
ANÁLISE COMPARATIVA ENTRE AS DEFESAS MECÂ-
NICAS E QUÍMICAS DE *Aspidosperma australe* MÜELL.
ARG. E *Aspidosperma cylindrocarpon* MÜELL. ARG.
(APOCYNACEAE) CONTRA HERBIVORIA

ROSY MARY DOS SANTOS ISAIAS
Dr^a., Prof^a Adjunta, Depto Bot.-ICB - UFMG
GERALDO LUIZ GONÇALVES SOARES
Dr., Prof. Adjunto, Depto Bot.-ICB-FJF
JACIARA DE CÁSSIA SOUZA CHRISTIANO
Graduada em Ciênc. Biológicas - UFMG
SAMUEL JOSÉ DE MELO REIS GONÇALVES
Graduando em Ciênc. Biol. - UFMG

R E S U M O

A *Aspidosperma australe* e *Aspidosperma cylindrocarpon* são muito utilizadas na arborização do Campus Pampulha da Universidade Federal de Minas Gerais. Contudo, a infestação por insetos galhadores compromete sensivelmente apenas o vigor de mudas recém-plantadas e de espécimes já adultos de *A. australe*. O estudo anatômico, histoquímico e a análise do perfil cromatográfico das folhas de *A. australe* e *A. cylindrocarpon* teve por objetivo avaliar caracteres morfológicos e químicos que possam constituir mecanismos de defesa, afetando a aceitabilidade e/ou a resistência dessas espécies a infestação pelo inseto galhador (*Pseudophacopteron* sp.). A análise estrutural permitiu caracterizá-las como espécies vegetais anatomicamente distintas, com diferenças relevantes observadas nos sistemas de revestimento e fundamental. As diferenças químicas relacionadas à produção de derivados fenólicos nas duas espécies sugerem estratégias de proteção contra a infestação pelo inseto galhador e por outros possíveis herbívoros em *A. cylindrocarpon*. Em *A. australe*, tanto as características anatômicas quanto as químicas denotam maior susceptibilidade ao ataque pelo *Pseudophacopteron* sp. e por todos os demais componentes da teia alimentar envolvidos nesta galha.

Palavras-chaves: *Aspidosperma*, anatomia foliar, histoquímica, derivados fenólicos, flavonóides, perfis cromatográficos, herbivoria

A B S T R A C T

COMPARATIVE ANALYSIS BETWEEN
MECHANICAL AND CHEMICAL DEFENSES
IN *Aspidosperma australe* MÜELL. ARG. AND
Aspidosperma cylindrocarpon MÜELL.
ARG. (APOCYNACEAE) AGAINST
HERBIVORY)

Aspidosperma australe and *Aspidosperma cylindrocarpon* are widely used in the arborization of Pampulha Campus of Universidade Federal de Minas Gerais. Gall insects are very common only in young and adult specimens of *A. australe*. The anatomical and histochemical studies, as well as the chromatographic profiles of the leaves of *A. australe* and *A. cylindrocarpon*, meant to analyse the morphological and chemical characteristics that could constitute defense strategies and should affect the acceptability and/or resistance of these species to the attack of a gall inducing insect (*Pseudophacopteron* sp.). *A. australe* and *A. cylindrocarpon* are anatomically distinct species, with relevant characteristics observed on epidermis and mesophyll. Chemical differences in the production of phenolics in both species suggest that *A. cylindrocarpon* presented defense strategies to the gall insect as well as to some other possible herbivores. On the other hand, *A. australe* presented morphological and chemical characteristics that could imply in its greater susceptibility to the attack of *Pseudophacopteron* sp. and to all the other members of the guild involved in its gall food web.

Keywords: *Aspidosperma*, leaf anatomy, histochemistry, plant phenolics, flavonoids, chromatographic profiles, herbivory

INTRODUÇÃO

Aspidosperma C. Martius & Zucc possui cerca de 80 espécies arbóreas tropicais muito frequentes na América do Sul (MARBBELEY 1997). Essas plantas despertam interesse econômico, tanto pela produção de madeiras nobres quanto de substâncias de interesse industrial e medicinal (LORENZI 1992, 1998). Espécies desse gênero se caracterizam pela produção de metabólitos derivados do chiquimato, especialmente polifenóis ("taninos") e alcalóides (LORENZI 1998; MARBBELEY 1997).

Os alcalóides indoloterpênicos, típicos do gênero *Aspidosperma*, são de origem biossintética mista (chiquimato/mevalonato) e possuem geralmente atividade biológica marcante (ROBBERS et al. 1997, JACÓME 1998).

Aspidosperma australe Müell. Arg. apresenta grande número de galhas foliares induzidas por uma espécie não descrita de *Pseudophacopteron* (Homoptera – Psyllidae). Esta espécie vegetal, juntamente com *Aspidosperma cylindrocarpon* Müell. Arg., é muito utilizada na arborização do Campus Pampulha da Universidade Federal de Minas Gerais.

