

Modificações bioquímicas e estruturais induzidas nos tecidos vegetais por insetos galhadores

Biochemical and structural changes induced in plant tissues by galling insects

Víctor F Ramalho^{1,2} e Ary G Silva^{1,3}

¹ Centro Universitário Vila Velha - UVV. Rua Comissário José Dantas de Melo, 21, Boa Vista, Vila Velha, Espírito Santo, Brasil. CEP 29101-770; ² Graduação em Ciências Biológicas. vitao_fr@hotmail.com; ³ Professor Titular IV, bolsista de Produtividade em Pesquisa FUNADESP. arygomes@uvv.br

Resumo Um tipo particular de interação de plantas e insetos herbívoros é definido por modificações do tecido da planta hospedeira mediada pela presença de estágios larvais dos insetos parasitas, no qual é formada uma estrutura de proteção e alimentação a partir da multiplicação dos tecidos foliares. As galhas são essas estruturas reacionais produzidas por um aumento diferenciado no número e / ou tamanho das células vegetais. As galhas podem ser entendidas do ponto de vista evolutiva como adaptações induzidas dentro da planta hospedeira, que permitiram que os indutores se alimentassem de tecidos de alta qualidade, se protegessem de inimigos naturais e de condições ambientais adversas. O processo de desenvolvimento da planta hospedeira é a principal força responsável pela interação inseto planta, existindo desta forma uma variação na abundância e composição de insetos herbívoros associados às plantas em estágios ontogenéticos distintos. A ontogenia, ou modificação natural na expressão gênica do meristema do vegetal, está diretamente relacionada ao desenvolvimento das plantas. Com a sucessão para estágios ontogenéticos mais avançados, ocorrem variações na forma, fisiologia, composição química e resistência a patógenos. A herbivoria pode ser reduzida através da expressão de características defensivas que diretamente interferem na qualidade da planta como alimento para os herbívoros e com defesas indiretas que afetam a eficiência de predação de inimigos naturais dos herbívoros. Insetos galhadores são herbívoros que representam um dos extremos do gradiente especialista generalista, sendo demasiadamente específicos em relação à escolha do hospedeiro. Tornando-se assim temas fascinantes, por considerar os aspectos ecológicos e evolutivos das interações planta herbívoro.

Palavras chaves: galha, herbivoria, ontogenia, cecidogênese.

Abstract A kind of interaction between plants and herbivores is defined by changes in host plant tissue mediated by the presence of larval stages of parasitic insects, in which a structure is formed

to protect and feed from the multiplication of leaf tissues. The galls are produced by reactions such structures a differentiated increase in the number and / or size of plant cells. The galls can be understood in terms of how evolutionary adaptations induced in the host plant, that allowed them to feed themselves inducers of high quality fabrics, be protected from natural enemies and adverse environmental conditions. The development process of the host plant is the main force responsible for plant insect interaction, there is thus a variation in composition and abundance of herbivorous insects associated with plants in different ontogenetic stages. Ontogeny, or natural change in gene expression in the meristem of the plant, is directly related to plant development. om the succession to more advanced ontogenetic stages, variations occur in shape, physiology, chemical composition and resistance to pathogens. The herbivory can be reduced through the expression of defensive characteristics that directly affect the quality of the plant as food for herbivores and indirect defenses that affect the efficiency of predation of natural enemies of herbivores. Galling insects are herbivores that represent one extreme of the gradient specialist generalist being too specific about the choice of the host. Becoming so fascinating topics, considering the ecological and evolutionary aspects of plant herbivore interactions.

Keywords: gall, herbivory, ontogeny cecidogenesis

Introdução

Insetos herbívoros e plantas estabelecem interações complexas. Essas tomam vários níveis de complexidade, abrangendo desde relações tróficas a adaptações evolutivas. Uma das características mais marcantes da relação entre inseto e planta é o alto grau de

especialização alimentar, no que diz respeito aos insetos herbívoros. Este fenômeno constitui o cerne dessas relações, logo é útil considerar o grau de especialização ou generalização alimentar mostrado por herbívoros (Schoonhoven *et al.* 2005).

