



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Ecologia

**Plantas Hemiparasitas do Cerrado e sua Relação com Hospedeiras
Acumuladoras e Não-Acumuladoras de Alumínio**

Marina Corrêa Scalon

Brasília-DF
2010

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Ecologia

**Plantas Hemiparasitas do Cerrado e sua Relação com Hospedeiras
Acumuladoras e Não-Acumuladoras de Alumínio**

Marina Corrêa Scalon

Orientador: Augusto Cesar Franco, Ph.D.

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília como parte dos requisitos necessários para a obtenção do Título de Mestre em Ecologia

Brasília-DF

2010

MARINA CORRÊA SCALON

Plantas Hemiparasitas do Cerrado e sua Relação com Hospedeiras Acumuladoras e Não-Acumuladoras de Alumínio

Dissertação realizada com o apoio financeiro do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e aprovada junto ao Programa de Pós Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Banca Examinadora:

Dr. Augusto Cesar Franco
Departamento de Botânica, UnB
(Orientador, Presidente da Banca Examinadora)

Dr. Mundayatan Haridasan
Departamento de Ecologia, UnB
(Membro Titular da Banca Examinadora)

Dra. Leide Rovênia Miranda de Andrade
Embrapa Cerrados, Brasília
(Membro Titular da Banca Examinadora)

Dra. Lourdes Isabel Velho do Amaral
Departamento de Botânica, UnB
(Membro Suplente da Banca Examinadora)

Brasília, maio de 2010

"A natureza é o único livro que oferece um conteúdo valioso em todas as suas folhas"
(Goethe)

"Onde há dúvida, há liberdade"
(Platão)

Índice

Índice	iv
Índice de Tabelas, Figuras e Anexos	v
Agradecimentos	ix
Resumo	1
Abstract	3
1. Introdução	5
2. Hipóteses	12
3. Material e Métodos	12
3.1. Parâmetros fisiológicos	14
3.1.1. Potencial hídrico	14
3.1.2. Concentração de clorofila	14
3.1.3. Trocas gasosas, eficiência intrínseca de uso de água e características estomáticas	15
3.1.4. Área foliar específica e concentração de nutrientes e Al nos órgãos vegetais (folha, caule, semente)	16
3.2. Localização do Al no limbo foliar das hemiparasitas	17
3.3. Análises estatísticas	17
4. Resultados e Discussão	19
4.1. Nutrientes	19
4.2. Localização do alumínio no limbo foliar das Hemiparasitas	31
4.2. Assimilação de carbono	34
4.3. Pigmentos fotossintéticos	40
4.4. Relações hídricas	43
5. Considerações finais	56
6. Referências bibliográficas	59
7. ANEXOS	72

Índice de Tabelas, Figuras e Anexos

Tabelas

Tabela 1. Concentração de alumínio (g kg^{-1}) nas folhas, no ramo e na semente das espécies de hemiparasitas estudadas.....	30
------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figuras

Figura 1. Localização da área de estudo na Reserva Ecológica do IBGE (coordenadas geográficas $15^{\circ} 56' 41'' \text{ S}$ e $47^{\circ} 53' 07'' \text{ W}$), Distrito Federal (Google Earth).....	13
----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 2. Concentração foliar de macronutrientes (g kg^{-1}) para <i>B. verbascifolia</i> e parasita associada na estação chuvosa (barras cinza).....	22
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 3. Concentração foliar de macronutrientes (g kg^{-1}) para <i>M. albicans</i> e parasitas associadas na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas).....	23
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 4. Concentração foliar de micronutrientes e Alumínio (mg kg^{-1}) para <i>B. verbascifolia</i> e parasita associada na estação chuvosa (barras cinza).....	24
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 5. Concentração foliar de micronutrientes e Alumínio (mg kg^{-1}) para <i>M. albicans</i> e parasitas associadas na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas).....	25
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 6. Correlações entre a concentração foliar de nutrientes entre hospedeiras e respectivas hemiparasitas, para estação chuvosa (círculos abertos, linha tracejada) e para a estação seca (círculos fechados, linha contínua).....	28
-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 7. Correlação entre as concentrações foliares médias de Ca e Mg das espécies para estação chuvosa e seca (A), e entre parasitas e hospedeiras para ambas as estações (B).....	28
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 8. Correlação entre as concentrações foliares de N e P das espécies para estação chuvosa e seca (A), e entre parasitas e hospedeiras para ambas as estações (B).....	29
------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 9. Seções anatômicas transversais das folhas das hemiparasitas estudadas coradas com hematoxilina.....	33
Figura 10. Valores de taxa de fotossíntese máxima ($A_{m\acute{a}x}$), assimilação de carbono em base de massa (A_{massa}) e área foliar específica (AFE) para <i>M. albicans</i> e parasitas associadas na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas).....	35
Figura 11. Valores de taxa de fotossíntese máxima ($A_{m\acute{a}x}$), assimilação de carbono em base de massa (A_{massa}), área foliar específica (AFE) para <i>B. verbascifolia</i> e parasita associada na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas).....	36
Figura 12. Correlação entre área foliar específica (AFE) e assimilação de carbono em base de massa (A_{massa}) na estação chuvosa (linha tracejada, círculos abertos), e na estação seca (linha contínua, círculos preenchidos).....	37
Figura 13. Valores respiração no escuro, área foliar, fotossíntese bruta, número de folhas total e área da copa, para <i>M. albicans</i> e parasitas associadas na estação chuvosa.....	38
Figura 14. Valores respiração no escuro, área foliar, fotossíntese bruta, número de folhas total e área da copa, para <i>B. verbascifolia</i> e parasita associada na estação chuvosa.....	39
Figura 15. Quantificação de pigmentos fotossintéticos para <i>M. albicans</i> e parasitas associadas na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas).....	41
Figura 16. Quantificação de pigmentos fotossintéticos para <i>B. verbascifolia</i> e parasita associada na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas).....	42
Figura 17. Valores de taxa de transpiração (E), condutância estomática em $A_{m\acute{a}x}$ (Gs), eficiência do uso da água (EUA) e eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), para <i>M. albicans</i> e parasitas associadas na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas).....	45
Figura 18. Valores de taxa de transpiração (E), condutância estomática em $A_{m\acute{a}x}$ (Gs), eficiência do uso da água (EUA) e eficiência intrínseca so uso da água (EIUA), para <i>M. albicans</i> e parasitas associadas na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas).....	46
Figura 19. Comparação entre as curvas diárias de condutância estomática das	

hospedeiras e de suas respectivas parasitas, sendo, respectivamente: *B. verbascifolia* e *P. ovata* (A); *M. albicans* e *P. ovata* (B); *M. albicans* e *P. robustus* (C), na estação seca (símbolos abertos) e na estação chuvosa (símbolos preenchidos)..... 47

Figura 20. Comparação entre as curvas diárias de condutância estomática para *P. ovata* (triângulos, linha contínua) e *P. robustus* (círculos, linha tracejada) em uma mesma hospedeira, *M. albicans* (A); e *P. ovata* em diferentes hospedeiras (B), na estação seca (símbolos abertos) e na estação chuvosa (símbolos preenchidos)..... 48

Figura 21. Comparação entre as curvas diárias de condutância estomática dos indivíduos livres de parasitas (controles) e parasitados, sendo: *B. verbascifolia* com *P. ovata* (A); *M. albicans* com *P. ovata* (B); *M. albicans* com *P. robustus* (C), na estação seca (símbolos abertos) e na estação chuvosa (símbolos preenchidos)..... 49

Figura 22. Correlação entre a condutância estomática das hospedeiras e das respectivas hemiparasitas para ambas as estações ($p < 0,01$, $R^2 = 0,40$)..... 50

Figura 23. Relação entre condutância estomática (gs) e taxa máxima de fotossíntese (A_{max}) entre parasitas (círculos, linha contínua, $P < 0,01$) e hospedeiras (losangos, linha tracejada, $P < 0,01$) no Cerrado..... 51

Figura 24. Diferença nos valores de potencial hídrico ao meio-dia (*midday*) e antes do amanhecer (*predawn*) entre plantas parasitas e suas respectivas hospedeiras (A e B). Diferença percentual entre as estações (C)..... 52

Figura 25. Epiderme evidenciando os estômatos de: *P. ovata* em *M. albicans*, face abaxial (A) e face adaxial (B); *P. ovata* em *B. verbascifolia*, face abaxial (C) e face adaxial (D); *P. robustus* em *M. albicans*, face abaxial (E) e face adaxial (F)..... 54

Figura 26. Correlação entre densidade estomática e comprimento da célula-guarda das hemiparasitas estudadas, para face abaxial (círculos abertos) e adaxial (círculos fechados).....55

ANEXOS

ANEXO I. Foto das espécies estudadas no presente trabalho: 1. *P. robustus* em *M. albicans*; 2. *P. ovata* em *B. verbascifolia*; 3. *P. ovata* em *M. albicans*..... 72

ANEXO II. Valores de ANOVA para concentração foliar de macro, micronutrientes e Alumínio de *M. albicans* e parasitas associadas..... 73

ANEXO III. Valores de ANOVA para concentração foliar de macro, micronutrientes e Alumínio de *B. verbascifolia* e parasita associada..... 74

ANEXO IV. Valores de ANOVA para taxa de fotossíntese máxima ($A_{m\acute{a}x}$), assimilação de carbono em base de massa (A_{massa}), área foliar específica (AFE), respiração no escuro, área foliar, número de folhas total e área da copa, para *M. albicans* e parasitas associadas na estação chuvosa e na estação seca.....75

ANEXO V. Valores de ANOVA para taxa de fotossíntese máxima ($A_{m\acute{a}x}$), assimilação de carbono em base de massa (A_{massa}), área foliar específica (AFE), respiração no escuro, área foliar, número de folhas total e área da copa, para *B. verbascifolia* e parasita associada na estação chuvosa e na estação seca..... 76

ANEXO VI. Valores de ANOVA para quantificação de pigmentos fotossintéticos para *M. albicans* e parasitas associadas na estação chuvosa e na estação seca..... 77

ANEXO VII. Valores de ANOVA para quantificação de pigmentos fotossintéticos para *B. verbascifolia* e parasitas associadas na estação chuvosa e na estação seca..... 78

ANEXO VIII. Valores de ANOVA para taxa de transpiração (E), condutância estomática em $A_{m\acute{a}x}$ (Gs), eficiência do uso da água (EUA) e eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), para *M. albicans* e parasitas associadas na estação chuvosa e na estação seca..... 79

ANEXO IX. Valores de ANOVA para taxa de transpiração (E), condutância estomática em $A_{m\acute{a}x}$ (Gs), eficiência do uso da água (EUA) e eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), para *B. verbascifolia* e parasita associada na estação chuvosa e na estação seca..... 80

Agradecimentos

Agradeço à minha mãe, Luciana, e ao meu pai, Marcelo, pelo exemplo de vida, pelo carinho e preocupação em todos os momentos. Pela amizade e amor incondicional. E, principalmente, por fazerem parte de mim, e por fazerem de mim o que sou hoje.

À minha irmã, minha companheira de vida, sempre presente, carinhosa e compreensiva. À Elisabete, minha boadrasta, pelo apoio, compreensão e amizade.

Ao meu namorado, Fabricius Maia, por ser uma parte essencial da minha vida... Por todas as conversas sobre ciência e as inúmeras discussões levadas quase sempre até a exaustão! Por dividir a vida, os sonhos e as preocupações comigo!

À minha segunda família, Dora, Rose e Patrícia, por tornarem minha vida mais iluminada.

Aos amigos mais que especiais e importantes pra mim, principalmente Beta, Sussu, Mayrinha, Davi, Cíntia, Mariana, Cris e Cócs, por todos os momentos de felicidade e pelas provas constantes de amizade verdadeira. Pela torcida, pelo companheirismo, pelo amor!

Aos meus companheirinhos, Futrica, Cochicho e a inesperada Catarina, por tornarem minha vida muito mais alegre.

Aos amigos ecólogos da PPG, em especial à Cami, Ceci (trio ternura!), Babi, X-love, Emília, Xexa, Raimundo, Fred e Angelita, pelo companheirismo durante todo o curso, pelos momentos de alegria compartilhados, e momentos ruins divididos, pela amizade e carinho, pela torcida e pelo apoio.

Aos amigos ecofisiologistas do laboratório, Érica, Ju, Bruna, Fred, Davi, Nádia, Cris, Marinho, Lourdes, que tornaram tudo muito mais fácil e mais divertido na vida acadêmica! Agradeço por todas as idéias compartilhadas, os cafezinhos e almoços divididos, a amizade e o carinho de todos. Tenho que agradecer especialmente ao meu grande amigo Davi Rossatto, pelas aventuras nos trabalhos de campo, por todo incentivo e colaboração, pela ajuda inestimável em

todas as etapas dessa dissertação. E ao Fred, por passar 24 horas no campo comigo medindo condutância estomática!

À técnica do Laboratório de Ecologia, Mara Rúbia S. Chaves, pela ajuda nas análises de nutriente foliar. Às alunas de graduação em Engenharia Agrônômica, Mônica e Giselle, pela participação no projeto e pela ajuda em campo.

Aos meus professores, essenciais na minha formação e no meu interesse pela ciência, por serem doadores de conhecimento e de experiências, exemplos de vida.

Principalmente, ao meu orientador Augusto C. Franco, por todo ensinamento transmitido, pelo respeito e caráter e por todas as oportunidades de aprendizado.

Ao professor Mundayatan Haridasan pelo apoio durante toda a minha vida acadêmica, por todas as conversas, pela disposição de ajudar e pelos ensinamentos únicos em minha formação.

A todos os funcionários da RECOR, pelo apoio e estrutura na execução do projeto.

Ao CNPq pelo auxílio financeiro.

Resumo

Para crescer e se reproduzir, as hemiparasitas devem ser bem-sucedidas na competição com as hospedeiras pelos recursos hídricos e nutrientes, tolerar diferenças na composição química da seiva do xilema e competir com a copa dessas pela luz. No cerrado, hemiparasitas também devem lidar com a hiperacumulação de alumínio, que ocorre em algumas famílias de hospedeiras. O objetivo desse estudo foi compreender as diferentes estratégias das plantas hemiparasitas em hospedeiras acumuladoras e não acumuladoras de Al e comparar indivíduos parasitados e não parasitados a fim de verificar os prováveis prejuízos do parasitismo nessas espécies. Para tal, foram medidos diversos parâmetros fisiológicos, visando caracterizar a aquisição de água e nutrientes e assimilação de carbono nesses indivíduos. O estudo foi realizado na Reserva Ecológica do IBGE, em Brasília -DF, onde foram amostrados 15 indivíduos de *Miconia albicans*, espécie acumuladora de Al, sendo 5 deles parasitados com *Phthirusa ovata*, 5 parasitados com *Psittacanthus robustus*, e 5 não parasitados, como controle. Além disso, foram escolhidos 5 indivíduos de *Byrsonima verbascifolia*, uma espécie não-acumuladora de Al, parasitados com *P. ovata* e 5 indivíduos não parasitados. As plantas parasitas apresentaram maiores concentrações foliares de K que as plantas hospedeiras. Houve correlação entre as concentrações foliares das parasitas e das hospedeiras para Ca, Mg, Mn, Cu e Al em pelo menos uma estação. Altas concentrações de Al foram encontradas nas folhas e nas sementes de *P. robustus*. Em *P. ovata*, apesar das altas concentrações de Al nas folhas, quando em hospedeiras acumuladoras, nas sementes não houve acúmulo, indicando que esse metal deva ser provavelmente imobilizado na folha. As plantas hospedeiras apresentaram maior número total de folhas, área foliar específica, maiores taxas de fotossíntese máxima e assimilação de CO₂ em base de massa, fotossíntese bruta, concentração de clorofila, eficiência no uso da água, e valores de potencial hídrico, e menores taxas de respiração que as plantas parasitas. Apesar da diferença entre os valores diários de condutância estomática, não houve diferença entre parasitas e hospedeiras quanto à transpiração foliar nem quanto à condutância estomática em A_{máx}. Também

foi observado uma tendência à respostas coordenadas de fechamento estomático entre as hospedeiras e as hemiparasitas associadas, o que pode indicar o uso conservativo da água de hemiparasitas em habitats com condições de seca. Houve diferença entre *P. ovata* nas distintas hospedeiras, tanto na concentração foliar de Al, como na concentração de Ca e Mg e nas densidades estomáticas, que podem estar relacionadas não à presença do Al, mas às características intrínsecas das hospedeiras. No geral, a presença da parasita não afetou significativamente o desempenho da hospedeira, sendo que indivíduos parasitados e não parasitados não diferiram em termos de concentração de nutrientes, assimilação de CO₂, concentração de clorofila e no potencial hídrico. Uma exceção foram as menores concentrações foliares de nitrogênio e fósforo em *B. verbascifolia* parasitada. Portanto, essa relação mais duradoura e conservativa entre as hospedeiras e as parasita estudadas podem indicar adaptações de tolerância ao parasitismo.

Palavras-chave: hiperacumuladoras, alumínio, plantas parasitas, nutrição mineral, balanço de carbono, uso de água.

Abstract

Hyperaccumulation of metals has been reported in plants for many different ecosystems. In savannas of Brazil, Al-accumulating plants are common in some plant families. Several species of mistletoes are able to grow and reproduce on both Al-accumulating and non-accumulating hosts. The aim of this study was to understand the different strategies of mistletoes on Al-accumulating and no-accumulating hosts and to compare host plants with or without hemiparasites to determine the effects of mistletoes. We measured various physiological parameters that represent water use, nutrient uptake and carbon balance in these individuals. The study was conducted in the IBGE Ecological Reserve, Brasilia -DF, where we sampled 15 individuals of *Miconia albicans*, an Al-accumulator species, which 5 were infected with *Phthirusa ovata*, 5 with *Psittacanthus robustus*, and 5 nonparasitized, as controls. We also sampled *Byrsonima verbascifolia*, a non-Al-accumulating species, 5 individuals infected with *P. ovata* and 5 non-infected. The hemiparasites presented higher K leaf concentrations than host plants. There was a significant correlation between parasites and hosts on leaf concentrations of Ca, Mg, Mn, Cu and Al, at least in one season. Al was found in large quantities in leaves and seeds of *P. robustus*. In *P. ovata*, despite the high Al concentration in the leaves when growing on the Al-accumulating host, there was no accumulation in the seeds, indicating that this metal was probably immobilized in leaf tissue. The hosts had higher number of leaves, specific leaf area, rates of maximum CO₂ assimilation (A_{max}), rates of gross assimilation, chlorophyll concentration, water use efficiency and leaf water potential values, and lower respiration rates than parasitic plants. Despite the differences in daily stomatal conductance values, there was no difference among parasites and its hosts in leaf transpiration or stomatal conductance at A_{max} . There was a tendency of related responses in stomatal closure within hosts and their parasites, which can indicate a conservative use of water of mistletoes in habitats with drought conditions, such Cerrado. Individuals of *P. ovata* in different hosts differed in leaf concentration of Al, as well as in the concentration of Ca and Mg and stomatal density, which may be related not

only to the presence of Al, but by intrinsic characteristics of the host. In general, the presence of parasites did not affect significantly host performance. One exception was higher leaf nitrogen and phosphorus concentrations in non-infected individuals of *B. verbascifolia* relative to infected ones. Therefore, this lasting and conservative relation among hosts and parasites may indicate the development of adaptations that enhance the tolerance to parasitism in Cerrado's hosts.

Keywords: hyperaccumulation, aluminium, mistletoe, mineral nutrition, carbon balance, water use.

1. Introdução

Parasitas podem ser definidos como organismos que completam todo um estágio de sua vida em associação com um hospedeiro e cuja relação beneficia somente o parasita (Norton & Carpenter 1998). Atualmente, existem mais de 3000 espécies descritas de plantas que utilizam o modo de nutrição parasita, porém pouco é conhecido da fisiologia e da bioquímica desses organismos (Stewart & Press 1990). As plantas parasitas são classificadas em hemiparasitas, quando desenvolvem parte aérea com folhas fotossinteticamente ativas, produzindo a seiva elaborada (Norton *et al.* 1997), dependendo das suas hospedeiras apenas para retirar água e nutrientes; ou holoparasitas (parasitas completas) quando necessitam tanto dos nutrientes contidos na seiva do xilema, quanto do floema da hospedeira para sobreviver.

As ervas-de-passarinho, como são conhecidas popularmente as plantas hemiparasitas, crescem em galhos de árvores ou arbustos hospedeiros estabelecendo uma conexão com o xilema deste para retirar água e alguns nutrientes, havendo o desenvolvimento de uma união complexa com o tecido vascular (Kuijt 1969, Tennakoon & Patê 1996). A conexão ocorre essencialmente por uma raiz modificada denominada haustório (Nickrent 2002), que estruturalmente é capaz de fixar, penetrar e transferir solutos da planta hospedeira para a parasita (Riopel & Timko 1995, Calvin & Wilson 2006). Para crescer e se reproduzir, as hemiparasitas devem ser bem-sucedidas na competição por uma parte da água e dos nutrientes das hospedeiras, evitar deficiência nutricional, tolerar diferenças na composição química da seiva do xilema das hospedeiras e competir com a copa das hospedeiras pela luz (Glatzel & Geils 2009).

Em geral, as taxas transpiratórias das hemiparasitas são substancialmente mais altas que a dos seus respectivos hospedeiros (Ullman *et al.* 1985, Stewart & Press 1990), mantendo um gradiente no potencial de água entre a parasita e a hospedeira, que permite o fluxo de nutrientes em direção às plantas parasitas. Espera-se, nesse sentido, uma relação positiva entre a transpiração e o acúmulo de nutriente foliar na hemiparasita bem como uma estreita correlação entre a concentração

de nutrientes nos hospedeiros e nas parasitas associadas (Bannister *et al.* 2002). Estudos recentes mostram que as hemiparasitas se beneficiam tanto absorvendo nitrogênio como carbono de suas hospedeiras (Schulze *et al.* 1991, Marshall *et al.* 1994, Richter *et al.* 1995, Popp & Richter 1998, Bannister & Strong 2001).

Também é sugerido que hemiparasitas exerçam pouco controle estomático para evitar a perda de água, mesmo sob estresse hídrico severo (Ullman *et al.* 1985), uma vez que essas plantas devem garantir o fluxo de água direcional, ao competir pelos recursos hídricos com suas hospedeiras. No entanto, foi observado por Davidson *et al.* (1989) que existe uma resposta estomática direta ao déficit de pressão de vapor atmosférico. Os autores sugerem que existe uma resposta coordenada do fechamento estomático entre hospedeiras e parasitas, que pode ser fundamental para sobrevivência do hospedeiro e, conseqüentemente, da parasita, em situações de relação perene entre os dois associados. Contrastando com esse fato, foi observado por Escher *et al.* (2008) que a hemiparasita *Viscum album* exercia certo controle no fluxo de ABA (ácido abscísico) para o xilema, conseguindo manter os estômatos abertos mesmo sob estresse hídrico simulado com altas concentrações de ABA.

As respostas das hospedeiras à infecção variam entre crescimento completamente anormal até a quase ausência de sintomas visíveis (Stewart & Press 1990). Os efeitos no crescimento dos hospedeiros pode ser devastador ou parasitas também podem viver por décadas com suas hospedeiras, causando pouco dano aparente (Schulze & Ehleringer 1984). Com a infecção, as hemiparasitas podem alterar tanto o crescimento, como a reprodução, a forma e a fisiologia, além de poder reduzir significativamente o desempenho das hospedeiras (Press *et al.* 1988; Howell & Mathiasen 2004). Além destes efeitos, as hemiparasitas têm uma significativa influência na ecologia da comunidade vegetal, como fonte de alimento para avifauna, e pelos seus efeitos na dinâmica temporal da comunidade, ao enfraquecer suas hospedeiras e muitas vezes as levando à morte (Reid *et al.* 1994). Essa influência pode afetar o balanço entre as espécies hospedeiras e não-hospedeiras, levando a mudanças na estrutura da comunidade como um todo e na dinâmica das populações

envolvidas. Dessa forma, as plantas parasitas podem ser consideradas espécies-chave, uma vez que agem na dinâmica da comunidade (Press & Phoenix 2005), e também espécies engenheiras, alterando o ambiente físico de forma geral (Jones *et al.* 1994).

Hemiparasitas constituem um grupo polifilético de plantas, compreendendo mais de 1300 espécies em diversos habitats por todos os continentes com exceção da Antártida. No Brasil, essas plantas pertencem a famílias Loranthaceae e Santalaceae (Judd *et al.* 2009). A família Loranthaceae, que representa a maior parte das espécies hemiparasitas (aproximadamente 940 espécies em 75 gêneros), é bem distribuída por todo o mundo (Watson & Dallwitz 1992, Nickrent 2002).