Contudo, a infestação pelos insetos galhadores compromete sensivelmente apenas o vigor de mudas recém-plantadas e de espécimes já adultos de *A. australe*.

As galhas de *A. australe* são voltadas para a face dorsal da folha e durante o período de crescimento do indutor e maturação da galha se apresentam lenticulares (FERNANDES et al.1988).

No período de senescência, tornam-se cônicas com bordas verde-claras que podem se tornar marrons posteriormente (ISAIAS 1997). São classificadas como "galhas em bolso" (Mani 1964), pois são formadas pelo crescimento do tecido do mesófilo englobando o indutor.

Muitos dos insetos indutores de galhas são altamente específicos para o órgão e para a planta hospedeira, ou seja, eles induzem galhas em apenas uma espécie ou grupo intimamente relacionado de espécies vegetais (MANI 1992). Galhadores são um grupo de herbívoros com um modo de nutrição altamente específico, sésseis e com uma relação particularmente próxima com seus hospedeiros. Portanto, essa guilda alimentar constitui-se num modelo promissor para estudos sobre os aspectos químicos da

interação entre plantas e seus herbívoros (HARTLEY 1998).

MAY (1979) e PRICE (1980) propuseram que grande parte da variação entre as espécies vegetais e o número de fitófagos que as utilizam deve ser devido à variação das defesas bioquímicas entre as espécies vegetais. Os efeitos destas substâncias químicas nos herbívoros estudados variou da letalidade ao benefício, passando pela neutralidade.

A aceitabilidade da planta hospedeira envolve suas características químicas e/ou físicas, que são interpretadas ou não pelos insetos herbívoros como sinais para oviposição e de alimentação. A consequência dessa interação estrutura/química pode variar da alta resistência à alta susceptibilidade de plantas potencialmente hospedeiras (ABRAHAMSON et al. 1991).

As substâncias químicas vegetais podem influenciar a estrutura da comunidade e o grau de especialização dos fitófagos (HENDRIX 1980; PRICE 1980). As similaridades na fauna de algumas plantas refletem suas similaridades químicas (BERENBAUM 1981, 1983; ROWELL-RAHIER 1984). Entretanto, restam muitas dúvidas sobre o mecanismo de tradução desses sinais químicos na riqueza das espécies de fitófagos (TAPER & CASE 1987).

Segundo PRICE et al. (1986, 1987) a radiação adaptativa ocorre dos *taxa* de insetos para os *taxa* de plantas. Desse modo, os caracteres morfológicos e químicos das plantas determinam a sua aceitabilidade pelos galhadores.

O estudo anatômico, histoquímico e a análise do perfil cromatográfico das folhas de *A. australe* e *A. cylindrocarpon* teve por objetivo avaliar caracteres morfológicos e químicos que possam constituir mecanismos de defesa, afetando a aceitabilidade e/ou a resistência dessas espécies a infestação pelo *Pseudophacopteron* sp.

METODOLOGIA

Análise anatômica

Fragmentos de folhas de *A. australe* e *A. cylindrocarpon* foram fixados em FAA₅₀ por 48h, desidratados em série butílica (JOHANSEN 1940) e infiltrados em Paraplast® (KRAUS & ARDUIN 1997). Cortes transversais, com espessura de 16µm, foram obtidos em micrótomo rotatório (Jung-BIOCUT mod. 2035) e corados pela mistura safranina-azul de astra (1:9 v/v) (BUKATSCH 1972). As lâminas foram montadas em Entellan®.

Fragmentos epidérmicos foram dissociados em solução de hipoclorito comercial 50% em placa aquecida a 40°C por 24h e submetidos a dupla coloração pela mistura de safranina-azul de astra (1:9 v/v) (BUKATSCH 1972).

Análise Histoquímica

Polifenóis foram detectados em fragmentos fixados em sulfato ferroso 4% em formalina (Johansen 1940) por 48h, desidratados em série butílica, incluídos em Paraplast®, cortados transversalmente (12 mm), afixados em lâmina, desparafinados e montados em Entellan®.

A presença de flavonóides foi testada em cortes transversais, obtidos de material recém-coletado, fixados em cafeína-benzoato de Na 1% dissolvido em água/butanol (1:9 v/v) por 5 min., submetidos a reação com DMACA (*p*-dimetilaminocinamaldeído) por 2h (FEUCHT et al. 1983) e montados em glicerina 50%.

Elaboração do Perfil Cromatográfico

Os extratos etanólicos de *A. australe* e *A. cylindrocarpon* foram obtidos de folhas secas a temperatura ambiente (30°C) e moídas. Pesos idênticos de ambos os materiais foram extraídos com hexano e, em seguida, com etanol até a exaustão, em aparelho Soxhlet.

