



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Botânica

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



UFMG

MATEUS SCARPELLI MARCATO

ANATOMIA E ECOFISIOLOGIA DA INTERAÇÃO
ENTRE A HEMIPARASITA *Psittacanthus robustus* E *Qualea*
cordata

Orientador: Dr. José Pires Lemos-Filho

Co-orientador: Dr. Fernando Henrique Aguiar Vale

BELO HORIZONTE – MG
2015

MATEUS SCARPELLI MARCATO

**ANATOMIA E ECOFISIOLOGIA DA INTERAÇÃO
ENTRE A HEMIPARASITA *Psittacanthus robustus* E *Qualea
cordata***

**Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de
Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais,
como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia
Vegetal.**

Área de Concentração Fisiologia Vegetal e Ecologia

Orientador: Dr. José Pires Lemos-Filho

Co-orientador: Dr. Fernando Henrique Aguiar Vale

**BELO HORIZONTE – MG
2015**

*And the time will come when you see we're all one and life flows
on within you and without you*
(George Harrison)

And in the end the love you take is equal to the love you made
(Paul McCartney)

Agradecimentos

Agradeço a meus pais pelo constante incentivo e financiamento nestes 20 anos de estudos, sempre ao meu lado, apoiando minhas decisões.

Aos queridos amigos, os mais antigos e mais recentes, meu muito obrigado pelo companheirismo, seja em uma mesa de boteco ou no futebol das quartas-feiras, a presença de vocês foi decisiva para a conclusão deste trabalho.

Aos colegas do Laboratório de Anatomia Vegetal e Fisiologia Vegetal, obrigado pelos ensinamentos. Agradecimento especial ao Vinícius Kuster pela orientação no meu período inicial no departamento de botânica, a Mari Costa que, graças a sua paciência peculiar, não foi obrigada a me agredir (talvez essa obrigação caia no momento em que ela ler isso), a Silvana pela orientação e fundamental companhia em campo, e ao Cássio pelo fundamental auxílio estatístico.

A todos os amigos que sacrificaram alguns dias para me acompanhar ao campo, mesmo sabendo das mazelas que acometem aqueles que me acompanham à Serra do Cipó. Saldo total de 3 auxiliares com queda de pressão/mal súbito e uma “córnea dilacerada”. Ao Txauã que me auxiliou em campo e em laboratório.

A CAPES pelo auxílio concedido por meio da bolsa de estudos e aos contribuintes do país que tornaram possíveis meus estudos por meio dos impostos pagos.

Ao meu orientador José Pires pelas boas ideias e atenção durante estes dois anos de mestrado.

Ao meu co-orientador Fernando Vale pela companhia nos campos, pelo suporte e apoio, e pelo constante exemplo de professor e humildade.

SUMÁRIO

Sumário

INDICE.....	ii
RESUMO.....	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUÇÃO.....	3
2. OBJETIVOS.....	5
3. HIPÓTESES.....	5
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	6
4.1. Área de estudos e espécies selecionadas.....	6
4.2. Variáveis ambientais.....	6
4.3. Anatomia foliar, anatomia do caule, histoquímica e morfometria.....	7
4.4. Potencial hídrico, conteúdo relativo de água, suculência foliar e condutância estomática.....	8
4.5. Quantificação de amido, carboidratos totais e determinação do potencial osmótico.....	9
4.6. Fluorescência da clorofila.....	10
4.7. Fenologia.....	10
4.8. Pigmentos foliares.....	11
5. RESULTADOS.....	12
5.1. Variáveis ambientais.....	12
5.2. Anatomia foliar, anatomia do caule, histoquímica e morfometria.....	13
5.3. Potencial hídrico, conteúdo relativo de água, suculência foliar e condutância estomática.....	17
5.4. Quantificação de amido, carboidratos totais e determinação do potencial osmótico.....	20
5.5. Fluorescência da clorofila.....	21
5.6. Pigmentos foliares.....	22
5.7. Fenologia.....	23

6. DISCUSSÃO.....	27
6.1. <i>Relações hídricas e anatomia foliar</i>	27
6.2. <i>Fotossíntese</i>	31
6.3. <i>Fenologia</i>	33
6.4 <i>Anatomia do caule</i>	34
7. CONCLUSÃO.....	35
8. PERSPECTIVAS FUTURAS.....	36
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	37

Resumo

Neste trabalho foram estudados aspectos fisiológicos, anatômicos e fenológicos da interação entre a hemiparasita de partes aéreas *Psittacanthus robustus* (Loranthaceae) e a hospedeira *Qualea cordata* (Vochysiaceae) em uma área de cerrado no Parque Nacional da Serra do Cipó, Minas Gerais. Foram avaliadas as relações hídricas, balanço fotossintético e a anatomia foliar e do lenho no ponto de contato entre as duas espécies. Através da análise fenológica as fases reprodutivas e vegetativas foram registradas. Verificou-se que o parasitismo tem efeito significativo na fisiologia da hospedeira ao longo da estação chuvosa, interferindo nos valores de potencial hídrico e Fv/Fm, embora não tenha havido interferência no teor de pigmentos fotossintéticos, esta interação não foi observada na estação seca. Não foi observada qualquer alteração na anatomia foliar de plantas parasitadas e não parasitada. O parasitismo afetou a fenologia reprodutiva da hospedeira, e apesar de não ter sido registrada diferença estatística na fenologia vegetativa foi observada uma maior duração do período de senescência e emissão tardia de novas folhas em plantas parasitadas. A ecofisiologia da hemiparasita apresentou resultados pouco comuns quanto às relações hídricas, com valores de potencial hídrico e osmótico maiores na hemiparasita e menores valores de condutância estomática. Muitas destas características são devidas à capacidade de *P. robustus* de armazenar água em suas folhas suculentas, não sofrendo com a dessecação característica do cerrado, nem mesmo durante a estação seca. Os valores de Fv/Fm demonstram um comportamento típico de uma planta adaptada a sombra, sofrendo fotoinibição durante a estação seca. O presente trabalho possibilitou uma maior compreensão sobre o parasitismo entre estas duas espécies e reforça a necessidade de expandirmos nosso conhecimento sobre plantas parasitas no referido bioma, dados os resultados discrepantes com os conhecidos na literatura.

Abstract

The physiological, anatomical and phenological aspects of the interaction between *Psittacanthus robustus* (Loranthaceae), a hemiparasite of aerial parts, and *Qualea cordata* (Vochysiaceae) were accessed in a cerrado area in the National Park of Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. The physiological parameters analyzed were related to the hydric relations and photossinthetic balance. The leaf and stem anatomy and the interface between the hemiparasite and the host plant were analyzed. The vegetative and reproductive phenology was also presented. The parasitism had significantly effected the physiology of the host plant during the rainy season, interfering in the hydric potential and in the Fv/Fm, although there was no difference in the concentration of photossinthetic pigments. No influence was observed in the dry season. There was no significant difference in the leaf anatomy between the parasited and the non-parasited plants of *Q. cordata*. The parasitism affected the reproductive phenology of the parasited plants, but there was no statistical difference in the vegetative phenology. The senescence period was longer and a delay in the emission of new leaves was observed in parasited plants. The hemiparasite had unusual hydric relations, demonstrated by greater values of hydric and osmotic potential and lower values of stomatal conductance, which differed from data in the literature for parasitic plants. These features can be explained by the ability of storing water in its succulent leaves, without suffering with low water availability of the cerrado, even during the dry season. The Fv/Fm values demonstrated a tipical behavior of plants adapted to lower irradiance levels, suffering photoinhibition during the dry season. Current data evidenced novelties about the parasitism between these two species, which revealed unusual strategies by the hemiparasite for water acquisition, and reinforced the need of expanding our knowledge about parasitic plants of cerrado.

1.Introdução

Plantas parasitas são responsáveis por uma série de impactos no crescimento e desenvolvimento da hospedeira dependendo de sua eficiência em captar recursos (Press et al., 1999; Nickrent, 2002). Dentro deste grupo são reconhecidas as hemiparasitas e as holoparasitas. As hemiparasitas são capazes de produzir fotoassimilados que variam de quase nenhuma produção a até quase todo o carbono destas plantas (Press et al., 1987). O hemiparasitismo pode ser obrigatório, quando a hemiparasita depende da hospedeira para completar seu ciclo de vida, ou facultativo quando não há esta dependência (Nickrent, 2002). Hemiparasitas, portanto, não são inteiramente dependentes da hospedeira, diferentemente das holoparasitas, que são aclorofiladas e todo carbono obtido por estas plantas é proveniente do ponto de contato no floema da hospedeira (Nickrent, 2002).

Quanto à aquisição de carbono a maioria das hemiparasitas se encontra entre plantas capazes de crescer e se reproduzir independentemente de uma fonte heterotrófica de carbono, como algumas espécies da família scophulariaceae (Raven, 1983).

Plantas parasitas são reconhecidas por realizar um fraco controle da abertura estomática, transpirando livremente durante o dia, muitas vezes em taxas bastante superiores as da hospedeira (Stewart & Press, 1990), mesmo em ambientes áridos (Hellmuth, 1971; Fisher, 1983). Em alguns casos são muito menos sensíveis a hormônios como o ácido abscísico, que provocaria uma redução das taxas transpiratórias (Fisher, 1983; Shah, et al., 1987). Estas altas taxas transpiratórias combinadas a uma baixa condutividade hidráulica na interface parasita:hospedeira contribuem com valores de potencial hídrico menores nestas plantas quando comparadas a suas hospedeiras (Fisher, 1983; Glatzel, 1983; Ehleringer, et al., 1986; Montilla, et al., 1989), garantindo um fluxo unidirecional de água e solutos para a parasita (Kuijt, 1969). Estas características associadas a altos potenciais osmóticos gerados pela concentração de íons inorgânicos, aminoácidos ou carboidratos permitem um fluxo contínuo para a parasita (Lamont, 1983; Pate et al., 1989).

Apesar de apresentarem maiores taxas transpiratórias plantas parasitas geralmente não apresentam maiores taxas fotossintéticas que suas hospedeiras (Hollinger, 1983, Ehleringer, et al., 1986, Goldstein, et al., 1989). Isso se deve ao grande aporte de moléculas ricas em carbono provenientes do xilema da hospedeira (Press, et al., 1987, Marshall et al., 1994). Press et al. (1988) interpretaram estas altas taxas transpiratórias como um mecanismo de captação heterotrófica de fotoassimilados. Schulze & Ehleringer (1984) propôs uma hipótese na qual o nitrogênio é o principal objetivo deste grande fluxo transpiratório, uma vez que parasitas de partes aéreas não tem acesso direto a este recurso presente no solo.

As respostas da hospedeira ao parasitismo podem ser diversas, dependendo da suscetibilidade da hospedeira e do grau de infestação (Stewart & Press, 1990; Mourão et al., 2009). Podem ser pouco pronunciadas, com uma aparente ausência de sintomas visíveis ou levar a um desenvolvimento anormal da hospedeira (Stewart & Press, 1990; Scalon, 2010), podendo afetar o balanço hídrico, de nutrientes e reduzir o desempenho fotossintético da hospedeira (Ehleringer, et al., 1986; Shen et al., 2013; Sant'ana, 2012). Podem ainda interferir nos processos reprodutivos, reduzindo a quantidade e qualidade de flores e frutos (Silva & Martínez Del Rio, 1996), e alterar o período de senescência foliar (Logan, et al., 2013).

São conhecidas mais de 4000 espécies de angiospermas parasitas distribuídas em 19 famílias (Nickrent & Musselman, 2004), o que sugere que o hábito parasítico surgiu múltiplas vezes ao longo da evolução (Nickrent et al., 2010). São encontradas em todo o mundo, inclusive em latitudes superiores a 80° (Bell & Adams, 2011; Press, 1995). Estas espécies são capazes de atingir o tecido vascular da hospedeira por meio de uma raiz modificada denominada haustório, que define todo o grupo de plantas parasitas (Kuijt, 1969, Nickrent, 2002). A família Loranthaceae é uma das famílias mais diversa de plantas parasitas em florestas tropicais (Nickrent, 2002).

Embora normalmente sejam reconhecidas apenas por seus efeitos negativos à planta hospedeira, plantas parasitas apresentam grande valor ecológico, fornecendo recursos, como frutos, a uma grande variedade de animais (Aukema, 2003), ou limitando a sobrevivência de espécies dominantes por meio de um efeito *top-down* (Press, 1998), podendo em alguns casos atuar

como espécies-chave em sua comunidade (Press & Phoenix 2005; Mourão, 2012). A importância destas plantas em comunidades naturais vem ganhando atenção nos últimos anos (Pennings & Callaway, 1996; Davies et al., 1997, Mourão, 2012), porém nosso conhecimento sobre este grupo é ainda limitado (Press et al., 1999).

2. Objetivo

O objetivo deste trabalho foi descrever a interação hospedeira:hemiparasita buscando compreender os efeitos da hemiparasita *P. robustus* nos processos ecofisiológicos, morfológicos e fenológicos da hospedeira *Q. cordata*, bem como descrever as estratégias fisiológicas desta hemiparasita que possibilitam seu estabelecimento e desenvolvimento na copa da hospedeira por meio de um acesso eficiente aos recursos da hospedeira.

