

EXOMORFOLOGÍA Y ANATOMÍA DE LA AGALLA FOLIAR DESARROLLADA EN *Geoffroea decorticans* (FABACEAE) INDUCIDA POR ÁCAROS ERIÓFIDOS

EXOMORPHOLOGY AND ANATOMY OF *Geoffroea decorticans* (FABACEAE) LEAF GALL INDUCED BY ERYOPHIDE MITES

Corró Molas, Bárbara M.¹, Martínez, Juan J.^{1,2},
Porta, Andrés O.³ y Agudelo, Ignacio J.⁴

Recibido 12/12/2019
Aceptado 26/05/2020

RESUMEN

Las agallas son crecimientos anormales en los órganos de las plantas provocados por organismos inductores como bacterias, hongos o animales. En las hojas del chañar, *Geoffroea decorticans* (Gill. ex Hook. et Arn.) Burkart, se desarrollan agallas inducidas por ácaros eriófidos. El objetivo de este trabajo fue describir aspectos morfoanatómicos e histoquímicos de la ácaroagalla madura e identificar al inductor. Las agallas fueron colectadas durante los años 2015-2016 en Santa Rosa y Anguil (La Pampa, Argentina). Se realizaron análisis anatómicos e histoquímicos de hojas con y sin agallas. La estructura foliar sin agalla es isolateral con escaso parénquima esponjoso entre los parénquimas en empalizada. La ácaroagalla estudiada tiene forma de saco que se extiende en un cuello angosto con un ostiolo, se proyecta hacia ambas superficies foliares y es unicameral. El revestimiento externo está formado por la epidermis (adaxial y abaxial) e hipodermis. El cuerpo de la agalla está constituido por parénquima fotosintético y la vaina tanífera. El revestimiento interno está conformado por el tejido nutritivo. El parénquima, principalmente el esponjoso, es el tejido que experimenta los cambios más relevantes. La ácaroagalla es inducida por una especie del género *Aceria* (Eriophyidae). Se reporta la presencia de ácaros tarsonémidos como fauna asociada.

PALABRAS CLAVE: Acari; agalla; Eriophyidae; "chañar"; Tarsonemidae;

ABSTRACT

Plant galls are abnormal growths in plant organs caused by inducing organisms such as bacteria, fungi or metazoans. On the leaves of "chañar", *Geoffroea decorticans* (Gill. ex Hook. et Arn.) Burkart, eriophyid mites induce galls. The aim of this work was to describe morpho-anatomical and histochemical aspects of the mature mite gall and identify the inducer. The galls were collected during 2015-2016 in Santa Rosa and Anguil (La Pampa, Argentina). Anatomical and histochemical analysis of gall-free and galled leaves was performed. The leaf structure without gall is isolateral with scarce spongy parenchyma between both palisade parenchymas. The studied gall is sac-shaped extending into a thin neck with an ostiole, the gall projects to both foliar surfaces and it is unilocular. Externally, the gall is covered by the epidermis (adaxial and abaxial) and hypodermis. The gall body is composed of photosynthetic parenchyma and tanniferous sheath. The gall chamber is covered internally by the nutritional tissue. The parenchyma, mainly spongy one is the tissue that exhibits the most relevant changes. The studied mite gall is induced by a species of the genus *Aceria* (Eriophyidae). A tarsonemid mite is reported as gall associated fauna.

KEY WORDS: Acari; Eriophyidae; gall; "chañar"; Tarsonemidae;

INTRODUCCIÓN

Las agallas o cecidias son formaciones anormales que se desarrollan en los órganos de

las plantas por la presencia o la actividad de un organismo inductor como virus, bacterias, hongos o animales (Mani, 1992). Entre los animales artrópodos, dos grupos han desarrollado la capacidad de desarrollar agallas, los ácaros Chelicerata: Arachnida y los insectos Hexapoda (Raman et al., 2005). Los ácaros inductores de agallas (ácarocecidas o

Cómo citar este trabajo:

Corró Molas, B. M., Martínez, J. J., Porta, A. O. y Agudelo, I. J. (2020). Exomorfofología y anatomía de la agalla foliar desarrollada en *Geoffroea decorticans* (Fabaceae) inducida por ácaros eriófidos. *Semiárida*, 30(1), 19-28.

1 Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UNLPam, bmcorromolas@gmail.com

2 CONICET

3 Div. Aracnología, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia

4 Cátedra de Farmacobotánica, Depto. de Farmacología, Facultad de Farmacia y Bioquímica, UBA



ácaroagallas) son fitófagos y pertenecen a tres familias de Eriophyoidea (Oldfield, 2005). La familia más diversa y con mayor número de especies galígenas es Eriophyidae y la mayor parte de las especies productoras de agallas corresponden a los géneros *Aceria* Keifer y *Eriophyes* von Siebold (Oldfield, 1996). En general, los eriófidos galígenos no afectan la viabilidad de los órganos vegetales infectados ni agotan a la planta como recurso y, exhiben una alta especialización para la interacción con la planta (Sabelis & Bruin, 1996; Westphal & Manson, 1996; Chetverikov, 2015; Araujo et al., 2019). En las ácaroagallas se ha registrado una fauna asociada compuesta por insectos y ácaros que se comportan como especies inquilinas o depredadoras (Beer, 1963; Larew, 1982; Perring & McMurtry, 1996; Sabelis & Bruin, 1996; Oldfield, 2005; Patankar et al., 2012).

