

¿Cómo localizan los inquilinos y las avispas parasitoides las agallas que utilizan?

Orientación, señales químicas, características de las agallas, vibraciones y ejemplos del mundo de las avispas inductoras de agallas

Idea clave

Una avispa diminuta no busca simplemente «una determinada agalla» utilizando un único sentido. La búsqueda es probablemente un proceso en varias etapas: orientación a larga distancia mediante la planta hospedadora y los olores, búsqueda a corta distancia mediante las características visibles y químicas de la agalla y, finalmente, evaluación del hospedador oculto mediante señales de contacto, mecánicas o químicas.

1. Larga distancia Roble / planta Pluma olorosa	2. Corta distancia Agalla Forma • color • posición	3. Contacto Antenas Tacto • olor	4. Evaluación Ovipositor Vibraciones	5. Decisión ¿Hospedador adecuado? Oviposición
---	--	--	--	---

Una limitación importante: en muchas comunidades de agallas de roble, todavía no se ha establecido experimentalmente el mecanismo preciso mediante el cual se localizan las agallas. Esto es especialmente cierto en el caso de inquilinos como *Synergus*, para los que las evidencias directas sobre señales concretas de localización son mucho más limitadas que en el caso de parasitoides bien estudiados.

1. ¿Qué tiene que encontrar realmente una avispa diminuta?

Una avispa inductora de agallas produce una agalla que oculta su fase larvaria en los tejidos vegetales. Para un parasitoide que llega más tarde, la situación es, por tanto, inusual: el hospedador propiamente dicho está oculto y a menudo mide solo unos pocos milímetros. La agalla es al mismo tiempo un refugio, una fuente de alimento y un punto de orientación.

Dos formas de vida – dos problemas de búsqueda

- **Parasitoides / avispas parasitoides:** la larva debe utilizar un hospedador animal. Por tanto, primero hay que encontrar la agalla como «estructura que contiene al hospedador»; después hay que localizar y aceptar al hospedador oculto.
- **Inquilinos:** viven dentro de una agalla producida por otra avispa inductora de agallas y utilizan principalmente sus tejidos o los recursos proporcionados por la propia agalla. Su búsqueda está, por tanto, más orientada hacia una agalla adecuada que hacia una única larva hospedadora.

En las avispas inductoras de agallas de los robles, la búsqueda está determinada por un mosaico especialmente complejo

Las agallas de roble difieren en el tipo de agalla, la parte de la planta, la forma, el tamaño, la superficie, el estadio de desarrollo, la especie de árbol y la estación. Por tanto, la comunidad asociada de parasitoides e inquilinos no se forma al azar. Para las agallas de roble del Paleártico occidental, se ha documentado que la fauna asociada está fuertemente influida por la morfología de la agalla, su posición en el árbol, el momento del desarrollo y el árbol hospedador.

Esto no significa necesariamente que la avispa «identifique» de forma consciente cada una de estas características. Algunas pueden actuar simplemente como preferencias innatas: determinados olores, formas o estructuras vegetales pueden desencadenar el comportamiento de búsqueda.

2. El primer nivel: olor y planta hospedadora

Muchos parasitoides utilizan compuestos orgánicos volátiles (COV). Estos pueden proceder directamente de la planta, de la agalla o de tejidos vegetales alterados por la infestación. En los sistemas de avispas inductoras de agallas, la formación de la agalla puede modificar el perfil oloroso de la planta, creando una especie de «huella química».

¿Qué podría detectar la avispa mediante el olfato?

- Sustancias olorosas producidas por la propia planta hospedadora.
- Olores vegetales modificados por la formación de la agalla o por la alimentación o manipulación.
- Compuestos volátiles liberados por el tejido de la agalla.
- En algunos sistemas, señales indirectas que indican la presencia de un hospedador vivo dentro de la agalla.

Ejemplo bien documentado: *Quadrastichus mendeli* y la avispa inductora de agallas del eucalipto *Leptocybe invasa*

En un estudio experimental, el parasitoide *Quadrastichus mendeli* mostró preferencia por los olores de plantas de eucalipto dañadas por la avispa inductora de agallas frente a los olores de plantas dañadas mecánicamente o no dañadas. Varios compuestos olorosos individuales también provocaron respuestas medibles en las antenas. Esto demuestra claramente que un parasitoide puede detectar una infestación mediante señales olorosas derivadas de la planta sin tener que ver la larva de la avispa inductora de agallas.