3. Hipóteses

A presença da hemiparasita na copa da hospedeira competindo por recursos irá afetar negativamente características morfológicas, fisiológicas e fenológicas da hospedeira, alterando o balanço hídrico, a recuperação dos fotossistemas e o teor de pigmentos fotossintéticos, a proporção dos tecidos foliares e as respostas fenológicas vegetativas e reprodutivas da hospedeira.

Psittacanthus robustus apresentará menor valor de potencial hídrico e osmótico, e maiores taxas transpiratórias quando comparada a sua hospedeira *Qualea cordata*.

4. Material e métodos

4.1. Área de estudos e espécies selecionadas

O trabalho foi realizado em uma área de Cerrado, fitofisionomia campo sujo *sensu* Coutinho (1978), no Parque Nacional da Serra do Cipó, Minas Gerais, localizada a aproximadamente 100 km de Belo Horizonte (19°22'01''S e 43°37'10''W). A área apresenta precipitação média anual de 1500 mm (Madeira & Fernandes, 1999), distribuição não homogênea ao longo do ano, um período de seca de Maio a Setembro, com chuvas concentradas de Dezembro a Abril.

A espécie hospedeira, *Qualea cordata* (Vochysiaceae), é arbórea, suas folhas são simples e coriáceas. Esta espécie foi selecionada devido a sua abundância relativa na área e a freqüente presença da parasita *P. robustus* em sua copa.

Psittachanthus robustus (Loranthaceae) é uma hemiparasita neotropical de partes aéreas, muito comum nos cerrados brasileiros (Monteiro et al., 1992), frequentemente observada parasitando espécies de Vochysiaceae. Seus frutos apresentam uma substância viscosa que possibilita a adesão destes aos ramos da hospedeira (Monteiro et al., 1992). É popularmente conhecida como *erva-de-passarinho* devido à forma de dispersão de suas sementes (Cazetta & Galetti, 2003).

As exsicatas de cada espécie foram encaminhadas ao herbário BHCB.

4.2. Variáveis ambientais

Temperatura (°C), umidade relativa do ar (%) e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) foram monitoradas durante 48 horas ao final das estações chuvosa e seca com o auxílio de um Data-Logger (LI-COR modelo LI-1400) posicionado aproximadamente no centro da área de estudo. Leituras foram realizadas a cada 15 minutos e armazenadas ao final de uma hora das 6:00 as 18:00 horas. Estes dados foram obtidos em dias ensolarados sem presença de nuvens.

4.3. Anatomia foliar, Anatomia do caule, Histoquímica e Morfometria

Folhas (n=3 por indivíduo) de *Q. cordata* (11 indivíduos parasitados e 5 não parasitados) e de *P. robustus* (7 indivíduos) foram coletadas e escaneadas para a mensuração de área foliar e posteriormente fixadas em FAA₅₀ (Johansen, 1940).

Fragmentos adjacentes a nervura central foram retirados do terço médio da folha, clarificados em hipoclorito de sódio 10% por 24 horas em estufa e posteriormente foi realizada a dissociação da epiderme. O material dissociado foi corado em safranina 0,5% e montado entre lâmina e lamínula para determinação da densidade estomática. Cortes transversais a mão livre ou com auxílio de micrótomo de mesa foram realizados na região da nervura central das folhas, os cortes obtidos foram corados com safranina 0,5% e azul de astra 0,5% e montados entre lâmina e lamínula. O material foi analisado em fotomicroscópio Zeiss modelo Primo Star com câmera fotográfica Canon modelo A650 e a espessura dos tecidos foliares (epiderme adaxial, parênquima e epiderme abaxial) foram quantificadas em computador com o software Image Pro-Plus, versão 4.1 para Windows® (Media Cybernetics).

Os resultados obtidos foram submetidos a uma análise de componentes principais (PCA) no programa PAST (Hammer et al, 2001). Em todos os casos foi respeitado um intervalo de significância inferior a 5%

Cortes do caule da hospedeira e da hemiparasita, bem como da região de contato entre as duas foram obtidos a mão livre em laboratório. Os cortes foram clarificados e corados em safranina 0,5% para observação anatômica. Cortes a fresco foram utilizados em testes histoquímicos para detecção de amido e substâncias lipídicas nos tecidos, a partir de reações com Lugol e Sudan IV, respectivamente (Kraus & Arduin, 1997).

4.4. Potencial hídrico, conteúdo relativo de água (RWC), suculência foliar (SWC) e condutância estomática

Foram realizadas medidas de potencial hídrico (Ψ_w), conteúdo relativo de água (RWC), suculência (SWC) e condutância estomática em 12 indivíduos parasitados de *Q. cordata* e seus hemiparasitas associados e em 4 indivíduos não parasitados. Os dados foram obtidos ao fim das estações seca e chuvosa. Em plantas parasitadas, as medidas foram realizadas sempre em ramos adjacentes àqueles parasitados por *P. robustus*.

Ramos da hemiparasita e da hospedeira foram coletados e armazenados em sacos plástico até o momento da análise para minimizar a transpiração. (tempo inferior a uma hora). As medidas de potencial hídrico foram realizadas com o auxílio de uma câmara de pressão (PMS, modelo 600) antes do nascer do sol e ao meio dia.

A coleta de discos foliares para a análise do conteúdo relativo de água e suculência foi realizada às 14h. Foram coletados 3 discos de 1cm² de cada um dos indivíduos de *Q. cordata* parasitados e não parasitados e de *P. robustus* quando presente. Os discos foram levados ao laboratório do PARNACIPÓ para mensuração da massa fresca (MF) (g). Após as medições, os discos foram imediatamente transferidos para tubos de ensaio contendo água deionizada, onde permaneceram por 24 horas, sendo retirados para determinação da massa túrgida (MT) (g). Após pesagem, os discos foram colocados em estufa (Fanem, 320-SE com circulação mecânica) a 70°C por 72h para garantir a evaporação de toda a água dos tecidos, seguida de pesagem da massa seca (MS). Os resultados foram aplicados na fórmula $(MF-MS)/(MT-MS)$ (Smart & Bingham, 1974) para a determinação do conteúdo relativo de água e para determinação da suculência na fórmula $(MT-MS)/MS$ (Ogburn & Edwards, 2012).

Os dados de condutância estomática foram obtidos às 8h da manhã e às 14h na face abaxial em duas folhas por indivíduo com auxílio de porômetro Delta T modelo AP4.

Para comparar fisiologicamente os indivíduos de *Q. cordata* parasitados e não parasitados foi utilizado um modelo linear generalizado (GLM) com auxílio do programa R (R Core Team, 2013). Cada variável foi analisada contra

um modelo que levava em consideração o porte da hospedeira – tomado a partir do diâmetro basal do tronco – e o número de hemiparasitas na copa da hospedeira.

As relações entre a hemiparasita *P. robustus* e a hospedeira *Q. cordata* foi realizada por meio de ANOVA.

4.5 Quantificação de amido, açúcares solúveis totais e determinação do potencial osmótico.

Foi quantificada a concentração de amido e açúcares totais em indivíduos de *Q. cordata* não parasitados, parasitados e na hemiparasita *P. robustus*. Folhas de 4 indivíduos diferentes de *Q. cordata* parasitados, não parasitados e de 4 indivíduos adultos de *P. robustus* foram coletadas ao final da estação seca às 11h da manhã e imediatamente acondicionadas em gelo para retardar seu metabolismo. O material foi transportado para laboratório onde foi submetido a aquecimento em micro-ondas por aproximadamente 20 segundos.

Três amostras secas de aproximadamente 50 mg foram obtidas de cada indivíduo, maceradas em nitrogênio líquido e submetidas a extração com etanol 80%, com aquecimento a 95°C em banho termostático (Quimis Q214.D) e centrifugadas. Este processo foi repetido três vezes. O sobrenadante extraído foi utilizado para quantificar os açúcares solúveis totais por meio do método fenol-sulfúrico (Dubois et al., 1956) enquanto o precipitado obtido ao final da centrifugação foi utilizado para a quantificação de amido por método enzimático (Chow & Landhausser, 2004)

A determinação do potencial osmótico (Ψ_s) foi realizada a partir da fórmula $\Psi_s = -C_{ESC}D_w\sigma RT$ (Niinemes & Kull, 1998), em que C_{ESC} é a concentração de carboidratos solúveis ($Kmol Kg^{-1}$), D_w é a razão entre a massa seca e a massa fresca ($Kg Kg^{-1}$), σ é a densidade da água ($Kg m^{-3}$), R a constante universal dos gases e T a temperatura (foi considerado 20°C ou 293K para todas as amostras).

Os resultados obtidos foram analisados por ANOVA para avaliar possíveis diferenças entre hospedeiras parasitadas ou não parasitadas e a hemiparasita.

4.6. Fluorescência da clorofila a

O desenho experimental e a análise estatística seguiram o modelo utilizado para o Ψ , RWC e SWC.

Valores de rendimento quântico potencial do fotossistema II (F_v/F_m), calculados a partir da fórmula $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$, na qual F_m corresponde à fluorescência máxima e F_0 à fluorescência mínima, quando todos os centros de reação estão abertos (Kitajima & Butler, 1975). Foram determinados em duas folhas pertencentes ao segundo nó por indivíduo antes do nascer do sol e ao meio dia. Ao meio dia, as folhas foram adaptadas ao escuro por aproximadamente 30 minutos, foi utilizado um medidor de fluorescência (MINI-PAM, Waltz).

4.7. Fenologia

As observações fenológicas foram realizadas mensalmente durante o período de um ano, entre Outubro de 2013 e Setembro de 2014. Foram amostrados 28 indivíduos de *Q. cordata* (19 parasitados e 9 não parasitados) e os respectivos hemiparasitas quando presentes segundo o método sugerido por Fournier (1974). As fenofases observadas foram floração, frutificação, queda, brotamento e amadurecimento foliar. A floração foi dividida em botões e antese, a frutificação avaliada a partir da emissão de frutos verdes. A intensidade de cada fenofase foi definida por quatro categorias de amplitude de 25%.

Os resultados relativos à fenologia da hospedeira *Q. cordata* e da hemiparasita *P. robustus* foram analisados em um histograma circular. A frequência da ocorrência das fenofases foi convertida em ângulos, os 365 dias do ano representados por 360°, cada mês representado por um período de 30° com início em janeiro que correspondeu ao ângulo 0. Foi usado um teste de Rayleigh (Z) (software: Oriana 2.0, Kovach, 2004) para determinação da data de início e pico das fenofases selecionadas. O vetor obtido a partir da análise varia de 0 a 1 e está relacionado à concentração da fenofase em determinado momento do ano. Para avaliar possíveis diferenças entre o momento de início e

pico de uma determinada fenofase entre indivíduos de *Q. cordata* parasitados e não parasitados foi realizado um teste de Watson-Williams (software: Oriana 2.0, Kovach, 2004).

4.8. Pigmentos foliares

Ao final da estação chuvosa foram coletados dois discos foliares de 1cm² de 16 indivíduos de *Q. cordata* (12 parasitados e 4 não parasitados) e imediatamente transferidos para vidros âmbar com 2 ml de solução de dimetilsulfóxido (DMSO), onde permaneceram por período de 72h até o momento da leitura em espectrofotômetro Spectronic 20 Genesis (Spectronic Instruments, Inc, Rochester NY, USA), a quantificação de clorofilas e carotenóides seguiram as equações propostas por Lichtenthaler & Wellburn (1983).

A concentração de clorofilas totais foi monitorada mensalmente durante o período de transição entre a estação seca e chuvosa com auxílio de clorofilômetro (Soil Plant Analysis Development) (Minolta, 1989) em 4 folhas por indivíduo de *Q. cordata* e *P. robustus*.

5. Resultados

5.1. Variáveis ambientais

A densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativa (PPFD) foi mais alta ao meio do dia em ambas as estações, o pico do PPFD foi superior na estação seca, atingindo $1100\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, enquanto a estação chuvosa exibiu pico $800\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, demonstrando haver alguma nebulosidade nesta estação (Figura 1A, B). A umidade relativa do ar (%) foi maior na antemã e ao final da tarde, com decréscimo ao meio dia, os valores registrados para a estação seca foram sempre inferiores aos da estação chuvosa, mínima em torno de 20%, enquanto na estação chuvosa não foram obtidos valores inferiores a 40% (Figura 2A, B). As maiores temperaturas foram registradas na estação chuvosa, com temperaturas de aproximadamente 28°C ao meio dia, enquanto na estação seca as maiores temperaturas atingiram 26°C às 15h (Figura 3A, B).

