floate & Price, 1994; Dennill, 1985; Fay & Harnett, 1991; Sacchi & al., 1988).

En general, los más de 15.000 tipos de cecidios descritos están presentes en hojas, tallos, raíces y

botones florales de plantas superiores, pero también pueden ser inducidos en las Talófitas; afectan a algas, hongos, líquenes, Briófitas, Pteridófitas, Pinófitas y Magnoliófitas (Mani, 1964; Kraus & al., 1993). Los inductores pueden ser insectos (que dan lugar a la formación de los entomocecidios) u otros agentes como bacterias, hongos, nemátodos, ácaros, algas, líquenes, virus, arácnidos, mixomicetes, rotíferos y copépodos (Connold, 1901; Mani, 1964; Páez, 1984; Ringuelet, 1954).

Los insectos depositan o encastran huevos sobre ciertos órganos vegetales y, una vez que éstos eclosionan, las larvas secretan enzimas que estimulan el crecimiento anormal del tejido vegetal, dando origen a las excrescencias; éstas progresarían gracias a inyecciones repetidas y localizadas de dichos principios galígenos. Los azúcares simples generados en gran cantidad por una activa hidrólisis enzimática del almidón estimularían la multiplicación celular, junto a otros compuestos como el ácido indolacético (AIA) y algunos aminoácidos. Durante la formación de los cecidios tienen lugar fenómenos de hiperplasia, hipertrofia, o ambos en conjunto. La hiperplasia consiste en una multiplicación celular anormal, carente de sentido polar, mientras que la hipertrofia se manifiesta en alteraciones en la forma, tamaño y polaridad del crecimiento de las células (Sívori, 1980). Estas

\*Herbario y Proyecto 2-4-8702 SECyT, Universidad Nacional de San Luis. Ej. de los Andes 950. 5700 San Luis, Argentina.

manifestaciones anormales pueden alcanzar no sólo los sistemas dérmico y fundamental, sino también el sistema vascular de la planta hospedante.

Los principales órdenes de insectos cecidógenos son *Diptera*, *Hymenoptera*, *Homoptera*, *Coleoptera* y *Lepidoptera* (Ringuelet, 1954), mientras que las familias que intervienen con más frecuencia en estos fenómenos son *Cecidomyiidae* (*Diptera*), *Cynipidae* (*Hymenoptera*) y *Psyllidae* (*Homoptera*) (Coronado, 1981). Además de los inductores, en los entomocecidios son frecuentemente encontrados algunos insectos en evidente comensalismo, y otros, entomófagos, que han sido denominados *parasitoides* (De Bach, 1968; Hawkins, 1993). Estos últimos corresponden en su mayoría al orden *Hymenoptera* y en menor medida a *Diptera*.

En general, los entomocecidios reconocen gran especificidad. Así, un determinado inductor puede ser identificado a través de la exomorfología de las estructuras que origina en una determinada planta, pues una misma especie vegetal muestra diversas respuestas morfológicas ante la incidencia de distintos inductores (Cronquist, 1986; Dreger-Jauffret & Shorthouse, 1992). La complejidad estructural de los cecidios es variable: los hay muy simples, constituidos sólo por una cámara de paredes delgadas, hasta muy complejos, formadas por varios estratos subepidérmicos. Estos últimos pueden presentar una sola cavidad central, donde tiene lugar la pupación de la única larva, o bien una zona larvaria multilocular, que alberga varias larvas (Connold, 1901). Atendiendo a que el grado de transformación de los tejidos del vegetal depende del lugar de incidencia del insecto galígeno, es posible distinguir entre *cecidios organoides* e *histoides*; los primeros provocan modificación o neoformación de órganos de la planta que pueden aún ser claramente reconocidos como tales; en cambio los cecidios histoides dan lugar a la formación de tejidos totalmente anormales (Sierp, 1928).

Algunos cecidios, como las «agallas de Alepo», han tenido (y aún tienen) utilidad en la terapéutica humana, en veterinaria y en la industria, a causa del alto contenido en taninos (Evans, 1991; Perrot, 1943-1944).