As interações de insetos e plantas podem ser mutualísticas, se forem benéficas para ambas às partes envolvidas, e também podem caracterizar parasitismo ou herbívora, quando houver benefícios mais direcionados para uma das partes envolvidas na interação (Price *et al.* 1991). Estudos sobre interações deste tipo consideram que a riqueza de espécies em comunidades de insetos herbívoros é influenciada pelas características das plantas que lhes oferecem recurso, como área de distribuição e sua complexidade estrutural (Strong *et al.* 1984).

Um tipo particular de interação de plantas e insetos herbívoros é definido por modificações do tecido foliar da planta hospedeira mediada pela presença de estágios larvais dos insetos parasitas no mesófilo da folha, no qual é formada uma estrutura de proteção e alimentação a partir da multiplicação dos tecidos foliares (Schoonhoven *et al.* 2005). As galhas são essas estruturas reacionais produzidas por um aumento diferenciado no número e / ou tamanho das células vegetais, em relação aos demais tecidos da região afetada, em um ou mais órgãos de uma planta hospedeira em resposta à alimentação ou outros estímulos produzidos por organismos indutores (Raman 2007).

Do ponto de vista evolutivo, as galhas podem ser vistas como fenótipos estendidos dos insetos indutores, devido à influência que eles podem exercer sobre a diferenciação, crescimento e desenvolvimento dos tecidos da planta. As galhas também podem ser entendidas como adaptações induzidas dentro da planta hospedeira, que permitiram que os indutores se alimentassem de tecidos de alta qualidade, se protegessem de inimigos naturais e de condições ambientais adversas (Stone e Schönrogge 2003).

As galhas entomógenas são estruturas desenvolvidas pelos vegetais em resposta ao desenvolvimento de insetos galhadores, nas quais geralmente se forma um tecido nutritivo em seu interior, revestindo a câmara larval (Stone e Schönrogge 2003). As células deste tecido geralmente apresentam citoplasma denso e acúmulo de substâncias nutritivas (Bronner 1992). Todavia, em algumas galhas não há formação de tecido nutritivo e os indutores se alimentam de fotoassimilados ou, no caso de algumas galhas que não desenvolvem o tecido nutritivo, pode haver o envolvimento de hifas de fungos que funcionam como material trófico (Bissett e Borkent 1988).

Alguns estudos demonstraram que existe uma variação na abundância e composição de insetos herbívoros associados às plantas em estágios ontogenéticos distintos (Fonseca *et al.* 2006, Campos *et al.*, 2006). Assim, o comportamento, a fisiologia e adaptações ecológicas dos herbívoros selecionam o estágio de desenvolvimento da planta que lhes propiciam melhores taxas de sobrevivência e reprodução. Portanto, o processo de desenvolvimento da planta hospedeira é a principal força responsável pela interação inseto-planta (Fonseca e Benson 2003).

Prever e avaliar as alterações ontogenéticas na resistência de plantas aos herbívoros é importante, já que tais variações podem alterar

os efeitos ecológicos e evolutivos das interações planta-herbívoro (Boege e Marquis 2005). A ontogenia, ou modificação natural na expressão gênica do meristema do vegetal, está diretamente relacionada ao desenvolvimento das plantas. Com a sucessão para estágios ontogenéticos mais avançados, ocorrem variações na forma, fisiologia, composição química e resistência a patógenos (Lawrence *et al.* 2003).

A principal força por trás das sucessões ontogenéticas na interação planta-inseto, é o processo de desenvolvimento do hospedeiro, o que muda continuamente a qualidade do recurso, associado à seletividades comportamentais, fisiológicas e ecológicas dos herbívoros, de modo a alcançar o melhor conjunto de condições para a sua sobrevivência e reprodução. Além disso, interações bióticas com níveis tróficos superiores e condições abióticas vão modular densidades de espécies ao longo da ontogenia (Fonseca *et al.* 2006).

As galhas no contexto das relações de herbivoria

Em contraste com os herbívoros generalistas de vida livre, que podem se mover entre habitats e se alimentam de diferentes espécies de plantas durante suas vidas, os insetos galhadores tendem a viver a maior parte de suas vidas dentro da espécie hospedeira induzindo a alterações nos tecidos da planta. No entanto, eles são livres para escolher entre os diferentes órgãos oferecidos por seus hospedeiros, podendo induzir galhas em folhas, caules, espinhos, flores, frutos e raízes (Fonseca *et al.* 2006).