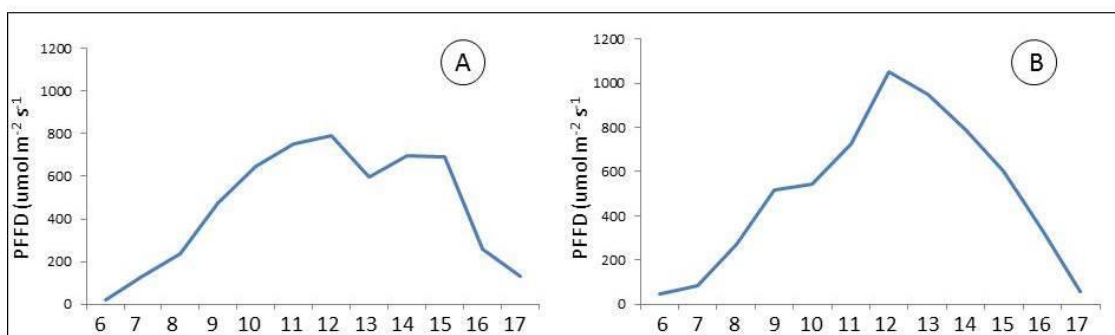


Figura 1: Variação do fluxo de fótons fotossinteticamente ativo (PPFD) ao longo de um dia ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A – Estação chuvosa; B- Estação Seca.

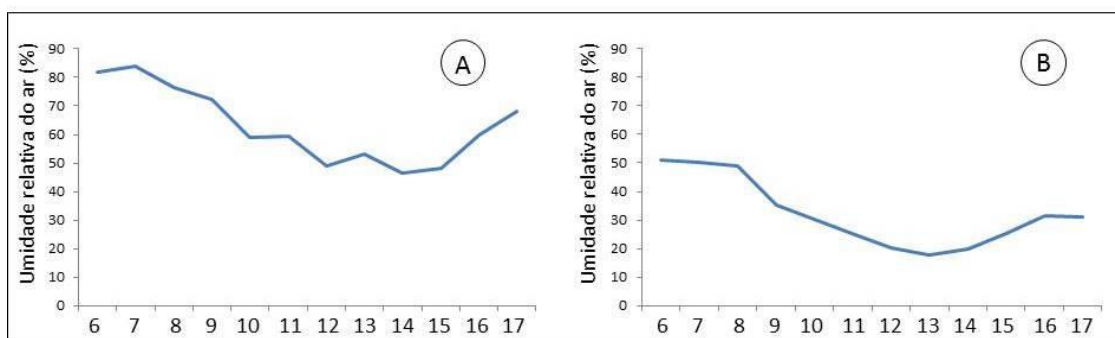


Figura 2: Variação da umidade relativa do ar (%) durante o dia. A – Estação chuvosa; B- Estação Seca.

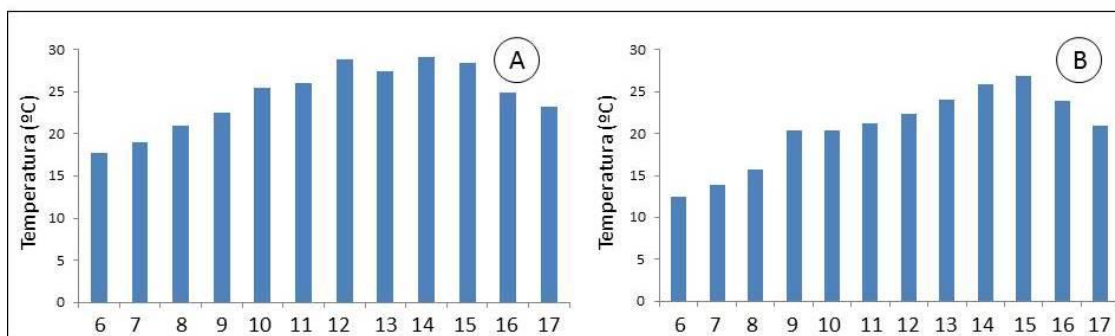


Figura 3: Variação da temperatura (°C) ao longo do dia. A – Estação chuvosa; B- Estação Seca.

5.2. Anatomia foliar, anatomia do caule, histoquímica e morfometria.

As folhas de *Q. cordata* são glabras, hipoestomáticas com estômatos paracíticos. A epiderme é unisseriada, mais espessa e alongada tangencialmente na face adaxial, apresentando células papilosas na face abaxial (Figura 4A,C). O mesofilo é dorsiventral com parênquima paliçádico representando 1/3 da espessura do mesofilo com duas camadas de células, sendo a voltada para a face abaxial menos densa. O parênquima lacunoso mostra poucos espaços intercelulares (Figura 4A).

Os parâmetros morfométricos foliares avaliados não demonstraram diferenças estatisticamente significativas entre *Q. cordata* NP (não parasitada) e P (parasitada) (Tabela 1).

P. robustus é anfiestomática com estômatos paracíticos (Figura 4D), a epiderme apresenta espessura semelhante em ambas as faces e são menores que a epiderme adaxial de *Q. cordata*. O mesofilo é homogêneo formado por parênquima com esclereides dispostas no eixo transversal, com vascularização pouco evidente (Figura 4B).

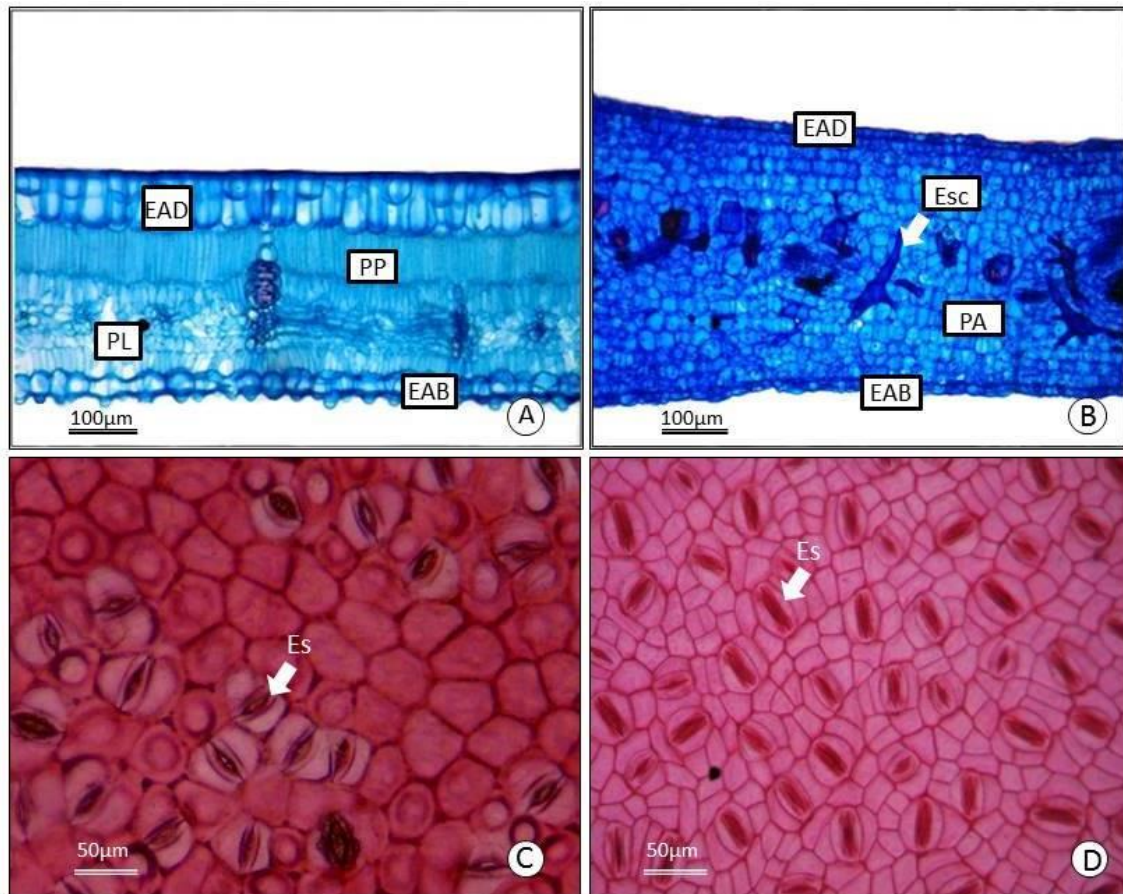


Figura 4: Anatomia foliar de *Q. cordata* e *P. robustus*. A - Vista transversal da folha de *Q. cordata*; B – Vista transversal da folha de *P. robustus*; C – Epiderme de *Q. cordata*; D – Epiderme de *P. robustus*.

A comparação morfométrica foliar entre *Q. cordata* e *P. robustus* demonstrou diferença significativa entre todos os parâmetros avaliados, com exceção da espessura da epiderme abaxial, resultando em uma maior espessura total da folha de *P. robustus*, $p < 10^{-6}$. O único parâmetro que a hospedeira apresentou maior valor foi a epiderme adaxial (Tabela 1).

Tabela 1: Espessura dos tecidos foliares de *Q. cordata* não parasitada, parasitada e *P. robustus*. Letras diferentes na mesma coluna indicam diferença estatística. EAD- Epiderme adaxial; EAB – Epiderme abaxial; PP – Parênquima paliçádico; PL – parênquima lacunoso; ET – Espessura total; AF – Área foliar

	ESPESSURA DOS TECIDOS				
	EPIDERME		PARÊNQUIMA		
	EAD (μm)	EAB (μm)	PP (μm)	PL (μm)	ET (μm)
<i>Q. cordata</i> (NP)	59.05±8.3 A	28.82±4.57 A	86.81±10.9 A	95.11±26.76 A	271.26±44.8 A
<i>Q. cordata</i> (P)	58.9±9.65 A	29.67±5.5 A	92.65±12.17 A	92.42±10.88 A	274.57±28.6 A
<i>P. robustus</i>	37.38±7.95 B	38.9±7 B	920.67±153.51		996.92±148.25 B

Não foram observadas diferenças na densidade estomática e área foliar entre NP e P, porém estes parâmetros foram diferentes entre *Q. cordata* e *P. robustus*, com valores sempre superiores para a hemiparasita (Tabela 2).

Tabela 2: Densidade estomática e área foliar (AF) de *Q. cordata* P, NP e *P. robustus*. Letras diferentes na mesma coluna indicam diferença estatística. EAD – Epiderme adaxial; EAB – Epiderme abaxial; AF – Área foliar.

	Densidade estomática (est/mm ²)		AF (cm ²)
	EAD	EAB	
<i>Q. cordata</i> (NP)	-	286±38 A	19.27±2.28 A
<i>Q. cordata</i> (P)	-	288±33 A	20.73±4.12 A
<i>P. robustus</i>	349.8±148.25	406.7±171.5 B	37.86±6.17 B

O caule da hemiparasita apresenta estrutura com raios homogêneos de 3 a 6 células de largura. Os elementos de vaso apresentam pequeno diâmetro e comprimento, com valores médios de 36µm e 101µm respectivamente, se encontram isolados ou em grupos de até 6 células. O parênquima axial é prioritariamente paratraqueal em faixas e as fibras com lume reduzido e parede muito espessa (Figura 5A).

A análise anatômica do caule de *Q. cordata* revelou elementos de vaso com pequeno diâmetro (média de 46µm), prioritariamente agrupados e algumas vezes solitários. O parênquima axial é paratraqueal aliforme e confluyente. As fibras apresentam lume diminuto e paredes espessas. Os raios são estreitos e numerosos, geralmente unisseriados, formados por células retangulares (Figura 5B).

Os testes histoquímicos revelaram um grande acúmulo de amido no parênquima radial e axial de *P. robustus* (Figura 5C, D), o mesmo não foi observado para *Q. cordata*. O haustório de *P. robustus* também demonstrou um grande acúmulo de amido (Figura 5E, F), diferentemente do xilema secundário da hospedeira. A região de contato também apresentou acúmulo de suberina no tecido de *Q. cordata* entre o xilema secundário e o haustório (Figura 5H), além de elementos de vaso com tilos na hospedeira (Figura 5G).

