

GEA, FLORA ET FAUNA

Un caso de convergencia evolutiva en agallas de cinípidos del viejo y nuevo mundo (Hymenoptera Cynipidae)

Samay Bravo-Cuautle¹, Rosa D. García-Martiñón², Uriel M. Barrera-Ruiz³, Betzabeth C. Pérez-Torres¹, Agustín Aragón-García¹, Armando Equihua-Martínez², Edith G. Estrada-Venegas², Mónica Rangel-Villafranco⁴, Silvia Romero-Rangel⁵, Víctor Cuesta-Porta⁶ & Juli Pujade-Villar⁶

¹ Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Instituto de Ciencias. Centro de Agroecología, Maestría en Manejo Sostenible de Agroecosistemas. Edificio VAL 1. Km 1.7 Carr. a San Baltazar Tetela, San Pedro Zacachimalpa. 72960 Puebla, México. A/e: samay.bravocuautle.icuap@viep.com.mx, betzabeth.perez@correo.buap.mx, agustin.aragon@correo.buap.mx

² Colegio de Postgraduados de Montecillo. Posgrado en Fitosanidad, Entomología y Acarología. Carretera México-Texcoco, Km 36.5. 56230 Montecillo, Estado de México (México). A/e: rosa.garcia@colpos.mx, equihuaa@colpos.mx, estradae@colpos.mx

³ Universidad Autónoma Chapingo. División de Ciencias Forestales. Carretera Federal México-Texcoco Km 38.5. 56230 Montecillo. Estado de México (México). A/e: barrera.uriel@colpos.mx

⁴ Universidad Intercultural del Estado de México. Laboratorio de socioecosistemas para la sustentabilidad Desarrollo sustentable Lib. Francisco Villa S/N, Col. Centro. 50640 San Felipe del Progreso, México. A/e: monica.rangel@uiem.edu.mx

⁵ Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Laboratorio de Ecología y Taxonomía de Árboles y Arbustos. Avda. de los Barrios, 1. Los Reyes Iztacala. Tlalnepantla de Baz, Estado de México. A/e: sromero@unam.mx

⁶ Universitat de Barcelona. Facultat de Biologia. Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals. Avda. Diagonal, 645. 08028 Barcelona. Catalunya. A/e: victorcp93@gmail.com, jpujade@ub.edu

Autor para la correspondencia: Juli Pujade-Villar. A/e: jpujade@ub.edu

Rebut: 17.11.2024; Acceptat: 25.11.2024; Publicat: 30.12.2024

Resumen

Se comparan las agallas de *Plagiotrochus quercusilicis* del paleártico occidental y de *Neuroterus fusifex* de México, como un ejemplo de convergencia evolutiva. Se menciona por primera vez que las agallas de *N. fusifex* pueden encontrarse en las hojas. Se citan nuevos huéspedes para *N. fusifex* y se amplía su área de distribución. Se exponen nuevos datos de la biología de *N. fusifex*.

Palabras clave: Hymenoptera, Cynipini, *Neuroterus*, *Plagiotrochus*, agallas, convergencia evolutiva.

Abstract

A case of evolutionary convergence in galls of Old and New World cynipids (Hymenoptera Cynipidae)

The galls of *Plagiotrochus quercusilicis* from the Western Palearctic and *Neuroterus fusifex* from Mexico are compared, as an example of evolutionary convergence. It is mentioned for the first time that the galls of *N. fusifex* can be found in the leaves. New hosts are found for *N. fusifex* and its distribution area is mentioned. New data on the biology of *N. fusifex* are presented.

Key words: Hymenoptera, Cynipini, *Neuroterus*, *Plagiotrochus*, galls, evolutionary convergence.

Resum

Un cas de convergència evolutiva de gales de cinípidos del vell i nou món (Hymenoptera Cynipidae)

Es comparen les gales de *Plagiotrochus quercusilicis* del Paleàrtic occidental i de *Neuroterus fusifex* de Mèxic, com un exemple de convergència evolutiva. Es menciona per primera vegada que les gales de *N. fusifex* poden trobar-se a les fulles. Se'n citen nous hostes per a *N. fusifex* i s'amplia la seva àrea de distribució. S'hi exposen noves dades de la biologia de *N. fusifex*.

Paraules clau: Hymenoptera, Cynipini, *Neuroterus*, *Plagiotrochus*, gales, convergència evolutiva.

Introducción

Los Cynipidae incluyen una amplia gama de himenópteros inductores de agallas y de inquilinos de algunas de éstas, aunque también se han citado ocasionalmente como inquilinos

en agallas de Cecidomyiidae (Lobato-Vila & Pujade-Villar, 2019; Lobato-Vila *et al.*, 2022; Nastasi *et al.*, 2024). La tribu Cynipini induce agallas en diversos géneros de Fagaceae, principalmente en *Quercus* L. (Pujade-Villar *et al.*, 2001; Stone *et al.*, 2002, 2009; Ronquist *et al.*, 2015). Como

fitófagos siguen la distribución de su planta hospedadora por lo que los Cynipini se encuentran principalmente en la zona templada del hemisferio norte (región holártica), extendiéndose a áreas tropicales de América (neotrópico) y el sudeste asiático (región oriental). Agrupa más de 1.000 especies en todo el mundo y son, con diferencia, la tribu más prolífica de la familia (Melika & Abrahamson, 2002; Csóka *et al.*, 2005; Ronquist *et al.*, 2015; Péntzes *et al.*, 2018; Buffington *et al.*, 2020; Fang *et al.*, 2020).

Las agallas se pueden encontrar en cualquier órgano de la planta (hojas, yemas, flores, bellotas, ramas, ramitas o raíces). Algunas agallas son específicas de una determinada región del órgano (haz o envés de las hojas, flores masculinas o femeninas, cúpula o nuez de bellota) y raramente pueden presentarse en dos órganos distintos.