A herbivoria pode ser reduzida através da expressão de características defensivas que diretamente interferem na qualidade da planta como alimento para os herbívoros, como por exemplo, metabólitos secundários, dureza, espinhos e pilosidade. Outra possibilidade é o envolvimento de um terceiro nível trófico nesta interação, ou seja, defesas indiretas que afetam a eficiência de predação de inimigos naturais dos herbívoros. Neste caso em particular, a produção de compostos voláteis assume um papel importante, pois tanto podem atuar como pistas para inimigos naturais, bem como repeli-los (Boege e Marquis 2005).

Parece que as plantas desenvolveram uma variedade de defesas mecânicas e químicas principalmente para afastar herbívoros e patógenos. Por sua vez esses consumidores têm evoluído contra essas medidas, que depois atuam como pressão seletiva sobre as plantas, selecionando continuamente diferentes processos de defesa (Stamp 2003). A seleção natural deveria favorecer a maximização da relação custo benefício dos recursos alocados para a defesa durante todo o desenvolvimento da planta, promovendo a produção de características defensivas apenas durante as fases de maior risco de ataque de herbívoros e /ou baixa tolerância (Stamp 2003). Porém, a vantagem de defender essas fases vulneráveis pode ser limitada por pressões circunstanciais, como as funções que influenciam a aptidão da planta, em maior medida, do que a defesa da planta (Boege e Marquis 2005).

Muitos insetos têm uma capacidade notável para manipular os tecidos da planta hospedeira e induzem crescimentos atípicos

no tecido vegetal, chamados de galhas (Mani 1964, Redfern e Shirley 2002). Insetos galhadores são herbívoros que representam um dos extremos do gradiente especialista-generalista, sendo demasiadamente específicos em relação à escolha do hospedeiro (Fernandes e Price 1992, Price *et al.* 1998)

A indução de galhas na planta é considerada a mais complexa associação entre insetos e plantas existentes no mundo natural, onde o ganho dos insetos consiste em redirecionar o crescimento e fisiologia de órgãos atacados, de modo a criar um ambiente interno favorável, que forneça alimento, abrigo e proteção para o desenvolvimento de suas larvas (Shorthouse *et al.* 2005). Insetos indutores são temas fascinantes por considerar os aspectos ecológicos e evolutivos das interações planta-herbívoro (Raman 2007).

A diferenciação do tecido vegetal para formar a galha pode envolver, estímulos mecânicos e químicos, entre outros fornecidos pelo inseto, tais como: mastigação do tecido vegetal, fluidos injetados durante a oviposição, secreções salivares, excretas e hormônios (Hori 1992). O desenvolvimento das galhas é uma função de inibição celular, diferenciação, crescimento, ou supressão de tecidos da planta hospedeira, independentemente de seus agentes de indução. No entanto, o início dos mecanismos de manipulação da sequência do processo de formação de galhas ainda é incerto (Huang *et al.* 2009). Os sinais mais comumente propostos responsável pela formação de galhas são fatores de crescimento vegetal, como auxinas, citocininas, giberelinas, ácido abscísico, zeatina, ou seus agentes sinérgicos (Stone e Schönrogge 2003).

Os insetos galhadores

Os insetos galhadores recebem classificações distintas de acordo com alguns autores quanto ao seu modo de interação com a planta. Podem ser considerados como um tipo de herbívoro especializado que para completar seu ciclo de vida, obrigatoriamente são indutores de galhas na planta hospedeira, direcionando a maior parte da sua capacidade para controlar e redirecionar o desenvolvimento da mesma (Shorthouse *et al.* 2005, Carneiro *et al.* 2009). Desta maneira, superaram as dificuldades de aquisição de alimento, adquirindo proteção contra a predação de inimigos naturais, proteção contra as agressões do ambiente e garantindo a sua dispersão com o desenvolvimento dessa estrutura (Araújo *et al.* 2006, Araújo *et al.* 2007). Podem ser exemplos também de parasitas, já que suas larvas se desenvolvem no tecido foliar do hospedeiro, retirando nutrientes e fotoassimilados que a planta deveria investir em seu próprio crescimento e reprodução. Além desta espoliação, pode ocorrer a queda precoce de certas partes vegetais e aumento em quantidade ou volume de tecidos não essenciais à custa dos essenciais (Mani 1964, Price *et al.* 1986, Silva *et al.* 1996, Larson 1998).

