



**VITOR HUGO MARTINS SOARES**

**FOTOSSÍNTESE E EXTRESSE OXIDATIVO EM GALHAS:  
UMA REVISÃO DE LITERATURA**

**LAVRAS-MG  
2023**

**VITOR HUGO MARTINS SOARES**

**FOTOSSÍNTESE E EXTRESSE OXIDATIVO EM GALHAS:  
UMA REVISÃO DE LITERATURA**

Trabalho de Conclusão de Curso  
apresentado à Universidade Federal de  
Lavras, como parte da exigência do Curso  
de Graduação em Ciências Biológicas,  
para obtenção do Título de Bacharel.

Prof. Thiago Alves Magalhães  
Orientador

**LAVRAS-MG  
2023**

**VITOR HUGO MARTINS SOARES**

**FOTOSSÍNTESE E EXTRESSE OXIDATIVO EM GALHAS:  
UMA REVISÃO DE LITERATURA**

Trabalho de Conclusão de Curso  
apresentado à Universidade Federal de  
Lavras, como parte da exigência do Curso  
de Graduação em Ciências Biológicas,  
para obtenção do Título de Bacharel.

APROVADO em 06 de março de 2023.

MSc. Joseline de Fátima Antunes - UFLA

MSc. Orivaldo Benedito da Silva - UFLA

Prof. Thiago Alves Magalhães  
Orientador

**LAVRAS-MG**

**2023**

## SUMÁRIO

1. Resumo .....	5
2. Abstract .....	6
3. Introdução .....	7
4. Referencial teórico.....	9
4.1 Aspectos gerais da fotossíntese .....	9
4.2 Estresse oxidativo em plantas .....	11
4.3 Galhas .....	11
4.4 Galhas, fotossíntese e estresse oxidativo .....	13
5. Considerações finais .....	21
6. Referências .....	22

## 1. Resumo

As plantas são importante fonte de energia para outros organismos e a fotossíntese é o fator chave para o seu sucesso adaptativo. No processo de fotossíntese ocorre naturalmente a produção de espécies reativas de oxigênio (ERO) que pode ser aumentada como resposta ao ataque de patógenos. Nas folhas, mudanças decorrentes da formação de galhas induzidas por insetos, podem ocasionar modificações estruturais do tecido clorofiliano, alterar a quantidade de pigmentos e afetar a síntese de clorofila. Nas galhas de insetos é comum observar alteração nos padrões celulares, nos pigmentos fotossintetizantes, na estrutura dos cloroplastos e na redução do tecido clorofiliano além de aumento de ERO. O carbono e o nitrogênio, os quais estão diretamente relacionados à estrutura do aparelho fotossintético, podem ser realocados durante o estresse causado pelo galhador, resultando em alterações nos tecido clorofilianos e na quantidade de pigmentos produzidos. As galhas induzidas em folhas, podem ser extralaminares ou intralaminares, formando um contínuo com os tecidos laminares e apresentam a coloração verde, porém a área foliar é menor e ocorre um aumento de ERO. O aumento do estresse oxidativo causado nos tecidos galhados pode alterar os lipídios, proteínas, material genético e a membrana celular, provocando a ruptura dos tecidos no desenvolvimento das galhas. Além de potencializar a síntese ERO nos tecidos, na formação das galhas pode haver um aumento de compostos fenólicos, de derivados de flavonoides, de tocoferol e de enzimas na tentativa de controlar a explosão oxidativa nos tecidos da planta hospedeira. O acúmulo de moléculas que aumentam o estresse oxidativo podem impactar a geração de energia no sistema da cadeia de transporte de elétrons na fotossíntese, bem como reduzir o rendimento quântico fotossintético, através de alterações citológicas nos cloroplastos e demais estruturas celulares que podem levar à morte celular.

Palavras-chave: Espécies reativas de oxigênio, clorofila, insetos galhadores.

## 2. Abstract

Plants are important sources of energy for other organisms and photosynthesis is a key factor for their evolutionary success. In the process of photosynthesis, the production of reactive oxygen species (ROS) occurs, which can be products in response to the attack of pathogens. In leaves, changes resulting from the insect gall formation can modify the chlorophyll tissue, alter the pigments contents and affect the chlorophyll synthesis. Insect-induced galls alter normal plant growth, photosynthetic pigments, chloroplast structure, reduced chlorophyll tissue, and increased ROS. The aim of this work is to review photosynthesis and oxidative stress during gall development. Changes in chlorophyll tissues and in pigments contents increase the secondary metabolism. Many galls are induced on leaves and are green, may be extralaminar or intralaminar, and are continuous with leaf tissues. In many galls are observed a reduction in chlorophyll tissues with compaction and an increase in ROS. The burst oxidative stress caused by galling can alter lipids, proteins, DNA and the cell membrane, causing tissue disruption during gall development. In addition to potentiating ROS synthesis in tissues, the gall development increases the synthesis of phenolic compounds, flavonoid derivatives, tocopherol and enzymes in an attempt to control the oxidative explosion in host plant tissues. The ROS accumulation can impact energy generation in the electron transport chain system in the photosynthesis, as well as reduce the photosynthetic quantum yield, through cytological changes in chloroplasts and other cellular structures that can lead to cell death.

Keywords: Chlorophyll, gall insects, reactive oxygen species.

### 3. Introdução

As plantas são importante fonte de energia para outros organismos e determinantes para o sucesso da vida terrestre (JUDD et al., 2009), sendo a fotossíntese um fator chave para o remate evolutivo das plantas (KLUGE et al., 2015). A fotossíntese é dividida na fase clara (fotoquímica) que é dependente de luz e na fase escura (química) que é dependente de CO<sub>2</sub> e ATP (GUREVITCH, 2009). A clorofila junto com os carotenoides são as moléculas que atuam na fotoquímica (XU et al., 2001). Esses pigmentos estão localizados nos cloroplastos, que são organelas semiautônomas com membrana de dupla camada, DNA e ribossomos próprios (TAIZ & ZEIGER, 2013).

Os cloroplastos apresentam um sistema de membranas, os tilacóides, que se organizam de forma empilhada (MOREIRA, 2015) e estão imersos no estroma que fazem conexão entre os grana (ALBERTS, 2006). A fotoquímica ocorre nas membranas dos tilacóides, onde estão presentes as proteínas e as enzimas que formam um complexo antena levando a dois centros de reações chamados de fotossistema I e II (CROCE, 2014), que utilizam a energia da luz para formar NADPH e ATP (MOREIRA, 2013). A fase química, que independe da luz, ocorre no estroma dos cloroplastos com a utilização do CO<sub>2</sub> como fonte de carbono para a produção de compostos orgânicos pelo ciclo de Calvin Benson (MARTINS, 2011).

No processo de fotossíntese ocorre a produção de espécies reativas de oxigênio (ERO) (DEL RÍO & PUPO, 2009; HELDT & PIECHULLA, 2011) que também podem ser produzidas como resposta ao ataque de patógenos ou injúrias mecânicas nos tecidos (DOKE et al., 1996; MAFFEI et al., 2007; BOLWELL & DAUDI, 2010; TORRES, 2010). As plantas apresentam mecanismos que possibilitam compensar esse estresse modificando seus processos fisiológicos e de desenvolvimento, a fim de manter fundamentalmente seu crescimento e reprodução (CHAKI, 2020). Nas folhas, mudanças decorrentes da formação de galhas por insetos podem ocasionar modificações estruturais do tecido clorofiliano, alterar a quantidade de pigmentos (YANG et al., 2003; CASTRO, 2007; YANG et al., 2007; FLEURY, 2009; OLIVEIRA et al., 2011; OLIVEIRA et al., 2017; KUSTER et al., 2022) e consequentemente afetar a síntese de clorofila, produto do metabolismo primário do vegetal (TAIZ & ZEIGER, 2004; LUTTGE, 1997).

