



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES
INGENIERIA EN BIOTECNOLOGIA VEGETAL

**PAPEL DE LAS AGALLAS VEGETALES COMO SUMIDERO DE
NUTRIENTES Y MINERALES**

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de
Concepción para optar al título profesional Ingeniero/a en Biotecnología Vegetal

POR: Nicolás Veloso

Profesora Guía: Dra. Lubia M. Guedes

Marzo, 2025

Concepción, Chile

© 2025, Nicolás Andrés Veloso Betancur

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento

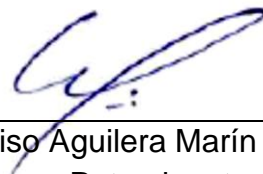
**PAPEL DE LAS AGALLAS VEGETALES COMO SUMIDERO DE
NUTRIENTES Y MINERALES**

Profesora Guía



Lúbia M. Guedes García
Colaboradora Académica
Bióloga, Dra.

Profesor Guía



Narciso Aguilera Marín
Profesor Patrocinante
Agrónomo, Dr.

DEDICATORIA

Esta tesis está dedicada a todos aquellos que han sido una fuente constante de apoyo, inspiración y motivación a lo largo de este viaje académico.

A mis padres, cuyo amor incondicional y sacrificio han sido la base de mi educación.

A mis profesores, cuya sabiduría y guía han iluminado mi camino hacia el conocimiento.

A mis amigos, cuyo aliento y compañía han hecho más llevaderos los desafíos.

A todos ustedes, gracias por creer en mí y por ser parte de este logro.

Esta investigación es también un tributo a la búsqueda incansable de la verdad y al deseo de contribuir al avance del conocimiento en nuestro campo.

Que este trabajo pueda inspirar y beneficiar a otros en su camino hacia el descubrimiento y la excelencia. ¡Gracias!

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi profundo agradecimiento a la Dra. Lúbia Guedes y al Dr. Narciso Aguilera por su invaluable orientación, sabiduría y apoyo durante todo el desarrollo de esta investigación. Sus conocimientos expertos y dedicación han sido fundamentales para llevar este trabajo a buen puerto.

Agradezco también al Laboratorio de Semioquímica Aplicada para proporcionar el entorno y los recursos necesarios para llevar a cabo este estudio. La colaboración y el compromiso del equipo fueron esenciales para alcanzar los objetivos planteados.

Este trabajo fue posible gracias al apoyo financiero de los siguientes proyectos: Proyecto FONDECYT Postdoctoral 3220169, titulado *Alteraciones estructurales y químicas en tallos de Peumus boldus por acción del insecto gallícola Dasineura sp.: efectos en la síntesis de alcaloides, polifenoles y aceites esenciales e implicancias en la actividad biológica*, y el proyecto internacional de la Universidad Federal de Uberlandia, titulado *El papel de los metales en el desarrollo estructural y mantenimiento de metabolismo biliar*. Su financiamiento y visión científica permitieron realizar este estudio y profundizar en el conocimiento de las interacciones entre organismos gallícolas y sus hospederos.

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a mis padres por su incondicional apoyo a lo largo de mi trayectoria académica. Su amor, sacrificio y

constante aliento han sido mi mayor fortaleza en este camino hacia la universidad y más allá. A ustedes, mamá y papá y a mi hermana Isabella, les debo todo lo que he logrado.

También deseo extender mi gratitud a mi familia en Penco, especialmente al matrimonio de Poly y Jonathan, así como a sus hijos David y Javiera. Su generosa hospitalidad y cálida acogida en su hogar han sido un regalo invaluable. Gracias por abrirme las puertas de su casa y por brindarme un espacio donde sentirme querido y respaldado mientras perseguía mis sueños universitarios.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN.....	x
ABSTRACT	xi
I. INTRODUCCIÓN.....	1
Hipótesis	10
Objetivo General	10
Objetivos Específicos.....	10
II. METODOLOGÍA.....	11
Sitios de recolección de material vegetal y suelos.....	11
Recolección y procesamiento del material vegetal	13
Cuantificación de metabolitos primarios.....	14
Cuantificación de proteínas.....	15
Cuantificación de carbohidratos totales	15
Análisis estadístico.....	17
III. RESULTADOS	18
Contenido de minerales en los tejidos vegetales	18
Análisis químico de los suelos	21
Cuantificación de carbohidratos solubles.....	25
Cuantificación de proteínas.....	28
IV. DISCUSIÓN.....	30
Acumulación diferencial de metabolitos primarios: implicaciones funcionales en las agallas	30
Relación entre el suelo y la acumulación de metales en las agallas.....	32
V. CONCLUSIONES	36
VI. BIBLIOGRAFÍA.....	38

INDICE DE TABLAS

Tabla 3. 1. Resultados del análisis de micro y macroelementos en tallos sin agallas (TSA) de <i>Peumus boldus</i> , agallas de tallo maduras (ATM) y senescentes (ATS) inducidas por <i>Dasineura</i> sp.	20
Tabla 3. 2. Resultados del análisis de micro y macroelementos en hojas sin agallas (HSA) y hojas con agallas (AH) de <i>Aextoxicon punctatum</i> (olivillo).....	20
Tabla 3. 3. Resultados de análisis de muestras de suelo de boldo (<i>Peumus boldus</i>)	22
Tabla 3. 4. Resultados de análisis de muestras de suelos de olivillo (<i>Aextoxicon punctatum</i>).....	245

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Figura 1. 1. Árbol de <i>P. boldus</i> en su hábitat natural (A) y agalla senescente de <i>P. boldus</i> (círculo y flecha roja en B).....	8
Figura 1. 2. Árbol de <i>A. punctatum</i> en su hábitat natural (A) y agalla de hojas de <i>A. punctatum</i> (círculo y flecha roja en B)	9
Figura 3. 1. Concentración de azúcares solubles totales (A) y almidón (B) en tallos sin agallas (TSA), agallas de tallo maduras (ATM) y senescente (ATS) de <i>P. boldus</i> . Los datos representan su media y desviación estándar.....	267
Figura 3. 2. Concentración de azúcares solubles totales (A) y almidón (B) en hojas sin agallas (HSA) y hojas con agallas (AH) de <i>A. punctatum</i> . Los datos representan su media y desviación estándar.....	27
Figura 3. 3. Concentración de proteínas en tallos sin agallas (TSA), agallas de tallo maduras (ATM) y senescente (ATS) de <i>P. boldus</i> Los datos representan su media y desviación estándar.	289
Figura 3. 4. Concentración de proteínas en hojas sin agallas (HSA) y hojas con agallas (AH) de <i>A. punctatum</i> . Los datos representan su media y desviación estándar.....	30

RESUMEN

Las agallas vegetales representan estructuras altamente especializadas que alteran la fisiología de las plantas hospederas al actuar como sumideros de nutrientes y minerales. Este estudio, realizado en la Región del Biobío, Chile, investigó las especies *Peumus boldus* y *Aextoxicon punctatum* para determinar cómo las agallas modifican la acumulación de carbohidratos, proteínas y minerales en comparación con tejidos sin agallas. La investigación planteó como hipótesis que las agallas concentran mayores niveles de nutrientes y minerales, influenciadas por la disponibilidad en los tejidos hospederos y en el suelo. Se recolectaron y analizaron muestras de tejidos y suelos mediante técnicas espectrofotométricas y de absorción atómica. Los resultados mostraron que las agallas acumulan significativamente más calcio, hierro y zinc, reflejando una intensa reconfiguración metabólica. En *P. boldus*, las agallas maduras concentraron mayores niveles de almidón y proteínas que los tejidos no afectados. En *A. punctatum*, aunque la acumulación de metabolitos y minerales fue menos pronunciada, se observaron diferencias notables en los contenidos de hierro y zinc. Este estudio confirma el papel de las agallas como estructuras metabólicamente activas y potenciales sumideros de nutrientes y minerales, destacando su relevancia ecológica y su aplicación en la fitorremediación de suelos contaminados.

ABSTRACT

Plant galls represent highly specialized structures that alter the physiology of host plants by acting as nutrient and mineral sinks. This study, conducted in the Biobío Region, Chile, investigated the species *Peumus boldus* and *Aextoxicon punctatum* to determine how galls modify the accumulation of carbohydrates, proteins, and minerals compared to non-galled tissues. The research suggested that galls concentrate higher levels of nutrients and minerals, influenced by soil availability. Tissue and soil samples were collected and analyzed using spectrophotometric and atomic absorption techniques. The results showed that galls accumulate significantly more calcium, iron, and zinc, reflecting an intense metabolic reconfiguration. In *P. boldus*, mature galls concentrated higher levels of starch and proteins than unaffected tissues. In *A. punctatum*, although the accumulation of metabolites and minerals was less pronounced, notable differences were observed in iron and zinc. This study confirms the role of galls as metabolically active structures and potential metal sinks, highlighting their ecological relevance and their application in the phytoremediation of contaminated soils.

I. INTRODUCCIÓN

La formación de agallas es uno de los hábitos más especializados dentro de los insectos herbívoros (Price *et al.*, 1987). La inducción de agallas representa una adaptación estrecha y especializada entre el insecto y su planta hospedera (Stone y Schonrogge, 2003). Los insectos gallícolas son capaces de redirigir el metabolismo y la fisiología de la planta para promover la formación de agallas.