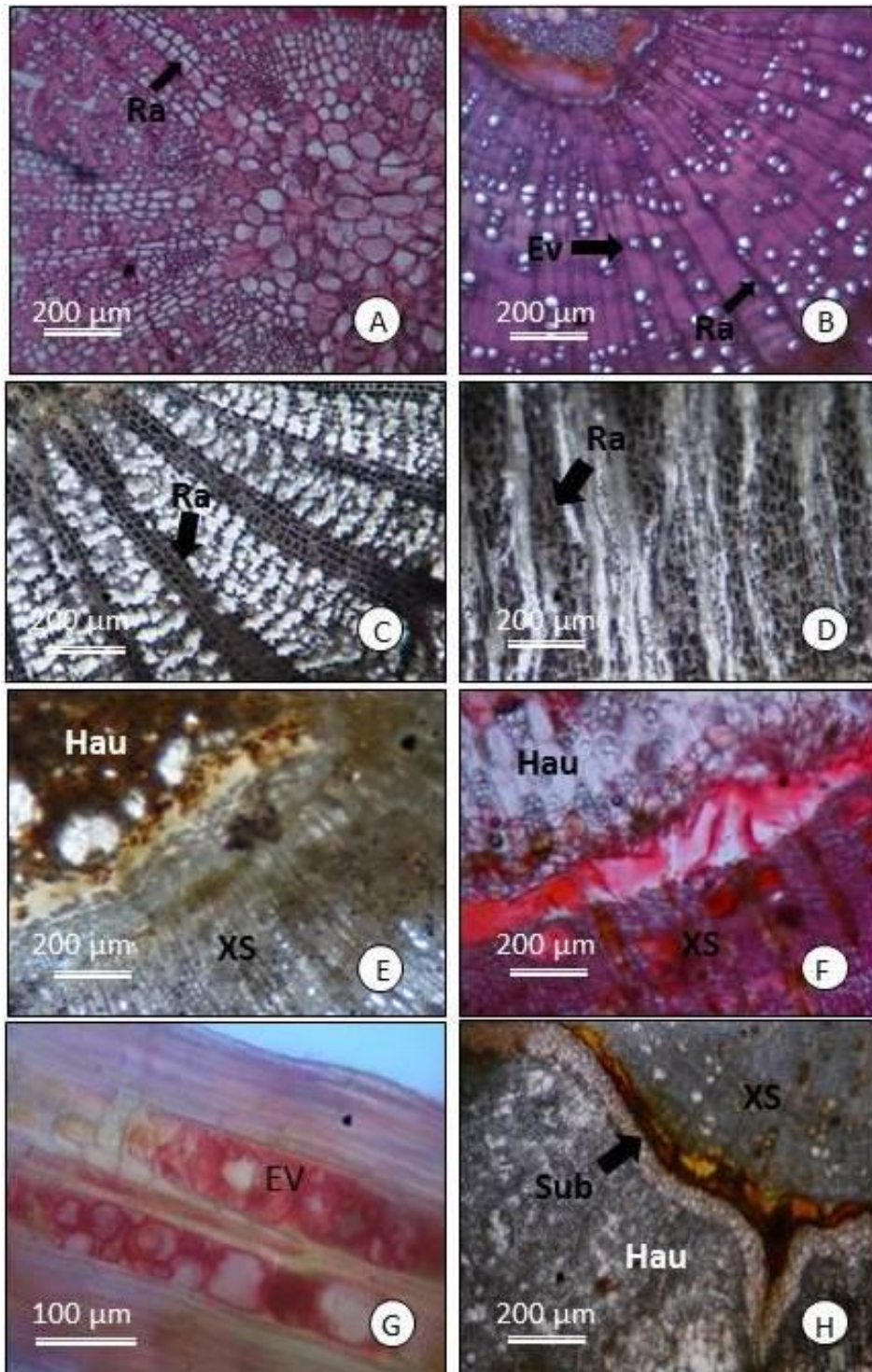


Figura 5: A – Corte transversal do caule de *P. robustus*; B – Corte transversal do caule de *Q. cordata*; C – Corte transversal evidenciando acúmulo de amido no parênquima radial e axial do caule de *P. robustus* após reação com lugol; D – Corte longitudinal evidenciando acúmulo de amido no parênquima radial do caule de *P. robustus* após reação com lugol; E – Corte anatômico do ponto de contato entre *P. robustus* e *Q. cordata* evidenciando grande acúmulo de amido no haustório; F – Ponto de contato entre *Q. cordata* e *P. robustus*, detalhe para a presença de elementos de vaso com o lume obstruído no xilema secundário de *Q. cordata*; G – Corte longitudinal do lenho de *Q. cordata* na região de contato com o haustório de *Q. cordata* evidenciando a presença de tilos nos elementos de vaso; H – Presença de suberina nos tecidos de *Q. cordata* entre o xilema secundário da hospedeira e o haustório de *P. robustus*. Ra – raio; Ev – Elemento de vaso; Hau – Haustório; Sub – Suberina

5.3. Potencial hídrico, conteúdo relativo de água, suculência foliar e condutância estomática

Os valores de potencial hídrico foram maiores na antemanhã para *Q. cordata* e *P. robustus*, com redução destes no meio do dia (Tabela 3 e Figura 6). Durante a estação chuvosa os valores da hemiparasita foram maiores que os das hospedeiras parasitadas na antemanhã, mas sem diferença significativa entre as hospedeiras não parasitadas (Tabela 3). Ao meio dia os valores de potencial hídrico da hemiparasita foram maiores que os das hospedeiras tanto parasitadas quanto não parasitadas (Tabela 3).

Tabela 3: Valores médios de potencial hídrico (Ψ_w), conteúdo relativo de água (RWC) e suculência (SWC) na estação seca e chuvosa para *Q. cordata* não parasitada (NP), parasitada (P) e *P. robustus*. Letras diferentes na mesma coluna indicam diferença estatística, $p < 0,05$.

	Estação Chuvosa		Estação Seca	
	Antemanhã	Meio Dia	Antemanhã	Meio Dia
	Ψ_w		Ψ_w	
<i>Q. cordata</i> (NP)	-0.18 ± 0.03 A	-3.3 ± 0.5 A	-0.55 ± 0.18 A	-3.95 ± 0.07 A
<i>Q. cordata</i> (P)	-0.5 ± 0.26 B	-3.28 ± 0.5 B	-0.54 ± 0.12 A	-3.98 ± 0.63 A
<i>P. robustus</i>	-0.19 ± 0.02 A	-0.23 ± 0.17 C	-0.26 ± 0.09 B	-1.48 ± 0.8 B

Durante a estação chuvosa, foi observada uma correlação entre o número de hemiparasitas e os valores de potencial hídrico de *Q. cordata* na antemanhã e meio do dia. Antes do nascer do sol indivíduos não parasitados ou pouco parasitados apresentaram valores maiores comparados a indivíduos muito infestados (Figura 7A). Ao meio dia, esta relação se inverteu, e os indivíduos muito parasitados foram aqueles com os maiores valores (Figura 7B). Não foi observada qualquer relação entre o porte da hospedeira e os valores de potencial hídrico na estação chuvosa, $p > 0,05$.

Na estação seca os valores de potencial hídrico foram significativamente maiores na hemiparasita tanto na antemanhã quanto ao meio dia, $p = 0,0012$. Os valores do meio dia foram sempre menores que os da antemanhã para

ambas as espécies (Tabela 3). Não foi observada nenhuma relação entre o número de hemiparasitas na copa e os valores de potencial hídrico, $p > 0,05$.

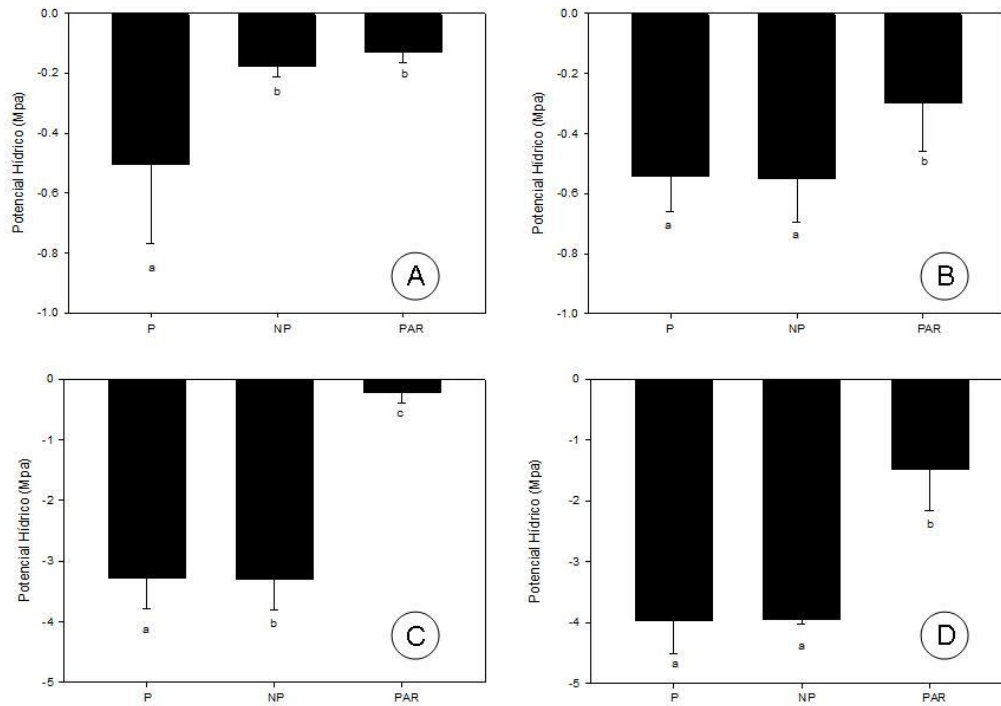


Figura 6: Valores de potencial hídrico (Mpa) para *Q. cordata* parasitada (P), não parasitada (NP) e *P. robustus* (PAR). A- Antemãhã da estação chuvosa. B- Antemãhã da estação seca. C- Meio do dia durante a estação chuvosa. D- Meio do dia durante a estação seca. Letras diferentes no mesmo gráfico indicam diferença estatística.

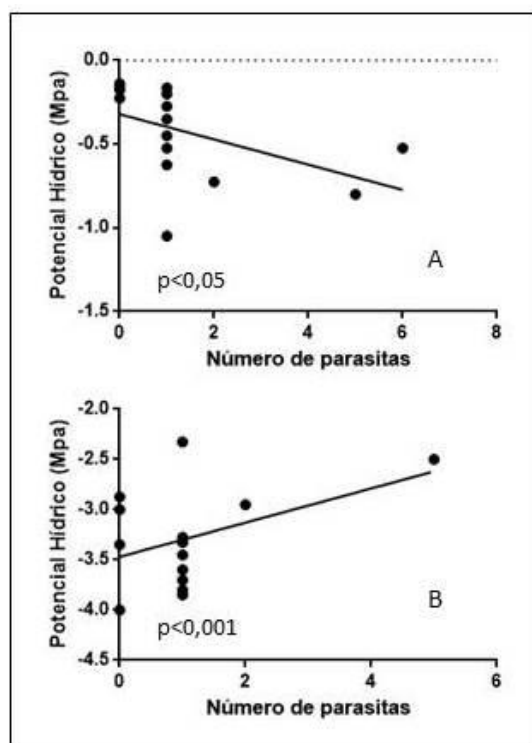


Figura 7: A – Valores de potencial hídrico de *Q. cordata* na antemanhã da estação chuvosa em função do número de hemiparasitas. B - Valores de potencial hídrico de *Q. cordata* no meio do dia da estação chuvosa em função do número de hemiparasitas

O conteúdo relativo de água não demonstrou diferença entre NP, P e a hemiparasita na estação chuvosa (Tabela 4). Na estação seca houve uma grande redução destes valores para *Q. cordata* sem distinção entre NP e P, enquanto *P. robustus* manteve valores semelhantes aos da estação chuvosa (Tabela 4).

Os resultados de suculência não demonstraram diferenças entre P e NP em ambas as estações. Foi demonstrada diferença entre *Q. cordata* e *P. robustus*, com valores superiores desta variável para a hemiparasita em ambas as estações, $p = 0,00013$ (Tabela 4).

Tabela 4: Valores de Conteúdo relativo de água (RWC) e suculência foliar de *Q. cordata* NP, P e *P. robustus* na estação chuvosa e seca.

	Estação Chuvosa		Estação Seca	
	RWC	SWC	RWC	SWC
<i>Q. cordata</i> (NP)	0.85 ± 0.07 A	1.03 ± 0.11 A	0.32 ± 0.11 A	1.49 ± 0.74 A
<i>Q. cordata</i> (P)	0.68 ± 0.16 A	1.12 ± 0.15 A	0.26 ± 0.06 A	1.33 ± 0.24 A
<i>P. robustus</i>	0.87 ± 0.09 A	3.68 ± 0.47 B	0.85 ± 0.05 B	4.86 ± 0.68 B

Os valores de condutância estomática da antemanhã da estação chuvosa sugerem valores superiores de transpiração para *Q. cordata* em relação a *P. robustus* com médias até 3 vezes maiores para a hospedeira, porem sem diferença entre NP e P (Figura 8). Ao meio do dia foi observada uma grande redução destes valores para *Q. cordata* sem diferença entre NP e P, a hemiparasita manteve valores semelhantes ao obtidos na antemanhã (Figura 8).

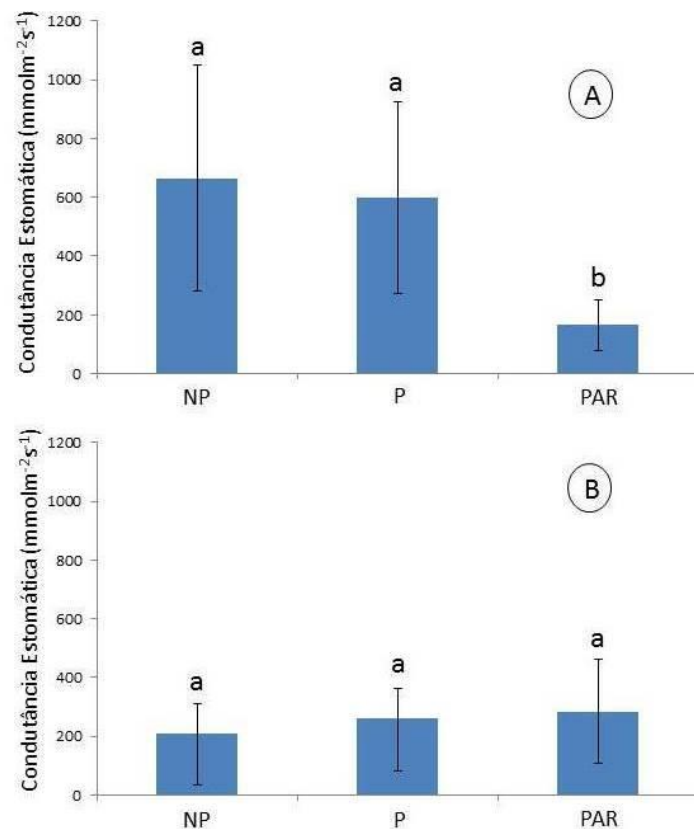


Figura 8: Valores de condutância estomática (mmol m⁻²s⁻¹) ao final da estação chuvosa para *Q. cordata* NP, P e *P. robustus* para (A) – coletas realizadas às 9h da manhã e (B) – coletas realizadas às 14h.

