

Universidad de Costa Rica

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Agallas en Frutos de *Conoclegia malpensis*
(Meisostomataceae) por *Allorhogas* sp. (Hymenoptera:
Braconidae: Doryctinae) en dos poblaciones de San José.

Tesis de grado para optar por el grado de Licenciatura en
Biología con énfasis en Zoología

Laura Chavarría Pizarro

995137

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

2008

Este trabajo final de graduación fue aprobado por la comisión del programa de Licenciatura en Biología de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Zoología.

Miembros del Tribunal Examinador

Dr. Paul Hanson Snortum
Director del Trabajo Final de Graduación



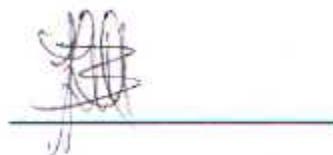
Dra. Virginia Solís Alvarado
Directora de la Escuela de Biología



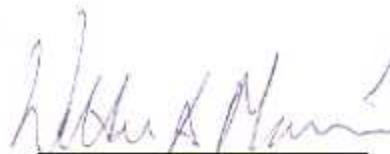
Dr. William Eberhard Cabtree
Miembro del Tribunal Examinador
Primer Lector



Dr. Gilbert Barrantes Montero
Miembro del Tribunal Examinador
Segundo Lector



Dr. Walter Marín Méndez
Miembro del Tribunal Examinador



Laura Chavarría Pizarro
Postulante



Agradecimientos

A mis padres, por darme la vida. Gracias por el apoyo personal y económico para la realización de la tesis. A mi papá por enseñarme a vivir, a trabajar y por dejarme ser parte de esa gran fábrica de sueños a la que solo los grandes hombres como él forman parte. A mi mamá por enseñarme a amar, a abrirme camino en la vida y a tener por lo menos un pie en la tierra. A Tania mi hermana, por la gran ayuda, sugerencias y regaños que me brindó durante toda la universidad y realización de la tesis.

A mis tutores, mis grandes maestros. Paul Hanson por todas las enseñanzas e ideas y por mostrarme el mundo de los insectos. William Eberhard por enseñarme a observar, analizar y cuestionar todo. A Gilbert Barrantes por ser como es y por toda la ayuda en los análisis estadísticos. A todos gracias por sus sugerencias y dedicación en el proceso de realización de esta tesis.

A Jorge Gómez Laurito por la amistad, sugerencias y comentarios; Carlos Morales por la facilitación de equipo para la realización del trabajo de campo. A Amelia Hidalgo por las sugerencias y referencias para el trabajo. A Eddie Gómez por siempre buscar una forma de ayudarme. Al Instituto Costarricense de Electricidad (ICE) por la información Meteorológica brindada.

A mis asistentes de campo que sin su ayuda no hubiera podido realizar las colectas: Enrique Quintanilla Mendoza por ser mi gran amigo gracias por estar siempre ahí. Athos por recordarme disfrutar de las pequeñas cosas de la vida y por dar sin esperar nada. A Jose Chávez Jiménez muchas gracias por todo lo que me ayudó, enseñó y acompañó en estos años, no sé que hubiera hecho sin usted.

A mis amigas y hermanas: Laura, Marcia y Nadia. Gracias por no estudiar biología, por estar siempre ahí y compartir conmigo los mejores años de mi vida. A mis colegas Mauricio Fernández por ayudarme en los cursos, la amistad y por preocuparse por todo; y a Mauricio Roverssi por acompañarme en el camino de descubrir el increíble campo de la entomología.

Finalmente a los maravillosos insectos, gracias por existir.

Índice

Hoja de Aceptación.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Lista de Cuadros.....	vi
Lista de Figuras.....	vi
Resumen.....	ix
Introducción.....	01
Materiales y Métodos.....	03
Sitio de Estudio.....	03
Especies de Estudio.....	04
Muestreo y Toma de datos.....	05
Análisis de Datos.....	08
Resultados.....	10
Floración y Fructificación.....	10
Características del fruto.....	10
Descripción de las agallas.....	11
Efecto de las agallas en el desarrollo de los frutos.....	12
Variación Temporal de la Infección de frutos.....	15
Discusión.....	16
Agallas y su efecto en el desarrollo de los frutos.....	16
Floración, Fructificación y Variación Temporal del Inductor.....	19
Fitofagia en <i>Allorhogas</i>	21

Referencias.....	37
------------------	----

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Promedio de precipitación (mm) para los años 2005 y 2006 para la Estación Cerro Zurquí del Instituto Costarricense de Electricidad (ICE).....	24
---	----

Cuadro 2. Promedio de precipitación (mm) para los años 2005 y 2006 para la Estación Cerro Escazú del Instituto Costarricense de Electricidad (ICE).....	24
---	----

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localización del área de muestreo de Zurquí en la Hoja cartográfica de Barva.....	25
---	----

Figura 2. Localización del área de muestreo de Escazú en la Hoja cartográfica Abra.....	26
---	----

Figura 3. A) Fruto tipo 1 sano. B) Fruto tipo 2 sano. C) Fruto tipo 3 con agalla. D) Fruto tipo 4 con agalla. E) Agallas tipo A ubicadas cerca del eje central del fruto. F) Agallas desarrollándose en semillas. G) Agalla vista externamente. H) Semillas sanas y semillas abortadas (pequeñas) de un mismo fruto, imagen tomada de Hidalgo (sin publicar). Todas las imágenes fueron tomadas desde un estereoscopio 40x.....	27
---	----

Figura 4. Floración y fructificación para la población de Escazú para los meses de muestreo en los años 2005 y 2006.....	28
--	----

Figura 5. Floración y Fructificación para la población de Zurquí para los meses de muestreo en los años 2005 y 2006.....	28
Figura 6. Tamaño promedio y desviación estándar para los diferentes estados de frutos en cada población.....	29
Figura 7. Cantidad de frutos con y sin agallas para las poblaciones de Zurquí y Escazú.....	29
Figura 8. Proporción de árboles con agallas de las 18 recolectas de frutos para las poblaciones de Zurquí y Escazú.....	30
Figura 9. Cantidad total de frutos recolectados con y sin agallas para ambas poblaciones para cada estado de desarrollo de los frutos.....	30
Figura 10. Promedio y Desviación Estándar de la cantidad total de agallas por fruto, para todos los frutos infectados de ambas poblaciones para cada estado de desarrollo.....	31
Figura 11. Diferencia en el volumen de frutos con y sin agallas, para los cuatro estados de desarrollo (A= tipo 1, B= tipo 2, C= tipo 3, d= tipo 4).....	32
Figura 12. Promedio de semillas para todos los frutos con y sin agallas para ambas poblaciones.....	33

Figura 13. Cantidad de árboles con frutos con agallas en los meses de muestreo para las poblaciones de Zurquí y Escazú.....	33
Figura 14. Cantidad de árboles con frutos con agallas para la estación seca y lluviosa, en ambas poblaciones de estudio.....	34
Figura 15. Cantidad de adultos de <i>Allorhogas</i> y árboles con frutos a través de los meses de muestreo para la población de Zurquí.....	34
Figura 16. Cantidad de adultos de <i>Allorhogas</i> y árboles con frutos a través de los meses de muestreo para la población de Escazú.....	35
Figura 17. Porcentaje de adultos de <i>Allorhogas</i> y parasitoides que emergieron de los frutos para las poblaciones de Zurquí y Escazú.....	35
Figura 18. Porcentaje de adultos parasitoides encontrados en los frutos para ambas poblaciones.....	36

Resumen

La fitofagia asociada a la formación de agallas en la familia Braconidae es un fenómeno que fue documentado recientemente, y parece que ha evolucionado independientemente por lo menos en tres ocasiones para los géneros *Allorhogas*, *Mesostoa*, y *Monitoriella*. El estudio de nuevos casos podría ayudar a entender mejor el proceso de evolución desde el parasitismo a la fitofagia en la familia. Este estudio tuvo como objetivo describir la biología de la inducción de agallas por *Allorhogas* sp. en frutos de *C. xalapensis*, así como estudiar el efecto que tienen las agallas en la producción de semillas y en el desarrollo de los frutos. También se describió la fenología de la planta hospedera, la variación temporal y el éxito de desarrollo de *Allorhogas* sp. en dos localidades en relación a las diferencias fenológicas de cada región. Para cumplir estos objetivos se recolectó frutos y se tomaron datos sobre fenología para 20 individuos de *C. xalapensis* en dos localidades de San José: Escazú y Zurquí durante un año. Se midió el tamaño de los frutos, se anotó el número de agallas, el estado de desarrollo del fruto y del organismo dentro de la agalla, y la cantidad de semillas. Se encontró que la cantidad de semillas en frutos con agallas es menor que en frutos sanos debido a que el inductor manipula el tejido de la planta para que desvíe recursos hacia la agalla y no hacia las semillas. Los individuos de Escazú fructifican solo una vez al año, presentaron un número menor de agallas en los frutos y mayor parasitismo de larvas en comparación con Zurquí. Posiblemente la fitofagia en *Allorhogas* siguió un camino diferente de otros braconidos, debido a que el género presenta un mayor número de hospederos y diferentes estrategias biológicas en comparación con *Mesostoa* y *Monitoriella*.

Introducción

El orden Hymenoptera se caracteriza por la diferenciación en los comportamientos alimentarios de sus larvas. El suborden Apocrita posee larvas carnívoras, mientras que en el suborden Symphyta las larvas son fitófagas primarias. No obstante, en el suborden Aprocrita, han existido transiciones hacia la fitofagia secundariamente en la familia Cynipidae y en varios linajes de Chalcidoidea. Los fitófagos secundarios se caracterizan alimentarse de manera endofítica de tejidos vegetales altamente nutritivos (Hanson y Gauld 2006).

En la familia Braconidae la fitofagia está asociada a la formación de agallas. Este comportamiento parece haber evolucionado independientemente al menos tres veces en la familia (Flores et al. 2005, Infante et al. 1995, Wharton y Hanson 2005). El primer reporte de fitofagia fue en *Allorhogas dyspistus* (Macêdo y Monteiro 1989). Estudios posteriores en especies como *A. dyspistus*, *Monitoriella elongata*, *Allorhogas* sp. y *Mesostoa kerri* han demostrado que hay al menos tres grupos de Braconidos que pueden inducir la formación de agallas en plantas (Macêdo y Monteiro 1989, Marsh 1991, Infante et al. 1995, Austin y Dangerfield 1998, Wharton y Hanson 2005).

Los insectos inductores de agallas son muy específicos en cuanto a sus hospederos. Aunque la estructura de una agalla varía de un grupo a otro de insectos, generalmente los organismos inducen el desarrollo o crecimiento localizado de las estructuras canalizando sustancias como proteínas, nutrientes y agua (entre otras) hacia las capas de tejido que se encuentran rodeando a la larva (Hanson y Gauld 2006). Debido a esto, las agallas frecuentemente se

localizan en regiones de la planta donde hay crecimiento activo como yemas y frutos (Sanabria y Torres 1987).

En algunos casos las agallas no provocan la muerte en el tejido de la planta, sin embargo un alto número de agallas si podría afectar la planta hospedera. Se ha demostrado que la infección por agallas puede disminuir el crecimiento y el éxito reproductivo de la planta hospedera (Weis et al. 1988, Duan y Messing 1999). Para defenderse contra los organismos formadores de agallas, las plantas producen una reacción hipersensitiva (necrótica) a nivel de tejido y posteriormente la abscisión de los órganos con altos números de agallas (Hanson y Gauld 2006).

En el neotrópico las principales familias inductoras de agallas son Cynipidae y Agaonidae y sus especies son enteramente fitófagos (Hanson y Gauld 2006). Sin embargo, también se han reportado casos para las familias Torymidae (Hanson en preparación), Eurytomidae (Tanada 1953, Williams 1960, Batiste 1967, Cermeli 1973, Pereira et al. 1997, Hanson inédito, citados en Hanson y Gauld 2006), Pteromalidae (De Santis et al. 1993 citado en Hanson y Gauld 2006), Tanaostigmatidae (LaSalle 1987, Weekley 2000 citados en Hanson y Gauld 2006) y Braconidae (Macêdo y Monteiro 1989, Infante et al. 1995, Flores et al. 2005, Wharton y Hanson 2005).

En Costa Rica se ha encontrado una especie no descrita de *Allorhogas* que induce agallas en frutos de *Conostegia xalapensis*, no obstante se desconoce la biología inductora de esta especie. El estudio de nuevos casos es importante debido a que podrían ayudar a entender mejor el proceso de evolución desde el parasitismo a la fitofagia en la familia Braconidae, lo cual

permitiría comparar *Allorhogas* con otras especies de avispas parasitoides en las que se ha dado también una transición hacia la fitofagia.