Si bien el estudio de los entomocecidios atrajo la atención de algunos investigadores desde antiguo, no fue sino hasta comienzos del presente siglo que se contó con extensos tratados acerca de la morfología y etiología de muchos de ellos (Connold, 1901; Felt, 1918; Hoffmeyer, 1930-1931; Houard, 1908-1913, 1922-1923, 1933; Küster, 1932). Recientemente, se ha progresado en forma notoria en el conocimiento de aspectos biológicos (Rohfritsch & Shorthouse, 1982; Shorthouse & Rohfritsch, 1992),

anatómicos (Meyer & Maresquelle, 1983), nutricionales y ecológicos (Mani, 1964; Abrahamson & Weis, 1987), etc. Con menor asiduidad fueron abordados cecidios de plantas argentinas (Hieronymus, 1884; Houard, 1906; 1919; 1933; Jörgensen, 1916-1917; Kieffer & Jörgensen, 1910; Manganaro, 1914; Tavares da Silva, 1915; Trotter, 1902), siendo citada en algunos de estos trabajos la presencia de entomocecidios y acarocidios sobre *Geoffroea decorticans*, con mención de los presuntos inductores y algunos de sus parásitos.

*Geoffroea decorticans* es un árbol xerófilo, espinoso, provisto de raíces gemíferas, con follaje glaucescente y profusa floración primaveral, corola papilionada, amarillo-anaranjada, y frutos en legumbre drupácea, de mesocarpo comestible. Ampliamente distribuido en América del Sur, incluye dos variedades, de las cuales la típica presenta una peridermis que se exfolia en placas y habita en ambientes de la provincia fitogeográfica del Monte, mientras la variedad *subtropicalis*, que acumula una gruesa ritidoma, está presente en habitats correspondientes a la provincia fitogeográfica Chaqueña. Sobre esta especie han sido citados siete tipos morfoestructurales de entomocecidios (Jörgensen, 1916-1917), todos ellos presentes en las poblaciones analizadas.

Nuestro propósito es comunicar los resultados del análisis morfoanatómico de las estructuras cecidiales gemales más frecuentemente halladas (Polanco, 1996) en las dos variedades de la mencionada especie (Burkart, 1949) presentes en Cuyo, Argentina, así como la verificación de la identidad de los probables inductores, parasitoides y comensales.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Las muestras de cecidios y de tallo normal proceden de árboles documentados mediante los *exsiccata* que a continuación se mencionan, conservados en el Herbario de la Universidad Nacional de San Luis:

*Geoffroea decorticans* (Gill. ex Hook. & Arn.) Burk. var. *decorticans*: ARGENTINA. Prov. San Luis: Dpto. La Capital, Rodeo del Alto, Ruta provincial 20, 10-X-1991, L.A. Del Vitto & E.M. Petenatti 7298 (UNSL). -Dpto. Ayacucho, Candelaria, Balde de Quines, 4-XII-1995, M. Polanco s.n. (UNSL 409).

*Geoffroea decorticans* (Gill. ex Hook. & Arn.) Burk. var. *subtropicalis* (Lillo) Burk.: ARGENTINA. Prov. San Luis: Dpto. La Capital, Ruta nacional 146, 10 Km al NE de la ciudad de San Luis, 28-I-1991, L.A. Del Vitto & E.M. Petenatti 6278 (UNSL).

La colección de cecidios fue realizada en las cuatro estaciones del año. Ramas normales y cecidiales fueron fijadas con formalina aceto-alcohólica. Para los análisis anatómicos las muestras fueron ablandadas con detergente y ácido clorhídrico concentrado, incluidas en parafina y seccionadas con micrótopo de deslizamiento, coloreadas con Safranina-Fast green y montadas en DPX (Johansen, 1940). Fueron efectuadas pruebas histoquímicas para detectar algunas sustancias producidas por el tejido cecidial (D'Ambrogio, 1986).

El crecimiento de los cecidios y el estado de desarrollo de los insectos fueron evaluados quincenalmente. El escape de los adultos fue prevenido cubriendo con un trozo de tul la rama afectada (*in situ*) y la boca de frascos transparentes conteniendo algunas agallas (en condiciones controladas de laboratorio). Otros cecidios fueron disecados para determinar la fase de desarrollo de los insectos. El material entomológico fue aclarado (Delfino, 1983), montado y observado con microscopio óptico.

Las observaciones macroscópicas fueron efectuadas a ojo desnudo y con auxilio de un estereomicroscopio WILD M10, mientras que las anatómicas lo fueron con un microscopio LEITZ DMRB con dispositivo de dibujo. Las fotografías macroscópicas fueron tomadas con una cámara ASAHI-PENTAX, mientras que se obtuvieron las fotomicrografías con un equipo WILD MPS52.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los dos entomocecidios que registran mayor frecuencia en *Geoffroea decorticans*, referidos en adelante como «maliformes» y «equinados», afectan la región gemal, y son los estudiados en el presente trabajo.