5.4. Quantificação de amido, açúcares solúveis totais e determinação do potencial osmótico.

A quantificação de amido foliar não demonstrou diferença entre *Q. cordata* parasitada e não parasitada. Foram registradas concentrações elevadas deste polissacarídeo para *P. robustus*, com valores cerca de 5 vezes maiores que sua hospedeira (Tabela 5). A concentração de açúcares solúveis totais foi semelhante entre P, NP e *P. robustus* (Tabela 5). Os valores de potencial osmótico calculados a partir da concentração de açúcares solúveis e da razão entre massa seca (MS) e massa fresca (MF) demonstraram não haver diferença entre *Q. cordata* NP e P, mas evidenciaram valores maiores desta variável para *P. robustus*, devido a menor razão MS/MF desta espécie (Tabela 5).

Tabela 5: Valores de massa seca (g), razão entre massa seca e massa fresca, carboidratos solúveis totais (g g^{-1} MS), concentração de amido ($\mu\text{mol g}^{-1}$ MS) e potencial osmótico de *Q. cordata* parasitada e não parasitada e *P. robustus*. MS – Massa seca; MF – Massa fresca. Letras diferentes na mesma linha indicam diferença estatística. NP – não parasitada; P – parasitada.

Parâmetros	<i>Q. cordata</i> (NP)	<i>Q. cordata</i> (P)	<i>P. robustus</i>
Massa Seca (g)	0.0075 \pm 0.001 A	0.0075 \pm 0.0007 A	0.013 \pm 0.003 B
MS/MF	0.57 A	0.74 A	0.19 B
Açúcares solúveis totais (g g^{-1} MS)	0.11 \pm 0.02 A	0.083 \pm 0.033 A	0.069 \pm 0.017 A
Conteúdo de amido ($\mu\text{mol g}^{-1}$ MS)	4.58 \pm 0.54 A	4.52 \pm 2.55 A	23.17 \pm 6.96 B
Potencial osmótico (Ψ_s)	-0.84 \pm 0.16 A	-0.88 \pm 0.25 A	-0.29 \pm 0.10 B

5.5. Fluorescência da clorofila a

Não foi observada diferença entre NP, P e a hemiparasita ao fim da madrugada e ao meio dia em nenhuma das estações, com exceção do meio do dia na estação chuvosa quando hospedeiras com mais de um parasita se encontravam mais fotoinibidas. Os valores de Fv/Fm sofreram redução na estação seca quando comparados com a estação chuvosa (Tabela 6).

Tabela 6: Valores de Fv/Fm na estação seca e chuvosa para *Q. cordata* e *P. robustus* na antemanhã e meio dia. Letras diferentes na mesma coluna indicam diferença estatística.

	ESTAÇÃO CHUVOSA		ESTAÇÃO SECA	
	ANTEMANHÃ	MEIO-DIA	ANTEMANHÃ	MEIO-DIA
	Fv/Fm		Fv/Fm	
<i>Q. cordata</i> (NP)	0.82 ± 0.01 A	0.77 ± 0.06 A	0.78 ± 0.01 A	0.74 ± 0.02 A
<i>Q. cordata</i> (P)	0.83 ± 0.02 A	0.74 ± 0.03 B	0.77 ± 0.03 A	0.71 ± 0.07 A
<i>P. robustus</i>	0.81 ± 0.02 A	0.70 ± 0.05 B	0.72 ± 0.04 A	0.70 ± 0.08 A

Plantas com maior número de hemiparasitas apresentam-se mais fotoinibidas ao meio do dia na estação chuvosa, foram encontrados valores menores de Fv/Fm em plantas com elevado número de hemiparasitas (Figura 9).

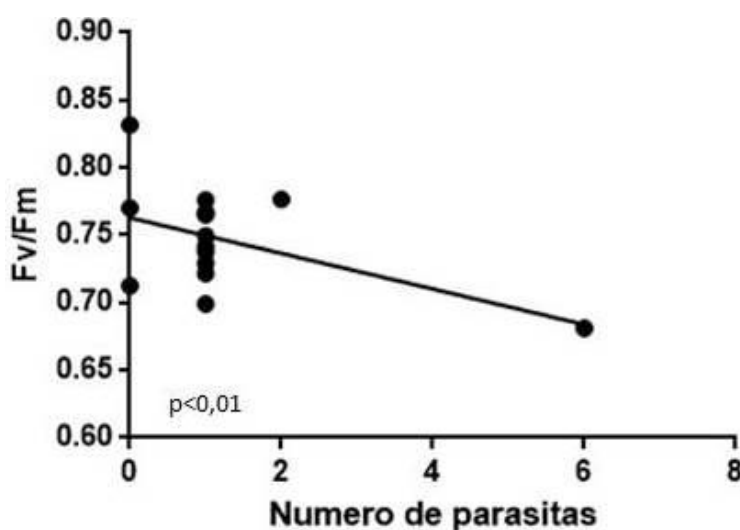


Figura 9: Valores de Fv/Fm em função do número de parasitas ao meio do dia

5.6. Pigmentos foliares

A análise de pigmentos não demonstrou diferença significativa entre NP e P para a estação chuvosa (Tabela 7).

Tabela 7: Teor de pigmentos fotossintetizantes em *Q. cordata* não parasitada (NP) e parasitada (P). Não foi observada diferença estatística para nenhum dos parâmetros analisados.

	Clorofila a	Clorofila b	Clorofila total	Carotenóides	Clorofila a/Clorofila b	Carotenóides/Clorofila b
<i>Q. cordata</i> (NP)	15,04 ± 2,86	6,89 ± 3,03	21,93 ± 5,89	3,85 ± 0,44	2,36 ± 0,53	0,18 ± 0,04
<i>Q. cordata</i> (P)	16,23 ± 2,47	6,44 ± 1,24	22,67 ± 3,57	4,45 ± 0,67	2,55 ± 0,27	0,2 ± 0,03

Foi observada uma redução na concentração de clorofila próximo ao período de senescência nas folhas de *Q. cordata* sem diferença para plantas parasitadas e não parasitadas, $p < 0,006$ (Figura 10).

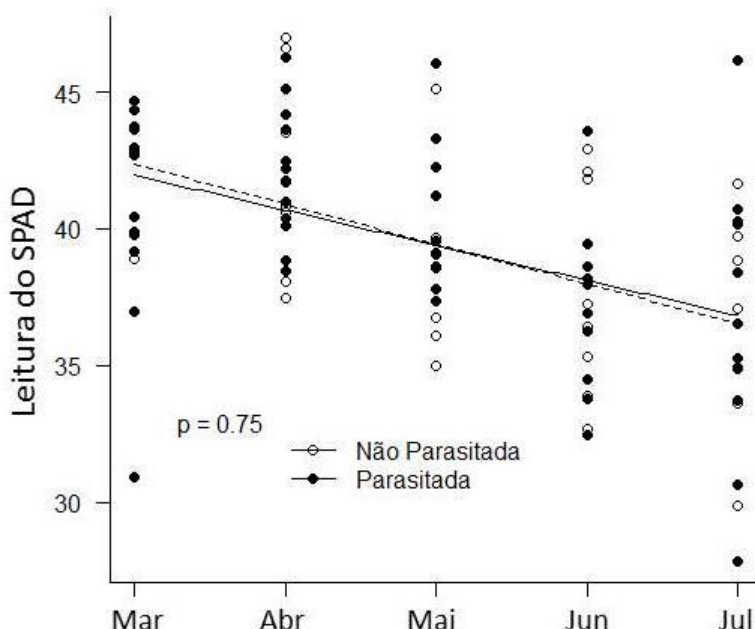


Figura 10: Variação do teor de clorofila medidos no SPAD durante o período de senescência foliar de *Q. cordata*

5.7. Fenologia

A análise da fenologia demonstrou estratégias distintas para *Q. cordata* e *P. robustus*. A primeira é decídua com produção sazonal de folhas, o período de brotação se inicia e tem o pico de sua resposta nos meses de agosto e setembro (segunda quinzena de agosto e primeira quinzena de setembro), a maturação foliar se inicia em setembro (segunda quinzena de setembro), com maior intensidade ao final do mês de outubro. O início da senescência foi observado na metade do mês de abril, com pico ocorrendo entre a última semana de maio e o final de junho. Para as fases reprodutivas foi também observada sazonalidade de respostas, a produção de botões florais teve início na segunda quinzena de setembro com pico ao final de setembro e início de

outubro, o início da antese foi observada da primeira semana de outubro até primeira semana de novembro, com pico de outubro até a primeira quinzena de novembro. O início da frutificação se deu na última semana de dezembro, com pico entre a primeira quinzena de janeiro a primeira quinzena de fevereiro (Tabela 8), para todos os casos $p < 0,05$.

Psittacanthus robustus apresentou produção de folhas durante todo o ano, embora tenha sido observada uma maior resposta desta fenofase no início do mês de julho. Foram observadas folhas jovens, maduras e senescentes durante todo ano. Foi registrada grande sazonalidade de fenofases reprodutivas da hemiparasita, a produção de botões florais foi iniciada na primeira quinzena de outubro, com pico na primeira semana de novembro, a antese teve início na última semana de novembro com pico na segunda quinzena de dezembro. A produção de frutos teve início e pico na terceira semana do mês de janeiro (Tabela 8).

Plantas parasitadas apresentaram períodos de antese e produção de frutos posteriores aos de plantas não parasitadas (Tabela 9).

Tabela 8: Momento de início e pico das fenofases observadas para *Q. cordata* e *P. robustus*. O tamanho do vetor varia de 0 a 1, um valor mais próximo de 1 indica maior concentração desta fenofase. Valores de p inferiores a 0,05 indicam que a fenofase está concentrada naquele determinado momento do ano.

FENOFASES	<i>Q. cordata</i> (NP)					<i>Q. cordata</i> (P)					<i>P. robustus</i>				
	Vetor Médio		Tamanho do Vetor		P	Vetor Médio		Tamanho do Vetor		P	Vetor Médio		Tamanho do Vetor		p
	Início	Pico	Início	Pico		Início	Pico	Início	Pico		Início	Pico	Início	Pico	
Brotação	232,4° (23.Ago) ± 9,7°	235,5° (26.Ago) ± 18,9°	0,99	0,95	<10 ⁻¹²	255° (15.Set)± 9,7°	262,2° (22.Set) ± 18,9°	0,89	0,9	<10 ⁻⁵	97,9° (8.Abr) ± 58,7°	190,3° (10. Jun) ± 56,5°	0,59	0,62	0,018
Folha Jovem	248,5° (8.Set) ± 23,1°	258,1° (18.Set) ± 31,5°	0,92	0,86	<2 ⁻⁵	249° (9.Set)± 21,7°	263,2° (23.Set)± 15,4°	0,92	0,96	<10 ⁻¹²	40,2° (10.Fev) ± 62,3°	250° (10.Set) ± 61°	0,55	0,56	0,08
Folha Madura	262° (22.Set) ± 19,7°	294,4° (25. Out) ± 11,1°	0,94	1	<3,5 ⁻⁷	258,1° (18.Set) ± 25,2°	287,9° (18.Out)	0,91	1	<10 ⁻¹²	288,5° (18.Out) ± 82,34°	331° (1.Dez) ± 69,1°	0,35	0,48	0,1
Folha Senescente	105° (15.Abr)	145,5° (26.Mai) ± 23,1°	1	0,92	<10 ⁻¹²	113,5° (13.Abr) ± 21,3°	180° (1.Jul) ± 60,6°	0,93	0,54	<0,05	90,5° (1.Abr) ± 108,89°	22,09° (22.Jan) ± 107,34°	0,16	0,17	0,27
Botão Floral	255° (15.Set)	261,5° (21. Set) ± 8,9°	1	0,98	<10 ⁻¹²	268,3° (28.Set) ± 12,3°	275,1° (5.Out) ± 11,6°	0,97	0,98	<10 ⁻¹²	279,1° (9.Out) ± 21,9°	307,3° (7.Nov)± 10,6°	0,93	0,94	<10 ⁻⁷
Antese	274,5° (4.Out) ± 23,14°	278° (8.Out)± 22,15°	0,92	0,93	<10 ⁻¹²	307,6° (7.Nov)± 9,7°	311,4 (11.Nov) ± 4,7	0,98	0,99	<10 ⁻¹²	326,9° (26.Nov)± 11,9°	347,2° (7.Set) ± 18,7°	0,98	0,95	<10 ⁻¹²
Fruto Verde	358° (29.Dez)± 36,4°	10,3° (10.Jan) ± 14,4°	0,82	0,97	<1,3 ⁻⁴	352,9° (23.Dez) ± 44,97°	45° (15.Fev) ± 28,55°	0,74	0,88	<0,002	15° (15.Jan)	17,1° (17.Jan) ± 7,6°	1	0,99	<10 ⁻⁷

Tabela 9: Detalhe nas diferenças entre o início e o pico das fenofases analisadas entre *Q. cordata* não parasitada (NP) e parasitada (P). Valores de p inferiores a 0,05 indicam diferença estatística entre os tratamentos.