El proceso de inducción y desarrollo de agallas implica cambios estructurales y químicos con la finalidad de obtener nutrientes, defensa y protección al organismo inductor (Mani, 1964; Price *et al.*, 1987). Las agallas pueden desarrollarse en cualquier órgano vegetal, aunque son inducidas más frecuentemente en las hojas y los tallos (Isaías *et al.*, 2014). Los organismos gallícolas también pueden manipular la fisiología de sus órganos hospederos para satisfacer sus necesidades nutricionales y promover su supervivencia. Por ejemplo, los organismos que inducen agallas en el sistema vascular provocan modificaciones tanto estructurales como funcionales, alterando la organización y estructura de los tejidos (Jayaraman, 1989; Bragança *et al.*, 2021; Guedes *et al.*, 2024).

La formación de agallas puede alterar el flujo de nutrientes y agua dentro de la planta, proporcionando un suministro continuo de recursos para el organismo gallícola (Stone *et al.*, 2002). Además, algunos organismos gallícolas pueden modificar la producción de metabolitos secundarios en la planta hospedera, lo

que puede afectar su capacidad de defensa contra herbívoros y otros organismos (Hori, 1992).

El desarrollo de las agallas implica no solo transformaciones anatómicas, sino también una reprogramación transcripcional en las células del hospedero, activando genes transportadores y alterando la dinámica química de los tejidos circundantes. Específicamente, los insectos gallícolas manipulan la estructura y la química de los órganos hospedero para obtener alimento, refugio y protección (Price *et al.*, 1987). Este proceso asegura la acumulación de nutrientes esenciales provenientes del suelo, como calcio, magnesio y zinc, necesarios para el correcto funcionamiento enzimático y la respuesta inmune de los gallícolas. Sin embargo, esta reprogramación también puede conllevar la acumulación de elementos potencialmente tóxicos, como metales pesados, en las agallas, lo que podría limitar el desarrollo del hospedero o incluso su supervivencia (Phytoma, 2024).

Varios metales, incluido el zinc (Zn), se encuentran en los suelos y son esenciales como nutrientes para el desarrollo de las plantas (Mahler, 2003). En el suelo, los minerales pueden presentarse en formas de iones libres, compuestos de sales metálicas solubles o compuestos insolubles o parcialmente solubles, como óxidos, carbonatos e hidróxidos (Pineda, 2004). Los minerales incluyen tanto a macronutrientes (como N, P, K, Ca) y los micronutrientes (como Fe, Mn, Cu, Zn, B, entre otros). Dentro de estos, se encuentran algunos minerales clasificados

como metales pesados; e.g.: plomo, cadmio, cromo, mercurio, zinc, cobre, plata, entre otros, los cuales son de gran importancia ya que algunos son esenciales para las células, pero pueden volverse tóxicos en altas concentraciones para seres vivos, organismos del suelo, plantas y animales (Spain *et al.*, 2003). Además, tienen la capacidad de acumularse en organismos vivos, como por ejemplo el cadmio, mercurio, plomo, antimonio, bismuto, estaño, talio (García y Dorronsoro, 2005). En suelos contaminados con plomo, también es común encontrar cadmio y zinc (Zwonitzer *et al.*, 2003).

El hierro (Fe) desempeña un papel central en la fisiología de las agallas, influyendo directamente en su desarrollo estructural, actividad antioxidante y viabilidad de los organismos gallícolas (Ferreira *et al.*, 2018). En el caso de las agallas inducidas por nematodos en *Miconia* spp., el hierro es absorbido del suelo y transportado a las células nutritivas, localizándose predominantemente en las paredes celulares y parénquima, donde se convierte en un recurso crucial para la dieta y el metabolismo de los inductores (Arriola *et al.*, 2024). Este elemento se considera clave no solo para la fertilidad de los gallícolas, sino también para la proliferación de agallas en suelos ricos en hierro.

El calcio y el magnesio, esenciales para la estabilidad de las membranas celulares y las funciones enzimáticas, se acumulan en mayores concentraciones en las agallas en comparación con los tejidos no afectados. Esto refleja la manipulación adaptativa de los organismos inductores para satisfacer sus

necesidades fisiológicas y reproductivas (Grandez-Rios *et al.*, 2016). Por otra parte, aunque elementos como el aluminio (Al) están presentes en menores proporciones en las agallas respecto a tejidos no agallados, su compartimentación refleja estrategias adaptativas para minimizar su toxicidad y mantener la homeostasis celular (Arriola *et al.*, 2020).

Los metales pesados, como el plomo, el cadmio y el mercurio, son conocidos por sus efectos tóxicos en los insectos, afectando su desarrollo y comportamiento (Balali-Mood *et al.*, 2021). El plomo, por ejemplo, puede alterar el sistema nervioso de los insectos, afectando tanto su capacidad de reproducción como su crecimiento. La exposición prolongada a este metal puede generar mortalidad incrementada y reducción en las tasas de crecimiento (Sun *et al.*, 2017). De manera similar, el cadmio también resulta ser tóxico, dañando los tejidos, interfiriendo con la función enzimática y reduciendo la viabilidad de las larvas y la fecundidad de los insectos adultos (Sun *et al.*, 2017). En cuanto al mercurio, su toxicidad puede inducir malformaciones, alterar los comportamientos normales de los insectos y causar una elevada mortalidad, afectando a varias especies a través de la acumulación en sus tejidos y la alteración de sus procesos fisiológicos (Sun *et al.*, 2017).

El papel del suelo como fuente primaria de estos elementos destaca la relación íntima entre la química del suelo y las agallas. Por ejemplo, Arriola *et al.* (2024) señalan que los perfiles químicos del suelo determinan en gran medida la

composición de las agallas, su estructura y su funcionalidad, promoviendo una mayor diversidad de agallas en regiones con suelos ricos en nutrientes. Este vínculo entre el suelo y las agallas no solo subraya la dependencia de los gallícolas de su entorno edáfico, sino también su capacidad para transformar las dinámicas químicas de la planta hospedante, aumentando la complejidad y resiliencia de estas estructuras frente a desafíos ambientales y biológicos.

La cuantificación comparada de los metabolitos y los minerales entre los tejidos de las agallas; así como de los tejidos sin agallas es una forma novedosa de explorar la dinámica y funciones de los elementos químicos en la fisiología y estructura de las agallas de las plantas, y en la nutrición de los inductores (Wei *et al.*, 2023). La mayoría de los estudios sobre la relación planta-organismo gallícola incluyen técnicas anatómicas, fisiológicas, bioquímicas y químicas que han explicado como estos organismos gallícolas manipulan la anatomía, fisiología y química de sus órganos hospederos. Sin embargo, estudios que demuestren la manipulación de la composición de minerales por parte de los organismos gallícolas son pocos frecuentes (Stone *et al.*, 2002).

Problema

En la Región del Biobío, Chile, las actividades industriales, mineras, agrícolas y urbanas han generado una creciente preocupación por la acumulación de metales pesados en los suelos. Esta Región es un área afectada por actividades industriales, agrícolas y mineras que contribuyen a la acumulación de metales pesados en el suelo. Los metales, como el zinc, el plomo y el cadmio, pueden ser tóxicos en altas concentraciones, pero también esenciales para los procesos fisiológicos de las plantas y los organismos gallícolas (Hettiarchchi & Pierzynski, 2002; Spain *et al.*, 2003). Algunas especies vegetales, adaptadas a estos entornos, presentan interacciones únicas con organismos gallícolas. Estas agallas podrían actuar no solo como sumideros de nutrientes, sino también como depósitos de minerales esenciales o tóxicos. Este estudio explora si los organismos gallícolas manipulan la adquisición y distribución de minerales en las plantas hospederas y su relación con la disponibilidad de estos en el suelo. Además, permitirá profundizar en la capacidad de sumidero de fotoasimilatos de las mismas, a través de estudios de cuantificación de metabolitos primarios, la mayoría detectados por técnicas cualitativas.

Las especies seleccionadas para el presente estudio son *Peumus boldus* Molina (boldo) de la familia Monimiaceae y *Aextoxicon punctatum* Ruiz & Pavón (olivillo), de la familia Aextoxicaceae, dos especies arbóreas nativas de Chile. La capacidad adaptativa a suelos contaminados de *P. boldus* y *A. punctatum* ha sido

bien documentada. *Peumus boldus*, por ejemplo, es capaz de tolerar suelos contaminados con metales pesados, lo que lo convierte en un buen modelo para estudiar las interacciones planta-insecto, mientras que *A. punctatum* tolera suelos ácidos (Becerril *et al.*, 2007). Atendiendo a ello, se escogieron estas dos especies como modelo de estudio, pues ambas son especies hospederas de organismos gallícolas.

Peumus boldus alberga en sus tallos a una especie de insecto gallícola perteneciente al género *Dasineura* (Diptera, Cecidomyiidae). Las agallas inducidas por *Dasineura sp.* en *P. boldus* son estructuras especializadas que se desarrollan en el sistema vascular del hospedero. Estas agallas, de forma fusiforme, presentan una organización interna distintiva que incluye una cámara larval rodeada por capas de tejido nutritivo y parénquima homogéneo. Las células del tejido nutritivo son ricas en compuestos como proteínas, lípidos y azúcares reducidos, lo que garantiza el sustento de las larvas durante su desarrollo. Además, las agallas inhiben la formación de floema y fibras perivasculares, favoreciendo la redistribución de recursos hacia el insecto inductor (Guedes *et al.*, 2022; 2023).