Los ácaros pueden generar agallas en todas las partes de la planta excepto en las raíces. La forma particular de la ácaroagalla es característica de la especie inductora y existen varios criterios para clasificar la diversidad de este tipo de agallas (Westphal & Manson, 1996). Las clasificaciones tienen en cuenta el órgano afectado, la complejidad estructural e histológica, el tipo y la ubicación del daño a la planta hospedadora y la duración de la agalla (Larew, 1982; Westphal, 1992; Westphal & Manson, 1996; Oldfield, 2005; Chetverikov et al., 2015; Vacante, 2015). En particular, las ácaroagallas inducidas en hojas son pequeñas y frecuentemente desarrollan tricomas en exceso (erinosis). Las ácaroagallas foliares más sencillas implican el desarrollo de erinosis sobre la superficie foliar afectada y las formas más complejas varían desde plegamientos de la lámina, enrollamientos del margen foliar, presencia de ampollas, protuberancias o abultamientos a modo de bolsas (abiertas por un ostiolo o por un área de abertura) más o menos prominentes sobre una o ambas superficies foliares (Cook, 1903; Larew, 1982; Westphal, 1992; Chetverikov et al., 2015; Vacante, 2015). En el interior de la agalla, los ácaros galígenos inducen el desarrollo de

células que proveen de alimento a la colonia y constituyen un tejido nutritivo accesible (Larew, 1982; Westphal, 1992; Westphal & Manson, 1996). En las ácaroagallas foliares, si el sitio de inicio de la inducción ocurre sobre la superficie foliar, la epidermis y los parénquimas adyacentes son los tejidos más afectados por el inductor galígeno. Si el sitio de inicio de la agalla se encuentra en el mesófilo, los parénquimas son los tejidos más afectados. En general, las alteraciones pueden conducir a la muerte celular, a la formación de erinosis y papilas, a la diferenciación en células nutritivas y a la homogenización del mesófilo (Larew, 1982; Westphal, 1992; Kane et al., 1997; Rancic & Petanovic, 2002; Moura et al., 2009; Chetverikov et al., 2015).

Una característica común en las ácaroagallas es la presencia de taninos. La acumulación de taninos en agallas inducidas por insectos y ácaros ha sido señalada como una respuesta defensiva de la planta (Cornell, 1983; Ananthkrishnan & Gopichandran, 1993; Kane et al., 1997; Nyman & Julkunen-Tiitto, 2000) y también, como protección para el inductor contra enemigos naturales, como hongos (Nyman & Julkunen-Tiitto, 2000; Kielkiewicz et al., 2011). En particular, en las ácaroagallas, los taninos pueden acumularse en distinta cantidad en las células epidérmicas, las células nutritivas, los tricomas, las células parenquimáticas y, en general, el ácaro evita alimentarse de células con abundante tanino (Larew, 1982). Por otro lado, el rol de los taninos en las plantas es diverso, ha sido postulado con función protectora de los tejidos vegetales por actuar como filtro de la radiación ultravioleta (Carvalho et al., 2009; Vilela et al., 2011; Jáuregui y Torres, 2014) y como defensa química contra la herbivoría por reducir la digestibilidad y promover la precipitación de enzimas digestivas (Ayres et al., 1997; Blytt et al., 1988; Forkner et al., 2004; Sánchez-Granados et al., 2008; Vaca-Sánchez et al., 2016).

El “chañar” *Geoffroea decorticans* (Gill. ex Hook. et Arn.) Burkart (Fabaceae), es una especie xerófila con porte de árbol o arbusto

muy espinoso y caducifolio, nativa de Sudamérica y con distribución en Argentina, Chile, Bolivia, Perú, Paraguay y Uruguay (Burkart, 1949; Cano, 1988). Las hojas son pinnaticompuestas e imparipinnadas, generalmente con 5-9 folíolos enteros subcoriáceos y con el folíolo terminal mayor (Burkart, 1949; Cano, 1988). La anatomía foliar de la especie fue estudiada por Andersen et al. (2000), Arambarri et al. (2012) y Pérez Cuadra y Cambi (2014).

En el “chañar” fueron registradas agallas inducidas por ácaros en yemas laterales (Tavares, 1915) o inducidas por insectos en yemas axilares, brotes, tallos y hojas (Polanco et al., 2000; Fernandes et al., 2002; Kuzmanich et al., 2018).

El objetivo del presente trabajo fue describir aspectos morfoanatómicos y rasgos histoquímicos de la ácarocecidia madura desarrollada en las hojas de chañares que habitan en la Provincia de La Pampa, Argentina y determinar e identificar el ácaro inductor, en el marco de un estudio más amplio sobre los aspectos biológicos y la diversidad de las agallas inducidas por artrópodos en especies arbóreas y arbustivas de bosque de caldén *Prosopis caldenia* Burkart (Fabaceae)

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio se encuentra en el Departamento Capital, Provincia de La Pampa, Argentina. Las hojas adultas, con y sin agallas, fueron colectadas de ejemplares de “chañar” ubicados en un fragmento de bosque de caldén en el área de la Laguna Don Tomás (36,61° 66' 84"; 64,32° 45' 14") de la ciudad de Santa Rosa y de ejemplares que crecen en el área rural de la localidad de Anguil (36,52° 48' 48"; 64,00° 94' 99") en 2015 (diciembre) y 2016 (febrero). El material colectado fue fijado con FAA (alcohol 96° - agua destilada - formol - ácido acético glacial en proporción 10:7:2:1) y posteriormente conservado en alcohol 70°. En un total de 67 agallas fue registrado el diámetro mayor con calibre digital.

La anatomía de la lámina foliar no agallada y de las agallas se examinó a través de cortes con micrótopo y a mano alzada. Para la elaboración

de los preparados permanentes se prosiguió acorde a la técnica de deshidratación con una serie ascendente de alcoholes etílicos y a la técnica de inclusión en parafina y tinción con safranina-verde rápido propuesta por D'Ambrogio de Argüeso (1986) utilizando Pathoclear® Plus (Biopack®) como sustituto del solvente xileno. Se utilizó un micrótopo Microm HM 310-tipo rotativo y los cortes fueron de 12 µm de espesor. En los preparados temporarios de los cortes a mano alzada se utilizaron los colorantes azul de toluidina y safranina en solución acuosa. En cortes a mano alzada, sin colorantes y montados en agua, fueron aplicadas técnicas histoquímicas para detectar almidón (lugol), compuestos polifenólicos (cloruro férrico) (Zarlavsky, 2014) y taninos condensados (vainillina/HCl) (Gardner, 1975).