FENOFASES	Vetor médio					
	Início (NP)	Início (P)	P	Pico (NP)	Pico (P)	p
Brotação	232,4° (23.Ago) ± 9,7° A	255° (15.Set) ± 9,7° A	0,071	235,5° (26.Ago) ± 18,9° A	262,2° (22.Set) ± 18,9° A	0,054
Folha Jovem	248,5° (8.Set) ± 23,1° A	249° (9.Set) ± 21,7° A	0,95	258,1° (18.Set) ± 31,5° A	263,2° (23.Set) ± 15,4° A	0,66
Folha Madura	262° (22.Set) ± 19,7° A	258,1° (18.Set) ± 25,2° A	0,71	294,4° (24.Out) ± 11,1° A	287,9° (18.Out) A	0,34
Folha Senescente	105° (15.Abr) A	113,5° (23.Abr) ± 21,3° A	0,3	145,5° (25.Mai) ± 23,1° A	180° (1.Jul) ± 60,6° A	0,16
Botão Floral	255° (15.Set) A	268,3° (28.Set) ± 12,3° B	0,023	261,5° (21.Set) ± 8,9° A	275,1° (5.Out) ± 11,6° A	0,059
Antese	274,5° (4.Out) ± 23,4° A	307,6° (7.Nov) ± 9,7° B	0,006	278° (8.Out) ± 22,15° A	311,4 (11.Nov) ± 4,7 B	0,003
Fruto Verde	358° (29.Dez) ± 36,4° A	352,9° (22.Dez) ± 44,97° A	0,79	10,3° (10.Jan) ± 14,4° A	45° (15.Fev) ± 28,55° B	0,005

6. Discussão

6.1. Relações Hídricas e Anatomia foliar

A hemiparasita *P. robustus* apresentou valores de potencial hídrico quase sempre superiores ao da hospedeira. Esta diferença atingindo até -3Mpa ao meio dia na estação chuvosa. Estes elevados valores de potencial hídrico da hemiparasita podem ser justificados por reduzidas taxas transpiratórias acumuladas ao longo do dia, como foi demonstrado pelos baixos valores de condutância estomática durante a estação chuvosa, com valores até 3 vezes menores na antemanhã. O fato destes valores representarem apenas a face abaxial, quando a folha é anfiestomática, podem estar mostrando valores subdimensionados. Fisher (1983) propôs que plantas parasitas transpiram menos quando exibem um bom status hídrico, dado registrado na antemanhã.

Estes resultados contrastam a maioria das pesquisas com hemiparasitas que demonstraram valores muito baixos de potencial hídrico em relação às suas hospedeiras, em alguns casos com diferenças de até -2 Mpa para menos (Hellmuth, 1971; Fisher, 1983; Glatzel, 1983; Ehleringer, et al., 1986, Davidson, et al., 1989) e elevados valores de condutância estomática (Stewart & Press, 1990). Escassos são os relatos que descrevem a relação inversa, Whittington & Sinclair (1988) estudando a interação entre a hemiparasita *Amyema miquelli* e a hospedeira *Eucalyptus fasciculosa* observaram menores valores de potencial hídrico na hemiparasita apenas ao final da madrugada, com inversão desta relação ao meio dia, apesar da hemiparasita manter taxas transpiratórias mais elevadas e um menor potencial osmótico.

Em trabalho realizado na Nova Zelândia foram constatados maiores valores de potencial hídrico para a parasita *Ileostylus micranthus* quando associada a duas hospedeiras, *Kunzea ericoides* e *Ribes sanguineum* (Bannister et al., 1999).

Os baixos valores de potencial hídrico das parasitas são normalmente associados a valores elevados de condutância estomática, embora existam relatos de plantas parasitas com taxas transpiratórias iguais ou menores que suas hospedeira (Beserra de Oliveira, et al., 1962; Willert & Popp, 1995; Fisher, 1983, Scalon, 2010), o que poderia estar associado a valores maiores de

potencial hídrico da parasita (Bannister et al., 1999), no entanto esta hipótese não foi testada nestes trabalhos.

O bom status hídrico de *P. robustus* fica evidente quando analisamos os altos valores de conteúdo relativo de água e suculência em ambas as estações, quando *P. robustus* manteve-se constante mesmo sob condições ambientais extremas durante a estação seca. A hospedeira *Q. cordata*, por sua vez, exibiu uma grande oscilação no conteúdo relativo de água.

Os maiores valores de potencial osmótico (ψ_s) na hemiparasita tem relação com a elevada suculência refletida na grande disparidade da razão entre massa seca e a massa fresca foliar de *Q. cordata* e *P. robustus*, com valores inferiores para a hemiparasita. No presente trabalho o potencial osmótico foi determinado a partir do teor de açúcares solúveis, outros osmólitos, como proteínas ou íons inorgânicos (Lamont, 1983), que poderiam influenciar o potencial osmótico da hemiparasita não foram determinados.

Embora não tenha sido observada uma maior concentração de açúcares solúveis na hemiparasita, chamou a atenção o grande estoque de amido no haustório, caule e folhas de *P. robustus*. O papel desta reserva nos processos de obtenção e manutenção de água merecem uma maior atenção em trabalhos futuros.

Uma possível justificativa para estes maiores valores de potencial hídrico e osmótico da hemiparasita e a aparente continuidade do fluxo hídrico em direção à hemiparasita pode estar na estrutura da conexão do haustório com o xilema da hospedeira. Segundo Bannister et al. (1999) estudando a parasita *Ileostylus micranthus*, não há necessidade da manutenção de potenciais hídricos iguais ou menores que o da hospedeira, caso a resistência hidráulica seja semelhante entre parasita e hospedeira. Desta maneira, o potencial hídrico seria determinado pela demanda fisiológica de cada indivíduo separadamente, situação que pode estar acontecendo entre *Q. cordata* e *P. robustus*.

O conteúdo relativo de água em *Q. cordata* variou bastante entre a estação seca e chuvosa para plantas parasitadas e não parasitadas. Resultado semelhante ao observado para a interação entre a parasita *Striga hermonthica* e sua hospedeira *Sorghum bicolor* (Inoue et al., 2013), na qual a presença da hemiparasita não alterou os valores de RWC da hospedeira.

A elevada suculência da hemiparasita pode ser compreendida a partir da anatomia foliar desta, na qual a presença de um parênquima homogêneo espesso possibilita um grande armazenamento de água. A presença de uma epiderme fina com alta densidade estomática em ambas as faces da folha, características que são tipicamente associadas a maiores taxas transpiratórias, aparentemente não afetam essa taxa, contrariamente, aparentam conferir maior controle sobre a perda de água da hemiparasita.

A anatomia foliar da hemiparasita não é compatível com o da maioria das plantas do cerrado, que apresentam adaptações contra períodos de seca comuns neste bioma, como estômatos reduzidos ou presentes em criptas, presença de tricomas, dentre outras (Morretes & Ferri, 1959; Paviani, 1978). Estes resultados demonstram como a restrição hídrica do ambiente não é um fator limitante para esta hemiparasita, que apresenta características anatômicas típicas de plantas de ambiente mesofítico (Galmes et al., 2007; Scalon, 2010).

O grande contraste anatômico entre hemiparasita e hospedeira evidencia esta diferença de estratégias, enquanto a hemiparasita investe em um grande estoque de água a hospedeira mostra um maior investimento em um parênquima clorofiliano, com distinção entre um parênquima paliçádico e lacunoso e uma epiderme mais espessa na face adaxial, com estômatos apenas na face abaxial, características que podem conferir menores perdas de água para o ambiente.

A suculência é uma adaptação a ambientes áridos que garante à planta uma independência hídrica em um ambiente em que a oferta hídrica é imprevisível (Eggl & Nyffeler 2009; Calkin & Nobel 1986; Hunt & Nobel 1987). Ogburn & Edwards (2012) encontraram correlações positivas entre uma série de parâmetros relacionados ao uso da água em 25 táxons pertencentes ao clado Caryophyllales. Foi observada uma correlação entre a suculência, espessura foliar e o potencial hídrico, um aumento em uma destas variáveis era acompanhado do aumento de todas as outras. Estes resultados são coerentes ao observado com relação a interação entre *Q. cordata* e *P. robustus*, na qual a espécie com maiores valores de suculência apresenta a maior capacidade de estoque de água e maiores potenciais hídricos.

Uma série de trabalhos demonstra o efeito de plantas parasitas sobre a transpiração da hospedeira (Taylor & Sell, 1998; Taylor et al., 1996), e que a densidade estomática e a área foliar são aspectos morfológicos apontados na bibliografia como marcadores de respostas fisiológicas (Larcher, 2000). No entanto entre as plantas parasitadas e não parasitadas não foi registrada nenhuma alteração nesses parâmetros, assim como não foram observadas diferenças na espessura de nenhum dos tecidos foliares analisados, demonstrando que a restrição hídrica e a fotoinibição causada pela hemiparasita não interfere na organização celular e tecidual das folhas da hospedeira.

Q. cordata demonstrou uma grande variação nos valores de potencial hídrico e condutância estomática entre diferentes momentos de um mesmo dia, e alguma variação nos valores de potencial hídrico entre a estação seca e chuvosa. Esta sazonalidade foi percebida para *P. robustus* apenas na estação seca na qual houve um decréscimo nos valores de potencial hídrico apenas ao meio dia, embora isto não tenha se refletido no conteúdo relativo de água e na suculência das folhas desta planta. Demonstrando que a seca causa menor impacto na hemiparasita quando comparada à hospedeira, mesmo quando a segunda se encontra em estresse hídrico. Estes resultados demonstram como plantas lenhosas sofrem com a restrição hídrica provocada pela estação seca, conforme já relatado por trabalhos que evidenciam ajustes fisiológicos destas plantas para manter um bom status hídrico e a homeostase em momentos de grande demanda evaporativa do ar (Bucci et al., 2005; Meinzer et al., 1999). Diferentemente do que era pensado nos primeiros trabalhos no cerrado, quando acreditava-se que plantas lenhosas não apresentavam restrições transpiratórias, nem mesmo durante a estação seca (Ferri, 1944; Goodland & Ferri, 1979).

Durante a antemanhã da estação chuvosa foi observada uma relação negativa entre o número de hemiparasitas e os valores de potencial hídrico da hospedeira. Ao contrário, durante o meio dia o potencial hídrico das plantas com maior número de hemiparasitas foi superior ao de plantas não parasitadas ou pouco parasitadas. A redução nos valores de potencial hídrico de hospedeiras parasitadas já foi registrado na bibliografia, como na interação entre as hemiparasitas *Phoradendron juniperinum* e *Phthirusa pyrifolia* e suas

respectivas hospedeiras: *Juniperus osteosperma* e *Inga edulis* (Ehleringer et al., 1986; Montilla et al., 1989), no entanto para a relação entre *P. robustus* e *Q. cordata* os dados estão parcialmente de acordo. Ao final da madrugada pudemos observar uma redução dos valores de potencial hídrico em hospedeiras com maior número de hemiparasitas, demonstrando que plantas parasitadas apresentam uma menor recuperação do status hídrico durante o período da noite. O maior potencial hídrico no meio do dia nas plantas muito parasitadas parece sugerir que o parasitismo proporciona um maior influxo de água a partir do solo, favorecendo o status hídrico da hospedeira no momento de maior demanda evaporativa do ar.

Por outro lado, na estação seca não foi observada qualquer influência do parasitismo sobre os valores de potencial hídrico da hospedeira, resultado semelhante ao encontrado em outros trabalhos avaliando as mesmas respostas fisiológicas (Sant'ana, 2012; Bowie & Ward, 2004).

Chagas-Junior et. al (2013) avaliando a influência de *P. robustus* sobre *Vochysia thyrsoidea* observaram plantas não parasitadas apresentando menores valores de potencial hídrico na antemanhã em ambas as estações, sem diferenças entre plantas parasitadas e não parasitadas ao meio dia. Estas respostas de potencial hídrico não foram acompanhadas por diferenças na transpiração e condutância estomática. Estes resultados diferem dos obtidos no presente trabalho, uma vez que indivíduos de *Q. cordata* parasitados apresentaram os menores valores de potencial hídrico na antemanhã. Estas respostas demonstram como o ajuste fisiológico da interação é bastante variável e dependente da espécie hospedeira na qual a hemiparasita se associa, ocorrendo variações mesmo em hospedeiras pertencentes a mesma família botânica.

6.2. Fotossíntese

Uma relação semelhante à obtida para o potencial hídrico foi registrada para a eficiência do fotossistema II, quando ao meio dia da estação chuvosa foi observada uma redução nos valores de F_v/F_m do fotossistema II proporcional ao aumento do grau de infestação da copa da hospedeira. Resultados que corroboram o observado para a hospedeira *Phleum bertolonii* quando parasitada pela hemiparasita de raiz *Rhinanthus minor*, interação esta que causou não só uma redução na eficiência do fotossistema II quanto uma redução na biomassa da hospedeira (Cameron et al., 2008). Resultado semelhante ao observado para *Zea mays* infectada por indivíduos adultos de *Striga hermonthica*, que apresentou uma recuperação menos efetiva dos fotossistemas (Ramlan & Graves, 1996).