En esta investigación el objetivo principal es describir la biología de la inducción de agallas por la especie de braconido *Allorhogas* sp. en frutos de *C. xalapensis*. También describiré el efecto que tienen las agallas en la producción de semillas y en el desarrollo de los frutos, la descripción de la fenología de la planta hospedera, la variación temporal y el éxito de desarrollo de *Allorhogas* sp. en dos localidades en relación a las diferencias fenológicas de cada región.

Materiales y Métodos

Sitios de Estudio

El estudio se llevó a cabo en dos localidades. En la primera el área de estudio se encuentra en la localidad de Zurquí entre los 1426 hasta 1464 msnm (84° 02' Este y 10° 02' Norte). La precipitación anual en la región para los años 2005 y 2006 fue de $6877,05 \pm 138,09$ mm (Cuadro 1). Esta es una zona muy alterada, las tierras en los alrededores son utilizadas principalmente para ganado, agricultura o urbanizaciones y los pequeños parches de bosque se encuentran en los alrededores de la quebrada Hierbabuena. La vegetación es característica de zonas alteradas y bosque secundario como es el caso de *C. xalapensis*, que es muy utilizado en esta zona como cerca natural.

Los individuos utilizados en el estudio se encontraban localizados a lo largo de la calle Hierbabuena, una calle contigua al peaje de la carretera Braulio Carrillo (Fig. 1). Seis se encontraban en los límites de las fincas y

cuatro en los alrededores de la quebrada también llamada Hierbabuena. También se utilizaron individuos localizados en los alrededores de la carretera Braulio Carrillo. Siete se encontraban en un pequeño parche de bosque frente de la Estación de gasolina y tres individuos (utilizados como cerca) estaban localizados 300 metros antes de llegar a la estación (Fig. 1).

El área de estudio en San Antonio de Escazú pertenece a la zona protectora de los Cerros de Escazú. El área se encuentra entre 1425 y 1488 msnm (84° 08' Este y 10° 56' Norte). La precipitación anual para el año 2005 y 2006 fue de $1867,80 \pm 167,87$ mm (Cuadro 2). El área tiene parches de bosque secundario, entre áreas dedicadas a la ganadería y a pequeños cultivos de café. La mayoría de individuos que se utilizaron en el estudio se encontraban a la orilla del río o en sus alrededores (Fig. 2).

Especies de Estudio

C. xalapensis se caracteriza por ser una especie pionera. Es un arbusto o árbol pequeño (5 a 10m de altura) no maderable común en bosques secundarios o potreros. Produce flores y frutos todo el año, presentando un incremento en la floración durante la época seca y de frutos a inicios de la época lluviosa (Umaña 1988). Aunque se distribuyen por todo el país es más abundante entre los 600 y 1500 msnm, pero también se pueden encontrar en regiones como Tortuguero a alturas de 10 msnm (Jiménez et al. 1999).

Allorhogas es un género que pertenece a la subfamilia Doryctinae una de las más grandes dentro de la familia Braconidae. Algunas de sus especies son parasitoides y se han encontrado en agallas de cecidomyiidos, pero no se

sabe si actúa como un fitófago, inquilino o un parasitoide (Wharton y Hanson 2005). Los inquilinos crecen en agallas producidas por otros organismos, pero se alimentan principalmente del tejido de la agalla (Hanson y Gauld 2006). Otras especies fitófagas inducen agallas en semillas (*A. dyspistus*) y frutos de Fabaceae, Melastomatceae y Bignoniaceae (Hanson y Gauld 2006). En Costa Rica se han descrito 15 especies (Marsh 2002), de las cuales en varias se desconoce su biología.

Muestreo y Toma de Datos

En la población de Zurquí se utilizaron 34 árboles en total, las recolectas se realizaron del 21 de Agosto del 2005 al 27 de Agosto del 2006. En Escazú se utilizaron 27 árboles, las recolectas se realizaron del 21 de Agosto del 2005 al 12 de Noviembre del 2006. Las recolectas se realizaron por más meses en Escazú debido a que muchas de las muestras de frutos de Agosto a Noviembre del 2005 se pudrieron porque se colocaron en el refrigerador durante un largo período de tiempo. Las recolectas en ambos lugares se realizaron cada quince días, en los cuales se utilizaron 20 árboles por lugar para recolectar y tomar los datos de fenología.

Los individuos muestreados estaban separados por una distancia mínima de 10 metros entre sí. Se escogieron de acuerdo como iban apareciendo desde el inicio del área de estudio. Se tomó en cuenta que tuvieran flores en desarrollo y frutos, y que fueran de fácil acceso.

Para describir la fenología de los individuos de ambas poblaciones, se anotó para cada árbol un estimado del porcentaje de flores, frutos y botones.

Este porcentaje se estimó por medio del método propuesto por Fournier (1974), donde se utiliza una escala de 0 a 4, para estimar la abundancia. El cero indica ausencia del fenómeno observado (flores, botones o frutos) en la copa de los árboles y el 4 presencia total del mismo. Se observaron las copas de los árboles utilizando binóculos.

Para cada individuo se recolectó un mínimo de 40 frutos y un máximo de 200. Se tomaron infrutescencias de diferentes partes de la copa del árbol para tener un muestreo más representativo. Se recolectaron infrutescencias que estaban al alcance de la mano, así como de las partes más altas por medio de una podadora de dos metros de altura. Las infrutescencias se escogieron sistemáticamente de manera que se impedía sesgar entre frutos maduros e inmaduros, y entre frutos con agallas versus sin ellas.

Los frutos recolectados se colocaron en bolsas cerradas. Luego se clasificaron para criar adultos o para disectar. Se clasificaron utilizando dos cajas de petri, en una caja se colocaban los frutos y se volcaba sobre la otra caja que estaba dividida en cuatro secciones. Los frutos que quedaron en los cuartos 2 y 4 se utilizaron para disectar y los que quedaron en los 1 y 3 se utilizaron para registrar la cantidad de adultos que emergieron. Se tomaron cuarenta frutos para disectar y el resto se colocaron en bolsas.

Para cada fruto que se disectaba se midió el ancho y el largo por medio de una regla metálica ($\pm 0,25$ mm), para estimar luego el volumen del fruto ($\sqrt[3]{\frac{4}{3} \pi \cdot r_1 \cdot r_2 \cdot r_3}$), donde $r_2=r_3$). Al volumen se le sacó la raíz cúbica para obtener una medida lineal que fuera equivalente con las otras variables lineales con las que el volumen fue analizado estadísticamente.

También se anotó el estado del fruto, el cual se determinó por medio del tamaño y el grado de maduración. Se dividieron en cuatro estados: los tipo 1 eran frutos muy inmaduros generalmente con un largo y ancho menor a 0,45 cm, de coloración verde clara, con la epidermis suave, el mesocarpo-endocarpo y los carpelos no estaban bien desarrollados, al igual que las semillas que además eran pequeñas (Fig. 3A).

Los frutos tipo 2 eran inmaduros también pero la epidermis era más dura, tenían un tamaño de 0,50 cm a 0,70 cm, eran de coloración verde oscura con carpelos y semillas bien desarrolladas, pero el mesocarpo-endocarpo todavía no estaba bien desarrollado (Fig. 3B). Los frutos tipo 3 eran casi maduros, tenían un tamaño similar a los de tipo 2, la epidermis era suave y de coloración lila, el mesocarpo-endocarpo estaba desarrollado solo en algunas partes del fruto, debido a la presencia de los carpelos (Fig. 3C). Los frutos tipo 4 eran maduros variaban entre 0,50 cm a más de 1 cm, la epidermis era suave y de color morado oscuro, con mesocarpo-endocarpo de coloración morada también y con semillas bien desarrolladas dispersas en el mesocarpo-endocarpo (Fig. 3D).

Para cada fruto también se anotó el número de agallas y el estado de desarrollo del organismo que se encontraba dentro: larva, pupa o adulto. Las larvas de *Allorhogas* se dividieron en tres estadios: las tipo A eran larvas de menos de 0,50 mm de largo. Las tipo B tenían un largo entre 0,50 mm y 1mm, y las tipo C tenían un largo mayor a 1 mm y un leve desarrollo de ojos. La identificación de los especímenes, tanto inmaduros como adultos, se realizó con ayuda de Paul Hanson. En algunos casos se encontraron larvas de

ectoparasitoides sobre el inductor y se intentó criarlas, pero ninguna se llegó a desarrollar.

También se contabilizó el número de semillas en una muestra de 240 frutos para Zurquí y 237 para Escazú. Se contaron semillas tanto de frutos sanos, como de frutos con agallas de diferentes estadios. Se clasificaron como semillas abortadas aquellas que eran aplastadas y aproximadamente un 75% más pequeñas que las normales (Fig. 3H).

Análisis de Datos

Se comparó la proporción de frutos con agallas entre las dos poblaciones por medio de tablas de contingencia. Para comparar las proporciones de los árboles con y sin agallas en las dos poblaciones, entre los diferentes muestreos se utilizó una T- pareada. Por medio de un análisis de T- student se comparó el promedio de agallas en los frutos de ambas poblaciones. Se comparó la abundancia total de los diferentes estados de frutos (con y sin agallas) en ambas poblaciones por medio de tablas de contingencia. Para comparar la proporción de agallas entre los estados de desarrollo de los frutos para ambas poblaciones, también se utilizaron tablas de contingencia.

Para estudiar el impacto que el agallador tiene en el desarrollo de los frutos se realizaron análisis de T-student para determinar diferencias en el volumen de frutos con y sin agallas. También se realizó un Análisis de Varianza Anidado para comparar el volumen de los frutos entre las poblaciones y entre los individuos. Para tomar en cuenta que el estado de desarrollo puede afectar el tamaño del fruto se realizaron tres análisis por separado para los estados

uno, dos y tres-cuatro. En cada uno de los análisis se introdujo el número de agallas debido a que este es un factor que también puede afectar el tamaño del fruto.

Para describir el efecto que tienen las agallas en el desarrollo de semillas, se realizó un análisis de T- student para comparar la cantidad de semillas en frutos con y sin agallas de acuerdo con el estado de desarrollo del fruto. Para comparar la cantidad de semillas en frutos de Escazú y Zurquí y entre los individuos, se realizó un Análisis de Varianza Anidado y se tomó en cuenta que el número de semillas de un fruto puede ser afectado por el estado de desarrollo y el número de agallas de la misma forma en que se analizó para comparar el volumen de los frutos.

Para comparar si la cantidad total de individuos con frutos o flores difería entre los meses de muestreo para cada población, se utilizaron análisis de Chi-cuadrado. Para estudiar la variación temporal del inductor y, el éxito de desarrollo en ambas localidades, se realizó una prueba de Kolmogorov- Smirnov para comparar la proporción de árboles con y sin agallas entre los meses de muestreo. Se comparó la proporción de árboles con y sin agallas, entre las estaciones para ambas poblaciones por medio de una T- student.

También se estudió la variación temporal de larvas, pupas y adultos de *Allorhogas* en ambas poblaciones, por medio de un análisis de Kolmogorov-Smirnov. Se comparó la proporción de adultos de *Allorhogas* y de parasitoides entre las poblaciones por medio de una tabla de contingencia. También se comparó el porcentaje de parasitismo sufrido por el inductor y se realizó un Chi-cuadrado para comparar la cantidad de parasitoides encontrados.

Resultados

Floración y Fructificación

En la población de Escazú los árboles muestreados fructificaron una vez durante el año de muestreo. Tres individuos presentaron frutos la mayor parte del año. La cantidad de árboles con flores ($\chi^2= 151,51$ gl= 14 $p < 0,001$) y frutos ($\chi^2= 72,58$ gl= 14 $p < 0,001$) varió entre los meses del año. Hubo más árboles con flores entre Febrero y Marzo, mientras que en Setiembre no encontré ninguno (Fig. 4). La fructificación comenzó entre Abril y Mayo y terminó en Diciembre (Fig. 4).

En Zurquí los árboles tuvieron frutos todo el año, no hay diferencias entre la cantidad de árboles con frutos entre los meses de muestreo ($\chi^2= 21,69$ gl= 11 $p= 0,02$) (Fig. 5). La producción de flores si varió a través del año ($\chi^2= 51,62$ gl= 11 $p < 0,001$), los árboles produjeron más flores entre Abril y Agosto (Fig. 5).