Los cortes de las agallas (n = 3) con micrótopo fueron transversales en referencia a la lámina del folíolo, los cortes de las agallas (n = 10) a mano alzada fueron transversales y longitudinales y los cortes de las hojas sin agallas fueron transversales, con micrótopo (n = 1) y a mano alzada (n = 10). Para obtener las epidermis de las hojas sin agallas y de las ácaroagallas, se colocaron los folíolos en hipoclorito de sodio diluido durante 15-30 minutos y luego, bajo el microscopio estereoscópico se rasparon y separaron las epidermis (D'Ambrogio de Argüeso, 1986).

Las fotografías de los cortes microscópicos fueron obtenidas con cámara digital Sony 20,4 MP adosada a un microscopio óptico LabKlass® XS2-146. Las fotografías del aspecto externo de las agallas fueron efectuadas con cámara Axiocam ERc 5s, incorporada a un microscopio estereoscópico Zeiss Stemi 508.

Los ácaros fueron aclarados en fluido de Nesbitt y, posteriormente, montados en medio de Hoyer (Walter y Krantz, 2009). Los ejemplares fueron estudiados utilizando un microscopio Leica DM2500 equipado con DIC. Para la determinación de los ácaros eriófidós se utilizó la publicación de Lindquist & Amrine (1996) y para la de los ácaros tarsonémidos se empleó Lindquist (1986).

Una muestra de ácaroagallas fue depositada

en la colección de agallas de la cátedra Biología de Invertebrados II de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de La Pampa.

RESULTADOS

Anatomía foliar de Geoffroea decorticans sin agallas

En vista superficial, las células epidérmicas de la lámina del folíolo tienen contornos rectilíneos. Los estomas anomocíticos, paracíticos y ciclocíticos están presentes en ambas epidermis y se encuentran al mismo nivel que las células epidérmicas (Figura 1 A, B). Se observan tricomas eglandulares, pluricelulares y

uniseriados, formados por un pie pluricelular corto lignificado y una célula apical alargada con el extremo terminal aguzado y la pared celular muy gruesa no lignificada. El pie con forma de coma está constituido por 2-3 células cortas con paredes gruesas, la célula apical se observa adpresa. En el corte transversal se observan ambas epidermis unistratas y el mesófilo es isolateral. El parénquima en empalizada es compacto hacia la cara adaxial, con células alargadas y, menos denso y con células más cortas hacia la cara abaxial. Entre ambos parénquimas se observa escaso parénquima esponjoso formado por células de forma alargada a poliédrica. En posición subepidérmica abaxial, se observa una hipodermis unistrata formada por grandes células,

conteniendo en general taninos. Los haces vasculares colaterales poseen una vaina de células parenquimáticas frecuentemente con cristales prismáticos. En los haces vasculares principal y mayores la vaina se extiende hacia ambas epidermis, y en algunos haces menores se observa la extensión de la vaina sólo hacia la epidermis adaxial. El haz vascular principal y los de segundo orden presentan un casquete de fibras en forma de herradura hacia la superficie abaxial y un paquete de fibras con forma de cono hacia la superficie adaxial (Figura 1 C).

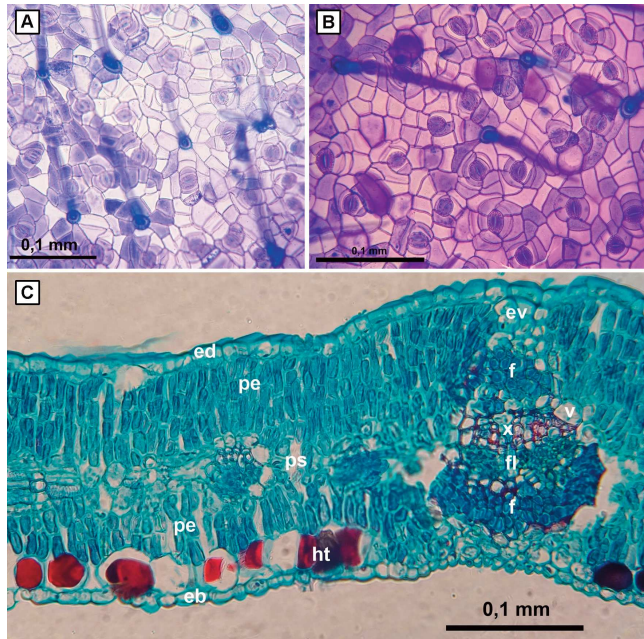


Figura 1. Anatomía del folíolo de *Geoffroea decorticans* sin ácaroagalla. A y B: Epidermis en vista superficial, A. Epidermis adaxial. B. Epidermis abaxial. C: Corte transversal, eb: epidermis abaxial, ed: epidermis adaxial, ev: extensión de la vaina del haz, f: fibras, fl: floema del haz principal, ht: hipodermis tanífera, pe: parénquima en empalizada, ps: parénquima esponjoso, v: vaina del haz, x: xilema del haz principal

Figure 1. Anatomy of the leaflet of *Geoffroea decorticans* without gall. A and B: Epidermis in superficial view, A. Adaxial epidermis. B. Abaxial epidermis. C: Cross section, eb: abaxial epidermis, ed: adaxial epidermis, ev: bundle sheath extension, f: fibers, fl: midvein phloem, ht: tanniferous hypodermis, pe: palisade parenchyma, ps: spongy parenchyma, v: bundle sheath, x: main vein xylem.