As galhas induzidas por insetos apresentam tecidos característicos (MANI, 1964; RAMAN, 2007; OLIVEIRA & ISAIAS, 2010b) formados por rediferenciação celular e reorganização tecidual (OLIVEIRA & ISAIAS, 2010b; VECCHI et al., 2013), modificando o crescimento normal dos vegetais, através de alterações nos padrões morfogênicos. Nas galhas ocorre um desajuste nos pigmentos fotossintetizantes e na estrutura dos cloroplastos (YANG et al., 2003; YANG et al., 2007, OLIVEIRA et al., 2011; CASTRO, 2012; OLIVEIRA et al., 2017;

KUSTER et al., 2022), redução do tecido clorofiliano (MAGALHAES, 2010; OLIVEIRA et al., 2011) e aumento de espécies reativas de oxigênio (ERO) (OLIVEIRA & ISAIAS, 2010a; OLIVEIRA et al., 2010; OLIVEIRA et al., 2011a, b; ISAIAS et al., 2011, ISAIAS et al., 2015; GUEDES et al., 2022). Moléculas que induzem o estresse oxidativo podem impactar a geração de energia no sistema da cadeia de transporte de elétrons fotossintéticos, bem como reduzir o rendimento quântico fotossintético (FOYER e SHIGEOKA, 2011). O objetivo deste trabalho é trazer uma atualização sobre a fotossíntese e o estresse oxidativo durante o desenvolvimento das galhas.

## 4. Referencial teórico

### 4.1 Aspectos gerais da fotossíntese

As plantas representam cerca de 20% dos seres vivos do planeta, sendo importante fonte de energia para outros organismos e determinantes para o sucesso da vida terrestre (JUDD et al., 2009). A fotossíntese é um fator chave para o remate evolutivo das plantas (KLUGE et al., 2015) que somada a vascularização, lignificação dos tecidos e estômatos garantem sua conquista no ambiente terrestre (CEVALLOS-FERRIZ, 2022). Fotossíntese, foto (luz) e síntese (formação), é a capacidade que as algas e as plantas têm de transformar a energia luminosa em energia química (PAULILO, 2010). O processo da fotossíntese é metabolicamente complexo e dividido na fase clara que é dependente de luz e na fase escura que é dependente de CO<sub>2</sub> e ATP (GUREVITCH et al., 2009). O principal pigmento que realiza a absorção da luz é a clorofila, que se apresenta na forma de clorofila *a* e clorofila *b* (STREIT et al., 2005). A clorofila *a* é a principal molécula para realização da fotoquímica, tendo como auxiliares a clorofila *b*, que pode ser convertida em clorofila *a*, e carotenoides que vão absorver a energia e passar para os sítios ativos (XU et al., 2001). As clorofilas, *a* e *b*, absorvem a luz na faixa do vermelho e do azul, com picos de absorção na faixa de 450-475 nm e 650-675 nm e os carotenoides na faixa de 450-520 nm (Figura 1). A clorofila reflete a luz absorvida na faixa do verde (500-585nm), cor característica das folhas, principal sítio de fotossíntese das plantas vasculares (ALDEA, 2006). As plantas armazenam os pigmentos citados nos cloroplastos, que são organelas semiautônomas com membrana de dupla camada, DNA e ribossomos próprios (TAIZ & ZEIGER, 2013).

Dentro dos cloroplastos observa-se um sistema de membranas, os tilacóides que se organizam de forma empilhada, o granum, estrutura onde toda a clorofila está contida (MOREIRA, 2015). Os tilacóides (Figura 2) estão imersos no estroma que fazem conexão entre os grana (ALBERTS, 2006). Ao ser excitada a molécula de clorofila consegue manter sua estabilidade por nanosegundos, por isso normalmente elas seguem quatro rotas para liberação da energia segundo Kerbauy et al. (2017): a rota 1 ocorre a re-emissão do fóton, e assim retornando ao estado base, sendo o processo conhecido como fluorescência; na rota 2 ocorre uma conversão direta de sua energia em calor, sem emitir fótons; na rota 3 pode ocorrer uma transferência de energia para outra molécula de clorofila; e por fim, na rota 4 ocorre uma transferência, que provoca algumas reações químicas, sendo este o processo de fotoquímica.

A fotoquímica ocorre nas membranas dos tilacóides, onde estão presentes proteínas e enzimas (Figura 3) que formam um complexo antena levando a dois centros de reações chamados

de fotossistema I e II (CROCE, 2014). Os fotossistemas utilizam a luz para formar NADPH e ATP juntamente com a ATP-sintase em processos de fotofosforilação cíclica e acíclica (SCHWAMBACH, 2014). Na fotofosforilação acíclica participam os Fotossistema I e II (Figura 4), onde o fotossistema II utilizará os raios de luz para poder quebrar as moléculas de H<sub>2</sub>O, liberando os elétrons, que irão se juntar ao fotossistema I, formando o NADPH e o ATP. Já a fotofosforilação cíclica, etapa de formação do ATP, só ocorre no fotossistema I que não utiliza a H<sub>2</sub>O, por isso recicla seus elétrons (e<sup>-0</sup>) (MOREIRA, 2013).

A fase química, que independe da luz, ocorre no estroma dos cloroplastos. Nessa fase ocorre a utilização do CO<sub>2</sub> como fonte de carbono para a produção de compostos orgânicos, essa transformação acontece pelo ciclo de Calvin Benson (MARTINS, 2011), que também pode ser chamado de ciclo redutor das pentoses ou ciclo de redução do carbono (TAIZ & ZEIGER, 2013). Porém independente da epistemologia, este processo tem grande importância, pois realiza a fixação de CO<sub>2</sub> da atmosfera em esqueletos de compostos orgânicos, compatíveis com as necessidades das células vegetais (GUREVITCH, 2009). Segundo Taiz e Zeiger (2013) este ciclo tem como base três fases que são:

- 1- A carboxilação é a etapa enzimática onde ocorre as reações de CO<sub>2</sub> com uma molécula aceptora de cinco átomos de carbono (ribulose-1,5-bifosfato), gerando duas moléculas de um intermediário de três carbonos (3-fosfoglicerato).
- 2- A redução é o momento onde as reações enzimáticas, que são ativadas pelos compostos NADPH e ATP, convertem o 3-fosfoglicerato em carboidratos de 3 carbonos (trioses fosfato).
- 3- A regeneração é a fase onde há utilização do gliceraldeído para regenerar a ribulose-1,5—bifosfato (RuBP), consumindo ATP, e assim ficar apta para reagir com novas moléculas de CO<sub>2</sub> e continuar o ciclo.

A fotossíntese pode ser representada pela seguinte equação (SCHWAMBACH, 2014):



No processo de fotossíntese ocorre a produção de espécies reativas de oxigênio (ERO) (DEL RÍO & PUPO, 2009; HELDT & PIECHULLA, 2011) que também podem ser produzidas como resposta ao ataque de patógenos ou injúrias mecânicas nos tecidos (DOKE et al., 1996; MAFFEI et al., 2007; BOLWELL & DAUDI, 2010; TORRES, 2010).

## 4.2 Estresse oxidativo em plantas

As plantas por serem sésseis acabam sofrendo mais com as influências ambientais sendo elas bióticas ou abióticas, gerando impactos bioquímicos e fisiológicos de estresse (OLIVEIRA, 2011). As plantas apresentam mecanismos que possibilitam compensar esse estresse modificando seus processos fisiológicos e de desenvolvimento, a fim de manter fundamentalmente seu crescimento e reprodução (CHAKI, 2020).

As ERO são as formas mais reduzidas do oxigênio, por isso são energeticamente mais reativas que sua forma molecular, como os radicais superóxido ( $O_2^-$ ), peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ), o radical hidroxila ( $OH^-$ ) (OLIVEIRA, 2015) e o oxigênio singlete ( $^1O_2$ ) (CARVALHO, 2016). Esses compostos reagem com outras substâncias podendo levar a uma desestabilidade das membranas, mutações e paralisação de processos metabólicos essenciais à sobrevivência por toxicidade, podendo chegar à morte celular (BARBOSA, 2014). As ERO também podem afetar a fotossíntese, onde elétrons da cadeia transportadora podem ser incorporados ao  $O_2$  formando  $^1O_2$  e necessitando de desintoxicação (CARVALHO, 2016).