Pero con las agallas de roble hay que ser prudentes

En los cinípidos de los robles se sospecha desde hace tiempo que el olor, la forma, el tamaño y la posición de la agalla desempeñan un papel en su localización. Sin embargo, la literatura señala expresamente que todavía se sabe relativamente poco sobre las señales

específicas de localización utilizadas por las avispas inductoras de agallas de los robles. Estudios recientes confirman que al menos algunos parasitoides pueden percibir compuestos volátiles asociados a los cinípidos.

3. El segundo nivel: vista, forma, color y posición

Una vez que una avispa llega a las proximidades de una planta adecuada, la búsqueda se vuelve mucho más precisa espacialmente. En esta fase pueden adquirir importancia las características visuales y estructurales de la agalla.

¿Por qué es tan útil la forma de la agalla?

- Muchas especies de agallas tienen una forma muy característica.
- La agalla aparece en una parte de la planta característica de la especie: yema, hoja, amento, ramita, fruto, etc.
- El color y la estructura de la superficie cambian a medida que la agalla se desarrolla.
- El tamaño y el grado de madurez pueden indicar si realmente hay un hospedador adecuado en su interior.
- La posición en la planta reduce drásticamente el número de posibles «candidatas».

Esto es especialmente interesante en los robles

Las dos generaciones de muchas avispas inductoras de agallas de los robles pueden producir agallas completamente diferentes. Por tanto, una especie de parasitoide especializada en una generación determinada, o que la prefiera, no busca simplemente «la especie de avispa inductora de agallas», sino potencialmente un tipo de agalla muy concreto en una época determinada del año y en una parte específica de la planta.

Los estudios sobre las comunidades de agallas de roble muestran que las generaciones sexual y asexual suelen presentar comunidades de parasitoides diferentes. Esto constituye una fuerte evidencia de que el momento y el tipo de agalla son importantes filtros ecológicos.

Una posible secuencia de búsqueda

Larga distancia	Árbol / química de la planta	«Merece la pena buscar aquí.»
Distancia intermedia	Tipo de agalla / posición / forma	«Esta agalla encaja.»
Corta distancia	Antenas / tacto / olor	«Aquí hay algo interesante.»
Contacto	Ovipositor / señales mecánicas	«El hospedador está aquí.»

4. El tercer nivel: tacto, vibraciones y «golpeteo»

Algunas avispas parasitoides pueden localizar hospedadores ocultos utilizando información mecánica. Esto no significa necesariamente que «oigan» una vibración producida por el propio hospedador. En determinadas especies, la avispa genera una señal golpeando o haciendo vibrar el sustrato y evalúa la respuesta mecánica. Este comportamiento se denomina vibrational sounding, o sondeo vibratorio.

¿Cómo funciona la idea básica?

La avispa toca o golpea un sustrato como un tallo, madera o tejido vegetal. Las ondas mecánicas se propagan por él y se ven influidas por las estructuras internas. En esta forma de localización pueden intervenir órganos sensoriales especializados de las patas y antenas modificadas. El método resulta especialmente interesante para hospedadores ocultos e inmóviles.

Importante: este no es automáticamente el mecanismo utilizado por todas las avispas asociadas a las agallas

El sondeo vibratorio está bien estudiado en las avispas parasitoides en general, pero esto no permite concluir que, por ejemplo, todos los *Torymus* o todos los eulófidos encuentren una agalla de esta manera. En los cinípidos de los robles, la contribución precisa de los distintos canales sensoriales está aún menos estudiada.

Un buen ejemplo comparativo

Pimpla turionellae puede localizar hospedadores ocultos e inmóviles en estructuras vegetales mediante señales mecánicas. Los experimentos muestran que esta forma de localización está influida por la temperatura y por las propiedades físicas del sustrato. Esto demuestra hasta qué punto puede estar afinado un sistema de localización mecánica.

En una agalla, una avispa podría, por tanto, combinar teóricamente varios tipos de información: ¿Dónde está la agalla? – ¿Cuál es su estructura? – ¿Hay un hospedador adecuado dentro? Estos niveles deben distinguirse desde el punto de vista biológico.

5. ¿Qué ocurre directamente en la agalla?

Una vez que la avispa ha encontrado una agalla potencialmente adecuada, comienza otro tipo de decisión: ¿es realmente adecuada esta agalla? Los parasitoides pueden examinarla con las antenas, introducir el ovipositor o investigar deliberadamente su superficie.