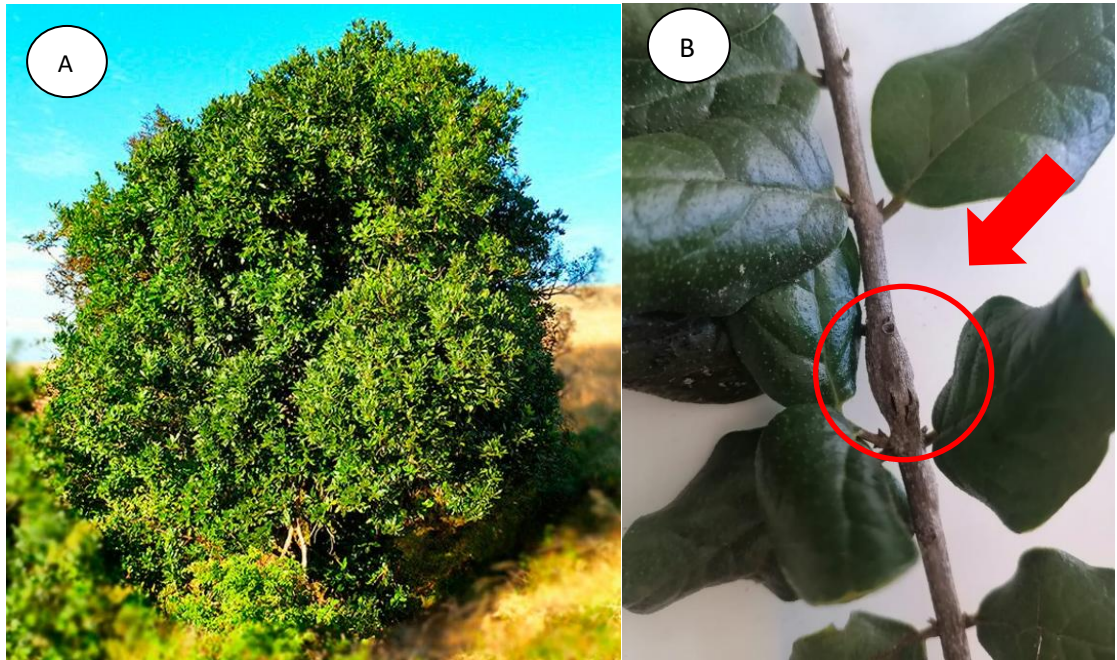


Figura 1. 1. Árbol de *P. boldus* en su hábitat natural (A) y agalla senescente de *P. boldus* (círculo y flecha roja en B)

Durante su desarrollo, las agallas atraviesan varias etapas caracterizadas por cambios estructurales y funcionales. En la etapa inicial, se observa la deslignificación y ruptura de las células del xilema, que facilita el establecimiento de la cámara larvaria. A medida que las agallas maduran, aumenta el diámetro debido a la hiperplasia celular en el cambium vascular. Finalmente, en la fase de senescencia, las agallas se vacían tras la salida del adulto, y los tejidos muestran signos de degradación y necrosis (Guedes *et al.*, 2022; 2023).

El segundo sistema de estudio involucra a *A. punctatum* y un ácaro gallícola (Acari, Eriophyoidea) que se desarrolla en sus hojas (Quintero *et al.*, 2024). De

este sistema hay pocos estudios, por lo que se carece de información previa de su descripción estructural y metabólica.



Figura 1. 2. Árbol de *A. punctatum* en su hábitat natural (A) y agalla de hojas de *A. punctatum* (círculo y flecha roja en B)

Pregunta

¿Cómo los organismos gallícolas manipulan la composición de minerales y metabolitos primarios de sus órganos hospederos?

Hipótesis

Las agallas inducidas en tallos de *P. boldus* y *A. punctatum* acumulan mayores cantidades de carbohidratos, proteínas y elementos minerales que los tejidos sin agallas, influenciadas por la disponibilidad de estos elementos en el suelo.

Objetivo General

Determinar la composición de carbohidratos, proteínas y elementos minerales en tejidos con y sin agallas de *P. boldus* y *A. punctatum* y su relación con la disponibilidad de minerales y nutrientes en los suelos y órganos hospederos.

Objetivos Específicos

1. Cuantificar los niveles de azúcares solubles, almidón, proteínas y minerales en tejidos con y sin agallas de *P. boldus* y *A. punctatum*.
2. Determinar la composición de minerales en suelos donde habitan poblaciones nativas de *P. boldus* y *A. punctatum* en la Región del Biobío.

II. METODOLOGÍA

Sitios de recolección de material vegetal y suelos

Aextoxicon punctatum

El material vegetal y de suelo correspondiente a *A. punctatum* fue recolectado en el Campus Naturaleza, de la Universidad de Concepción, Biobío, Chile (36° 50' 09.9" S, 73° 01' 30.8" O). Se seleccionaron cinco árboles, de los cuales se tomaron un total de 50 hojas maduras, distribuidas equitativamente entre hojas con y sin agallas. La recolección de suelos se realizó bajo el dosel de cada árbol, sin exceder el área de goteo. Antes de iniciar el muestreo, se preparó la superficie eliminándose residuos como ramas, raíces o material vegetal seco. El suelo fue extraído entre los 20 y 40 cm de profundidad, asegurando uniformidad en las dimensiones de las muestras (4 cm x 4 cm x 40 cm). Los suelos recolectados fueron almacenados en bolsas de plástico identificadas, siguiéndose un protocolo estandarizado para preservar la integridad del material recolectado.

Peumus boldus

Para *P. boldus*, la recolección de material vegetal y suelo se llevó a cabo en la Estación Biológica Terrestre Hualpén, ubicada en la Región del Biobío, Chile (36° 47' 47.76" S, 73° 9' 40.32" O). En este sitio, se seleccionaron cinco árboles y se

recolectaron 50 ramas, divididas equitativamente entre ramas con y sin agallas. La extracción del suelo se realizó siguiéndose el mismo procedimiento estandarizado utilizado para *A. punctatum*.

En el laboratorio, las muestras de suelo de una misma procedencia se mezclaron cuidadosamente, eliminándose residuos grandes. Posteriormente, se secaron a temperatura ambiente para evitar la pérdida de compuestos orgánicos o elementos volátiles como nitrógeno y fósforo. De cada muestra, se separó una fracción de 1 kg para ser enviada al Laboratorio de Suelos, Plantas y Aguas de la Facultad de Agronomía, Campus Chillán, Universidad de Concepción, donde se realizaron análisis de macro y micronutrientes, así como de metales pesados. Las muestras de sustrato se secaron al aire y se homogeneizaron para las mediciones químicas. El pH del sustrato se determinó en una relación sustrato-solución de 1:2,5 en agua y CaCl_2 (0,01 M) (Sadzawka *et al.*, 2006). Los contenidos de N y C del sustrato se determinaron por pérdida de ignición a través de un analizador CHN IRMS (Sercon Ltda, Santiago de Chile, Chile). La disponibilidad de fósforo se determinó mediante el método de Olsen (Olsen y Sommers, 1982). El catión potasio (K^+) se midió utilizándose un espectrofotómetro de absorción y emisión atómica AAS (A Analyst 400, PerkinElmer) (Sadzawka *et al.*, 2006). La conductividad eléctrica y la materia orgánica también se determinaron de acuerdo con la metodología (Sadzawka *et al.*, 2006). Todos los análisis se llevaron a cabo en el Laboratorio de Suelos, Plantas y Aguas de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Concepción.

El establecimiento de los niveles de contenido de los elementos del sustrato se realizó de acuerdo con los rangos establecidos (Sadzawka *et al.*, 2006).

Recolección y procesamiento del material vegetal

Se seleccionó material vegetal con la misma edad fisiológica correspondiente a crecimiento del último año, asegurándose que las hojas y tallos recolectados, tanto con agallas como sin ellas, provinieran de la misma altura y posición en el árbol. Específicamente, el material vegetal se recolectó a una altura de entre 1 m a 2 m desde la base del árbol. Este criterio de selección permitió estandarizar las condiciones del muestreo y minimizar la influencia de variables externas, garantizándose que las diferencias observadas fueran atribuibles al estado de las agallas y no a la posición o exposición de las hojas dentro del árbol. Durante la recolección, se registró el estado de las agallas, diferenciándose entre maduras y senescentes en el caso de boldo. La fase de maduración se corresponde a aquellas que contienen la larva en la última fase de desarrollo, o sea prepupa. La etapa de senescencia se consideró aquellas en que estaban ocupadas por las pupas o ya estaban vacías (Guedes *et al.*, 2024).

Para el caso del olivillo se trabajó exclusivamente con agallas maduras, que contenía un gran número de ninfas. Estas agallas se seleccionaron por encontrarse en un estado completamente desarrollado, lo que garantiza que

están activas metabólicamente y cumplen su función biológica en el suministro de nutrientes y soporte al organismo gallícola.