Características del Fruto

Examiné un total de 7706 frutos, 3370 fueron de la población de Escazú y 4421 de Zurquí. Los frutos de *C. xalapensis* son una baya. Estos se caracterizan por tener una epidermis delgada, y tener el mesocarpo y el endocarpo fusionado y carnoso. Los frutos son de coloración morada oscura cuando están maduros, y verde olivo cuando son inmaduros.

Cuando son muy inmaduros se caracterizaron por poseer semillas muy pequeñas, y tener poco desarrollo del mesocarpo- endocarpo. Conforme maduraron las semillas aumentaron de tamaño, y un mayor porcentaje del volumen total del fruto fue ocupado por el mesocarpo- endocarpo. El tamaño de los frutos también aumenta con el estado de desarrollo (Fig. 6). Va desde los 0,17 cm hasta los 2,92 cm de diámetro.

Descripción de las agallas

Las agallas tienen diferentes tamaños dependiendo del estado en que se encuentra el inductor (larva, pupa o adulto). Cuando encontré muchas agallas en los frutos de *C. xalapensis* las larvas dentro resultaron ser muy pequeñas (Tipo A), tanto que a veces solo se veía un punto blanco muy pequeño. Todas las agallas pequeñas crecían dentro de un solo carpelo. Cuando las agallas fueron de mayor tamaño, ocuparon entre un 50% y 85% del fruto presionando otros carpelos haciendo difícil su distinción. En un 9% del total de frutos con agallas, encontré individuos en diferentes estados de desarrollo.

Encontré agallas que parecían desarrollarse cerca del eje central y de la pared del fruto en los septos que dividen los carpelos (Fig. 3E). También encontré unas pocas agallas (aproximadamente 10) que parecían desarrollarse en las semillas (Fig. 3F). Estas agallas me parecieron diferentes porque el tejido externo de la agalla era liso y sin semillas adheridas; el tejido del interior de la agalla parecía diferente porque era más consistente y duro en apariencia. El tejido en general me pareció más similar con el de una semilla que con el de los otros tipos de agalla. Todas las agallas que no se desarrollaron dentro de

una semilla tenían entre 8 a 5 semillas de gran tamaño adheridas a la pared externa de la agalla (Fig. 3G).

En el carpelo donde se encontraba la agalla las semillas fueron desplazadas hacia los bordes del fruto. Observé que estas semillas posiblemente son un 75% más pequeñas, y de poca dureza en comparación con las semillas de frutos sanos (Fig. 3H). Así mismo el mesocarpo- endocarpo de los frutos con agallas fue de mayor dureza.

Las pupas de *Allorhogas* al igual que los adultos se caracterizan por ser de coloración café claro en el abdomen y café oscura con negro en el tórax, las patas son de color negro. Las antenas son más largas que el cuerpo característica que las hace fácilmente distinguibles de las otras avispas que habitaron en los frutos.

Encontré otras seis especies de avispas diferentes de *Allorhogas* en los frutos. Tres miembros de la familia Eulophidae (*Tetrastikinae*, *Sycophila* y otra especie que no fue identificada), 1 especie de la familia Eurytomidae, 1 especie de la familia Eupelmidae y 1 especie de la familia Torymidae (*Torymus*).

Efectos de las Agallas en el Desarrollo de los Frutos

Del total de frutos revisados en Escazú solo un 15% presentaron agallas, mientras que en el Zurquí un 58% presentaron agallas ($\chi^2= 1448,21$ $gl= 1$ $p< 0,001$) (Fig. 7). La población de Zurquí presentó mayor cantidad de árboles con frutos que tenían agallas ($T= 5,31$; $N=20$; $p<0,001$) (Fig. 8). Los frutos de Escazú tuvieron en promedio más agallas por fruto ($2,85 \pm 1,94$), que los de Zurquí ($2,41 \pm 1,65$) ($t= 5,74$ $gl= 3079$ $p<0,001$). Un 10% de las agallas

en los frutos de Zurquí estaban vacías, mientras que en Escazú fue un 8%. Un 18% del total de las agallas vacías presentaron un canal de salida hacia el exterior del fruto.

Los frutos de los estados 1 y 2 tuvieron más agallas para ambas poblaciones (98% del total de frutos revisados con agallas en Zurquí, y 97% en Escazú) que los frutos tipo 3 y 4 (1,75% en Zurquí; y 2,5% en Escazú) (Zurquí $\chi^2= 112,31$ gl= 3 $p<0,001$; Escazú $\chi^2= 194,31$ gl= 3 $p< 0,001$) (Fig. 9). Los frutos tipo 1 y 2 fueron los más abundantes en las infrutescencias, mientras que de los tipo 3 y 4 encontré menos en ambas poblaciones (Zurquí $\chi^2= 3745, 10$ gl= 3 $p<0,001$; Escazú $\chi^2= 2854,94$ gl= 3 $p<0,001$) (Fig. 9).

Encontré un mayor promedio de agallas en los frutos tipo 2 (Fig. 10), también fueron los que presentaron la cantidad máxima de agallas por fruto (14 agallas) ($\chi^2= 931,11$ gl= 12 $p< 0,001$). Los frutos tipo 1 presentaron un número máximo de 7 agallas por fruto, los tipo 3 de 8 agallas, y los tipo 4 de 6 agallas.

La cantidad de agallas según el Análisis de Varianza Anidado influyó en la variación del volumen de los frutos para todos los estados de desarrollo (Tipo 1 $F= 174,81$ gl= 1 $p< 0,001$. Tipo 2 $F= 434,53$ gl= 1 $p< 0,001$. Tipo 3 y 4 $F= 14,40$ gl= 1 $p= 0,001$). El volumen de los frutos fue significativamente mayor cuando tuvieron agallas que cuando no tuvieron (Tipo 1 $t= -17,79$ gl= 2438 $p< 0,001$. Tipo 2 $t= -5$ gl= 4648 $p< 0,001$. Tipo 3 $t= -5,13$ gl= 257 $p< 0,001$), excepto para los frutos tipo 4 donde no hubo diferencias del volumen con o sin agallas (Tipo 4 $t= 1,44$ gl= 440 $p= 0,15$) (Fig. 11).

El volumen de los frutos agallados tipo 1, no varió entre las dos poblaciones ($F= 0,86$ gl= 1 $p= 0,355$), pero si entre los individuos de cada

población ($F= 6,68$ $gl= 36$ $p< 0,001$). El volumen de los frutos tipo 1 de los individuos muestreados varió desde los 0,14 a 1,37 cm.

El volumen de los frutos tipo 2, 3 y 4 varió dentro de los individuos de cada población (Tipo 2 $F= 13,12$ $gl= 49$ $p<0,001$. Tipo 3 y 4 $F= 4,02$ $gl= 17$ $p< 0,001$). Para el estado 2 el volumen de los frutos varió entre los individuos desde los 0,29 cm, hasta 6,09 cm, y para los estados 3 y 4 desde los 0,44 cm, hasta los 2,39 cm. En la población de Escazú el volumen promedio fue mayor (Tipo 2 $1,21 \pm 0,55$. Tipo 3 $1,61 \pm 0,42$. Tipo 4 $1,27 \pm 0,2$) que en la población de Zurquí (Tipo 2 $0,89 \pm 0,31$. Tipo 3 $1,02 \pm 0,38$. Tipo 4 $1,03 \pm 0,36$) para todos los estados de desarrollo (Tipo 2 $F= 11,91$ $gl= 1$ $p< 0,001$. Tipo 3 y 4 $F= 6,32$ $gl= 1$ $p= 0,016$).

Los frutos sanos tipo 1 de los individuos de Escazú presentan promedios de volumen mayor, que los individuos de Zurquí (Población: $F= 11,66$ $gl= 1$ $p= 0,01$). Hay poca variación entre de los individuos de las dos poblaciones (Árboles $F= 2,4$ $gl= 51$ $p < 0,001$) (Zurquí $CV= 0,27$. Escazú $CV= 0,22$). Los frutos sanos tipo 2, 3 y 4 presentaron diferencias del volumen entre los individuos de cada población (Tipo 2 $F= 2,29$ $gl= 48$ $p< 0,001$. Tipo 3 y 4 $F= 2,66$ $gl= 43$ $p< 0,001$). Sin embargo no encontré diferencias entre poblaciones (Tipo 2 $F= 1,14$ $gl= 1$ $p= 0,286$. Tipo 3 y 4 $F= 1,42$ $gl= 1$ $p= 0,283$).

Encontré que el número promedio de semillas disminuye significativamente cuando los frutos tienen agallas, en todos los estados de desarrollo ($t= -7,73$ $gl= 476$ $p<0,001$) (Fig. 12). El número promedio de semillas para los frutos con agallas tipo 1 y 2 es similar entre las dos poblaciones (Tipo 1 $F= 2,51$ $gl= 1$ $p= 0,117$. Tipo 2 $F= 4,04$ $gl= 1$ $p= 0,05$), pero no entre los individuos de ambas poblaciones para los frutos tipo 1 y 2 (Tipo 1 $F= 2,96$ $gl=$

15 $p < 0,001$. Tipo 2 $F = 4,24$ $gl = 34$ $p < 0,001$). Hubo mayor variación en la producción de semillas de los frutos tipo 1 dentro de los individuos la población de Zurquí ($CV = 0,58$. Escazú $CV = 0,34$). Para los frutos tipo 3 y 4 la muestra fue muy pequeña para examinar estadísticamente las diferencias entre poblaciones e individuos.

Variación Temporal de la Infección de frutos

La cantidad de árboles con y sin agallas varió a través de los meses de muestreo ($D_{max} = 0,54$ $p < 0,05$). Para ambas poblaciones hubo más árboles que presentaron frutos con agallas entre Agosto y Noviembre (Fig. 13). La población de Zurquí a lo largo de todo el año tuvo árboles con frutos que presentaron agallas, aunque su número disminuyó entre Diciembre y Abril. Para ambas poblaciones hubo más árboles con agallas en la estación lluviosa que en la seca ($t = -3,22$ $gl = 22$ $p = 0,004$) (Fig. 14).

Para la población de Zurquí encontré una variación temporal de larvas y adultos en los meses de muestreo ($D_{max} = 0,70$ $p < 0,025$), sin embargo tomando en cuenta las pupas en el análisis no encontré ninguna variación ($D_{max} = 0,60$ $p > 0,100$). Las larvas se produjeron en dos épocas del año, entre Enero y Abril, y entre Julio y Agosto. Las larvas tipo A fueron más abundantes en Enero y Julio, las tipo B en Febrero y Agosto y las tipo C en Marzo y Agosto.

Encontré más pupas entre Marzo y Abril, y en Agosto. Para los adultos obtuve una muestra de más meses en el 2005, y un análisis por separado mostró variación en la cantidad de adultos a través de los meses ($D_{max} = 0,75$

$p < 0,001$). Hubo más adultos en Abril ($N = 203$), y entre Setiembre y Noviembre ($N = 467$), que fueron los meses donde hubo más árboles con frutos (Fig. 15).

Para la población de Escazú también encontré variación temporal en la cantidad de larvas, pupas y adultos entre los meses de muestreo ($D_{max} = 0,54$ $p < 0,5$). Las larvas fueron más abundantes de Agosto a Noviembre y todos los estados de larva tuvieron un pico de abundancia en Octubre. Aunque la muestra de pupas fue muy pequeña, encontré más entre Agosto y Noviembre, con un pico de abundancia también en Octubre.

Los adultos fueron más abundantes en los muestreos del 2005 ($N = 225$) en comparación con el 2006 ($N = 22$) ($\chi^2 = 166,84$ $gl = 1$ $p < 0,001$). En el año 2006 aunque la mayoría de los árboles tuvieron frutos la cantidad de adultos que emergieron disminuyó (Fig. 16). La cantidad de adultos también varió entre los meses de muestreo ($D_{max} = 0,57$ $p < 0,001$), en general fueron más abundantes de Agosto a Octubre (Fig. 16).

Encontré diferencias entre el porcentaje de adultos de *Allorhogas* y parasitoides que emergieron de los frutos para cada población ($\chi^2 = 22,72$ $gl = 1$ $p < 0,001$). En el Zurquí emergieron mayor cantidad de adultos de *Allorhogas* que en Escazú (Fig. 17). El porcentaje de parasitismo para las larvas de *Allorhogas* en la población del Zurquí fue de un 44%, menor que para la población de Escazú donde un 55% fueron parasitados (Fig. 17). Emergieron mayor cantidad de individuos de *Tetrastichinae*, de los frutos, y una menor cantidad de los Eulophidae sin identificar ($\chi^2 = 980,77$ $gl = 5$ $p < 0,001$) (Fig. 18).

