

POTENCIALIDADES MORFOGÊNICAS DE *COPAIFERA LANGSDORFFII* DESF. (FABACEAE): SUPER-HOSPEDEIRA DE HERBÍVOROS GALHADORES**DENIS COELHO DE OLIVEIRA****MARTA MARIA DRUMMOND****ANA SÍLVIA FRANCO PINHEIRO MOREIRA**

Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Av. Antônio Carlos, 6627, Pampulha, 31270-090, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil; e-mail: dcoufmg@yahoo.com.br

GERALDO LUIZ GONÇALVES SOARES

Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Botânica, Av. Bento Gonçalves, 9500, Agronomia, 90501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil; e-mail: geraldo.soares@ufrgs.br

ROSY MARY DOS SANTOS ISAIAS

Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Av. Antônio Carlos, 6627, Pampulha, 31270-090, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil; e-mail: rosy@icb.ufmg.br

RESUMO: *Copaifera langsdorffii* Desf. é super-hospedeira de insetos galhadores, apresentando diferentes morfotipos de galhas em seus órgãos vegetativos. Galhas esféricas de gema e laminar, em taça e de nervura foram estudadas de modo a verificar o potencial morfogênico da planta hospedeira. Como um todo, observa-se que os três sistemas de tecidos da hospedeira são alterados pelos galhadores e fenótipos distintos são gerados. O sistema de revestimento mantém-se uniestratificado, com a exceção das galhas esféricas de gema, que apresentam revestimento suberificado, indicando espessamento secundário. O sistema fundamental é formado por parênquima homogêneo com esclereídes isoladas ou agrupadas. Galhas em taça apresentam lignificação em torno da câmara larval, importante na proteção contra inimigos naturais. Os quatro morfotipos apresentam cavidades secretoras de sesquiterpenóides, substâncias associadas à proteção química. O sistema vascular é formado por feixes de pequenas dimensões em todos os tipos de galhas. O número de câmaras larvais e de insetos por câmara variou, sendo indicativo de competição entre a prole. Os diferentes galhadores geram alterações divergentes nos sistemas de tecidos vegetais, revelando as amplas potencialidades morfogênicas da super-hospedeira *C. langsdorffii*.

PALAVRAS-CHAVE: Anatomia, *Copaifera langsdorffii*, galhas, herbivoria.

ABSTRACT: *Copaifera langsdorffii* Desf. is a super host for galling herbivores, with distinct gall morphotypes in its vegetative organs. We studied bud and leaf lamina spherical, cup-shaped, and midrib galls to verify the morphogenical potential of the host plant. In general, the three plant tissue systems are altered by the action of galling herbivores and distinct gall phenotypes are generated. Galls dermal system is uniseriated, except for the spherical bud galls, which suberize, indicating secondary thickening. The ground system is formed by a homogeneous parenchyma with isolated or grouped sclereids. Cup-shaped gall tissues lignify around the larval chamber, which is an important strategy against natural enemies. The four gall morphotypes present sesquiterpenoids secretory cavities, substances associated to chemical protection. Their vascular system is formed by small bundles in all the gall types. The number of larval chambers and insects per chamber varied, indicating competition among gallers' offspring. The distinct galling insects alter the plant tissue systems in different ways and reveal the wide morphogenic potential of super-host *C. langsdorffii*.

KEY WORDS: Plant anatomy, *Copaifera langsdorffii*, galls, herbivory.

INTRODUÇÃO

Galhas entomógenas representam uma íntima relação entre os insetos herbívoros e suas plantas hospedeiras, sendo estruturas comuns na região neotropical, incluindo o Brasil (Fernandes et al., 1988, 1997; Lara & Fernandes, 1996; Price et al., 1998). Insetos galhadores são altamente específicos não somente para as plantas, mas também para os órgãos hospedeiros, podendo induzir galhas somente em uma espécie vegetal ou em grupos muito próximos filogeneticamente (Dreger-Jauffret & Shorthouse, 1992), sendo este alto grau de especificidade refletido na morfologia da galha.