Como resposta ao estresse oxidativo as plantas produzem compostos antioxidantes (TAIZ & ZEIGER, 2013) e até mesmo reações de hipersensibilidade (HUCHESON, 2001). Como exemplo de compostos antioxidantes em plantas tem-se: a vitamina E que atua preservando o PSII de foto-inativação e protegendo os lipídios da membrana de foto-oxidação (HAVAUX, 2005); o  $\beta$ -caroteno que participa do sistema antena do cloroplasto e é um agente eficiente contra o  $^1O_2$  (REZENDE, 2003); e o Ciclo do ascorbato/glutationa que emprega 4 enzimas que realizam a redução de  $H_2O_2$ , sendo um dos principais meios para remoção de ERO em plantas (YOSHIMURA, 2000). As ERO's ao interagirem com as substâncias antioxidantes geram moléculas sinalizadoras de estresse que passam a informação do desequilíbrio celular (BARBOSA, 2014).

## 4.3 Galhas

As galhas induzidas por insetos apresentam tecidos característicos (MANI, 1964; RAMAN, 2007; OLIVEIRA & ISAIAS, 2010) formados por rediferenciação celular e reorganização tecidual (*Sensu* LEV - YADUN, 2003; OLIVEIRA & ISAIAS, 2010; VECCHI et al., 2013). Os insetos galhadores representam fatores bióticos que modificam o crescimento normal dos vegetais, através de alterações nos padrões morfogênicos (MANI, 1964; OLIVEIRA & ISAIAS, 2010; DIAS et al., 2013; FERREIRA & ISAIAS, 2013). É comum observar no desenvolvimento da maioria das galhas hipertrofia celular e hiperplasia dos tecidos, que vão definir

o tamanho e a forma da estrutura (MOURA et al., 2008; OLIVEIRA & ISAIAS, 2010; ISAIAS et al., 2011; MAGALHÃES et al., 2014).

As galhas apresentam diversas cores e formatos (Figura 5) a fim de possibilitar o desenvolvimento dos parasitas, como por exemplo, as galhas em taças, as de chifres, globosa, de concha entre outros morfotipos (ISAIAS et al., 2013). A interação galhador – planta hospedeira provavelmente foi desenvolvida no Cretáceo, como mostra o registro fóssil, já que neste o período onde ocorreu uma maior diversificação das plantas com flores e dos insetos (HARRIS, 2020). A relação planta hospedeira - inseto galhador, que forma a galha, é espécie-específica (FAGUNDES, 2020) e torna a planta hospedeira essencial para o galhador completar seu ciclo de vida (GONÇALVES et al., 2009; MAGALHÃES et al., 2015; COSTA et al., 2021). As galhas podem acabar se tornando um micro-habitat onde relações tri-tróficas se estabelecem (SAITO, 2012), com a presença de parasitoides, inquilinos e ou predadores que podem alterar suas características (DIAS et al., 2013; COSTA et al., 2022; RESENDE et al., 2022).

A interação inseto-planta tem início com a escolha do sítio de indução, que ocorre preferencialmente em tecidos jovens, devido principalmente a sua capacidade de reação ao estímulo (MAGALHÃES et al., 2015). O desenvolvimento da galha e a capacidade reprodutiva dos galhadores são importantes para a compreensão da evolução da interação entre galhadores e hospedeiros (THOMPSON & PELLMYR, 1991). Entretanto, a qualidade nutricional dos tecidos pode influenciar na escolha do sítio de oviposição (COLEY & BARONE, 1996), podendo assim também ocorrer em tecidos maduros (OLIVEIRA & ISAIAS, 2009). A capacidade de formação de galhas pelo inseto pode conferir diferentes valores adaptativos, onde tecidos jovens podem conferir maior valor nutricional e tecidos maduros tem potencial para proteger contra a dessecação e inimigos naturais (OLIVEIRA & ISAIAS, 2009). As hipóteses, nutricional, microambiental e de proteção são extremamente relevantes para a discussão do valor adaptativo e da capacidade de formação de galhas pelos insetos (PRICE et al., 1986; STONE & SCHONROGGE, 2003).

Outro fator que garante o sucesso da interação é a adequação do ciclo de vida do herbívoro ao ciclo de vida da planta hospedeira (GONÇALVES et al., 2009; MAGALHÃES, 2015; COSTA et al., 2021). Variações climáticas que afetam a fenologia da planta hospedeira impactam no ciclo de vida e sucesso reprodutivo dos insetos galhadores (WEIS et al., 1988; YUKAWA, 2000), além do mais, a sincronia das fenofases hospedeira-galhador determina a quantidade e qualidade de recursos nutricionais juntamente com a abundância de indivíduos (YUKAWA, 2000; GONÇALVES et al., 2009; MAGALHÃES et al., 2015; COSTA et al., 2021). Galhas induzidas em tecidos jovens geram uma forte tendência para o univoltinismo (WEIS et al., 1988).

Os insetos galhadores são impactados por mudanças fisiológicas, químicas e fenológicas nas plantas hospedeiras (FLOATE et al., 1996), mas também impactam nos tecidos das plantas hospedeiras afetando o metabólitos primários e o secundários (OLIVEIRA et al., 2006; MOURA et al., 2008; OLIVEIRA & ISAIAS, 2009; BRAGANÇA et al., 2020; COSTA et al., 2022). O acúmulo de substâncias é influenciado pela taxa indutor dentro dos limites metabólicos da hospedeira (MOURA et al., 2008). Nas folhas, mudanças decorrentes da formação de galhas podem ocasionar modificações nos tecidos clorofilianos (OLIVEIRA et al., 2017; KUSTER et al., 2022) com impacto no rendimento fotossintético (TAIZ & ZEIGER, 2004).

#### 4.4 Galhas, fotossíntese e estresse oxidativo

A formação de galhas nas folhas pode causar alterações estruturais nos tecidos clorofilianos e alterar a quantidade de pigmentos (YANG et al., 2003; YANG et al., 2007; CASTRO, 2012); OLIVEIRA et al., 2011; OLIVEIRA et al., 2017; KUSTER et al., 2022). Tais mudanças podem ser motivadas pelo fato de que carbono e nitrogênio, elementos importantes na estrutura do aparelho de fotossíntese, são realocados para o metabolismo secundário (GOTTLIEB et al., 1996), o que afeta a síntese de clorofila, um produto do metabolismo primário da planta (TAIZ & ZEIGER, 2004; LUTTGE, 1997).

Em geral, a proporção entre clorofila *a* e *b* é 3:1 (LICHTENTHALER, 1987) sendo que a faixa de proporção gera maior ou menor eficácia para absorver energia (LUTTGE, 1997), que pode ser avaliada através da quantificação da clorofila. Nas folhas e galhas a quantificação dos pigmentos, geralmente é feito por extração química seguida de medições por espectrofotômetro (LICHTENTHALER & WELLBURN, 1983) ou ainda usando medidores de clorofila (SPAD-5020) que permitem, uma mensura comparativa instantânea do conteúdo total de clorofila (DWYER et al., 1991; ARGENTA et al., 2001). A quantificação dos pigmentos pode gerar informações referentes às condições fisiológicas entre os tecidos (SIMS & GAMON, 2002) da planta hospedeira e da galha. Os teores totais de clorofila, por exemplo, estão relacionados à área ocupada pelo parênquima clorofiliano. Como muitas galhas são induzidas nas folhas, elas são verdes, podendo ser extralaminares ou intralaminares e com isso apresentam continuidade com os tecidos foliares (OLIVEIRA et al 2011a, MAGALHÃES et al 2014, MAGALHÃES et al. 2015).

Os cloroplastos são locais determinantes para produção de espécies reativas de oxigênio (ERO) e, durante condições estressantes, as taxas de luz absorvida excedem as necessárias para reações fotoquímicas, o que aumenta a produção de ERO e os danos oxidativos (DIAS et al. 2018). Pode se observar na formação das galhas uma redução da área do tecido clorofiliano (OLIVEIRA

et al., 2011a) com compactação dos tecidos (CASTRO et al., 2012) e um aumento de espécies reativas de oxigênio (ERO) (OLIVEIRA & ISAIAS, 2010a; OLIVEIRA et al., 2010; OLIVEIRA et al., 2011a, b; ISAIAS et al., 2015, GUEDES et al., 2022). Apesar do alto estresse oxidativo relacionado às maiores taxas de crescimento e respiração nos tecidos galhados, algumas galhas verdes podem manter o metabolismo fotossintético (CARNEIRO et al. 2014, CARNEIRO et al. 2017) que apresenta um papel importante na manutenção da homeostase do tecido galhado (ISAIAS et al., 2015) evitando assim hipercarbia e hipóxia (PINCEBOURDE & CASAS 2016; OLIVEIRA et al. 2017).