Ácaros galígenos y ácaros asociados a la agalla

Dentro de las ácaroagallas se hallaron dos especies de ácaros pertenecientes a las familias Eriophyidae y Tarsonemidae (Arthropoda: Chelicerata: Arachnida: Acari). Los eriófidos pertenecen al género *Aceria* Keifer 1944 (Eriophyinae: Acerini) y aún no se ha identificado la

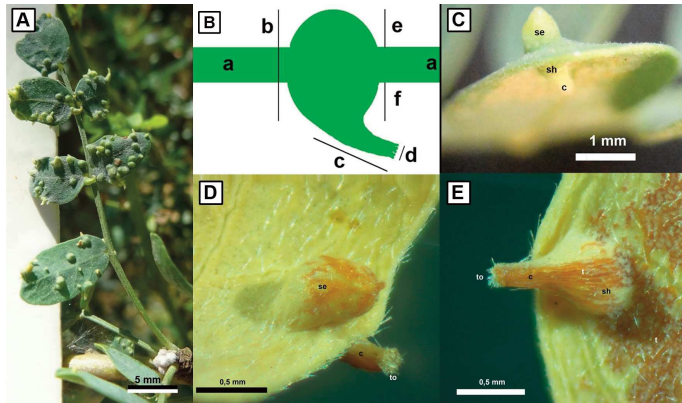


Figura 2. Exomorfología de la ácaroagalla foliar inducida por una especie de *Aceria* en folíolos de *Geoffroea decorticans*. A: Hoja pinnaticompuesta de *Geoffroea decorticans* con ácaroagallas inducidas por *Aceria* sp. B: Esquema de la ácaroagalla en vista lateral, a: folíolo, b: saco, c: cuello, folíolo. C: Ácaroagalla en vista lateral, se: saco epifilo en la cara adaxial del folíolo, sh: saco hipofilo en la cara abaxial del folíolo, c: cuello en la cara abaxial del folíolo. D: Ácaroagalla en vista adaxial, se: saco epifilo, c: cuello, to: tricomas en el área del ostiolo. E: Ácaroagalla en vista abaxial, sh: saco hipofilo, to: tricomas en el área del ostiolo.

Figure 2. Exomorphology of the leaf mite gall induced by *Aceria* species on *Geoffroea decorticans* leaflets. A: Pinnately compound leaf of *G. decorticans* with mite galls induced by *Aceria* sp. B: Scheme of the mite gall in side view, a: leaflet, b: sac, c: neck, d: ostiole area, e: epiphilus sac, f: hypophilus sac. C: Mite gall in side view, se: epiphilus sac, sh: hypophilus sac, c: neck, to: trichomes in the ostiole area. D: Mite gall in adaxial view, se: epiphilus sac, c: neck, to: trichomes in the ostiole area. E: Mite gall in abaxial view, sh: hypophilus sac, to: trichomes in the ostiole area.

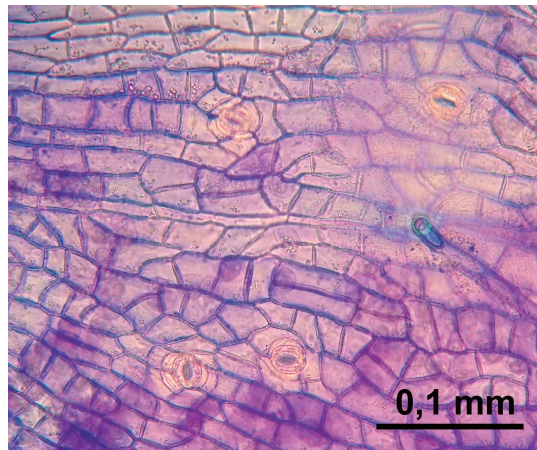


Figura 3. Epidermis en vista superficial del saco hipofilo de la ácaroagalla inducida por *Aceria* sp. en folíolo de *Geoffroea decorticans*.

Figure 3. Hypophilus sac epidermis in side view of the mite gall induced by *Aceria* sp. on *Geoffroea decorticans* leaflet.

especie. Los ácaros tarsonémidos pertenecen a la subfamilia Tarsoneminae, quedando pendiente la determinación taxonómica a nivel más bajo. En las muestras estudiadas la cantidad de tarsonémidos fue altamente variable, en algunas agallas casi todos los ácaros correspondieron a esta familia.

Exomorfología y anatomía de la ácaroagalla

Las ácaroagallas se desarrollan en la lámina y el margen del folíolo, pocas veces se observan en el raquis de la hoja (Figura 2 A). En cada folíolo se pueden observar una a varias ácaroagallas, agrupadas o aisladas y distribuidas aleatoriamente en la lámina. En general, la

presencia de una agalla aislada no distorsiona ni dobla la parte del folíolo sin agallas pero si la infestación es alta, la lámina se altera en su forma y aspecto. Estas agallas son de color blanquecino, levemente más claro que el color del folíolo (Figuras 2 A).

La ácaroagalla tiene forma de saco o bolsa que se proyecta a modo de un cuello angosto con el extremo terminal delimitando una abertura, el ostiolo (Figura 2). El saco presenta una única cámara donde se encuentra la colonia de ácaros eriófidios (huevos, juveniles y adultos) y se continúa conformando un canal en el cuello. Una misma agalla es visible en ambas caras de la lámina del folíolo (Figura 2 B, C). Generalmente, hacia la superficie adaxial del folíolo, se observa la porción de la agalla con forma

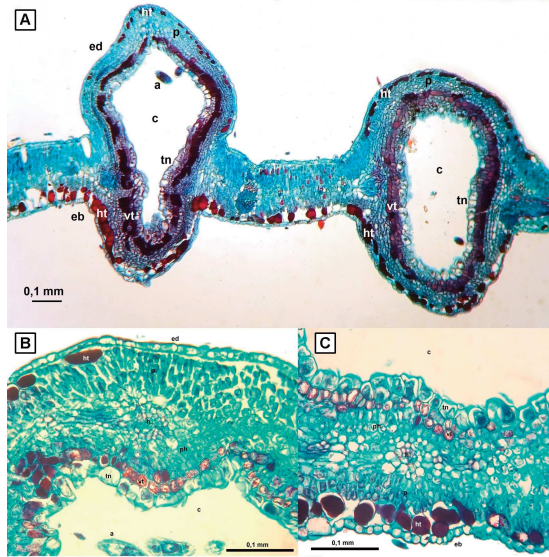


Figura 4. Anatomía de la agalla de *Geoffroea decorticans* inducida por *Aceria* sp. A: Corte transversal del foliolo de *Geoffroea decorticans* con dos ácaroagallas, a: ácaro, c: cámara, eb: epidermis abaxial, ed: epidermis adaxial, ht: hipodermis tanífera, p: parénquima fotosintético, tn: tejido nutritivo, vt: vaina tanífera. B: Corte transversal de la pared del saco epifilo de la ácaroagalla, a: ácaro, c: cámara, ed: epidermis adaxial, ht: hipodermis tanífera, p: parénquima subepidémica en empalizada, ph: parénquima uniforme, tn: tejido nutritivo, vt: vaina tanífera. C: Corte transversal de la pared del saco hipofilo de la ácaroagalla, c: cámara, eb: epidermis abaxial, h: haz vascular, ht: hipodermis tanífera, p: parénquima subepidémica en empalizada, ph: parénquima uniforme, tn: tejido nutritivo, vt: vaina tanífera.