Galhas são estruturas originadas por desenvolvimento anormal na espécie hospedeira, regulado pela ação de um indutor que obtém abrigo, alimentação e proteção, direta ou indiretamente, contra inimigos naturais e fatores abióticos (Isaias, 1998; Price et al., 1986; Rohfritsch & Anthony, 1992). Esse desenvolvimento é dependente do estímulo químico e alimentar contínuo do galhador (Bronner, 1992; Mani, 1964; Meyer & Maresquelle, 1983), que ocasiona modificações no crescimento normal dos vegetais, alterando seus padrões morfogenéticos (Mani, 1964; Meyer & Maresquelle, 1983; Rohfritsch, 1992).

As Fabaceae possuem várias espécies hospedeiras de Cecidomyiidae galhadores (Arduin & Kraus, 1995; Arduin et al., 1994; Fernandes et al., 1997), as quais podem ser uni- ou super-hospedeiras. Entre as espécies de Fabaceae super-hospedeiras de galhas da região neotropical, destaca-se *Copaifera langsdorffii* Desf. Nesta espécie são encontrados diversos morfotipos de galhas induzidas por espécies não-identificadas de Diptera:Cecidomyiidae (Drummond, 2005), entre os quais sete foram caracterizados por Fernandes et al. (1988) e 10 por Drummond (2005).

Assim, *C. langsdorffii* se destaca como um bom modelo de estudo das interações entre insetos e plantas por apresentar-se como uma super-hospedeira de herbívoros galhadores que se instalam em suas folhas e ramos caulinares. Ao se estabelecer na planta hospedeira, os insetos galhadores alteram o padrão anatômico do órgão vegetal em diferentes ní-

veis e geram galhas distintas. Este estudo teve por objetivo verificar as potencialidades morfológicas de *C. langsdorffii* em resposta a quatro diferentes galhadores e registrar respostas convergentes e divergentes nos três sistemas de tecidos vegetais.

MATERIAL E MÉTODOS

Os indivíduos analisados de *C. langsdorffii* Desf. (Fabaceae) têm porte arbóreo-arbustivo, podendo atingir até 3 m de altura, com copa densa, folhas compostas pinadas, folíolos alternos ou opostos, glabros na maturidade. Localizam-se em área de canga (Figura 1A) no Retiro das Pedras (20°05'35"S, 43°59'01"W), Serra da Calçada, município de Brumadinho, Minas Gerais, Brasil.

As coletas de folíolos sadios e dos quatro morfotipos de galhas (n = 10), em fase de maturação, foram realizadas de junho de 2003 a maio de 2004. Os morfotipos de galhas esféricas caulinar (Figura 1B) e laminar (Figura 1C), em taça (Figura 1D) e de nervura (Figura 1E), todos induzidos por Diptera:Cecidomyiidae, foram escolhidos por serem os mais frequentes ao longo do período de amostragem. O material foi fixado em FAA₅₀ (Johansen, 1940), seccionado paradérmica e transversalmente à mão livre e em micrótomo rotatório para montagens semipermanentes e permanentes. As montagens semipermanentes foram realizadas a partir dos cortes à mão livre, que foram clarificados, lavados, corados com a mistura de safranina e azul de astra (Bukatsch, 1972 modificado para 0,5%) e montados em gelatina glicerina de Kaiser (Kraus & Arduin, 1997). As lâminas permanentes foram montadas a partir de material desidratado em série butílica (Johansen, 1940), incluído em Paraplast® (Kraus & Arduin, 1997), desparafinado, hidratado, corado pela mistura de safranina e azul de astra (Bukatsch, 1972 modificado para 0,5%) e montado entre lâmina e lamínula utilizando Entellan® (Johansen, 1940).

RESULTADOS

Folíolo sadio

Em seção transversal, a epiderme apresenta-se unisseriada, composta de células re-



Figura 1 – Galhas em *Copaifera langsdorffii* Desf. (Fabaceae). **A.** Aspecto geral da área de coleta no Retiro das Pedras, Serra da Calçada, Brumadinho, Minas Gerais, com solo argilo-ferruginoso da canga e vegetação de baixa estatura; **B.** Ramo com duas galhas esféricas; **C.** Galha esférica laminar na face abaxial do terço médio do folíolo; **D.** Detalhe de folíolo com duas galhas em taça localizadas na face adaxial; **E.** Galha de nervura na porção apical do folíolo vista pela face abaxial.