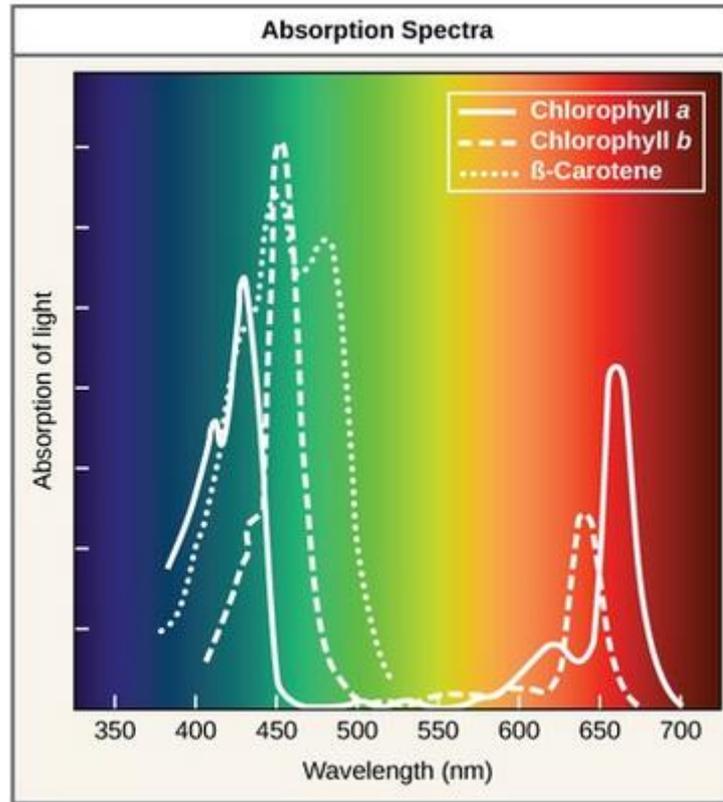
Esse aumento do estresse oxidativo causado por patógenos e galhadores pode alterar os lipídios, proteínas e material genético da membrana vegetal (MITTLER, 2002; RESENDE et al., 2003; CHOUDHURY et al., 2017), provocando a ruptura dos tecidos no desenvolvimento das galhas (ISAIAS et al., 2015). Algumas galhas de insetos podem potencializar a síntese ERO nos tecidos, bem como o aumento de compostos fenólicos (FORMIGA et al., 2009; OLIVEIRA et al., 2017), derivados de flavonoides, tocoferol e enzimas (ISAIAS et al., 2015; GUEDES et al., 2022) na tentativa de controlar a explosão oxidativa nos tecidos da planta hospedeira (BARREIROS & DAVID, 2006; DEL RÍO & PUPPO, 2009; CHOUDHURY et al., 2017).

O estresse oxidativo foi detectado principalmente por testes histoquímicos para ERO segundo Rossetti e Bonnatti (2001) em galhas neotropicais hospedadas em *Aspidosperma australe* Müll. Arg. e *A. spruceanum* Müll. Arg. (Apocynaceae) (OLIVEIRA et al., 2011a), bem como em *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl (ISAIAS et al., 2011), *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) JF Macbr. (Fabaceae) (BEDETTI et al., 2014) e em *Aspidosperma* spp (KUSTER et al., 2022). A abordagem histoquímica também é a ferramenta mais utilizada para a detecção de polifenóis (MOURA et al., 2008; BEDETTI et al., 2017) que está relacionado com o estresse fenólico-oxidativo em galhas (BEDETTI et al., 2014; KUSTER et al., 2020).

Moléculas que induzem o estresse oxidativo podem impactar a geração de energia no sistema da cadeia de transporte de elétrons fotossintéticos, bem como reduzir o rendimento quântico fotossintético (FOYER e SHIGEOKA, 2011; FERREIRA et al. 2018). O estresse oxidativo foi avaliado em galhas verdes mostrando manutenção de desempenho fotossintético dos tecidos galhados (OLIVEIRA et al., 2010; SAMSONE et al., 2012; ISAIAS et al., 2015; OLIVEIRA et al., 2017; FERREIRA et al. 2018; KMIEC et al., 2018; MARTINI et al., 2020). Já a medida da fluorescência da clorofila a foi usada para detectar o estresse biótico em galhas (ISAIAS et al., 2015; REZENDE et al., 2018). Por outro lado, os parâmetros de fluorescência da clorofila a em galhas induzidas em *Aspidosperma australe* e em *Aspidosperma spruceanum* não revelaram diferenças no desempenho fotossintético (OLIVEIRA et al., 2011).

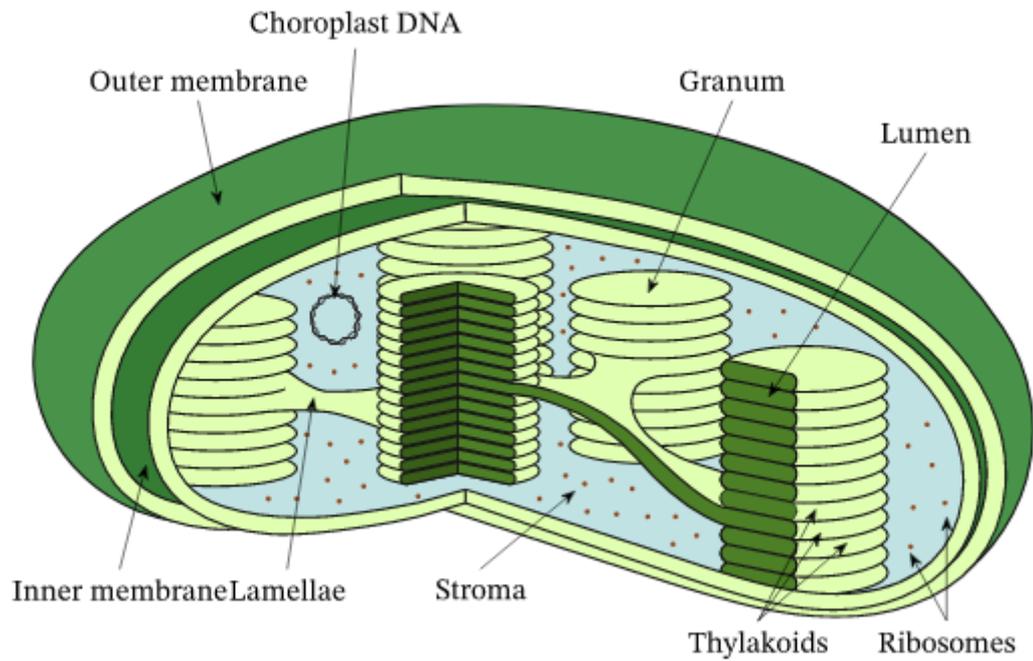
A maior quantidade de ERO têm sido detectadas em galhas nos tecidos clorofilianos, feixes vasculares e nos tecidos próximos à câmara larval (OLIVEIRA & ISAIAS, 2010; OLIVEIRA et al., 2010; ISAIAS et al., 2011; FERREIRA et al. 2018). O acúmulo de ERO nos tecidos pode levar tanto a alterações citológicas (OLIVEIRA & ISAIAS, 2010; OLIVEIRA et al., 2010; OLIVEIRA et al., 2011a, b; ISAIAS et al., 2011) quanto à morte celular programada, em níveis irreversíveis (FERREIRA et al. 2018), como já demonstrando em plantas com superprodução de ERO (DOKE et al. 1996) em resposta ao ataque de patógenos ou a lesões mecânicas (DOKE et al., 1996; MAFFEI et al., 2007; BOLWELL et al., 2010; TORRES, 2010).

Figura 1 – Espectro de absorção da clorofila *a*, *b* e carotenoide.