### a. Exomorfología

Los cecidios maliformes se presentan en el ápice de los braquiblastos axilares, por lo que resultan falsamente pedunculados, existiendo principalmente en plantas adultas, de gran porte. Su forma es variable; comúnmente son subglobosos, maliformes, hasta piriformes, napiformes u ovoides, con superficie lisa y pubescente cuando inmadura, glabra a la madurez; su coloración varía desde verde en los estadios iniciales hasta pardo oscuro a la madurez, y entonces su consistencia es leñosa, midiendo 10-30 mm diám. Presentan numerosos forámenes de 1-3 mm de diámetro distribuidos en la superficie de la agalla, producto de la emer-

gencia de los insectos adultos. Con frecuencia se hallan unos pocos folíolos o pequeñas hojas normales dispuestas hacia el ápice de la estructura (Fig. 1, A).

Los cecidios equinados se presentan en yemas de cualquier posición en el braquiblasto (Fig. 2, A-B), tanto en plantas jóvenes como adultas; cuando afectan a varias yemas de un mismo braquiblasto, llegan a coalescer, aunque aún puede ser reconocido el número de cecidios originales. Son globosos, hasta de 20 mm de diámetro. En estadios iniciales su superficie está completamente cubierta por prolongaciones subuladas, subagudas, a manera de púas, de 0.15-0.25 mm de diámetro y coloración purpúrea. La cámara larvaria ocupa de 20 a 50 % del volumen total del cecidio, correspondiendo el resto a las equinas. A la madurez se ha perdido gran parte de estas últimas, tornándose el cecidio pardo-grisáceo, con consistencia leñosa. La apertura es única y apical (Hieronymus, 1884; Houard, 1906; 1919; 1933; Trotter, 1902).

### b. Anatomía

*De tallo normal:* El transcorte por tallo primario muestra una epidermis unistrata provista de una gruesa cutícula y abundantes tricomas eglandulosos, uni-bicelulares. La hipodermis está conformada por una banda colenquimática discontinua y varios estratos parenquimáticos subyacentes, muchas de cuyas células poseen inclusiones mucilaginosas y tánicas así como cristales prismáticos de oxalato de calcio. Los haces fibrovasculares muestran una disposición colateral y están protegidos por un grueso casquete de fibras esclerenquimáticas; los radios medulares son angostos y el parénquima medular, con grandes espacios intercelulares, presenta células con inclusiones diversas: gránulos de almidón con hilo concéntrico o excéntrico, contenidos mucilaginosos y polifenólicos. Cuando deviene el crecimiento secundario el transcorte evidencia una peridermis conspicua con varios estratos de felema y una felodermis uni- a bistrata; la corteza muestra un incremento de los contenidos polifenólicos; el cilindro central presenta fibras floemáticas provistas de punteaduras simples, mientras que los vasos xilemáticos tienen engrosamientos anulares, helicoidales y escalariformes; el parénquima medular es rico en almidón y polifenoles, con muy pocas células diferenciadas en fibras, y tiende a lisarse con el envejecimiento.

*De los cecidios maliformes:* Las secciones longitudinales de estadios avanzados muestran numerosas cámaras larvarias (Fig. 1, C); las centra-