A maior parte dos estudos com hemiparasitas no Cerrado foca na distribuição, especificidade ou dispersão de sementes (Cazetta & Galetti 2007, Monteiro *et al.* 1992) e pouca ênfase é dada à fisiologia dessas plantas. Em um dos poucos estudos publicados, Lüttge *et al.* (1998), estudando as plantas hemiparasitas do Cerrado e suas respectivas hospedeiras, constataram que *Phthirusa ovata* (Pohl) Eichler apresenta altas concentrações de alumínio nas folhas quando crescem em hospedeiras acumuladoras de Al e, quando hospedeiras são não acumuladoras, a hemiparasita não apresenta concentrações elevadas de Al.

Como o fluxo de nutrientes ocorre predominantemente da hospedeira para parasita, enquanto as hospedeiras ciclam os nutrientes como potássio e fósforo entre xilema e floema (Ernst 1990), parasitas não compartilham seus nutrientes com a hospedeira. O desafio para essas parasitas é, então, não só de evitar deficiência mineral, mas também de lidar com excesso e quantidades desproporcionais de nutrientes, especialmente potássio (Glatzel & Geils 2009). Há evidências de que essas parasitas conseguem lidar bem com excesso ou desproporções nutricionais, como quando ocorrem em hospedeiras crescendo em solos salinos (Goldstein *et al.* 1989, Orozco *et al.* 1990). No entanto, existem poucos estudos que relatam como essas parasitas se comportam em hospedeiras hiperacumuladoras de metais, como o Al.

O alumínio é um dos elementos minerais mais abundantes no solo, compreendendo aproximadamente 7% do mesmo. Nos solos neutros ou levemente ácidos, o Al se encontra indisponível para as plantas, de forma insolúvel, formando complexos estáveis com silício ou oxigênio. Em solos ácidos (pH em torno de 5,0), o alumínio solubiliza e torna-se disponível para as plantas na solução do solo. Os solos do Cerrado são antigos e foram expostos a um período geologicamente longo de intensa lixiviação, que levou a um empobrecimento nutricional e uma elevada acidez, com o pH podendo variar de menos de 4 a pouco mais de 5. Esta forte acidez torna esses solos propensos à toxidez por Al para a maioria das plantas de cultivos agrícolas.

A maioria das plantas acumuladoras de alumínio ocorre nos trópicos úmidos ou nas savanas, onde os solos são ácidos e a disponibilidade de Al é alta. Assim, essas espécies desenvolveram estratégias de tolerância a esse elemento, que, em altas concentrações, é tóxico para a maioria das plantas cultivadas. Entre essas estratégias, existem aquelas que envolvem mecanismos de exclusão do Al da raiz, de forma que as concentrações foliares são bem menores que as concentrações de na rizosfera (Kochian 1995). A acumulação é uma estratégia mais incomum, onde são encontradas altas concentrações de Al nos tecidos vegetais. As plantas classificadas como acumuladoras de Al, são aquelas que, por definição, acumulam em suas folhas mais de 1000 mg kg⁻¹ (Chenery 1948). As famílias mais características dentre as acumuladoras de Al são Rubiaceae, Melastomataceae e Vochysiaceae (Chenery 1948, Jansen *et al.* 2002a,b).

Goodland (1971) foi o primeiro autor que sugeriu a teoria do oligotrofismo aluminotóxico, relacionando as características escleromorfias da vegetação do Cerrado com uma possível toxidez causada pelo elevado conteúdo de alumínio nos solos, já que os sintomas podem ser parecidos com deficiência nutricional. Baseado em trabalhos anteriores realizados na Austrália (Webb 1954) e em outras partes do mundo com plantas acumuladoras de alumínio (Hutchinson 1943, Chenery 1948), Goodland sugeriu que plantas de algumas famílias do Cerrado poderiam acumular esse nutriente em suas folhas.

No entanto, foi Haridasan (1982) quem comprovou a existência de espécies acumuladoras nas famílias Vochysiaceae, (*Qualea grandiflora* Mart., *Q. parviflora* Mart., *Q. multiflora* Mart., *Vochysia thyrsoidea* Pohl, *V. elliptica* Mart.) Melastomataceae (*Miconia ferruginata* DC., *M. pohliana* Cogn.) e Rubiaceae (*Palicourea rigida* Kunth) no cerrado, medindo concentrações foliares de Al e de nutrientes essenciais em todas as espécies arbóreas e herbáceas de uma parcela de 50 m x 10 m em um cerrado *sensu stricto* na Fazenda Água Limpa – Distrito Federal. Além disso, verificou que a acumulação de Al não prejudica a absorção dos demais nutrientes essenciais pelas plantas (Haridasan *et al.* 1987), já que foi encontrada uma correlação positiva entre a concentração de Al e alguns cátions (Ca, Mg e Zn).

A importância das espécies acumuladoras de Al nas fitofisionomias de cerrado tornou-se evidente com os trabalhos de Ribeiro (1983), Haridasan (1987) e Haridasan e Araújo (1988). Nesses estudos, as espécies acumuladoras de alumínio atingiram valores de até 43,1% de índice de valor de importância (IVI), que é o somatório da densidade, dominância e frequência da espécie em uma determinada área (Haridasan & Araújo 1988). Em solos calcários, Haridasan e Araújo (1988) obtiveram IVI de 11,7% demonstrando que algumas espécies acumuladoras de Al ocorrem também em solos de pH elevado, e ainda assim acumulam altas concentrações de Al nas suas folhas, como a espécie típica de solos mesotróficos *Callisthene fasciculata* Mart. (Vochysiaceae), apresentando 3314 ppm de Al nas folhas. A adição de calcário em solos ácidos também não resultou na diminuição da concentração de Al nas folhas de espécies nativas acumuladoras, como em *Miconia albicans* (Sw.) Triana (Haridasan *et al.* 1997).

Algumas espécies do cerrado mostraram baixo desempenho na ausência de Al, como *Miconia albicans* (Haridasan 1988) e *Vochysia thyrsoidea* (Machado 1985), apresentando sintomas de deficiência nutricional (folhas cloróticas e necróticas e desenvolvimento anormal) quando submetidas a um substrato calcário, com pH mais alcalino. Os autores ainda observaram que, quando transplantadas para solos ácidos, as mudas recuperaram seu crescimento normal, sendo que a única diferença da situação anterior era a concentração foliar de Al. Portanto, além de não

prejudicar o desenvolvimento, o Al parece desempenhar alguma função específica no metabolismo dessas plantas, ainda não descrita.

As espécies com a capacidade de acumular Al nos tecidos desenvolveram meios de detoxificação interna, ainda pouco estudados (Ma *et al.* 1997). A complexação do Al com ligantes orgânicos (Nagata *et al.* 1992, Ma *et al.* 1997, Watanabe *et al.* 1998a) é um dos processos mais associados para detoxificação interna de Al pelas espécies acumuladoras (Ma *et al.* 2001, Watanabe & Osaki 2002). Ma *et al.* (1997) verificaram que a acumulação desse elemento nas folhas de *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. ocorre na forma de complexo Al-citrato, que, por ser um composto muito estável (em pH 7,0) reduziria a atividade do Al, impossibilitando a ocorrência de injúrias no citosol. Shen *et al.* (2002) encontraram que 80% do Al no protoplasto das folhas ocorria na forma de complexos de oxalato de alumínio em indivíduos de *Fagopyrum esculentum* Moench enquanto Ma & Hiradate (2000) encontraram complexo Al-citrato no xilema da mesma espécie.

A compartimentalização do Al em diferentes sítios nos tecidos foliares também é sugerida (Ma *et al.* 2001, Watanabe & Osaki 2002), e pode ocorrer com acúmulo de íons Al^{3+} nos vacúolos e tecidos foliares, de forma que não haja interferência no metabolismo celular. Al foi encontrado na epiderme das folhas de *P. rigida* (Haridasan *et al.* 1986) e *Faramea marginata* Cham. (Matsumoto *et al.* 1976), sugerindo que a compartimentalização seria responsável pela detoxificação, já que a epiderme não participa diretamente da fotossíntese. Embora Britez (2002) não tenha encontrado Al no floema da acumuladora *F. marginata*, Haridasan *et al.* (1986) observaram que o Al era transportado livremente das folhas para outras partes de *V. thyrsoidea*, como para as sementes, através do floema. Ainda são inexistentes estudos das formas de transporte de Al no floema.

Além desses estudos fisiológicos, as acumuladoras de Al vêm sendo estudadas de ponto de vista ecológico, principalmente devido a questões ainda não esclarecidas sobre as conseqüências e importância que possivelmente essas espécies desempenham em solos ácidos. Ao contrário, muitos estudos sobre a toxicidade do Al são voltados à pesquisa agrônômica e poucas pesquisas são

dedicadas a elucidar o funcionamento das estratégias desenvolvidas por plantas resistentes, tolerantes ou acumuladoras para lidar fisiologicamente com esse metal (Watanabe & Osaki 2002).

Estudos sobre a dinâmica de acumulação de elementos nas folhas podem colaborar de maneira significativa para o nosso entendimento do ecossistema como um todo, ou até dos processos em escala global (Grime *et al.* 1997, Reich 2005), uma vez que essa acumulação de elementos nas folhas suporta a produtividade e a diversidade das comunidades e dos ecossistemas (Grime *et al.* 1997).

Hemiparasitas e suas hospedeiras podem ser usadas como modelos para analisar as conexões entre metabolismo de carbono e as relações hídricas e nutricionais, uma vez que existem características particulares nesse sistema, com o compartilhamento de uma mesma fonte de água e nutrientes. Mesmo que as espécies tenham mecanismos próprios de regulação metabólica, cada resposta individual vai afetar o funcionamento do sistema como um todo (Glatzel 1983).

Nesse sentido, o objetivo desse estudo foi compreender o comportamento das plantas hemiparasitas em hospedeiras acumuladoras e não acumuladoras de Al, investigando os seguintes parâmetros: concentração de nutrientes e alumínio, trocas gasosas, concentração de clorofila e carotenóides, e relações hídricas. Além disso, o estudo objetiva também, a comparação entre indivíduos parasitados e não parasitados para verificar os prováveis prejuízos do parasitismo nessas espécies.

2. Hipóteses

Indivíduos de *Phthirusa ovata* (Pohl) Eichler sobre hospedeiras acumuladoras (*Miconia albicans* (Sw.) Triana) e não-acumuladoras de Al (*Byrsonima verbascifolia* Rich), que apresentam concentrações contrastantes desse elemento nas suas folhas, devem se diferenciar nos parâmetros fisiológicos analisados.

A acumulação de Al nas plantas deve ocorrer em todos os órgãos nas hemiparasitas crescendo sobre hospedeiras acumuladoras. Por outro lado, em hospedeiras não acumuladoras, as hemiparasitas não vão apresentar altas concentrações de Al em nenhum dos órgãos.

A presença da parasita (*Phthirusa ovata* e *Psittacanthus robustus* Mart.) afeta negativamente o desempenho da hospedeira (*M. albicans* e *B. verbascifolia*) por competir pelos recursos (água e nutrientes) obtidos pela hospedeira.

Hospedeiras e parasitas associadas não se diferenciam em termos nutricionais, em termos de relações hídricas ou de assimilação de carbono, uma vez que ambas integram um mesmo sistema físico.

3. Material e Métodos

O estudo foi realizado na Reserva Ecológica do Roncador do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (RECOR/IBGE), que se localiza a 35km ao sul de Brasília-DF. O local faz parte da Área de Proteção Ambiental Gama-Cabeça de Veado, que possui um total de 10.000

hectares de área contínua protegida. A área de estudo está representada na Figura 1 e corresponde a uma área de cerrado sentido restrito típico. O clima da região é sazonal, com a estação chuvosa e a estação seca bem definidas. A estação chuvosa começa em Setembro ou Outubro e se prolonga até Abril ou Maio. A estação seca geralmente começa em Maio e termina em Setembro. Os meses de Junho, Julho e Agosto são os mais secos, constituindo um período de déficits hídricos na maioria dos solos (RECOR).

Foram escolhidos 15 indivíduos de *Miconia albicans*, espécie acumuladora de AI, sendo 5 deles parasitados com *Phthirusa ovata*, 5 parasitados com *Psittacanthus robustus*, e 5 não parasitados, como controle. Além disso, foram marcados 5 indivíduos de *Byrsonima verbascifolia*, uma espécie não-acumuladora de AI, parasitados também com *P. ovata* e 5 indivíduos não parasitados, também como controle. As fotos das espécies estudadas encontram-se no ANEXO I.

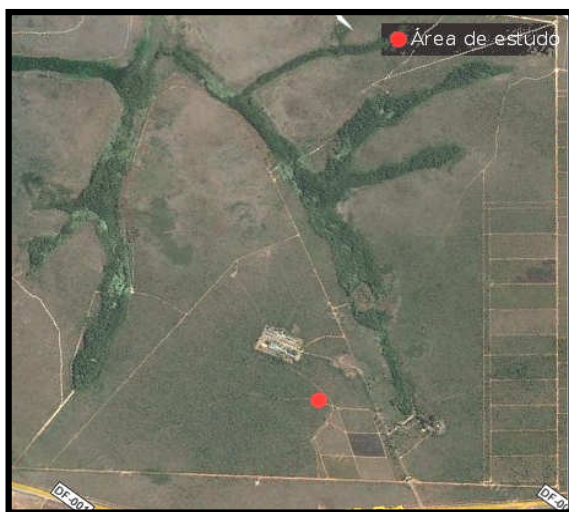


Figura 1. Localização da área de estudo na Reserva Ecológica do IBGE (coordenadas geográficas 15° 56' 41" S e 47° 53' 07"W), Distrito Federal (Google Earth).

3.1. Parâmetros fisiológicos

Para comparar o desempenho fisiológico, foram medidos no auge da estação seca (Agosto/2009) e no auge da estação chuvosa (Janeiro/2009), 5 indivíduos de hospedeiras e suas respectivas hemiparasitas, tanto acumuladoras como não acumuladoras, bem como no mesmo número de indivíduos de mesmas espécies não parasitados, para comparação.

3.1.1. Potencial hídrico foliar

As medidas de potencial hídrico foram realizadas antes do nascer do sol e ao meio-dia. A folha foi cortada no pecíolo, e o potencial hídrico foliar (ψ) foi medido, em campo, com uma bomba de pressão de Schölander (PMS, Corvallis, OR) (Shölander 1965).

3.1.2. Concentração de clorofila

Com um furador foliar, um disco de 0,2 cm de diâmetro foi retirado do limbo foliar e colocado em um tubo de microcentrífuga (Eppendorffe) âmbar contendo 2 ml de DMF (N, N-dimetil formamida - $\text{HCON}(\text{CH}_3)_2$ - da Vetec). O tubo foi envolvido em papel alumínio e colocado em uma caixa de isopor contendo gelo. Depois de coletadas em campo, as amostras foram transportadas para o Laboratório de Fisiologia Vegetal da UnB, onde o material permaneceu a 4°C por 42 horas em uma geladeira. Ao término desse tempo foi lida a absorbância dos extratos nos comprimentos de onda luminosa de 663,8, 646,8 e 480 nm, utilizando-se um espectrofotômetro Genesys 2, da Thermo Spectronic. Com esses valores de absorbância, foram calculadas as concentrações de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total (*a+b*) e carotenóides, segundo Wellburn (1994). A partir dos valores obtidos para clorofilas, calculou-se ainda a razão clorofila *a*/clorofila *b*.

3.1.3. Trocas gasosas, eficiência intrínseca de uso de água e características estomáticas

As avaliações de temperatura foliar (T_{foliar}), condutância estomática (G_s), capacidade fotossintética máxima (A_{max}) e transpiração (E), foram feitas em 3 folhas maduras de cada indivíduo, através do aparelho IRGA-LCi (ADC BioScientific *Ltd.*). A capacidade fotossintética máxima foi obtida acoplando-se ao aparelho uma fonte de luz dicrótica (12v 20w) que lançou sobre a folha $1260 \mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ de DFF (densidade de fótons na faixa fotossinteticamente ativa, de 400 a 700nm), que mostrou-se suficiente para saturar o aparato fotossintético (Franco & Lüttge 2002). As medidas foram tomadas sempre durante o período das 8:00 e 11:30 da manhã, com o intuito de evitar os baixos valores de déficit de pressão de vapor de água no início da manhã quando frequentemente ocorre a deposição de orvalho nas folhas e seus altos valores após o meio dia, que resultam em um fechamento estomático em muitas espécies do cerrado (Prado & Moraes 1997).

Também foram realizadas medições de respiração no escuro, cobrindo-se a câmara do IRGA com um papel alumínio e esperando a estabilização dos valores. Uma curva diária de condutância estomática foi obtida com o uso de um porômetro AP4 fabricado pela Delta-T-Devices Ltd. As medidas foram realizadas a cada duas horas, começando às 8:00h da manhã e finalizando às 16:00h, com um total de 5 medidas durante o dia.

Também foram calculados a eficiência do uso da água (EUA), dividindo-se A_{max} por E e a eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), dividindo-se A_{max} por G_s (Larcher 2000). Os valores de fotossíntese em base de área (A_{max}) foram transformados em base de massa (A_{massa}) dividindo-se o valor de A_{max} por 0,1 vezes a AFE (devido às unidades obtidas: $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para fotossíntese e $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$ para área foliar específica).

Nas plantas hemiparasitas, para a determinação da densidade estomática e o comprimento das células-guarda, foram montadas lâminas histoquímicas com a epiderme dissociada a partir da inserção dos cortes das folhas das hemiparasitas em solução de ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio (1:1) (modificada de Franklin 1945). Após a epiderme dissociada, as lâminas semi-

permanentes foram coradas com safranina e montadas com glicerina. As imagens foram fotografadas em microscópio óptico (Modelo Olympus CX31) acoplado a câmara digital (Modelo Olympus C-7070) para captura de imagens que foram analisadas pelo software Image Pro-Plus. Os parâmetros analisados foram: densidade estomática, comprimento das células-guarda estomáticas, o diâmetro equatorial dos estômatos, aqui denominado de largura dos estômatos. O número de medidas do tamanho dos estômatos foi de 250 para cada indivíduo amostrado, utilizando 20 campos por folha amostrada na lente objetiva de 10x. Para análise da densidade estomática foram tomados, para cada folha coletada, 20 campos na lente objetiva de 10x.

Foram realizadas também correlações entre os parâmetros anatômicos analisados com os valores médios de condutância estomática e transpiração encontrados, para os mesmos indivíduos em que se coletou as folhas para a análise anatômica.

3.1.4. Área foliar específica e concentração de nutrientes e Al nos órgãos vegetais (folha, caule, semente)

Três folhas de cada indivíduo foram coletadas e levadas imediatamente para o laboratório, onde tiveram as imagens digitalizadas em *scanner*, e as áreas calculadas através do programa Image J 1.42 (Rasband 1997). As folhas foram lavadas com água destilada, colocadas na estufa a 70°C e pesadas após a completa secagem em uma balança de precisão ($\pm 0,0001$ g). A área foliar específica foi calculada então, a partir da razão entre a área foliar e a massa seca das folhas de cada indivíduo.

O mesmo material vegetal foi utilizado para a determinação da concentração de nutrientes foliar. Três ramos de cada indivíduo foram coletados e secos em estufa até atingirem massa constante. Como apenas dois indivíduos de hemiparasita em cada hospedeira frutificaram, foi coletado material proveniente destes para análise de nutrientes nas sementes, e também levados à estufa até atingir massa constante. Todo o material seco foi moído em moinho tipo Wiley ou no moinho de bola a fim de um maior aproveitamento do material. As concentrações foliares de P, K, Ca, Mg, Mn, Cu, Zn, Fe e Al foram determinadas a partir da digestão em mistura triácida, com

proporção de 10:1:2 de ácido nítrico, sulfúrico e perclórico. Para o P, utilizou-se vanadomolibdato de amônia para determinação por colorimetria, a 410nm. Para os demais nutrientes, o método utilizado foi espectrofotometria de absorção atômica ou emissão de chama. No caso do N, a concentração foliar foi determinada por meio da digestão e destilação de micro-Kjeldahl, baseado em hidrólise e posterior destilação da amostra (Allen 1989).

3.2. Localização do Al no limbo foliar das hemiparasitas

Com o objetivo de investigar os sítios de acumulação de Al em tecidos foliares das plantas hemiparasitas estudadas, foram amostrados cortes do limbo foliar tanto de hemiparasitas crescendo sobre acumuladoras de Al, como sobre não-acumuladoras. O processamento e análise do material foram realizados no Laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade de Brasília. As amostras coletadas foram imediatamente fixadas em solução de formaldeído: ácido acético: álcool etílico 70% – F.A.A. (Johansen 1940) e, em seguida, desidratadas e estocadas em etanol 70%. Foram feitos cortes transversais de aproximadamente 10µm de espessura, corados com solução de hematoxilina (2,0g de hematoxilina + 0,2g de IO₃K por litro de solução) por cerca de 40 minutos. Hematoxilina (Vetec) é um corante orgânico, de caráter básico, que desenvolve uma cor azul-turquesa quando complexado com Al (Baker 1962). As lâminas foram analisadas e fotografadas em microscópio óptico (Modelo Olympus CX31) acoplado a câmara digital (Modelo Olympus C-7070) para captura de imagens. A localização do alumínio foi determinada pela coloração dos tecidos com cor púrpura. Também foram realizados testes para detectar a presença de amido com solução de Lugol (Johansen 1940).

3.3. Análises estatísticas

Todos os dados foram analisados utilizando o software R versão 2.3 e o software STATISTICA versão 6.0. A normalidade dos dados foi testada com o teste de Shapiro-Wilk, apropriado para tamanhos amostrais pequenos. As médias entre os tratamentos foram comparadas

por análises de variância (ANOVA's) e teste post-hoc de Tukey, considerando diferenças significativas com um nível de probabilidade $p < 0,05$. Para comparação entre a estação chuvosa e a seca foram feitas ANOVA's de medidas repetidas. Para verificar as relações entre os parâmetros, foram realizadas regressões lineares. Os gráficos foram feitos utilizando o programa SigmaPlot versão 11.0.

4. Resultados e Discussão

4.1. Nutrientes

Knutson (1979) sugeriu que o parasitismo poderia induzir deficiência de nitrogênio nas hospedeiras, que seria responsável por boa parte dos sintomas da infecção. Nesse estudo, foram encontradas diferenças na concentração foliar de nitrogênio entre indivíduos parasitados e livres de parasita apenas para *B. verbascifolia* (Figura 2), sendo encontrado o maior valor em indivíduos não parasitados e os menores, em indivíduos parasitados. Apesar disso, existem poucas evidências de indução de deficiência de N por parasitas nos tecidos das hospedeiras (Stewart & Press 1990). Em um estudo com *Striga hermonthica*, não foram encontradas diferenças nas concentrações foliares de N entre plantas infectadas e não-infectadas (Graves *et al.* 1990). Para essa espécie, também foram encontradas maiores concentrações de P nas plantas livres de parasitas (controles) em relação aos indivíduos parasitados (Figura 2). No presente estudo, as hemiparasitas aparentemente exerceram uma influência negativa na assimilação de N e P em *B. verbascifolia*, provavelmente por competirem diretamente por esse recurso, que é limitante nos solos do Cerrado (Furley & Ratter 1988). O mesmo não aconteceu com *M. albicans* em que plantas parasitadas e não parasitadas apresentaram concentrações foliares similares de N e P em ambas as estações (Figura 3).

Segundo Ehleringer *et al.* (1986), as plantas parasitas conseguem manter uma concentração de nitrogênio foliar similar à dos seus hospedeiros. Isso devido a altas taxas de transpiração e maior condutância estomática (Luttge *et al.* 1998, Pennings & Callaway 2002), que as permite extraírem uma quantidade suficiente de nitrogênio do xilema dos seus hospedeiros. Por isso, foi sugerido que a aquisição de N é um fator chave na regulação dos processos de transporte entre hospedeiras e parasitas (Schulze *et al.* 1984 Schulze & Ehleringer 1984). *P. ovata* apresentou respostas contrastantes, nos dois hospedeiros. Enquanto em *B. verbascifolia*, a parasita apresentou maiores valores que a hospedeira, em termos de concentração foliar de N (Figura 2), o mesmo não ocorreu

em *M. albicans*. Neste caso, em ambas as estações foi verificada uma diferença significativa na concentração de N entre *P. ovata* e sua hospedeira, *M. albicans*, com a parasita apresentando menores valores (Figura 3). Na seca, o mesmo padrão foi apresentado também por *P. robustus* (Figura 3). A parasita pode não conseguir manter uma taxa de transpiração suficiente para extrair quantidade equivalente de nitrogênio especialmente com o déficit hídrico da seca. Bannister *et al.* (2002) também encontraram menores concentrações de N nas hemiparasitas, mas não houve efeito da sazonalidade. Wang *et al.* (2007) não encontraram diferenças entre a concentração foliar de N em *Acacia mellifera* e nas hemiparasitas, mas as hospedeiras apresentaram valores em geral, superiores as parasitas.

Entre as estações, houve diferença entre as concentrações de N, P, K, Mg, Mn, Zn e Al, com maiores concentrações na estação chuvosa. Ou seja, apenas Ca, Fe e Cu, de todos elementos analisados, não apresentaram diferença sazonal (Figura 3 e 5).