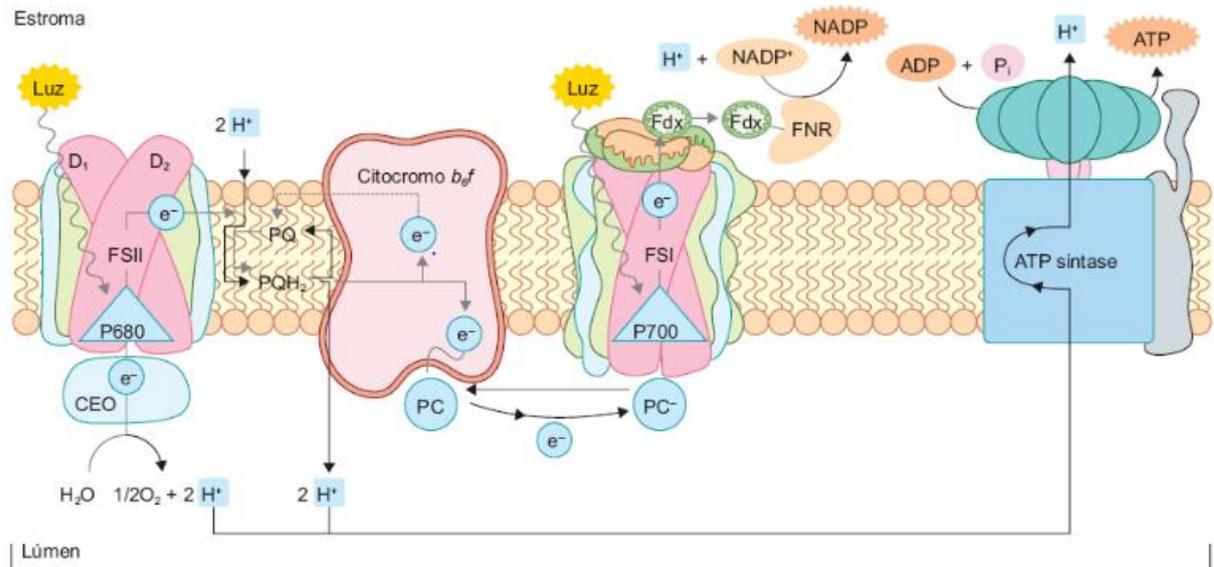
Fonte: Adaptado de The Light-Dependent Reactions of Photosynthesis.  
Disponível em: <https://oertx.highered.texas.gov/courseware/lesson/1651/overview>

Figura 2 – Estrutura anatômica do cloroplasto.



Fonte: Página do site Lesson Explain  
Disponível em: <https://www.nagwa.com/en/explainers/812162636509/>

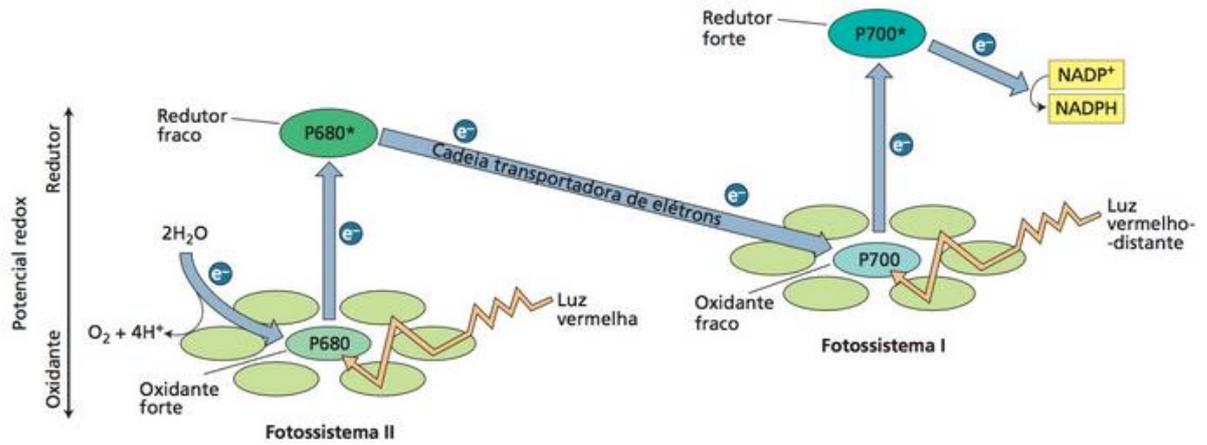
Figura 3 – Proteínas e enzimas da membrana do tilacóide



Fonte: Adaptada de Buchanan et al. (2000)<sup>1</sup>

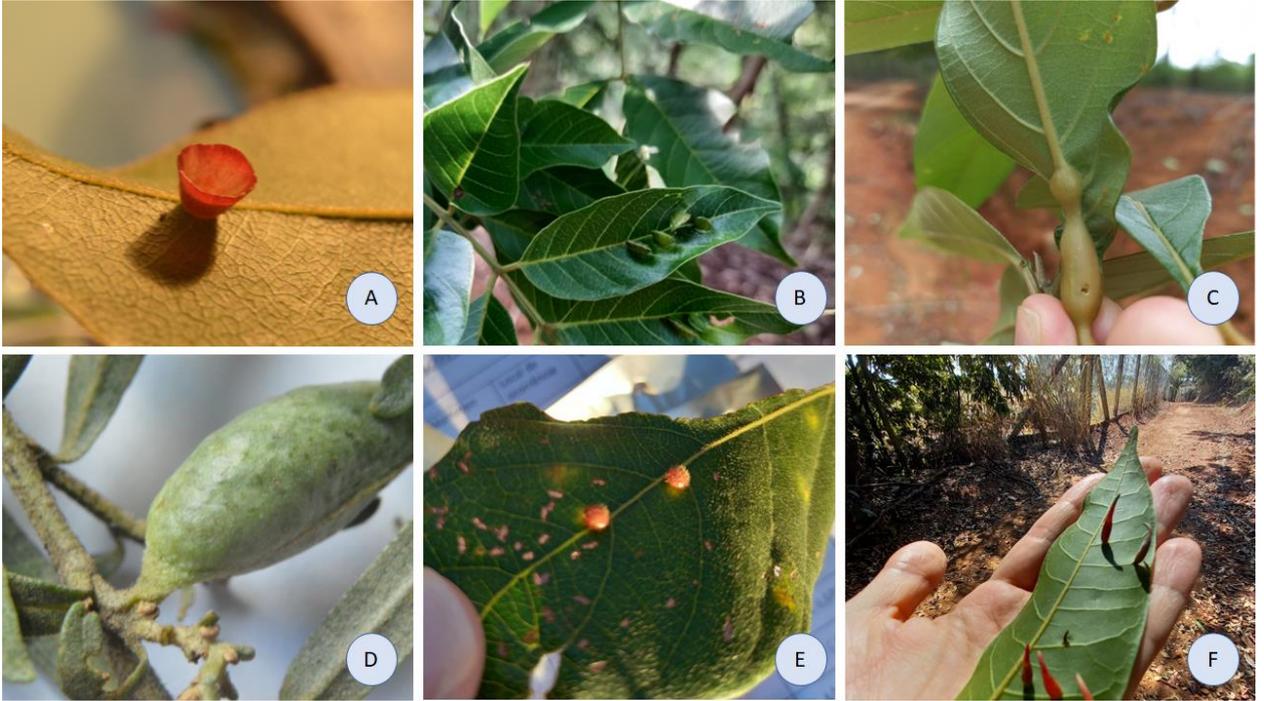
Disponível em: KERBAUY, Gilberto Barbante. Fotossíntese. In: FISILOGIA Vegetal. 3. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2019. v. 1, p. 79. ISBN 978-85-277-3560-5.

Figura 4 – Representação do fotossistema I e II



Disponível em: TAIZ, Lincoln et al. Fotossíntese Reações luminosas. *In: Fisiologia e desenvolvimento vegetal*. Artmed Editora, 2017. v 2, p180. ISBN 978-85-8271-367-9

Figura 5 – Morfotipos de galhas foliares no Campus da Universidade Federal de Lavras.



A. Galha em taça, B. Galha de concha, C. Galha de Nervura, D. Galha reniforme, E. Galha globosa pilosa, F. Galha de Chifre.

Fonte: Ana Luísa Valadares de Paula e Lima

## **5. Considerações finais**

Os insetos galhadores alteram o padrão de desenvolvimento das plantas hospedeiras onde podemos destacar alterações estruturais, citológicas, fisiológicas e aumento no estresse oxidativo. A fotossíntese, importante para a planta, é impactada pelas galhas pois o galhador causa mudança nos padrões do órgão hospedeiro e também um aumento do estresse oxidativo. As plantas apresentam algumas respostas para minimizar o aumento do estresse oxidativo, entretanto em alguns casos os tecidos podem colapsar e entrar em morte celular programada. Como os insetos galhadores controlam a estrutura das galhas, principalmente ativando o metabolismo secundário com substâncias que podem proteger o aparato fotossintético e manter o funcionamento celular, é possível encontrar na natureza uma grande diversidade de galhas apesar do impacto que estas causam nas plantas hospedeiras.