Plantas hospedeiras, de modo geral, suprem as galhas com substâncias de reserva. Os galhadores absorvem, desta maneira parte

dos assimilados da folha, e o dano causado pela sua presença pode inibir o crescimento da folha (Schoonhoven *et al.* 2005). Assim, as galhas podem funcionar como drenos fisiológicos para a planta, aumentando o fluxo de nutrientes em direção as partes afetadas em benefício do desenvolvimento do inseto (Schoonhoven *et al.* 2005, Schowalter 2006). A associação biológica entre insetos indutores de galhas e plantas não causa benefícios ao vegetal e o valor adaptativo desta complexa inter-relação galhador versus planta, têm sido amplamente discutido (Mani 1964, Price *et al.* 1987, Isaias 1998).

Na região neotropical, seis ordens de insetos são referidas como representantes galhadores: Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Coleoptera, Hemiptera e Thysanoptera. Dentre essas, destaca-se as galhas induzidas por Diptera, existindo nota de mais de mil morfotipos induzidos, sobretudo por Cecidomyiidae. As ordens Hemiptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Coleoptera e Thysanoptera ocupam, na sequência, os valores decrescentes de número morfotipos (Maia 2006). Dentre elas, Cecidomyiidae é uma família bastante diversificada de Nematocera (Diptera). Os insetos desta família são encontrados em todas as regiões zoogeográficas e totalizam cerca de 5400 espécies e 598 gêneros (Gagné 2004). São usualmente divididos em quatro subfamílias: Catotrichinae, Lestremiinae, Porricondyliinae e Cecidomyiinae. As três primeiras são pouco diversificadas e incluem essencialmente espécies fungívoras. Já os Cecidomyiinae têm hábitos variados e grande riqueza de espécies. Contêm formas fungívoras, mas principalmente fitófagas, galhadoras ou de vida livre, e predadoras (Maia 2005). Para o Brasil, estão registradas 159 espécies de Cecidomyiidae, além dessas formalmente descritas, a fauna brasileira inclui ainda, cerca de 250 espécies não determinadas, cujas galhas foram descritas em revistas científicas e as plantas hospedeiras devidamente identificadas (Maia 2005).

Muitos grupos de insetos galhadores incluem gêneros com muitas espécies, sugerindo que a especiação tenha sido rápida, sem alterações morfológicas extensas o suficiente para justificar a colocação em diferentes gêneros. Na verdade, espécies formadoras de galha são comuns e a classificação tem sido problemática e desafiadora em muitos casos. As espécies, em gêneros de grande porte, também atacam muitas diferentes espécies de plantas e partes de plantas, indicando mudanças em diferentes tipos de nichos ecológicos ou zonas adaptativas (Price 2005).

A ação de herbívoros galhadores pode resultar em intensas alterações bioquímicas e estruturais nos tecidos vegetais das plantas hospedeiras. Várias alterações foram encontradas nos tecidos da planta hospedeira em resposta a insetos cecidomiídeos. Estes incluem alterações na composição de alguns produtos químicos, tais como flavonóides, taninos, antocianinas, compostos fenólicos, aminoácidos livres e açúcares (Yang *et al.* 2003, Hartley 1998). Estas alterações são acompanhadas por modificações bioquímicas, principalmente com relação aos metabólitos primários e secundários (Hartley 1998). Um dos mecanismos de defesas primordiais utilizados pelas plantas contra o ataque de herbívoros é através da produção de compostos químicos de defesa originados do metabolismo secundário (Herrera e Pellmyr

2002, Schaller 2008). Estas respostas de defesa das plantas ocorrem em um nível local quando são enviadas para o local exato do ataque, ou em um nível sistêmico quando fornecem proteção a outras partes da planta que não foram afetadas. Assim, através dessas respostas a planta pode combater diretamente os galhadores e indiretamente outros inimigos naturais (Schoonhoven *et al.* 2005).