Figure 4. A: Anatomy of *Geoffroea decorticans* leaf gall induced by *Aceria* sp. A: Cross section of leaflet of *Geoffroea decorticans* with two mite galls sp., a: mite, c: camera, eb: abaxial epidermis, ed: adaxial epidermis, ht: tanniferous hypodermis, p: photosynthetic parenchyma, tn: nutritive tissue, vt: tanniferous sheath. B: Epiphilous sac cross section of the mite gall, a: mite, c: camera, ed: adaxial epidermis, ht: tanniferous hypodermis, p: palisade subepidermic parenchyma, ph: uniform parenchyma, tn: nutritive tissue, vt: tanniferous sheath. C: Hypophylous sac cross section of the mite gall, c: camera, eb: abaxial epidermis, h: vascular bundle, ht: tanniferous hypodermis, p: palisade subepidermic parenchyma, ph: uniform parenchyma, tn: nutritive tissue, vt: tanniferous sheath

de saco redondeado (saco epifilo) (Figura 2 B, C, D) y, hacia la superficie abaxial, se muestra una porción del saco, con forma de cono (saco hipofilo) y el cuello con el ostiolo (Figura 2 B, E). El cuello en la mayoría de las agallas se encuentra curvado y el ostiolo no es visible a

simple vista. El diámetro mayor promedio de la agalla corresponde al diámetro del saco epifilo, con un valor menor a un milímetro (0,72 mm).

Desde el punto de vista anatómico, las epidermis de los sacos epifilo e hipofilo presentan células con contornos rectilíneos en vista superficial, poseen estomas y tricomas pluricelulares uniseriados, muy similar a los observado en la epidermis del foliolo sin agallas (Figuras 1 A, B y 3). En el transcorte del saco epifilo de la agalla se observan grandes células con tanino (hipodermis tanífera) en posición subepidémica (Figura 4 A, B). Hacia el interior del saco se identifican varios estratos de parénquima fotosintético. Las capas más próximas a la epidermis poseen las células dispuestas en empalizada y las capas más internas están conformadas por células parenquimáticas con disposición uniforme y con aspecto homogéneo y compacto. La parte más interna del saco exhibe 1-3 estratos de células con taninos formando una vaina tanífera compacta y un estrato de grandes células parenquimáticas que tapizan la superficie interna de la cámara, las cuales están en contacto con los ácaros. Estas células grandes parenquimáticas constituyen el tejido nutritivo para la colonia de ácaros y tienen formas variadas (redondeadas, ovals a poliédricas), citoplasma denso, núcleo grande y pared celular delgada (Figura 4 A, B). En el transcorte del saco hipofilo se observan características similares a las del saco epifilo. De afuera hacia adentro, presenta la epidermis unistrata, la hipodermis tanífera, pocos estratos de células parenquimáticas uniformes, la vaina tanífera compacta y el tejido nutritivo formado por células parenquimáticas grandes (Figura 4 A, C).

En el cuello de la agalla, las células epidérmicas en vista superficial son alargadas, angostas y se ubican con el eje mayor paralelo

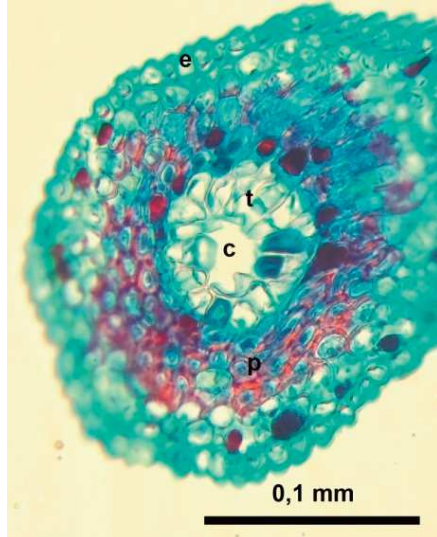


Figura 5. Corte transversal del cuello de la ácaroagalla inducida por *Aceria* sp. en el foliolo de *Geoffroea decorticans*, c: canal, e: epidermis, p: estratos de células con paredes gruesas, t: células parenquimáticas que tapizan la superficie interna del canal

Figure 5. Cross section at the neck level of the mite gall induced by *Aceria* sp. on *Geoffroea decorticans* leaflet, c: canal, e: epidermis, p: strata of cells with thick wall, t: parenchymal cells on channel internal surface

al eje mayor del cuello. En el transcorte del cuello, en posición subepidérmica, se observan estratos de células parenquimáticas, algunas con taninos. Hacia el interior de la agalla, hay varias capas de células con paredes celulares gruesas y células parenquimáticas laxas que tapizan la superficie interna del cuello, formando la pared interna del canal (Figura 5). El ostiolo se encuentra obliterado por tricomas pluricelulares uniseriados con paredes celulares finas (Figura 2 D, E).