## 6. Referências:

- ALBERTS, B. Fundamentos da Biologia Celular. 4<sup>a</sup> Artmed Editora, 2006.
- ALDEA, M. Comparison of photosynthetic damage from arthropod herbivory and pathogen infection in understory hardwood saplings. **Oecologia**, v. 149, p. 221-232, 2006.
- ARGENTA G; SILVA PRF; BORTOLINI CG. Teor de clorofila na folha como indicador do nível de N em cereais. **Ciência Rural**, v. 31, p. 715-722, 2001.
- BARBOSA, M. R. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, v. 44, p. 453-460, 2014.
- BARREIROS, A. L. B. S.; DAVID, J. M.; DAVID, J. P. Oxidative stress: relationship between generation of reactive species and defense of the organism. **Nova chemicals**, v. 29, n. 1, p. 113-123, 2006.
- BRAGANÇA, G. P. P. ; ALENCAR, C. F. ; FREITAS, M. S. C. ; ISAIAS, R. M. S. . Hemicelluloses and associated compounds determine gall functional traits. **Plant biology**, v. 22, p. 981-991, 2020.
- BEDETTI, C.S; BRAGANÇA, G.P; ISAIAS, R.M.S. Influence of auxin and phenolic accumulation on the patterns of cell differentiation indistinct gall morphotypes on Piptadenia gonoacantha (Fabaceae). **Australian Journal of Botany**, v. 65, p. 411–420, 2017.
- BEDETTI, C.S; BRAGANÇA, G.P; ISAIAS, R.M.S. The role of phenolics in the control of auxin in galls of Piptadenia gonoacantha(Mart.) MacBr (Fabaceae: Mimosoideae). **Biochemical Systematics Ecology**, v. 55, p. 53–59, 2014.
- BOLWELL G.P., A DAUDI, Reactive oxygen species in Plant-Pathogen Interaction, in: L.A. Del Río, A. Pupo, (Eds.), **Reactive oxygen species in plant signaling**, p. 113-134, 2010.
- BRAGANÇA, G. P. P; ALENCAR, C. F; FREITAS, M. S. C; ISAIAS, R. M. S. Hemicelluloses and associated compounds determine gall functional traits. **Plant biology**, v. 22, p. 981-991, 2020.
- CARNEIRO, R.G.S.; CASTRO, A.C.; ISAIAS R.M.S. Unique histochemical gradients in a photosynthesis-deficient plant gall. **South African Journal of Botany**. v. 92, p. 97–104, 2014.
- CARNEIRO, R.G.S.; ISAIAS, R.M.S.; MOREIRA, A.S.F.P.; OLIVEIRA, D.C. Reacquisition of new meristematic sites determines the development of a neworgan,the Cecidomyiidae gall on Copaiferalangsdorffii Desf. (Fabaceae). **Frontiers in Plant Science**. v.8, p. 1622, 2017.
- CARVALHO, V; NETO, A. A. C. Espécies reativas de oxigênio em plantas. **Laboratório de Ensino de Botânica**, p. 161, 2016.
- CASTRO, A. C. R.; OLIVEIRA, D. C.; ISAIAS, R. M. S. Impacts of gall induction on the structure and physiology of Caryocar brasiliense Camb.(pequi) leaves. **Arquivos do Museu de História Natural e Jardim Botânico da UFMG**, v. 21, n. 1, 2012.
- CEVALLOS-FERRIZ; SERGIO RS . Paleobotany to understand evolution and biodiversity in Mexico. **Botanical Sciences**, v. 100, n. SPE, p. 34-65, 2022.
- CHAKI, M.; BEGARA-MORALES, Juan C.; BARROSO, Juan B. Oxidative stress in plants. **Antioxidants**, v. 9, n. 6, p. 481, 2020.
- CHENG, Y. S.; HE, D. X. A photosynthesis continuous monitoring system for CAM plants. **International journal agriculture & biology of engineering**, v. 12, 141–146, 2019.

- CHOU DHURY, F.K.; RIVERO, R.M.; BLUMWALD, E.; MITTLER, R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. **Plant Journal**, v. 90, p. 856–867, 2017.
- COLEY, P.D & BARONE, J.A. Herbivory and plant defenses in tropical forest. **Annual Review Ecology and Systematics**, v. 27, p. 305-335, 1996.
- COOK, J. M. & RASPLUS, J. Y. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 5, p. 241-248, 2003.
- COSTA, E. C; MARTINI, V. C. ; SOUZA-SILVA, A. ; LEMOS-FILHO, J. P. ; OLIVEIRA, D. C. ; ISAIAS, R. M. S. . How galling herbivores share a single super-host plant during their phenological cycle: the case of *Mimosa gemmulata* Barneby (Fabaceae). **Tropical ecology**, v. 1, p. 1-14, 2021.
- COSTA, E.C; OLIVEIRA, D.C; ISAIAS, R.M.S. Parasitoid impairment on the galling *Lopesia activity* reflects on the cytological and histochemical profiles of the globoid bivalve-shaped gall on *Mimosa gemmulata*. **Protoplasma**, v. x, p. 01756-z, 2022.
- COSTA, E. C.; OLIVEIRA, D. C.; ISAIAS, R. M. S. Parasitoid impairment on the galling *Lopesia sp.* activity reflects on the cytological and histochemical profiles of the globoid bivalve-shaped gall on *Mimosa gemmulata*. **Protoplasma**, v. 1, p. 1-11, 2022.
- CROCE, R.; VAN AMERONGEN, H. Natural strategies for photosynthetic light harvesting. **Nature chemical biology**, v. 10, n. 7, p. 492-501, 2014.
- DEL RÍO, L.A. & PUPPO A. Reactive oxygen species in plant signaling. **Springer?Verlag**, Berlin, 2009.
- DIAS, G.C; MOREIRA, G.R.P.; FERREIRA, B. G.; ISAIAS, R. M. S. Why do the galls induced by *Calophya duvauae* Scott on *Schinus polygamus* (Cav.) *Cabrera* (Anacardiaceae) change colors?. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 48, p. 111-122, 2013.
- DIAS, M.C.; CORREIA, S.; SERÔDIO, J; SILVA, A.M.S.; FREITAS, H.; SANTOS, C. Chlorophyll fluorescence and oxidative stress endpoints to discriminate olive cultivars tolerance to drought and heat episodes. **Science Horticulture**, v. 231, p. 31–35, 2018.
- DOKE N, Y; MIURA, L.M; SANCHEZ, H.J; PARK, T. NORITAKE, H; YOSHIOKA, K. KAWAKITA. The oxidative burst protects plants against pathogen attack: mechanism and role as an emergency signal for plant bio-defence. **A review, Gene**, v. 179, p. 45-50, 1996.
- DWYER, L.M; TOLLENAAR, M; HOUWING, L. A nondestructive method to monitor leaf greenness in corn. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 71, p. 505-509, 1991.
- FAGUNDES, M.; SANTOS, É.M.S.; DUARTE, K.S. L.; VIEIRA, J.; OLIVEIRA, C.; SILVA, P. S. Diversity of gall-inducing insect associated with a superhost plant species: Plant architecture, resource availability and interspecific interactions. **Biodiversitas (Surakarta)**, v .21, n. 3, 2020.
- 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. Antioxidant metabolism in galls due to the extended phenotypes of the associated organisms. **PLoS One**, v. 13, n. 10, p. e0205364, 2018.
- FERREIRA, B. G.; ISAIAS, R. M. S. Developmental stem anatomy and tissue redifferentiation induced by a galling Lepidoptera on *Marcetia taxifolia* (Melastomataceae). **Botany** (Ottawa. Print), p. 752-760, 2013.