En lo que se refiere a la biología, la mayoría los Cynipini experimentan ciclos de vida complejos con la alternancia de generaciones, donde existe una sucesión obligada entre una generación sexual y otra asexual (Pujade-Villar *et al.*, 2001; Stone *et al.*, 2002; Csóka *et al.*, 2005), ya sea en la misma sección de *Quercus* (heterogonia), o que cada generación produzca agallas en una sección distinta de *Quercus* (heteroecia). La generación sexual suele emerger durante el verano y principios del otoño, y la generación asexual pasa el invierno dentro de la agalla y emerge en primavera. Para cada generación, la mayoría de las especies exhiben diferencias notables en la morfología, tanto de los adultos como de las agallas (Pujade-Villar *et al.*, 2001; Stone *et al.*, 2002; Csóka *et al.*, 2005), y cada generación induce agallas habitualmente en diferentes órganos de la planta hospedadora.

Algunas agallas son características de una especie o género, pero muchas de sus morfologías han aparecido repetidamente de forma independiente varias veces a lo largo de la filogenia de estas avispas (Stone *et al.*, 2002, Csóka *et al.*, 2005). El Paleártico occidental es el área con las relaciones más inequívocas entre agallas y adultos, ya que observando la agalla sabemos de qué especie/generación se trata, lo cual probablemente se debe a una menor diversidad de los robles. En el Paleártico oriental y sobre todo en el Neártico existe una mayor diversidad de robles, y algunas morfologías de agallas son similares entre géneros, lo que dificulta la identificación de especies de avispas gallícolas (Stone *et al.*, 2002, Csóka *et al.*, 2005). Así, por ejemplo, en América, casi todas las especies de *Atrusca* Kinsey, 1930, producen agallas similares o idénticas (agallas esféricas frágiles con la cámara larval sujeta con fibras irradiantes), las agallas pubescentes de *Striatoandricus* Pujade-Villar, 2020, pueden confundirse con algunas agallas de especies del género *Druon* Kinsey, 1937, y en la mayoría de especies de los *Andricus* Hartig, 1840, tumorales sucede lo mismo que en *Atrusca*, por lo que sin la obtención del adulto es imposible saber de qué especie gallícola se trata.

El mecanismo de formación de las agallas aún es desconocido, aunque recientemente se ha descartado que sea debida a una relación simbiótica entre un virus y el himenóptero (Hearn *et al.*, 2019). Además, Hearn *et al.* (2019) afirman que en *Biorhiza pallida* (Olivier, 1791) muchos de los genes ex-

presados en las larvas jóvenes tendrían señales peptídicas de secreción, que son exportadas a los tejidos vegetales como parte del sistema de inducción, pudiendo actuar sobre algunas proteínas del hospedador para inducir un estado similar a la embriogénesis somática. Markel *et al.* (2024) mencionan que los cinípidos pueden cambiar radicalmente el perfil de metabolitos y reestructurar la pared celular para permitir la formación de agallas, proporcionando información sobre el mecanismo de inducción de éstas; sin embargo, no queda claro hasta qué punto las plantas pueden reprogramarse por completo para formar las agallas. Asimismo, Chen (2024) compara el perfil metabólico de dos especies de agallas de hojas de roble morfológicamente distintas inducidas por cinípidos y concluye que este perfil es diferente, por lo que cada forma de agalla tendría que tener su propio perfil metabólico que defina cada morfología de la agalla.

La convergencia evolutiva se da cuando dos estructuras similares han evolucionado independientemente a partir de estructuras ancestrales distintas por procesos de desarrollo muy diferentes. El desarrollo de estructuras similares en organismos no emparentados puede ser el resultado de la adaptación a ambientes parecidos y/o formas de vida semejantes (Fontdevila & Moya, 2003). Las estructuras similares que evolucionaron por convergencia se denominan análogas mientras que las estructuras homólogas son semejantes debido a una ascendencia evolutiva común.

La evolución convergente puede ocurrir por dos causas principales (Gómez Pompa *et al.*, 1980): condiciones similares en el entorno o por presentar un nicho compartido. En el primer caso, los organismos que tienen estructuras análogas y que no están filogenéticamente emparentados, las desarrollan para poder adaptarse en un hábitat determinado; en el segundo, dos especies se adaptan a un nicho particular, aunque tengan orígenes diferentes.

El caso que presentamos es *Plagiotrochus quercusilicis* (Fabricius, 1798), especie que forma agallas en el paleártico occidental en la sección *Cerris* versus *Neuroterus fusifex* Pujade-Villar & Ferrer-Suay, 2016, del Neártico con agallas en la sección *Quercus*. Ambas especies producen agallas pluri-loculares similares en hojas y amentos, y adultos cromáticamente parecidos, a pesar de pertenecer a géneros distintos y producir agallas en secciones que *Quercus* también distintas.

Material y métodos

El material fue colectado por los autores en distintas anualidades. Las agallas fueron preservadas en el laboratorio hasta la obtención de los adultos, los cuales fueron depositados en alcohol absoluto. Se conservaron tanto las agallas como los adultos para su estudio posterior. Los adultos fueron examinados bajo la lupa binocular y parte de ellos se usó para un análisis molecular.