Los taninos detectados en la hoja sin agallas y en las agallas corresponden a taninos condensados. El almidón fue escaso en el parénquima fotosintético de la hoja sin agallas, no observándose amiloplastos. Tampoco fue detectado almidón ni amiloplastos en la estructura de la ácaroagalla.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La estructura isolateral del foliolo de “chañar”

Geoffroea decorticans sin agallas coincide con la descrita por otros autores (Andersen et al., 2000; Arambarri et al., 2012; Pérez Cuadra y Cambi, 2014). Las células taníferas subepidérmicas observadas hacia la cara abaxial del foliolo son acordes a lo observado por Andersen et al. (2000) y corresponden a la hipodermis unistrata abaxial mencionada por Arambarri et al. (2012). Posiblemente, la hipodermis tanífera funcione como defensa contra la herbivoría según lo expresan diversos autores (Ayres et al., 1997; Blytt et al., 1988; Forkner et al., 2004; Sánchez-Granado et al., 2008; Vaca-Sánchez et al., 2016).

La agalla foliar estudiada de *Geoffroea decorticans* es inducida por una especie de ácaro del género *Aceria* (Eriophyidae). Dichas ácaroagallas son pequeñas y se proyecta hacia ambas superficies del foliolo, siendo más visible sobre el hipofilo (cara abaxial). Tienen una forma regular a modo de saco o bolsa que se extiende en un cuello angosto que termina en un ostiolo. La estructura interna de estas ácaroagallas coincide con lo informado por Larew (1982) en otras ácaroagallas. El revestimiento externo de la ácaroagalla está formado por la epidermis e hipodermis taníferas de la cara adaxial del foliolo (saco epifilo) y de la abaxial (saco hipofilo). El cuerpo de la agalla está compuesto por los tejidos como, fotosintético en empalizada y uniforme, vasculares y vaina tanífera. El revestimiento interno de la cámara de la agalla está constituido por el tejido parenquimático nutritivo.

Considerando la anatomía del foliolo sin agallas, ambas epidermis, la hipodermis tanífera abaxial y los parénquimas fotosintéticos en empalizada subepidérmicos fueron los tejidos con menores modificaciones observadas en los folíolos con agallas. Esto es acorde a lo observado para las agallas inducidas por ácaros donde los tejidos más alejados del tejido nutritivo son los menos afectados y que conservan sus funciones (Westphal, 1992; Kane et al., 1997). Las características de las células que tapizan el interior de la cámara son consistentes con las células nutritivas descritas en otras agallas de ácaros eriófididos (Larew, 1982; Westphal, 1992; Kane et al., 1997). En la

ácaroagalla de *Aceria* sp. se observa que las células nutritivas son células parenquimáticas del mesófilo y, aunque no se estudió el desarrollo de la agalla, se podría inferir que derivarían de las células del parénquima esponjoso. Posiblemente el sitio de inicio de la agalla se encuentre en el mesófilo y el ácaro ingresa al interior de la lámina foliar por los estomas tal como fue registrado en otras ácaroagallas (Larew, 1982; Westphal, 1992; Kielkiewicz et al., 2011; Chetverikov, 2015; Vacante, 2015). Además, la homogenización de los parénquimas en empalizada más próximos a la cámara coincide con las alteraciones causadas por otras especies de ácaros eriófidos galígenos (Larew, 1982; Kane et al., 1997; Chetverikov et al., 2015). Acorde a las clasificaciones de las ácaroagallas de Larew (1982) y Westphal (1992), la ácaroagalla estudiada coincide con la agalla tipo ampolla debido a que la cámara se forma en el mesófilo y el ostiolo, en la mayoría de los casos se observa en la superficie abaxial del folíolo.

Al igual que en estudios de otras agallas (Larew, 1982; Kane et al., 1997; Kielkiewicz et al., 2011), la acumulación de taninos en la agalla de *Aceria* sp. es un carácter común. En la ácaroagalla, el rol de la vaina tanífera próxima al tejido nutritivo podría ser una forma de defensa de la planta ante el ataque del inductor (Larew, 1982) o podría funcionar como una protección para el inductor contra hongos patógenos (Cornell, 1983; Kielkiewicz et al., 2011). Es posible que la localización de las células taníferas en la agalla responda a un patrón de distribución definido como fue registrado en los órganos vegetativos de *Medinilla magnifica* Lindl. (Melastomaceae) (Robil & Tolentino, 2015). Sin embargo, la acumulación de taninos en las hipodermis en hojas sin y con agallas, podría estar relacionado a la protección de los tejidos fotosintéticos de la hoja contra la radiación (Vilela et al., 2011; Jauregui & Torres, 2014; Robil & Tolentino, 2015).

La presencia de ácaros tarsonémidos en las agallas inducidas por eriófidos ha sido propuesta como una asociación de parasitismo social (Beer, 1963), como un sistema tipo presa-

depredador (Perring & McMurty, 1996) y, más recientemente, como habitantes oportunistas en las agallas con depredación facultativa de huevos del eriófido inductor (Patankar et al., 2012). La presencia de gran cantidad de ácaros tarsonémidos en el interior de algunas ácaroagallas indicaría que los tarsonémidos invaden las agallas. En este sentido, el cuello angosto y presencia de tricomas obliterando el ostiolo en las ácaroagallas de *G. decorticans* estudiadas podrían dificultar la invasión de la agalla por parte de tarsonémidos depredadores (Patankar et al., 2012) y esporas de hongos.

Son necesarios más estudios que involucren aspectos anatómicos de la formación y senescencia de este tipo de agallas, así como el significado del aumento de la cantidad de células taníferas y su distribución particular en la agalla madura. También deberán afrontarse nuevos estudios que permitan conocer certeramente qué tipo de asociación tienen los ácaros trasonémidos con los ácaros galígenos de las hojas de *Geoffroea decorticans*.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al equipo de trabajo del Laboratorio de Morfología Vegetal de la Facultad de Agronomía y Veterinaria de la Universidad Nacional de Río Cuarto y especialmente al Técnico Hugo Quiróz. El presente trabajo fue realizado con financiamiento de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa (Proyecto N° 246) y de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2017-3074).