Discusión

Agallas y su efecto en el desarrollo de los frutos

Parece que el inductor está desarrollando principalmente las agallas cerca del eje central o en los septos del fruto, lo que coincide con lo observado en el estudio anatómico de Hidalgo (comunicación personal). El eje central y los septos del fruto son regiones donde hay conexión vascular, según Hidalgo (sin publicar) el inductor probablemente oviposita en estas regiones porque son zonas de crecimiento lo cual podría permitir la manipulación de los tejidos. De esta manera el inductor desviar más recursos de la planta hacia la agalla y no hacia otras semillas. Por esta razón es posible que las semillas no adquieran suficientes recursos para desarrollarse en comparación con la agalla, y por eso se abortan más semillas en frutos con agallas, que en frutos sanos.

Algunas agallas eran diferentes de las otras agallas. Estas parecían estar desarrollando en las semillas. El desarrollo de agallas en semillas ya es conocido para otras especies de *Allorhogas*: *A. dyspitus* induce agallas en semillas de *Pithecellobium tortum* (Macêdo y Monteiro 1989), y se han observado individuos de *Allorhogas* sp. desarrollando agallas en semillas de *Miconia longifolia* y *M. afiniss* (Chacón comunicación personal). Sin embargo, para determinar si las agallas que parecen estar desarrollando en semillas eran diferentes de las agallas del eje central y septos, se debe realizar un estudio anatómico detallado sobre la composición de los tejidos de ambos tipos de agallas.

Posiblemente encontré más agallas en frutos en estado inmaduro (1 y 2) (Fig. 10), porque para el inductor puede ser más ventajoso ovipositar cuando el tejido se encuentra en crecimiento porque podría ser más manipulable que un tejido completamente desarrollado. Debido a que en las etapas de desarrollo hay división, crecimiento de los tejidos y flujo de nutrientes, mientras que en los estados maduros el fruto ya ha alcanzado su máximo desarrollo (Flores 1994).

El que los frutos agallados tengan un volumen mayor que los frutos sanos posiblemente esté relacionado con la estimulación del tejido por parte del inductor cuando simula ser una semilla. Debido a que el inductor canaliza una gran cantidad de nutrientes hacia la agalla, el tejido afectado aumenta de tamaño, lo que en consecuencia incrementa también el volumen del fruto. Por esto entre mayor fue el número de agallas en el fruto mayor fue el volumen del mismo.

La variación en el tamaño y la cantidad de semillas de los frutos sanos y con agallas entre los árboles de ambas poblaciones, podría estar relacionada con la cantidad de recursos que los árboles tienen disponibles para la reproducción. Podría ser que si algunos individuos producen mayor cantidad de frutos en comparación a otros, la repartición de recursos sea desigual entre los individuos de la población. En los individuos que producen menos frutos los recursos se repartirían entre menos frutos, lo que podría favorecer un volumen mayor y más semillas. Mientras que en los individuos que producen más los recursos se repartirían entre más frutos y el tamaño podría ser menor.

Aunque no pude medir el aborto de frutos si encontré evidencia de que los individuos están abortando los frutos con agallas. El que la mayoría de los frutos en estado maduro (3 y 4) no presentaran agallas (Fig. 10), es evidencia

de que los frutos con agallas no maduran y por lo tanto no permanecen en la planta. Por que como las agallas no desaparecen del tejido aún cuando el insecto las ha abandonado (Hanson comunicación personal), muchos de los frutos maduros deberían presentar agallas vacías, sin embargo esto no fue lo que observé. También los huecos que abren los adultos en los frutos cuando salen podrían servir como canales de comunicación externa que facilitarían la entrada de microorganismos dentro del fruto, que eventualmente podrían provocar un aborto (Macêdo et al. 1998).

También los frutos con agallas desechan una gran cantidad de semillas lo que puede detener el crecimiento del fruto, debido a que las semillas producen varios reguladores de crecimiento necesarios para el desarrollo (Flores 1994). Sin estos reguladores el fruto no va madurar, y al no tener semillas viables que se puedan desarrollar lo más probable es que sea abortado por la planta.

Floración, Fructificación y Variación Temporal del Inductor

La fructificación y la reproducción de *Allorhogas* están claramente ligados con las estaciones climáticas. La disminución en la producción de frutos en ambas poblaciones se da durante la época seca. En Escazú la producción de frutos finaliza en Diciembre que es cuando las lluvias disminuyen (Cuadro 2). En Zurquí a pesar de que los árboles fructifican todo el año, también hay una disminución de la producción de frutos entre Diciembre y Abril (Fig. 14) que corresponden a los meses con mayores precipitaciones (Cuadro 1). Durante la época seca las condiciones ambientales son diferentes, el promedio de

precipitaciones cambia, en el caso de la población de Zurquí aumenta en comparación con los otros meses del año; y en Escazú disminuye (cuadros 1 y 2). También cambia el potencial de agua en el suelo, la humedad relativa (Flores 1999), la temperatura, la duración de los días, entre otros (Coen 1991). La combinación de estos factores puede generar condiciones poco favorables para el desarrollo de los frutos. Por ejemplo, el crecimiento de los frutos requiere acumulación de agua y carbohidratos, la tasa de acumulación del material va depender del balance de flujos de ingreso y salida (Flores 1999). Si las condiciones son muy secas o muy lluviosas, la tasa de acumulación de líquido va ser mucho menor o mayor. Bajo estas condiciones adversas la planta posiblemente utilizará los recursos disponibles para supervivencia y no para reproducción. También para las plantas en la población de Escazú fructificar en época lluviosa podría ser conveniente (en comparación con la época seca) por que las lluvias pueden favorecer la rápida germinación de las semillas y el crecimiento de las plántulas (Umaña 1988). En el caso de la población de Zurquí fructificar en la época seca puede ser desfavorable, debido a que el exceso de lluvias podría favorecer el crecimiento de patógenos que podrían acelerar la descomposición de las semillas y de las plántulas.

El producir frutos de manera continua todo el año tiene la ventaja para el inductor en la población de Zurquí de que se pueden producir adultos al menos 2 veces al año. Mientras que en la población de Escazú la mayor parte de los adultos se producen solo una vez por que los árboles solo fructifican en la época lluviosa (Fig. 16).

Las larvas en ambas poblaciones se producen en mayor cantidad al inicio del periodo de fructificación por que los frutos están menos desarrollados

y son más fáciles de manipular. Posiblemente las larvas completan su desarrollo en uno o dos meses, debido a que los adultos comienzan a salir luego de este período de tiempo. El bajo número de pupas en los frutos, sugiere que el período de pupación es más corto que el larval (que consta de al menos tres etapas).

El que la producción de adultos de la población de Escazú en el año 2006 disminuyera en comparación con la del 2005, indica que algún fenómeno afectó el desarrollo de los adultos durante el segundo año. Esto debido a que la cantidad de larvas en los frutos no varió de un año a otro. Por lo tanto sería recomendable hacer una investigación, sobre los factores que podrían causar mortalidad en las larvas de *Allorhogas*, (aparte del parasitismo) para conocer bajo qué condiciones la población es más susceptible a sufrir mortalidad.

Fitofagia en Allorhogas

De acuerdo con los estudios que se han realizado sobre la fitofagia en la familia Braconidae (Macêdo y Monteiro 1989, Marsh 1991, Infante et al. 1995, Ramírez y Marsh 1996, Austin y Dangerfield 1998, Wharton y Hanson 2005), se cree que la inducción de agallas ha surgido al menos tres veces independientemente en *Allorhogas*, *Monitoriella* y *Mesostoa*, debido a que estos géneros no están relacionados uno con el otro. Mesotoinae y *Monitoriella* solo presentan especies inductoras de agallas, mientras que *Allorhogas* presenta especies parasitoides (*Allorhogas pylarophagus* Melton y Browning 1986, Harbison et al. 2001), fitófagos (*Allorhogas dyspistus* Macêdo y Monteiro 1989, Macêdo et al. 1998) y posiblemente inquilinos (Hanson y Gauld 2006).

También los inductores de agallas en *Allorhogas* se asocian con un rango más amplio de hospederos (Fabaceae, Melastomataceae y Bignoniaeae) (Wharton y Hanson 2005), mientras que *Mesostoinae* y *Monitoriella* mantienen relaciones muy restringidas con sus hospederos (*Banksia* y *Philodendron*). Por lo tanto parece que la fitofagia en *Allorhogas* pudo seguir un camino diferente a la de otros braconidos debido a los diferentes tipos de hospederos y a las diferentes estrategias biológicas que existen en el género.

Se sabe poco sobre la biología de los *Allorhogas* parásitos, el caso más estudiado ha sido el de *A. pylarophagus*, donde el hospedero es una especie de Lepidóptero que se alimenta del tejido de la caña de azúcar (Melton y Browning 1986). *A. dyspitus* que induce agallas en semillas de *Pithecellobium tortum* y la especie de *Allorhogas* aquí estudiada, tienen semejanzas en cuanto a su biología inductora, a pesar de que los hospederos de ambas especies pertenecen a diferentes familias. Ambos inducen agallas en frutos, mientras que *Monitoriella elongata* y *Mesostoa kerri* hacen agallas en las hojas de sus plantas hospederas. Las agallas de *A. dyspitus* también son mayormente producidas en frutos inmaduros cuando la testa de las semillas es suave y hay presencia de tejido meristemático. Aunque Macêdo et al. (1998) no mencionan el aborto de semillas, si mencionan que las semillas con agallas tienen menor probabilidad de germinar, aun cuando el inductor la mantiene viva.

Allorhogas sp. y *A. dyspitus* tienen un efecto en la reproducción de sus plantas hospederas. El efecto de *A. dyspitus* es más severo por que atacan un 100% de las semillas en la planta. Mientras que *Allorhogas* sp. ataca aproximadamente un 40% de los frutos en la planta. La similitud en la biología

de ambas especies de *Allorhogas*, sugiere que la fitofagia ha evolucionado una vez en el género aunque con estrategias diferentes en ambas especies.

Para el caso de *Allorhogas* sp. probablemente la fitofagia fue el resultado de atacar primeramente un hospedero inductor de agallas, debido a que la infección se da tanto en la semilla como en el tejido interno del fruto. Según Flores et al. (2005) la fitofagia en la familia Braconidae pudo evolucionar de parasitoides que tenían como hospederos a escarabajos depredadores de semillas o avispas inductoras de agallas como miembros de la familia Cynipidae. Los hábitos fitófagos pudieron surgir cuando las larvas de parasitoides comenzaron a alimentarse del tejido de las agallas y de las semillas, debido al valor nutritivo de los tejidos, incorporándolos finalmente en su dieta. Debido a que los individuos de *Allorhogas* sp. todavía son generalistas en cuanto al lugar del fruto dónde desarrollan la agalla podría ser que la fitofagia de esta especie es reciente, debido a que los inductores de agallas tienden a especializarse en un tejido específico (*A. dyspitus* en semillas, *Mesostoinae* y *Monitoriella* en hojas). Sin embargo para comprender mejor el camino hacia la fitofagia en este género es importante estudiar mejor los tejidos implicados en la infección, e investigar sobre otras especies en el género, y contar con un árbol filogenético para determinar similitudes y diferencias en la biología inductora de las especies.

Cuadro 1. Promedio de precipitación (mm) para los años 2005 y 2006 para la Estación Cerro Zurqui del Instituto Costarricense de Electricidad (ICE).*

Año	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	Total
2005	1832,9	769,6	142,5	694,1	464,2	358,2	350,6	403,7	342,1	96,4	772,8	552,3	6779,4
2006	1253,4	585,1	647,1	355	400	545,5	625,3	430,1	447,4	335,5	616,8	733,5	6974,7

*Fuente Centro de Servicios de Estudios Básicos de Ingeniería del ICE.

Cuadro 2. Promedio de precipitación (mm) para los años 2005 y 2006 para la Estación Cerro Escazú del Instituto Costarricense de Electricidad (ICE).*

Año	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	Total
2005	13,8	10,2	41,6	18,5	143,6	308,9	92,7	181,8	277,7	501,4	146,6	12,3	1749,1
2006	5,1	0	0	12,2	240,5	386,7	420,3	172,1	249	237,9	240,9	21,8	1986,5

*Fuente Centro de Servicios de Estudios Básicos de Ingeniería del ICE.