El ovipositor es más que un «taladro»

- Puede atravesar la pared de la agalla.
- Permite depositar el huevo en un punto seleccionado con gran precisión.
- En algunas avispas parasitoides, las estructuras quimiosensoriales del ovipositor pueden proporcionar información sobre el sustrato y/o el hospedador.
- En las especies con un ovipositor largo, la avispa puede alcanzar hospedadores situados a mayor profundidad; otras estrategias consisten en poner los huevos muy al principio del desarrollo de la agalla.

Ejemplo de las agallas de roble

En los cinípidos de los robles, los parasitoides se diferencian, entre otras cosas, por la profundidad a la que pueden alcanzar un hospedador. Un ovipositor largo puede facilitar el acceso a larvas situadas en el interior de la agalla. Otra estrategia consiste en ovipositar muy pronto durante el desarrollo de la agalla y esperar a que el hospedador se desarrolle. De este modo, la avispa no tiene que atravesar posteriormente una pared de la agalla más gruesa.

Por qué esto es importante para identificar tus ejemplares

En las agallas de roble que estás estudiando, la combinación tipo de agalla + generación + especie de roble + momento del desarrollo es valiosa no solo para la posterior identificación de la avispa emergida. También puede ayudar a explicar por qué determinados inquilinos y parasitoides aparecen precisamente en esa agalla y en ese momento.

6. ¿Y cómo encuentran sus agallas los inquilinos como *Synergus*?

Aquí es necesario adoptar un poco más de cautela científica. En muchos inquilinos, la fisiología sensorial específica que interviene en la localización de las agallas está menos estudiada que en los parasitoides clásicos. No obstante, existen sólidas evidencias ecológicas de que los inquilinos no colonizan las agallas de forma indiscriminada.

Lo que los datos muestran claramente

- Las especies de *Synergus* pueden estar asociadas a determinados grupos de agallas de roble.
- En los inquilinos de los robles, el árbol hospedador, el tipo de agalla y la morfología de la agalla desempeñan un papel importante en los espectros de hospedadores observados.
- La composición de las comunidades de inquilinos y parasitoides depende en gran medida de la especie de agalla, de su posición en el árbol y de la estación.
- La pregunta directa «¿Qué molécula detecta por el olfato una hembra de *Synergus* y hace que vuele específicamente hacia esta agalla?» sigue sin respuesta para muchas especies.

Por tanto, esta es la formulación científicamente más prudente

Sabemos que la agalla adecuada se localiza y se utiliza de forma selectiva; sin embargo, para cada especie de inquilino no sabemos qué señales sensoriales controlan todo el proceso de búsqueda. Probablemente también intervenga aquí una combinación de varias señales.

Relación con *Andricus grossulariae*

Para tu sistema concreto, la información «*Andricus grossulariae*, generación bisexual» es especialmente valiosa. En los cinípidos de los robles, las comunidades asociadas a las dos generaciones suelen diferir notablemente. Por tanto, un inquilino especializado en un tipo determinado de agalla debe coincidir con precisión, tanto en el tiempo como en el espacio, con la presencia de esa agalla.

Esto no significa necesariamente que la avispa pueda «reconocer» la agalla desde una gran distancia. Más bien podría tratarse de un proceso gradual: roble adecuado → estación adecuada → parte adecuada de la planta → agalla adecuada → evaluación química/física.

7. Cuatro ejemplos comparativos

Ejemplo 1 – *Quadrastichus mendeli*: orientación química

Este eulófidio parasita a la avispa inductora de agallas invasora del eucalipto *Leptocybe invasa*. Los experimentos mostraron una preferencia por los olores procedentes de plantas dañadas por la avispa inductora de agallas. Es un ejemplo especialmente claro del uso de señales químicas mediadas por la planta.

Ejemplo 2 – cinípidos de los robles y sus Chalcidoidea: el tipo de agalla como filtro ecológico

En los parasitoides de las avispas inductoras de agallas de los robles, la comunidad en su conjunto está fuertemente influida por la morfología de la agalla, su posición en el árbol, la estación y el árbol hospedador. Esto demuestra que una avispa no busca simplemente «roble», sino que selecciona dentro de un conjunto complejo de agallas.

Ejemplo 3 – sondeo vibratorio: localización mecánica del hospedador

En determinadas avispas parasitoides, el sustrato se examina activamente de forma mecánica. Esto permite a la avispa obtener información sobre hospedadores ocultos. La estrategia es especialmente impresionante porque el hospedador no tiene que ser visible desde el exterior.