En el laboratorio, las muestras se limpiaron con papel absorbente y se almacenaron individualmente en bolsas de plástico por árbol. Las hojas con agallas fueron cortadas, separándose únicamente la zona afectada por las agallas. En el caso de los tallos se recortaron las áreas afectadas por las agallas. El material fragmentado se secó en una estufa a temperatura de 40°C y luego se molió finamente en un molino eléctrico. Cada muestra alcanzó un peso seco mínimo de 5 g. Finalmente, el material procesado fue etiquetado y enviado al Laboratorio de Suelos, Plantas y Aguas de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Concepción para su posterior análisis, que incluyó tanto análisis foliares como de suelo para ambas especies. En las muestras se cuantificaron macronutrientes como nitrógeno (N), fósforo (P), potasio (K), calcio (Ca), y magnesio (Mg), así como micronutrientes incluyendo hierro (Fe), manganeso (Mn), zinc (Zn), cobre (Cu), azufre (S), y boro (B).

Cuantificación de metabolitos primarios

Las muestras de tallos sin agallas (TSA), agallas maduras (ATM) y agallas senescentes (ATS) de *P. boldus* y las hojas (HSA) y agallas (AH) de *A. punctatum* recolectadas en cuatro árboles diferentes (n = 4 para cada especie) se almacenaron a -23°C y previo a cada estudio se molieron en un molino eléctrico

(Guedes *et al.*, 2023). El polvo de la molienda se utilizó para la cuantificación espectrofotométrica de carbohidratos y proteínas totales, mediante un espectrofotómetro lector de microplacas (EPOCH, 800 TS). Todas las muestras se leyeron por triplicado contra un blanco, según correspondiera.

Cuantificación de proteínas

La cuantificación de proteínas solubles totales se realizó mediante el método de Bradford (1976). Las muestras molidas (100 mg) se extrajeron en 1 mL del tampón durante 10 min. La mezcla se centrifugó a 10.000 rpm durante 10 min a 4°C. Posteriormente, se tomaron 150 µL del sobrenadante y se añadieron 300 µL del reactivo de Bradford. Tras una incubación de 5 min a temperatura ambiente, se midió la absorbancia a 595 nm. Se generó una curva de calibración utilizándose soluciones de albúmina de suero bovino (BSA) en un rango de 0 a 0,5 mg mL⁻¹ (Bradford, 1976). La concentración de proteínas solubles totales se expresó en mg g⁻¹ de peso fresco. Se utilizó como blanco el tampón de extracción sin el extracto proteico.

Cuantificación de carbohidratos totales

Los azúcares solubles totales se extrajeron utilizándose 2 mL de una solución de metanol, cloroformo y agua (12:5:3 v/v/v) en tubos Eppendorf de 2 mL (Rose *et*

al., 1991) Las muestras se colocaron en un agitador durante 10 min y se centrifugaron a 2.200 rpm durante 10 min. El procedimiento se repitió dos veces, aspirándose cuidadosamente el sobrenadante el cual se combinó al final. Este sobrenadante se fraccionó según Dickson (1979), añadiendo 2 mL de cloroformo y 1,5 mL de agua desionizada. Las muestras se mezclaron bien y se centrifugaron a 2 200 rpm durante 15 min. De la fase metanol-agua, se tomaron 200 μ L, se mezclaron con 400 μ L de fenol al 2% y 1 mL de ácido sulfúrico concentrado, dejándolas enfriar a temperatura ambiente (Chow y Landhäusser, 2004). La absorbancia se leyó a 490 nm. Se utilizaron soluciones de sacarosa en un rango de 0.05 a 250 μ g mL⁻¹ como estándares para generar la curva de calibración (Rose *et al.*, 1991). Los cálculos de los contenidos totales de azúcares solubles se expresaron en mg g⁻¹ de peso fresco.

La fase sólida de la extracción de azúcares se utilizó para la determinación de almidón, siguiéndose el método de gelatinización descrito por Rose *et al.* (1991). La fase sólida se colocó en una estufa a 50°C hasta que se evaporó el solvente restante. Todas las muestras secas se transfirieron a tubos de vidrio, a los cuales se añadieron 0,5 mL de etanol al 47,5% y 3 mL de agua desionizada. Las muestras se incubaron en un baño María a 100 °C durante 30 min. Después de 10 min, se agregó 1 mL de una solución de amiloglucosidasa preparada en un tampón de acetato de sodio (0,1 M, pH 4,8) a cada muestra y blanco. Los tubos de vidrio sellados se incubaron durante la noche en un baño María a 45°C. Por la mañana, se transfirieron 200 μ L de los extractos de glucosa a un tubo de vidrio

transparente, mezclándolos con 400 μL de fenol al 2% y 1 mL de ácido sulfúrico concentrado. Después de enfriar a temperatura ambiente, se midió la absorbancia a 490 nm (Rose *et al.*, 1991). Se utilizaron soluciones de glucosa en un rango de 0,05 a 250 $\mu\text{g mL}^{-1}$ como estándares para generar la curva de calibración (Rose *et al.*, 1991). Los cálculos del contenido de almidón se expresaron en mg g^{-1} de peso fresco. En el caso de la determinación de almidón, el blanco contiene los reactivos utilizados en el proceso, pero sin material de muestra.

Análisis estadístico

La normalidad y homogeneidad de varianza de los datos de cuantificación de azúcares solubles totales, almidón y proteínas se comprobó con los Tests de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente. Para la comparación de tallos sin agallas, agallas maduras y senescente de *P. boldus*, se aplicó un Anova de una vía y Tukey para la comparación de medias. Las hojas con y sin agallas de olivillo se compraron a través de un test de Student. Los resultados de análisis químicos de los tejidos vegetales y suelos no fueron procesados estadísticamente, pues no se pudieron medir por triplicado debido a que es un servicio pagado y muy costoso. El análisis estadístico se realizó con el programa InfoStat considerándose un valor $p \leq 0,05$.

III. RESULTADOS

Contenido de minerales en los tejidos vegetales

Los resultados de análisis de los tejidos vegetales reflejaron los niveles de los macronutrientes N, P, K, Ca, Mg. y micronutrientes Fe, Mn, Zn, Cu, S, B de los TSA, ATM y ATS de *P. boldus*, destacándose diferencias entre los tres tipos de muestras, especialmente en los contenidos de algunos nutrientes claves (Tabla 3.1). Por ejemplo, el contenido de N tuvo un incremento de 6,86% en los ATS respecto a los TSA (Tabla 3.1). En contraste, el contenido de N en ATM fue algo más bajo que en TSA, lo que representa una disminución de aproximadamente el 6,86%. Los porcentajes Ca, y las concentraciones de Fe, Mg, Zn, Cu y B también se incrementaron en las agallas, tanto maduras como senescente. Por ejemplo, los porcentajes de Ca se incrementaron en un 52,78% y 83,33% en las ATM y ATS respecto a los TSA (Tabla 3.1).

Las concentraciones de Fe y Zn también tuvieron altos porcentajes de incremento, por encima del 60%, en agallas respecto a los tallos sin agallas de *P. boldus* (Tabla 3.1). Para Mg, Cu y B, aunque hubo incremento en los tejidos de las agallas, sus incrementos fueron más discretos, por debajo del 20%, excepto en el caso del Mg para ATS que se incrementó un 58,06% con respecto a TSA (Tabla 3.1). Para la mayoría de los macro y microelementos cuantificados, los mayores valores se registraron en ATS, excepto para N, P, K, Mg y B (Tabla

3.1). Los TSA mostraron solamente mayores niveles de N y B que las agallas, mientras las ATM tuvieron mayores niveles de K y Mg que las otras dos muestras (Tabla 3.1).

Tabla 3. 1. Resultados del análisis de micro y macroelementos en tallos sin agallas (TSA) de *Peumus boldus*, agallas de tallo maduras (ATM) y senescentes (ATS) inducidas por *Dasineura* sp.

Elementos	Unidad de medida	TSA	ATS	ATM
Nitrógeno (N)	%	1,02	1,09	0,95
Fósforo (P)	%	0,09	0,13	0,13
Potasio (K)	%	1,25	1,25	1,34
Calcio (Ca)	%	0,36	0,66	0,55
Magnesio (Mg)	%	0,09	0,06	0,07
Fierro (Fe)	mg Kg ⁻¹	133,5	238,5	215,0
Manganeso	mg Kg ⁻¹	15,5	24,5	21,5
Zinc (Zn)	mg Kg ⁻¹	9,0	15,0	15,0
Cobre (Cu)	mg Kg ⁻¹	7,5	9,5	9,0
Azufre (S)	%	0,13	0,13	0,11
Boro (B)	mg Kg ⁻¹	8,0	6,7	6,0

De forma similar en el caso de *A. punctatum*, los elementos estudiados en los tejidos gallícolas fueron mayores que las hojas sin agallas, aunque con

incrementos discretos (Tabla 3.2). Solamente la concentración de Fe se incrementó en un 41,04% en las AH, mientras que las concentraciones de Zn y Cu se incrementaron en valores cercanos al 20% (Tabla 3.2).

Tabla 3. 2. Resultados del análisis de micro y macroelementos en hojas sin agallas (HSA) y hojas con agallas (AH) de *Aextoxicon punctatum* (olivillo).