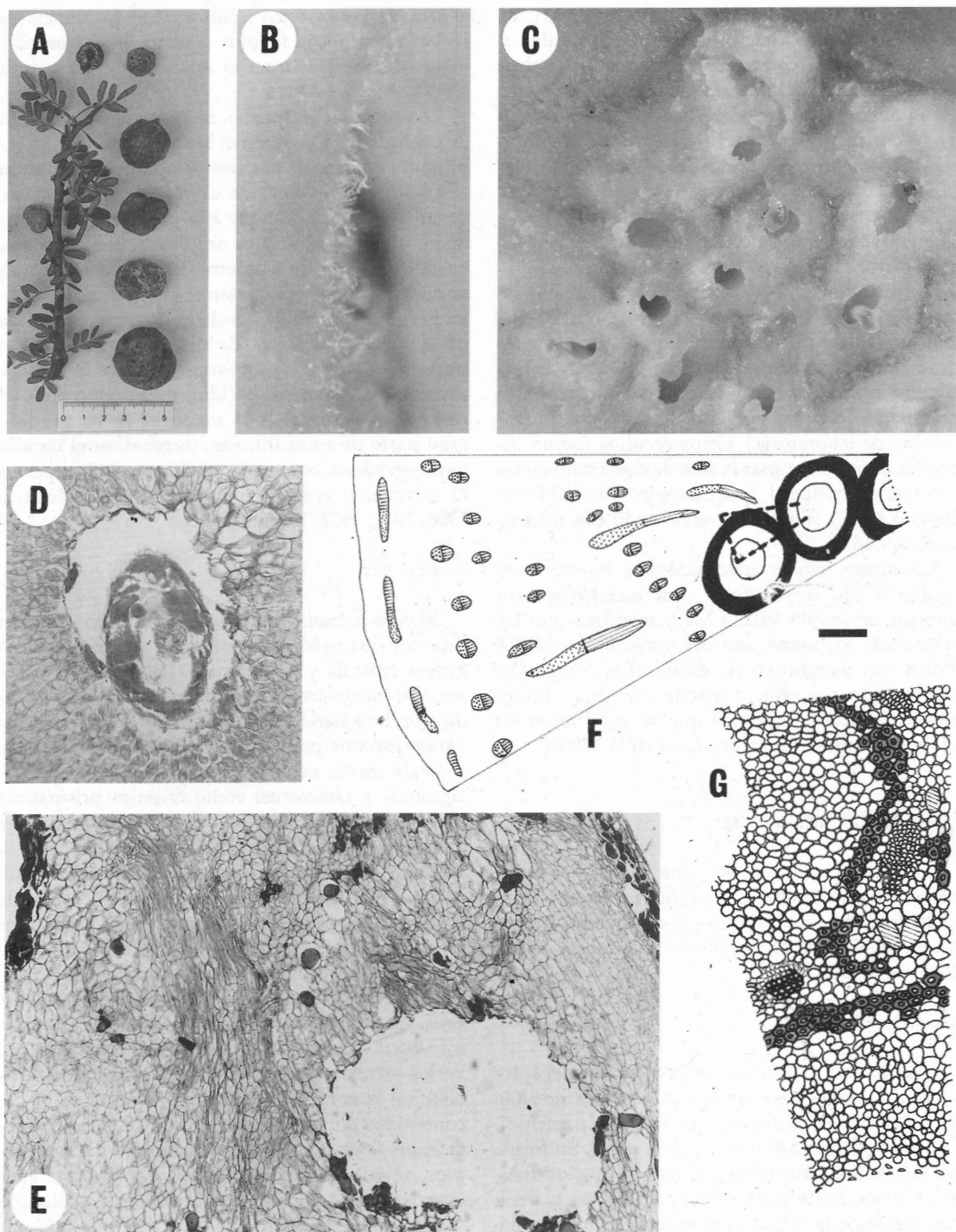


Fig. 1. Entomocecidios gemales maliformes de *Geoffroea decorticans*. A, rama afectada, con cecidios en diversos grados de madurez; escala en cm. B, detalle de corte transversal por cecidio joven que muestra la epidermis pubescente. C, sector de corte transversal por cecidio joven que muestra las cámaras centrales ocupadas por larvas de microhimenópteros. D, detalle microscópico de una de las cámaras; hacia el centro se observa la larva. E, Ídem, mostrando una cámara periférica y la vascularización. F, sector de transverse interpretado según la simbología de Metcalfe & Chalk (1950). G, detalle histológico del sector indicado en F. La escala vale para B y C = 1,5 mm; D, E y G = 60 μm y F = 750 μm.