El análisis molecular se realizó con ocho individuos obtenidos de diferentes muestras de agallas de hojas y amentos recolectados entre 2014 y 2023, incluyendo un espécimen del material tipo de *N. fusifex*. El ADN fue extraído usando el DNeasy Blood & Tissue. Cada mezcla para la reacción en

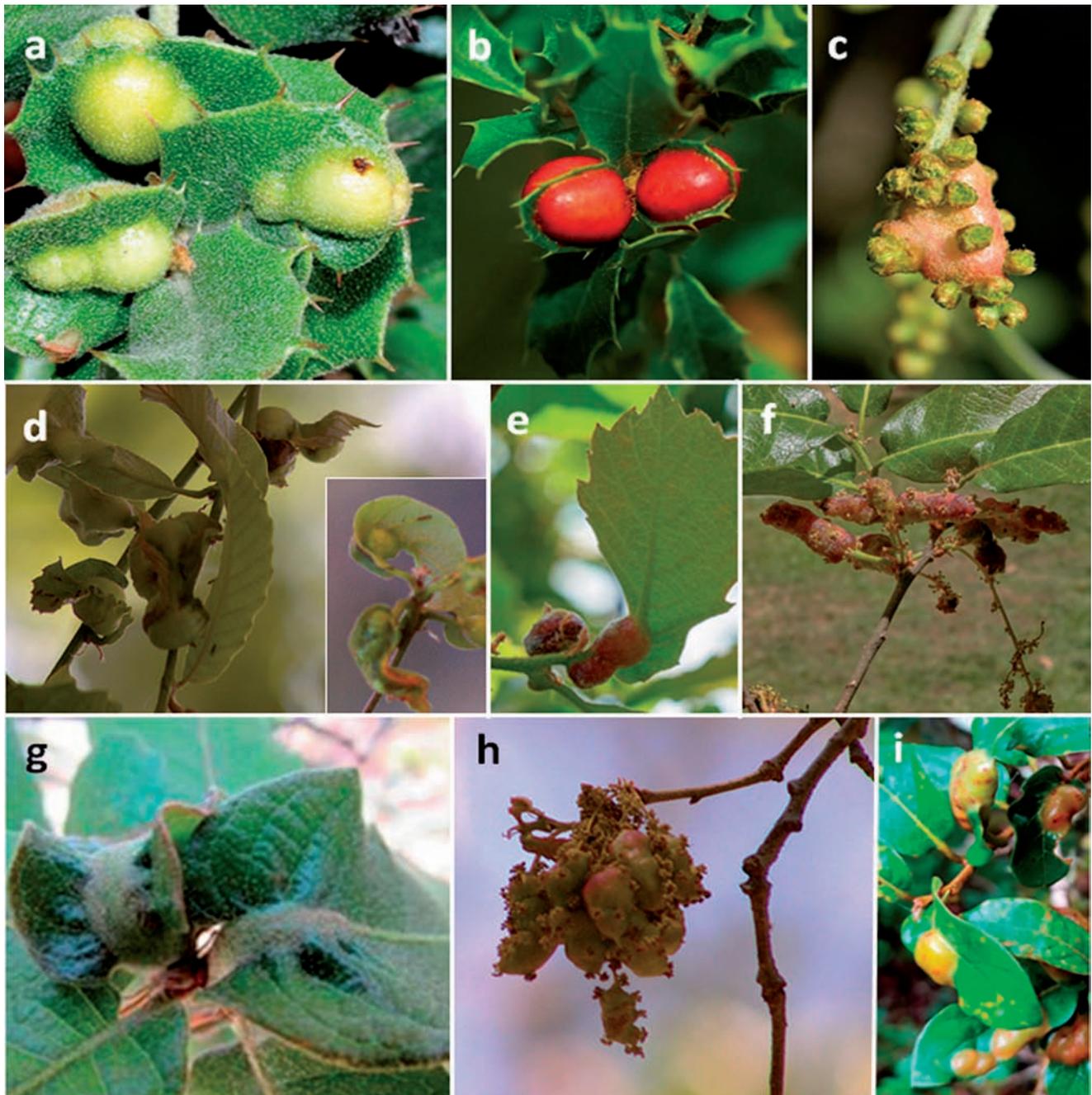


Figura 1. a) Agallas jóvenes de *Plagiotrochus quercusilicis* en hojas de *Q. ilex* (imagen cedida de Biodiversidad virtual, autor: Francisco Rodríguez). b-c) Agallas maduras de *P. quercusilicis* sobre *Q. coccifera* (imágenes cedidas por Sisco Guasch depositadas en Biodiversidad virtual). d) Agallas de *Neuroterus fusifex* en hojas de *Q. liebmanii* (imagen: S. Bravo-Cuautle). e-f) Agallas de *N. fusifex* en hojas y amentos de *Q. laeta* (imagen: U.M. Barrera-Ruiz). g) Agallas de *N. fusifex* en hojas de *Q. laeta* (Foto R. D. García-Martíñón). h) Agallas de *N. fusifex* en amentos de *Q. liebmanii* (imagen: S. Bravo-Cuautle). i) Agallas de *N. chinanteco* sobre *Q. macdougalii* (imagen: R. Clark-Tapia).

cadena de la polimerasa (PCR) consistió en Taq polimerasa (MyTaq™ DNA Polymerase) 0.2 µL, MyTaq™ Red Reaction Buffer 0.4 µL, primers 0.4 µL a 10 µM y 2 µL de ADN, y se completó a 20 µL con agua. Las condiciones de los ciclos fueron 94 °C durante 5 minutos, seguidas de 35 ciclos de 94 °C durante 30 segundos, 45 °C durante 35 segundos y 72 °C durante 45 segundos, con un paso final de 72 °C durante 5 minutos. Los primeros utilizados para el gen mitocondrial del citocromo oxidasa I (COI) fueron: L1490 y H2198 (Fol-

mer *et al.* 1994). La secuenciación se llevó a cabo en Macrogen utilizando un secuenciador ABI3730XL DNA y el método de Sanger. Las secuencias fueron alineadas manualmente con el software MEGA 11 (Tamura, *et al.* 2021), y con el mismo programa se obtuvieron las distancias por pares de las secuencias.