Uma redução da eficiência do transporte de elétrons no fotossistema pode afetar negativamente a produção de carboidratos por prejudicar a redução do $NADP^+$ e síntese do ATP, limitando a quantidade de moléculas de CO_2 a serem reduzidas nas reações de carboxilação da fotossíntese (Cameron et al., 2005).. A associação entre a hemiparasita *Striga hermonthica* e *Zea mays* causa uma redução significativa na biomassa da hospedeira, em grande parte causada por uma redução na eficiência fotossintética da hospedeira (Graves et al., 1989).

Esta menor eficiência dos fotossistemas pode ser atribuída ao desbalanço hídrico provocado pela presença do dreno imposto pela hemiparasita, causando uma redução na eficiência do uso da água (Meinzer et al., 2004), definido pela quantidade de mols de carbono fixado pela hospedeira em relação ao número de mols de água desprendidos por meio da transpiração (Farquhar & Richards, 1984).

A presença da hemiparasita na copa de *Q. cordata*, apesar de causar um efeito negativo nos valores de F_v/F_m da hospedeira, não causou alteração no teor de pigmentos foliares no momento analisado. Resultado distinto ao observado para a hospedeira *Phleum bertolonii* que apresentou uma redução significativa na concentração de clorofilas totais quando parasitada por *Rhinanthus minor* (Cameron et al., 2008).

Embora exiba um bom status hídrico independentemente da estação do ano, *P. robustus* demonstrou valores absolutos de Fv/Fm inferiores ao de *Q. cordata*, que demonstram uma fotoinibição crônica durante a estação seca, apresentando valores inferiores a 0,8 de acordo com o parâmetro proposto por Lüttge et al. (1998). Este resultado pode ser atribuído ao fato de hemiparasitas de parte aérea apresentarem ajustes fisiológicos de plantas de sombra (Strong et al., 2000), sofrendo, portanto, com maiores danos provocados pela maior exposição ao sol (Lemos-Filho et al., 2004) causada na estação seca devido aos ciclos fenológicos vegetativos da hospedeira.

6.3. Fenologia

Q. cordata é uma planta decídua com troca da folhagem concentrada entre maio e setembro, padrão correspondente ao observado para muitas plantas lenhosas do cerrado (Oliveira, 1998, Sarmiento et al., 1985, Lenza, 2005, Lenza & Klink, 2006). A floração também seguiu um padrão descrito na literatura para plantas deste bioma, com concentração desta fenofase na transição entre a estação seca e chuvosa tanto para *Q. cordata* quanto para *P. robustus* (Oliveira & Gibbs 2000, Batalha & Mantovani, 2000). Este padrão pode ser uma maneira de otimizar a ação de agentes polinizadores (Janzen, 1967).

Apesar de na relação estudada não ter sido observada uma diferença significativa no início da brotação e senescência foliar entre plantas não parasitadas e parasitadas, foram obtidos valores absolutos destas variáveis apontando para uma brotação e senescência foliar anterior em plantas não parasitadas. No caso da brotação com um valor de p no limite da significância ($p=0,054$).

Quanto a fenologia reprodutiva de *Q. cordata*, foi observado um atraso na emissão de botões florais e na maturação dos frutos em hospedeiras parasitadas por *P. robustus*, esta resposta pode estar relacionada ao desbalanço hídrico e fotossintético causado pela hemiparasita ao longo da estação chuvosa.

A fenologia vegetativa de *P. robustus* indicou uma maior produção de folhas e ramos de abril a julho, embora esta resposta seja menos concentrada

que a observada para *Q. cordata*. Folhas maduras e senescentes estão sempre presentes na copa da hemiparasita. *P. robustus* apresenta um comportamento semelhante ao de plantas sempre verdes com crescimento sazonal (Lenza & Klink, 2006). Embora estas definições fenológicas de plantas do cerrado talvez não se apliquem bem a esta hemiparasita, devido às suas características fisiológicas relativas ao balanço hídrico bastante distintas da vasta maioria das plantas deste bioma.

6.4. Anatomia do caule

Vegetais apresentam uma série de mecanismos capazes de impedir/retardar a entrada de um determinado patógeno (Goodman, et al., 1986). Defesas bioquímicas são aquelas quando o hospedeiro produz determinada substância, que, em concentrações adequadas, inibem o estabelecimento do patógeno, criando um ambiente hostil para seu desenvolvimento (Schwan-Estrada, et al., 2008). Uma análise preliminar sobre a região de contato hemiparasita:hospedeira dá evidências de uma reação da hospedeira a penetração do haustório com a produção de suberina entre o haustório e o xilema secundário da hospedeira.

7. Conclusão

A presença da hemiparasita infestando *Q. cordata* causou um efeito fisiológico negativo na hospedeira, sendo diretamente proporcional ao número de hemiparasitas, efeito este mais pronunciado em plantas muito parasitadas, conforme sugerido por Stewart & Press (1990). Foi observada uma redução da eficiência dos fotossistemas em plantas muito parasitadas e uma alteração no balanço hídrico de plantas parasitadas. Este desbalanço hídrico mediado pelo parasitismo foi registrado apenas durante a estação chuvosa, porém sem qualquer alteração na quantidade de água armazenada nas folhas de *Q. cordata*, o que demonstra que o indivíduo parasitado apresenta estratégias que permitem uma captação de água eficiente, capaz de compensar as perdas para a hemiparasita.

Quanto a redução da eficiência dos fotossistemas, estudos a longo prazo podem elucidar qual o efeito do parasitismo sobre a mortalidade destas hospedeiras muito parasitadas, uma vez que existem evidências que a quantidade de parasitas influencia negativamente a probabilidade de sobrevivência da hospedeira (Teodoro et al., 2013; Chagas-Junior, 2013).

O parasitismo por *P. robustus* causa um atraso na fenologia reprodutiva de indivíduos de *Q. cordata* parasitados, demonstrado por diferentes momentos de início e pico da emissão de botões florais, de antese e produção de frutos verdes, enquanto indivíduos não parasitados apresentaram estas fenofases mais concentradas em determinado momento do ano. Esta maior amplitude de respostas fenológicas em plantas parasitadas pode causar uma assincronia reprodutiva com os indivíduos não parasitados, interferindo na dinâmica da comunidade.

O parasitismo por *P. robustus* não afetou a estrutura foliar de *Q. cordata*. Foram observadas grandes diferenças anatômicas entre as duas espécies refletindo as variações interespecíficas, a ausência de convergências relacionadas ao bioma e às estratégias inerentes a forma de vida.

P. robustus apresenta uma grande capacidade de armazenamento de água em suas folhas, possibilitando um bom status hídrico durante todo o ano, o que permite a manutenção de potenciais hídricos e osmóticos maiores que a hospedeira em grande parte do dia. Foi observada uma grande reserva de

amido nos tecidos da hemiparasita, que pode estar envolvida na aquisição de água e nutrientes pela planta parasita.

As características fisiológicas e fenológicas de *Q. cordata* são bastante semelhantes a de outras plantas lenhosas do cerrado e refletem bem a sazonalidade climática deste bioma.

8. Perspectivas futuras

Buscar descrever diferentes respostas fisiológicas, fenológicas e morfológicas em diferentes interações hospedeira:parasita, uma vez que plantas parasitas e hospedeiras constituem um mesmo sistema físico (Scalon, 2010) e apresentam algumas características comuns (Ehleringer et al., 1986). O desenvolvimento de algumas hemiparasitas pode ser afetado pelas características fisiológicas e morfológicas da hospedeira na qual sua semente foi depositada.

Compreender o mecanismo fisiológico e/ou anatômico que permite o fluxo unilateral de água e nutrientes da hospedeira para a parasita, uma vez que este mecanismo não foi aqui elucidado. O grande estoque de amido nos tecidos de *P. robustus* pode ser uma explicação para este fato, experimentos visando elucidar como ocorre o manejo destas reservas ao longo de todo o dia podem fornecer respostas para este questionamento. Outra possível resposta pode estar na análise anatômica do ponto de contato, buscando encontrar possíveis fatores que permitem uma menor resistência hidráulica no local da infecção.

Descrever o processo de defesa das hospedeiras à penetração do haustório da hemiparasita, buscando compreender como se dá a passagem da água e nutrientes da hospedeira para a hemiparasita.

9. Referências Bibliográficas

Anderson R.L., Kaufert F.H. 1959. Brooming response of black spruce to dwarf mistletoe infection. *For Sci* 5: 356–364

Aukema, J. E. 2003. Vectors, viscin, and Viscaceae: mistletoes as parasites, mutualists and resources. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1:212-219.

Bannister P, King WM, Strong GL. 1999. Aspects of the water relations of *Ileostylus micranthus* (Hook. F.) Tieghem, a New Zealand mistletoe. *Annals of Botany* 84: 79–86.

Batalha M.A., Mantovani W. 2000. Reproductive phenology patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody flora. *Revista Brasileira de Biologia* 60:129-145.

Bell T.L., Adams M.A. 2011. Attack on all fronts: functional relationships between aerial and root parasitic plants and their woody hosts and consequences for ecosystems. *Tree Physiology* 31: 3–15.

Beserra de Oliveira J.G., Marques Vilio I.F., Felipe G.M., Campos S.M. 1962. Balanço d' figua do hemiparasito *Struthanthus vulgaris* Mart.: I. Estudo comparativo co seu hospedeiro *Erythrina speciosa* Andr. Na Estaçao Chuvosa (São Paulo, SP, Brasil). *An Acad Bras Cienc* 34:527-544

Bowie M., Ward D. 2004. Water and nutrient status of the mistletoe *Plicosepalus acaciae* parasitic on isolated Negev Desert populations of *Acacia raddiana* differing in level of mortality. *Journal of Arid Environments* 56: 487–508.

Bucci S.J., Goldstein G., Meinzer F.C., Franco A.C., Campanello P., Scholz F.G. 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savana trees. *Trees* **19**: 296–304.

Calkin H.W., Nobel P.S. 1986. Nonsteady-state analysis of water flow and capacitance for *Agave deserti*. *Canadian Journal of Botany* **64**, 2556–2560.

Cameron D.D., Hwangbo J.K., Keith A.M., Geniez J.M., Kraushaar D., Rowntree J., Seel W.E. 2005. Interactions between the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* and its hosts: from the cell to the ecosystem. *Folia Geobot* **40**:217–229.

Cameron, D.D., Geniez, J.M., Seel, W.E., Irving, L.J. 2008. Suppression of Host Photosynthesis by the Parasitic Plant *Rhinanthus minor*. *Annals of Botany* **101**: 573–578.

Cazetta, E., Galetti, M. 2003. Ecologia das ervas-de-passarinho. *Ciência Hoje*, **33**: 73-75.

Chagas-Júnior, J. M. 2013. Influência do parasitismo de *Psittacanthus robustus* (Mart.) Mart. nos padrões populacionais e respostas fisiológicas de *Vochysia thyrsoidea* Pohl. 2013. 51 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia Aplicada) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2013.

Chow P.S., Landhausser S.M. 2004. A method for routine measurement of total sugar and starch content in Woody plant tissues. *Tree physiology* **24**:1129-1136

Coutinho, L.M. 1978. O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* **1**: 17-23.

Davidson N.J., True K.C., Pate J.S. 1989. Water relations of the parasite:host relationship between the mistletoe *Amyema linophyllum* (Fenzl) Tieghem and *Casuarina obesa* Miq. *Oecologia* **80**:321–330

Davies D.M., Graves, J.D., Elias C.O., Williams P.J. 1997. The impact of *Rhinanthus* spp. on sward productivity and composition: Implications for the restoration of species-rich grasslands. *Biol. Conservation* 82: 87–93

Dubois M., Giles, K.A., Hamiton, J.K., Rebers, P.A., Smith, F. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.* 28:350-356.

Eggl U., Nyffeler R. 2009. Living under temporarily arid conditions – succulence as an adaptive strategy. *Bradleya* 27, 15–38.

Ehleringer J.R., Cook C.S., Tieszen L.L. 1986. Comparative water use and nitrogenrelationships in a mistletoe and its host. *Oecologia* (Berlin) 68: 279–284.

Farquhar G.G., Richards R.A. Isotopic Composition of Plant Carbon Correlates With Water-Use Efficiency of Wheat Genotypes. 1984. *Australian Journal of Plant Physiology* 11(6) 539 - 552

Ferri, M. 1944. Transpiração de plantas permanentes dos cerrados. Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. USP 41. Botânica 4:159–224

Goodland, R., Ferri M.G. 1979. Ecologia do cerrado. Universidade de São Paulo, Brazil, 193 p

Fisher, J. T. 1983. Water relations of mistletoes and their hosts. In Calder, M. and P. Bernhardt, editors. *The Biology of Mistletoes*. Sydney Academic Press. 161–184.

Fournier, L. A. 1974. Un metodo cuantitativo para la medición de características fenológicas en arboles. *Turrialba* 24(4): 422-423.