A resposta das parasitas dependeu não só do hospedeiro associado, mas também do nutriente analisado. Em *B. verbascifolia*, a parasita apresentou diferença na concentração foliar de N e K, com valores superiores (Figura 2). Em *M. albicans*, tanto para seca como para chuva, houve diferença entre a hospedeira e as parasitas associadas, com as parasitas apresentando maiores valores de P, K, Cu, em ambas as estações (Figuras 3 e 5). Em contraste, as parasitas em *M. albicans*, apresentaram menores concentrações de Fe e Zn (Figura 5). Não houve diferença entre as parasitas e *M. albicans* para concentrações foliares de Ca, Mg, Mn e Al (Figuras 3 e 5).

Bannister *et al.* (2002) também encontraram maiores concentrações de P e K e não encontraram diferenças para Ca e Mg nas espécies estudadas de hemiparasitas em comparação com as hospedeiras, na Nova Zelândia. Lamont & Southall (1982) encontraram concentrações de Cu, Mg, Na e Zn maiores nas hemiparasitas, em comparação às hospedeiras.

Para K é normal encontrar maiores concentrações foliares nas parasitas (Glatzel & Geils 2009, Lamont & Southall 1982, Schulze *et al.* 1984). Uma explicação para isso é a assimilação ativa desses elementos, que seriam importantes para osmolaridade e controle estomático (Lamont &

Southall 1982, Lamont 1983). Uma hipótese alternativa seria que esse padrão compõe apenas uma consequência inevitável do hábito parasita, uma vez que não há conexões ativas entre o floema da parasita com a hospedeira. Ou seja, isso ocorre devido a impossibilidade de retranslocação de íons móveis do floema da parasita para a hospedeira (Glatzel 1983, Glatzel & Geils 2009).

As concentrações foliares de Ca e Mg foram superiores em *P. ovata* crescendo em *B. verbascifolia*, quando comparadas com *P. ovata* em *M. albicans* em ambas estações (ANOVA: Fchuva = 5,60; Fseca = 13,51; $p < 0,05$). Essa diferença pode ter causas diversas que não permitem afirmar consistentemente que se deva à ausência de alumínio, podendo ser apenas reflexo das concentrações destes nutrientes nas hospedeiras. Isso pode ocorrer devido a diferenças na absorção de nutrientes, que estão relacionadas a características intrínsecas de cada espécie, como fases fenológicas diferentes (Malavolta 1980), ou peculiaridades do metabolismo (Garofalo 2001, Moraes 1994, Ribeiro 1983), entre outros.

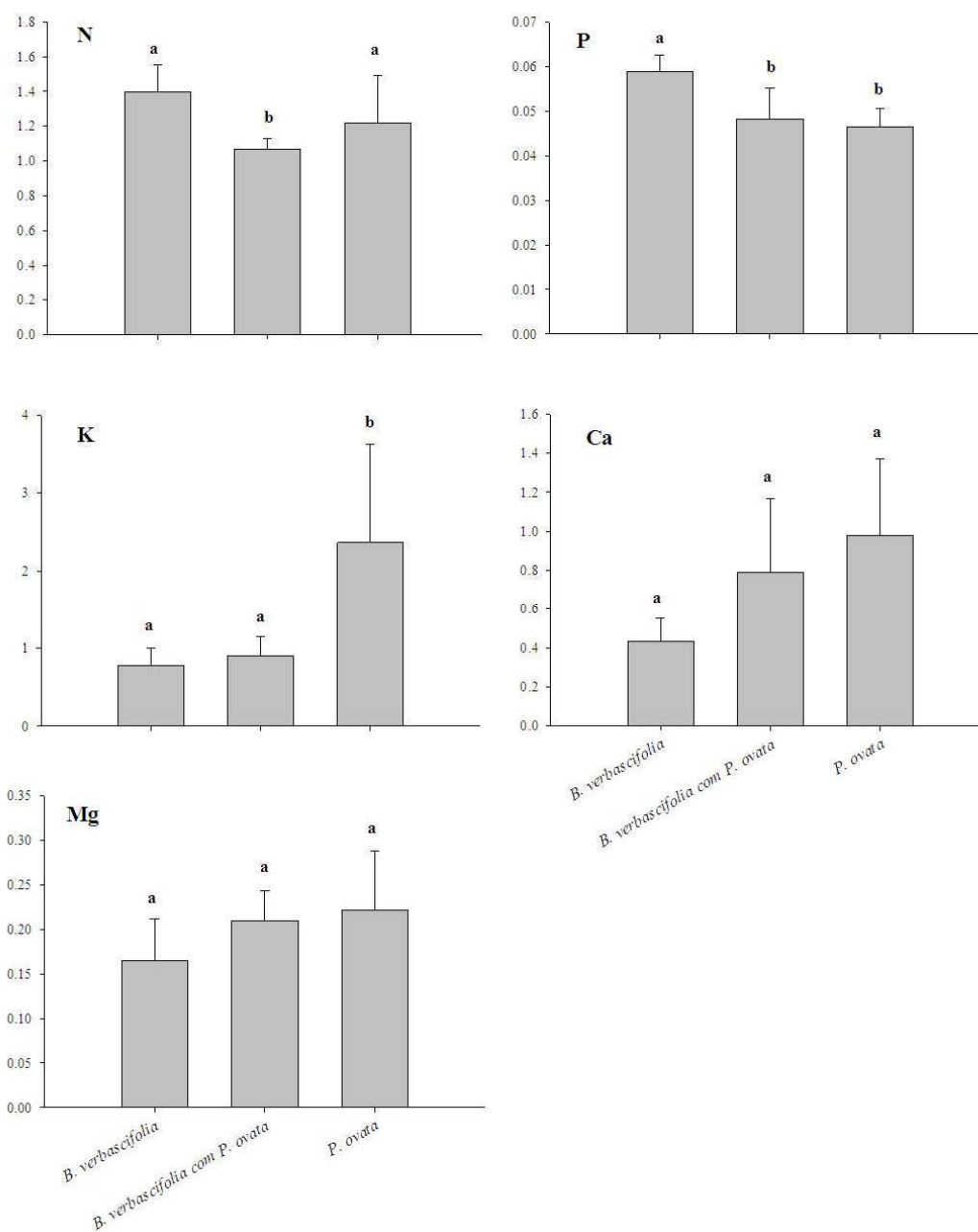


Figura 2. Concentração foliar de macronutrientes (g kg⁻¹) para *B. verbascifolia* e parasita associada na estação chuvosa (barras cinza). Não houve medida na estação seca devido à ausência de folhas de *B. verbascifolia* para coleta. Barras representam o desvio padrão. Diferentes letras minúsculas representam diferenças significativas pelo teste de Tukey (p<0,05). Os valores da ANOVA encontram-se no ANEXO III.

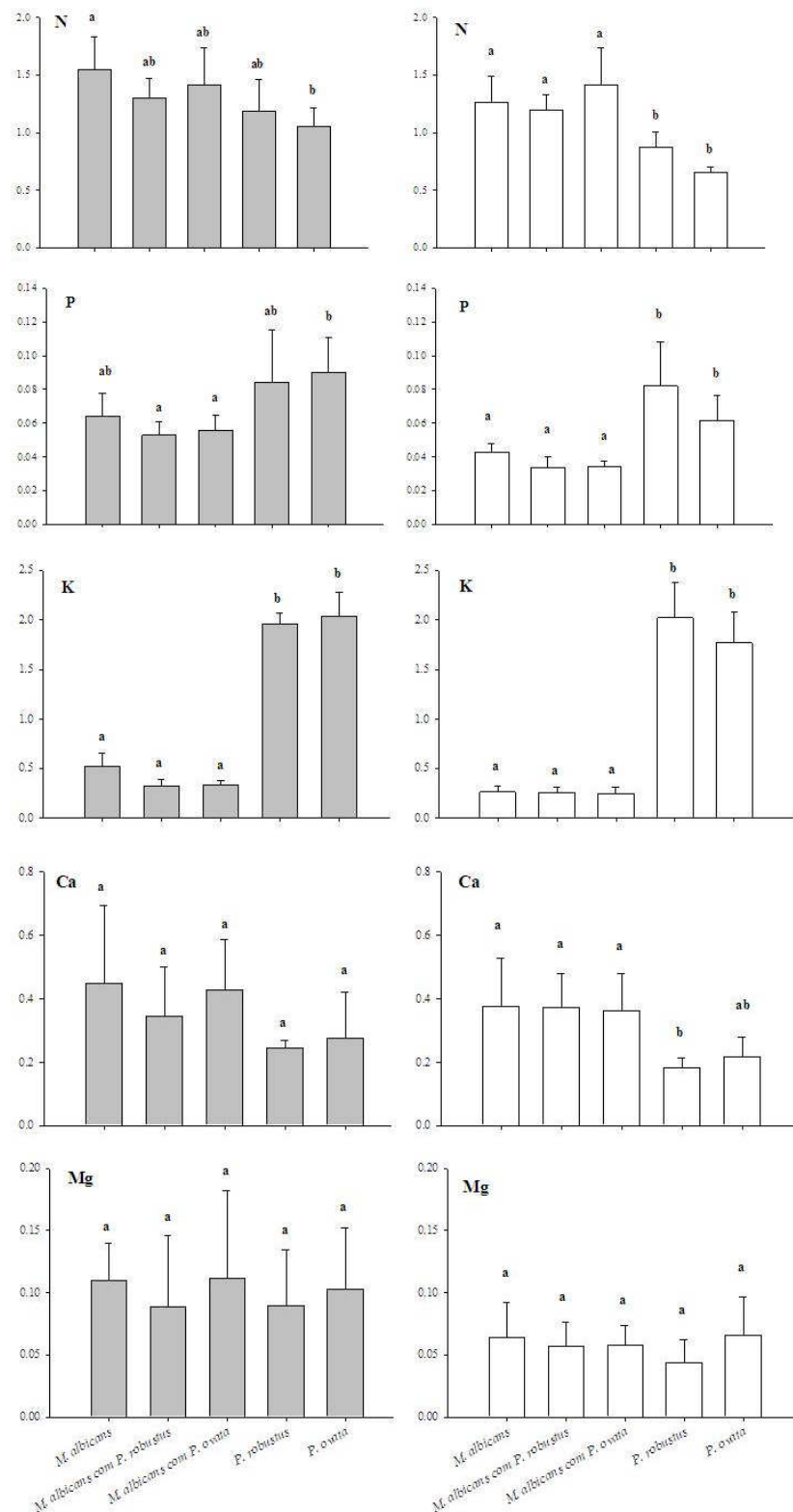


Figura 3. Concentração foliar de macronutrientes (g kg^{-1}) para *M. albicans* e parasitas associadas na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas). Barras representam o desvio padrão. Diferentes letras minúsculas representam diferenças significativas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Os valores da ANOVA encontram-se no ANEXO II.

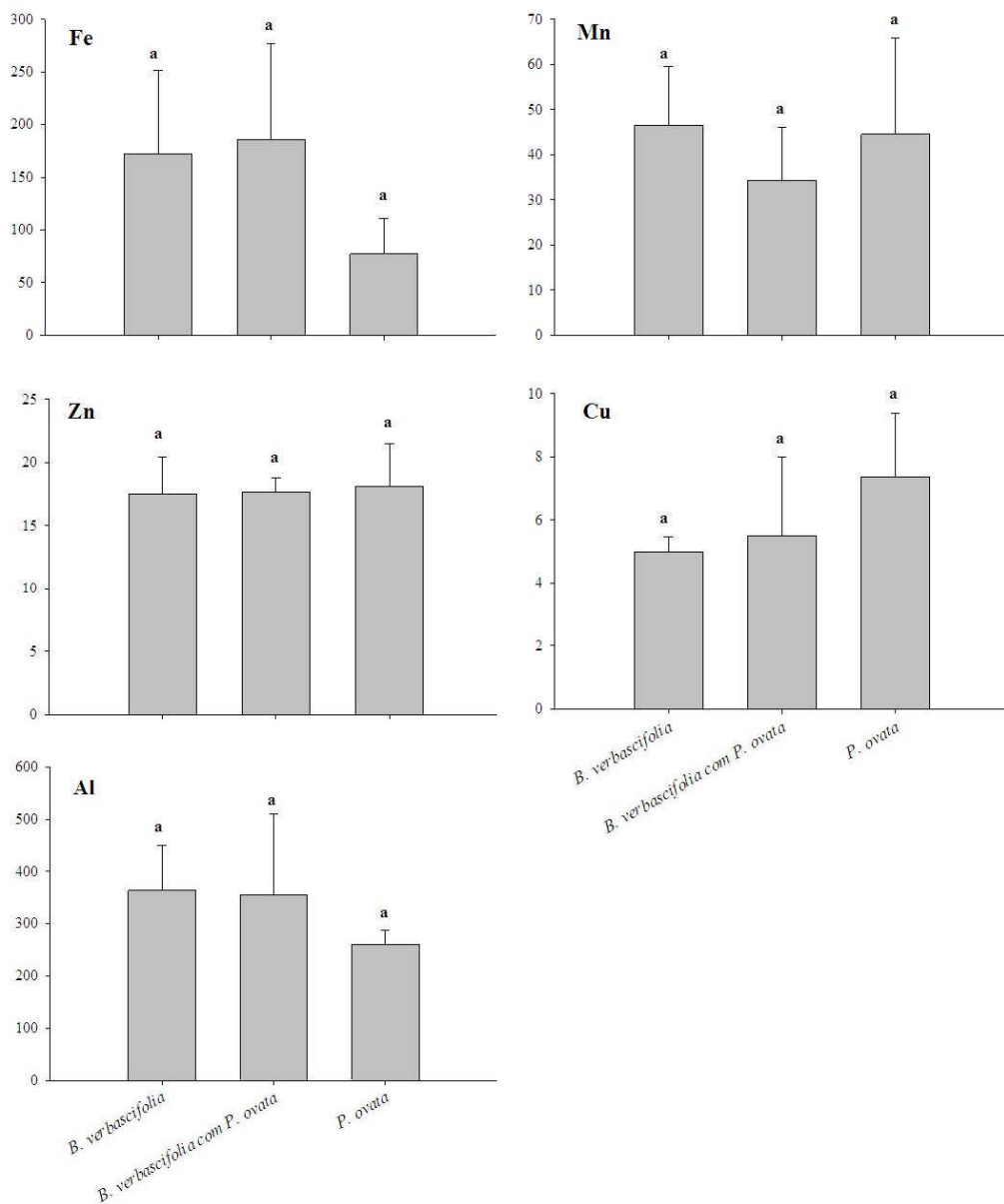


Figura 4. Concentração foliar de micronutrientes e Alumínio (mg kg⁻¹) para *B. verbascifolia* e parasita associada na estação chuvosa (barras cinza). Não houve medida na estação seca devido à ausência de folhas de *B. verbascifolia* para coleta. Barras representam o desvio padrão. Diferentes letras minúsculas representam diferenças significativas pelo teste de Tukey (p<0,05). Os valores da ANOVA encontram-se no ANEXO III.

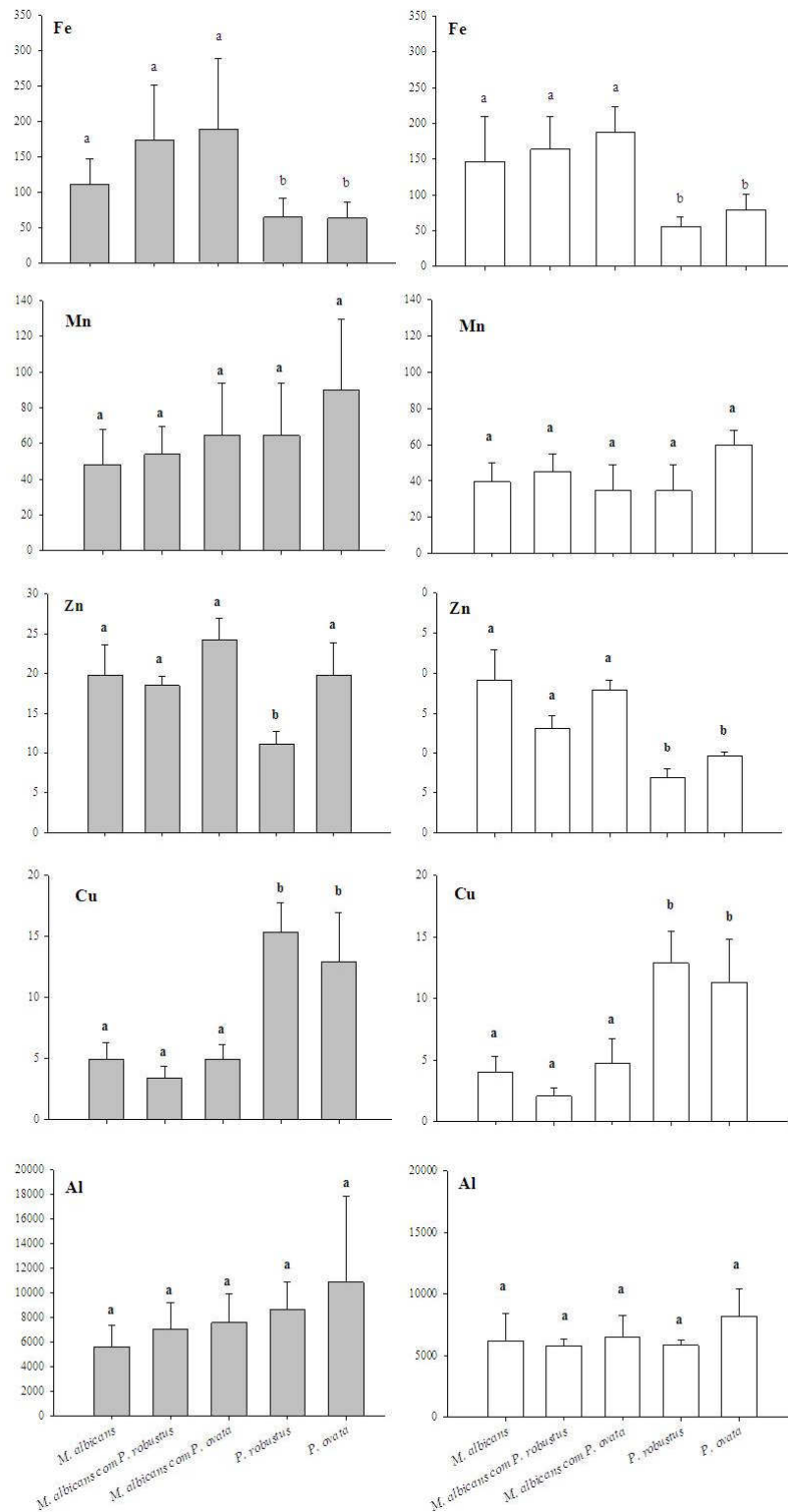
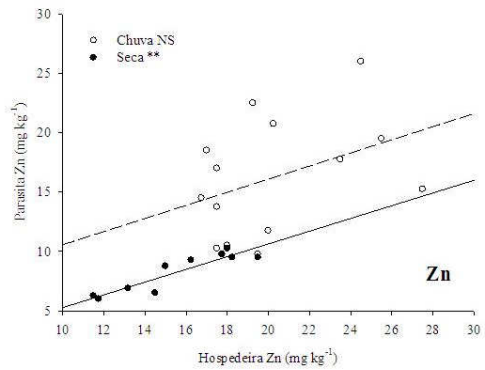
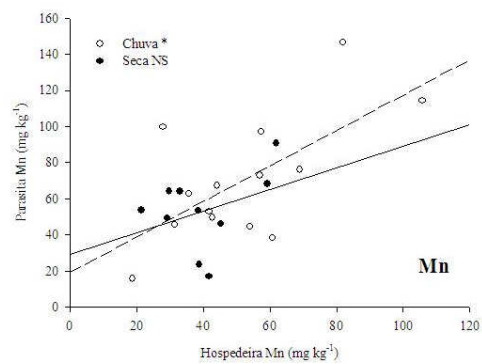
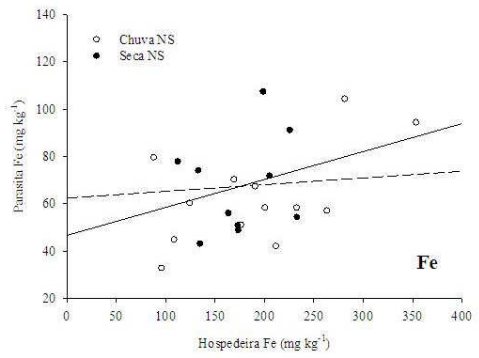
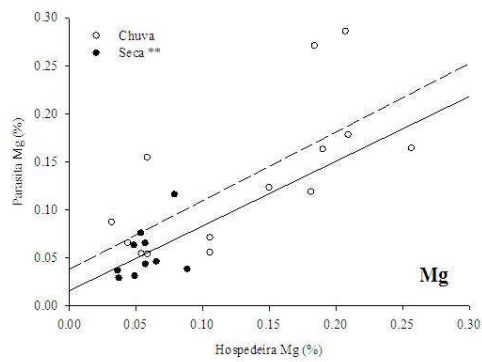
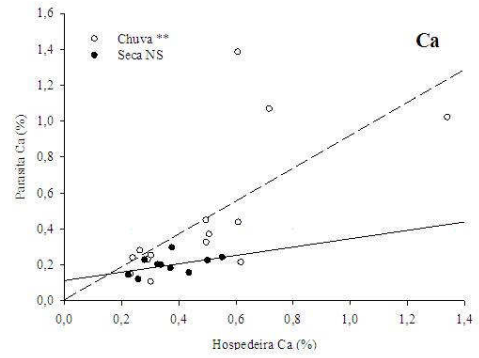
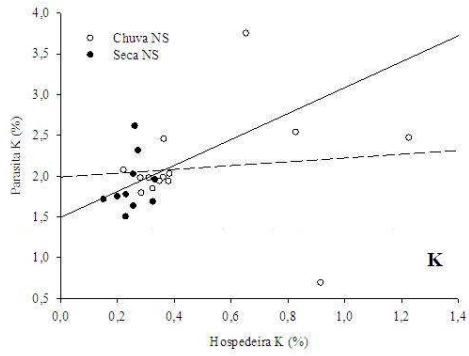
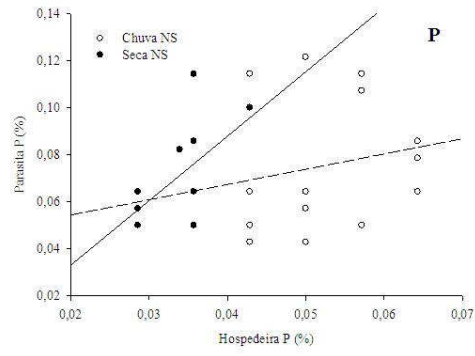
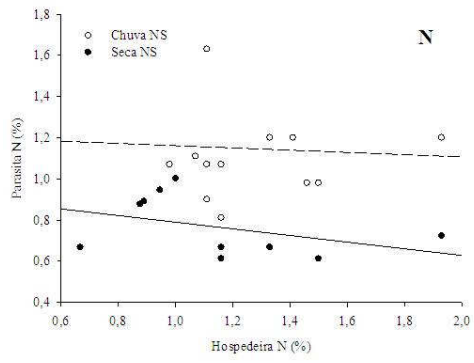


Figura 5. Concentração foliar de micronutrientes e Alumínio (mg kg^{-1}) para *M. albicans* e parasitas associadas na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas). Barras representam o desvio padrão. Diferentes letras minúsculas representam diferenças significativas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Os valores da ANOVA encontram-se no ANEXO II.

Entre a concentração foliar de nutrientes de plantas parasitas e hospedeiras, houve correlação significativa para Ca, Mg, Mn, Cu e Al em pelo menos uma das estações. Não foi encontrada correlação significativa em nenhuma estação para N, P, K, Fe, Zn (Figura 6).

A correlação significativa das concentrações de Ca nas parasitas e nas hospedeiras na chuva (Figura 6), e a ausência de diferenças entre as concentrações foliares de ambas (Figura 2 e 4), são consistentes com o fato do Ca ser transportado passivamente pelo xilema e praticamente imóvel no floema (Marschner 1974). Se a absorção de nutrientes for exclusivamente passiva, via transpiração, um íon imóvel no floema, como o Ca, deveria ser encontrado em proporções iguais nos tecidos das parasitas, com pouco enriquecimento. De fato, muitos estudos mostram que um amplo número de parasitas de xilema apresenta níveis de cálcio comparáveis aos dos hospedeiros (Glatzel 1983, Goldstein *et al.* 1989, Pate *et al.* 1989), como encontrado também nesse estudo. Os demais nutrientes que apresentaram correlações entre parasitas e hospedeiras, com exceção de Mg que é considerado de alta mobilidade, são considerados de mobilidade moderada (Mn, Cu e Al), podendo mostrar concentrações semelhantes entre o hospedeiro e a hemiparasita. O Mg relaciona-se com o Ca metabolicamente, explicando também essa correlação, apesar da maior mobilidade desse elemento no floema em comparação ao Ca. Este aspecto é ressaltado pela correlação significativa entre Ca e Mg, para ambas as estações (R^2 chuva = 0,63; R^2 seca = 0,68; $p < 0,05$; Figura 7), assim como entre as parasitas ($R^2 = 0,72$; $p < 0,05$) e entre as hospedeiras ($R^2 = 0,66$; $p < 0,05$).