Para explorar y visualizar las relaciones entre muestras en función de sus similitudes genéticas, se realizó un análisis de Coordenadas Principales (PCoA) usando el software

R (R Core Team, 2019) y la librería «vegan» (Oksanen *et al.*, 2020). Se utilizó el método cmdscale con el argumento eig = TRUE para extraer los valores propios, que representan la varianza explicada en cada dimensión.

Las fotografías que ilustran este estudio fueron realizadas por los autores o bien, fueron cedidas por Francisco Rodríguez (Fig. 1a) y Sisco Guasch (Figs. 1b-c), las cuales están depositadas en Biodiversidad Virtual (<https://www.biodiversidadvirtual.org/>).

Resultados y discusión

Plagiotrochus quercusilicis fue descrita formando agallas en hojas de un *Quercus* arbustivo y perennifolio, *Q. coccifera* L. (subgénero *Cerris*, sección *Ilex*), probablemente atacando el nervio principal de la hoja, pero al ser la hoja de pequeño tamaño y la agalla plurilocular, esta agalla ocupa toda la superficie foliar (Figs. 1a-b). Más tarde se describió *Plagiotrochus fusifex* Mayr, 1882, induciendo agallas en los amentos también en *Q. coccifera* (Fig. 1c). Ambas especies también pueden inducir agallas en *Q. ilex* L. (subgénero *Cerris*, sección *Ilex*), pero en este caso las agallas de las hojas presentan una superficie pubescente (Fig. 1a), al ser la hoja de *Q. ilex* pubescente. De estas dos especies se describen hasta ocho variedades o subespecies atendiendo a diferencias cromáticas de los adultos (Dalla Torre & Kieffer, 1910; Tavares, 1926). *Plagiotrochus quercusilicis*, *P. fusifex* y todas sus subespecies fueron sinonimizadas por Pujade-Villar & Ros-Farré (1998) bajo el nombre *P. quercusilicis*.

Neuroterus fusifex fue descrita de México formando agallas en los amentos (Fig. 1f) del encino caducifolio *Q. laeta* Liebm. (subgénero *Quercus*, Sección *Quercus*, subsección *Leucomexicanae*, Grupo *Glaucoidae*). El epíteto ‘*fusifex*’ hacía referencia a que las agallas eran indistinguibles de la especie del paleártico *P. quercusilicis* que atacaba amentos (Pujade-Villar *et al.*, 2016). La única diferencia era la coloración, las agallas mexicanas no siempre viran a rojizas (Figs. 1f, h), mientras que las agallas del paleártico eran verdes cuando eran inmaduras virando a rosa o rojizo en la madurez (Figs. 1b-c). Aunque aún no se ha demostrado su eficacia, muchas agallas cambian de color durante el desarrollo, normalmente de verde a rojo (Stone *et al.*, 2002). Se desconoce hasta qué punto la larva del cinípido controla la síntesis de

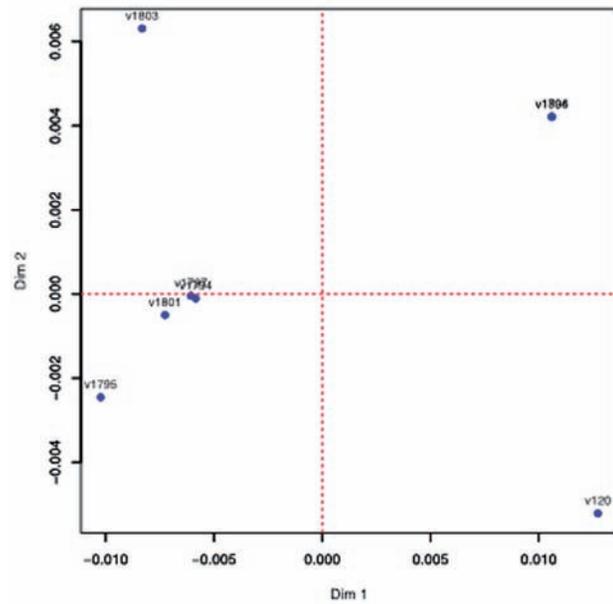


Figura 2. PCoA de las similitudes genéticas de las muestras de agalla (ver fig. 1 para la determinación numérica de las muestras).

pigmentos, pero hay evidencias de que las hembras de los parasitoides reconocen el color y lo utilizan para evaluar la calidad del hospedador (Askew, 1961; Czczuga, 1977). De esta forma, cuando las larvas son muy jóvenes las agallas son verdes, por lo que se ha sugerido que la coloración podría disuadir el parasitoidismo en algunas etapas del desarrollo larvario (Pujade-Villar *et al.*, 2024). Por otro lado, el color rojizo indica que existe una gran cantidad de taninos concentrados en la agalla. Los taninos son generalmente toxinas que reducen significativamente el crecimiento y la supervivencia de muchos herbívoros cuando se añaden a su dieta, ya que pueden inactivar algunas enzimas digestivas, por lo que las plantas con agallas ricas en taninos (rojas) son menos consumidas por los herbívoros (Margalef, 1977).

Recientemente hemos detectado en México agallas en la nerviación principal de las hojas de *Q. laeta* y *Q. liebmanii* Oerat. ex Trel., de las que se obtenían adultos aparentemente idénticos a los de las agallas en los amentos (*N. fusifex*, Figs. 1d-e, g). Las distancias genéticas entre las muestras analizadas se encuentran entre 0–2,5 % con una distancia de

Tabla 1. Distancias por pares del gen de la citocromo oxidasa I (COI) de las muestras de *Neuroterus*. La primera columna indica el órgano vegetal donde se encontró la agalla de la que emergieron las muestras, la segunda (ID) corresponde al código de muestra (UB) y al código del voucher.