BIBLIOGRAFÍA

- Ananthkrishnan, T. N. & Gopichandran, R. (1993). Chemical ecology in thrips-host plant interactions. New York, United State: International Science Publisher.
- Andersen, A., Junqueras, M. J. & Carosio, C. (2000). Anatomía foliar de *Geoffroea decorticans* (Hill. Ex Hook et Arn.) Burkart (Leguminosae) en la Provincia de San Luis, Argentina. *Phyton*, 67, 151-157.
- Arambarri, A., Monti, C., Bayón, N., Hernández, M., Novoa, M. C. y Colares, M. (2012). Ecoanatomía foliar de arbustos y árboles del Distrito Chaqueño oriental de la Argentina. *Bonplandia*, 21, 5-26.
- Araujo, W. S., Freitas, E. V. D., Kollár, J., Pessoa, R. O.,

Exomorfología y anatomía de la agalla foliar desarrollada en *Geoffroea decorticans* (Fabaceae) inducida por ácaros eriófidios

- Corgosinho, P. H. C., Valerio, H. M., Falcao, L. A. D., Fagundes, M., Pimenta, M. A. S., Faria, M. L., Martins, W. P. & Borges, M. A. Z. (2019). Host specialization in plant-galling interactions: contrasting mites and insects. *Diversity*, 11(10), 180. <https://doi.org/10.3390/d11100180>
- Ayres, M. P., Clausen, T. P., Maclean, S. F., Redman, A. M. & Reichardt, P. B. (1997). Diversity of structure and antiherbivore activity in condensed tannins. *Ecology*, 78(6), 1696-1712.
- Beer, R. E. (1963). Social Parasitism in the Tarsonemidae, with Description of a New Species of Tarsonemid Mite Involved. *Annals of the Entomological Society of America*, 56, 153-160.
- Blytt, H. J., Guscar, T. K. & Butler, L. G. (1988). Antinutritional effects and ecological significance of dietary condensed tannins may not be due to binding and inhibiting digestive enzymes. *Journal of Chemical Ecology*, 14(6), 1455-1465.
- Burkart, A. (1949). La posición sistemática del "chañar" y las especies del género *Geoffroea* (leguminosae-Dalbergieae). *Darwiniana*, 9(1), 9-23.
- Cano, E. (1988). Pastizales naturales de La Pampa. Descripción de las especies más importantes. Tomo I, Convenio AACREA-Provincia de La Pampa.
- Carvalho, D. P., Barros, C. F. & Scarano, F. R. (2009). In situ variation in leaf anatomy and morphology of *Andira legalis* (Leguminosae) in two neighbouring but contrasting light environments in a Brazilian sandy coastal plain. *Acta Botanica Brasílica*, 23(1), 267-273.
- Chetverikov, P. E. (2015). Evolutionary plasticity of highly specialized organisms: evolution of eriophyoid mites (Acariformes: Eriophyoidea) on plants. *Acta Entomológica Serbica*, 20, 151-161. <https://doi.org/10.5281/zenodo.44649>
- Chetverikov, P. E., Vishyakov, A. E., Dodueva, I. T., Osipova, M. A., Sukhareva, S. I. & Shavarda, A. L. (2015). Gallogenesis induced by eriophyoid mites (Acariformes: Eriophyoidea). *Entomological Review*, 95, 1137-1143. <https://doi.org/10.1134/S0013873815080217>
- Cook, M. T. (1903). Galls and insect producing them. *The Ohio Naturalist*, 3, 419-436.
- Cornell, H. V. (1983). The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by the Cynipinae (Hymenoptera): why and how? *American Midland Naturalist*, 110(2), 225-234.
- D'Ambrogio de Argüeso, A. (1986). Manual de Técnicas en Histología Vegetal. Buenos Aires, Argentina: Hemisferio Sur S. A.
- Fernandes, G. W., Varela, O., Bucher, E. H., Chani, J. M., Echevarria, A. L., Espirito, Santo, M., Lima, J., Negreiros, D. & Saravia Toledo, C. (2002). Gall-forming insects on Woody and herbaceous plant species of the semi-arid chaco forest, Argentina. *Lundiana*, 3(1), 61-66.
- Forkner, R. E., Marquis, R. J. & Lill, J. T. (2004). Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defenses in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology*, 29 (2), 174-187.
- Gardner, R. O. (1975). Vanillin-hydrochloric acid as a histochemical test for tannin. *Stain Technology*, 50(5), 315-317.
- Jáuregui, D. y Torres, S. (2014). Anatomía de la lámina foliar de especies arbóreas predominantes en la estación experimental Nicolasito, Estado Guárico, Venezuela. *Saber, Agrobiología Universidad de Oriente, Venezuela*, 26(4), 373-384.
- Kane, N. A., Jones, C. S. & Vuorisalo, T. (1997). Development of galls on leaves of *Alnus glutinosa* and *Alnus incana* (Betulaceae) caused by the eriophyid mite *Eriophyes laevis* (Nalepa). *International Journal of Plant Sciences*, 158, 13-23.
- Kielkiewicz, M., Soika, G. & Olszewska-Kaczynska, I. (2011). A comparative evaluation of the consequences of *Phytoptus tetratrichus* Nalepa (Acari: Eriophyoidea) feeding on the content and tissue distribution of polyphenolic compounds in leaves of different linden taxa. *Acarologia*, 51(2), 237-250. <https://doi.org/10.1051/acarologia/20112007>
- Kuzmanich, N., Giorgis, M. A. & Salvo, A. (2018). Insect galls from Córdoba, Argentina: a case where stem galls predominate. *Revista de Biología Tropical*, 66(3), 1135-1148.
- Larew, H. G. (1982). A comparative anatomical study of galls caused by the major cecidogenetic groups, with special emphasis on the nutritive tissue. (PhD thesis). Oregon State University, USA.
- Lindquist, E. E. (1986). The World Genera of Tarsonemidae (Acari: Heterostigmata): A morphological, Phylogenetic, and Systematic Revision, With a Reclassification of Family, Group Taxa in the Heterostigmata. The Memoirs of the *Entomological Society of Canada*, 118(S116), 1-517. <https://doi.org/10.4039/entm118136fv>
- Lindquist, E. E. & Amrine, J. W. Jr. (1996). External anatomy and systematics. 1.1.2. Systematics, diagnoses for major taxa, and keys to families and genera with species on plants of economic importance. In E. E. Lindquist, J. Bruin & M. W. Sabelis (Eds.), *Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control* (pp. 33-87). Amsterdam: Elsevier.
- Mani, M. S. (1992). Introduction a la Cecidology. In D. Shorthouse & O. Rohfritsch (Eds.), *Biology of Insect-Induced Galls* (pp. 3-7). New York, United States: Oxford University Press.
- Moura, M. Z. D., Soares, G. L. G. & Isaias, R. M. D. S. (2009). Ontogenese da folha e das galhas induzidas por *Aceria lantanae* Cook (Acarina: Eriophyidae) em *Lantana camara* L. (Verbenaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, 32(2), 271-282.
- Nyman, T. & Julkunen-Tiitto, R. (2000). Manipulation of the phenolic chemistry of willows by gall-inducing sawflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(12), 6481-6486.