Frost, D.L., Gurney, A.L., Press, M.C., Scholes, J.D. 1998. *Striga hermonthica* reduces photosynthesis in *Sorghum*: The importance of stomatal limitation and a potential role for ABA? *Plant, cell and environment* 20, 483-492.

Galmes J., Flexas J., Savé R., Medrano H. 2007. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. *Plant and Soil* 2007;b 290:139-155.

Glatzel G. 1983. Mineral nutrition and water relations of hemiparasitic mistletoes: a question of partitioning. Experiments with *Loranthus europaeus* on *Quercus petraea* and *Quercus robur*. *Oecologia* 56:193–201

Goldstein, G., Rada, F., Sternberg, L., Burguera, J., Burguera, M., Orozco, A., Montilla, M., Zabala, O., Azocar, A., Canales, M.J., Celis, A. 1989. Gas exchange and water balance of a mistletoe species and its mangrove hosts. *Oecologia*, 78(2), 176-183.

Goodman R. N., Király Z., Wood, K. R. 1986. The biochemistry and physiology of plant disease. Columbia, University of Missouri Press, 1986. 433p.

Graves J.D., Press M.C., Stewart G.R. 1989. A carbon balance model of the *Sorghum*–*Striga hermonthica* host–parasite association. *Plant, Cell and Environment* 12: 101–107.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electronica* 4. [on line.]. Accessed in April 2006 <http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm>

Hellmuth E.O. 1971. Eco-physiological studies on plants in arid and semi-arid regions in Western Australia: IV. Comparison of the field physiology of the host, *Acacia gasbyi* and its hemiparasite, *Amyema nestor* under optimal and stress conditions. *Journal of Ecology* 59: 351–363.

Hollinger D.Y. 1983. Photosynthesis and water relations of the mistletoe, *Phoradendron villosum*, and its host, the California valley oak, *Quercus lobata*. *Oecologia* 60:396–400

Hunt, E. R., Nobel, P. S. 1987. Non-steady-state water flow for three desert perennials with different capacitances. *Australian Journal of Plant Physiology* 14, 363–375

Inoue T., Yamauchi Y., Eltayeb A.H., Samejima H., Babiker A.G.T., Sugimoto Y. 2013. Gas exchange of root hemi-parasite *Striga hermonthica* and its host *Sorghum bicolor* under short-term soil water stress

Janzen D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-37.

Johansen D. A. *Plant microtechnique*. 1940. New York: MacGraw-Hill, 1940. 523 p.

Kitajima M., Butler W.L. 1975. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. *Biochim Biophys Acta* 376:105-115

Kovach W. 2004. *Oriana v. 2.02a*. Anglesey, Wales: Kovach Computing Services.

Kraus J. E., Arduin M. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. 1997. Rio de Janeiro: EDUR, 1997, 198p.

Kuijt J. 1969. The haustorium. In: *The Biology of Parasitic Flowering Plants*. Berkeley: University of California Press, 158–190.

Lamont, B. 1983. Mineral nutrition of mistletoes. In *The Biology of Mistletoes*. ed. D. M. Calder, P. Bernhardt, pp. 1 85-204. New York: Academic

Larcher, W. 2000. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos, Rima Artes e Textos.

Lemos Filho J.P., Goulart M.F., Lovato M.B. 2004. Chlorophyll fluorescence parameters in populations of two legume trees: *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (Mimosoideae) and *Cassia ferruginea* (Schrad.) Schrad. ex DC. (Caesalpinoideae) *Revista Brasileira de Botânica* **27**: 527–532.

Lenza, E. 2005. Fenologia, demografia foliar e características foliares de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito no Distrito Federal e suas relações como as condições climáticas. Tese de doutorado, Universidade de Brasília, Brasília.

Lenza, E., Klink, C.A. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasil. Bot.*, V.29, n.4, p.627-638, out.-dez. 2006.

Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. 1983. Determinations of total carotenoides, and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents *Biochemical Society Translations*, 11 (1983), pp. 591–592

Logan B.A., Reblin J.S., Zonana D.M., Dunlavey R.F., Hricko C.R., Hall A.W., Schmiede S.C., Butschek R.A., Duran K.L., Emery R.J.N., Kurepin L.V., Lewis J.D., Pharis R.P., Phillips N.G., Tissue D.T. 2013. Impact of eastern dwarf mistletoe (*Arceuthobium pusillum*) on host white spruce (*Picea glauca*) development, growth, and performance across multiple scales.

Lüttge, U., Haridasan, M., Fernandes, G.W., Mattos, E.A., Trimborn, P., Franco, A.C., Caldas, L.S., Ziegler, H. 1998. Photosynthesis of mistletoes in relation to their hosts at various sites in tropical Brazil. *Trees* 12: 167-174.

Madeira JA, Fernandes GW 1999. Reproductive phenology of sympatric species of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 15:463-479

Marshall J.D., Ehleringer J.R., Schulze E.D., Farquhar G. 1994. Carbon isotope composition, gas exchange and heterotrophy in Australian mistletoes. *Functional Ecology* 8, 237–241.

Meinzer F.C., Goldstein G., Franco A.C., Bustamante M., Iglar E., Jackson P., Rundel P.W. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology* 13:273-282.

Meinzer F.C., Woodruff D.R., Shaw D.C. 2004. Integrated responses of hydraulic architecture, water and carbon relations of western hemlock to dwarf mistletoe infection

Minolta C. Manual for chlorophyll meter SPAD-502. 1989. Osaka: Minolta Radiometric Instruments Divisions. 22p.

Monteiro RF, Martins RP, Yamamoto K. 1992. Host specificity and seed dispersal of *Psittacanthus robustus* (Loranthaceae) in Southeast Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 8: 307–314.

Montilla M., Azócar A., Goldstein G. 1989. Efectos de La hemiparásita *Phthirusa pyrifolia* sobre El balance hídrico de dos hospedantes. *Acta ecologia* 10: 379–396.

Morretes B.L., Ferri, M.G. 1959. Contribuição ao estudo da anatomia de folhas de plantas do cerrado. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da USP* 16:7-70.

Mourão F.A. 2012. Dinâmica do forrageamento da hemiparasita *Struthanthus flexicaulis* Mart.(Loranthaceae) e sua influência na estrutura da comunidade

vegetal de campos rupestres ferruginosos – MG. Tese de doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais.

Nickrent D. L. 2002. Parasitic plants of the world. Plantas Parasitas del La Peninsula Iberica e Islas Baleares.

Nickrent D.L., Musselman L.J. 2004. Introduction to Parasitic Flowering Plants. The Plant Health Instructor. DOI: 10.1094/PHI-I-2004-0330-01

Nickrent D.L, Malécot V., Vidal-Russell R., Der J.P. 2010. A revised classification of Santalales. *Taxon* 59: 538–558.

Ogburn R. M., Edwards E. J. 2012. Quantifying succulence: A rapid, physiologically meaningful metric of plant water storage. *Plant, Cell & Environment* 35: 1533–1542.

Oliveira P.E. 1998. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. *In* Cerrado: ambiente e flora (S.M. Sano & S.P. Almeida, eds.). Embrapa-CPAC, Planaltina, p.169-192.

Oliveira P.E., Gibbs P.E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of the central Brazil. *Flora* 195:311-329.

Pate J. S., Kuo J., Davidson N. J. 1989. Morphology and anatomy of the haustorium of the root hemiparasite *Olox phyllanthi* (Labill.) R. Br. (Olacaceae), with special reference to the haustorial interface. *Ann. Bot.* In press

Paviani, T.I. 1978. Anatomia vegetal e cerrado. *Ciência e Cultura* 30:1077-1086.

Pennings S.C., Callaway R.M. 1996. Impact of a parasitic plant on the structure and dynamics of salt marsh vegetation. *Ecology* 77 1410–1419.

Press M. C., Phoenix G. K. 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist*, 166: 737-751.

Press M. C., Scholes J. D., Watling J. R. 1999. Parasitic plants: physiological and ecological interactions with their hosts." *Physiological plant ecology*. Blackwell Science, Oxford: 175-197.

Press M.C., Tuohy J.M., Stewart G.R., 1987. *Gas exchange characteristics of the sorghum-striga host-parasite association*. *Plant Physiol*. 1987 Jul 4(3):814-9.

Press, M. C. 1998. Dracula or Robin Hood? A functional role for root hemiparasites in nutrient poor ecosystems. *Oikos*. 82: 609-611.

Press M.C., Graves J.D., Stewart G.R. 1988. Transpiration and carbon acquisition in root hemiparasitic angiosperms. *J Exp Bot* 39:1009–1014

R Core Team. A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing; 2013. Available from:<http://www.R-project.org/>>

Ramlan M. F., Graves, J. D. 1996. Estimation of the sensitivity to photoinhibition in *Striga hermonthica*-infected sorghum. *Journal of Experimental Botany* 47, 71±78.

Raven J.A. 1983. Phytofages of xylem and phloem: a comparison of animal and plant sap-feeders. *Advances in Ecological research*, 13. 135-234.

Sant'ana I.S. 2012. Anatomia do haustório secundário da hemiparasita *Phthirusa ovata* (Pohl ex DC.) Eichler, respostas fisiológicas e seus efeitos em distintas hospedeiras. Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília.

Sarmiento G., Goldstein G., Meinzer F. 1985. Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. *Biological Review* 60:315-355.

Scalon, M.C. Plantas hemiparasitas do cerrado e sua relação com hospedeiras acumuladoras e não-acumuladoras de alumínio. 2010. x, 80 f., il. Dissertação (Mestrado em Ecologia)-Universidade de Brasília, Brasília.

Shah N., Smirnoff, N., Stewart G.R. 1987. Photosynthesis and stomatal characteristics of *Striga hermonthica* in relation to its parasitic habit. *Phyologia Plantarum*, 69, 699–703.

Shen H, Xu S-J, Hong L, Wang Z-M, Ye W-H. 2013. Growth but Not Photosynthesis Response of a Host Plant to Infection by a Holoparasitic Plant Depends on Nitrogen Supply. Sorci G, ed. *PLoS ONE* 2013;8(10):e75555. doi:10.1371/journal.pone.0075555.

Silva A., Martínez del Rio C. 1996. Effects of the mistletoe *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae) on the reproduction of its cactus host *Echinopsis chilensis*. *Oikos* 75: 437–442.

Schwan-Estrada K. R. F., Stangarlin J. R., Pascholati, S. F. 2008. Mecanismos bioquímicos de defesa vegetal. In: Pascholati, S.F.; Leite, B.; Stangarlin, J.R.; CIA, P. (Ed.). *Interação Planta Patógeno – fisiologia, Bioquímica e Biologia Molecular*. Piracicaba: FEALQ, 2008. p.227-248.

Schulze E.D., Ehleringer, J.R. 1984. The effect of nitrogen supply on growth and water-use efficiency of xylem-tapping mistletoes. *Planta*. 1984 Sep;162(3):268-75.

Smart R.E., Bingham G.E. Rapid estimates of relative water content. 1974. *Plant Physiology* 1974;53:258-260

Stewart G. R., Press, M. C. 1990. The physiology and biochemistry of parasitic Angiosperms. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 41, 127-151.

Strong G.L., Bannister P., Burritt D. 2000. Are mistletoes shade plants? CO₂ assimilation and chlorophyll fluorescence of temperate mistletoes and their hosts. *Annals of botany* 85: 511–519.

Taiz L., Zeiger E. 2009. *Fisiologia Vegetal*. 4^a edição. Artmed.

Taylor, A., Martin, J., Seel, W.E. 1996. Physiology of the parasitic association between maize and Witchweed (*Striga hermonthica*): is ABA involved? *Journal of Experimental Botany* 47, 1057-1065.

Taylor, A., Seel, W.E. 1998. Do *Striga hermonthica*-induced changes in soil matric potential cause the reduction in stomatal conductance and growth of infected maize plants? – *New Phytol.* 138: 67-73.

Teodoro G.S., Berg E.V.D., Santos M.C.N., Coelho F.F. 2010. How does *Psittacanthus robustus* Mart. Population structure relate to a *Vochysia thyrsoidea* Phol. host population? *Flora* 205, 797-801.

Teodoro G.S., van den Berg E., Arruda R. 2013. Metapopulation dynamics of the mistletoe and its host in savann areas with different fire occurrence. *Plos ONE* 8(6): e65836.

Von Caemmerer, S., Furbank, R. T. 1999. Modelling C₄ photosynthesis. *C₄ Plant Biology* Sage, R. F. and Monson, R. K., ed. San Diego Academic Press pp. 173–211.

von Willert DJ, Popp M. 1995. Gas exchange and water relations of two mistletoes, *Tapinanthus oleifolius* and *Viscum rotundifolium*, on the same host, *Acacia nebrownii*, in south-eastern Namibia. *South African Journal of Botany* 61: 264±273.

Watling J.R., Press M.C. 2001. Impacts of infection by parasitic angiosperms on host photosynthesis. *Plant Biology* 3: 244–250.

Whittington J., Sinclair R. 1988. Water relations of the mistletoe, *Amyema miquelii* and its host *Eucalyptus fasciculosa*. *Aust J Bot* 36:239-255