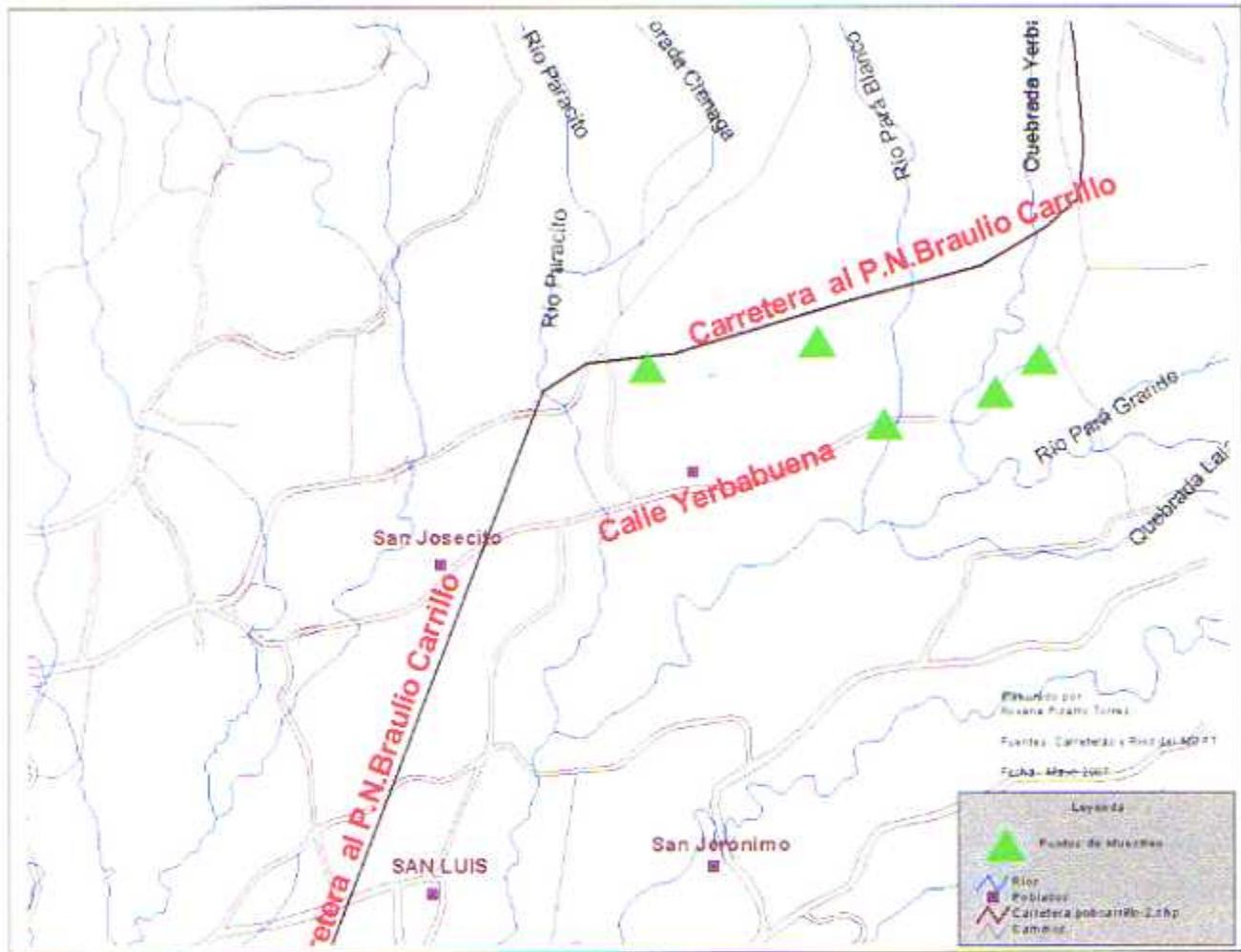


Figura 1. Localización del área de muestreo de Zurquí en la Hoja cartográfica de Barva.

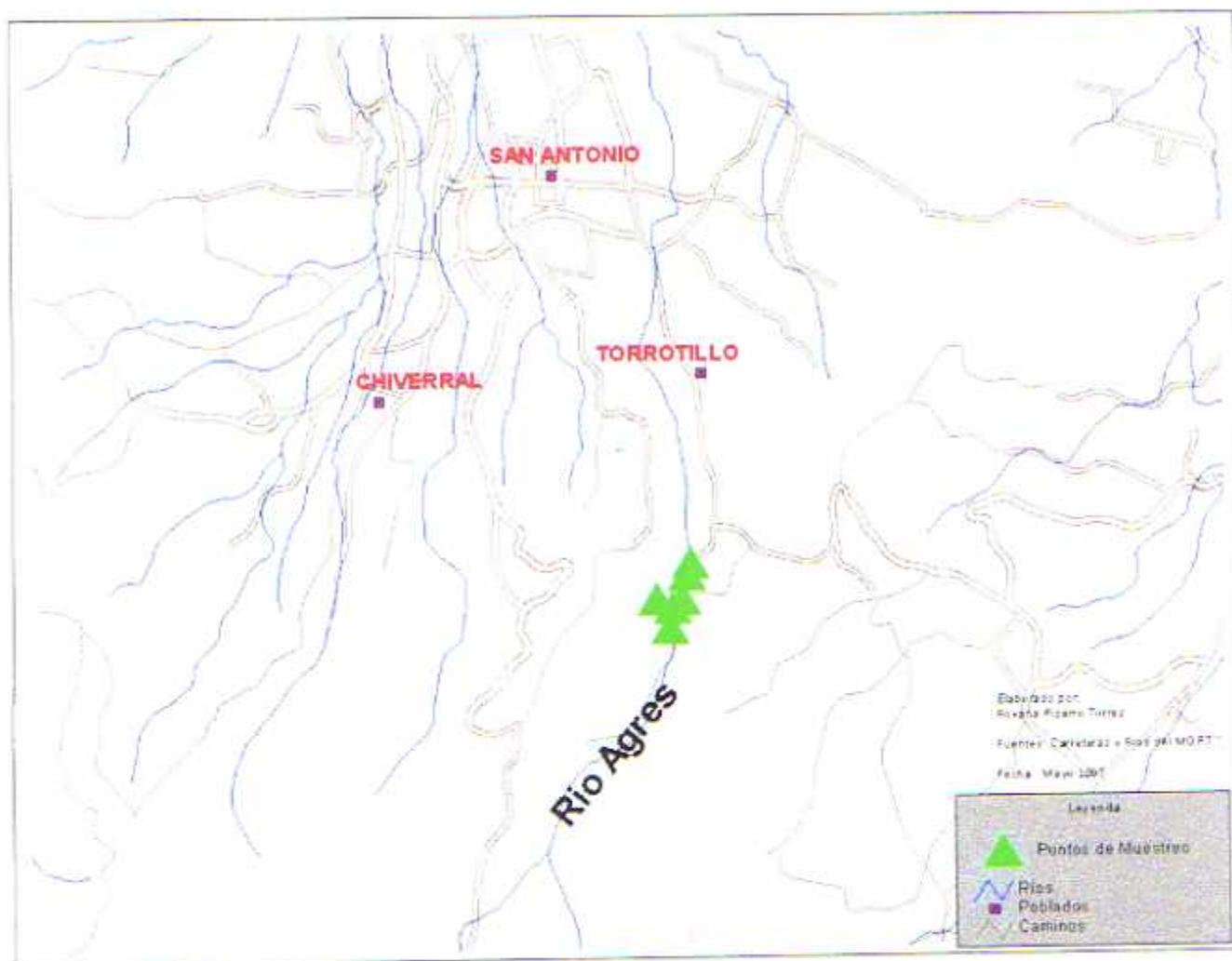


Figura 2. Localización del área de muestreo de Escazú en la Hoja cartográfica Abra.

A)



B)



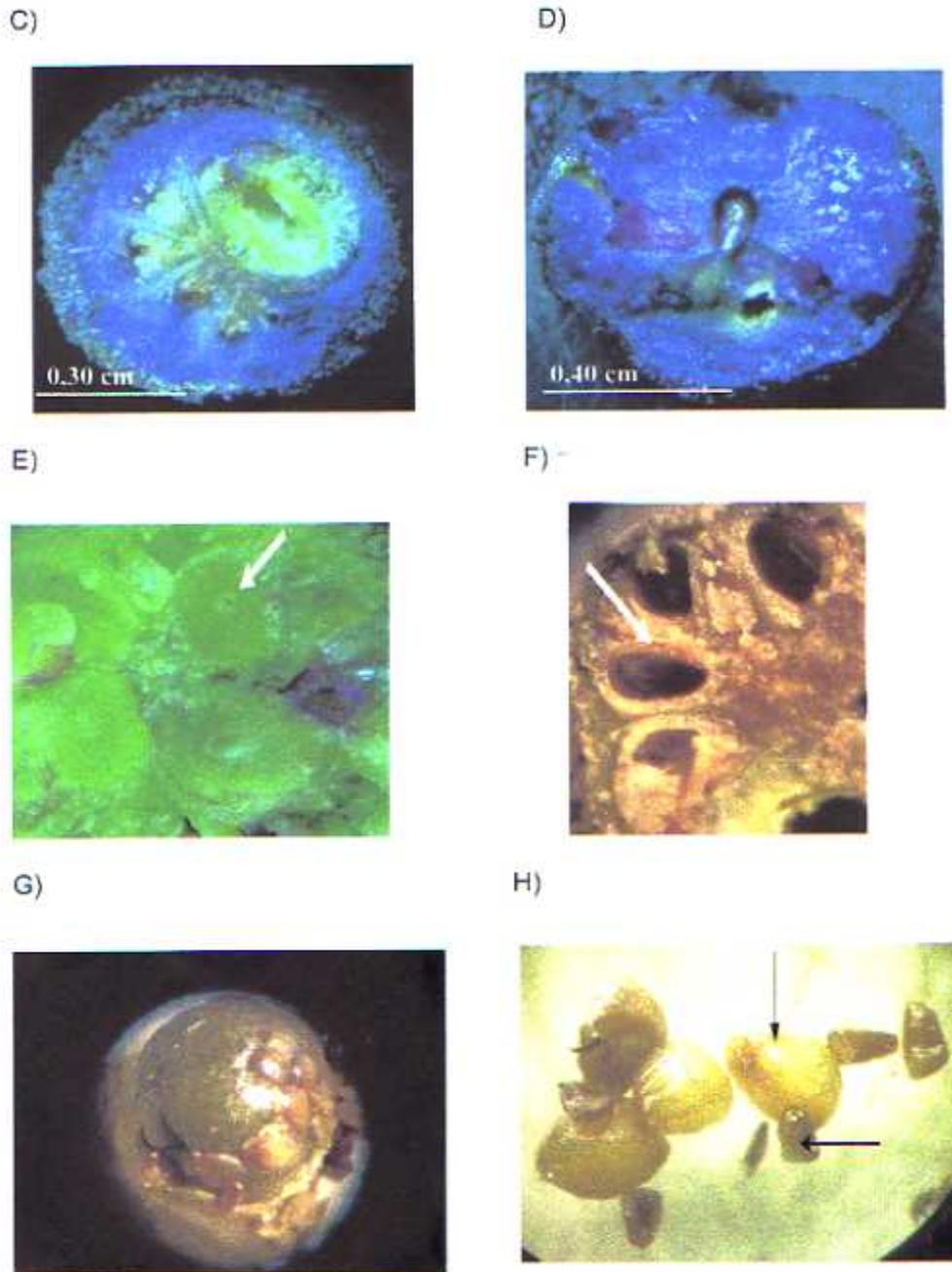


Figura 3. A) Fruto tipo 1 sano. B) Fruto tipo 2 sano. C) Fruto tipo 3 con agalla. D) Fruto tipo 4 con agalla. E) Agallas tipo A ubicadas cerca del eje central del fruto. F) Agallas desarrollándose en semillas. G) Agalla vista externamente. H) Semillas sanas y semillas abortadas (pequeñas) de un mismo fruto, imagen tomada de Hidalgo (sin publicar). Todas las imágenes fueron tomadas desde un estereoscopio 40x.