Órgano	ID	MEX-227 PK1794	MEX-495 PK1797	MEX-474 PK1795	PUE-hojas PK1803	PUE-amentos PK1801	Paratipo ILV120	MEX-491 PK1796	MEX-215 PK1804
Hoja	MEX-227 PK1794								
Amento	MEX-495 PK1797	0,00000							
Amento	MEX-474 PK1795	0,00883	0,00895						
Hoja	PUE_hojas PK1803	0,00000	0,00000	0,00880					
Amento	PUE amentos PK1801	0,00000	0,00000	0,00689	0,00000				
Amento	Paratipo ILV120	0,02000	0,02027	0,02438	0,02499	0,02083			
Hoja	MEX-491 PK1796	0,01773	0,01797	0,02212	0,01750	0,01847	0,00217		
Hoja	MEX-215 PK1804	0,01773	0,01797	0,02212	0,01750	0,01847	0,00217	0,00000	

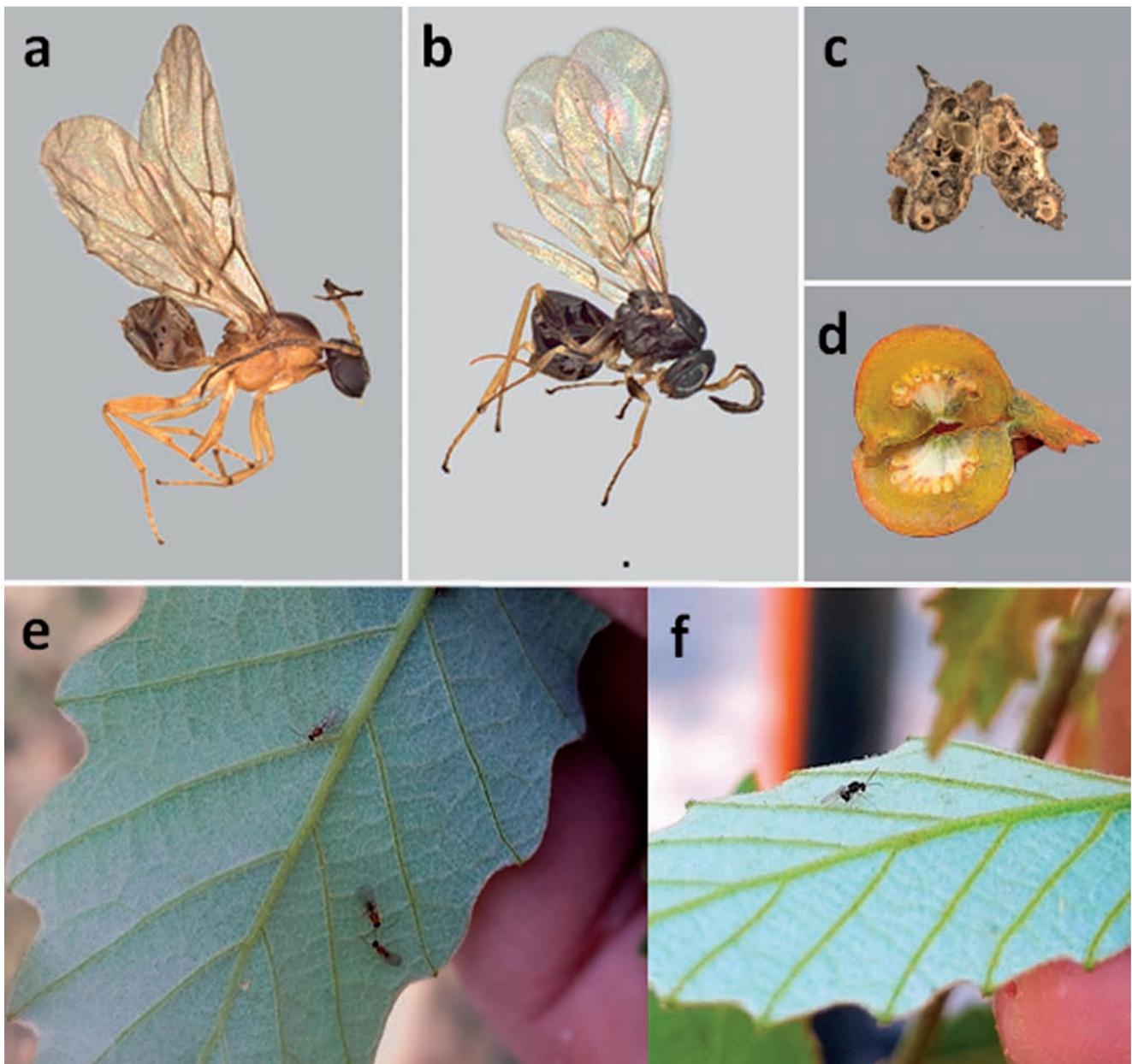


Figura 3. *Neuroterus fusifex*: a) macho; b) hembra; c) corte transversal de una agalla del amento; d) corte transversal de una agalla foliar; e) machos en el envés de la hoja; f) hembra ovipositando en el envés de una hoja de *Q. liebmanii*. [Imágenes (a-c) realizadas por R. D. García-Martíñón e imágenes (d-f) realizadas por S. Bravo-Cuautle].

1,2 % de media (Tabla 1). Las muestras se organizan en dos subgrupos distanciados por más de 1,75 % de distancia entre subgrupos y con baja distancia interna (siempre inferior al 1 %; Tabla 1). Cada uno de los subgrupos contiene muestras de agallas en hojas y en amentos, con lo que el órgano vegetal atacado no parece seguir ninguna estructura genética. Los resultados apuntan a que ambas morfologías de agallas pluriloculares (Figs. 3c-d) corresponden a la misma especie. Además, el análisis de PCoA muestra una varianza total explicada baja en las dos primeras dimensiones (Dim 1: 0.0006, Dim 2: 0.0001), lo que sugiere que no hay diferencias genéticas entre las muestras. A pesar de que se observan agrupamientos en los cuadrantes (Fig. 2), estos son mínimos

y limitados en comparación con la varianza total. En resumen, estos datos también apoyan que las muestras estudiadas constituyen una única especie desde un punto de vista de la variación de la varianza.