tangulares, sendo coberta por cutícula espessa em ambas as faces foliolares (Figuras 2A e 2B). A cutícula apresenta-se mais espessa na face abaxial da nervura de primeira ordem (Figura 2C) e nos bordos foliolares, onde as células epidérmicas são mais arredondadas e ocorrem tricomas. O mesofilo apresenta parênquima paliádico com duas camadas celulares, parênquima lacunoso com duas a três camadas (Figuras 2A e 2B) e cavidades secretoras localizadas entre os parênquimas paliádico e lacunoso (Figura 2D). Em função da maior exposição solar, o mesofilo pode se apresentar homogêneo (Figura 2D). A nervura principal apresenta sistema vascular formado por quantidades equivalentes de xilema e floema com distribuição colateral, envolto por duas camadas de fibras pericíclicas (Figura 2C).

Galha esférica

Induzida nas gemas foliares e com menor frequência na raque, é uma galha de cobertura, fechada, séssil, glabra e com lenticelas. Ocorre isoladamente, raramente agrupada,

com formato esférico, coloração verde quando jovem e marrom quando madura (Figura 1B). O sistema de revestimento é formado por células suberificadas (Figuras 2E e 2F) e o sistema fundamental é constituído por parênquima homogêneo contendo esclereídes dispersas (Figura 3A). Feixes vasculares neoformados estão distribuídos em meio às células parenquimáticas (Figura 3B). As câmaras larvais são numerosas e ocupam posição central, nas quais são encontrados espécimes de Hymenoptera, provavelmente parasitóides.

Galha esférica laminar

Localizada no limbo foliolar, em ambas as faces, é uma galha de cobertura, fechada, séssil e pilosa. Ocorre isoladamente, apresentando formato esférico e coloração verde-clara (Figura 1C). O sistema de revestimento é formado por epiderme simples, glabra, com tênues sinais de suberização (Figura 3C). O sistema fundamental é constituído por parênquima homogêneo (Figura 3C) contendo esclereídes reunidas em pequenos grupos

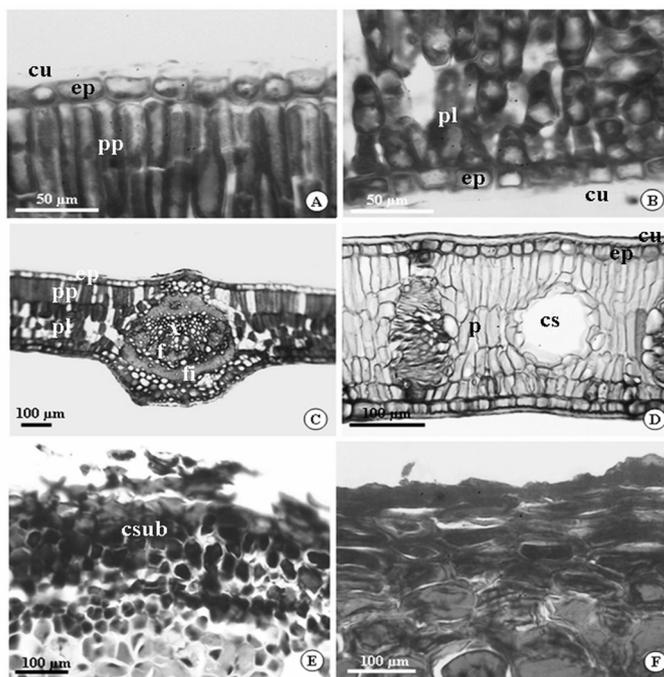


Figura 2 – Foliolo sadio e galhas em *Copaifera langsdorffii* Desf. (Fabaceae). **A.** Detalhe da porção adaxial de foliolo sadio em seção transversal evidenciando a epiderme simples revestida por cutícula espessada e parte do parênquima adjacente; **B.** Detalhe da porção abaxial de foliolo sadio em seção transversal evidenciando a epiderme revestida por cutícula espessada e parte do parênquima adjacente; **C.** Lâmina foliar em seção transversal evidenciando a nervura mediana e parte do mesofilo adjacente com organização dorsiventral; **D.** Detalhe do mesofilo com organização homogênea em virtude da maior exposição à luz, evidenciando nervuras de menor calibre e cavidade secretora; **E-F.** Detalhe do sistema de revestimento suberizado da galha esférica; cu = cutícula; cs = cavidade secretora; csub = células suberizadas; ep = epiderme; f = floema; fi = fibras; p = parênquima; pl = parênquima lacunoso; pp = parênquima paliçádico; x = xilema.