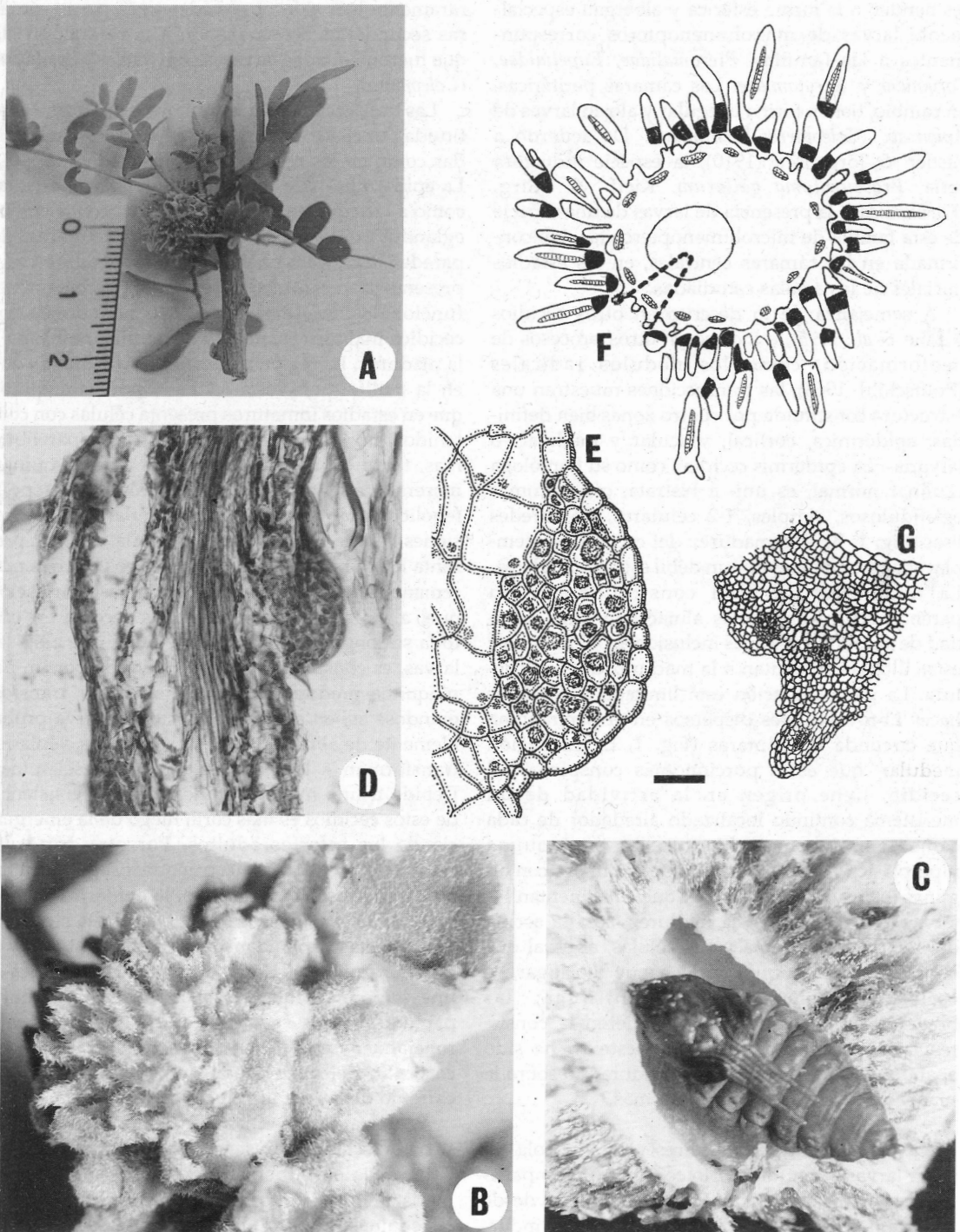


Fig. 2. Entomocecidios gemales equinados de *Geoffroea decorticans*. A, rama afectada por un cecidio, próximo a la madurez; escala en cm. B, primordio de cecidio sobre la yema apical de un braquiblasto. C, corte longitudinal de cecidio mostrando al inductor en su estadio pupal. D, detalle microscópico de una equina con un nódulo meristemático. E, detalle de este último. F, transcorde del cecidio interpretado según la simbología de Metcalfe & Chalk (1950). G, detalle histológico del sector indicado en F. La escala vale para B = 1 mm; C = 0,15 mm; D = 60 mm; E = 25 mm; F = 500 mm y G = 100 mm.

les tienden a la forma esférica y albergan especialmente larvas de microhimenópteros correspondientes a las familias *Pteromalidae*, *Eupelmidae*, *Torymidae* y *Eurytomidae*. Las cámaras periféricas, en cambio, tienen forma irregular y alojan larvas de *Apion* sp. (Coleoptera: *Brenthidae*). De acuerdo a Kieffer & Jörgensen (1910), la especie inductora sería *Proseurytoma gallarum* Kieff. & Jörg. (*Eurytomidae*); la presencia de larvas de una especie de esta familia de microhimenópteros ha sido confirmada en las cámaras centrales, en los estadios iniciales de las agallas estudiadas.