Duas técnicas cromatográficas foram empregadas para a análise fitoquímica do

material: (1) cromatografia em camada delgada (CCD) sobre gel de sílica, utilizando-se como eluente a mistura AcOEt-HCOOH-AcOH-H₂O (100:11:11:27) e como reveladores NP/PÉG sob UV a 365nm e ácido molibídico a 2% em etanol; (2) cromatografia líquida de alta eficiência (CLAE) em cromatógrafo Shimadzu (coluna RP18 250x4mm, Ø 5mm, bomba LC-10AD, detector UV/Vis SPD 10A), utilizando-se como eluente acetonitrila/H₂O e velocidade de injeção de 0,5 ml/min. (WAGNER et al. 1984; Markham 1982). Para elaboração dos perfis cromatográficos foram injetados volumes idênticos de ambos extratos (20 ml) e a detecção das substâncias foi feita a 220, 260 e 340nm (PAIVA 1999).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A indução de galhas em *A. australe* pelo *Pseudophacopteron* (Psyllidae), denota grande especialização de espécie, de órgão, e até mesmo da face da folha onde a oviposição ocorre e onde a galha se desenvolve. Tal fato é reforçado pela não observação do ataque pelo *Pseudophacopteron* em uma espécie sintópica do mesmo gênero, *A. cylindrocarpon*.

A análise estrutural de A. australe e A. cylindrocarpon permite caracterizá-las como espécies vegetais anatomicamente distintas, com características diferenciais relevantes observadas nos sistemas de revestimento e fundamental.

A lâmina foliar de *A. australe* apresenta tendência a organização bifacial, é hipostomática e esparsamente pilosa (Fig. 1a). *A. cylindrocarpon* apresenta lâmina foliar tipicamente dorsiventral, sendo também hipostomática e esparsamente pilosa (Fig. 1b).

A. australe apresenta epiderme unisseriada em ambas as faces, revestida por cutícula espessa, com cerca de metade da espessura do estrato epidérmico (Fig. 1a; 1c). Na face abaxial, a cutícula acompanha a papiliosidade das paredes periclinais externas das células epidérmicas, o que leva a formação de papilas

conspícuas. Estômatos estão localizados no nível inferior das papilas, tendo as células anexas papilas semelhantes as demais células epidérmicas. A câmara subestomática apresenta dimensões reduzidas (Fig. 1c). Em vista frontal, a epiderme foliar de *A. australe* mostra paredes anticlinais retilíneas e ausência de estriações na face adaxial (Fig. 1e). A face abaxial destaca-se pela formação das papilas, ausentes apenas nas células-guarda, o que lhe confere um aspecto fortemente estriado (Fig. 1g).

A epiderme de *A. cylindrocarpon* é unisseriada em ambas as faces, e apresenta-se revestida por cutícula lisa cuja espessura corresponde a cerca de metade daquela do estrato epidérmico na face adaxial e ¼ na face abaxial (Fig. 1b). Os estômatos apresentam as células-guarda levemente projetadas acima das demais células epidérmicas, pelo arqueamento das células anexas. A câmara subestomática apresenta dimensões reduzidas (Fig. 1d). Em vista frontal, apresenta células poligonais, com paredes anticlinais retilíneas em ambas as faces (Fig. 1f; 1h).

A presença de papilas bem desenvolvidas é uma característica única à *A. australe*. Estas papilas parecem aumentar a superfície de aderência para a fixação do ovo até a saída do primeiro estágio ninfal do indutor, o qual efetivamente dará início a indução da galha. Em contrapartida, a ausência de ornamentações na cutícula de *A. cylindrocarpon* parece constituir-se numa barreira física para a fixação dos ovos do indutor, pela redução de sua capacidade de fixação. Tal suposição é reforçada pelo fato de que oviposições observadas na face adaxial da folha de *A. australe*, cujas paredes periclinais das células epidérmicas, a semelhança de *A. cylindrocarpon*, apresentam-se retilíneas, não resultam no desenvolvimento de galhas. Segundo DEVERALL (1977), a natureza física da superfície cuticular ou as emanações químicas de sítios particulares podem influenciar a localização dos pontos de entrada dos parasitas, sendo que as falhas no parasitismo podem ocorrer durante a

penetração da cutícula ou das paredes das células epidérmicas. Observações semelhantes em interações inseto-planta indicam que a superfície foliar têm amplo papel no reconhecimento e estabelecimento dos sítios de oviposição (ARAÚJO 1997).

Em *A. australe*, o parênquima paliçádico é constituído por uma única camada de células cerca de quatro vezes mais altas do que largas, faz limite interno com o parênquima lacunoso, o qual é composto por oito a nove camadas de células com maiores dimensões no sentido paradérmico, guardando espaços intercelulares reduzidos. Na face adaxial, as células do parênquima clorofiliano tendem a uma disposição em paliçada com células duas vezes mais altas do que largas (Fig. 1a).

Em *A. cylindrocarpon*, o parênquima paliçádico é constituído por duas a três camadas de células. O estrato adjacente a epiderme adaxial apresenta células cerca de três vezes mais altas do que largas, enquanto que os estratos mais internos são duas vezes mais altos do que largos. O parênquima lacunoso é constituído por sete a oito camadas de células com maiores dimensões no sentido paradérmico, guardando espaços intercelulares relativamente reduzidos. O estrato de células adjacente a epiderme abaxial tem células isodiamétricas e mais compactamente dispostas. Esclereídes são observados em meio as células do parênquima clorofiliano (Fig. 1b).