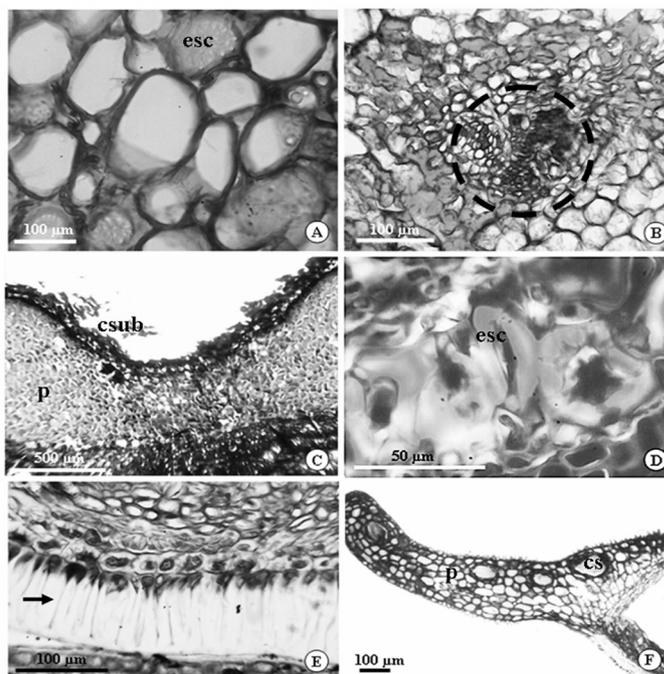


Figura 3 – Galhas em *Copaifera langsdorffii* Desf. (Fabaceae) em seção transversal. **A.** Parênquima homogêneo e esclereídes da galha esférica; **B.** Detalhe de feixe vascular neoformado (círculo pontilhado) localizado em meio ao parênquima homogêneo da galha esférica; **C.** Detalhe da porção adaxial da galha esférica evidenciando epiderme simples com sinais de suberização; **D.** Detalhe das esclereídes agrupadas da galha esférica laminar; **E.** Detalhe da porção abaxial da galha em taça com células alongadas anticlinamente, colapsadas, com paredes espessadas (seta); **F.** Porção lateral da galha em taça evidenciando parênquima homogêneo com cavidades secretoras; esc = esclereíde; cs = cavidade secretora; csub = células suberizadas; p = parênquima.

(Figura 3D). Feixes vasculares neoformados estão localizados principalmente na base da galha. Várias câmaras larvais são observadas na porção superior da galha.

Galha em taça

Localiza-se tanto na face adaxial quanto na abaxial, não havendo preferência entre as regiões do folíolo (Figura 1D). O sistema de revestimento é formado por epiderme simples, com células alongadas anticlinalmente, parcialmente colapsadas, com lume reduzido à porção interna e recoberta por cutícula espessada (Figura 3E). O sistema fundamental é formado por seis a sete camadas de parênquima homogêneo contendo cavidades secretoras (Figura 3F) por toda a extensão da galha e células de dimensões reduzidas nas proximidades da câmara larval. Esclereídes estão dispostas em anel ao redor de toda a câmara, que é única e abriga somente um indutor.

Galha de nervura

Localiza-se ao longo da nervura de primeira ordem, caracterizando-se como galha de dobramento, aberta (Figura 1E) e com tricomas tectores na borda do ostíolo que se alonga por toda a extensão da galha (Figuras 4A e 4B). Ocorre isoladamente, sendo formada pelo arqueamento do limbo foliar. O sistema de revestimento é formado por epiderme simples, com maior espessamento parietal e cutícula fortemente espessada na face abaxial (Figura 4B) e na região do ostíolo (Figura 4C). O sistema fundamental é formado por três camadas estratificadas, sendo a primeira porção formada por esclereídes de paredes desigualmente espessadas, adjacentes à epiderme abaxial e contornando a galha (Figuras 4D e 4E), a segunda porção parenquimática formada por células grandes e vacuolizadas, e a terceira porção constituída por células de dimensões menores com conteúdo citoplasmático denso. Cavidades secretoras (Figura 4F) e tecidos