Elementos	Unidad de medida	HSA	AH
Nitrógeno (N)	%	0,86	1,09
Fósforo (P)	%	0,08	0,09
Potasio (K)	%	0,68	0,74
Calcio (Ca)	%	1,69	1,86
Magnesio (Mg)	%	0,27	0,27
Fierro (Fe)	mg Kg ⁻¹	153,5	216,5
Manganeso	mg Kg ⁻¹	179,0	161,5
Zinc (Zn)	mg Kg ⁻¹	10,5	13,0
Cobre (Cu)	mg Kg ⁻¹	4,5	5,5
Azufre (S)	%	0,22	0,23
Boro (B)	mg Kg ⁻¹	26,0	23,0

Análisis químico de los suelos

La caracterización fisicoquímica del suelo donde crece el *P. boldus* indica que es un suelo con pH relativamente próximo al neutro, influenciado por alto contenido de materia orgánica. Al mismo tiempo, los contenidos de nitrógeno en sus formas nítrica y amoniacal son bajos, por lo que el N disponible también es bajo, al igual que en Na intercambiable (Tabla 3.3). Contrariamente, se muestra que las plantas pueden hacer un eficiente aprovechamiento de los macronutrientes P, K, Ca y Mg debido a que se registraron altos niveles en las formas disponibles e intercambiables. La saturación baja de K indica que los sitios de intercambio catiónicos están más ocupados por otros elementos que por el K, pero al mismo tiempo su disponibilidad es alta en el complejo absorbente (Tabla 3.3). El contenido de Al intercambiable alto y su saturación media significa que es un elemento que puede estar disponible para la planta con facilidad. La alta suma de bases sugiere que el suelo está bien abastecido de nutrientes esenciales como Ca^{2+} , Mg^{2+} y K^+ (Tabla 3.3). Sin embargo, una CICE media indica que, aunque hay suficientes bases, el suelo no tiene una alta capacidad para retener cationes a largo plazo, y que el suelo tiene capacidad moderada para almacenar nutrientes. De esta manera, hay que prestar atención a la capacidad de drenaje interno y externo por potenciales procesos de lixiviación de nutrientes.

Tabla 3. 3. Resultados de análisis de muestras de suelo de boldo (*Peumus boldus*)

Elementos	Unidad de medida	Contenido	Nivel
pH en agua		6,42	MEDIO
Materia Orgánica	%	9,81	ALTO
Nitratos (N-NO3)	mg kg ⁻¹	6,5	BAJO
Amonio (N-NH4)	mg kg ⁻¹	6,6	BAJO
Nitrógeno Disponible	mg kg ⁻¹	13,1	BAJO
Fósforo Olsen	mg kg ⁻¹	20,9	ALTO
K disponible	mg kg ⁻¹	287,5	ALTO
K intercambiable	cmol kg ⁻¹	0,74	ALTO
Ca intercambiable	cmol kg ⁻¹	12,94	ALTO
Mg intercambiable	cmol kg ⁻¹	2,65	ALTO
Na intercambiable	cmol kg ⁻¹	0,16	BAJO
Suma de Bases	cmol kg ⁻¹	16,48	ALTO
Al de intercambio	cmol kg ⁻¹	0,01	ALTO
CICE	cmol kg ⁻¹	16,50	MEDIO
Saturación de Al	%	0,09	MEDIO
Saturación de K	%	4,47	BAJO
Saturación de Ca	%	78,45	ALTO
Saturación de Mg	%	16,05	ALTO
S disponible	mg kg ⁻¹	0,3	BAJO
Fe	mg kg ⁻¹	69,2	ALTO
Mn	mg kg ⁻¹	15,4	ALTO
Zn	mg kg ⁻¹	7,2	ALTO
Cu	mg kg ⁻¹	1,0	ALTO

Tabla 3. 4. Resultados de análisis de muestras de suelos de olivillo (*Aextoxicon punctatum*).

Elementos	Unidad de medida	Contenido	Nivel
pH en agua		5,20	BAJO
Materia Orgánica	%	7,99	MEDIO
Nitratos (N-NO3)	mg kg ⁻¹	2,0	BAJO
Amonio (N-NH4)	mg kg ⁻¹	13,5	MEDIO
Nitrógeno Disponible	mg kg ⁻¹	15,4	BAJO
Fósforo Olsen	mg kg ⁻¹	2,7	BAJO
K disponible	mg kg ⁻¹	68,9	BAJO
K intercambiable	cmol kg ⁻¹	0,18	BAJO
Ca intercambiable	cmol kg ⁻¹	4,18	MEDIO
Mg intercambiable	cmol kg ⁻¹	1,82	ALTO
Na intercambiable	cmol kg ⁻¹	0,28	BAJO
Suma de Bases	cmol kg ⁻¹	6,46	MEDIO
Al de intercambio	cmol kg ⁻¹	1,50	ALTO
CICE	cmol kg ⁻¹	7,96	MEDIO
Saturación de Al	%	18,79	ALTO
Saturación de K	%	2,22	BAJO
Saturación de Ca	%	52,51	BAJO
Saturación de Mg	%	22,93	ALTO
S disponible	mg kg ⁻¹	5,3	BAJO
Fe	mg kg ⁻¹	59,2	ALTO
Mn	mg kg ⁻¹	59,8	ALTO
Zn	mg kg ⁻¹	1,0	MEDIO
Cu	mg kg ⁻¹	1,2	ALTO
B	mg kg ⁻¹	0,7	MEDIO

Cuantificación de carbohidratos solubles

Los resultados del ANOVA muestran que no hay diferencias significativas ($p = 0,99$) entre los contenidos de azúcares solubles totales de los TSA, ATM y ATS (Fig. 3.1 A). Sin embargo, los resultados de la cuantificación de almidón indicaron que existieron diferencias significativas entre los tratamientos ($p = 0,047$) (Fig. 3.1 B). Las ATM mostraron un contenido significativamente mayor de almidón que los ATS, pero sin diferencias significativas con los TSA (Fig. 3.1 B).

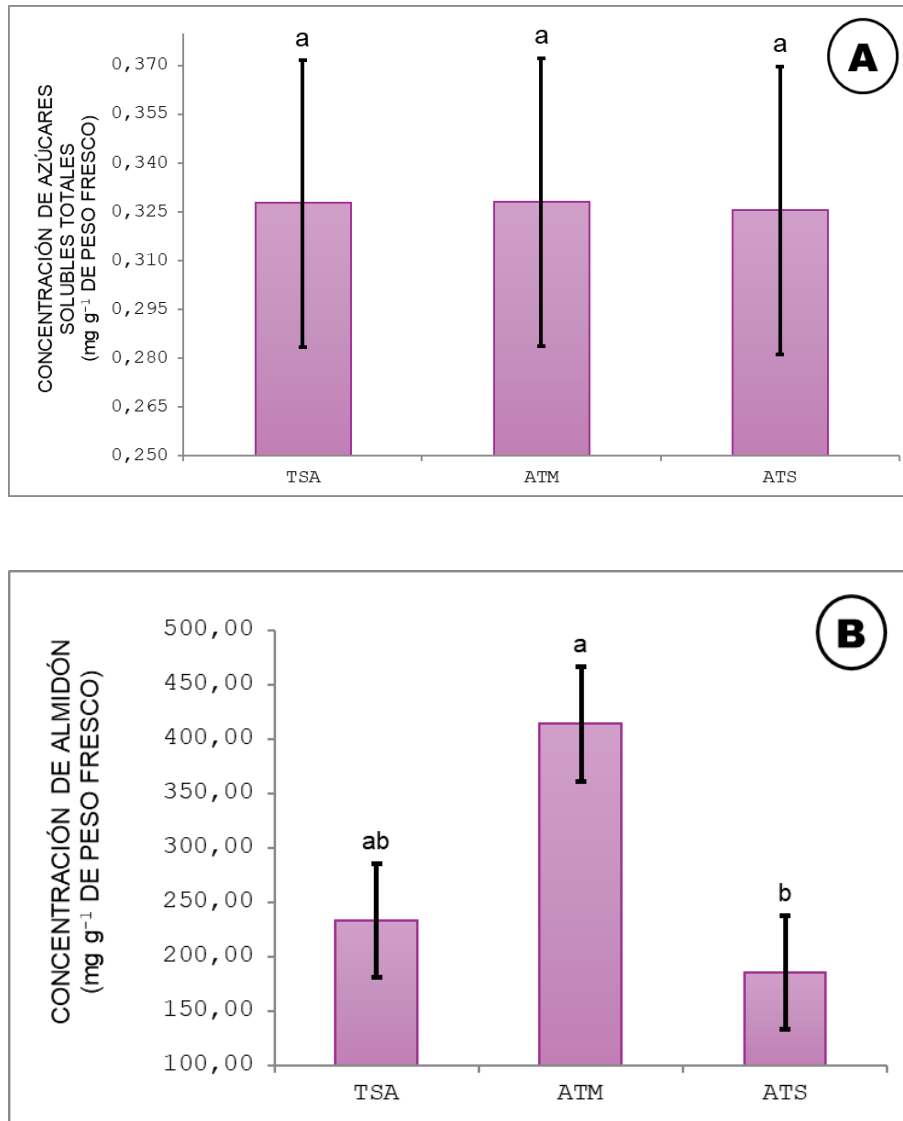


Figura 3. 1. Concentración de azúcares solubles totales (A) y almidón (B) en tallos sin agallas (TSA), agallas de tallo maduras (ATM) y senescente (ATS) de *P. boldus*. Los datos representan su media y desviación estándar.