A semejanza de lo descrito en otros cecidios (Crane & al., 1995), e incluso en otros procesos de neoformación, como los nódulos radicales (Rothschild, 1963), las transecciones muestran una estructura constituida por cuatro zonas bien definidas: epidérmica, cortical, vascular y medular o larvaria-. La epidermis cecidial, como su homóloga caulinar normal, es uni- a bistrata, con tricomas eglandulosos, simples, 1-2 celulares, de paredes lisas (Fig. 1, B); a la madurez del cecidio, es reemplazada en ocasiones por un débil estrato de felema. La región cortical está constituida por un parénquima cuyas células almacenan gran cantidad de almidón y algunas inclusiones polifenólicas; estas últimas aumentan a la madurez de la estructura. La vascularización está limitada a estrechos haces fibrovasculares dispersos en el parénquima que circunda las cámaras (Fig. 1, E). La región medular, que es la porción más conspicua del cecidio, tiene origen en la actividad de un meristema continuo localizado alrededor de cada cámara; está constituida por un parénquima hiperplásico predominantemente amilífero, con algunas inclusiones tánicas, del que se alimentan las larvas (Fig. 1, D-G). A la madurez, cesa la acción del referido meristema y sus células, al igual que las restantes parenquimáticas a que dio lugar, se esclerifican en dirección centrífuga; las braquiesclereidas resultantes confieren la consistencia leñosa al cecidio cuando éste ya ha sido abandonado por los insectos, perdurando sobre la planta al menos una temporada más.

*De los cecidios equinados:* Presentan una sola cámara larvaria central, por lo común no acompañada de cámaras periféricas. En ella se localiza, desde los estadios juveniles de la agalla, el insecto inductor, *Allodiplosis crassa* Kieff. & Jörg. (Diptera: *Cecidomyiidae*; Fig. 2, C), el que en su estado larval es parasitado por *Platygaster sociabilis* Kieff. & Jörg. (Hymenoptera: *Platygasteridae*). Por excepción, también se ha hallado en la cámara central a microhimenópteros de las familias *Torymidae* y *Eupelmidae*, que serían ocupantes secundarios; más

raramente han sido observadas unas pocas cámaras secundarias acompañando a la central, en las que fueron halladas larvas de *Brenthidae* y *Anobiidae* (Coleoptera).

Las transecciones muestran una estructura constituida por cuatro zonas, aunque no tan bien definidas como en los cecidios maliformes (Fig. 2, F-G). La epidermis, que protege tanto al cuerpo cecidial como a las equinas, es uni- a bistrata, con tricomas eglandulosos, simples, uni- a paucicelulares, de paredes lisas, densamente dispuestos, adpresos, y presenta haces gran cantidad de estomas, aparentemente funcionales. A diferencia de lo hallado en los cecidios maliformes, no hay desarrollo de felema a la madurez. La región cortical es más reducida que en la maliforme, y está formada por parénquima que en estadios inmaduros presenta células con contenidos amilíferos y polifenólicos. Los parénquimas, tanto de la agalla como los de las equinas, incrementan notoriamente los contenidos polifenólicos y tánicos. La región vascular, que en ocasiones resulta difícil distinguir de la cortical, presenta haces fibrovasculares periféricos. Meristemas remanentes aislados generarían la vascularización que, alcanzando las equinas, las recorre en casi toda su longitud. La región medular, que aloja las larvas, es conspicua y está constituida por un parénquima predominantemente amilífero, transformándose así en el tejido nutricio que sirva probablemente de alimento a las larvas, cuyas células se transforman a la madurez en braquiesclereidas. Debido a una menor lignificación, la persistencia de estos cecidios es más corta luego de la emergencia de los insectos adultos. Por otra parte, las equinas presentan una estructura propia, pudiendo distinguirse, en transcorte, la epidermis, un estrato cortical cuyas células contienen sustancia polifenólicas y abundantes pigmentos antociánicos -que le confieren la típica coloración purpúrea- y una región vascular. A la madurez, las células parenquimáticas de la base de las equinas se diferencian en braquiesclereidas, mientras que las corticales del ápice se vacuolizan, por lo cual el extremo de las equinas cae fácilmente.

Por otra parte, en las transecciones por cecidio se ha detectado la presencia de numerosos nódulos primordiales subepidérmicos, generados por meristemoides, tanto en el cuerpo cecidial como en las equinas (Fig. 2, D-E); de ellos se diferenciarían tricomas y/o nuevas equinas en reemplazo de las caducantes. Este fenómeno es muy similar al que tiene lugar en los explantos procedentes de cultivo *in vitro* de tejidos vegetales.

Finalmente, en los casos en que se registra coalescencia, los cortes muestran que dos cecidios adyacentes mantienen la individualidad de las co-

respondientes cámaras larvianas, pese a compartir importantes sectores tisulares.