- FLOATE, K.D.; FERNANDES, G.W.; NILSON, J. Distinguishing intrapopulacional categories of plants by their insect faunas: galls on rabbitbrush. **Oecologia**, v. 105, p. 221-229, 1996.
- FORMIGA, A. T.; GONÇALVES, S. J. M. R.; SOARES, G. L. G.; ISAIAS, R. M. S. Relações entre o teor de fenóis totais e o ciclo das galhas de Cecidomyiida e em *Aspidosperm a spruceanum* Müll. Arg. (Apocynaceae). **Acta Botanica Brasílica** (Impresso), v. 23, p. 93-99, 2009.
- FOYER, C.H. & SHIGEOKA, S. Understanding Oxidative Stress and Antioxidant Functions to Enhance Photosynthesis. **Plant Physiol**, v. 155, p. 93–100, 2011.
- GOTTLIEB, O.R.; KAPLAN, M.A.C.; BORIN, M.R.M.B. Biodiversidade um enfoque químico-biológico. **Editora, UFRJ**, Rio de Janeiro. 1996.
- GONÇALVES, S.J.M.R.; MOREIRA, G.R.P.; ISAIAS, R.M.S. A unique seasonal cycle in a leaf-galling insect: the formation of stem galls for dormancy. **Journal of Natural History**, v. 43, p. 843–854, 2009.
- GUIGUET, A.; OHSHIMA, I.; TAKEDA, S.; LAURANS, F.; LOPEZ-VAAMONDE, C.; GIRON, D. Origin of gall-inducing from leaf-mining in Caloptilia micromoths (Lepidoptera, Gracillariidae). **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 6794. 2019.
- GUEDES, L. M.; TORRES, S.; SÁEZ-CARILLO, K.; BECERRA, J.; PÉREZ, C. I.; AGUILERA, N. High antioxidant activity of phenolic compounds dampens oxidative stress in *Espinosa nothofagi* galls induced on *Nothofagus obliqua* buds. **Plant Science**, v. 314, p. 111114, 2022
- GUREVITCH, J.; SCHEINER, S.M.; FOX, G.A. Fotossíntese e Ambiente luminoso. **Ecologia Vegetal**. 2ª Artmed Editora, pg. 18-20, 2009.
- HAVAUX, M.; EYMERY, F.; PORFIROVA, S.; REY, P.; DÖRMANN, P. Vitamin E protects against photoinhibition and photooxidative stress in *Arabidopsis thaliana*. **The Plant Cell**, v. 17, n. 12, p. 3451-3469, 2005.
- HARRIS, M. O. & PITZSCHKE, A. Plants make galls to accommodate foreigners: some are friends, most are foes. **New Phytologist**, v. 225, n. 5, p. 1852-1872, 2020.
- HELDT, H. & PIECHULLA, B. Plant Biochemistry. **Academic Press**, London. 2011.
- HUTCHESON, S. W. The molecular biology of hypersensitivity to plant pathogenic bacteria. **Journal of Plant Pathology**, p. 151-172, 2001.
- ISAIAS, R. M.; OLIVEIRA D. C.; DA SILVA CARNEIRO, R. G. Role of *Euphalerus ostreoides* (Hemiptera: Psylloidea) in manipulating leaflet ontogenesis of *Lonchocarpus muehlbergianus* (Fabaceae). **Botany**, v. 89, n. 9, p. 581-593, 2011.
- ISAIAS, R.M.S.; OLIVEIRA, D.C.; MOREIRA, A.S.F.P.; SOARES, G.L.G.; CARNEIRO R.G.S. The imbalance of redox homeostasis in arthropod-induced plant galls: mechanisms of stress generation and dissipation. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects**, v. 1850, n. 8, p. 1509-1517, 2015.
- JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHUE, M. J. Sistemática Vegetal: Um Enfoque Filogenético. **Artmed Editora**, 2009.
- KERBAUY, G.B. **Fisiologia Vegetal**, v. 1, p. 80-93, 2017.
- KMIEĆ, K.; RUBINOWSKA, K.; MICHĄLEK, W.; SYTYKIEWICZ, H. The effect of galling aphids feeding on photosynthesis photochemistry of elm trees (*Ulmus sp.*). **Photosynthetica**, v. 56, p. 989-997, 2018.

- KLUGE, R.A.; TEZOTTO-ULIANA, J. V.; DA SILVA, P. PM. Aspectos fisiológicos e ambientais da fotossíntese. **Revista virtual de química**, v. 7, n. 1, p. 56-73, 2015.
- KUSTER, C.V.; COSTA REZENDE, U.; CARDOSO, J.C. F.; ISAIAS, R.M.S; COELHO DE OLIVEIRA, D. How galling organisms manipulate the secondary metabolites in the host plant tissues? A histochemical overview in neotropical gall systems. **Co-evolution of secondary metabolites**, p. 823-842, 2020.
- KUSTER, V. C.; CARDOSO, J. C. F. ; MOREIRA, A. S. F. P. ; ISAIAS, R. M. S. ; de Oliveira, D. C. Assessing oxidative stress and photosynthetic activity in leaf galls induced by different species of galling insect on *Aspidosperma spp.* **Biologia**, v. 1, p. 1-14, 2022.
- LEV-YADUN, S. Stem cells plants are differentiated too. **Current Top Plant Biology**, v. 4. p. 93-100, 2003.
- LICHTENTHALER, H.K. Chlorophyll and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in Enzymology**, v. 148, p. 331-382, 1987.
- LICHTENTHALER, H.K & WELLBURN, A.R. Determinations of total carotenoides, and clorophylls a and b of leaf extracts in differents solvents. **Biochemical Society Translations**, v. 11, p. 591-592, 1983.
- LÜTTGE U. Physiological Ecology of Tropical Plants. **Spring Verlag**, Berlin, 1997.
- MANI, M.S. Ecology of plant galls. Dr. W. **Junk Publisher, the Hague**, v. 434, p. 45, 1964.
- MAFFEI, M.E.A.; MITHIFER, W. B. Before gene expression: early events in plant-insect interaction, **Trends Plant Science**, v. 12, p. 1360-1385, 2007.
- MAGALHÃES, T. A.; OLIVEIRA, D. C.; SUZUKI, A. Y. M.; ISAIAS, R.M.S. Patterns of cell elongation in the determination of the final shape in galls of *Baccharopelma dracunculifoliae* (Psyllidae) on *Baccharis dracunculifolia* DC (Asteraceae). **Protoplasma**, v. 251, p. 747-753, 2014.
- MAGALHÃES, T. A.; OLIVEIRA, DENIS C.; ISAIAS, R. M. S. Population dynamics of the gall inducer *Eriogallococcus isaias* (Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae) on *Pseudobombax grandiflorum* (Malvaceae). **Journal of Natural History**, v. 49, p. 789-801, 2015.
- MARTINI, V.; MOREIRA, A. S. F. P.; KUSTER, V. C.; OLIVEIRA, D. C. Photochemical performance and source-sink relationships in galls induced by *Pseudophacopteron longicaudatum* (Hemiptera) on leaves of *Aspidosperma tomentosum* (Apocynaceae). **Photosynthetica**, v. 58, n. 3, p. 827-835, 2020.
- MARTINS, N. F. Uma síntese sobre aspectos da fotossíntese. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v. 11, n. 2, p. 10-14, 2011.
- MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends Plant Science**, v. 7, p. 405–410, 2002.
- MOREIRA, C. Fotossíntese. **Revista de Ciência Elementar**, v. 1, n. 01, p. 03, 2013.
- MOREIRA, C. Cloroplasto. **Revista de Ciência Elementar**, v. 3, n. 3, 2015.
- MOURA, M. Z. D.; SOARES, G. L. G.; ISAIAS, R. M. S. Species-specific changes in tissue morphogenesis induced by two arthropod leaf galls in *Lantana camara* L. (Verbenaceae). **Australian Journal of Botany**, v. 56, n. 2, p. 153-160, 2008.