El t de Student arrojó diferencias significativas ($p = 0,04$) en las concentraciones de azúcares solubles totales de las HSA y AH (Fig. 3.2 A). Las HSA tuvieron una mayor concentración de azúcares que las AH (Fig. 3.2 A). De forma similar, hubo

diferencias significativas ($p = 0,016$) en los contenidos de almidón entre ambas muestras (Fig. 3.2 B). Las HSA tuvieron las mayores concentraciones.

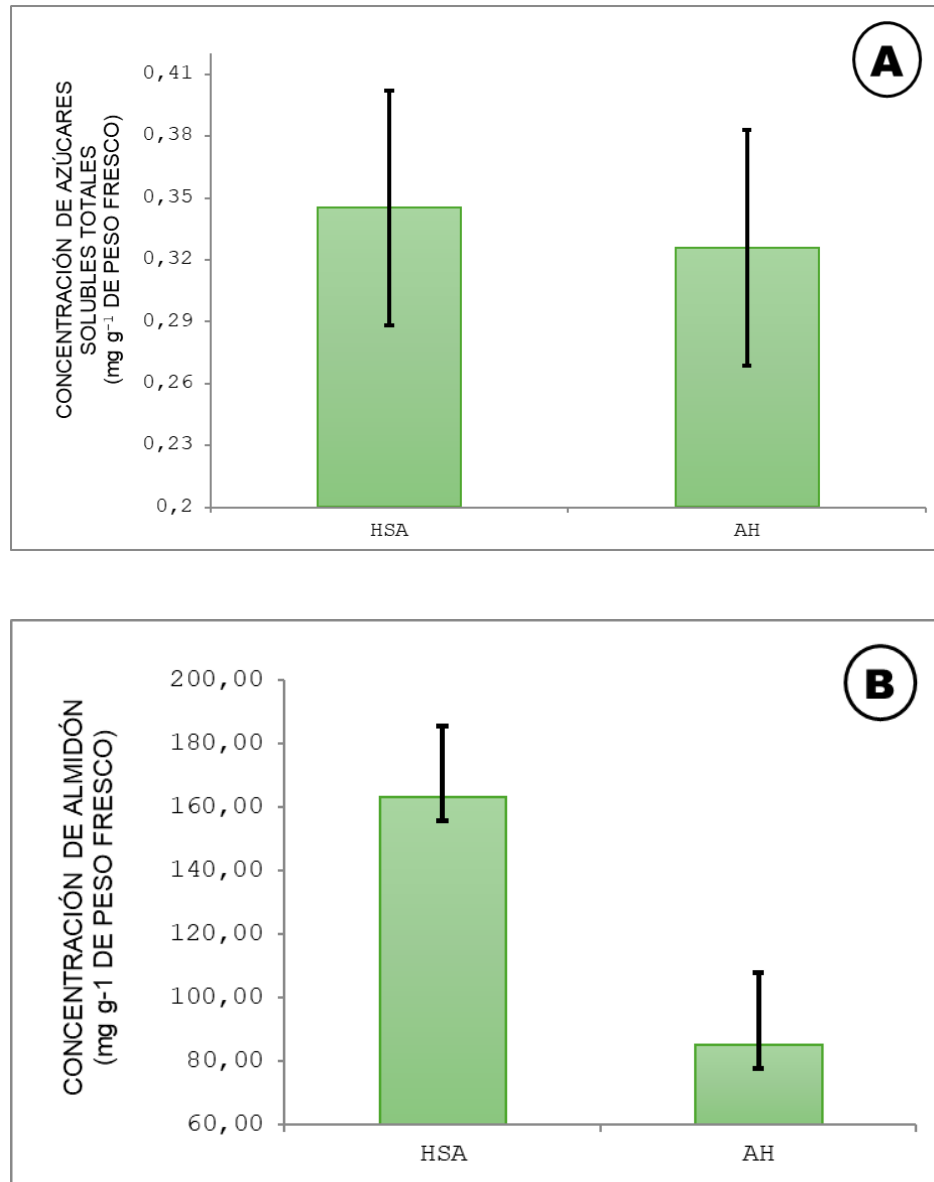


Figura 3. 2. Concentración de azúcares solubles totales (A) y almidón (B) en hojas sin agallas (HSA) y hojas con agallas (AH) de *A. punctatum*. Los datos representan su media y desviación estándar.

Cuantificación de proteínas

Los resultados del ANOVA no mostraron diferencias estadísticamente significativas ($p = 0,94$) entre las medias de los tres grupos evaluados (Fig. 3.3).

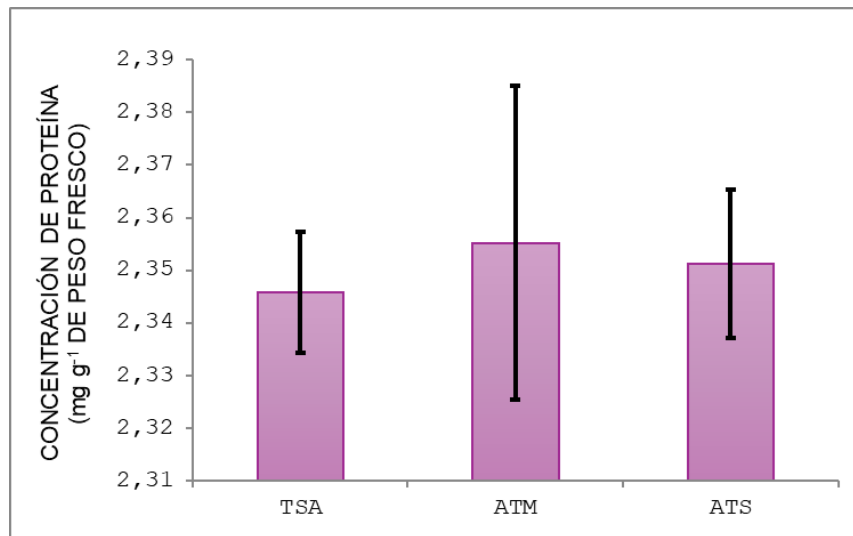


Figura 3. 3. Concentración de proteínas en tallos sin agallas (TSA), agallas de tallo maduras (ATM) y senescente (ATS) de *P. boldus*. Los datos representan su media y desviación estándar.

La concentración de proteínas entre las HSA y AH de olivillo mostró diferencias significativas ($p = 0,04$) entre ambos órganos (Fig. 3.4). Las HSA tuvieron valores significativamente mayores que los de AH (Fig. 3.4).

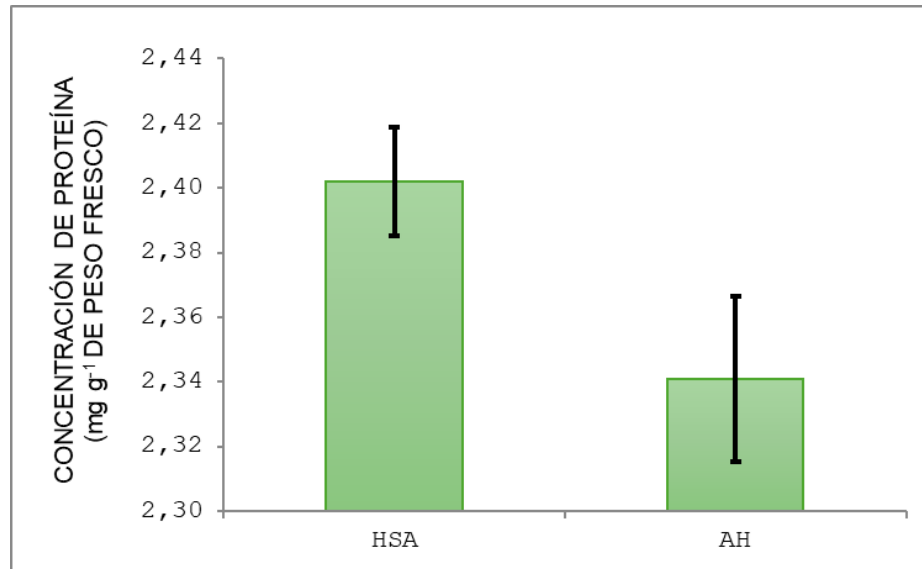


Figura 3. 4. Concentración de proteínas en hojas sin agallas (HSA) y hojas con agallas (AH) de *A. punctatum*. Los datos representan su media y desviación estándar.