#### AGRADECIMIENTO

A los revisores anónimos, cuyas precisas observaciones ayudaron a mejorar este trabajo, especialmente en los conceptos y terminología entomológica.

#### BIBLIOGRAFÍA

- ABRAHAMSON, W.G.; MCCREA, K.D.; WHITWELL, A.J. & VERNIERI, L.A., 1991. The role of phenolics in goldenrod ball gall resistance and formation. *Biochem. Syst. & Ecol.* 19 (8): 615-622.
- & A.E. WEIS, 1987. The nutritional ecology of arthropod gall-makers. In: Slansky, F. & J.G. Rodríguez (ed.), *The nutritional ecology of insects, mites and spiders*, p. 235-258. New York. Wiley.
- BURKART, A.E., 1949. La posición sistemática del «chañar» y las especies del género *Geoffroea* (Leguminosae-Dalbergiaceae). *Darwiniana* 9 (1): 9-23, fig. 1-2.
- CONNOLD, T. E., 1901. *British vegetables galls*. London. Hutchinson. 309 p., 130 pl., 27 fig.
- CORONADO, R., 1981. *Introducción a la entomología*. México. Limusa. 282 p.
- CRANE, P.E.; Y. HIRATSUKA & P.V. BLENIS, 1995. Black Stem gall on aspen: anatomy and histochemistry. *Can. J. Bot.* 73 (3): 391-412.
- CRONQUIST, A., 1986. *Introducción a la Botánica*. México. Cecsá. 848 p.
- D'AMBROGIO, A., 1986. *Manual de técnicas en histología vegetal*. Buenos Aires. Hemisferio Sur. 83 p.
- DE BACH, P., 1968. *Control Biológico de las plagas de insectos y malas hierbas*. México. Cecsá. 949 p.
- DECLERCK-FLOATE, R. & P.W. PRICE, 1994. Impact of a bud-galling midge on bud populations of *Salix exigua*. *Oikos* 70: 253-260.
- DELFINO, M.A., 1983. Identificación de áfidos encontrados en cereales de la República Argentina. *CIRPON* 1 (1): 15-29.
- DENNILL, G.B., 1985. The effect of the gallwasp *Trichilogaster acaciaelongifoliae* (Hymenoptera: Pteromalidae) on reproductive potential and vegetative growth of the weed *Acacia longifolia*. *Agric. Ecosyst. & Environ.* 14: 53-61.
- DREGER-JAUFFRET, F. & J.D. SHORTHOUSE, 1992. Diversity of gall-inducing insects and their galls. In: SHORTHOUSE, J.D. & O. ROHFRIETSCH (ed.), *Biology of insect-induced galls*, p. 8-33. New York. Oxford Univ. Press.
- EVANS, W.Ch., 1991. *Farmacognosia*. 13<sup>o</sup>. ed. Mexico. Interamericana/McGraw-Hill. ix, 901 p.
- FAY, P.A. & D.C. HARTNETT, 1991. Constraints on growth and allocation patterns of *Silphium integrifolium* (Asteraceae) caused by a cynipid gall wasp. *Oecologia* 88: 243-250.
- & A.K. KNAPP, 1996. Plant tolerance of gall-insect attack and gall-insect performance. *Ecology* 77 (2): 521-534.
- FELT, E.P., 1918. Key to American insect galls. *New York St. Mus. Bull.* 200: 1-310, f. 1-250, pl. I-XVI.
- FONT QUER, P., 1989. *Diccionario de Botánica*. Barcelona. Labor. 1244 p. il.
- HAWKINS, B., 1993. Parasitoid species richness host mortality and biological control. *Amer. Nat.* 141 (4): 634-641.
- HIERONYMUS, G., 1884. Ueber seine Untersuchungen einiger Gallen. *Jahrb. Ges. vat. Cult.* (1884): 271-272.
- HOFFMEYER, H.E., 1930-1931. Beiträge zur Kenntnis der dänischen callimoiniden mit Bestimmungstabellen der europäischen Arten (Hym. Chalc.). *Ent. Meddr.* 17: 232-285.
- HOLMES, S.J., 1948. *Organic form and related biological problems*. Berkeley, Univ. of California Press. vii, 169 p.
- HOUARD, C., 1906. *Glanures Cécidologiques*. *Marcellia* 5: 67-68.
- 1908-1913. *Les Zoocécidies des Plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée*. Paris. 3 vol., 1560 p., 1566 fig., 3 pl.
- 1919. Les collections cécidologiques du Laboratoire d'Entomologie du Muséum d'Histoire naturelle de Paris: L'Herbier de Galles de C. Houard. *Marcellia* 18: 3-189.
- 1922-1923. *Les Zoocécidies des Plantes d'Afrique, d'Asie et d'Océanie*. Paris. 2 vol., 1058 p., 1909 fig.
- 1933. *Les Zoocécidies des plantes de l'Amérique du Sud et de l'Amérique Centrale*. Paris. Hermann. 519 p., 1027 fig.
- JOHANSEN, D.A., 1940. *Plant microtechnique*. New York. McGraw-Hill. xi, 523 p.
- JÖRGENSEN, P., 1916-1917. Zoocecidios Argentinos. *Physis* 2 (12): 349-363; 3 (13): 1-29.
- KIEFFER, J.J. & P. JÖRGENSEN, 1910. Gallen und Gallentiere aus Argentinien. *Centralbl. Bakteriol., Jena, Sect. 2*, 27: 362-444, fig. 1-61.
- KRAUS, J.E.; G. MONTENEGRO & A.J. KIM, 1993. Morphological studies on entomogenous stem galls of *Microgrammasquamulosa* (Kauf.) Sota (Polypodiaceae). *Amer. Fern J.* 83 (4): 120-128.
- KÜSTER, E., 1932. *Die Gallen der Pflanzen. Ein Lehrbuch für Botaniker und Entomologen*. Leipzig. 437 p., 158 f.
- MANGANARO, A., 1914. Apuntes cecidológicos. *Anales Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires. Entomología* 31 (105): 145-150.
- MANI, M.S., 1964. *Ecology of plants galls*. Junk. The Hague. 434 p.
- MEYER, J. & H.K. MARESQUELLE, 1983. Anatomie des Galles. In: *Encyclopaedia of Plant Anatomy* 12: 1-662. Bornträger. Berlin/Stuttgart.
- METCALFE, C.R. & L. CHALK, 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. Oxford. Clarendon Press. 2 vol., 1500 p.
- PÁEZ, E.M., 1984. *Agallas en plantas*. Monogr. Univ. Nac. Colombia. 318 p.
- PERROT, E., 1943-1944. *Matières premières usuelles du règne végétal*. Paris. Masson. 2 vol., 2344 p.
- POLANCO, M., 1996. Las agallas de *Geoffroea decorticans* y los insectos cecidógenos que las inducen. Tesis de Licenciatura, Facultad de Química, Bioquímica y Far-