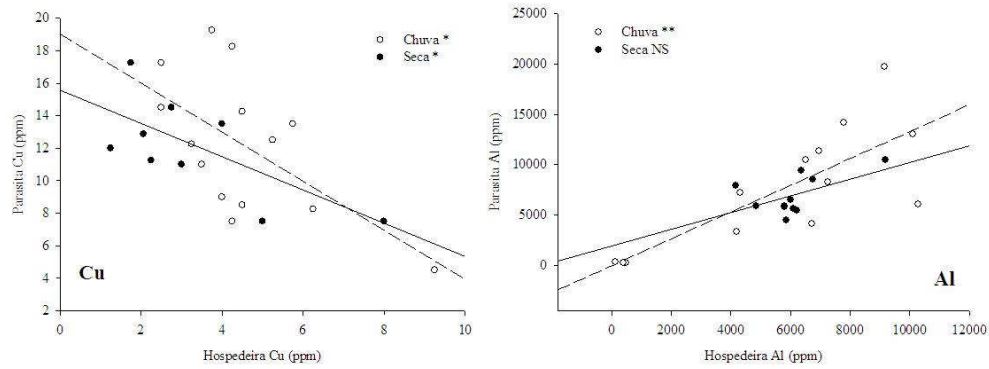


Figura 6. Correlações entre a concentração foliar de nutrientes entre hospedeiras e respectivas hemiparasitas, para estação chuvosa (círculos abertos, linha tracejada) e para a estação seca (círculos fechados, linha contínua). Nitrogênio; Fósforo; Potássio; Cálcio (R^2 chuva = 0,46); Magnésio (R^2 chuva = 0,48); Ferro; Manganês (R^2 chuva = 0,43); Zinco (R^2 seca = 0,84); Alumínio (R^2 chuva = 0,65); Cobre (R^2 chuva = 0,36; R^2 seca = 0,46). Correlações com significância de: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; NS – não significante.

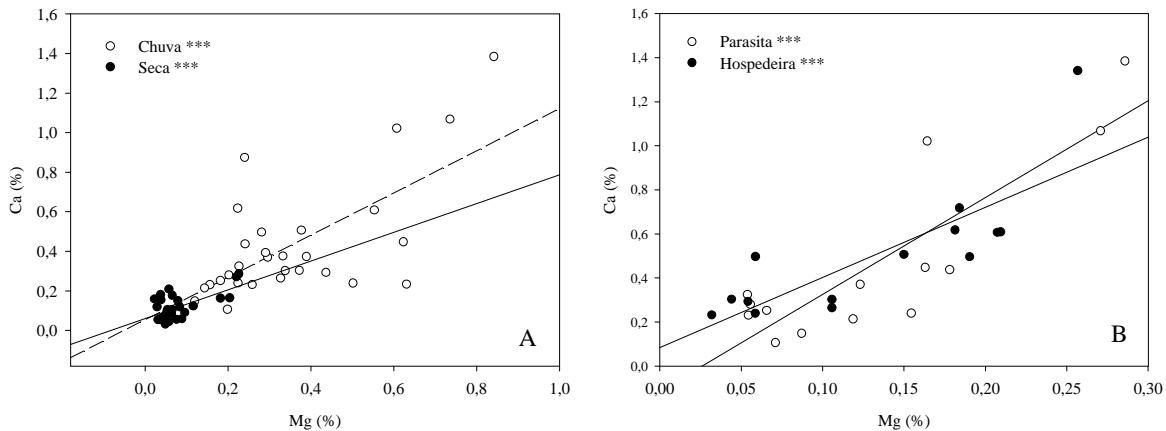


Figura 7. Correlação entre as concentrações foliares de Ca e Mg das espécies para estação chuvosa e seca (A), e entre parasitas e hospedeiras para ambas as estações (B), com significância de $P < 0,001$.

A correlação entre Mg e Ca deve-se, provavelmente, à associação dos mesmos no metabolismo, ambos atuando como ativadores de enzimas das reações metabólicas (Epstein & Bloom 2005) e com funções estruturais. Entre N e P, há uma íntima associação no material citoplasmático e nuclear da célula vegetal. Essas proporções constantes, tanto N e P, como Mg e Ca, estariam relacionadas, segundo Garten Jr (1976), ao equilíbrio bioquímico das células, maximizando a síntese de proteínas e a produção de tecidos vegetais em ambientes naturais. Contudo não houve correlação entre as concentrações foliares de P e N quando considerados todos

os indivíduos (Figura 8A). Quando analisados separadamente, houve correlação entre P e N para as hospedeiras apenas ($R^2 = 0,52$; $p < 0,05$; Figura 8B). Entre as plantas parasitas, a quantidade desproporcional de P em relação ao N pode explicar a ausência de correlações (Figura 8). Segundo Glatzel e Geils (2009), o desafio para as parasitas é justamente evitar deficiência mineral e lidar com excesso e quantidades desproporcionais de nutrientes.

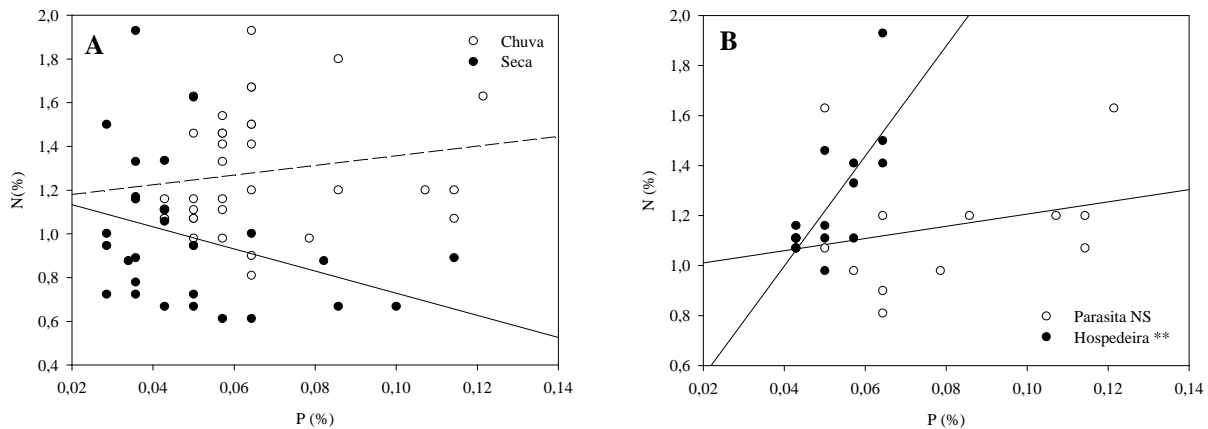


Figura 8. Correlação entre as concentrações foliares médias de N e P das espécies para estação chuvosa e seca (A), e entre parasitas e hospedeiras para ambas as estações (B), com significância de: ** $P < 0,01$; NS – não significativa.

O Al foi encontrado em grandes quantidades nas folhas de *M. albicans*, *P. robustus* e em *P. ovata* crescendo sobre *M. albicans* (Tabela 1 e Figura 5). *P. ovata* crescendo em *B. verbascifolia* apresentou concentrações muito inferiores, confirmando as observações iniciais de Lüttge *et al.* (1998), que parasitas em acumuladoras de Al apresentam altas concentrações foliares desse elemento, enquanto, em hospedeiras não-acumuladoras, não há quantidades significantes de Al.

A despeito das altas concentrações foliares, as sementes de *P. ovata* não tiveram acúmulo de Al quando parasitaram hospedeiras acumuladoras de Al (Tabela 1). Isso indica que, apesar do Al ser transportado pelo xilema e ser acumulado nas folhas de *P. ovata* quando estas estão em hospedeiras acumuladoras, de alguma forma esse nutriente não é retranslocado pelo floema. As baixas concentrações encontradas nos ramos também corroboram para essa hipótese (Tab. 1).

Assim, sugere-se que *P. ovata* deva, provavelmente, desenvolver mecanismos de imobilização do Al por compartimentalização (Ma *et al.* 2001, Watanabe & Osaki 2002) ou complexação (Ma *et al.* 2001, Watanabe & Osaki 2002), onde, possivelmente, o Al não interfira diretamente no metabolismo celular. Estudos mais detalhados se fazem necessários para compreensão destes mecanismos.

Quanto à *P. robustus*, ao contrário, foram encontradas altas concentrações de Al tanto nas folhas, como nos ramos e nas sementes (Tab. 1). Uma diferença fundamental entre as duas hemiparasitas estudadas é que *P. robustus* já foi descrita como parasita preferencial de Vochysiaceae (Monteiro *et al.* 1992), que é conhecidamente uma família de plantas acumuladoras de Al. Já *P. ovata*, que não teve sua distribuição devidamente estudada, parece ser uma parasita mais generalista. Provavelmente, assim como para as plantas acumuladoras de Al estudadas no cerrado, *P. robustus* também deve ser dependente desse elemento para um pleno desenvolvimento, que deve desempenhar alguma função específica no seu metabolismo. Assim, a preferência por hospedeiras da família Vochysiaceae não deve-se apenas ao hábito dos agentes dispersores, como sugerem Monteiro *et al.* (1997), mas também, provavelmente, à presença de concentrações elevadas de Al no xilema nas hospedeiras.

Tabela 1. Concentração de alumínio (g kg^{-1}) nas folhas, no ramo e na semente das espécies de hemiparasitas estudadas (n = número de indivíduos amostrados).

Órgão (n)	Parasita (Hospedeira)		
	<i>P. ovata</i> (<i>M. albicans</i>)	<i>P. ovata</i> (<i>B. verbascifolia</i>)	<i>P. robustus</i> (<i>M. albicans</i>)
Folha (5)	10869,00 ± 7013,89	260,50 ± 26,95	8679,00 ± 2207,82
Ramo (5)	155,70 ± 44,26	132,06 ± 23,34	2173,40 ± 616,46
Semente (2)	110,88 ± 4,07	105,13 ± 19,98	4385,00 ± 113,14

4.2. Localização do alumínio no limbo foliar das Hemiparasitas

Os cortes anatômicos mostraram que a epiderme que reveste a lâmina foliar, em ambas as espécies, é uniestratificada e constitui-se por células cúbicas de paredes retas (Figura 9C). O mesófilo, geralmente homogêneo e constituído por células aproximadamente isodiamétricas, e possui de sete a dez estratos celulares em *P. ovata* e de nove a treze estratos em *P. robustus*. Em *P. ovata*, observa-se que as células da região central do mesófilo são relativamente maiores e com mais espaços intercelulares (Figura 9A-B). Grãos de amido foram encontrados em abundância no interior das células fotossintetizantes das duas espécies estudadas (Figura 9A, B e D).

A localização do alumínio, evidenciada pela hematoxilina, se restringiu a células epidérmicas em *P. ovata* crescendo em *M. albicans* e em algumas células do mesófilo sub-epidérmico, geralmente atingindo duas camadas sequenciais de células (Figura 9A). Em *P. robustus*, nota-se a presença de alumínio tanto nas células epidérmicas, como também em todo o mesófilo foliar, e elementos de condução, apresentando uma intensa coloração púrpura (Figura 9E). No entanto, segundo Singh *et al.* (2009), não existe correlação entre a concentração de Al e a intensidade da coloração encontrada, pois a reação com os corantes é influenciada por características específicas das células. Os núcleos ficaram em evidência, provavelmente devido à reação da hematoxilina com os ácidos nucleicos (Figura 9E). Na hospedeira não-accumuladora de Al, não foi observado mudanças na coloração de *P. ovata*, ou seja, a pequena quantidade de alumínio não foi evidenciada pelo corante (Figura 9B).

A coloração com hematoxilina também evidenciou a presença frequente de estruturas lignificadas, como os astroescleídes no limbo foliar, cuja ocorrência foi verificada em ambos os gêneros de hemiparasitas (Figura 9A, B, D e E). Essas estruturas apresentam parede lignificada e espessa, com pontoações evidentes. Em *P. ovata*, os braços são mais curtos e as estruturas são menos abundantes. Em *P. robustus*, astroescleídes são extremamente abundantes e com braços

espessos e nitidamente pontudos. Esses elementos de sustentação mecânica presentes em grandes quantidades nas folhas podem ser importantes na proteção contra a herbivoria (Franceschi & Horner 1980).

Kuijt & Lye (2005) estudaram diversas espécies neotropicais de Loranthaceae, procurando descrever o esclerênquima foliar, de forma a contribuir para o entendimento de possíveis relações e semelhanças taxonômicas. Os autores encontraram a forma de astroesclereide apenas em uma espécie do gênero *Phthirusa* (*P. disjunctifolia*), sendo sugerido que, por ser a única espécie das 7 estudadas do gênero *Phthirusa* a apresentar astroesclereides e ausência de células contendo cristais, deveria haver uma revisão do gênero. No entanto, no presente estudo, para *P. ovata* também foram encontrados astroesclereides em quantidades significantes. Os esclereídes de *P. robustus* também não foram relatados previamente. Essas observações podem vir a auxiliar nos aspectos taxonômicos dos gêneros, em estudos posteriores.



Figura 9. Seções anatômicas transversais das folhas das hemiparasitas estudadas coradas com hematoxilina. A-B: Detalhe do limbo foliar de *Phthirusa ovata*; A. Em *Miconia albicans*, hospedeira acumuladora de alumínio; B. Em *Byrsonima verbascifolia*, hospedeira não-acumuladora. C-E: Seções transversais do limbo foliar de *Psitacanthus robustus* em hospedeira acumuladora de alumínio, *M. albicans*. C. Detalhe das células epidérmicas corado com hematoxilina. D. Detalhe do limbo foliar corado com lugol, evidenciando os grãos de amido. E. Detalhe do limbo foliar. Legenda: asc, astrosclereide; ce, células epidérmicas; eb, epiderme face abaxial; ed, epiderme face adaxial; ga, grãos de amido; pp: parênquima paliçádico. A, B, D e E: barras = 500µm; C, barra = 100 µm.

4.2. Assimilação de carbono

As plantas hemiparasitas apresentaram, em geral, a taxa fotossintética máxima significativamente menor que as plantas hospedeiras (Figuras 10 e 11). Esse padrão ocorreu na estação chuvosa para ambas as espécies de hospedeiras, e na estação seca para *M. albicans*. *B. verbascifolia*, na seca, pode não ter apresentado essa diferença devido à senescência de suas folhas, uma vez que esta é descrita como uma espécie brevidecídua, que perde todas as suas folhas na estação seca por um período de até 3 semanas. Os valores de $A_{\text{máx}}$ diferiram entre as estações, confirmando os resultados obtidos por Franco *et al.* (2005) para várias espécies lenhosas do cerrado, onde os valores de $A_{\text{máx}}$ sofreram uma considerável redução durante a estação seca, provavelmente devido ao fechamento estomático junto com a perda total ou parcial das folhas que limitariam o crescimento das plantas neste período do ano (Franco 1998).

As parasitas, quando associadas a *M. albicans*, também apresentaram menores valores de assimilação em base de massa (A_{massa}) do que a hospedeira (Fig. 10). *P. ovata* teve menores valores do que *B. verbascifolia* na época chuvosa, contudo os valores de não diferiram entre a hospedeira e a parasita na estação seca. A área foliar específica (AFE) também se diferenciou, com menores valores apresentados pelas parasitas, em ambas as estações. Muitos autores (Garcia 1990, Beiguelman 1962, Chapin 1983) concluíram que a AFE deve ser fixada fortemente no genótipo das plantas, que tornaria a capacidade de modificá-la muito limitada. Foi encontrada correlação entre os valores de A_{massa} e de AFE para ambas as estações (chuva: $R^2 = 0,53$; seca: $R^2 = 0,28$; $p < 0,05$; Figura 12).

Entre as estações, houve diferença tanto para *M. albicans* quanto para *B. verbascifolia* livres de parasitas em AFE e A_{massa} (ANOVA medidas repetidas: $F = 2,84$; $F = 2,36$; $p < 0,05$, respectivamente). Já as plantas parasitadas, mantiveram os valores de AFE e A_{massa} mais próximos entre as estações. A presença das parasitas competindo por recursos pode alterar a alocação de recursos da hospedeira, enquanto as plantas que não precisam competir por recursos com a parasita,

conseguem aumentar significativamente a AFE na estação chuvosa. Maiores valores de AFE geralmente expressam maiores investimentos em produtividade (Poorter & Van der Werf 1988, Van der Werf *et al.* 1988).

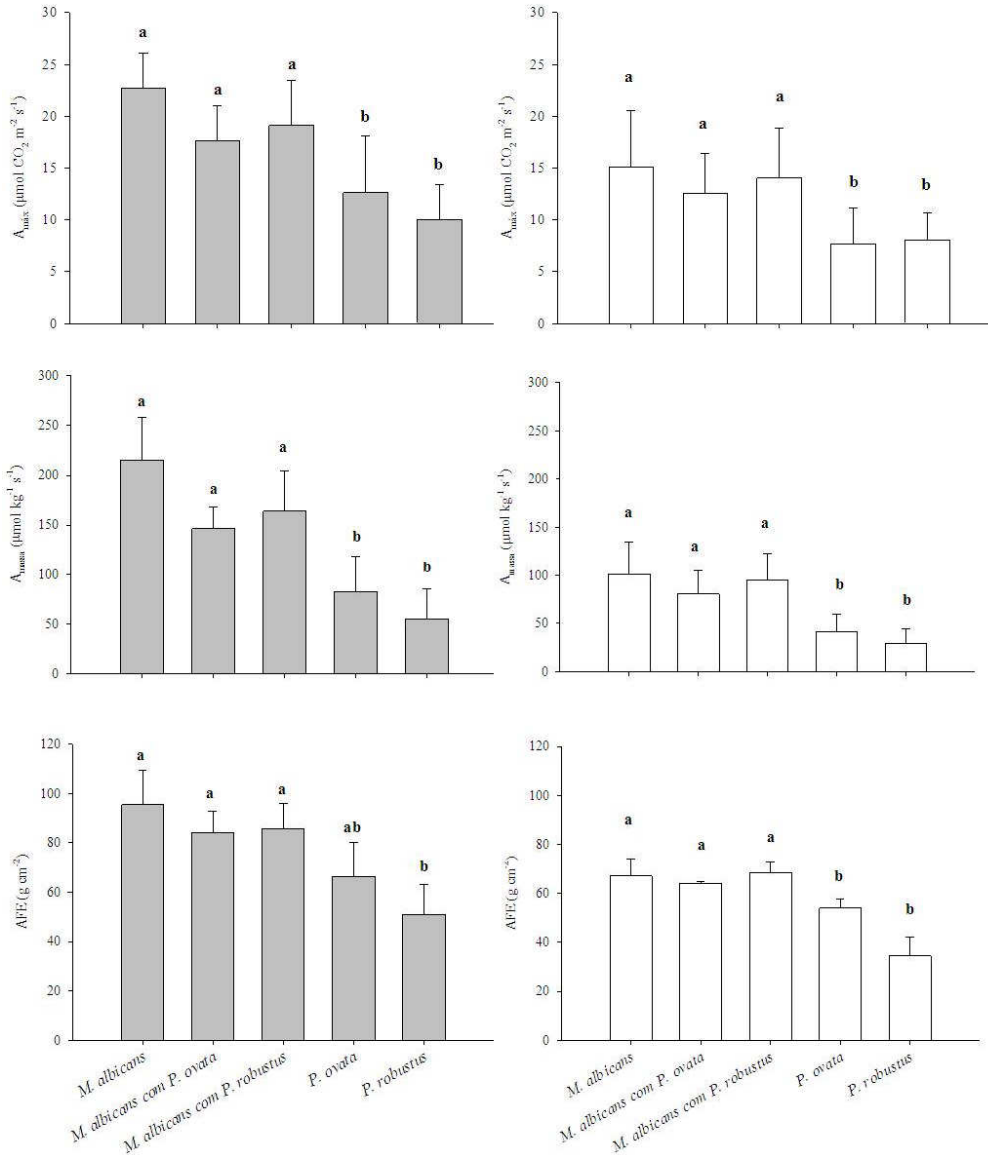


Figura 10. Valores de taxa de fotossíntese máxima ($A_{m\acute{a}x}$), assimilação de carbono em base de massa (A_{massa}) e área foliar específica (AFE) para *M. albicans* e parasitas associadas na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas). Barras representam o desvio padrão. Diferentes letras minúsculas representam diferenças significativas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Os valores da ANOVA encontram-se no ANEXO IV.

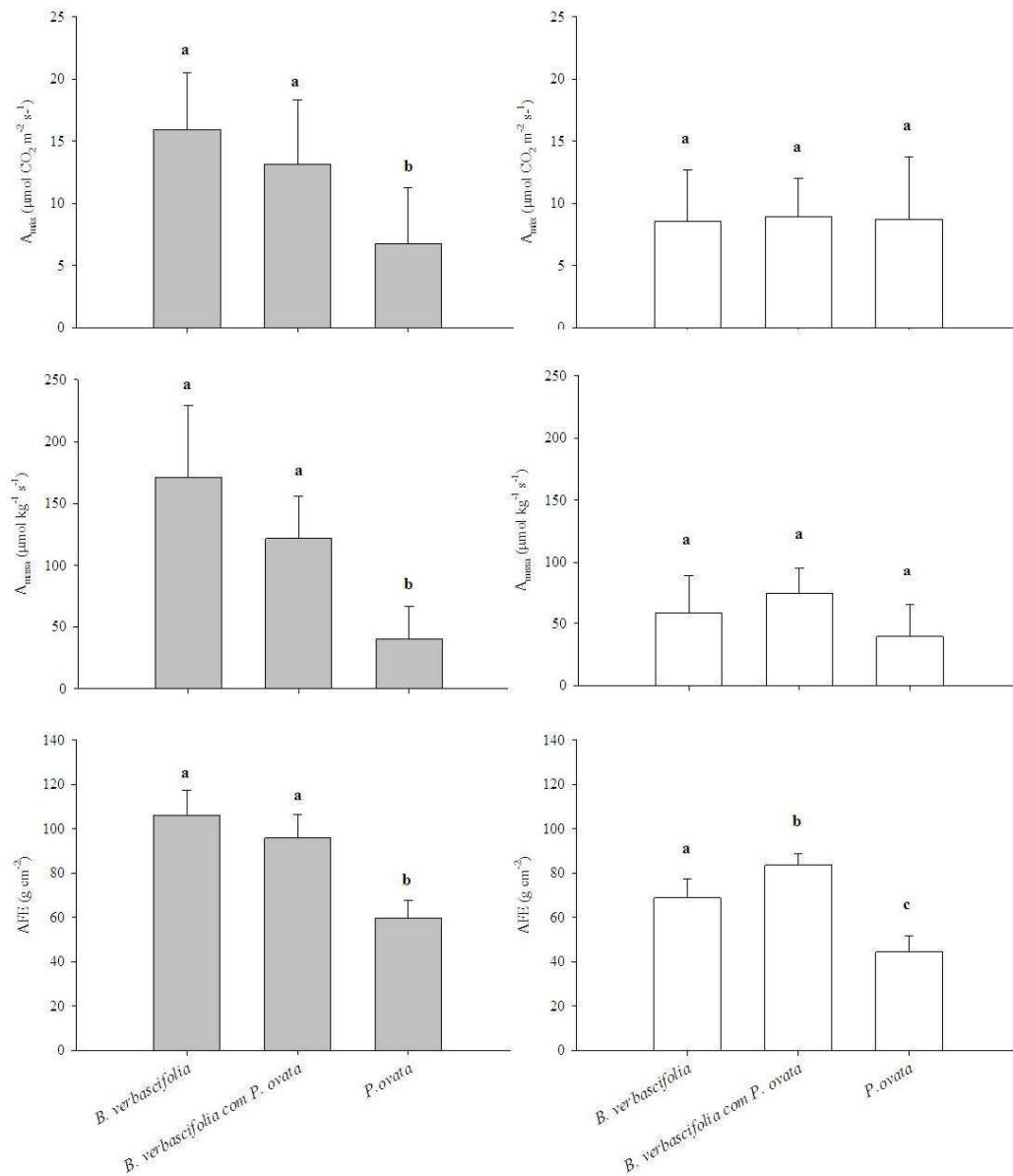


Figura 11. Valores de taxa de fotossíntese máxima (A_{\max}), assimilação de carbono em base de massa (A_{massa}), área foliar específica (AFE) para *B. verbascifolia* e parasita associada na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas). Barras representam o desvio padrão. Diferentes letras minúsculas representam diferenças significativas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Os valores da ANOVA encontram-se no ANEXO V.