As galhas e as defesas químicas das plantas

As galhas apresentam variações nos compostos originados do metabolismo secundário (Soares *et al.*, 2000). Entre eles, os óleos essenciais são misturas complexas de compostos químicos com características voláteis, lipofílicas, geralmente odoríferas e líquidas, de inúmeras atividades biológicas e potencial efeito aleloquímico (Bakkali *et al.* 2008). Porém, são escassas as informações quanto a sua atuação no processo galhígeno. Num estudo de caso em *Lantana camara* L. (Verbenaceae), os monoterpenos limoneno e eucaliptol, e o sesquiterpeno cariofileno foram detectados apenas em folhas de plantas que não hospedavam galhas, sugerindo que sua ausência pudesse estar relacionada à identificação de plantas potencialmente hospedeiras (Moura *et al.* 2009).

Os metabólitos secundários mais estudados atualmente nas relações de herbivoria são os derivados fenólicos (Soares *et al.*, 2000). A presença destas substâncias é considerada como parte da estratégia de defesa da planta contra o ataque de insetos herbívoros (Mani 1964, Price *et al.* 1987, Price 1990). A capacidade de quebrar aleloquímicos e enfrentar as defesas constitutivas, como taninos e ligninas, varia muito entre os herbívoros. Deste modo, herbívoros podem ser pressionados para certos estádios ontogenéticos em que eles podem lidar melhor com as defesas da planta (Fenner *et al.* 2002).

A defesa não é o único papel dos aleloquímicos (Price *et al.*, 1987). Outras funções incluem a atração de polinizadores, a proteção contra a radiação ultra-violeta e regulação dos fitormônios. Estas substâncias participam das reações de oxi-redução da célula vegetal, e possuem um papel importante no processo de lignificação. Portanto é possível que, mesmo pequenas mudanças no metabolismo dos derivados fenólicos, possam interferir em processos essenciais para o crescimento e desenvolvimento da planta (Formiga *et al.* 2009).

Alterações no metabolismo dos derivados fenólicos do tecido vegetal predado parecem beneficiar o inseto galhador. O aumento na produção dessas substâncias na planta poderia, direta ou indiretamente, proteger esse inseto do ataque de parasitoides e de predadores, além de reduzir a competição por alimento ao inibir o ataque de outros insetos fitófagos não adaptados ao ambiente químico dos tecidos vegetais (Janzen 1977, Cornell 1983).

Compostos fenólicos também podem favorecer o inseto galhador interferindo no balanço hormonal relacionado ao campo cecidogenético. Já foi comprovado que alguns derivados fenólicos agem sinergicamente com as auxinas no estímulo ao crescimento

(Takahama 1988). A presença de alguns fenóis pode, por exemplo, inibir as AIA-oxidases, aumentando assim a ação das auxinas envolvidas no processo de hipertrofia celular que ocorre durante a formação da galha (Fosket, 1994). Portanto, a presença dos fenóis não constitui uma barreira eficiente à oviposição do indutor, nem ao desenvolvimento das galhas (Soares *et al.* 2000).

Comumente, as galhas possuem um alto conteúdo de nutrientes minerais, carbono e energia, além de acumularem substâncias do metabolismo secundário, como os fenóis totais (Formiga *et al.* 2009). Dentre os fenóis totais, há uma gama de moléculas sinalizadoras cuja variação quantitativa pode indicar diferentes padrões de resposta dos vegetais a fatores bióticos como à ação dos herbívoros galhadores e fatores abióticos, os quais podem influenciar indiretamente o sucesso no estabelecimento e desenvolvimento destes herbívoros (Fernandes e Price 1992, Hartley 1998, Nyman e Jukulnen-Tiitto 2000).

Como a grande maioria dos derivados fenólicos tem sua origem na via do chiquimato, em especial na porção pós-fenilalanínica desse caminho biossintético secundário, a insolação é um fator determinante na sua produção. Esse fenômeno é explicado pelo fato da enzima-chave da produção dos derivados fenólicos do chiquimato, a fenilalanina-amonialase (PAL), sofrer estimulação transcricional pela radiação UV presente na luz solar. Portanto, a produção de derivados do chiquimato pode ser considerada um mecanismo de proteção contra o estresse luminoso (Jones 1984).