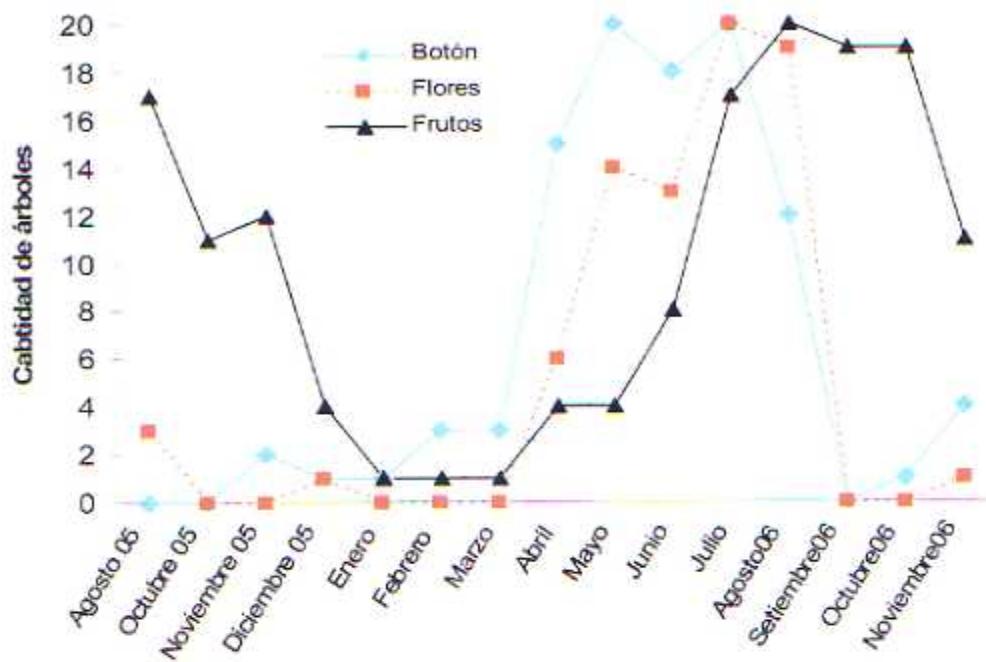


Figura 4. Floración y fructificación para la población de Escazú para los meses de muestreo en los años 2005 y 2006.

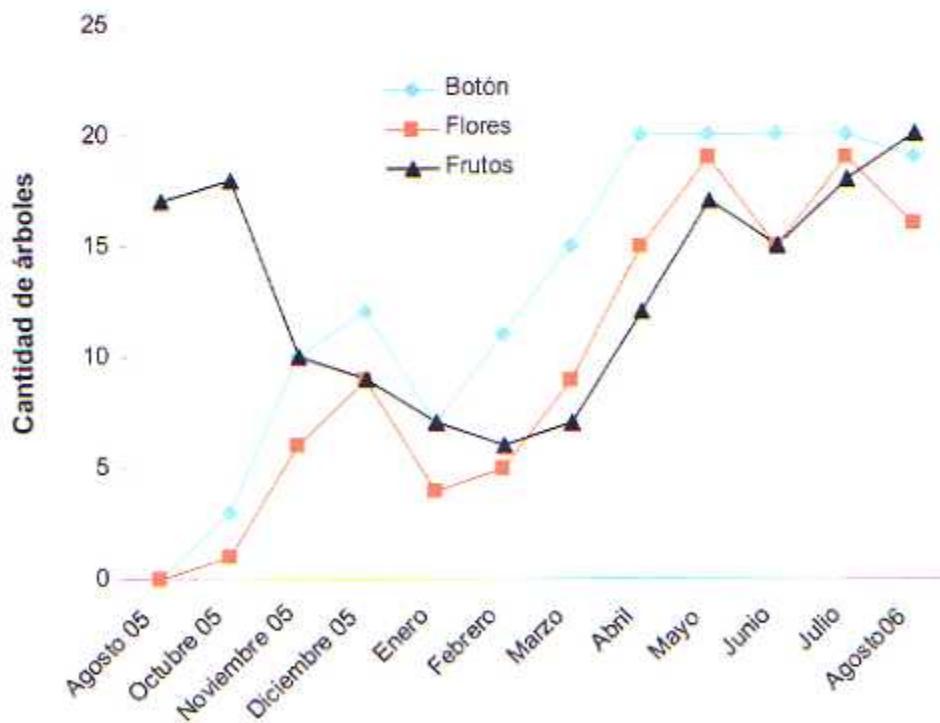


Figura 5. Floración y Fructificación para la población de Zurquí para los meses de muestreo en los años 2005 y 2006.

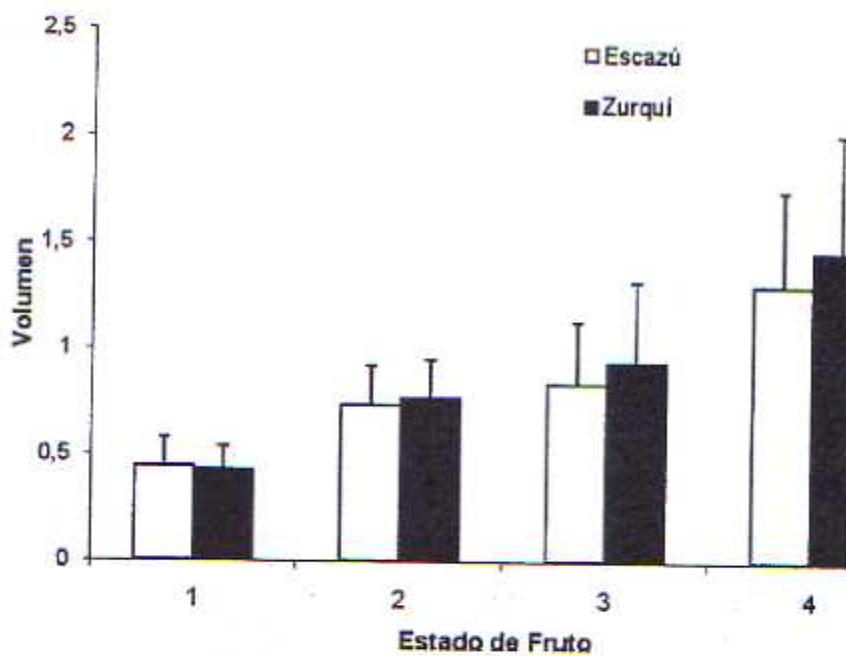


Figura 6. Tamaño promedio y desviación estándar para los diferentes estados de frutos en cada población. E= Escazú y Z= Zurquí.

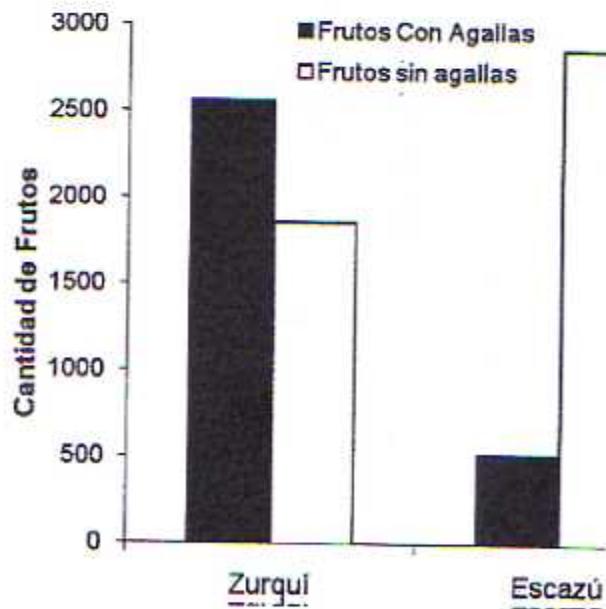


Figura 7. Cantidad de frutos con y sin agallas para las poblaciones de Zurquí y Escazú.

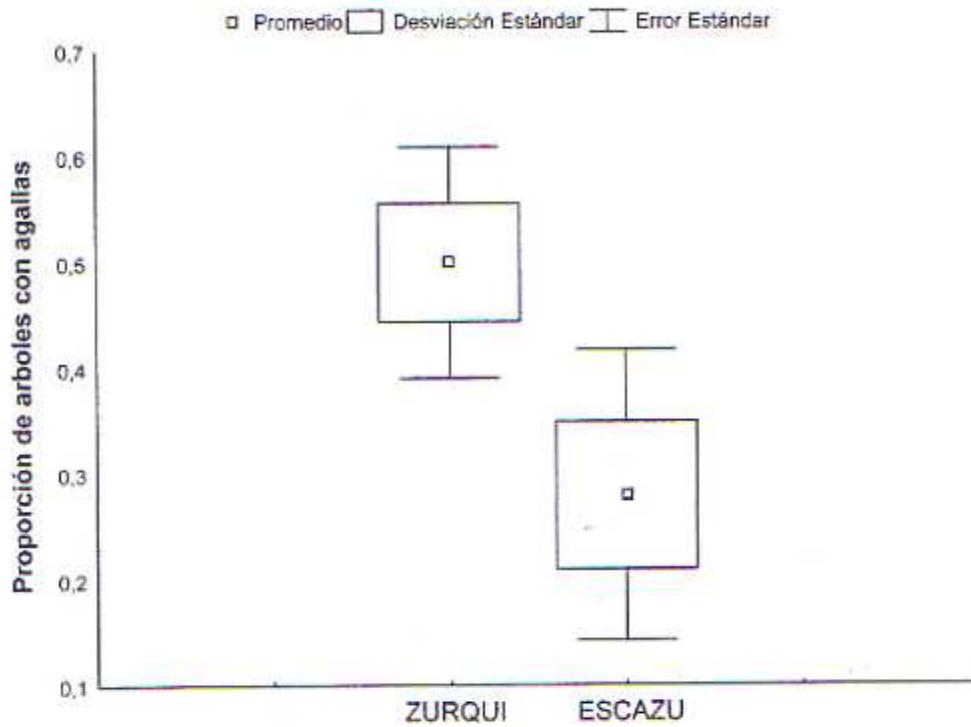


Figura 8. Proporción de árboles con agallas de las 18 recolectas de frutos para las poblaciones de Zurqui y Escazú.

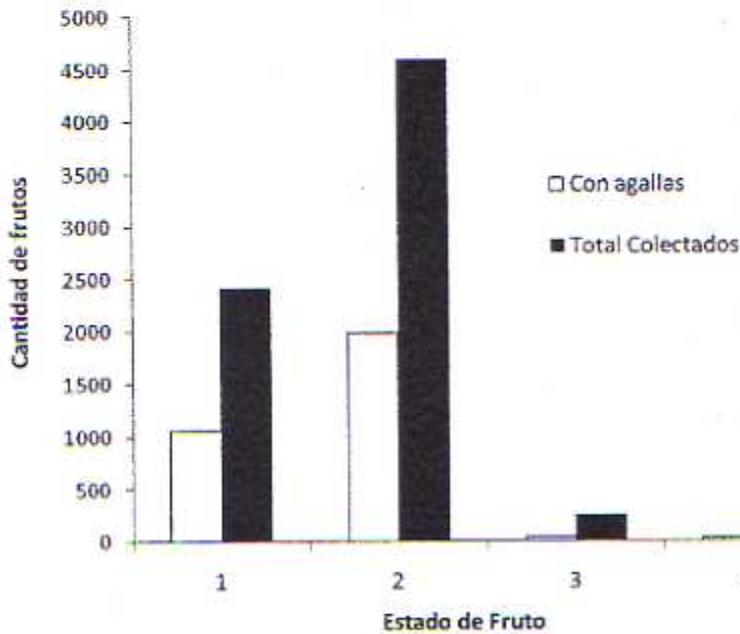


Figura 9. Cantidad de frutos recolectados en total y con agallas para ambas poblaciones para cada estado de desarrollo de los frutos.

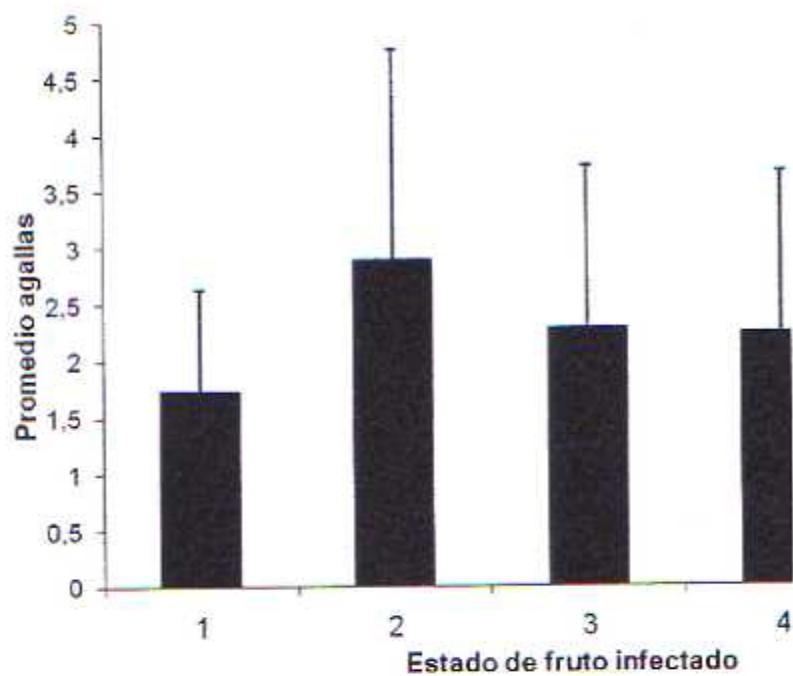


Figura 10. Promedio y Desviación Estándar de la cantidad total de agallas por fruto, para todos los frutos infectados de ambas poblaciones para cada estado de desarrollo.