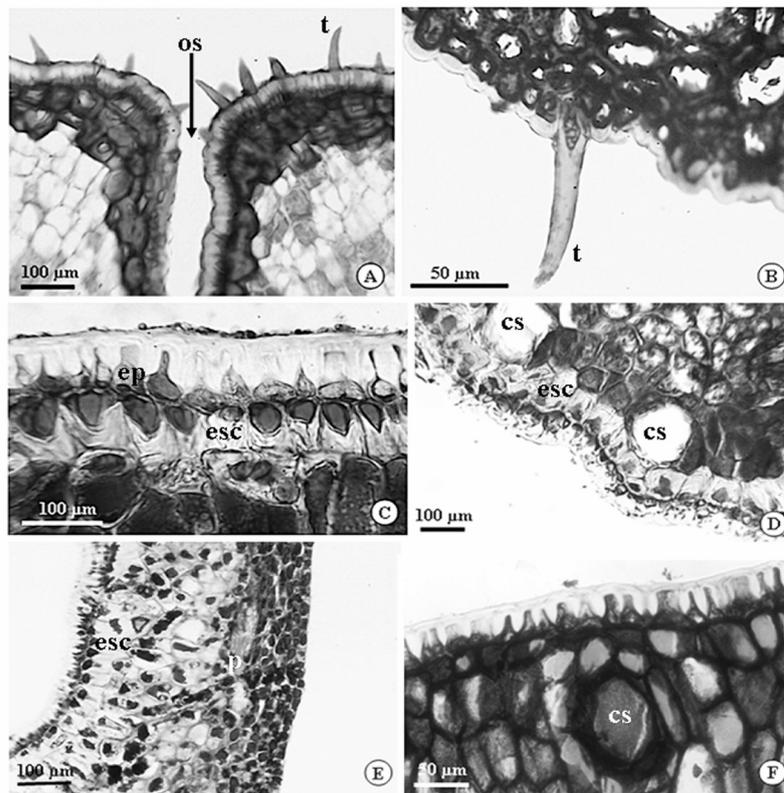


Figura 4 – Galha de nervura em *Copaifera langsdorffii* Desf. (Fabaceae) em seção transversal. **A.** Detalhe do ostíolo da galha evidenciando epiderme pilosa revestida por cutícula espessa; **B.** Detalhe de tricoma tector de ocorrência rara na face abaxial; **C.** Detalhe da primeira porção do sistema fundamental da galha com esclereídes de paredes desigualmente espessadas; **D.** Detalhe da porção adjacente à epiderme da face abaxial com cavidade secretora; **E.** Parede da galha evidenciando a porção lignificada e a porção parenquimática; **F.** Detalhe da cavidade secretora; cs = cavidade secretora; ep = epiderme; esc = esclereíde; p = parênquima; os = ostíolo; t = tricoma.

vasculares neoformados localizam-se em meio à segunda região de células parenquimáticas (Figura 4A). Esta galha é monotálama, com vários indutores ocupando a mesma câmara.

DISCUSSÃO

Copaiфера langsdorffii é uma espécie super-hospedeira de herbívoros galhadores, na qual foram registrados 10 morfotipos distintos de galhas (Drummond, 2005). Os quatro morfotipos mais frequentes na localidade estudada apresentam convergências e divergências quanto a tipo e grau de modificação dos tecidos do órgão hospedeiro.

O sistema de revestimento foliolar, formado por epiderme simples, é mantido nas galhas em taça, de nervura e esférica laminar. Neste último morfotipo, observam-se sinais tênues de suberização. Na galha esférica em gemas foliares e na raque ocorre total suberização do sistema de revestimento, a qual é comumente associada ao crescimento do órgão em espessura. No caso específico deste morfotipo de galha, parece ser um mecanismo eficiente no acompanhamento do grande volume alcançado pela galha, provavelmente em um curto período de maturação da estrutura. Os tricomas foram mantidos apenas nas galhas esférica laminar e de nervura. A formação de tricomas é fortemente influenciada pelo padrão topográfico das folhas (Glover, 2000), o qual é aparentemente mantido nas galhas em questão.