Se, por um lado, o aumento do teor de fenóis totais é comumente associado à presença de galhas (Purohit *et al.* 1979, Abrahamson e Weis 1997) por outro lado, alguns autores como Hartley (1998) e Nyman e Jukunen-Tiitto (2000) observaram desde sua redução até a ausência de efeito das galhas sobre a produção de compostos fenólicos.

A análise da variação sazonal do conteúdo de fenóis totais nas amostras de folhas sadias e folhas galhadas de *Aspidosperma spruceanum* sugere também a atuação dessas substâncias na defesa química contra herbivoria. A maior produção de derivados fenólicos em amostras de folhas sadias e folhas galhadas no período de estudo de abril/2002 à agosto/2002, parece ter influenciado o nível de infestação, que apresentou uma diminuição em agosto/2002. Esse fato indica um ambiente químico celular desestimulante à indução ou menos favorável a sobrevivência do indutor. Contudo, o indutor de *A. spruceanum* supera a barreira química constituída pelos fenóis totais, altera os padrões morfogênicos dos tecidos vegetais, em especial dos sistemas fundamental e vascular, se beneficiando tanto da estrutura da galha quanto da possível ação dos fenólicos na proteção química contra seus inimigos naturais (Formiga *et al.* 2009).

Tanto alterações estruturais quanto químicas têm grande influência na manutenção do ciclo de vida dos galhadores, o qual se passa parcial ou totalmente dentro dos tecidos vegetais, sendo o galhador responsável pela formação, desenvolvimento e manutenção das galhas (Oliveira *et al.* 2006).

Considerações finais

Até agora, muitos estudos se concentraram no significado adaptativo do hábito de insetos galhadores (Rohfritsch e Shorthouse 1982, Price *et al.* 1987, Stone e Schönrogge 2003, Raman *et al.* 2005, Shorthouse *et al.* 2005), e no processo de desenvolvimento de galhas induzidas por insetos (Rohfritsch 1992). Apresentando estilos de vida altamente especializados, esses insetos são aparentemente parasitas, monófagos, sésseis e imersos em tecidos vegetais por um período mais ou menos do seu ciclo de vida (Shorthouse *et al.* 2005). O reconhecimento das várias espécies de indutores de galha nos últimos anos sugere que os galhadores ainda estão em um estado dinâmico evolutivo, com extensa radiação adaptativa (Price 2005).

Novos estudos que visem dimensionar do ponto de vista estrutural e químico a constituição reacional da galha, assim como a morfologia e a estrutura das mesmas avaliadas do ponto de vista histológico. São trabalhos convenientes, uma vez que permitirão entender essa relação inseto planta sob a ótica das alterações estruturais e químicas, que têm grande influência na manutenção do ciclo de vida dos galhadores.

Agradecimentos

O os autores gostariam de agradecer: à FUNADESP pela Bolsa de Produtividade em Pesquisa de Ary G Silva.