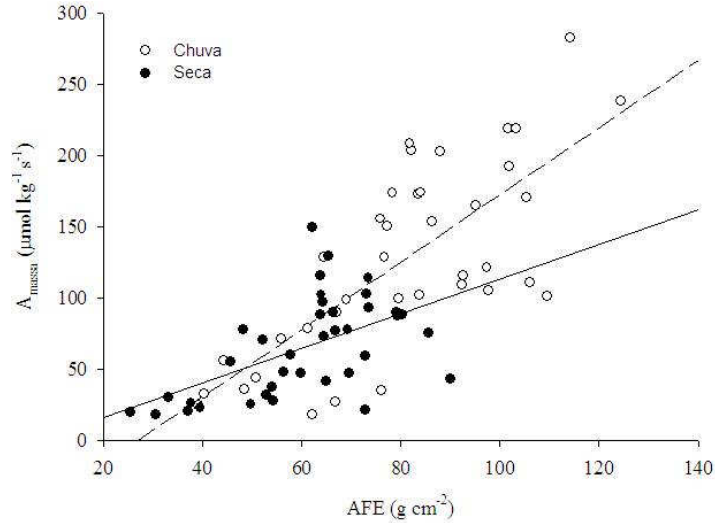


Figura 12. Correlação entre área foliar específica (AFE) e assimilação de carbono em base de massa (A_{massa}) na estação chuvosa (linha tracejada, círculos abertos), e na estação seca (linha contínua, círculos preenchidos), $P < 0,001$.

Não houve diferença no número de folhas, na área foliar, nem na área foliar total da copa entre *M. albicans* e as parasitas associadas, ou entre os indivíduos parasitados e não parasitados (Figura 13). Para *B. verbascifolia*, apesar de não haver diferença entre o número de folhas, a parasita apresentou menor área foliar e, conseqüentemente, menor área foliar total (Figura 14).

A respiração medida no escuro foi maior para hemiparasitas, com valores muito superiores às hospedeiras (Figuras 13 e 14). Nesse trabalho, as hemiparasitas apresentaram taxas de fotossíntese inferiores à das hospedeiras, e taxa de respiração no escuro muito maior, indicando um gasto energético superior para manutenção do metabolismo celular (Wang *et al.* 1998). Isso é evidenciado pelos valores semelhantes de fotossíntese bruta entre as hospedeiras e as parasitas (Figura 13 e 14).

Em geral, assume-se que hemiparasitas só obtêm água e nutrientes das hospedeiras, pois a presença de clorofila implica na habilidade de assimilação de CO_2 . Em geral, as taxas de fotossíntese são muito baixas (de la Harpe *et al.* 1981, Press *et al.* 1988, Shah *et al.* 1987) com altas taxas de respiração, que resultariam em muito pouco ganho de carbono, pouco até para suportar o crescimento (Press *et al.* 1987). Vários estudos tem mostrado que as hemiparasitas se beneficiam

tanto absorvendo nitrogênio, como carbono de suas hospedeiras (Schulze *et al.* 1991; Marshall *et al.* 1994; Richter *et al.* 1995, Popp & Richter 1998, Bannister & Strong 2001), o que explicaria o crescimento e a alocação de carbono independentemente do ganho pela fotossíntese. Hemiparasitas com baixas taxas de assimilação de carbono devem obter um fluxo passivo de carbono dos hospedeiros na forma de compostos orgânicos nitrogenados pelo xilema (Raven 1983), que deve ocorrer nas espécies estudadas.

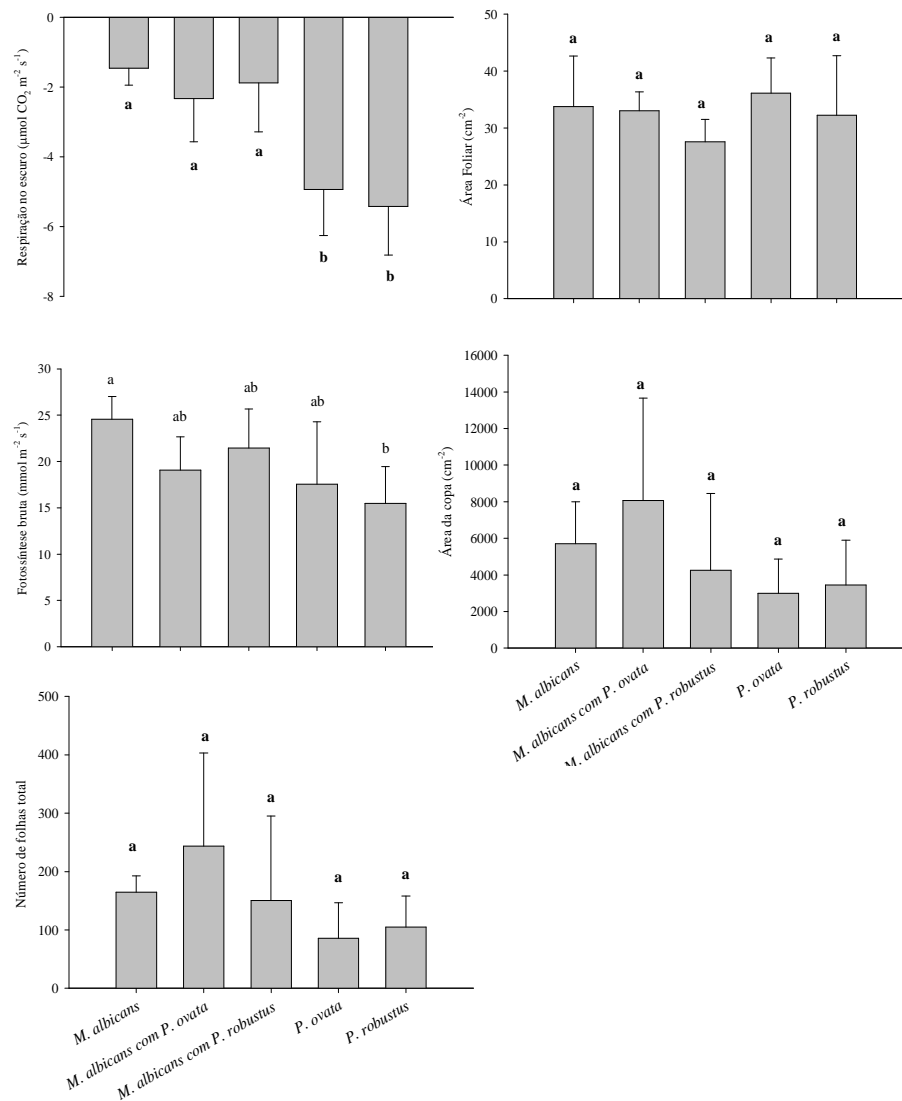


Figura 13. Valores respiração no escuro, área foliar, fotossíntese bruta, número de folhas total e área da copa, para *M. albicans* e parasitas associadas na estação chuvosa. Barras representam

o desvio padrão. Diferentes letras minúsculas representam diferenças significativas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Os valores da ANOVA encontram-se no ANEXO IV.

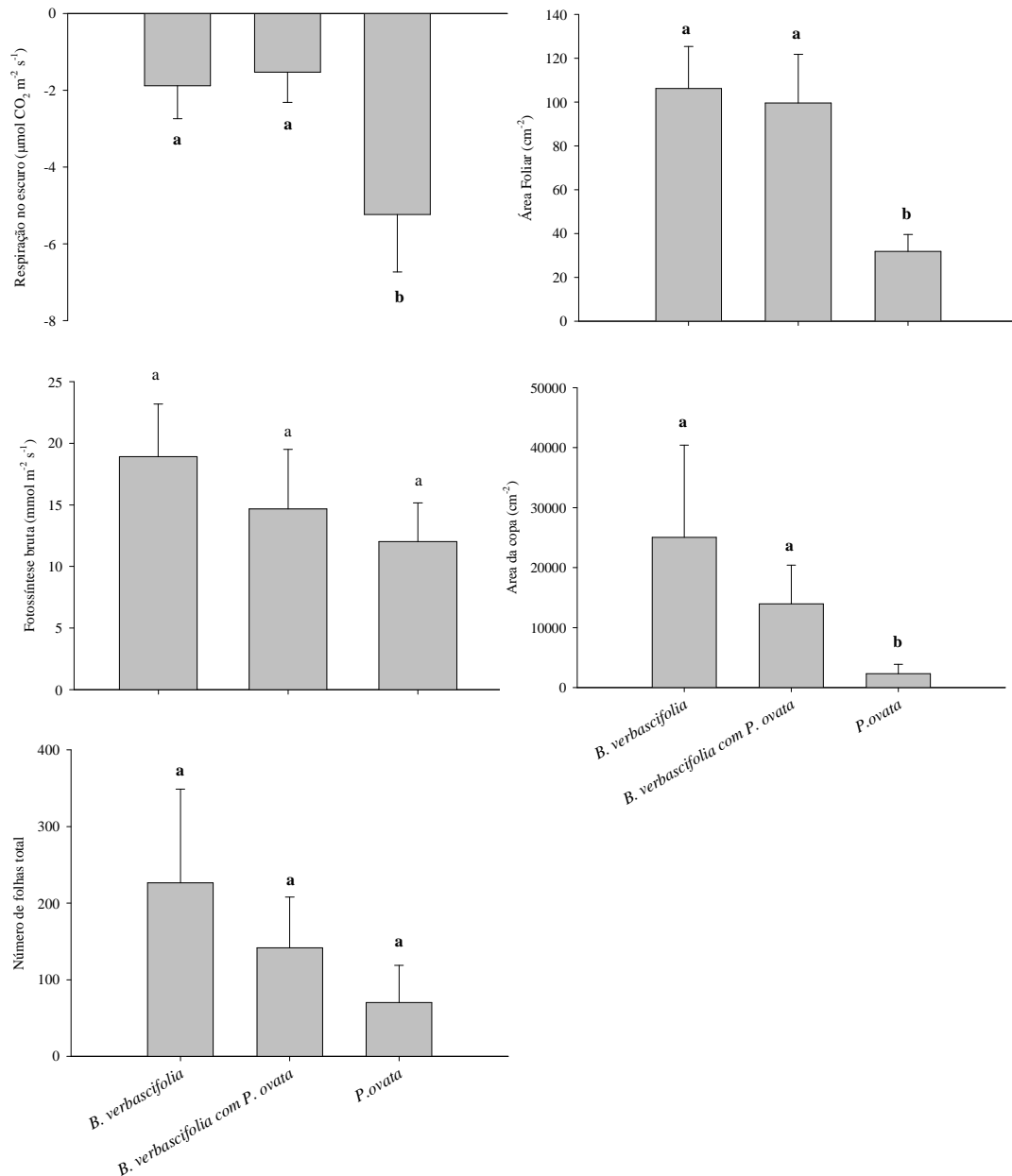


Figura 14. Valores respiração no escuro, área foliar, fotossíntese bruta, número de folhas total e área da copa, para *B. verbascifolia* e parasita associada na estação chuvosa. Barras representam o desvio padrão. Diferentes letras minúsculas representam diferenças significativas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Os valores da ANOVA encontram-se no ANEXO V.

4.3. Pigmentos fotossintéticos

Os valores obtidos para clorofila mostram uma variação sazonal nos valores totais de clorofila *a*, mas isso não foi observado para clorofila *b*, nem para carotenóides. No entanto, a razão clorofila *a/b* e os valores de clorofila total também foram diferentes para a estação seca e a estação chuvosa (ANOVA medidas repetidas: clorofila total: $F=6,05$; $p<0,05$; razão *a/b*: $F = 13,19$; $p<0,05$). Na chuva, não houve diferença em geral entre os tratamentos e as espécies estudadas. Na seca, a diferença foi verificada para clorofila *a*, *b* e carotenóides entre *P. ovata* e *P. robustus* em comparação à hospedeira *M. albicans*, sempre com os valores das hemiparasitas menores em relação às hospedeiras (Figura 15). Entre os hospedeiros livres (controles) e os parasitados, o único parâmetro que diferiu foi quantidade de carotenóides e razão clorofila *a/b* na época seca para *B. verbascifolia*, em que os indivíduos parasitados apresentaram menores valores em relação ao controle (Figura 16).

Diversos estudos (Boardman 1977, Whatley & Watley 1982, Lee 1988) tem mostrado que, de maneira geral, a proporção entre clorofila *a* e *b* tende a diminuir com a redução da intensidade luminosa. De fato, os menores valores encontrados para indivíduos de *B. verbascifolia* parasitados sugerem uma possível competição por luz com a copa das parasitas (Dobbertin & Rigling 2006, Glatzel & Geils 2009). Sendo assim, a maior proporção relativa de clorofila *b* pode ser importante, possibilitando a captação de energia de outros comprimentos de onda e maior eficiência de absorção de luz menos intensa (Whatley & Whatley 1982), e uma ampliação de espectro de ação da fotossíntese.

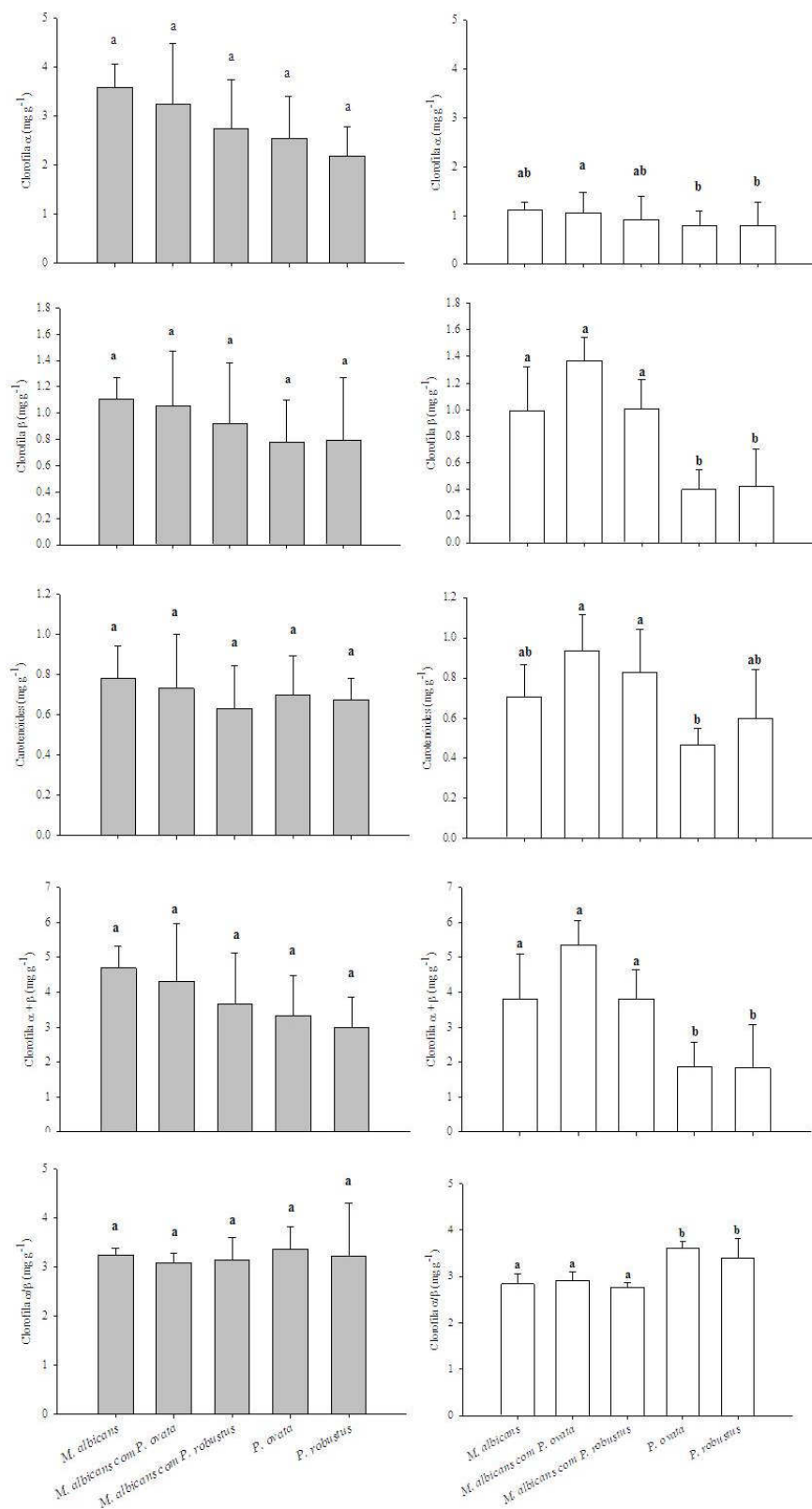


Figura 15. Quantificação de pigmentos fotossintéticos para *M. albicans* e parasitas associadas na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas). Barras representam o desvio padrão. Diferentes letras minúsculas representam diferenças significativas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Os valores da ANOVA encontram-se no ANEXO VI.

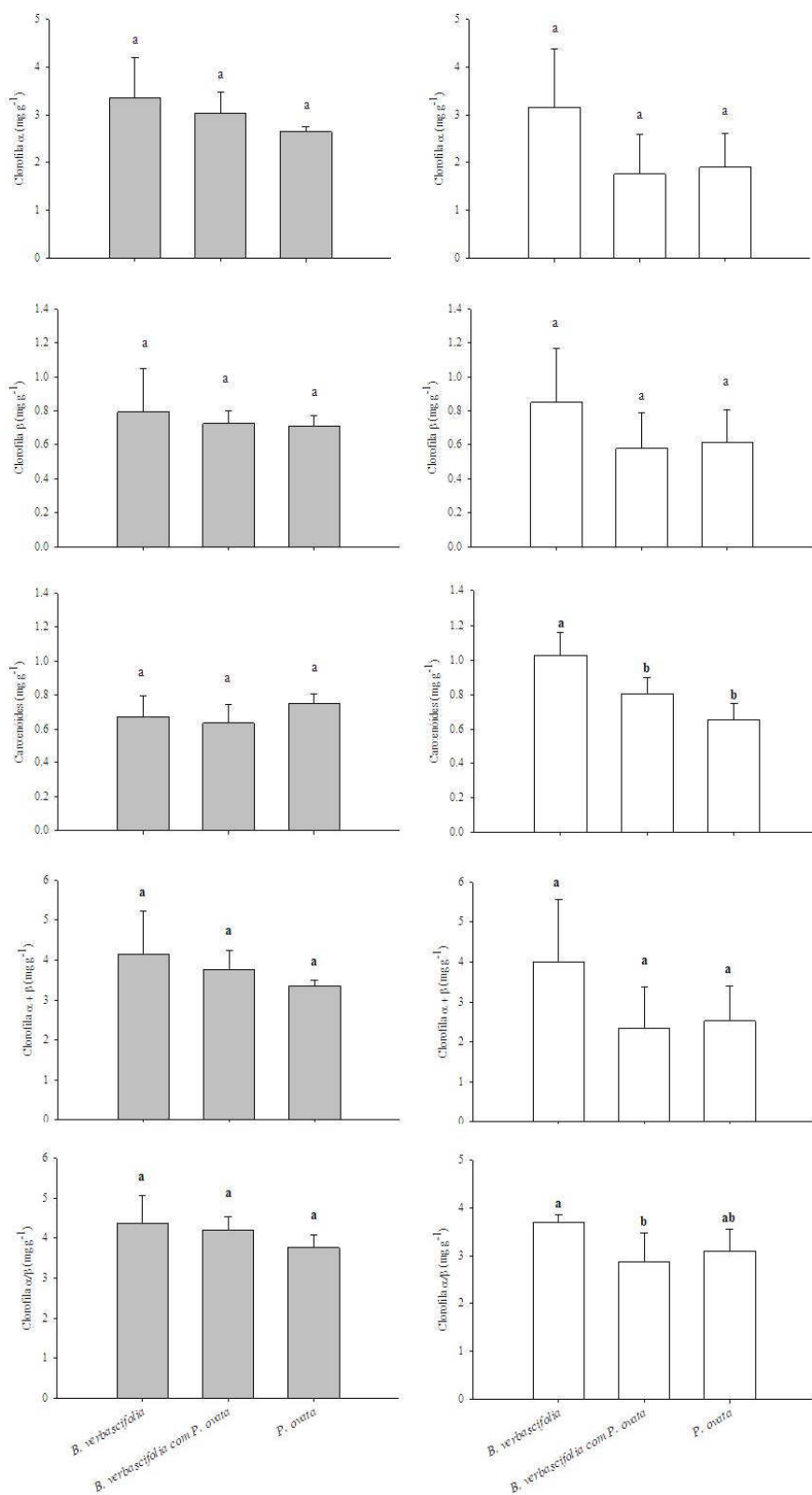


Figura 16. Quantificação de pigmentos fotossintéticos para *B. verbascifolia* e parasita associada na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas). Barras representam o desvio padrão. Diferentes letras minúsculas representam diferenças significativas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Os valores da ANOVA encontram-se no ANEXO VII.

4.4. Relações hídricas

A taxa de transpiração em *B. verbascifolia* foi menor que em *M. albicans* na chuva (ANOVA: $F= 6,08$; $p<0,05$), refletindo na transpiração das hemiparasitas associadas, com *P. ovata* na *B. verbascifolia* apresentando menores valores de transpiração. Na seca, nenhuma diferença foi encontrada (ANOVA: $F = 2,25$, $p= 0,057$), apesar da *P. ovata* na *B. verbascifolia* aparentemente reverter a situação e manter sua taxa transpiratória significativamente maior (Figura 18).

Essa dinâmica pode ter ocorrido devido à senescência foliar de *B. verbascifolia*, enquanto a *M. albicans* mantém suas folhas na estação seca, a *B. verbascifolia* perde as folhas totalmente durante um período de até 3 semanas. As medidas de trocas gasosas na seca foram feitas em folhas senescentes. Assim, a parasita associada a um hospedeiro com tal fenologia, pode ter sua transpiração restringida durante a presença de folhas, mas haveria um *trade-off* na época de senescência com um aumento significativo da taxa transpiratória.

Esse aspecto também pode ser confirmado pela condutância estomática medida em A_{max} , onde notou-se os maiores valores para *P. ovata* em *B. verbascifolia* na seca diferindo-se de todas os demais tratamentos (ANOVA: $F=2,34$; $p<0,05$). Na chuva, nenhuma diferença foi encontrada (ANOVA: $F= 1,96$; $p>0,05$).

A eficiência do uso da água (EUA) foi maior nas hospedeiras em comparação às plantas parasitas na estação chuvosa (Figura 17 e 18). O mesmo padrão foi encontrado para eficiência intrínseca do uso de água (EIUA). É amplamente difundido que plantas parasitas apresentam menores valores de EUA do que as hospedeiras associadas (Schulze *et al.* 1984, Press *et al.* 1987, Shah *et al.* 1987, Press *et al.* 1988, Davidson *et al.* 1989).

Não houve diferença entre parasitas e hospedeiras quanto à transpiração foliar nem quanto à condutância estomática em $A_{máx}$ na estação chuvosa (Figura 17 e 18), com exceção de *B. verbascifolia* na seca, que pode ter se diferenciado devido aos aspectos fenológicos já relatados. Esse resultado contrasta com a literatura, que relata taxas transpiratórias de hemiparasitas

substancialmente mais altas que a dos seus respectivos hospedeiros (Ullmann *et al.* 1985, Stewart & Press 1990). Teoricamente, isso manteria um gradiente no potencial de água da folha, que permitiria o fluxo de nutrientes em direção às plantas parasitas. No entanto, como discutido por Ullmann (1985), o uso conservativo da água de hemiparasitas em habitats com condições de seca e calor pode ser um pré-requisito para a sobrevivência do hospedeiro e, conseqüentemente, da parasita associada. Segundo Larcher (2000), em habitats caracterizados como estressantes, as plantas têm como “estratégia de sobrevivência” uma composição equilibrada entre rendimento e sobrevivência, não tentando maximizar a produção. As plantas, em geral, respondem a condições de estresse ambiental reduzindo as taxas de crescimento e de aquisição de recursos (Coley *et al.* 1985), portanto, é normal nesse tipo de ambiente, plantas com porte reduzido e crescimento lento, como ocorre no Cerrado. Da mesma forma que para as demais plantas, em ambientes estressantes, a parasita deve investir em sobrevivência e não em produtividade, reduzindo a perda de água por transpiração, por meio do controle da abertura estomática.