IV. DISCUSIÓN

Acumulación diferencial de metabolitos primarios: implicaciones funcionales en las agallas

Los resultados de este estudio confirman que las agallas inducidas por organismos gallícolas funcionan como estructuras altamente especializadas que actúan como sumideros metabólicos intensos, pero que dependen de la especie inductora y la especie hospedera. En el caso de metabolitos primarios la acumulación de estos está en dependencia de las necesidades nutricionales de la especie inductora. Si bien, ambas especies inductoras acumulan azúcares solubles totales, almidón y proteínas, solo las agallas inducidas por *Dasineura* sp. inducen cambios significativos en sus concentraciones, especialmente el almidón fue significativamente mayor en las agallas maduras. Previamente, se demostró de manera histoquímica que estas agallas acumulan azúcares solubles totales y proteínas en las células nutritivas de donde se alimenta la larva y células del córtex, pero el almidón solo se acumula en las células corticales (Guedes *et al.*, 2023). La redistribución de las proteínas, lípidos y azúcares reductores hacia las células nutritivas de las agallas asegura una nutrición adecuada para *Dasineura* sp. (Guedes *et al.*, 2022). El almidón, que se acumula exclusivamente en las células corticales, tiene una función diferente en las agallas (Tofiño *et al.*, 2006). El almidón es una forma de almacenamiento de energía a largo plazo, y su acumulación en las células corticales podría indicar un mecanismo de reserva

energética en la agalla. El almidón puede ser movilizado e hidrolizado ante condiciones ambientales desfavorables, o bien durante períodos de inactividad o de menor disponibilidad de recursos. Esta acumulación de almidón en las células corticales podría reflejar una adaptación fisiológica que optimiza la disponibilidad de energía para la larva a lo largo de su desarrollo (Tofiño *et al.*, 2006).

La organización de las agallas inducidas por *Dasineura* sp., marcada por la acumulación de azúcares solubles y proteínas en las células nutritivas, junto con el almacenamiento de almidón en las células del córtex, sugiere una especialización funcional. Esta disposición asegura tanto la nutrición de la larva como el almacenamiento de reservas energéticas en tejidos especializados, como el córtex, que actúan como fuente estratégica de recursos para su crecimiento y desarrollo. Además, los metabolitos energéticos y de reserva, también intervienen en los procesos metabólicos de la agalla (Guedes *et al.*, 2022; 2023).

Sin embargo, la especie de ácaro inductora de agallas en las hojas de olivillo también acumula estos metabolitos, pero no induce una acumulación significativa en los tejidos de las agallas. La posición de las agallas, muy cercana a las venas de la hoja, sugiere que los nutrientes son directamente drenados de los haces vasculares cuando son movilizados hacia los órganos sumideros del hospedero, como el tallo y las raíces. Esta proximidad facilita la translocación de fotoasimilatos desde el floema hacia las agallas (Gonzalez *et al.*, 2015).

Independientemente de si los incrementos son significativos o no, las agallas acumulan metabolitos primarios, lo que confirma su función en la acumulación de fotoasimilatos. Este proceso permite que las agallas actúen como un reservorio temporal de nutrientes para el hospedero (García *et al.*, 2009).

Relación entre el suelo y la acumulación de metales en las agallas

Los presentes resultados confirman que las agallas actúan como sumideros de micro y macroelementos. Especialmente en las agallas inducidas en *P. boldus* hubo un incremento de N, Fe, Cu, Ca y de P y Mg. También en ambos sistemas de estudio, los contenidos de B fueron menores en relación con los órganos hospederos.

Es muy llamativo que el Al intercambiable mostró valores altos en ambos sitios de estudio, y la saturación de este microelemento fue particularmente alta en los predios de olivillo. Esto implica que hay una alta disponibilidad de Al para interactuar con el sistema radicular de las plantas de olivillo. Una saturación alta de Al (generalmente > 20-30%) indica que una proporción significativa del complejo de intercambio catiónico está dominada por este elemento, lo que desplaza cationes esenciales como Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ y puede provocar déficit nutricional en las plantas. También puede afectar el balance iónico, reduciendo la disponibilidad de otros nutrientes importantes. Adicionalmente, un exceso de aluminio en el suelo puede inhibir la actividad de microorganismos beneficiosos, afectándose procesos como la fijación de nitrógeno y la descomposición de

materia orgánica. El CICE revela que el suelo tiene una capacidad moderada para retener nutrientes, lo que está relacionado con un contenido medio de materia orgánica. En una condición de lluvias intensas ese suelo tiene menos posibilidades de retener nutrientes. En consecuencia, el potencial nutritivo del suelo está al límite y puede ser afectado negativamente por procesos de lixiviación debido a lluvias abundantes (Adams y Lund, 1966; Casierra y Cárdenas, 2007; Cruz-Macías *et al.*, 2020).

La composición química del suelo tiene un impacto directo en la fisiología de las agallas, influyendo en la acumulación de macro y micronutrientes esenciales, así como de metales pesados. En los suelos analizados, se observará una alta disponibilidad de elementos como calcio, magnesio, hierro y zinc, los cuales están significativamente enriquecidos en los tejidos de las agallas en comparación con los tejidos no afectados. Esta evaluación destaca la capacidad de los organismos gallícolas para manipular los mecanismos de transporte y almacenamiento de nutrientes en las plantas hospedadoras, optimizándose la absorción y movilización de estos elementos hacia las agallas.

En particular, la concentración elevada de hierro observada en las agallas maduras de *P. boldus* y *A. punctatum* refuerza la idea de que estas estructuras son estratégicamente modificadas por los gallícolas para satisfacer sus necesidades fisiológicas. El hierro es fundamental para la función metabólica y antioxidante, no solo es un recurso esencial para los inductores, sino que su

acumulación también puede tener implicaciones ecológicas importantes en la dinámica de nutrientes dentro del ecosistema (Arriola *et al.*, 2020).

El calcio, por ejemplo, desempeña un papel crucial en la estabilización de las membranas celulares y la formación de paredes celulares reforzadas, proporcionando soporte estructural a las agallas (Grandez-Rios *et al.*, 2016). En este estudio, el calcio en las agallas senescentes se incrementó en comparación con los tallos sin agallas, lo que sugiere que este elemento también contribuye a la preservación de la integridad de las agallas, incluso durante las etapas finales de su ciclo de vida.

El hierro y el zinc, por su parte, son fundamentales para la fisiología de las agallas y de los organismos inductores. El hierro es esencial para la síntesis de proteínas relacionadas con el metabolismo energético, mientras que el zinc actúa como cofactor enzimático en múltiples rutas metabólicas (Boccio *et al.*, 2003). La alta acumulación de estos elementos en las agallas podría explicarse por la activación de genes transportadores específicos en respuesta a la presencia del organismo inductor, una estrategia que favorece la nutrición y reproducción del inductor al tiempo que reconfigura las dinámicas de los nutrientes dentro del hospedador (Arriola *et al.*, 2024).

La acumulación de minerales en las etapas finales de desarrollo de las agallas podría estar vinculada a procesos de desintoxicación, donde las agallas retienen metales pesados como plomo y cadmio para evitar su redistribución hacia otros

órganos de la planta. Este comportamiento refuerza la hipótesis de que las agallas no solo son estructuras tróficas, sino que también desempeñan un papel en la homeostasis química y en la mitigación de impactos tóxicos en la planta hospedadora (Aguilar *et al.*, 2020; Perales-Aguilar *et al.*, 2021)

Los hallazgos de este estudio tienen importantes implicaciones ecológicas y prácticas. En regiones con suelos contaminados, como el Biobío, las agallas podrían desempeñar un papel clave en la mitigación de la contaminación, al actuar como sumideros de metales pesados. Esta capacidad podría explorarse para desarrollar estrategias de fitorremediación basadas en especies con alta incidencia de agallas, como *P. boldus*, maximizando su potencial para la recuperación de suelos degradados.

V. CONCLUSIONES

1. En *P. boldus*, las agallas maduras se destacan por la acumulación significativa de almidón, proteínas y minerales como Ca, Fe y Zn. Esto evidencia una fuerte redistribución metabólica hacia estas estructuras, probablemente impulsada por la capacidad del organismo inductor de movilizar los recursos disponibles en el suelo y la planta hospedera. Estas características subrayan el papel de las agallas en esta especie como sumideros metabólicamente activos que concentran nutrientes y minerales esenciales.
2. En *A. punctatum*, las agallas muestran un patrón diferente, caracterizado por una menor acumulación de azúcares y proteínas en comparación con *P. boldus*, pero con un enriquecimiento notable en Fe y Zn. Esto sugiere que las estrategias de acumulación difieren entre las especies, posiblemente debido a variaciones en la fisiología del inductor y la relación con el hospedero. Así, las agallas en *A. punctatum* parecen estar especialmente adaptadas para concentrar elementos minerales esenciales, destacando un enfoque más específico en la nutrición mineral.
3. La composición química de los suelos influyó en la acumulación de elementos en las agallas. En los suelos de *P. boldus*, la alta disponibilidad de Ca y Fe se reflejó en su mayor acumulación en las agallas, mientras que en

los suelos de *A. punctatum*, la menor disponibilidad de N y K limitó la acumulación de algunos nutrientes en las agallas.

4. La acumulación de nutrientes y minerales en las agallas es dependiente de la especie inductora de agallas y está estrechamente relacionada con la disponibilidad de estos elementos en los suelos y las plantas hospederas. Este fenómeno resalta la interacción compleja entre las condiciones ambientales y las capacidades fisiológicas de los organismos inductores, lo que influye en la cantidad y distribución de nutrientes.