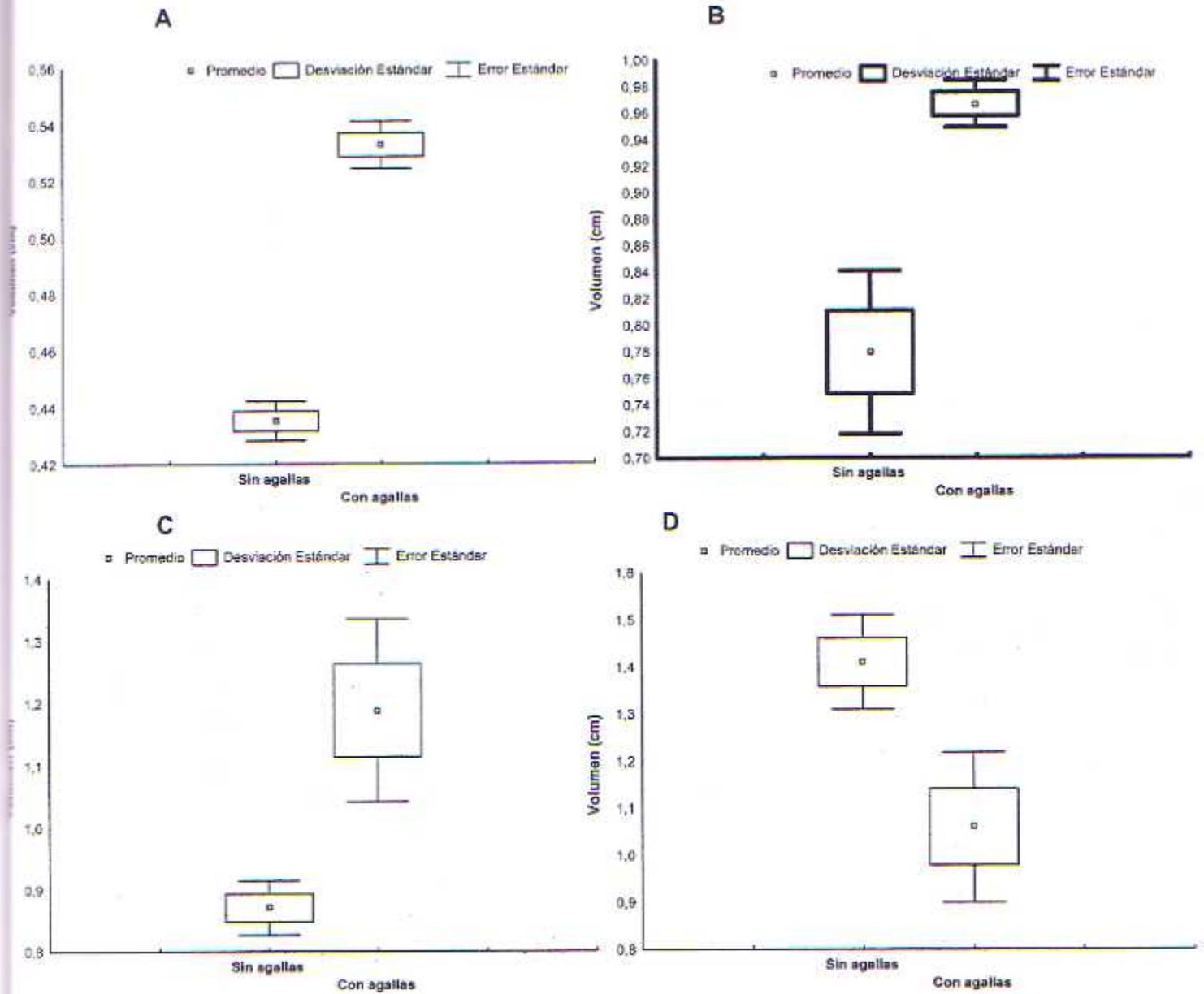


Figura 11. Volumen de frutos con y sin agallas, para los cuatro estados de desarrollo (A= tipo 1, B= tipo 2, C= tipo 3, d= tipo 4).

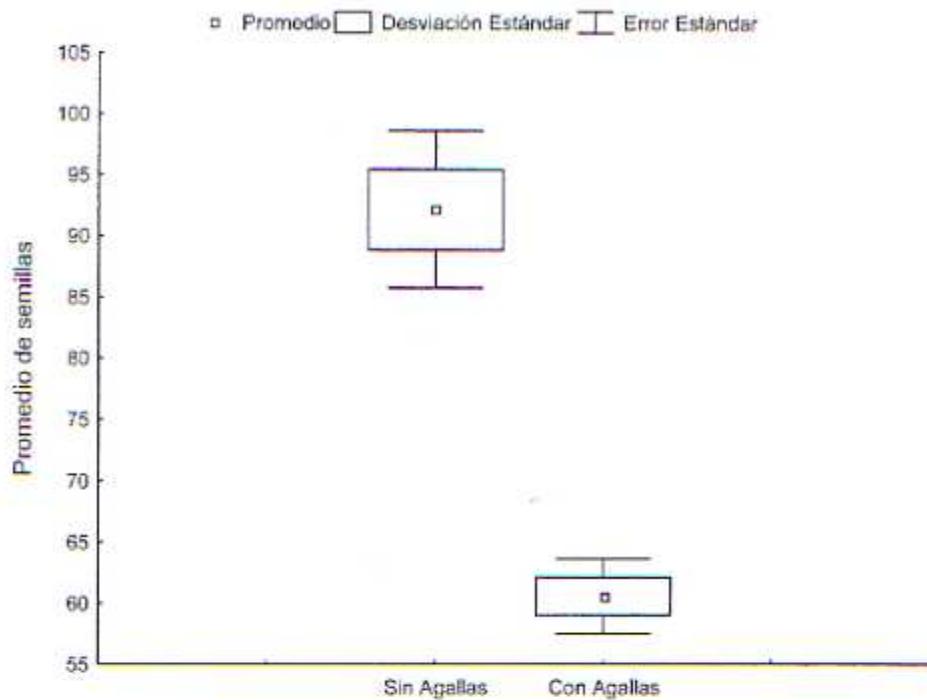


Figura 12. Promedio de semillas para todos los frutos con y sin agallas para ambas poblaciones.

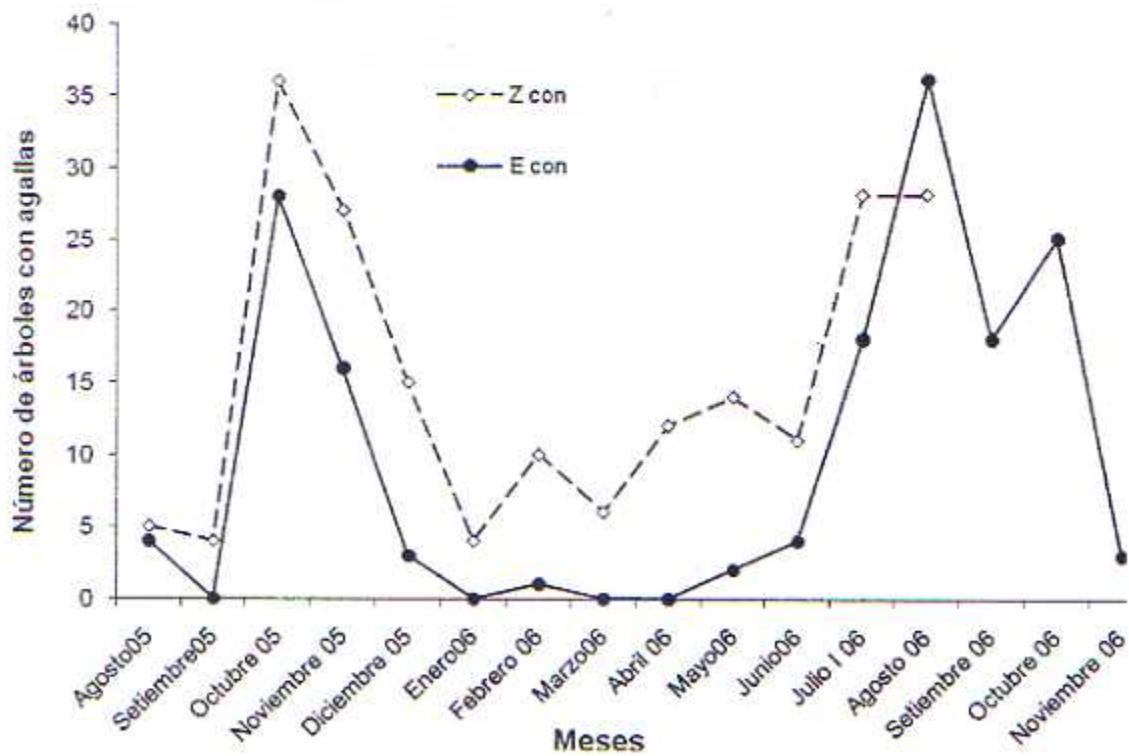


Figura 13. Cantidad de árboles con frutos con agallas en los meses de muestreo para las poblaciones de Zurquí y Escazú.

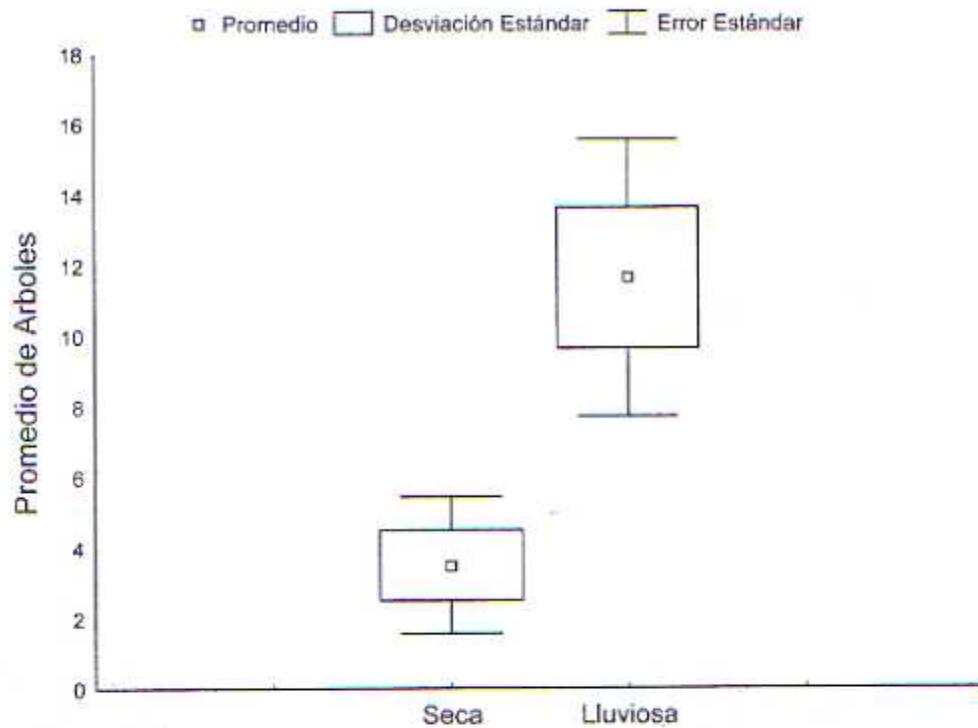


Figura 14. Promedio de árboles con frutos con agallas para la estación seca y lluviosa, en ambas poblaciones de estudio.