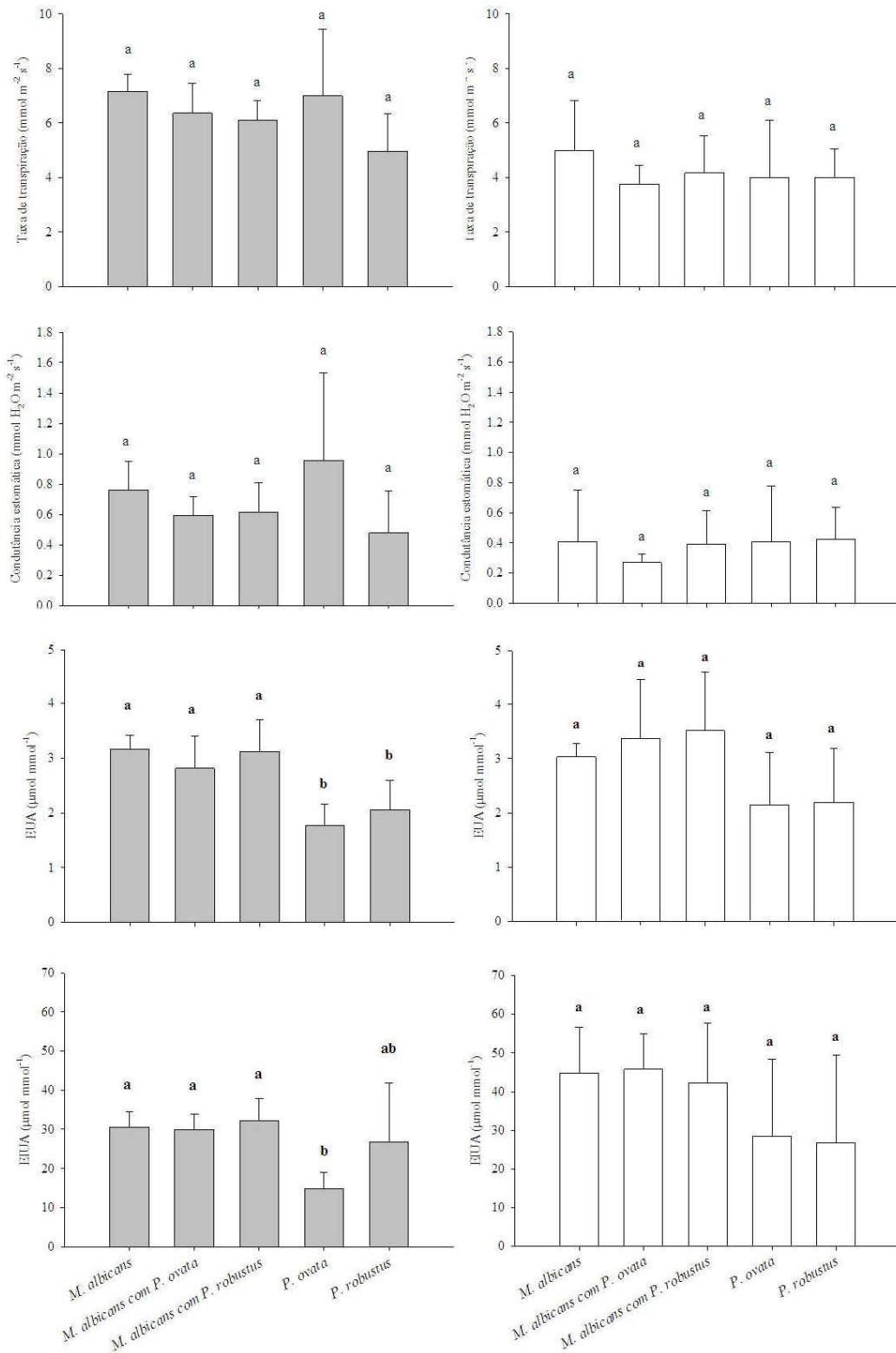


Figura 17. Valores de taxa de transpiração (E), condutância estomática em $A_{m\acute{a}x}$ (Gs), eficiência do uso da água (EUA) e eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), para *M. albicans* e parasitas associadas na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas). Barras representam o desvio padrão. Diferentes letras minúsculas representam diferenças significativas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Os valores da ANOVA encontram-se no ANEXO VIII.

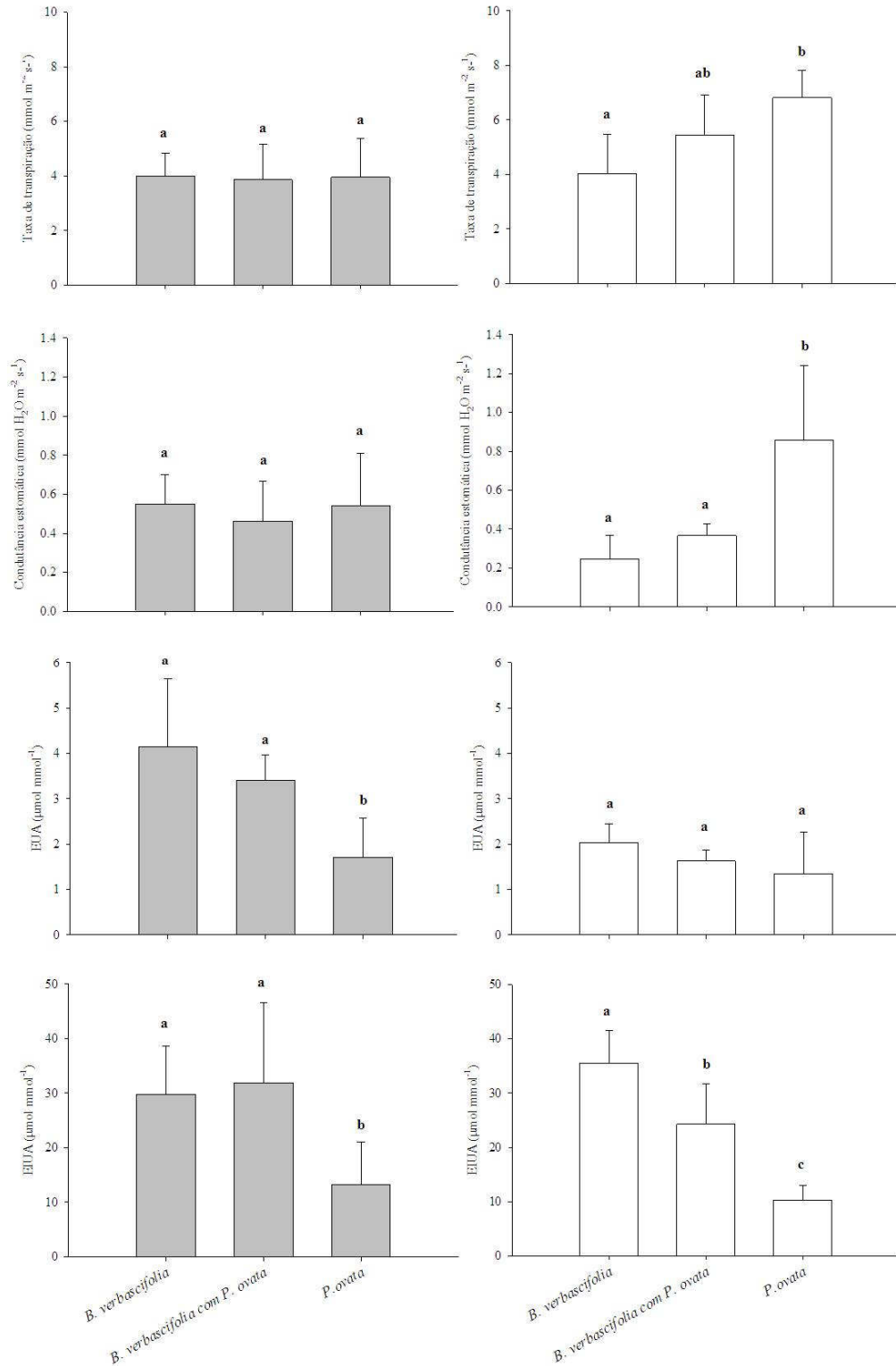


Figura 18. Valores de taxa de transpiração (E), condutância estomática em $A_{m\acute{a}x}$ (Gs), eficiência do uso da água (EUA) e eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), para *M. albicans* e parasitas associadas na estação chuvosa (barras cinza) e na estação seca (barras brancas). Barras representam o desvio padrão. Diferentes letras minúsculas representam diferenças significativas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Os valores da ANOVA encontram-se no ANEXO IX.

As medições de condutância estomática diárias também corroboram para essa estratégia, pois demonstra um controle estomático da parasita coordenado com o da hospedeira, apesar das condutâncias estomáticas médias das parasitas serem maiores (Figuras 19). O padrão diurno de condutância, tanto em parasitas como em hospedeiras compreendem, em geral, um pico no período de meio-dia, seguido por um decréscimo contínuo até o fim do dia. Em extrema condição de estresse hídrico (na seca), os estômatos das hospedeiras estavam quase completamente fechados depois do pico inicial. Devido às altas taxas de irradiação solar, as altas temperaturas, baixa umidade relativa do ar e restrições na disponibilidade hídrica do solo, a grande maioria das espécies lenhosas restringe consideravelmente a abertura estomática durante a estação seca (Franco 1998, Moraes & Prado 1998, Meinzer *et al.* 1999, Bucci *et al.* 2005, Franco *et al.* 2005).

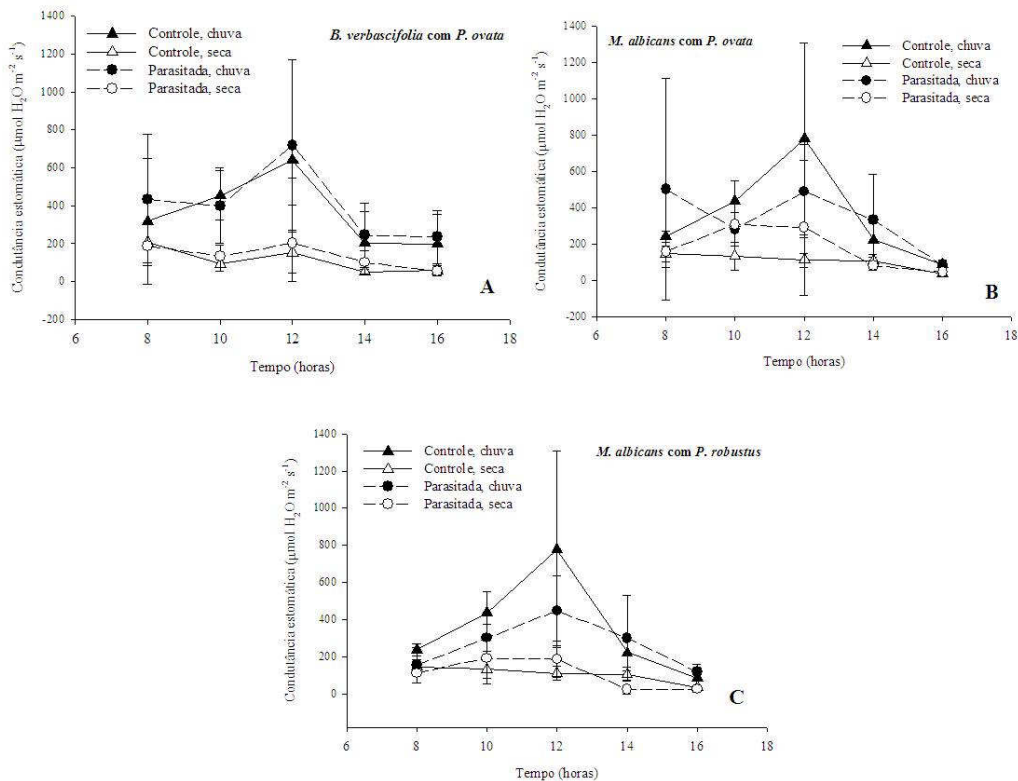


Figura 19. Comparação entre as curvas diárias de condutância estomática das hospedeiras e de suas respectivas parasitas, sendo, respectivamente: *B. verbascifolia* e *P. ovata* (A); *M. albicans* e *P. ovata* (B); *M. albicans* e *P. robustus* (C), na estação seca (símbolos abertos) e na estação chuvosa

(símbolos preenchidos). Barras representam o desvio padrão. As médias representadas correspondem às somas das medidas da face abaxial e adaxial das hemiparasitas.

Entre as diferentes espécies de parasitas na hospedeira *M. albicans*, nota-se um comportamento muito similar em ambos os horários e nas diferentes estações (Figura 20A). Já em diferentes hospedeiras, *P. ovata* apresentou comportamento diário menos homogêneo (Figura 20B). Dessa forma, é provável que o curso diário de condutância estomática de uma hemiparasita seja uma característica fortemente influenciada pela própria hospedeira.

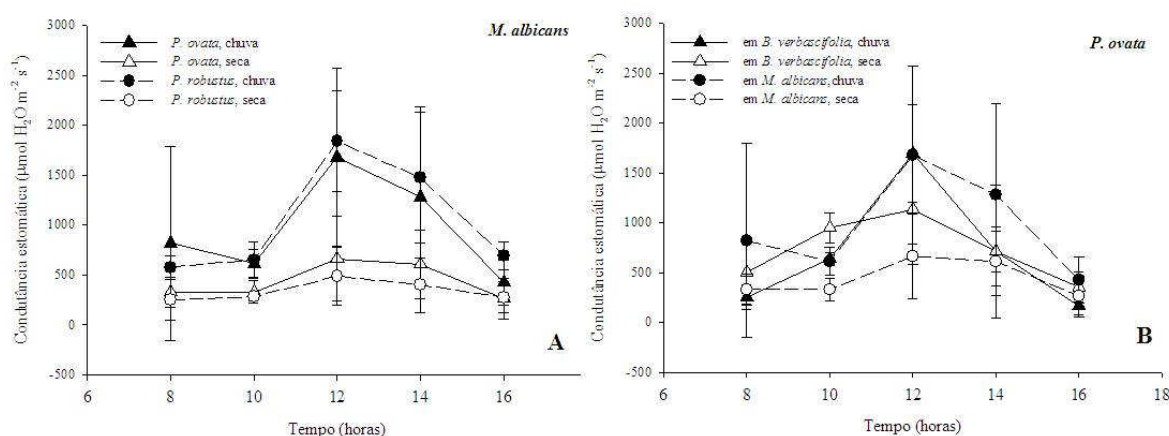


Figura 20. Comparação entre as curvas diárias de condutância estomática para *P. ovata* (triângulos, linha contínua) e *P. robustus* (círculos, linha tracejada) em uma mesma hospedeira, *M. albicans* (A); e *P. ovata* em diferentes hospedeiras (B), na estação seca (símbolos abertos) e na estação chuvosa (símbolos preenchidos). Barras representam o desvio padrão. As médias representadas correspondem às somas das medidas da face abaxial e adaxial das hemiparasitas.

Entre os indivíduos parasitados e livres de parasitas não foram verificadas diferenças significativas no curso diário de condutância (Figura 21), o que pode indicar mais uma vez que a presença da parasita não influencia negativamente na abertura estomática das suas hospedeiras.

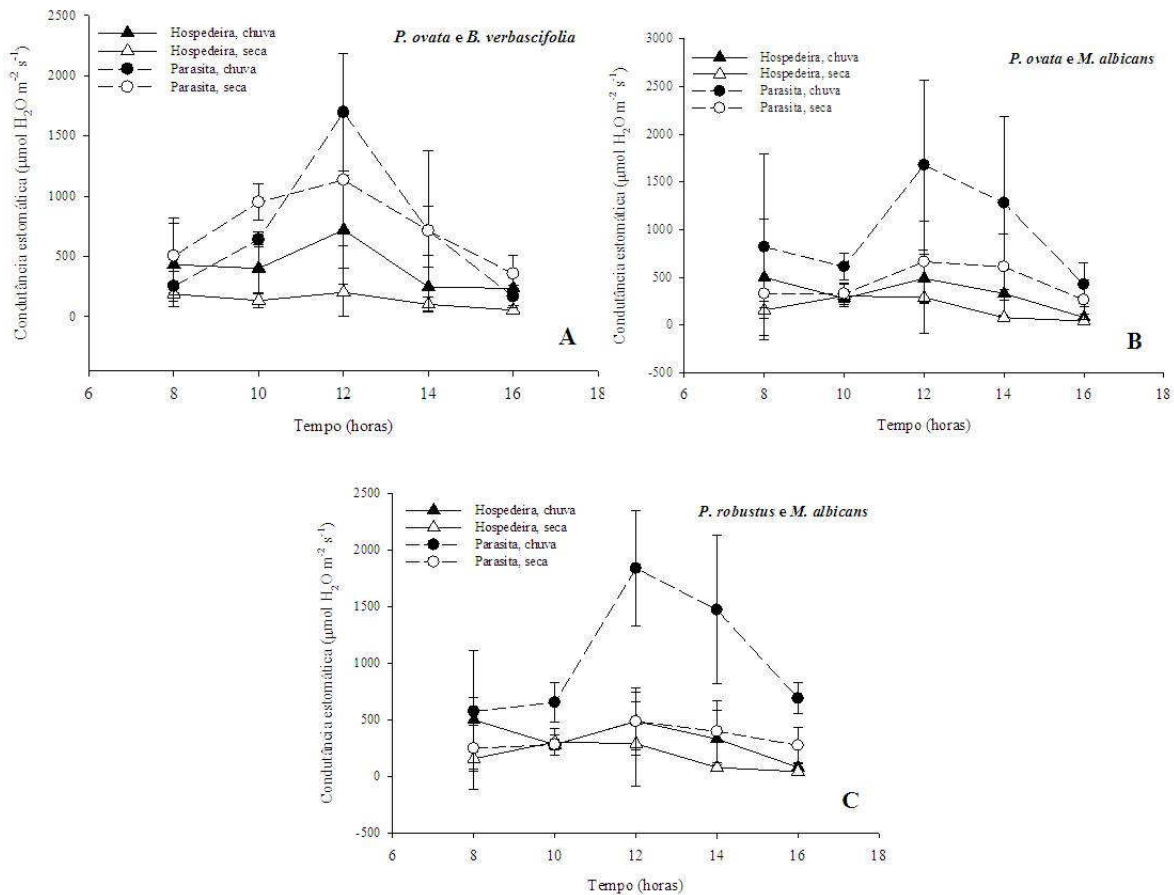


Figura 21. Comparação entre as curvas diárias de condutância estomática dos indivíduos livres de parasitas (controles) e parasitados, sendo: *B. verbascifolia* com *P. ovata* (A); *M. albicans* com *P. ovata* (B); *M. albicans* com *P. robustus* (C), na estação seca (símbolos abertos) e na estação chuvosa (símbolos preenchidos). Barras representam o desvio padrão.

Em alguns casos, como estudados por Hellmuth (1971), foi demonstrado que, mesmo em condições de baixa disponibilidade hídrica, a hospedeira *Acacia grasbyi* fechou os estômatos enquanto a hemiparasita *Amyema nestor* continuou transpirando livremente. No entanto, Stewart & Press (1990) enunciaram que o uso irrestrito de água pela parasita pode representar uma desvantagem, se o hospedeiro for severamente prejudicado.

Assim, segundo os resultados obtidos por Davidson *et al.* (1989), existe uma coordenação e uma integração do particionamento de água e de solutos entre hospedeiras e parasitas. Isso pode ser essencial para associações perenes, mantendo a integridade da hospedeira e o crescimento da parasita. Apesar dos estômatos das hemiparasitas serem menos sensíveis às mudanças no potencial

hídrico foliar do que das hospedeiras, eles podem exibir respostas coordenadas com as respostas das hospedeiras (Figura 22).

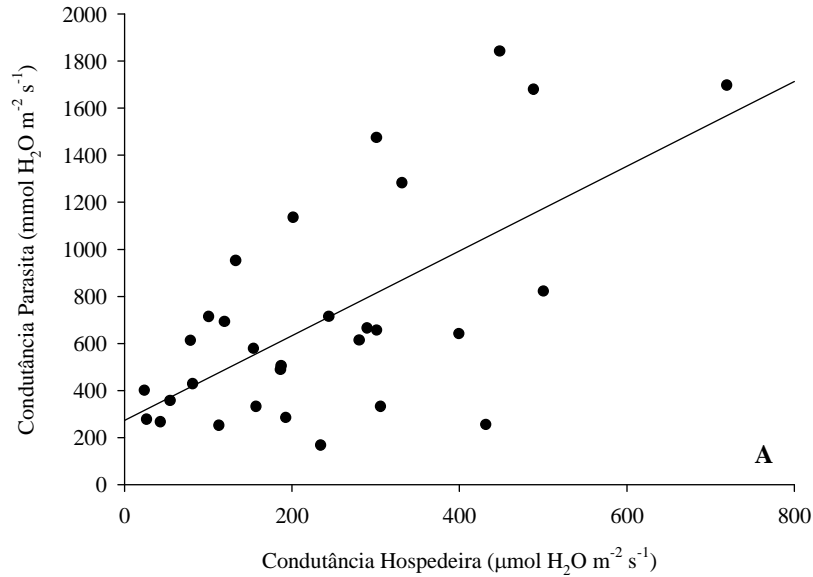


Figura 22. Correlação entre a condutância estomática das hospedeiras e das respectivas hemiparasitas para ambas as estações ($p < 0,01$, $R^2 = 0,40$).

Ullmann *et al.* (1985) mediram a condutância estomática diária em 19 pares de hemiparasitas e suas hospedeiras em habitats áridos e semi-áridos da Austrália, e também concluíram que, apesar da condutância foliar das hospedeiras serem significativamente menores que das parasitas, há um mecanismo de restrição de perda de água por transpiração. Não apenas isso, mas foi observada uma coordenação com as respostas estomáticas das hospedeiras, com padrões similares do curso diário de condutância, mesmo que os valores absolutos sejam diferentes, com parasitas apresentando maiores valores, como também foi encontrado no presente estudo (Figura 21). Essa correspondência de reação entre os estômatos de hospedeiras e parasitas pode ocorrer simplesmente por respostas similares a fatores externos, como ao déficit de pressão de vapor atmosférico, como também é sugerido que possa haver uma indução interna, como controle hormonal (Ullmann *et al.* 1985).

Houve correlação entre A_{\max} e G_s para ambas estações (Figura 23). Contudo, em relação às hospedeiras, as parasitas apresentaram uma menor capacidade de absorção líquida de CO_2 em função da condutância estomática. O mesmo padrão foi obtido por Ehleringer *et al.* (1985) que analisaram dados de diversas hemiparasitas e suas respectivas hospedeiras na parte central da Austrália.

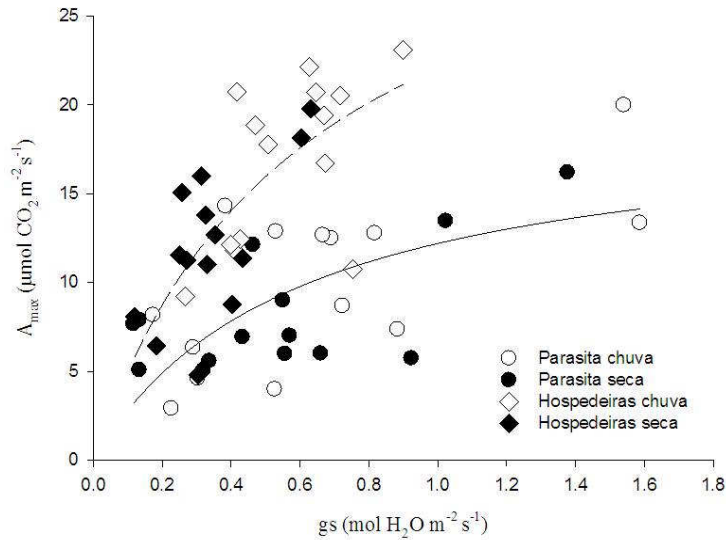


Figura 23. Relação entre condutância estomática (g_s) e taxa máxima de fotossíntese (A_{\max}) entre parasitas (círculos, linha contínua, $P < 0,01$) e hospedeiras (losangos, linha tracejada, $P < 0,01$) no Cerrado.

Houve diferença no potencial hídrico medido antes do amanhecer (*predawn*) entre parasitas e hospedeiras na época seca, sendo que as hemiparasitas apresentaram valores mais negativos (hospedeiras: $-0,58 \pm 0,08$ MPa; parasitas: $-0,93 \pm 0,18$ MPa; $t = 9,72$; $p < 0,05$). No entanto, essa diferença não foi significativa na estação chuvosa (hospedeiras: $-0,36 \pm 0,18$ MPa; parasitas: $-0,46 \pm 0,33$ MPa). Para o potencial hídrico medido ao meio-dia (*midday*), essa diferença não foi verificada (Figura 24A e 24B). Todas hemiparasitas e as hospedeiras apresentaram diferença significativa no potencial hídrico entre as estações, com menores valores na estação seca (Figura 24C). Bucci *et al.* (2005) não encontraram uma variação entre os potenciais do meio-dia na estação

seca em relação aos potenciais da estação chuvosa, estudando 8 espécies do cerrado, mas houve diferença sazonal nos valores de potencial hídrico antes do amanhecer.

Nesse estudo, a diferença entre o potencial antes do amanhecer e ao meio-dia também foi significativa. A queda do potencial hídrico foliar ocorre ao longo do dia, atingindo os menores valores ao meio dia, principalmente devido à grande demanda evaporativa propiciada pelas baixas taxas de umidade relativa do ar (Franco & Lüttge 2002).