Referências

- Abrahamson WG, Weis AE (1997) **Evolutionary ecology across three trophic levels: goldenrods, gall makers and natural enemies.** Princeton: Princeton University Press.
- Araújo APA, Paula JD, Carneiro MAA, Schoereder JH (2006) Effects of host plant architecture on colonization by galling insects. **Australian Ecology** 31: 343-348.
- Araújo WS, Gomes KVL, Santos BB (2007) Galhas entomógenas associadas à vegetação do Parque Estadual da Serra dos Pireneus, Pirenópolis, Goiás, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências** 5: 45-47.
- Bakkali F, Idaomar M, Averbeck D, Averbeck S (2008) Biological effects of essential oils: a review. **Food and Chemical Toxicology** 46: 446-475.
- Bissett J, Borkent A (1988) Ambrosia galls: the significance of fungal nutrition in the evolution of the Cecidomyiidae (Diptera). In: Pirozynski KA, Hawksworth DL (ed) **Coevolution of fungi with plants and animals.** London: Academic Press, pp 203-205.
- Boege K, Marquis RJ (2005) Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. **Trends Ecology Evolution** 20: 441-448.
- Bronner R (1992) The role of nutritive cells in the nutrition of cynipids and cecidomyiids. In: Shorthouse JD, Rohfritsch O (ed) **Biology of insect-induced galls.** New York: Oxford University Press, pp 118-140.
- Campos RI, Vasconcelos HL, Ribeiro SP, Neves FS, Soares JP (2006) Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. **Ecology** 29: 442-450.
- Carneiro MAA, Branco CSA, Braga CED, Almada ED, Costa MBM, Maia VC, Fernandes GW (2009) Are gall midge species (Diptera, Cecidomyiidae) host-plant specialists?. **Revista Brasileira de Entomologia** 53: 365-378.
- Cornell HV (1983) The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by the Cynipinae (Hymenoptera): why and how? **The American Midland Naturalist Journal** 110: 225-234.
- Fenner M, Hanley ME, Lawrence R (2002) Comparison of seedling and adult palatability in annual and perennial plants. **Functional Ecology** 13, 546-551.
- Fernandes GW, Price PW (1992) The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. **Oecologia** 90: 14-20.
- Fonseca CR, Benson WW (2003) Ontogenetic succession in Amazonian ant trees. **Oikos** 102: 407-412.
- Fonseca CR, Fleck T, Fernandes GW (2006) Processes driving ontogenetic succession of galls in canopy tree. **Biotropica** 38, 514 - 521.
- Formiga AT, Goncalves SJMR, Soares GLG, Isaias RMS (2009) Relações entre o teor de fenóis totais e o ciclo das galhas de Cecidomyiida e em *Aspidosperma spruceanum* Müll. Arg. (Apocynaceae). **Acta Botanica Brasílica** 23: 93-99.
- Fosket DE (1994) **Plant growth and development: a molecular approach.** London: Academic Press.
- Hartley SE (1998) The chemical composition of plant galls: are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former? **Oecologia** 113: 492-501.
- Herrera CM, Pellmyr O (2002) **Plant-animal interactions: an evolutionary approach.** Cornwall: Blackwell Science.
- Hori K (1992) Insect secretion and their effect on plant growth, with special reference to hemipterans. In: Shorthouse JD, Rohfritsch O (ed) **Biology of insect-induced galls.** New York: Oxford University Press, pp 157-170.
- Huang MY, Yang MM, Jane WN, Chang YT, Yang CM (2009) Insect-induced cecidomyiid galls deficient in light-harvesting protein complex II showing normal grana stacking. **Journal of Asian-Pacific Entomology** 12: 165-168.
- Isaias RMS (1998) **Galhas em Machaerium (Leguminosae – Papilionoideae): Anatomia e histoquímica.** Tese de Doutorado. São Paulo, Universidade de São Paulo(USP).
- Janzen DH (1977) Why fruits rot, seeds mold and meat spoils. **The American Naturalist** 111: 691-713.
- Jones DH (1984) Phenylalanine ammonia-lyase: Regulation of its induction, and its role in plant development. **Phytochemistry** 23: 1349-1521.
- Larson K (1998) The impact of two gall-forming arthropods on the photosynthetic rates of their host. **Oecologia** 115: 161-166.
- Lawrence R, Potts BM, Whitham TG (2003) Relative importance of plant ontogeny, host genetic variation, and leaf age for a common herbivore. **Ecology** 84: 1171-1178.
- Maia VC (2006) Galls of Hemiptera, Lepidoptera and Thysanoptera from Central and South America. **Publicações Avulsas do Museu Nacional** 110: 1-24.
- Mani MS (1964) **Ecology of plant galls.** Netherlands: The Hague Dr. W. Junk Publishers.
- Moura MZD, Alves TMA, Soares GLG, Isaias RMS (2009) Intra-specific phenotypic variations in *Lantana camara* leaves affect host selection by the gall maker *Aceria lantanae*. **Biochemical Systematics and Ecology** 37: 541-548.