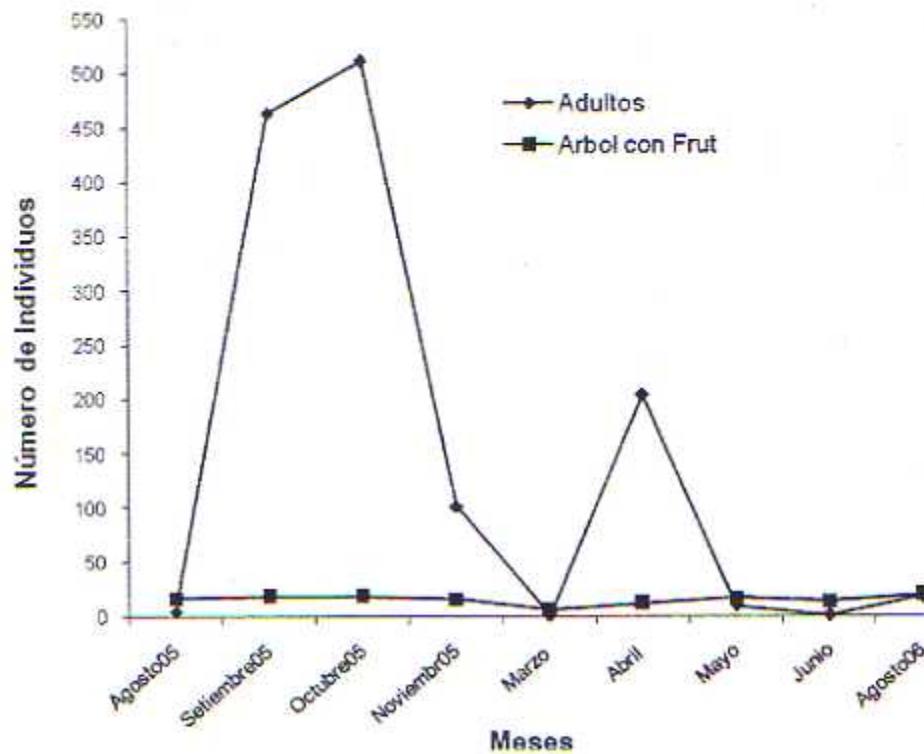


Figura 15. Cantidad de adultos de *Allorhogas* y árboles con frutos a través de los meses de muestreo para la población de Zurquí.

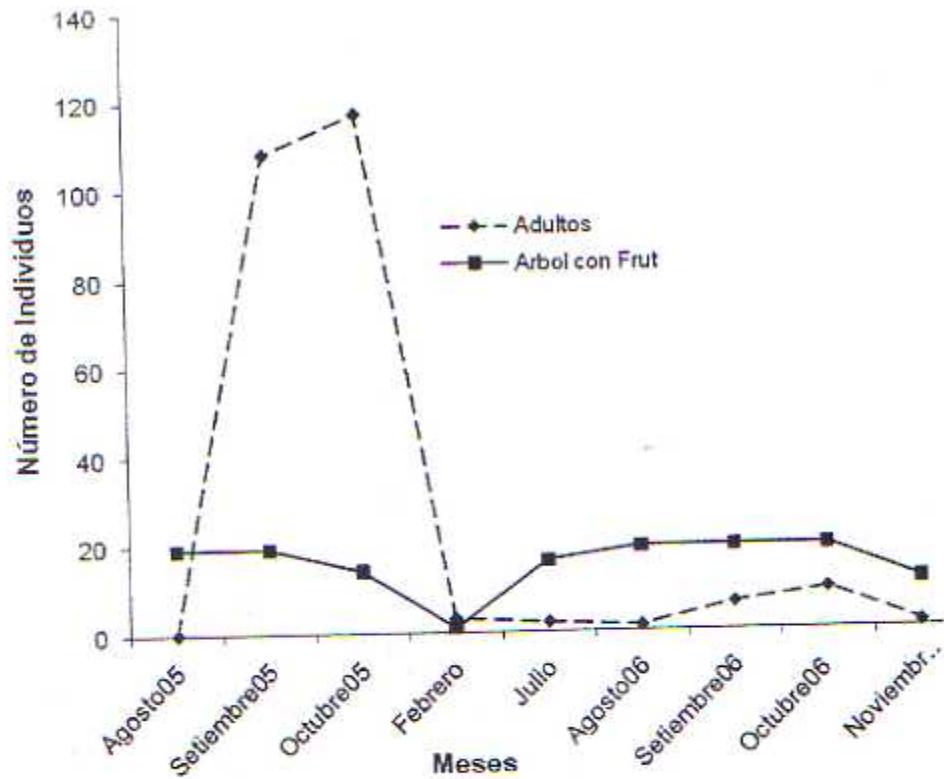


Figura 16. Cantidad de adultos de *Allorhogas* y árboles con frutos a través de los meses de muestreo para la población de Escazú.

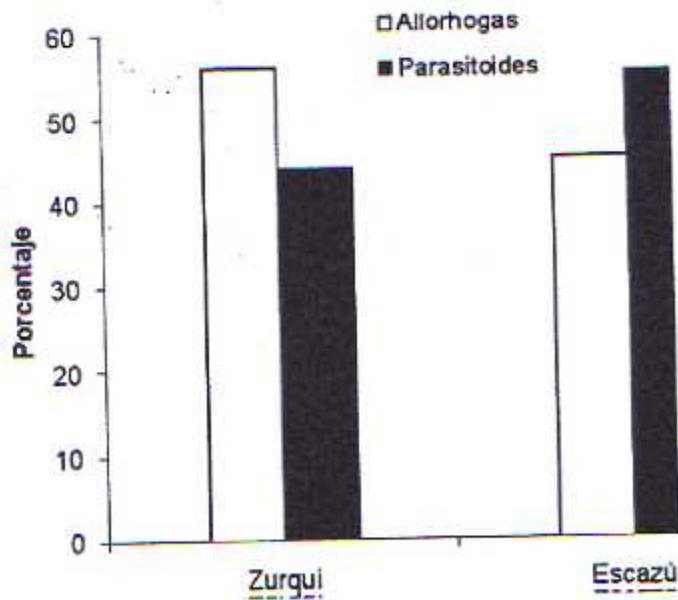


Figura 17. Porcentaje de adultos de *Allorhogas* y parasitoides que emergieron de los frutos para las poblaciones de Zurquí y Escazú.

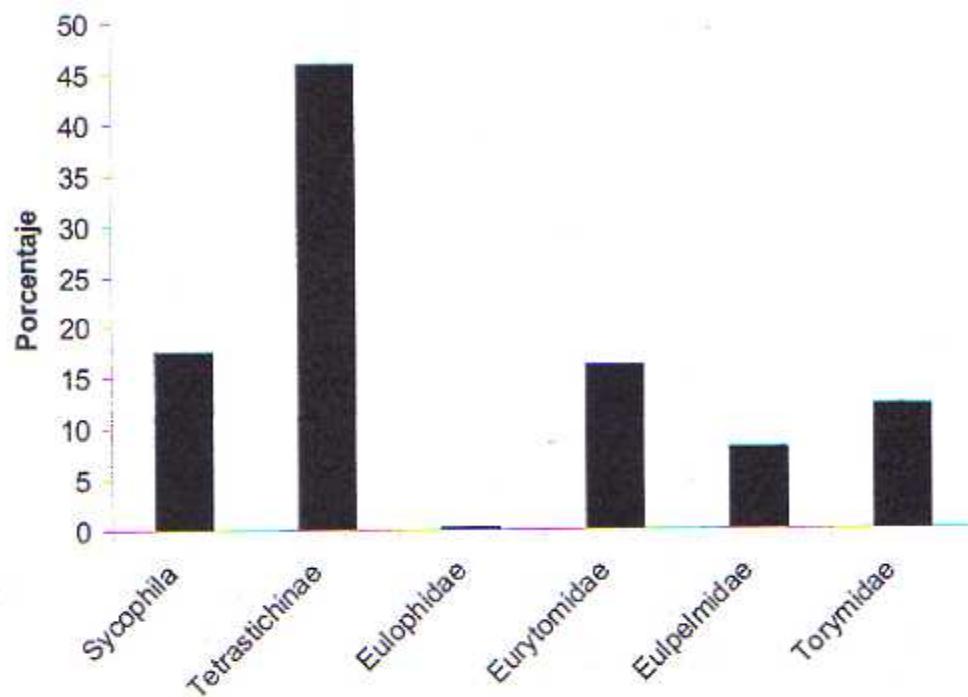


Figura 18. Porcentaje de adultos parasitoides encontrados en los frutos para ambas poblaciones.

Referencias

- Austin, A. D y P.C. Dangerfield. 1998. Biology of *Mesostoa kerri* Austin and Warton (Insecta: Hymenoptera: Braconidae: Mesostoinae), an endemic Australian wasp that causes stem galls on *Banksia marginata* Cav. Australian Journal of Botany. 46: 559- 569.
- Coen, E. 1991. Capítulo 3: El clima. En: Janzen, D.H (Ed.); A.M. Chavarría (Tr.). 1991. Historia Natural de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica. Costa Rica. Pp. 35-45.
- Duan, J y H. Messing. 1999. Effects of origin and experience on patterns of host acceptance by the opiine parasitoid *Diachasmimorpha tryoni*. Ecological Entomology. 24: 284-291.
- Flores, E. 1999. La Planta estructura y función. Volumen II. Editorial Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica. 810 p.
- Flores, S., J. Nassar y D. Quicke. 2005. Reproductive phenology and pre-dispersal seed- feeding in *Protium tovarense* (Burseraceae), with a description of the first known phytophagous "*Bracon*" species (Hymenoptera: Braconidae: Braconinae). Journal of Natural History. 39: 3663- 3685.

- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. Turrialba. 24: 422-423.
- Hanson, P y I.D Gaud. 2006. Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute. 77: 1-997.
- Harbison, J., J. Crisostomo, S. L. Fabritus, R.R. Saldaña, B.C. Legaspi y A. Enkegaard. 2001. Effects of age and host number on reproductive biology of *Allohorgas pyralophagus* (Hymenoptera: Braconidae) attacking the Mexican Rice Borer (Lepidoptera: Pyralidae). Environmental Entomology. 30: 129-135.
- Infante, F., P. Hanson y R. Wharton. 1995. Phytophagy in the genus *Monitoriella* (Hymenoptera: Braconidae) with description of new species. Annals of the Entomological Society of America. 88: 406-415 p.
- Jiménez, Q., A. Estrada, A. Rodríguez y P. Arroyo. 1999. Manual Dendrológico de Costa Rica. Segunda edición. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. 150p.
- Macêdo, M y R. Monteiro. 1989. Seed predation by a Braconid wasp, *Allorhogas* sp. (Hymenoptera). Journal of the New York Entomological Society. 97: 358- 362.

- Macêdo, M., M. Pimentel y R. Cardoso. 1998. Response of *Pithecellobium tortum* Martius (Leguminosae) seeds to the attack of the Phytophagous braconid *Allorhogas dyspistus* Marsh (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Hymenoptera Research*. 7: 274-279.
- Marsh, P.M. 1991. Description of phytophagous doryctine braconid from Brazil (Hymenoptera: Braconidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 93: 358- 362.
- Marsh, P.M. 2002. The Doryctinae of Costa Rica (excluding the genus *Heterospilus*). *Memoirs of the Entomological Institute*. 70: 36-50.
- Melton, C.W y H.W. Browning. 1986. Life History and Reproductive Biology of *Allorhogas pyralophagus* (Hymenoptera: Braconidae), a parasite imported for release against *Eoreuma loftini* (Lepidoptera: Pyralidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 79: 402-406.
- Sanabria, I y J. Torres. 1987. Agallas e insectos asociados en plantas de la familia Compositae, en flora espontánea del departamento de Cundinamarca (Colombia). Centro Editorial, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 215p.
- Umaña, G. 1988. Fenología de *Conostegia oerstediana* Berg. Ex Triana y C. *xalapensis* (Bonpl.) D. Don (Melastomataceae) en el Bosque del Niño,

Reserva Forestal de Grecia, Costa Rica. *Brenesia*. 30: 27-37.

Weis, A. E., R. Walton y C.L. Crego. 1988. Reactive plant tissues sites and population biology of gall markers. *Annual Review of Entomology*. 33: 467-486p.

Wharton, R.A y P. Hanson. 2005. Biology and evolution of Braconid Galls Waps (Hymenoptera). En: Raman, A., Schaefer, C.W & Withers, T.M (eds). 2005. *Biology, Ecology and Evolution of Gall- inducing Arthropods*. Science Publishers. New Hampshire. USA. Pp 495-505.