Ejemplo 4 – avispas inductoras de agallas de los higos y sus parasitoides: olor + evaluación química directa

En los sistemas de los higos, el papel de los compuestos volátiles y de la evaluación química se ha estudiado especialmente bien. Los parasitoides pueden responder a los olores de los siconos que contienen a sus hospedadores, las avispas inductoras de agallas; durante la decisión posterior, la información química detectada a través del ovipositor puede desempeñar un papel. Este sistema constituye un excelente ejemplo de cómo pueden actuar conjuntamente señales de largo y corto alcance.

Punto clave

Cuanto más lejos está la avispa de la agalla, más generales son las informaciones de las que dispone. A medida que se acerca, las señales se vuelven más específicas: planta → tipo de agalla → superficie → hospedador oculto. No es una receta rígida, sino un sistema de búsqueda multimodal.

8. Lo que sabemos – y lo que sigue sin resolverse

Pregunta	Estado de los conocimientos
¿Los parasitoides utilizan olores?	Sí, está bien documentado en muchos parasitoides; los COV vegetales asociados a las agallas también pueden ser relevantes.
¿Son importantes los tipos de agallas de roble?	Sí. La morfología de la agalla, su posición, la estación y el árbol hospedador influyen claramente en la fauna asociada.
¿Las avispas utilizan vibraciones?	Está bien documentado en determinados parasitoides; no puede

Pregunta	Estado de los conocimientos
	generalizarse a todas las avispas asociadas a las agallas.
¿Se comprende por completo la localización del hospedador en Synergus?	No. Se conocen mejor los espectros de hospedadores y las asociaciones ecológicas que los mecanismos sensoriales específicos implicados en la localización de las agallas.
¿Una avispa reconoce «la especie correcta» basándose en una sola señal?	Probablemente no, en la mayoría de los casos. El modelo más plausible es una búsqueda multimodal y jerárquica.

Para la recolección y la cría, en la práctica

- **Documenta siempre la agalla junto con la planta hospedadora exacta, la localidad, la fecha y la parte de la planta.**
- **En las avispas inductoras de agallas, registra siempre que sea posible la generación (sexual/bisexual o asexual).**
- **Fotografía la forma de la agalla y su estado de madurez antes de conservarla.**
- **Documenta por separado los inquilinos y parasitoides emergidos del tipo de agalla original.**
- **En hallazgos inusuales, la combinación hospedador + agalla + generación + fecha suele ser más valiosa que una simple similitud fotográfica.**

Especialmente en Synergus, una cría cuidadosamente documentada puede tener, por tanto, un enorme valor taxonómico: la agalla proporciona el contexto ecológico, mientras que la avispa adulta proporciona los caracteres morfológicos; solo juntas permiten una identificación realmente sólida.

Fuentes y lecturas complementarias

- Broad, G. R. & Quicke, D. L. J. (2000/2001). The adaptive significance of host location by vibrational sounding in parasitoid wasps. *Proceedings of the Royal Society B* 267: 2403–2409. DOI: 10.1098/rspb.2000.1298
- Meyhöfer, R. & Casas, J. (1999). Vibratory stimuli in host location by parasitic wasps. *Journal of Insect Physiology* 45: 967–971. DOI: 10.1016/S0022-1910(99)00060-8
- Stone, G. N. et al. (2009). Host Niches and Defensive Extended Phenotypes Structure Parasitoid Wasp Communities. *PLoS Biology* 7(8): e1000179.
- Askew, R. R. et al. (2013). Catalogue of parasitoids and inquilines in cynipid oak galls in the West Palaearctic. *Zootaxa* 3643: 1–133. DOI: 10.11646/zootaxa.3643.1.1
- Stone, G. N. & Schönrogge, K. (Review literature, 2003/2005). Oak gall wasp communities: evolution and ecology.
- Borges et al. / *Frontiers review* (2018). The Galling Truth: Limited Knowledge of Gall-Associated Volatiles in Multitrophic Interactions. *Frontiers in Plant Science* 9:1139.
- *Quadrastichus mendeli* – *Leptocybe invasa* study (2022). Electroantennographic and olfactory responses of *Quadrastichus mendeli* to eucalyptus volatiles induced by the gall-forming insect *Leptocybe invasa*.
- Fischer, S. et al. (2001). Interaction of vibrational and visual cues in parasitoid host location. *Journal of Comparative Physiology A* 187: 785–791. DOI: 10.1007/s00359-001-0249-7

Nota sobre la interpretación científica

La literatura sobre la localización de las agallas debe distinguir entre los parasitoides en general, los parasitoides de las avispas inductoras de agallas y los inquilinos. Un mecanismo demostrado experimentalmente en una especie de avispa parasitoide no debe extrapolarse automáticamente a todas las avispas parasitoides ni a Synergus.