Como las hojas de los robles (*Q. laeta* y *Q. liebmanii*) son de mayor tamaño en comparación con las de *Q. coccifera*, no desaparece el limbo foliar por la presencia de la agalla (Figs. 1d-e, g), a no ser que sea atacada en sus fases muy iniciales de desarrollo (Fig. 1d), como sí sucede con *P. quercusilicis*, sino que se produce una doblez cóncava (Fig. 1d, g). Por otro lado, en la especie mexicana (*N. fusifex*) el color rojizo en la agalla no se produce siempre a diferencia de la especie paleártica occidental (*P. quercusilicis*).

En definitiva, nos encontramos con dos especies de Cyrtopini que ocasionan agallas idénticas en los amentos y en las hojas. Estas especies pertenecen a dos géneros distintos (*Plagiotrochus* Mayr, 1881 y *Neuroterus* Hartig, 1840), los cuales filogenéticamente están situados en clados distintos (Nicholls, *per. com.*). Además, atacan *Quercus* de secciones distintas. Esto tiene implicaciones muy interesantes si se considera el estudio de Chen (2024) mencionado anteriormente, ya que el perfil metabólico de dos especies, a pesar de ser filogenéticamente distantes, ha de ser muy parecido para inducir agallas tan similares en los mismos dos tipos de órganos, en encinos de secciones diferentes y en áreas geográficas distintas.

Por todo lo mencionado, nos encontramos con un caso extraordinario de convergencia evolutiva, donde dos especies de distintos géneros producen dos modelos de agallas idénticas en las hojas y en los amentos. Por otro lado, ambas especies pertenecen a las formas sexuadas de las que se desconoce la forma asexual. Será interesante saber algún día cual es la forma asexual de cada una de ellas por si también las agallas asexuales fuesen coincidentes en forma y órgano atacado.

Además, los adultos de *N. fusifex* se caracterizan por presentar machos ambarinos y hembras oscuras (Fig. 3a-b, e-f). Este tipo de cromatismo es coincidente con alguna de las subespecies invalidadas de *P. quercusilicis* (= *fusifex*) colectadas sobre *Q. ilex*, en las que las hembras son más oscuras que los machos. Por lo tanto, el cromatismo de los adultos también podríamos considerarlo como una convergencia evolutiva más entre *P. quercusilicis* y *N. fusifex*.

Finalmente mencionar que existe otra especie en México recientemente descrita, *Neuroterus chinanteco* Pujade-Villar & Clark, 2023 (Pujade-Villar *et al.*, 2023), correspondiente a una generación sexual que también produce agallas pluriloculares en las hojas, pero en un encino endémico de Oaxaca y en peligro de extinción, *Q. macdougallii* Martínez (sección *Quercus*, Serie *Leucomexicanae*) cuyas agallas (Fig. 1i) recuerdan las de las especies mencionadas; no provocan la torsión de la hoja como sucede con *N. fusifex*, ni presentan una coloración roja como ocurre en *P. quercusilicis* y a veces en *N. fusifex*, por lo que podríamos considerarla como una fase intermedia entre los dos modelos de agallas mencionados, en el que los machos también son amarillentos y las hembras oscuras. En este caso, no hemos encontrado agallas en los amentos.

Material estudiado de *N. fusifex*

Jardín Botánico, Ciudad Universitaria de la Benemérita (Universidad Autónoma de Puebla, México), *Q. liebmanni* en amentos, (20.iii.2024) 22.iii.2024: 17 ♂ & 13 ♀ (3 ♂ & 3 ♀* JP-V col.) (S. Bravo-Cuautle leg.); mismos datos agallas en hojas: 18 ♂ & 12 ♀ (2 ♂ & 2 ♀* JP-V col.) (S. Bravo-Cuautle leg.); mismos datos (29.vi.24) 30.vi.24: 2 ♂ & 1 ♀ (1 ♂ & 1 ♀ JP-V col.) (JP-V & S. Bravo-Cuautle leg.); *Q. glaucoides* en hojas (29.vi.2024) 30.vi.2014: 1 ♂ & 1 ♀ (JP-V col.) (JP-V & S. Bravo-Cuautle leg.). Plateros-arenales (Es-