Enquanto o sistema fundamental da folha de *A. australe* apresenta-se constituído exclusivamente por células parenquimáticas, em *A. cylindrocarpon* observam-se esclereídes em meio ao parênquima. A maior compactidade tecidual aliada a diferenciação de esclereídes em *A. cylindrocarpon* podem representar barreiras físicas à diferenciação da galha. As células parenquimáticas, com condições de retomar sua capacidade meristemática constituem-se em um habitat favorável para o desenvolvimento de microcomunidades (Mani 1992). Em *A. cylindrocarpon*, uma vez que parte das células do mesófilo estão

determinadas para diferenciarem-se em esclereídes, alterações do curso de diferenciação seriam mais complexas.

Os processos de diferenciação celular envolvidos na defesa contra herbivoria incluem não somente mudanças morfológicas, tais como espessamento cuticular ou de parede, mas também mudanças químicas que ocorrem nas células em maturação e envolvem o metabolismo secundário das plantas (Herms & Mattson 1992). Este metabolismo constitui-se na barreira entre plantas e insetos mais intensivamente estudada (HODKINSON & HUGHES 1987). A premissa básica de HERMS & MATTSON (1992) é de que a alocação de recursos pelas plantas para defesas químicas e estruturais reduz o crescimento pela divergência de recursos para produção de área foliar e outras estruturas vegetativas.

Os polifenóis foram detectados, em *A. australe*, como conteúdo castanho claro em quantidade relativamente pequena nas células epidérmicas da face abaxial (Fig. 2a), principalmente sobre a nervura mediana. A reação para flavonóides foi negativa em todos os tecidos foliares nesta espécie (Fig. 2c).

Em *A. cylindrocarpon*, os polifenóis foram detectados como conteúdo enegrecido nos vacúolos das células parenquimáticas adjacentes as epidermes em ambas as faces (Fig. 2b), destacadamente sobre a nervura mediana e na camada mais externa do parênquima paliçádico. Flavonóides foram detectados, pela coloração azul escura observada, em quantidade relativamente pequena nos vacúolos das células isodiamétricas do parênquima lacunoso adjacentes a epiderme na face abaxial e, em maior concentração, nas células do parênquima paliçádico adjacentes a epiderme na face adaxial (Fig. 2d; 2e).

O resultado da análise cromatográfica por CCD sugere uma produção quantitativamente baixa de derivados flavonóides no extrato etanólico bruto de folhas de *A. australe*. A revelação das

placas cromatográficas resultou em manchas pouco intensas, indicando a baixa concentração das substâncias detectadas.

A análise cromatográfica do extrato etanólico de *A. australe* por CLAE resultou num perfil pouco diversificado (Fig. 3-5). A maioria das substâncias foram detectadas nos cromatogramas obtidos a 220nm (Fig. 3) e a 260nm. Entretanto os sinais aparecem com intensidade relativamente baixa, indicando teores reduzidos das substâncias detectadas na amostra analisada, o que é claramente observado no cromatograma obtido a 340nm (Fig. 5).

Já em *A. cylindrocarpon*, o resultado da análise cromatográfica por CCD sugere uma produção quantitativamente alta de derivados flavonoídicos no extrato etanólico bruto das folhas. A revelação das placas cromatográficas resultou em manchas muito intensas, indicando a alta concentração das substâncias detectadas.

A análise cromatográfica do extrato etanólico de *A. cylindrocarpon* por CLAE resultou num perfil diversificado, o que pode ser visto em todos cromatogramas (Fig. 3-5). Grande número dos sinais detectados aparecem com intensidade alta, indicando teores elevados das substâncias detectadas na amostra analisada.

O resultado das análises histoquímicas e cromatográficas de *A. australe* sugere sua menor produção de substâncias fenólicas. A histoquímica revela que tais substâncias estão presentes em pequenas quantidades apenas na epiderme da face adaxial, na região da nervura mediana, região da folha que apresenta baixo nível de ataque pelo *Pseudophacopteron*.

A. cylindrocarpon, por sua vez, apresenta maior produção de substâncias fenólicas. O que é indicado tanto pelo resultado das análises histoquímicas quanto cromatográficas. Chama atenção o resultado positivo dessa espécie na análise histoquímica para flavonóides, substâncias que podem comprometer a alimentação do *Pseudophacopteron* e

conseqüentemente o desenvolvimento dos tecidos vegetais ao seu redor. Esse fato, aliado as características anatômicas discutidas anteriormente podem explicar a ausência de galhas nessa espécie vegetal.