- OLIVEIRA, D. C. ; CHRISTIANO, J. C. S. ; SOARES, G. L. G. ; ISAIAS, R. M. S. . Reações de defesas químicas e estruturais de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl. (Fabaceae) à ação do galhador *Euphalerus ostreoides* Crawf. (Hemiptera: Psyllidae). **Brazilian Journal of Botany**, São Paulo, v. 29, n.4, p. 657-667, 2006.
- OLIVEIRA, D. C.; ISAIAS, R. M. S.; MOREIRA, A. S. F. P.; MAGALHÃES, T. A.; LEMOS FILHO, J. P. Is the oxidative stress caused by *Aspidosperma* spp. galls capable of altering leaf photosynthesis? **Plant Science** (Limerick), v. 180, p. 489-495, 2011.
- OLIVEIRA, D. C.; MOREIRA, A. S. F. P.; ISAIAS, R. M. S.; MARTINI, V. C.; REZENDE, U. C. Sink Status and Photosynthetic Rate of the Leaflet Galls Induced by *Bystracoccus mataybae* (Eriococcidae) on *Matayba guianensis* (Sapindaceae). **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 01249, 2017.
- OLIVEIRA, D. C. & ISAIAS, R. M. S. Influence of leaflet age in anatomy and possible adaptive values of midrib gall of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae: Caesalpinoideae). **Revista de Biología Tropical**, v. 57, p. 293-302, 2009.
- OLIVEIRA, D.C. & R.M.S ISAIAS. Cytological and histochemical gradients induced by a sucking insect in galls of *Aspidosperma australe* Arg. Muell (Apocynaceae), **Plant Science**, v. 178, p.350-358, 2010.
- OLIVEIRA, D.C & ISAIAS R.M.S. Redifferentiation of leaflet tissues during midrib gall development in *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae). **South African Journal of Botany**, v. 76, p. 239-248, 2010.
- OLIVEIRA, D.C.; CARNEIRO, R.G.S.; MAGALHÃES, T.A.; ISAIAS, R.M.S. Cytological and histochemical gradients on two *Copaifera langsdorffii* Desf. (Fabaceae) - Cecidomyiidae gall systems, **Protoplasma**, v. 248, p. 829-837, 2011.
- OLIVEIRA, D.C.; MAGALHÃES, T.A.; CARNEIRO, R.G.S.; ALVIM, M.N.; ISAIAS, R.M.S. Do Cecidomyiidae galls of *Aspidosperma spruceanum* (Apocynaceae) fit the pre-established cytological and histochemical patterns? **Protoplasma**, v. 242, p. 81-93, 2010.
- OLIVEIRA, L.E.M. Temas em fisiologia vegetal – **Espécies reativas de oxigênio**. UFLA. Disponível em: [http://www.ledson.ufla.br/respiracao\\_plantas/cadeia-transportadora-de-eletrons/especies-reativas-de-oxigenio](http://www.ledson.ufla.br/respiracao_plantas/cadeia-transportadora-de-eletrons/especies-reativas-de-oxigenio), 2015.
- PAULILO, M. T. S.; VIANA, A. M.; RANDI, Á. M. Fisiologia vegetal. **CED/LANTEC/UFSC**, 2010.
- PINCEBOURDE, S.; CASAS, J.; Hypoxia and hypercarbia in endophagous insects: larval position in the plant gas Exchange network is key. **Journal of Insect Physiology**. v. 84, p. 137–153, 2016.
- PRICE, P.W; WARING, G.L.; FERNANDES, G.W. Hypotheses on the adaptive nature of galls. **Proceedings of Entomological Society of Washington**, v. 88, p. 361-363, 1986.
- RAMAM, A. Insect-induced plant galls of India: unresolved questions. **Current Science**, v. 92, p. 748–757, 2007.
- RAMAN, A. Morphogenesis of insect-induced plant galls: Facts and questions. **Flora. Morphologie, Geobotanik, Oekophysiologie**, v. 206, n. 6, 517-533, 2011.
- REZENDE, M. L. V.; SALGADO, S. ML; CHAVES, Z. M. Espécies ativas de oxigênio na resposta de defesa de plantas a patógenos. **Fitopatologia Brasileira**, v. 28, p. 123-130, 2003.
- REZENDE, U. C.; MOREIRA, A. S. F. P.; KUSTER, V. C.; OLIVEIRA, D. C. D. Structural, histochemical and photosynthetic profiles of galls induced by *Eugeniomyia dispar* (Diptera: Cecidomyiidae) on the leaves of *Eugenia uniflora* (Myrtaceae). **Revista de Biología Tropical**, v. 66, n. 4, p. 1469-1480, 2018.

- REZENDE, U. C.; JORGE, N. C.; DOLABELA, B.; ISAIAS, R. M. S.; HANSON, P. E.; OLIVEIRA, D. C. Endoparasitoidism reflections on the structure of a cecidomyiid-gall on *Piptocarpha macropoda* (DC.) Baker (Asteraceae). **Biology Bulletin**, v. x, p. 1-5, 2022.
- ROSSETI, P.M. S. & BONNATTI. *In situ* histochemical monitoring of ozone-and TMV-induced reactive oxygen species in tobacco leaves, **Plant Physiol. Biochem**, v. 39, p. 433-442, 2001.
- SAGE, R..F. The evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. **New Phytologist**, v. 16, p. 341-370, 2004.
- SAMSONE, I.; ANDERSONE, U.; IEVINSH, G. Variable effect of arthropod-induced galls on photochemistry of photosynthesis, oxidative enzyme activity and ethylene production in tree leaf tissues. **Environmental and Experimental Biology**, v. 10, p. 15-26, 2012.
- SAITO, V. S.; URSO-GUIMARÃES, M. V. Characterization of galls, insect galls and associated fauna of Ecological Station of Jataí (Luiz Antônio, SP). **Biota Neotropica**, v. 12, p. 99-107, 2012.
- SANTANA, A. P. & ISAIAS, R.M.S. Gallling insects are bioindicators of environmental quality in a Conservation Unit. **Acta Botanica Brasilica**, v. 28, p. 594-608, 2014.
- SCHWAMBACH, C. & CARDOSO, G.S. Fisiologia vegetal: introdução às características, funcionamento e estruturas das plantas e interação com a natureza. **São Paulo: Érica/Saraiva**, v.1, p. 131, 2014.
- SIMS, D.A & GAMON, J.A. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. **Remote Sensing of Environment**, v. 81, p. 337-354, 2002.
- STONE, G.N & SCHÖNRÖGGE, K. The adaptive significance of insect gall morphology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 18, p. 512-522, 2003.
- STREIT, N.M. As clorofilas. **Ciência Rural**, v. 35, p. 748-755, 2005.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MØLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 2013
- TAIZ, L. & ZEIGER; VEGETAL, E. **Fisiologia**. Trad. Eliane Romano Santarém. 2004.
- THOMPSON, J.N & PELLMYR, O. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. **Annual Review of Entomology**, v. 36, p. 65-89, 1991.
- TORRES, M.A.M.. ROS in biotic interactions, **Physiol. Plant**, p. 414-429, 2010.
- WEIS, A. E.; WALTON, R.; CREGO, C. L. Reactive plant tissue sites and the population biology of gall makers. **Annual Review of Entomology**, v. 33, n. 1, p. 467-486, 1988.
- VECCHI, C.; M. N.L; OLIVEIRA, D.C, FERREIRA, B.G, ISAIAS, R.M.S. The redifferentiation of nutritive cells in galls induced by Lepidoptera on *Tibouchina pulchra* (Cham.) Cogn. reveals predefined patterns of plant development. **Protoplasma**, v. 250, 1363-1368, 2013.
- XU, H.; VAVILIN, D.; VERMAAS, W. Chlorophyll b can serve as the major pigment in functional photosystem II complexes of cyanobacteria. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.98, n.24, 2001.
- YOSHIMURA, K.; YABUTA, Y.; ISHIKAWA, T.; SHIGEOKA, S. Expression of spinach ascorbate peroxidase isoenzymes in response to oxidative stresses. **Plant Physiology**, v. 123, p. 223-233, 2000.

YANG, C.M; YANG, M.M; HUANG, M.Y; HSU, J.M; JANE, W.N. Herbivorous insect causes deficiency of pigment-protein complexes in an oval-pointed cecidomyiid gall of *Machilus thunbergii* leave. **Botanical Bulletin of Academia Sinica**, v. 44, p. 314-321, 2003.

YANG, C.M; YANG, M.M; HUANG, M.Y; HSU, J.M; JANE, W.N. Life time deficiency of photosynthetic pigment-protein complexes CP1, A1, AB1, and AB2 in two cecidomyiid galls derived from *Machilus thunbergii* leaves. **Photosynthetica**, v. 45, p. 589-593, 2007.

YUKAWA, J. Synchronization of galls with host plant phenology. **Population Ecology**, v. 42, p. 105–113, 2000.