tado de México), *Q. laeta* en amentos, (19.iv.2014) 25-30. iv.2014: 18 ♂ & 55 ♀ (18 ♂ & 30 ♀* JP-V col., MEX-227) (García-Martíñón leg., 61N y 64N); mismos datos, *Q. laeta* en hojas, (19.x.2013) 23.i.2014: 3 ♀ (2 ♀ JP-V col., MEX-226) (García-Martíñón leg., 33BN y 60N); *Q. glabrescens* en hojas, (19.iv.2014) 14-21.iv.14: 8 ♀ (5 ♀* JP-V col., MEX-215) (García-Martíñón leg., 76N); mismos datos, *Q. glabrescens* en hojas, (21.vi.2014) 24.vi.2014: 3 ♀ (3 ♀ JP-V col., MEX-224) (García-Martíñón leg., 69N); mismos datos, (12.V.2014) 20-31.VII.2014 1 ♀ (JP-V col., MEX-226) (leg. García-Martíñón, 77N). Sta. Fe (Ciudad de México), *Q. laeta* en amentos, (25-iii.2019) iii 19: 103 ♂ & 272 ♀ (Cibrián-Tobar y Barrera-Ruiz leg.); mismos datos, 8.iv.19: 3m & 3f (2 ♂ & 2 ♀ JP-V col, MEX-474a); mismos datos (27.iii.19) iv.19: 16 ♂ & 17 ♀* (JP-V col., MEX-495) (Barrera-Ruiz leg.); mismos datos, 27.iv.19: 5 ♂ 7 ♀ (3 ♂ & 4 ♀* JP-V col., MEX-474) (Barrera-Ruiz leg.). Rancho Concepción Chico (Comunidad Mazahua), San Felipe del Progreso (Estado de México), *Q. obtusata* amentos, (22.vi.2023) 22-30.vi.2023: 1 ♀ (JP-V col., MEX-685) (M. Rangel, J. Domingo & JP-V leg). Ctra. Federal Morelia-Naravatio desviación Yerbabuena km. 12 (Michoacán), *Q. laeta* en hoja, (14.vi.19) 14-30.vi.19: 3 ♂* (JP-V col., MEX-491) (A. Equihua, E. Estrada-Venegas & JP-V leg.). Miahuatlán de Porfirio Díaz (Oaxaca), *Q. obtusata* hoja, (05.iii.2018) 20.v.2018: 3 ♂ & 5 ♀ (JP-V col., MEX-541) (R. Clark leg.); *Q. obtusata* amento, (05.iii.2018) 20.v.2018: 2 ♂ & 3 ♀ (JP-V col., MEX-532) (R. Clark leg.). UNSIJ (Universidad de la Sierra Juárez), Ixtlán de Juárez (Oaxaca), *Q. glaucoides* amento, (10.v.2023) 15.v.2023: 7 ♂ (JP-V col., MEX-761) (R. Clark leg.).

NOTA: el «*» de algunas de las muestras estudiadas indica que se han utilizado ejemplares para el estudio molecular.

Atendiendo a los datos del material estudiado, y según lo mencionado en Martínez-Romero *et al.* (2022), se amplía la distribución de *N. fusifex* en México, mencionando esta especie por primera vez en los Estados de Michoacán y Puebla. Además, se cita esta especie por primera vez en *Q. liebmanni*, *Q. glabrescens* y *Q. glaucoides* (pertenecientes a la sección *Quercus*). También informamos que hemos colectado agallas parecidas en los amentos de dos especies de encinos de la sección *Lobatae*, pero hasta obtener y examinar los adultos que emerjan preferimos no adjudicar estas colectas a *N. fusifex*.

Las formas asexuales de estas especies son desconocidas, pero se ha observado que las hembras sexuadas de *N. fusifex* ovipositan en el limbo foliar de *Q. liebmanni* (Fig. 3f).

Agradecimientos

Este estudio ha sido financiado por «PID2021-128146-NB-I00/MCIN/AEI/10.13039/501100011033/» y «FEDER una manera de hacer Europa». Agradecemos muy sinceramente a nuestro amigo Sisco Guasch, recientemente fallecido, el habernos cedido las imágenes de las agallas en las hojas y amentos de *P. quercusilicis* sobre *Q. coccifera* (Figs. 1b-c) depositadas en Biodiversidad Virtual (<https://www.bio->

diversidadvirtual.org/). También a Francisco Rodríguez por cedernos la imagen de las agallas jóvenes de *P. quercusilicis* sobre *Q. ilex* (Fig. 1a) depositada en Biodiversidad Virtual. Así mismo, a Jordi Clavell por los trámites para la cesión de Imágenes de Biodiversidad Virtual. Finalmente, los autores agradecen a CONAHCYT, por el apoyo económico brindado al primer autor para realizar la Maestría en Manejo Sostenible de Agroecosistemas, en el Centro de Agroecología, del Instituto de Ciencias, de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