Substâncias fenólicas são tidas como ótimas protetoras contra herbivoria (MANI 1964; BRONNER 1969; ABRAHAMSON et al. 1991). A baixa presença de fenóis e sua localização restrita a epiderme adaxial em *A. australe*, permite inferir que não se constituam em barreiras a introdução do aparelho bucal do *Pseudophacopteron*, estímulo inicial à indução da galha. Em contrapartida, a maior concentração e a localização de substâncias fenólicas no mesofilo de *A. cylindrocarpon* pode se constituir em uma barreira ao ataque por insetos herbívoros.

Segundo RUBIN & ARTSIKHOVSKAYA (1964), existe uma grande diversidade no papel dos derivados fenólicos em plantas. Eles funcionam como doadores ou receptores de hidrogênio nas reações de oxidação-redução, desempenhando um papel fundamental na lignificação. Alguns fenóis são ótimos inibidores do crescimento, enquanto outros agem como estimuladores. Mesmo pequenas mudanças no metabolismo dos fenóis podem romper drasticamente muitos processos essenciais para o crescimento e o desenvolvimento vegetal. Substâncias fenólicas estão envolvidas na determinação do status de desenvolvimento de tecidos vegetais através da sua reatividade com proteínas e enzimas envolvidas na produção de hormônios (HARTLEY 1999). É possível que essa reatividade dos fenóis tenha forte relação com o processo de formação da galha. Além disso, derivados fenólicos desempenham um papel importante como substâncias de defesa contra a herbivoria, como, por exemplo, os taninos hidrolisáveis e as proantocianidinas que são substâncias inibidoras de alimentação para espécies de insetos (HARBORNE 1994). Em *Populus* sp. já foi observada uma correlação negativa entre o teor de fenóis e o ataque por afídeos indutores de galhas foliares (ZUCKER 1982). Espécies do gênero *Aspidosperma*, por exemplo, *A.*

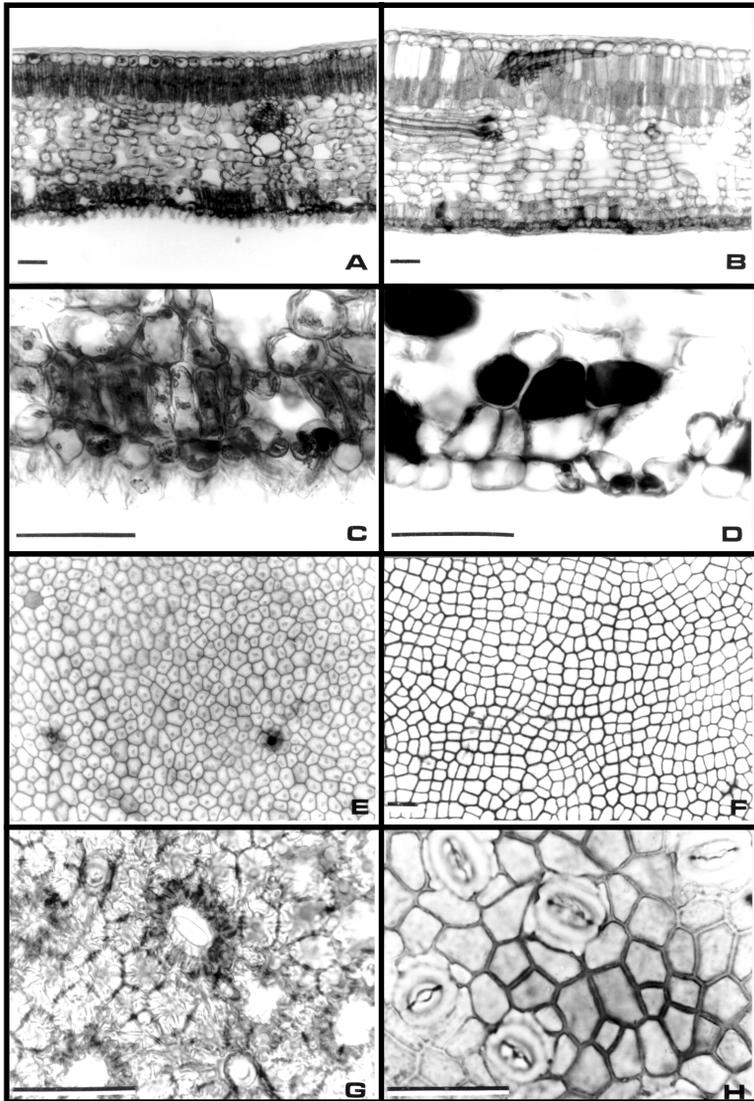


Figura 1. (A, C, D, E, G) *Aspidosperma australe* e (B, D, F, H) *A. cylindrocarpon*. (A - B) Lâminas foliares em corte transversal evidenciando organização dos tecidos, superfície foliar na face adaxial e papilosa na face abaxial em *A. australe* (A), e superfície foliar lisa em ambas as faces em *A. cylindrocarpon* (B). (C-D) Detalhes das faces abaxiais das lâminas foliares em corte transversal. (E-F) Epidermes das faces adaxiais em vista frontal. (G-H) Detalhes das epidermes das faces abaxiais em vista frontal. (barras = 50 μm)