O sistema fundamental, de modo geral, passou pelo processo de homogeneização, com diferenciação de esclereídes isoladas ou agrupadas, o que confere às galhas resistência mecânica e proteção contra inimigos naturais (Kraus, 1997; Stone, 2003). Na galha em taça, há formação de uma zona mecânica ao redor da câmara larval, o que denota maior especialização no sentido de proteção ao ataque dos inimigos naturais. Este papel da zona mecânica é relatado em diferentes morfotipos de galhas estudados na região neotropical (Arduin & Kraus, 1995, 2001; Arduin et al., 1994; Kraus et al., 2002; Oliveira et al., 2006).

Apesar das alterações causadas pelo inseto galhador no mesofilo do folíolo sadio, as cavidades secretoras, que são típicas na espécie hospedeira (Fahn, 1990; Veiga Júnior &

Pinto, 2002), continuam presentes nas galhas de nervura e em taça. Segundo Veiga Júnior & Pinto (2002), a secreção produzida por *Copaiфера* é constituída por misturas de sesquiterpenóides que atuam na defesa contra herbivoria por microlepidópteros, o que foi confirmado nos trabalhos desenvolvidos por Langenheim et al. (1986a, 1986b), Macedo & Langenheim (1989a, 1989b, 1989c) e Feibert & Langenheim (1998). Nas galhas de *C. langsdorffii*, este tipo de secreção pode constituir um mecanismo intrínseco da planta hospedeira que atua na defesa química contra parasitóides e predadores dos galhadores.

Todas as galhas estudadas são vascularizadas por feixes de pequenas dimensões entremeados às células parenquimáticas. A diferenciação de xilema e floema demonstra convergência na drenagem de fotoassimilados, com as funções de manter estruturalmente a galha e nutricionalmente o galhador (Nyman, 2000).

O número de câmaras larvais variou entre os quatro morfotipos amostrados, nos quais foram verificadas estratégias para evitar ou disputar o mesmo sítio de oviposição. Nas galhas politálamas esférica e esférica laminar, os galhadores disputam o mesmo sítio de oviposição; contudo, a disputa por recursos alimentares e direcionados à manutenção da galha pode ser minimizada, uma vez que cada indivíduo está isolado em uma câmara larval individual. Na galha de nervura, além da competição pelo sítio de oviposição, os galhadores provavelmente repartem os recursos alimentares, pois a galha é monotálama.

Os galhadores modificam os destinos morfogênicos da espécie vegetal (Mani, 1992), induzindo alterações estruturais nos três sistemas de tecidos da planta hospedeira, que se mostram altamente reativos à ação dos herbívoros galhadores. As diferentes alterações observadas permitem concluir que cada galhador utiliza as amplas potencialidades morfogênicas de *C. langsdorffii* de maneira peculiar, gerando divergências qualitativas nas respostas teciduais, o que resulta nos morfotipos distintos. Tal fato se deve à especificidade das relações estabelecidas e faz das galhas importantes ferramentas taxonômicas (Floate et al., 1996) tanto no nível botânico quanto no entomológico (Fernandes et al., 1997).

Estudos em super-hospedeiras de insetos galhadores apontam sua importância no aumento da riqueza destes organismos em ambientes específicos (Mendonça Junior, 2007; Veldtman & McGeoch, 2003). Entretanto, não foram encontradas pesquisas relativas a diferenças de potencialidades morfológicas entre uni- e super-hospedeiras, muito provavelmente porque, em teoria, todas as plantas apresentam tecidos reativos (Weis et al., 1988) a agentes abióticos e bióticos. A forma como estes tecidos reagem aos estímulos de agentes galhadores, em especial, pode ser uma reação de hipersensibilidade, com morte do parasita e isolamento dos tecidos afetados (Fernandes et al., 2000) ou formação de galhas. Neste caso, as relações são, via de regra, espécie-específicas, mas ainda são necessárias investigações químicas e morfológicas para poder explicar porque e como as super-hospedeiras respondem aos estímulos de diferentes galhadores.