Bibliografía

- Askew, R. R. 1961. A study of the biology of the species of the genus *Mesopolobus* Westwood (Hymenoptera: Pteromalidae) associated with cynipid galls on oak. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 113: 155-168.
- Buffington, M. L., Forshage, M., Liljebblad, J., Tang, C.-T. & van Noort, S. 2020. World Cynipoidea (Hymenoptera): A key to higher-level groups. *Insect Systematics and Diversity*, 4 (4): 1. <https://doi.org/10.1093/isd/ixaa003>
- Chen, J. 2024. It's gall relative: Metabolic profiling of two morphologically distinct oak leaf galls induced by cynipid wasps. *Plant Physiology*, 195 (1): 248-250. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiae032>
- Csóka, G., Stone, G. N. & Melika, G. 2005 *The biology, ecology and evolution of Gall-inducing Cynipidae*. P. 573-642. In: Raman C, Schaefer W, Withers TM, editors. *Biology, ecology and evolution of gall inducing insects*. Science Publishers. (two-volume set): (1) xxi + 429 p; ill.; no index. (2) xxi + pp 431-817.
- Czczuga, B. 1977. Carotenoids in leaves and their galls. *Marcellia*, 40: 177-80.
- Dalla Torre, K.W.von & Kieffer, J.J. 1910. *Cynipidae. Das Tierreich*. Friedlander & Sohn, Berlin, 891 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.1077>
- Fang, Z., Tang, C.-T., Nicholls, J. A., Zhu, Y., Xiong, T., Hearn, J., Sinclair, F., Melika, G., Nieves-Aldrey, J. L., Csóka, G., Mikolajczak, K. M., Stone, G. N. & Fang, S. 2020. A New Genus of Oak Gallwasp, *Heocynips* Fang, Nieves-Aldrey, and Melika (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini), from China. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 122 (4): 787-804. <https://doi.org/10.4289/0013-8797.122.4.787>
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R. & Vrijenhoek, R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3 (5): 294-299.
- Fontdevila, A. & Moya, A. 2003. *Evolución: Origen, adaptación y divergencia de las especies*. Editorial Síntesis. España. 591 p.
- Gómez-Pompa, A., Barrera, A., Gutiérrez-Vázquez, J. & Halfiter, G. 1980. *Biología: Unidad, Diversidad y Continuidad de los Seres Vivos*. Editorial Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología. Ciudad de México. 942 p.
- Hearn, J., Blaxter, M., Schönrogge, K., Nieves-Aldrey, J.-L., Pujade-Villar, J., Hugué, E., Drezen, J.-M., Shorthouse, J. D. & Stone, G. N. 2019. Genomic dissection of an extended phenotype: Oak galling by a cynipid gall wasp. *PLoS Genet*, 15 (11): e1008398. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008398>
- Lobato-Vila, I. & Pujade-Villar, J. 2019. Revision of world Ceroptresini (Hymenoptera: Cynipidae) with the description of a new genus and five new species. *Zootaxa*, 4685: 1-67. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4906.1.1>
- Lobato-Vila, I., Bae, J., Roca-Cusachs, M., Kang, M., Jung, S., Melika, G., Péntzes, Z. & Pujade-Villar, J. 2022. Global phylogeny of the inquiline gall wasp tribe Synergini (Hymenoptera: Cynipoidea: Cynipidae): first insights and establishment of a new cynipid tribe. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 195: 1338-1354. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab085>.
- Margalef, R. 1977. *Ecología*. Omega. (2ª edición). Barcelona. 951p.
- Markel, K., Novak, V., Bowen, B. P., Tian, Y. & Shih, P. M. 2024. Cynipid wasps systematically reprogram host metabolism and restructure cell walls in developing galls. *Plant Physiology*, (in press). <https://doi.org/10.1093/plphys/kiae001>
- Martínez-Romero, A., Cuesta-Porta, V., Equihua-Martínez, A., Estrada-Venegas, E. D., Barrera-Ruiz, U. M., Cibrián-Tovar, D. & Pujade-Villar, J. 2022. Aportación al conocimiento de las especies de Cynipini (Hymenoptera: Cynipidae) en los estados mexicanos. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 93: e933998. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2022.93.3998>
- Melika, G. & Abrahamson, W. 2002. Review of the world genera of oak cynipid wasps (Hymenoptera: Cynipidae, Cynipini). In: G. Melika and C. Thuróczy (Eds), *Parasitic Wasps: Evolution, Systematics, Biodiversity and Biological Control*. Agroinform, Budapest, P. 150-190.
- Nastasi, L. F., Smith, C. N., Davis, C. K., Ward, A. K. G., Brown, G., Zhang, Y. M., Rollins, S., Friesen, C., Tribull, C. M., Forbes, A. A. & Deans, A. R. 2024. One must imagine Sisyphus happy: Integrative taxonomic characterization of 22 new Ceroptres species (Hymenoptera: Cynipidae: Ceroptresini). *Zootaxa*, 5508 (1): 1-63. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5508.1.1>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H. & Wagner, H. 2015. *The vegan package. Community ecology package. R package version 2.3-2*. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Péntzes, Z., Tang, C.-T., Stone, G. N., Nicholls, J. A., Schwéger, S., Bozsó, M. & Melika, G. 2018. Current status of the oak gallwasp (Hymenoptera: Cynipidae: Cynipini) fauna of the Eastern Palaearctic and Oriental Regions. *Zootaxa*, 4433 (2): 245-289. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4433.2.2>
- Pujade-Villar, J., García-Martiñón, R. D., Equihua-Martínez, A., Estrada-Venegas, E. D. & Ferrer-Suay, M. 2016. *Neuroterus fusifex* Pujade-Villar and Ferrer-Suay n. sp. (Hymenoptera: Cynipidae): first record of galls on catkins in Mexico. *Folia Entomológica Mexicana* (nueva serie), 2 (3): 75-83.
- Pujade-Villar, J., Bellido, D., López, G. S. & Melika, G. 2001. Current state of knowledge of heterogony in Cynipidae (Hymenoptera, Cynipoidea). *Sessió Conjunta d'Entomologia*, 87-107.
- Pujade-Villar, J., Melika, G. & Cuesta-Porta, V. 2024. *Structure and function of oak gall wasps*. In: *Plant galls: structure and functions*. Oliveira, D.C. & Isaias, R.M.S. (Eds). Springer (in press).
- Pujade-Villar, J. & Ros-Farré, P. 1998. Inquilinos y parasitoides de las agallas del género *Plagiotrochus* Mayr colectadas en el Nordeste de la Península Ibérica. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 22 (1-2): 115-143.
- Pujade-Villar, J. Clark, R. & Melika, G., 2023. Description of the first species of gall wasp (Hym., Cynipidae: Cynipini) and other unknown galls on *Quercus macdougalii* (Fagaceae). *Bulletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 87 (3): 153-160.
- R Core Team, 2019. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> [Fecha de consulta 10 July 2020].

- Ronquist, F., Nieves-Aldrey, J.-L., Buffington, M. L., Liu, Z., Liljeblad, J. & Nylander, J. A. A. 2015. Phylogeny, Evolution and Classification of Gall Wasps: The Plot Thickens. *PLOS ONE*, 10 (5): e0123301. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123301>
- Stone, G. N., Hernandez-Lopez, A., Nicholls, J. A., Di Pierro, E., Pujade-Villar, J., Melika, G. & Cook, J. M. 2009. Extreme host plant conservatism during at least 20 million years of host plant pursuit by oak gallwasps. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63 (4): 854-869. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00604.x>
- Stone, G. N., Schönrogge, K., Atkinson, R. J., Bellido, D. & Pujade-Villar, J. 2002. The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual review of entomology*, 47 (1): 633-668. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145247>
- Tamura, K., Stecher, G. & Kumar, S. (2021) MEGA 11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Molecular Biology and Evolution*, 38: 3022-3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Tavares, J. da S. 1926. Os Cynipides da Península Ibérica. *Broteria, ser. zool.*, 23: 16-78.