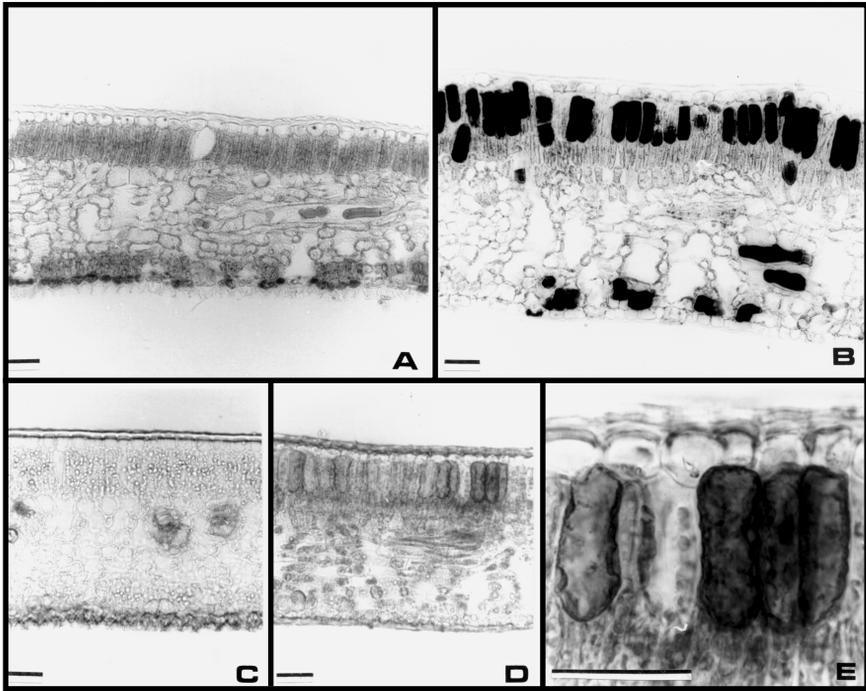


Figura 2. Testes histoquímicos. (A, C) *Aspidosperma australe* e (B, D, E) *A. cylindrocarpon*. (A-B) Reação para polifenóis. (A) Evidenciada apenas nas células epidérmicas da face adaxial. (B) Evidenciada nas células do mesófilo. (C – E) Reação para flavonóides. (C) Reação negativa. (D) Reação positiva nas células do mesófilo, destacadamente no parênquima paliádico. (E) Detalhe da reação positiva no vacúolo das células do parênquima paliádico. (barras = 50 mm).

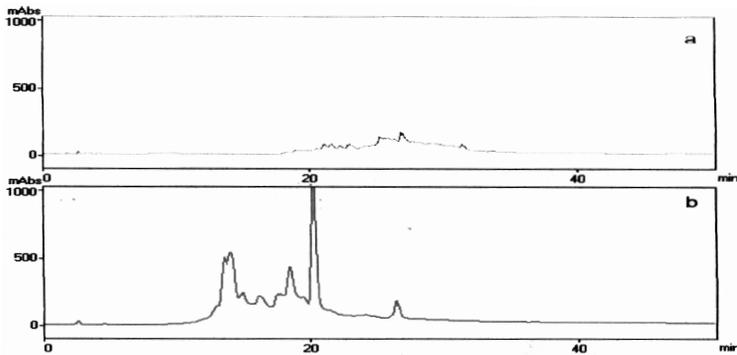


Figura 3. Perfil cromatográfico dos extratos etanólicos de folhas de *A. australe* (A) e *A. cylindrocarpon* (B) obtidos por CLAE (detecção a 220nm).

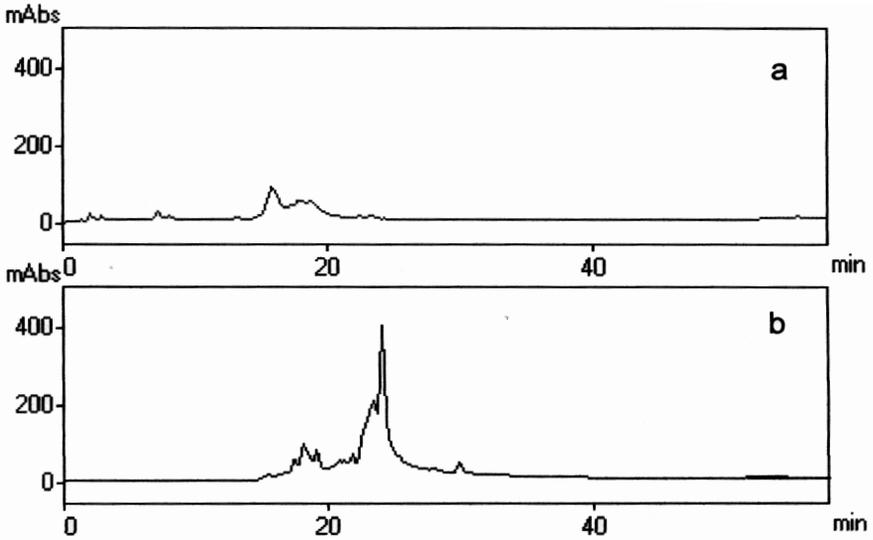


Figura 4. Perfil cromatográfico dos extratos etanólicos de folhas de *A. australe* (A) e *A. cylindrocarpon* (B) obtidos por CLAE (detecção a 260nm).