O modelo de interação da super-hospedeira *C. langsdorffii* com seus diferentes galhadores permite verificar como os tecidos responderam tanto à presença quanto à atividade alimentar dos galhadores, com alterações divergentes nos padrões de resposta. A chave para entender o porquê destas divergências pode estar nos mecanismos de interação mecânica e química entre os organismos envolvidos. Além disso, observa-se que o sistema de revestimento é, de modo geral, o menos reativo à ação cecidogênica.

AGRADECIMENTOS

À FAPEMIG (CBB786/06) pelo apoio financeiro e à CAPES pelas bolsas de estudo.

REFERÊNCIAS

- Arduin, M. & J. E. Kraus. 1995. Anatomia e ontogenia de galhas foliares de *Piptadenia gonoacantha* (Fabales, Mimosaceae). Bol. Bot. Univ. de São Paulo 14: 109-130.
- Arduin, M. & J. E. Kraus. 2001. Galhas de ambrosia em folhas de *Baccharis concinna* e *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae). Rev. Bras. Bot. 24: 64-71.
- Arduin, M., J. E. Kraus & G. Montenegro. 1994. Morfologia e fenologia de galhas foliares de *Piptadenia gonoacantha* (Fabales, Mimosaceae). Rev. Bras. Entomol. 38: 79-89.
- Bronner, R. 1992. The role of nutritive cells in the nutrition of cynipids and cecidomyiids. p. 118-140. In Shorthouse, J.D & O. Rohfritsch (Eds), Biology of insect induced galls. Oxford University, Oxford.
- Bukatsch, F. 1972. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. Mikrokosmos 61: 255.
- Dreger-Jauffret, F. & J. D. Shorthouse. 1992. Diversity of gall-inducing insect and their gall. p. 8-33. In Shorthouse, J. D. & O. Rohfritsch (Eds), Biology of insect induced galls. Oxford University, Oxford.
- Drummond, M. M. 2005. Galhas entomógenas em *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae): estrutura anatômica, histoquímicas e sazonalidade. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Fahn, A. 1990. Plant Anatomy. Pergamon Press, Oxford.
- Feibert, E. B. & J. H. Langenheim. 1998. Leaf resin variation in *Copaifera langsdorffii*: relation to irradiance and herbivory. Phytochem. 27: 2527-2532.
- Fernandes, G. W., E. Tameirão-Neto & R. P. Martins. 1988. Ocorrência e caracterização de galhas entomógenas na vegetação do campus Pampulha da Universidade Federal de Minas Gerais. Rev. Bras. Zool. 5: 11-19.
- Fernandes, G. W., R. C. Araújo, S. C. Araújo, J. A. Lombardi, A. S. Paula, R. Loyola Júnior & T. G. Cornelissen. 1997. Insect gall from savana and rocky fields of Jequitinhonha Valley, Minas Gerais, Brazil. Naturalia 22: 221-224.
- Fernandes, G. W., T. G. Cornelissen, R. M. S., Isaias & A. C. F. Lara. 2000. Plants fight gall formation: hypersensitivity. Ci. Cult. 52: 49-54.