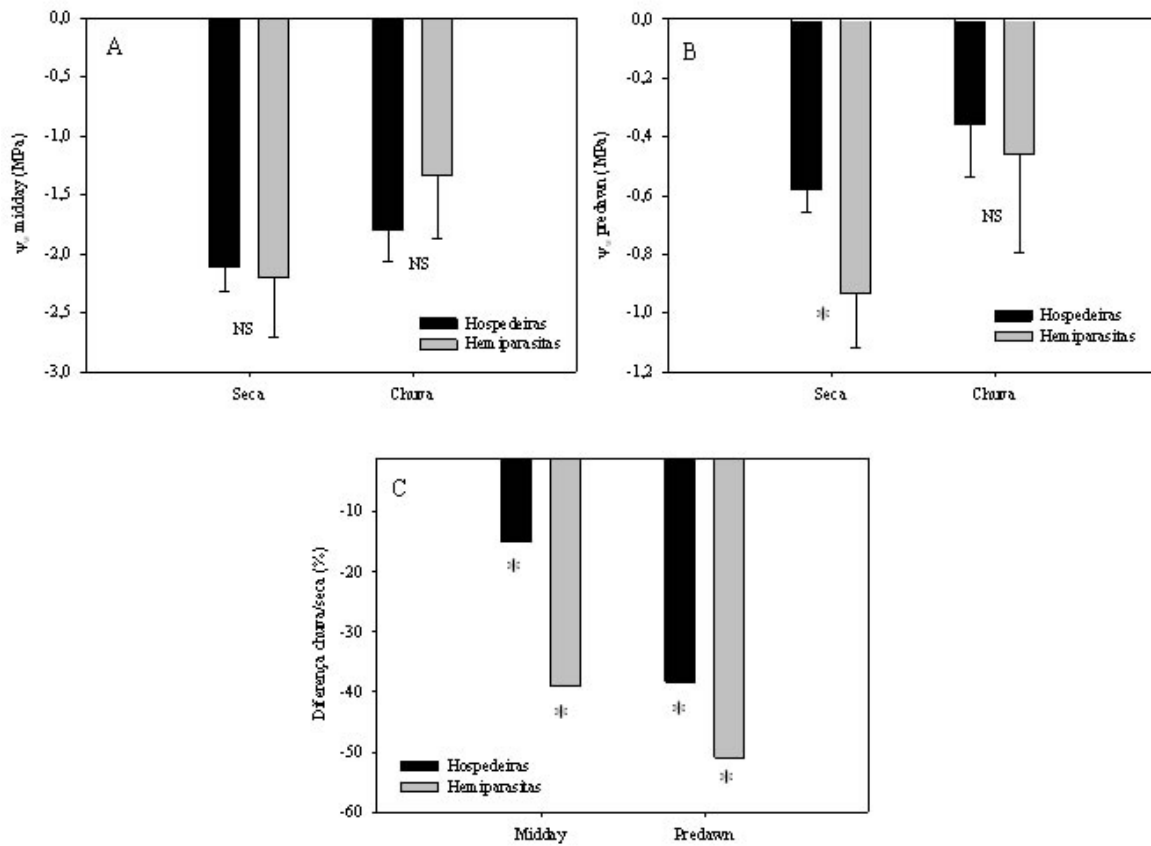


Figura 24. Diferença nos valores de potencial hídrico ao meio-dia (*midday*) e antes do amanhecer (*predawn*) entre plantas parasitas e suas respectivas hospedeiras (A e B), com significância de * $P < 0,05$; NS – não significativo. Diferença percentual entre as estações (C) foi significativa ($P < 0,05$) para todas as medidas. Barras representam o desvio padrão.

Para manter um fluxo de gradiente e evitar o fechamento estomático, a parasita deve tolerar potenciais hídricos mais negativos que a hospedeira. A parte aérea de muitas parasitas é suculenta, o que aumenta o estoque de água, com maior concentração osmótica de solutos orgânicos ativos (Popp *et al.* 1995). Nesse estudo, apesar de não ser medida a suculência foliar, ressalta-se que esse

aspecto pode ser de grande importância para elucidar pontos relevantes das relações hídricas das hemiparasitas do Cerrado.

No entanto, Bannister *et al.* (1999) afirmam que não existe razão, *à priori*, para que os valores de potencial hídrico sejam mais negativos nas plantas hemiparasitas em comparação às suas hospedeiras, pois estas encontram-se conectadas em paralelo ao sistema vascular das hospedeiras, e não em série, sendo o potencial hídrico determinado apenas pela resistência hidráulica e pelas taxas de transpiração de cada sistema separadamente. Os mesmos autores também encontraram evidências de uso conservativo de água na hemiparasita *Ileostylus micranthus*, quando desidratadas artificialmente.

Glatzel & Geils (2009) discutem um ponto interessante, comparando a demanda hídrica da hemiparasita com outro ramo qualquer da árvore, uma vez que todos os ramos e as folhas de uma árvore competem pela água transportada das raízes para copa. No entanto, as parasitas não contribuem para o ganho de carbono da hospedeira, sem contribuir para a constituição estruturas de suporte necessárias para condução da árvore, como raízes e o tronco. Nesse sentido, essencialmente, as parasitas desregulam o controle homeostático de água das hospedeiras.

Quanto aos estômatos, esses diferiram significativamente entre as parasitas em termos de densidade (ANOVA: $F=43,89$; $p<0,05$), comprimento da célula guarda (ANOVA: $F=27,51$; $p<0,05$) e condutância estomática média diária (ANOVA: $F=5,70$; $p<0,05$). As hemiparasitas apresentaram estômatos do tipo paracítico e encontram-se distribuídos aleatoriamente em ambas as faces do limbo foliar (Figura 25). *P. ovata* em ambos hospedeiros apresentaram diferença significativa entre as superfícies abaxial e adaxial, sendo os maiores valores de densidade estomática verificados na superfície abaxial (*P. ovata* na *B. verbascifolia*: abaxial: $107,30 \pm 9,80$; adaxial: $71,92 \pm 16,14$; *P. ovata* na *M. albicans*: abaxial: $147,97 \pm 12,66$; adaxial: $102,61 \pm 13,40$). Apesar de não significativo, em *P. robustus*, essa tendência também foi verificada (abaxial: $54,44 \pm 7,74$; adaxial: $42,75 \pm 8,31$).

Apesar da diferença na densidade, o comprimento da célula-guarda não diferiu entre *P. ovata* nas diferentes hospedeiras. Houve diferença entre *P. ovata* e *P. robustus*, com *P. robustus* apresentando maiores comprimentos (ANOVA: $F=27,51$; $p<0,05$). A menor densidade estomática verificada em *P. robustus* relaciona-se com o maior comprimento da célula-guarda nessa espécie (Figura 25).

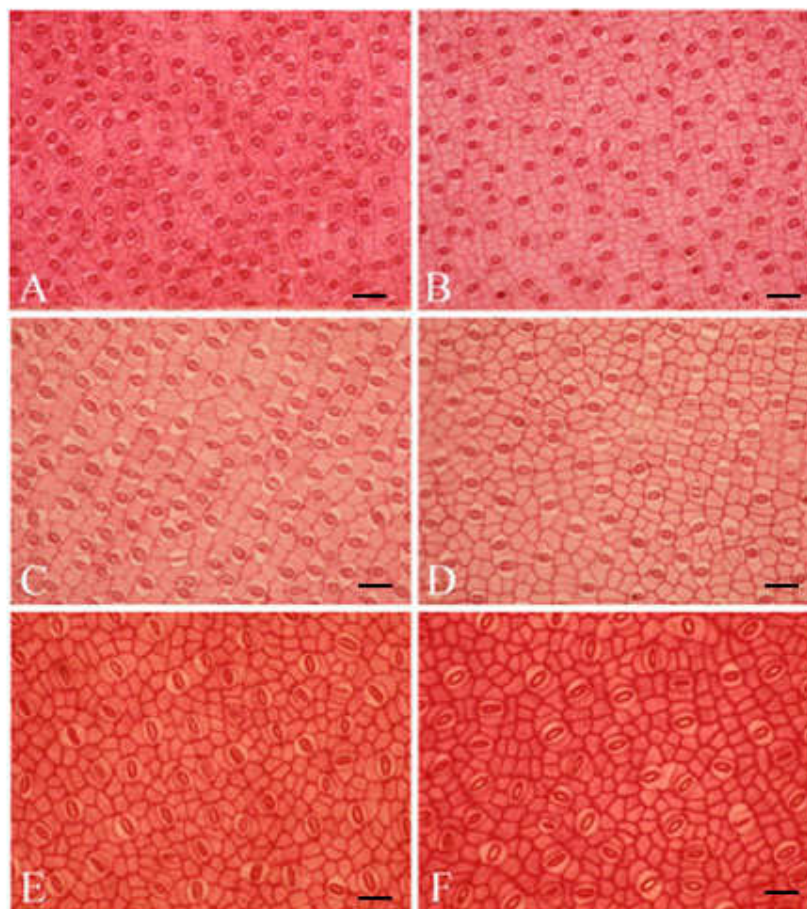


Figura 25. Epiderme evidenciando os estômatos de: *P. ovata* em *M. albicans*, face abaxial (A) e face adaxial (B); *P. ovata* em *B. verbascifolia*, face abaxial (C) e face adaxial (D); *P. robustus* em *M. albicans*, face abaxial (E) e face adaxial (F). Barra = 100µm.

A razão média entre as superfícies foliares foi de 1,43 ($\pm 0,16$) estômatos na face abaxial em relação ao número de estômatos na face adaxial, e não diferiu entre os tratamentos (ANOVA: $F = 3,57$; $p = 0,07$). Isso demonstra que a proporção de estômatos nas distintas faces é mantida

independente das diferenças encontradas entre as espécies nas diferentes hospedeiras. Não foram encontradas relações entre a condutância estomática e a densidade estomática ou o comprimento dos estômatos para nenhuma das faces de superfície foliar ($p>0,05$), mas houve relação entre o comprimento dos estômatos e a densidade estomática (Figura 26).

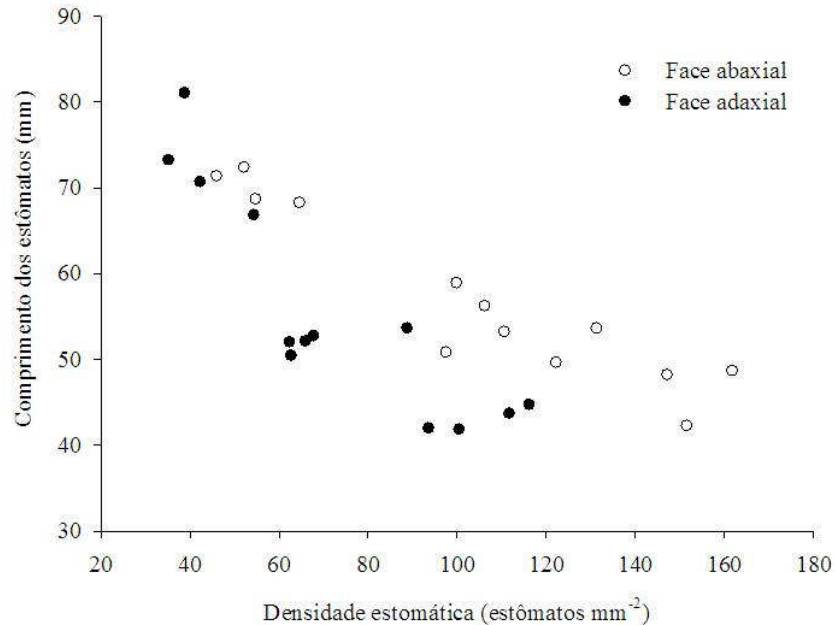


Figura 26. Correlação entre densidade estomática e comprimento da célula-guarda das hemiparasitas estudadas, para face abaxial (círculos abertos) e adaxial (círculos fechados), com significância de $P<0,001$.

Estômatos maiores geralmente são característicos de ambientes mesofíticos, por serem geralmente mais lentos em suas respostas, propiciando um consumo luxurioso de água (Galmes *et al.* 2007), enquanto estômatos menores seriam encontrados em ambientes xéricos, propiciando um controle hídrico mais adequado (Aasamaa *et al.* 2001). Em um estudo comparando espécies de mata de galeria e de cerrado, Rossatto *et al.* (2009) encontraram valores de comprimento estomático ente 15 e 45 μm , valores inferiores aos encontrados para hemiparasitas, sugerindo que as hemiparasitas apresentam estômatos anatomicamente diferenciados, mais propícios à perda de água que os estômatos de espécies tanto de mata como de cerrado.

As características morfo-anatômicas das plantas são fortemente influenciadas pelos fatores ambientais, estando associadas principalmente com o regime de luz, quantidade de chuva, tipo de solo e altitude (Givnish 1984). Aspectos que podem demonstrar uma grande variação na estrutura foliar anatômica de espécies lenhosas do cerrado, são principalmente as variações da incidência luminosa (Marques *et al.* 2000), o conteúdo de nutrientes no solo e aos efeitos da sazonalidade (Justo *et al.* 2005). Estas mudanças na estrutura foliar podem afetar a economia hídrica e a fixação de carbono. Estudos sobre os padrões de densidade de estômatos tem encontrado maior densidade estomática quando as folhas são expostas à alta irradiação solar ou baixa disponibilidade hídrica, relacionando a um melhor controle da condutância estomática, que propiciaria um aumento na capacidade de regular as perdas de água por transpiração (Lleras 1974).

Assim, as diferenças encontradas nas densidades estomáticas para *P. ovata* nas diferentes hospedeiras pode ser devido à fenologia distinta das hospedeiras, sendo uma brevidecídua (*B. verbascifolia*) e a outra sempre-verde (*M. albicans*). Isso pode afetar a disponibilidade de luz, já que a brevidecídua perde totalmente as folhas por um período de até 3 semanas (Franco *et al.* 2005), que poderia afetar as densidades estomáticas das folhas em formação.

5. Considerações finais

Houve diferença entre *P. ovata* nas distintas hospedeiras, tanto na concentração foliar de Al, como na concentração de Ca e Mg e nas densidades estomáticas, que podem estar relacionadas não necessariamente à presença do Al, mas à características intrínsecas das hospedeiras. Dessa forma, a primeira hipótese, que *P. ovata* se diferenciaria em termos anatômicos e fisiológicos em hospedeira acumuladora e não-acumuladora de Al, não obteve resultado conclusivo, necessitando de mais estudos para verificar as diferenças fisiológicas de hemiparasitas em diferentes hospedeiras.

Altas concentrações de Al foram encontradas nas folhas e nas sementes de *P. robustus*. Em *P. ovata*, apesar das altas concentrações de Al nas folhas, quando na hospedeira acumuladora, *M.*

albicans, nas sementes não houve acúmulo. Isso pode indicar que esse metal deva ser provavelmente imobilizado nas folhas. Assim, a segunda hipótese testada, que hemiparasitas em hospedeiras acumuladoras deveriam acumular Al não só na folha, mas também no ramo e na semente, foi rejeitada para *P. ovata*, mas aceita para *P. robustus*.

Foram encontradas menores concentrações foliares de nitrogênio (N) e fósforo (P) em indivíduos de *B. verbascifolia* parasitados, o que pode indicar uma influência negativa da hemiparasita na assimilação de N e P, provavelmente por competirem diretamente por esses recursos. No entanto, de forma geral, não foram encontradas diferenças na assimilação de carbono ou no balanço hídrico de indivíduos parasitados e livres de parasitas. Apesar da diferença entre os valores diários de condutância estomática, não houve diferença entre parasitas e hospedeiras quanto à transpiração foliar nem quanto à condutância estomática em $A_{máx}$. Também foi observada uma tendência a respostas coordenadas de fechamento estomático entre as hospedeiras e as hemiparasitas associadas, o que pode indicar o uso conservativo da água de hemiparasitas em habitats com condições de seca. Assim, no geral, a presença da parasita não alterou o desempenho da hospedeira, de forma que a terceira hipótese, que parasitas devem diminuir o desempenho fisiológico das hospedeiras, foi refutada. Isso pode ocorrer talvez por uma relação mais duradoura e conservativa com a parasita e adaptações de tolerância ao parasitismo em associações perenes, que pode ser essencial para manutenção da integridade da hospedeira e do crescimento da parasita.

As plantas parasitas apresentaram, em geral, maiores concentrações foliares de P, K, Cu em comparação às plantas hospedeiras, provavelmente devido à impossibilidade de retranslocação de íons móveis pelo floema da parasita para a hospedeira. Houve correlação entre as concentrações foliares das parasitas e das hospedeiras para Ca, Mg, Mn, Cu e Al. Nas plantas parasitas também foram encontradas quantidades desproporcionais de P em relação ao N, levando a uma ausência de correlação entre estes dois nutrientes. Dessa forma, o desafio para as parasitas é, tanto evitar deficiência mineral, quanto lidar com excesso e quantidades desproporcionais de nutrientes. As plantas hospedeiras apresentaram, no geral, maiores taxas de assimilação máxima de CO₂ em base

de área, número total de folhas, assimilação de CO₂ em base de massa, área foliar específica, eficiência no uso da água, concentração de clorofila e valores de potencial hídrico, e menores taxas de respiração que as plantas parasitas. As hemiparasitas apresentaram taxas de assimilação de CO₂ inferiores à das hospedeiras, e taxa de respiração no escuro muito maior, indicando um gasto energético superior para manutenção do metabolismo celular. A quarta hipótese, portanto, que as plantas não iriam se diferenciar fisiologicamente entre parasitas e hospedeiras, foi refutada. Há diferenças fisiológicas claras, provavelmente devido às pressões seletivas distintas de cada uma, que levam a modificações na forma e na função dos organismos em questão.

6. Referências bibliográficas

Aasamaa K., Sober A., Rrabi M. 2001. Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Australian Journal of Plant Physiology* **28**: 765-774.

Allen S.E. 1989. *Chemical analysis of ecological materials*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Araújo G.M., Haridasan M. 1988. A comparison of the nutrient status of two forests on dystrophic and mesotrophic soils in the cerrado region of central Brazil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. **19**: 1075-1089.

Baker J.R. 1962. Experiments on the action of mordants. Aluminium-haematein. *Quarterly Journal of Micro-scopical Science* **103**: 493-517.

Bannister P., Strong G.L. 2001. Carbon and nitrogen isotope ratios, nitrogen content and heterotrophy in New Zealand mistletoes. *Oecologia* **126**: 10–20.

Bannister P., Strong G.L., Andrew I. 2002. Differential accumulation of nutrient elements in some New Zealand mistletoes and their hosts. *Functional Plant Biology* **29**: 1309-1318.

Beiguelman, B. 1962. Cerrado: Vegetação oligotrófica. *Ciência e Cultura* **14(2)**: 99- 107.

Boardman N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology* **28**: 355-77.

Britez R.M., Watanabe T., Jansen S., Reissman C.B., Osaki M. 2002. The relationship between aluminium and silicon accumulation in leaves of *Faramea marginata* (Rubiaceae). *New Phytologist* **156**: 437-44.

Bucci S.J., Goldstein G., Meinzer F.C., Franco A.C., Campanello P. & Scholz F. 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn

disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees* **19**: 296-304.

Calvin C.L., Wilson C.A. 2006. Comparative morphology of epicortical roots in Old and New World Loranthaceae with reference to root types, origin, patterns of longitudinal extension and potential for clonal growth. *Flora* **201**: 345-353.

Cazetta E., Galetti M. 2007. Frugivoria e especificidade por hospedeiros na erva-de-passarinho *Phoradendron rubrum* (L.) Griseb (Viscaceae). *Revista Brasileira de Botânica* **30**: 321-350.

Chapin III F.S. 1983. Adaptation of selected trees and grasses to low availability of phosphorus. *Plant and Soil* **72**: 283-287.

Chenery E.H. 1948. Aluminium in the plant world. Part I. General survey in the dicotyledons. *Kew Bulletin* **3**: 173-183.

Clark R.A., Krueger G.L. 1985. Aluminium: Its limited application as a reagent for detection of aluminium species. *Journal of Histochemistry and Cytochemistry* **33**: 729-732.

Coley P.D., Bryant J.P., Chapin III F.S. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* **230**: 895-899.

Davidson N.J. & Pate J.S. 1992. Water relations of the mistletoe *Amyema fitzgeraldii* and its host *Acacia acuminata*. *Journal of Experimental Botany* **43**: 1549-1555.

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* (Berlin) **80**: 321-330.

de la Harpe A.L., Visser J.H., Grobbelaar N. 1981. Photosynthetic characteristics of some South African parasitic flowering plants. *Zeitschrift fur Pflanzenphysiologie* **103**: 265-75.

Dobbertin M., Rigling A. 2006. Pine mistletoe (*Viscum album* ssp. *austriacum*) contributes to Scots pine (*Pinus sylvestris*) mortality in the Rhone valley of Switzerland. *Forest Pathology* **36**: 309-322.

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

Ehleringer J.R., Schulze E.D., Ziegler H., Lange O.L., Farquhar G.D., Cowan I.R. 1985. Xylem-tapping mistletoes: water or nutrient parasites? *Science* **277**: 1479-1481.

Elias S.R.M., Assis R.M., Seraphin E.S. & Rezende M.H. 2003. Anatomia foliar em plantas jovens de *Solanum lycocarpum* A.St.-Hil. (Solanaceae). *Revista Brasileira de Botânica* **26**: 169-174.

Epstein E. & Bloom A.J. 2005. *Mineral nutrition of plants: principles and perspectives*. Sunderland: Sinauer Associates. 400p.

Ernst W.H.O. 1990. Element allocation and (re)translocation in plants and its impact on representative sampling. In: H. Lieth & B. Markert VCH. *Element concentration cadasters in ecosystems*. Weinheim, Germany. pp. 17–40.

Escher P.P., Andreas D., Bannister P., Fink S., Hartung W., Jiang F., Rennenberg H. 2008. Transpiration, CO₂ assimilation, WUE, and stomatal aperture in leaves of *Viscum album* (L.): Effect of abscisic acid (ABA) in the xylem sap of its host (*Populus x euamericana*). *Plant physiology and biochemistry* **46**: 64-70.

Franceschi V.R., Horner H.T.Jr. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *Botanical Review* **46**: 361-427.

Franco A.C. 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* **136**: 69-76.

Franco A.C., Luttge U. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical, efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* **131**: 356-365.

Franco A.C., Bustamante M., Caldas L.S., Goldstein G., Meinzer F.C., Kozovits A.R., Rundel P., Coradin V.T.R. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* **19**: 326-335.

Franklin G.L. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature* **155**: 51.

Furley P.A., Ratter J.A. 1988. Soil resources and plant communities of the Central Brazilian cerrado and their development. *Journal of Biogeography* **15**: 97-108.

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 Soil* **290**: 139-155.

Garcia, M.A. 1990. *Respostas de duas espécies acumuladoras de alumínio a fertilização com fósforo, calcário e magnésio*. Dissertação de Mestrado. Departamento de Ecologia. Universidade de Brasília. 72p.

Garofalo C.R. 2001. *Efeitos do aumento da disponibilidade de nutrientes na dinâmica de nutrientes em plantas lenhosas em uma área de Cerrado sensu stricto*. Dissertação de Mestrado. Departamento de Ecologia. Universidade de Brasília. 89p.

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* (Berlin) **56**: 193-201

Glatzel G., Geils B.W. 2009. Mistletoe ecophysiology: host-parasite interactions. *Annals of Botany* **87**: 10-15.

Garten Jr. C.T. 1976. Correlations between concentrations of elements in plants. *Nature* **261**: 686-688.

Givnish T.J. 1984 Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In: E. Medina, H.A.Mooney & C. Vasques-Yanes (Eds.). *Physiological ecology of plants in the wet tropics*. Dr. W.Junk Publishers, The Hague. pp. 51-84.

Goldstein G., Rada F., Sternberg L., Burguera J.L., 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**: 176-183.

Goodland R. 1971. A physiognomic analysis of the cerrado vegetation of central Brazil. *Journal of Ecology* **59**: 411-1419.

Graves J.D., Wylde A., Press M.C., Stewart G.R. 1990. Growth and carbon allocation in *Pennisetum typhoides* infected with the parasitic angiosperm *Striga hermonthica*. *Plant, Cell & Environment* **13**: 367–373.

Grime J.P., Thompson K., Hunt R. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* **79**: 259–281.

Haridasan M. 1988. Performance of *Miconia albicans* (SW.) Triana, an aluminum accumulating species, in acidic and calcareous soils. *Community, Soil Science and Plant Nutrition* **19**: 1091–1103.

Haridasan M., Araújo G.M. 1988. Aluminium-accumulating species in two forest communities in the cerrado region of central Brazil. *Forest Ecology and Management* **24**: 15-26.

Haridasan M., Hill P.G., Russell D.G. 1987. Semiquantitative estimates of aluminium and other cations in the leaf tissues of some Al-accumulating species using electron probe microanalysis. *Plant and Soil* **104**: 99-102.