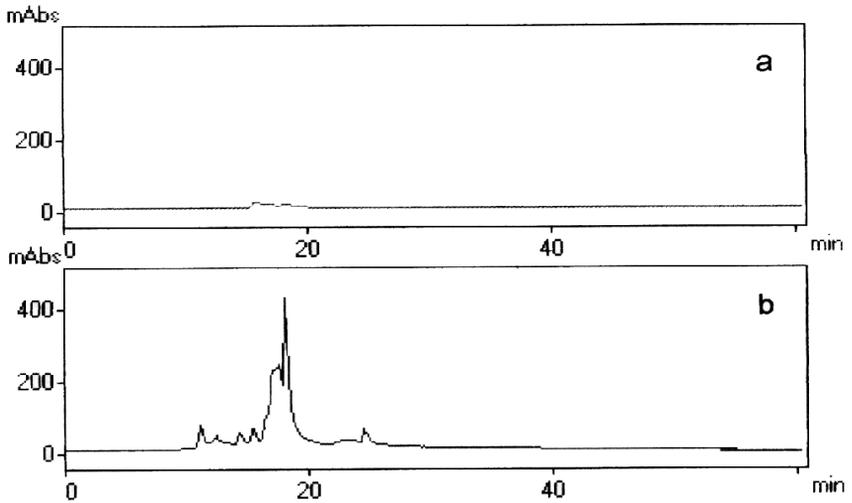


Figura 5. Perfil cromatográfico dos extratos etanólicos de folhas de *A. australe* (A) e *A. cylindrocarpon* (B) obtidos por CLAE (detecção a 340nm).

quebracho-blanco, constituem fontes de taninos (LORENZI 1997). Além das substâncias fenólicas detectadas pelo sulfato ferroso, os flavonóides, nas células das folhas de *A. cylindrocarpon*, devem também contribuir com o fato desta espécie não apresentar sinais de ataque tanto pelo *Pseudophacopteron* quanto por outros herbívoros.

A análise por CCD das duas espécies reforça o pressuposto da maior produção de flavonóides para *A. cylindrocarpon*. O perfil cromatográfico por CLAE também revela grandes diferenças químicas entre as espécies estudadas. Para *A. australe*, a maioria dos sinais detectáveis a 220nm, por exemplo, encontra-se numa faixa de tempos de retenção entre 20 e 35 minutos (Fig. 3). Por outro lado, no perfil cromatográfico de *A. cylindrocarpon* obtido a 220nm os sinais detectáveis concentram-se na faixa de tempos de retenção entre 10 e 20 minutos. Observações semelhantes, que indicam diferenças quantitativas e qualitativas entre as espécies, podem ser feitas nos cromatogramas obtidos a 260 e 340nm (Figs 4- 5).

Perfis cromatográficos obtidos por CLAE podem ser empregados na análise da diversidade química de espécies vegetais ou seus órgãos, tendo também importância no monitoramento da produção de substâncias bioativas (PAIVA 1999). Dessa maneira, essa técnica possui potencialidades como ferramenta na monitoração de fenômenos químico-ecológicos como, por exemplo, a herbivoria. Os resultados obtidos no presente trabalho permitem supor a relação entre as diferenças químicas observadas e a susceptibilidade de *A. australe* ao *Pseudophacopteron*.

CONCLUSÕES

As diferenças estruturais e químicas relacionadas à produção de derivados fenólicos, nas duas espécies estudadas,

sugerem um mecanismo de interação entre as estratégias de proteção contra a infestação pelo inseto galhador e por outros herbívoros em *A. cylindrocarpon*. Caso o parasita deposite seus ovos sobre a lâmina foliar dessa espécie vegetal, os ovos se fixem, e o primeiro estágio ninfal consiga ultrapassar as barreiras mecânicas observadas, o mesmo provavelmente não encontrará, no mesófilo, um ambiente químico favorável ao seu desenvolvimento. Em *A. australe* tanto as características anatômicas quanto as químicas denotam maior susceptibilidade ao ataque pelo *Pseudophacopteron* sp. e por todos os demais componentes da teia alimentar envolvida nesta galha.