- Corró Molas, B. M., Martínez, J. J., Porta, A. O. y Agudelo, I. J. *Sciences*, 97(24), 13184-13187. DOI: 10.1073/pnas.230294097
- Oldfield, G. N. (1996). Diversity and host plant specificity. In E. E. Lindquist, M. W. Sabelis & J. Bruin (Eds.), Vol. 6 Eriophyoid Mites. *The biology, natural enemies and control*, *World Crop Pest*. (pp.199-216). Elsevier.
- Oldfield, G. N. (2005). Biology of gall-inducing Acari. In A. Raman, C. W. Schaefer & T. M. Withers (Eds.), vol. 1 *Biology, Ecology and Evolution of gall-inducing Arthropods* (pp. 35-57). USA: Science Publishers Inc.
- Patankar, R., Beaulieu, F., Smith, S. M. & Thomas, S. C. (2012). The life history of a gall-inducing mite: summer phenology, predation and influence of gall morphology in a sugar maple canopy. *Agricultural and Forest Entomology*, 14(3), 251-259. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00563.x>
- Pérez Cuadra, V. & Cambi, V. N. (2014). Ocurrencia de caracteres anatómicos funcionales foliares y caulinares en 35 especies xero-halófilas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 49, 347-359.
- Perring, T. M. & McMurtry, J. A. (1996). Other predatory arthropods. In: E. E. Lindquist, M. W. ., W. Sabelis & J. Bruin (Eds.), *Eriophyoid mites-their biology, natural enemies and control* (pp 471-479). Elsevier, Amsterdam.
- Polanco, M., Petenatti, E. & Del Vitto, L. A. (2000). Morfoanatomía de los entomocecidios gemales en *Geoffroea decorticans* (Fabaceae) "chañar". *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 34 (3-4), 157-164.
- Raman, A., Schaefer, C. W. & Withers, T. M. (2005). Galls and gall-inducing Arthropods: an overview of their biology, ecology and evolution. In A. Raman, C. W. Schaefer & T. M. Withers (Eds.), vol 1 *Biology, Ecology and Evolution of gall-inducing Arthropods* (pp. 1-33). USA: Science Publishers, Inc.
- Rancic, D. & Petanovic, R. (2002). Anatomical alterations of *Convolvulus arvensis* L. leaves caused by eriophyoid mite *Aceria malherbae* Nuzz. *Acta Entomologica Serbica*, 7, 129-136.
- Robil, J. L. M. & Tolentino, V. S. (2015). Histological localization of tannins at different development stages of vegetative and reproductive organs in *Medinilla magnifica* (Melastomaceae). *Flora*, 217, 82-89. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2015.10.003>
- Sabelis, M. W. & Bruin, J. (1996). Evolutionary ecology: Life history patterns, food plant choice and dispersal. In E. E. Lindquist, M. W. Sabelis & J. Bruin (Eds.), *Eriophyoid mites-their biology, natural enemies and control* (pp 329-366). Amsterdam: Elsevier.
- Sánchez-Granados, D., Ruiz-Puga, P. & Barrera Escorcía, H. (2008). Ecología de la herbivoría. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 14(4), 51-63.
- Tavares, J. S. (1915). Cécidologie Argentine. *Broteria*, 13, 88-128.
- Vaca-Sánchez, M. S., González-Rodríguez, A., Maldonado-López, Y., Wilson, F. G. & Cuevas-Reyes, P. (2016). Importancia de los taninos en especies del género *Quercus* como metabolitos secundarios asociados a defensa contra insectos herbívoros. *Biológicas*, 18, 10-20.
- Vacante, V. (2015). The handbook of mites of economic plants. Identificatino, bio-ecology and control. Wallingford, United Kingdom: CABI. DOI 10.1079/9781845939946.0001
- Vilela, A. E., González-Paleo, L. & Ravetta, D. A. (2011). Metabolismo secundario de plantas leñosas de zonas áridas: mecanismos de producción, funciones y posibilidades de aprovechamiento. *Ecología Austral*, 21, 317-327.
- Walter, D. E. & Krantz, G. W. (2009). Collecting, rearing and preparing specimens. In G. W. Krantz & D. E. Walter (Eds.), *A Manual of Acarology* (pp. 83-96). Texas. USA: Texas Tech University Press.
- Westphal, E. (1992). Cecidogenesis and resistance phenomena in mite-induced galls. In J. D. Shorthouse & O. Rohfritsch (Eds.), *Biology of Insect-Induced Galls* (pp. 118-140). New York: Oxford University Press.
- Westphal, E. & Manson, D. C. M. (1996). Feeding effects on host plants: gall formation and other distortion. In E. E. Lindquist, M. W. Sabelis & J. Bruin (Eds.), *Eriophyoid mites-their biology, natural enemies and control* (pp. 231-241). Amsterdam: Elsevier,
- Zarlavsky, G. E. (2014). Histología vegetal. Técnicas simples y complejas. Buenos Aires, Argentina: Sociedad Argentina de Botánica.