Haridasan M., Paviani T.I., Sciavini I. 1986. Localization of aluminium in the leaves of some aluminium-accumulating species. *Plant and Soil*. **95**: 435-7.

Haridasan M., Pinheiro A.A.M.C., Torres F.R.R.. 1997. Resposta de algumas espécies do estrato rasteiro de um cerrado à calagem e à adubação. In: Leite, L. L., and C. H. Saito (Eds.). *Contribuição ao conhecimento ecológico do cerrado*. Universidade de Brasília, Brasilia, Brazil, p. 87-91.

Haridasan M. 1987. Distribution and mineral nutrition of aluminium-accumulating species in different plant communities of the cerrado region of central Brazil. In J. J. San Jose, & R Montes. *La capacidad bioprodutiva de sabanas*, IVIC. Caracas, Venezuela, p. 309-348.

Hellmuth E.O. 1971. Ecophysiological studies on plants in arid and semi-arid regions in Western Australia IV. Comparison of the field physiology of the host, *Acacia grasbyi*, and its

hemiparasite, *Amyema nector*, under optimal and stress conditions. *Journal of Ecology* **59**: 5-17.

Howell B.E., Mathiasen R.L. 2004. Growth impacts of *Psittacanthus angustifolius* Kuijt on *Pinus oocarpa* Schiede in Honduras. *Forest Ecology and Management* **198**: 75-88. Hutchinson G.E., Wollack A. 1943. Biological accumulators of aluminum. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences* **35**: 73-128.

Jansen S., Broadley M., Robbrecht E., Smets E. 2002. Aluminium hyperaccumulation in angiosperms: a review of its phylogenetic significance. *Botanical Review* **68**: 235-269.

Jansen S., Smets E., Haridasan M. 2003a. Aluminum accumulation in flowering plants. In: *McGraw-Hill Yearbook of Science and Technology*. New York: McGraw-Hill, pp.11-13.

Jansen S., Watanabe T., Dessein S., Smets E., Robbecht E. 2003b. A comparative study of metal levels in leaves of some Al-accumulating Rubiaceae. *Annals of Botany* **91**: 657-63.

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

Judd W.S., Campbell C.S., Kellogg E.A., Stevens P.F., Donoghue M.J. 2009. *Sistemática vegetal: um enfoque filogenético*. Artmed: Porto Alegre. 3ª Edição.

Justo C.F., Soares A.M., Gavilanes M.L. & Castro E.M. 2005. Leaf anatomical plasticity of *Xylopia brasiliensis* Sprengle (Annonaceae). *Acta Botanica Brasilica* **19**: 111-123.

Knutson D.M. 1979. How parasitic seed plants induce disease in other plants. In: J.G. Horsfall, E.B. Cowling (Eds.) *Plant Disease: An Advanced Treatise*. New York: Academic. pp. 293-312.

Kochian L.V. 1995. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **46**: 237-260.

Kraus J.E. & Arduin M. 1997. *Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal*. Edur. Rio de Janeiro.

Kuijt J. 1969. *The biology of parasitic flowering plants*. University of California Press, Berkeley. 246p.

Kuijt J. & Lye D. 2005. A preliminary survey of foliar sclerenchyma in neotropical Loranthaceae. *BLUMEA* **50**: 323–355.

Lamont B. 1983. Mineral nutrition of mistletoes. In: D.M. Calder, P. Bernhardt (Eds.) *The Biology of Mistletoes*. New York: Academic. pp. 185-204.

Lamont B.B., Southall K.J. 1982. Distribution of mineral nutrient between the mistletoe, *Amyema preissii*, and its host, *Acacia acuminata*. *Annals of Botany* **49**: 721–725.

Larcher W. 2000. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: Rima, 531 p.

Lee D.W. 1988. Simulating forest shade to study the development ecology of tropical plants: Juvenile growth in three vines in India. *Journal of Tropical Ecology* **4**: 281-92.

Lleras E. 1974. Differences in stomatal number per unit are within the same species under different micro-environmental conditions: A working hypothesis. *Acta Amazonica* **7**: 473-476.

Lüttge U., Haridasan M., Fernandes G.W., Mattos E.A., Trimbom 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.

Ma J.F., Zheng S.J., Matsumoto H., Hiradate S. 1997. Detoxifying aluminium with buckwheat. *Nature* **390**: 569–570.

Ma J.F. 2000. Role of organic acids in detoxification of aluminium in higher plants. *Plant Cell Physiology* **41**: 383-90.

Ma J.F., Hiradate S. 2000. Form of aluminium for uptake and translocation in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Planta* **211**: 355–360.

Ma J.F., Ryan P.R., Delhaize E. 2001. Aluminum tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends in Plant Science*. **6**: 273-278.

Machado J.W.B. 1985. *Acumulação de alumínio em Vochysia thyrsoidea Pohl*. Dissertação (Mestrado). Universidade de Brasília. Brasília, 104p.

Malavolta, E.A. 1980. *Elementos de nutrição mineral de plantas*. Ceres. São Paulo. 253p.

Matsumoto H., Hirasawa E., Morimura S. & Takahashi E. 1976. Localization of aluminium in tea leaves. *Plant Cell Physiology* **17**: 627–631.

Marques A.R., Garcia Q.S., Passos Rezende J.L. & Fernandes G.W. 2000. Variations in leaf characteristics of two species of *Miconia* in the Brazilian cerrado under different light intensities. *Tropical Ecology* **41**: 47-56.

Marshall J.D., Dawson T.E. & Ehleringer J.R. 1994. Integrated nitrogen, carbon, and water relations of a xylem-tapping mistletoe following nitrogen fertilization of the host. *Oecologia* **100**: 430-438.

Marschner H. 1974. Calcium nutrition of higher plants. *Netherlands Journal of Agricultural Science* **22**: 275-282.

Matsumoto H. 2000. Cell biology of aluminium toxicity and tolerance in higher plants. *International Review of Cytology*. **200**: 1-46.

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

Monteiro R.F., Martins R.P., Yamamoto K. 1992. Host specificity and seed dispersal of *Psittacanthus robustus* (Loranthaceae) in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **8**: 307-314.

Moraes C.D.A. 1994. *Resposta de algumas espécies arbóreas nativas do Cerrado à adubação e calagem*. Dissertação de Mestrado. Departamento de Ecologia. Universidade de Brasília. 66p.

Moraes J.A.P.V., Prado C.H.B.A. 1998. Photosynthesis and water relations in cerrado vegetation. In: Scarano F.R. & Franco A.C. (Eds.) *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in neotropics*. Series Oecologia Brasiliensis. pp.45-63.

Morretes B.L. 1969. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da USP* **22**: 7-32.

Nagata T., Hayatsu M., Kosuge N. 1992. Identification of aluminum forms in tea leaves by ²⁷Al NMR. *Phytochemistry* **31**: 1215–1218.

Nickrent D.L. 2002. Parasitic Plants of the World. In: López-Sáez J.A., Catalán P., Sáez L. (Eds.), *Parasitic Plants of the Iberian Peninsula and Balearic Islands*. Mundi-Prensa Libros, S.A., Madrid. pp. 7-27.

Norton D.A., Carpenter M.A. 1998. Mistletoes parasites: host specificity and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* **13**: 101-105.

Norton D.A. & Reid N. 1997. Lessons in ecosystem management from management of threatened and pest loranthaceous mistletoes in New Zealand and Australia. *Conservation Biology* **37**: 59-769.

Norton D.A., Ladley J.J., Owen H.J. 1997. Distribution and population structure of the loranthaceous mistletoes *Alepis flavida*, *Peraxilla colensoi*, and *Peraxilla tetrapetala* within two New Zealand *Nothofagus* forests. *New Zealand Journal of Botany* **35**: 323-336.

Orozco A., Rada F., Azocar A., Goldstein G. 1990. How does a mistletoe affect the water, nitrogen and carbon balance of two mangrove ecosystem species? *Plant, Cell and Environment* **13**: 941-947.

Pate J.S., Kuo J., Davidson N.J. 1989. Morphology and anatomy of the haustorium of the root hemiparasite *Oxalis phyllanthi* (Labill.) R. Br. (Oxalaceae), with special reference to the haustorial interface. *Annals of Botany* **65**: 425-436

Pennings S.C., Callaway R.M. 2002. Parasitic plants: Parallels and contrasts with herbivores. *Oecologia* **131**: 479-489.

Poorter H., Van der Werf A. 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. In: Lambers H., Poorter H., Van Vuuren M.M.I. (eds.) *Inherent variation in plant growth, physiological mechanisms and ecological consequences*. Leiden, The Netherlands: Backhuys, pp. 309-336.

Popp M., Mensen R., Richter A., Buschmann H. & Willert D.J. 1995. Solutes and succulence in southern African mistletoes. *Trees* (Berl.) **9**: 303–310.

Popp M., Richter A. 1998. Ecophysiology of xylem-tapping mistletoes. *Progress in Botany* **59**: 659-674.

Prado C.H.B.A., Moraes J.A.P.V. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under fields conditions. *Photosynthetica* **33**: 103-112.

Press M.C., Tuohy J.M., Stewart G.R. . 1987. Gas exchange characteristics of the sorghum-*Striga* host-parasite association. *Plant Physiology* **84**: 814-819.

Press M.C., Graves J.D., Stewart G.R. 1988. Transpiration and carbon acquisition in root hemiparasites. *Journal of Experimental Botany* **39**: 1009- 1014

R Development Core Team. 2005. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Rasband W.S. 1997-2009. *ImageJ*, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>

Raven A. 1983. Phytophages of xylem and phloem: a comparison of animal and plant sap-feeders. *Advances in Ecological Research* **13**: 135-234.

Reich P.B. 2005. Global biogeography of plant chemistry: filling in the blanks. *New Phytologist* **168**: 263-266.

Reid N., Yan Z., Fittler J. 1994. Impact of mistletoes (*Amyema miquelii*) on host (*Eucalyptus blakelyi* and *Eucalyptus melliodora*) survival and growth in temperate Australia. *Forest Ecology and Management* **70**: 55-65.

Ribeiro J.F. 1983. *Comparação da concentração de nutrientes na vegetação arbórea e nos solos de um cerrado e um cerradão no Distrito Federal, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Departamento de Ecologia. Universidade de Brasília. 180p.

Richter A., Popp M., Mensen R., Stewart G.R. & von Willert D.J. 1995. Heterotrophic carbon gain of the parasitic angiosperm *Tapinanthus oleifolius*. *Australian Journal of Plant Physiology* **22**: 537-544.

Riopel J.L., Timko M.P. 1995. Haustorial initiation and differentiation. In: M.C. Press & J.D. Graves (Eds.). *Parasitic plants*. London, Chapman & Hall. pp. 39-73.

Robinson W.O. & Edgington G. 1945. Minor elements in plants and some accumulator plants. *Soil Science* **60**: 15-28.

Rossatto D.R., Hoffmann W.A. & Franco A.C. 2009. Características estomáticas de pares congêneros de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil Central. *Acta Botanica Brasilica* **23**: 499-508.

Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D., Hemmingson E.A. 1965. Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* **148**: 339-346.

Schulze E.D., Ehleringer J.R. 1984. The effect of nitrogen supply on growth and water-use efficiency of xylem-tapping mistletoes. *Planta* **162**: 268-275.

Schulze E.D., Turner N.C., Glatzel G. 1984. Carbon, water and nutrient relations of two mistletoes and their hosts: a hypothesis. *Plant Cell Environment* **7**: 293-299.

Schulze E.D., Lange O.L., Ziegler H. & Gebauer G. 1991. Carbon and nitrogen isotope ratios of mistletoes growing on nitrogen and non-nitrogen-fixing hosts and on CAM plants in the Namib desert confirm partial heterotrophy. *Oecologia* **88**: 451-462.

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

Singh D., Rai A.K., Panyang O. 2009. Hematoxylin staining as a potential screening technique for aluminium tolerance in pea (*Pisum sativum* L.). *Current science* **98**: 1029-1030.

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.

Tennakoon K.U., Patê J.S. 1996. Effects of parasitism by a mistletoe on the structure and functioning of branches of its host. *Plant Cell and Environment* **19**: 517-528.

Ullmann I., Lange O.L., Ziegler H., Ehleringer J., Schulze E.-D., Cowan I.R. 1985. Diurnal courses of leaf conductance and transpiration of mistletoes and their hosts in Central Australia. *Oecologia* (Berlin) **67**: 577-587.

Van der Werf A., Geerts R.H.E.M., Jacobs F.H.H., Korevaar H., Oomes M.J.M., De Visser W. 1998. The importance of relative growth rate and associated traits for competition between species during vegetation succession. In: Lambers H, Poorter H, Van Vuuren MMI, eds. *Inherent variation in plant growth, physiological mechanisms and ecological consequences*. Leiden, The Netherlands: Backhuys, pp. 489-502.

Wang Z., Luo S., Sato K., Kobayashi M., Nozawa T. 1998. Measurements of the CO₂/O₂ specificity of ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase by ³¹P- and ¹H-NMR. *Photosynthesis Research* **58**: 103–109.

Wang L., Kgope B., D'Odorico P., Macko S. 2007. Carbon and nitrogen parasitism by xylem-tapping mistletoe along the Kalahari Transect: a stable isotope study. *African Journal of Ecology* **46**: 540-546.

Watanabe T., Osaki M. & Tadano T. 1997. Aluminum-induced growth stimulation in relation to calcium, magnesium and silicate nutrition in *Melastoma malabathricum* L. *Soil Science and Plant Nutrition* **43**: 827–837.

Watanabe T., Osaki M., Yoshihara T. & Tadano T. 1998a. Distribution and chemical speciation of aluminum in the Al accumulator plant, *Melastoma malabathricum* L. *Plant Soil* **201**: 165-173.

Watanabe T., Osaki M. & Tadano T. 1998b. Effects of nitrogen source and aluminum on growth of tropical tree seedlings adapted to low pH soils. *Soil Science and Plant Nutrition* **44**: 655-666.

Watanabe T., Osaki M., Tadano T. 2002. Al uptake kinetics in roots of *Melastoma malabathricum* L., an Al accumulator plant. *Plant and Soil*. **231**: 283-291.

Watanabe T., Osaki M. 2002. Mechanisms of adaptation to high aluminum condition in native plant species growing in acid soils: a review. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. **33**: 1247-60.

Watson L., Dallwitz M.J. 1992. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Version: 25th November 2009. Disponível online em <http://delta-intkey.com>. Acesso em 18/12/2009

Webb L.J. 1954. Aluminium accumulation in the Australian-New Guinea flora. *Australian Journal of Botany* **2**:176-196.

Wellburn A.R. 1994. The spectral determination of chlorophylls a and b as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology* **144**: 307-313.

Whatley F.H., Whatley F.R. 1982. *A Luz e a vida das plantas*. São Paulo: EPU-EDUSP. 101p.

7. ANEXOS

ANEXO I. Espécies de hemiparasitas e hospedeiras estudadas no presente trabalho: 1. *P. robustus* em *M. albicans*; 2. *P. ovata* em *B. verbascifolia*; 3. *P. ovata* em *M. albicans*.



ANEXO II. ANOVA da concentração foliar de nutrientes e Al de *M. albicans* e parasitas associadas. Valores de *p* em destaque foram resultados significativos.

Nutriente (estação)	Tratamento		Erro			
	df	MS	df	MS	F	<i>p</i>
N (chuva)	4	0,189230	20	0,064154	2,949621	0,045634
N (seca)	4	0,484418	20	0,037843	12,80072	0,000025
P (chuva)	4	0,001416	20	0,000342	4,143284	0,013229
P (seca)	4	0,002145	20	0,000193	11,09835	0,000066
K (chuva)	4	3,915592	20	0,018204	215,0959	0,000000
K (seca)	4	4,078912	20	0,046484	87,74891	0,000000
Ca (chuva)	4	0,041286	20	0,025996	1,588207	0,216207
Ca (seca)	4	0,044821	20	0,010662	4,203890	0,012464
Mg (chuva)	4	0,000578	20	0,002726	0,211928	0,928738
Mg (seca)	4	0,000369	20	0,000545	0,677968	0,615196
Fe (chuva)	4	17503,79	20	3760,060	4,655190	0,008075
Fe (seca)	4	15886,22	20	1598,139	9,940447	0,000135
Mn (chuva)	4	1327,791	20	773,5000	1,716601	0,185839
Mn (seca)	4	450,9181	20	265,8306	1,696261	0,190343
Zn (chuva)	4	112,1663	20	8,360000	13,41702	0,000018
Zn (seca)	4	137,3306	20	3,977969	34,52280	0,000000
Cu (chuva)	4	146,1900	20	5,322500	27,46642	0,000000
Cu (seca)	4	113,9366	20	4,922969	23,14387	0,000000
Al (chuva)	4	19272441	20	13389025	1,439421	0,257721
Al (seca)	4	4806731	20	2783294	1,726994	0,183580

ANEXO III. Valores de ANOVA para concentração foliar de macro, micronutrientes e Alumínio de *B. verbascifolia* e parasita associada. Valores de *p* em destaque foram resultados significativos.

Nutriente (estação)	Tratamento		Erro			
	df	MS	df	MS	F	p
N (chuva)	2	0,107425	10	0,034575	3,107014	0,094187
P (chuva)	2	0,000183	10	0,000026	7,166667	0,013747
K (chuva)	2	3,103530	10	0,564763	5,495275	0,027566
Ca (chuva)	2	0,308714	10	0,102986	2,997613	0,100532
Mg (chuva)	2	0,003513	10	0,002548	1,378875	0,300353
Fe (chuva)	2	13959,47	10	5247,920	2,660001	0,123694
Mn (chuva)	2	172,7500	10	254,2795	0,679370	0,531141
Zn (chuva)	2	0,437500	10	7,041667	0,062130	0,940160
Cu (chuva)	2	6,270833	10	3,520833	1,781065	0,223001
Al (chuva)	2	3666837	10	2783223	1,317479	0,314883

ANEXO IV. Valores de ANOVA para taxa de fotossíntese máxima ($A_{\text{máx}}$), assimilação de carbono em base de massa (A_{massa}), área foliar específica (AFE), respiração no escuro, área foliar, número de folhas total e área da copa, para *M. albicans* e parasitas associadas na estação chuvosa e na estação seca. Valores de p em destaque foram resultados significativos.

Parâmetro (estação)	Tratamento		Erro			
	df	MS	df	MS	F	p
Amáx (chuva)	4	128.7071	20	16.52283	7.789652	0.000591
Amáx (seca)	4	58.12030	20	17.30343	3.358889	0.029429
Amassa (chuva)	4	20940.45	20	1239.441	16.89508	0.000003
Amassa (seca)	4	5228.682	20	632.4019	8.267973	0.000418
AFE (chuva)	4	1566.516	20	142.2995	11.00858	0.000070
AFE (seca)	4	1003.518	20	27.94925	35.90499	0.000000
Respiração (chuva)	4	16.87679	20	1.489382	11.33141	0.000057
Área foliar (chuva)	4	48.89903	20	50.62863	0.965838	0.447829
Número de folhas (chuva)	4	18932.90	20	10738.32	1.763116	0.175943
Área da copa (chuva)	4	20957549	20	12717605	1.647916	0.201502

ANEXO V. Valores de ANOVA para taxa de fotossíntese máxima ($A_{\text{máx}}$), assimilação de carbono em base de massa (A_{massa}), área foliar específica (AFE), respiração no escuro, área foliar, número de folhas total e área da copa, para *B. verbascifolia* e parasita associada na estação chuvosa e na estação seca. Valores de p em destaque foram resultados significativos.

Parâmetro (estação)	Tratamento		Erro			
	df	MS	df	MS	F	p
Amáx (chuva)	2	95.75447	10	22.41224	4.272418	0.045592
Amáx (seca)	2	0.173573	10	16.92580	0.010255	0.989808
Amassa (chuva)	2	19189.01	10	1915.537	10.01756	0.004091
Amassa (seca)	2	1185.064	10	689.0487	1.719856	0.228061
AFE (chuva)	2	2526.718	10	107.4518	23.51491	0.000166
AFE (seca)	2	1570.044	10	52.19277	30.08163	0.000059
Respiração (chuva)	2	17.13847	10	1.149090	14.91483	0.000998
Área foliar (chuva)	2	6779.257	10	308.2486	21.99282	0.000343
Número de folhas (chuva)	2	24392.33	10	7242.472	3.367957	0.080924
Área da copa (chuva)	2	16944682	10	94000482	5.499383	0.027515

ANEXO VI. Valores de ANOVA para quantificação de pigmentos fotossintéticos para *M. albicans* e parasitas associadas na estação chuvosa e na estação seca. Valores de *p* em destaque foram resultados significativos.

Pigmento (estação)	Tratamento		Erro			
	df	MS	df	MS	F	<i>p</i>
Clorofila a (chuva)	4	1.568774	20	0.766195	2.047487	0.126185
Clorofila a (seca)	4	5.831513	20	0.568388	10.25974	0.000110
Clorofila b (chuva)	4	0.109171	20	0.146287	0.746278	0.571898
Clorofila b (seca)	4	0.873572	20	0.057399	15.21938	0.000007
Carotenóides (chuva)	4	0.016257	20	0.037938	0.428518	0.786304
Carotenóides (seca)	4	0.168818	20	0.033969	4.969718	0.006025
Clorofila a+b (chuva)	4	2.469797	20	1.465167	1.685676	0.192732
Clorofila a+b (seca)	4	11.19620	20	0.976849	11.46155	0.000053
Clorofila a/b (chuva)	4	0.055383	20	0.323555	0.171171	0.950588
Clorofila a/b (seca)	4	0.707209	20	0.056785	12.45424	0.000030

ANEXO VII. Valores de ANOVA para quantificação de pigmentos fotossintéticos para *B. verbascifolia* e parasitas associadas na estação chuvosa e na estação seca. Valores de *p* em destaque foram resultados significativos.

Pigmento (estação)	Tratamento		Erro			
	df	MS	df	MS	F	<i>p</i>
Clorofila a (chuva)	2	0.553688	10	0.336624	1.644827	0.241230
Clorofila a (seca)	2	2.705418	10	0.963227	2.808704	0.107635
Clorofila b (chuva)	2	0.009407	10	0.028913	0.325346	0.729644
Clorofila b (seca)	2	0.099619	10	0.064988	1.532885	0.262618
Carotenóides (chuva)	2	0.013969	10	0.010587	1.319486	0.310057
Carotenóides (seca)	2	0.158517	10	0.012241	12.95002	0.001677
Clorofila a+b (chuva)	2	0.697416	10	0.540786	1.289634	0.317485
Clorofila a+b (seca)	2	3.843220	10	1.522514	2.524259	0.129578
Clorofila a/b (chuva)	2	0.418283	10	0.255963	1.634152	0.243177
Clorofila a/b (seca)	2	0.828180	10	0.179219	4.621059	0.037908

ANEXO VIII. Valores de ANOVA para taxa de transpiração (E), condutância estomática em $A_{m\acute{a}x}$ (Gs), eficiência do uso da água (EUA) e eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), para *M. albicans* e parasitas associadas na estação chuvosa e na estação seca. Valores de *p* em destaque foram resultados significativos.

Parâmetro (estação)	Tratamento		Erro			
	df	MS	df	MS	F	<i>p</i>
E (chuva)	4	3.807020	20	2.009778	1.894248	0.150863
E (seca)	4	1.108470	20	2.259688	0.490541	0.742673
Gs (chuva)	4	0.170417	20	0.099105	1.719559	0.185193
Gs (seca)	4	0.019952	20	0.069639	0.286502	0.883255
EUA (chuva)	4	2.018729	20	0.236354	8.541126	0.000344
EUA (seca)	4	2.088612	20	0.862876	2.420525	0.082217
EIUA (chuva)	4	246.5184	20	60.71307	4.060385	0.014359
EIUA (seca)	4	423.8420	20	274.1208	1.546187	0.227201

ANEXO IX. Valores de ANOVA para taxa de transpiração (E), condutância estomática em $A_{\text{máx}}$ (Gs), eficiência do uso da água (EUA) e eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), para *B. verbascifolia* e parasita associada na estação chuvosa e na estação seca. Valores de *p* em destaque foram resultados significativos.

Parâmetro (estação)	Tratamento		Erro			
	df	MS	df	MS	F	<i>p</i>
E (chuva)	2	0.018449	10	1.392673	0.013247	0.986858
E (seca)	2	8.572935	10	1.771612	4.839059	0.033891
Gs (chuva)	2	0.010094	10	0.043468	0.232216	0.796933
Gs (seca)	2	0.446216	10	0.051644	8.640158	0.006618
EUA (chuva)	2	6.804586	10	1.197062	5.684404	0.022444
EUA (seca)	2	0.532315	10	0.332619	1.600373	0.249464
EIUA (chuva)	2	425.8399	10	113.3882	3.755593	0.060733
EIUA (seca)	2	710.3464	10	32.91010	21.58445	0.000235