LITERATURA CITADA

- ABRAHAMSON, W. G., McCREA, K.D., WHITWELL, A.J. & VERNIERI, L.A. The role of phenolics in goldenrod ball gall resistance and formation. *Biochem. Syst. Ecol.* v.19, n.8, p.615-622, 1991.
- ARAÚJO, M.C.P. Aspectos ecológicos e evolutivos da interação entre animais e plantas. In: ARAÚJO, M.C.P., COELHO, G.C. & MEDEIROS I. *Interações ecológicas e biodiversidade*. Ed. UNIJUÍ, Ijuí, 1997. p.11-48.
- BRONNER, R. Localisations histochimiques des produits aminés solubles et des aminopeptidases dans les tissus nourriciers des galles de *Cécidomyia*. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 268*, sér. D, 810-812. 1969. In: BRONNER, R.. Contribution a l'étude histochimique des tissus nourriciers des zoocécidies. *Marcellia*, v. 40, p.1-134, 1977
- BUKATSCH, F. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos*, v.61, n.8, p.:255, 1972.
- ISAIAS, R.M.S., CHRISTIANO, J.C.S. & PAIVA, E.A. Biologia e anatomia da galha

- foliar de *Aspidosperma australe* (Apocynaceae). *Resumos do XLVIII Congresso Nacional de Botânica*. p 107, 1997.
- DEVERALL, B.J. *Defense mechanisms of plants*. Cambridge monographs in experimental biology. n 19. Cambridge Univ. Press. 109p., 1977.
- FERNANDES, G.W., TAMEIRÃO NETO, E. & MARTINS, R.P. Ocorrência e caracterização de galhas entomógenas na vegetação do campus da pampulha da Universidade Federal de Minas Gerais. *Rev. bras Zool.* v.5, n.1, p.11-29, 1988.
- FEUCHT, W., SCHIMID, P.P.S. & CHRIST, E. Distribution of flavonols in meristematic and mature tissues of *Prunus avium* shoots. *J. Plant Physiol.* v.125, p.1-8, 1983.
- HARBORNE, J.B. *Introduction to ecological biochemistry*. 4th Edition, Academic Press. New York, 318p., 1984.
- HARTLEY, S.E. Are gall insects large rhizobia? *Oikos*, v.84, n.2, p.333-342, 1999.
- HODKINSON, I.D. & HUGHES, M.K. *Insect herbivory*. Current studies in biology. Chapman and Hill Co. 77p., 1982.
- JACÓME, R.L.R.P. Estudo químico de *Zeyheria montana* M. e *Aspidosperma parviflorum* A. DC. - Quantificação por CLAE de naftoquinonas isoladas de *Z. montana*. *Tese de Doutorado*, Departamento de Química, ICEX, UFMG, Belo Horizonte, 157p., 1988.
- JOHANSEN, D.A. *Plant microtechnique*. Mac Graw Book Co., 1940. 523p., il.
- KRAUS, J. E. & ARDUIN, M.. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Ed. Univ. Fed. Rural do Rio de Janeiro, 1997. 198 p., il.
- LORENZI, H. 1992. *Árvores brasileiras. Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. v.1, Ed. Plantarum, São Paulo, 1992. 352p., il.
- LORENZI, H. *Árvores brasileiras. Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. v.2, Ed. Plantarum, São Paulo, 1997. 352p., il.
- MABBERLEY, D.J. *The plant-book. A portable dictionary of the vascular plants*. 2nd ed., Cambridge University Press, Cambridge, 1997. 858p.
- MANI, M.S. *Ecology of plant galls*. The Hague. Dr. W. Junk. Publishers, 1964. 434p., il.
- MANI, M.S. Introduction to Cecidology. In SHORTHOUSE, J.D. & ROHFRIE, O. *Biology of Insect-Induced Galls*. Oxford University Press. New York, 1992. p. 3-7, il.
- PAIVA, S.R. Aspectos da biologia celular e molecular de espécies de Plumbaginaceae. *Dissertação de Mestrado*. Museu Nacional. UFRJ, Rio de Janeiro, 1999. 120p.
- ROBBERS, J.E., SPEEDIE, M.K. & TYLER, V.E. *Farmacognosia e farmacobiocologia*. Editorial Premier, São Paulo, 1997. 372p.
- RUBIN, B.A. & ARTSIKHOVSKAYA, E.V. Biochemistry of pathological darkening of plant tissues. *Ann. Rev. Phytopathology*, v.2, p.157-178, 1964.
- TAPER, M.L. & CASE, T.J. Interactions between oak tannins and parasite community structure: Unexpected benefits of tannins to cynipid gall-wasps. *Oecologia* (Berlin) v.71, p.254-

261, 1987.

WAGNER, H., BLADT, S. & ZGAINSKI, E.M.
Plant Drug Analysis. Springer-Verlag,
Berlin, 1984.

ZUCKER, W.V. How aphids choose leaves:
the role of phenolics in host selection by
a galling aphid. *Ecology*, v.63, p.972-
981, 1982.

A G R A D E C I M E N T O S

Gostaríamos de expressar nossos agradecimentos ao Departamento de Química da UFMG nas pessoas do Prof. Délio Raslan pela sessão da aparelhagem e da Técnica Angela Cristina Assumpção pela realização das análises químicas.