- Floate, K. D., G. W. Fernandes & J. Nilson. 1996. Distinguishing intrapopulacional categories of plants by their insect faunas: galls on rabbitbrush. *Oecologia* 105: 221-229.
- Glover, B. J. 2000. Differentiation in plant epidermal cells. *J. Exp. Bot.* 51: 497-505.
- Isaias, R. M. S. 1998. Galhas entomógenas em *Machaerium* (Leguminosae-Papilionoideae): anatomia e histoquímica. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Johansen, D. A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book, New York.
- Kraus, J. E. 1997. Respostas morfológicas de plantas a indutores galhadores. p. 59-76. In M. C. P. Araújo, G.C. Coelho & I. Medeiros. (Eds), Interações ecológicas de biodiversidade. UNIJUÍ, Ijuí.
- Kraus, J. E. & M. Arduin. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Editora da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica.
- Kraus, J. E., M. Arduin. & M. Venturelli. 2002. Anatomy and ontogenesis of hymenopteran leaf galls of *Struthanthus vulgaris* Mart. (Loranthaceae). *Rev. Bras. Bot.* 25: 449-458.
- Langenheim, J. H., C. A. Macedo, M. K. Ross & W. H. Stubblebine. 1986a. Leaf development in the tropical leguminous tree *Copaifera* in relation to microlepidopteran herbivory. *Biochem. Syst. Ecol.* 14: 51-59.
- Langenheim, J. H., C. L. Convis, C. A. Macedo & W. H. Stubblebine. 1986b. *Hymenaea* and *Copaifera* leaf sesquiterpenes in relation to Lepidopteran herbivory in southeastern Brazil. *Biochem. Syst. Ecol.* 14: 41-49.
- Lara, A. C. & G. W. Fernandes. 1996. The highest diversity of the galling insects: Serra do Cipó, Brazil. *Biodiver. Lett.* 3: 111-114.
- Macedo, C. A. & J. H. Langenheim. 1989a. A further investigation of leaf sesquiterpene variation in relation to herbivory in two Brazilian populations of *Copaifera langsdorffii*. *Biochem. Syst. Ecol.* 17: 208-216.
- Macedo, C. A. & J. H. Langenheim. 1989b. Intra and interplant leaf sesquiterpenes variability in *Copaifera langsdorffii*: relation to microlepidopteran herbivory. *Biochem. Syst. Ecol.* 17: 551-557.
- Macedo, C. A. & J. H. Langenheim. 1989c. Microlepidopteran herbivory in relation to leaf sesquiterpenes in *Copaifera langsdorffii* adult trees and their seedling progeny in a Brazilian woodland. *Biochem. Syst. Ecol.* 17: 17-224.
- Mani, M. S. 1964. Ecology of plant galls. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Mani, M. S. 1992. Introduction to cecidology. p. 3-7. In Shorthouse, J. D & O. Rohfritsch (Eds), Biology of insect induced galls. Oxford University, Oxford.
- Meyer, J. & H. J. Maresquelle. 1983. Anatomie des galles. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Mendonça, Junior. M. S. 2007. Plant diversity and galling arthropod diversity searching for taxonomic patterns in an animal-plant interaction in the Neotropics. *Bol. Soc. Argent.* 42: 347-357.
- Nyman, T. 2000. Phylogeny and ecology evolution of gall-inducing sawflies (Hymenoptera: Tenthredinidae). PhD Dissertation, University of Joensuu, Joensuu.
- Oliveira, D. C., J. C. S. Christiano, G. L. G. Soares & R. M. S. Isaias. 2006. Reações de defesas químicas e estruturais de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl. (Fabaceae) à ação do galhador *Euphalerus ostreoides* Crawford. (Hemiptera: Psyllidae). *Rev. Bras. Bot.* 29: 657-667.
- Price, P. W., G. L. Waring & G. W. Fernandes. 1986. Hypothesis on the adaptive nature of galls. *Proceed. Entomol. Soc. Washington* 88: 361-363.
- Price, P. W., G. W. Fernandes, A. C. Lara, J. Brawn, H. Barrios, M. G. Wright, S.P. Ribeiro & N. Rothcliff. 1998. Global patterns in local number of insect galling species. *J. Biogeog.* 25: 581-591.
- Rohfritsch, O. 1992. Patterns in gall developmental. p. 60-86. In Shorthouse, J. D & O. Rohfritsch (Eds), Biology of insect induced galls. Oxford University, Oxford.

- Rohfritsch, O. & M. Anthony.** 1992. Strategies on gall induction by two groups of homopterans. p. 102-117. *In* Shorthouse, J. D & O. Rohfritsch (Eds), *Biology of insect induced galls*. Oxford University, Oxford.
- Stone, G. A.** 2003. The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends Ecol. Evol.* 18: 512-522.
- Veiga Júnior, V. F. & A. C. Pinto.** 2002. O gênero *Copaifera* L. *Quím. Nova*, 25: 273-286.
- Veldtman, R. & M. A. MacGeoch.** 2003. Gall-forming insect species richness along a non-scleromorphic vegetation rainfall gradient in South Africa: the importance of plant community composition. *Austral Ecology* 28: 1-13.
- Weis, A. E., R. Walton, & C. L. Crego.** 1988. Reactive plant tissue sites and the population biology of gall makers. *Ann. Rev. Entomol.* 33: 467-486.

Recebido em 4/IV/2008

Aceito em 14/IX/2008