VI. BIBLIOGRAFÍA

- Adams, F., & Lund, Z. F. (1966). Efecto de la actividad química de la solución de aluminio del suelo sobre la penetración de la raíz de algodón en subsuelos ácidos. *Soil Science*, 101(3), 193-198.
- Arriola, I. A., Isaias, R. M. S., Costa, E. C., & Oliveira, D. C. (2024). Soil-plant-gall relationships: from gall development to ecological patterns. *Biological Reviews*, 99(6), 1948-1975.
- Arriola, I. A., Isaias, R. M. S., Figueiredo, M. A., & Boaneres, D. (2020). Apoplast-symplast compartmentalization and functional traits of iron and aluminum in promeristematic tissues of nematode induced galls on *Miconia* spp. *Plant Physiology and Biochemistry*, 154, 360-368.
- Balali-Mood, M., Naseri, K., Tahergorabi, Z., Khazdair, M. R., & Sadeghi, M. (2021). Toxic mechanisms of five heavy metals: mercury, lead, chromium, cadmium, and arsenic. *Frontiers in Pharmacology*, 12, 643972.
- Becerril, J., Barrutia, O., García Plazaola, J., Hernández, A., Olano, J., & Garbisu, C. (2007). Especies nativas de suelos contaminados por metales: aspectos ecofisiológicos y su uso en fitorremediación. *Ecosistemas*, 16(2).
- Boccio, J., Salgueiro, J., Lysionek, A., Zubillaga, M., Goldman, C., Weill, R., & Caro, R. (2003). Metabolismo del hierro: conceptos actuales sobre un micronutriente esencial. *Archivos Latinoamericanos de Nutrición*, 53(2), 119-132.
- Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1-2), 248-254.
- Bragança, G. P. P., Freitas, M. S. C., & Isaias, R. M. S. (2021). The influence of gall position over xylem features in leaflets of *Inga ingoides* (Rich.) Willd.

(Fabaceae: Caesalpinioideae). *Trees – Structure and Function*, 35, 199-209.

Casierra Posada, F., & Cárdenas Hernández, J. (2007). Influencia del aluminio sobre el crecimiento de la raíz en coliflor (*Brassica oleracea* L., var. *Botrytis*, Hib. 'Nevada f1'). *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 10(1), 149-157.

Cruz-Macías, W. O., Rodríguez-Larramendi, L. A., Salas-Marina, M. Á., Hernández-García, V., Campos-Saldaña, R. A., Chávez-Hernández, M. H., & Gordillo-Curiel, A. (2020). Efecto de la materia orgánica y la capacidad de intercambio catiónico en la acidez de suelos cultivados con maíz en dos regiones de Chiapas, México. *Terra Latinoamericana*, 38, 475-480.

Ferreira, B. G., Oliveira, D. C., Moreira, A. S. F. P., Faria, A. P., Guedes, L. M., França, M. G. C., Álvarez, R., & Isaias, R. M. S. (2018). Antioxidant metabolism in galls due to the extended phenotypes of the associated organisms. *PLOS ONE*, 13(10), e0205364.

García, A., Dorado, M., Pérez, I., Cun, R., López, T., & Montilla, E. (2009). Acumulación de biomasa seca en diferentes órganos de la planta de arroz en condiciones de déficit hídrico. *Agronomía Tropical*, 59(1), 15-24.

García, I., & Dorronsoro, C. (2005). Contaminación por metales pesados. En *Tecnología de Suelos*. Universidad de Granada, Departamento de Edafología y Química Agrícola.

González, A. M., & Solís, S. M. (2015). Anatomía y morfogénesis de las agallas producidas por *Leptocybe invasa* en plantas de *Eucalyptus*. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 50(2), 141-151.

Grandez-Rios, J. M., García-Villacorta, R., Cuevas-Reyes, P., & De Araújo, W. S. (2015). Insectos inductores de agallas en América Latina: ecología, importancia y nuevas perspectivas. *Revista de Biología Neotropical/Journal of Neotropical Biology*, 12(2), 92-103.

- Guedes, L. M., Aguilera, N., Gavilán, E., Péndola, J. A., & Villagrán, N. E. (2023). Vascular implications of *Dasineura* sp. galls' establishment on *Peumus boldus* stems. *Plant Biology Journal*, *25*, 965-972.
- Guedes, L. M., Figueroa, C., Gavilán, E., Sanhueza, C., Torres, S., Pérez, C. I., & Aguilera, N. (2023). Physiological and biochemical analysis of plant galls: metabolite quantification and stress responses. *Plant Physiology and Biochemistry*, *195*, 25-36.
- Guedes, L. M., Gavilán, E., Pérez, C., Becerra, J., & Aguilera, N. (2022). Impact of *Dasineura* sp. gall on the structural and chemical profile of *Peumus boldus* stems. *Trees – Structure and Function*, *37*, 545-553.
- Hori, K. (1992). Insect secretions and their effect on plant growth, with special reference to hemipterans. *Journal of Applied Entomology*, *114*(3), 262-272.
- Isah, T. (2019). Stress and defense responses in plant secondary metabolite production. *Biological Research*, *52*, 39.
- Isaias, R. M. S., Oliveira, D. C., Carneiro, R. G. S., & Kraus, J. E. (2014). Developmental anatomy of galls in the Neotropics: arthropod stimuli versus host plant constraints. En Fernandes, G. W., & Santos, J. C. (Eds.), *Neotropical insect galls* (pp. 15-34). Springer, Heidelberg, Germany.
- Jayaraman, P. (1989). Histogenetic patterns and classification of the shoot-axis galls. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences (Plant Sciences)*, *99*, 391-403.
- Laboratorio de Análisis de Suelos y Plantas, Universidad de Concepción. (2024). *Análisis de suelos y foliar*.
- Mahler, R. L. (2003). Essential plant nutrients: zinc in the soil-plant system. *University of Idaho Extension Bulletin*.

- Mani, M. S. (1964). *Ecology of plant galls*. Dr. W. Junk, The Hague, the Netherlands.
- Oliveira, D. C., Carneiro, R. G. S., Magalhães, T. A., & Isaias, R. M. S. (2014). Functional implications of the continuum of leaf development and gall formation: A case study in *Lonchocarpus muehlbergianus* (Fabaceae). *Revista de Biología Tropical*, 62(2), 357-368.
- Olsen, S. R., & Sommers, L. E. (1982). Phosphorus. In A. L. Page (Ed.), *Methods of soil analysis* (pp. 403-430). American Society of Agronomy, Madison, WI, USA.
- Perales-Aguilar, L., Esquivel-Rivera, J. A., Silos-Espino, H., Carrillo-Rodríguez, J. C., & Perales-Segovia, C. (2021). Tolerancia de plantas de zonas áridas a metales pesados. *Terra Latinoamericana*, 39, e759.
- Phytoma España. (2024). Agallas vegetales: fenómenos de formación y mecanismos de adaptación. *Phytoma Sanidad Vegetal*.
- Pineda, H. R. (2004). *Presencia de hongos micorrízicos arbusculares y contribución de Glomus intraradices en la absorción y translocación de cinc y cobre en girasol (Helianthus annuus L.) crecido en un suelo contaminado con residuos de mina*. Tesis de doctorado, Universidad de Colima, Tecomán, Colima.
- Price, P. W., Fernandes, G. W., & Waring, G. L. (1987). Adaptive nature of insect galls. *Environmental Entomology*, 16, 15-24.
- Quintero, C., Garibaldi, L. A., Grez, A., Polidori, C., & Nieves-Aldrey, J. L. (2014). Galls of the temperate forest of southern South America: Argentina and Chile. En Fernandes, G. W., & Santos, J. C. (Eds.), *Neotropical insect galls* (pp. 429-463).
- Rodríguez, R., Marticorena, C., Alarcón, D., et al. (2018). Catalogue of vascular plants of Chile. *Gayana Botany*, 75, 1-430.

- Rose, R., Dickson, A., & Chow, P. S. (1991). A unified method for the quantification of sugars and starch in plant tissues. *Biochemical Journal*, 278(3), 635-640.
- Sadzawka, R., Carrasco, M., Grez, R., Mora, M., Flores, H., & Neaman, A. (2006). Métodos de análisis recomendados para los suelos de Chile. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Serie Actas INIA, Santiago de Chile, Chile.
- Spain, A. (2003). Implications of microbial heavy metals tolerance in the environment. *Reviews in Undergraduate Research*, 2(1), 1-6.
- Spain, A. V., Isbell, R. F., & Probert, M. E. (2003). Soil organic matter and nutrient dynamics in ecosystems. *Environmental Soil Science*, 241-254.
- Stone, G. N., & Schönrogge, K. (2003). The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(10), 512-522.
- 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, 633-668.
- Sun, H., Liu, Y., & Zhang, G. (2007). Effects of heavy metal pollution on insects. *Acta Entomologica Sinica*, 50, 178-185.
- Tofiño, A., Fregene, M., Ceballos, H., & Cabal, D. (2006). Regulación de la biosíntesis del almidón en plantas terrestres: perspectivas de modificación. *Acta Agronómica*, 55(1).
- Wei, H., Wei, J., Liu, S., & Xu, C. (2023). Integrated dynamic analysis of the transcriptome and metabolome of galls induced by the gall mite *Aceria pallida* on *Lycium barbarum* reveals the molecular mechanism underlying gall formation and development. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(12), 9839.

Zwonitzer, J., Pierzynski, G., & Hettiarachchi, G. (2003). Effects of phosphorus additions on lead, cadmium, and zinc bioavailabilities in a metal-contaminated soil. *Water*, 143.