- Nyman T, Julkunen-Tiitto J (2000) Manipulation of the phenolic chemistry of willows by gall-induced sawflies. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 97: 13184-13187.
- Oliveira DC, Christiano JCS, Soares GLG, Isaias RMS (2006) Reações de defesas químicas e estruturais de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl. (Fabaceae) à ação do galhador *Euphalerus ostreoides* Crawford (Hemiptera: Psyllidae). **Revista Brasileira de Botânica** 29: 657-667.
- Price PW (1990) Evaluating the role of natural enemies in latent and eruptive species. New approaches in life table constructions. In: Watt AD, Leather SR, Hunter MD, Kidd MA (ed) **Population dynamics of forest insects**. Hampshire: Intercept, Underwood, pp 424-465.
- Price PW (2005) Adaptive radiation of gall-inducing insects. **Basic and Applied Ecology** 6: 413-421.
- Price PW, Fernandes GW, Lara ACF, Brawn J, Barrios H, Wright MG, Ribeiro SP, Rothcliff N (1998) Global patterns in local number of insect galling species. **Journal of Biogeography** 25: 581-591.
- Price PW, Fernandes GW, Waring GL (1987) Adaptive nature of insect galls. **Environmental Entomology** 16: 15-24.
- Price PW, Waring GL, Fernandes GW (1986) Hypotheses on the adaptive nature of galls. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 88: 361-363.
- Prince PW, Lewinsohn TM, Fernandes GW, Benson WW (1991) Plant-animal interactions. In: Coley PD, Aide TM (ed) **Evolutionary ecology in tropical and temperate regions**. New York: Wiley-Interscience Publication, pp 25-49.
- Purohit SD, Ramawat KG, Arya HC (1979) Phenolics, peroxidase and phenolase as related to gall formation in some arid zone plants. **Current Science** 48: 714-716.
- Raman A (2007) Insect-induced plant galls of India: unresolved questions. **Current Science** 92: 748-757.
- Raman A, Schaefer CW, Withers TM (2005) Galls and gall-inducing arthropods: An overview of their biology, ecology, and evolution. In: Raman A, Schaefer CW, Withers TM (ed) **Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods**. New Hampshire: Science Publishers, pp 1-33.
- Redfern M, Shirley P (2002) British plant galls: identification of galls on plants and fungi. **Field Study** 10, 207-531.
- Rohfritsch O (1992) Patterns in gall development. In: Shorthouse JD, Rohfritsch O (ed) **Biology of insect induced galls**. New York: Oxford University Press, pp 60-86.
- Rohfritsch O, Shorthouse JD (1982) Insect galls. In: Gunter K, Schell JS (ed) **Molecular biology of plant tumors**. New York: Academic Press, pp 131-152.
- Schaller A (2008) **Induced plant resistance to herbivory**. Stuttgart: University of Hohenheim Press.
- Schoonhoven LM, Van Loon JJA, Dicke M (2005) **Insect-Plant Biology**. New York: Oxford University Press.
- Schwalter TD (2006) **Insect ecology: an ecosystem approach**. New York: Academic Press.
- Shorthouse JD, Wool D, Raman A (2005) Gall-inducing insect: Nature's most sophisticated herbivores. **Basic and Applied Ecology** 6: 407-411.
- Silva IM, Andrade G, Fernandes GW, Lemos JP (1996) Parasitic Relationships between a gall-forming insect *Tomoplagia rudolphi* (Diptera: Tephritidae) and its host plant (*Vernonia polyanthes*, Asteraceae). **Annals of Botany** 78: 45-48.
- Soares GLG, Isaias RMS, Gonçalves SJMR, Christiano JCS (2000) Alterações químicas induzidas por coccídeos galhadores (Coccoidea: Brachyscelidae) em folhas de *Rollinia laurifolia* Schdtl. (Annonaceae). **Revista Brasileira de Zootecias** 2: 103-116.
- Stamp N (2003) Out of the quagmire of plant defense hypotheses. **The Quarterly Review of Biology** 78:2 3-55.
- Stone GN, Schönrogge K (2003) The adaptive significance of insect gall morphology. **Trends Ecology Evolution** 18: 512-522.
- Strong DR, Lawton JH, Southwood TRE (1984) **Insects on plants: community patterns and mechanisms**. New York: Oxford Blackwell Scientific Publications.
- Takahama U (1988) Hydrogen peroxide-dependent oxidation of flavonoids and hydroxycinnamic acid derivatives in epidermal and guard cells of *Tradescantia virginiana* L. **Plant Cell Physiology** 29: 433-438.
- Yang CM, Yang MM, Hsu JM, Jane WN (2003) Herbivorous insect causes deficiency of pigment-protein complexes in an oval-pointed cecidomyiid gall of *Machilus thunbergii* leaf. **Botanical Bulletin of Academia Sinica** 44: 315-321.