- macia, Universidad Nacional de San Luis. 50 p., IX lám. Inéd.
- RINGUELET, R., 1954. *Curso de Entomología*, VI. Ecología. Publicación ext. cult y didáctica 1: 257-390. Mus. Argent. Cs. Nat. B. Rivadavia. Buenos Aires.
- ROHFRI TSCH, O. & SHORTHOU SE, J.D., 1982. Insect galls. In: Kahl, G. & J.S. Shell (ed.), *Molecular biology of plant tumors*, p. 131-152. New York. Academic Press.
- ROTHSCHILD, D.I. de, 1963. Anatomía del nódulo radical de algunas Leguminosas cultivadas. *Revista Inst. Munic. Bot.* 3 (1): 1-32.
- SACCHI, C.F.; P.W. PRICE; T.P. CRAIG & J.K. ITAMI, 1988. Impact of shoot galler attack on sexual reproduction in arroyo willow. *Ecology* 69: 2021-2030.
- SHORTHOU SE, J.D. & O. ROHFRI TSCH, 1992. *Biology of insect-induced galls*. New York. Oxford Univ. Press. 296 p., 282 fig.
- SIERP, H., 1928. Physiologie. In: Strasburger & al., *Lehrbuch der Botanik*, p. 160-299. Jena. Fischer.
- SIVORI, E., 1980. *Fisiología vegetal*. Buenos Aires. Hemisferio Sur. 679 p.
- TAVARES da SILVA, J., 1915. Cécidologie Argentine. *Brotéria, Sec. Zool.* 13: 88-128, pl. II-V.
- TROTTER, A., 1902. Descrizione di alcune galle dell'America del Sud. *Boll. Soc. Bot. Ital.* (1902): 98-107.
- WARDLAW, C.W., 1965. *Organization and evolution in plants*. Oxford. Longmans. xiii, 499 p.
- WEIS, A.E.; R. WALTON & C.L. CREGO, 1988. Reactive plant tissue sites and the population biology of gallmakers. *Ann. Rev. Entomol.* 33: 467-486.