**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**

**OS ANÉIS E OS VAMPIROS DAS ÁRVORES:
UMA TRAJETÓRIA DE ESTUDOS DE
ANÉIS DE CRESCIMENTO DE ÁRVORES
E PLANTAS PARASITAS**

POR

GREGÓRIO CECCANTINI

**TEXTO APRESENTADO EM CONCURSO COMO UM DOS REQUISITOS
AO TÍTULO DE LIVRE DOCENTE EM
MORFOLOGIA E ANATOMIA COMPARADA DE PLANTAS VASCULARES**

SÃO PAULO — AGOSTO - 2018

**OS ANÉIS E OS VAMPIROS DAS ÁRVORES:
UMA TRAJETÓRIA DE ESTUDOS DE ANÉIS DE
CRESCIMENTO DE ÁRVORES E PLANTAS PARASITAS**

TEXTO DE LIVRE DOCÊNCIA

**POR
GREGÓRIO CECCANTINI**

Haustório de *Struthanthus martianus* sobre *Tipuana tipu* com seus anéis de crescimento. Foto de Luiz D. Horta

**TEXTO APRESENTADO EM CONCURSO COMO UM DOS REQUISITOS
AO TÍTULO DE LIVRE DOCENTE EM
MORFOLOGIA E ANATOMIA COMPARADA DE PLANTAS VASCULARES**

SÃO PAULO – AGOSTO - 2018

Psittacanthus cordatus, Rondonópolis, MT

À Dona Rita Dias,
(*in memoriam*)

por toda a vida, uma amante das plantas
e sempre grande incentivadora de meus estudos

ÍNDICE

Frontispício	i
Dedicatória	ii
Índice	iii
Agradecimentos	iv
A. Apresentação	1
B. Anéis de Crescimento de Árvores e Dendrocronologia	4
Considerações Finais sobre Dendrocronologia	30
C. Plantas parasitas	33
Considerações finais sobre plantas parasitas	68
D. Bibliografia	74
Bibliografia sobre anéis de crescimento e dendrocronologia	74
Bibliografia sobre plantas parasitas	79
E. Anexos	83

Foto de capa: *Struthanthus martianus* parasitando *Tipuana tipu*, elementos traqueais funcionais preenchidos por corante safranina.

Cortesia do fotógrafo e Biólogo, MSc. Vitor Barão.

AGRADECIMENTOS

Agradeço sinceramente a:

Marianne Sallum, amada e companheira, de vida, de estudos, de campos, de viagens, de aventuras - por tudo que há dez anos compartilhamos juntos;

Giuliano Locosselli, brilhante ex-orientado e grande colaborador dendrocronólogo, por todas as parcerias e colaborações passadas e futuras;

Luiza-Teixeira-Costa, brilhante orientanda, colaboradora igualmente entusiasta pela ciência, pelo apoio constante e construção intelectual e prática de ideias e projetos sobre plantas parasitas;

José Rubens Pirani, Renato Mello-Silva, Marcos Buckeridge, Marie-Anne van Sluys, Veronica Angyalossy e Antônio Salatino, pela amizade, pelo incentivo acadêmico constantes, ideias e parcerias;

Guillermo Angeles, pela amizade transcontinental, parceria, trocas de ideias e incansável busca por licenciar nossas patentes e vender nossa ideia;

Paula Alécio pela amizade, pelo apoio permanente na xiloteca, no laboratório, nas coletas, na curadoria e;

Gisele Costa e Tássia dos Santos, pela amizade, e pelos sorrisos ao atender nossas aulas e pesquisas;

Dra Noel Michele Holbrook, Dr Fulton Rockwell, Dr Yongjiang Zhang e Dr Juan Losada, pelo apoio ao me receber generosamente em Harvard e compartilhar laboratórios e saberes tão preciosos;

Jochen Schöngart pela amizade e parceria e Rudi Seitz pelos ensinamentos e inspiração na dendrocronologia;

Norberto Palácios e Marta J. da Silva, pelo apoio permanente na elaboração do memorial;

Toda a equipe da xiloteca: especialmente Evelyn Camargo, Victor Sabinelli, Vitor Barão, que me socorreram para obter diversos materiais e auxílios diversos;

Aos familiares que me auxiliam e apoiam para eu poder continuar estudando, coletando e me aventurando, Emília, João Luís, Teca, Gregório e Bernardo, Estela e Patrícia;

FAPESP, pelos inúmeros auxílios financeiros às pesquisas, aos eventos e formação de recursos humanos.

A. APRESENTAÇÃO

Minha atuação científica pode ser vista, usando uma lente mais benevolente, como muito versátil, diversificada e de um cientista multifacetado e com competências diversas. Por olhos menos caridosos, pode simplesmente parecer ter sido instável e errática, ou excessivamente fragmentado, o que não considero ser o caso. Considero que cientistas devem mesmo ser multifacetados e ter várias interconexões, Nenhuma gema lapidada pelo tempo pode ter uma faceta só, isso não existe, mas é conveniente que não sejam demasiadas, do contrário corre-se o risco de não haver suficiente brilho em nenhuma.

Minha produção sempre cresceu na direção da relação entre efeitos ambientais e a estrutura das plantas – seja para ver como o efeito do ambiente (biótico/abiótico) modula a sua estrutura anatômica, seja para ver como esse registro é formado e registrado na organização; ou ainda para ler esse registro, olhando para a estrutura (*i.e.* vasos, anéis de crescimento, galhas de parasitas, etc) e entender o que ela pode contar sobre como esses efeitos ambientais agiram no passado. Com essa maneira de observar, é possível perceber que analisar a anatomia para relacioná-la com o clima/substrato ou medir anéis de crescimento não é tão diferente de entender como a madeira se modifica pela presença de uma planta parasita sobre o tronco.

Analisar a madeira/folha formadas em diferentes ambientes dos quais conhecemos as características atuais mostra como o ambiente condiciona a morfologia, como num experimento de casa de vegetação numa escala temporal que não se pode usar na prática: colocar uma árvore para crescer 50 anos e ver o resultado. Já olhar para a madeira formada há 400 anos, conta como o ambiente era naquela época, quando não tínhamos instrumentos, ou pessoas observando. Pensando nas plantas parasitas, analisar a anatomia e hidráulica de uma parasita jovem mostra como a madeira reage ao intruso, mas olhar uma grande galha já formada conta a história de como essas plantas

viveram juntas ao longo de muito tempo e como a madeira foi mudando para conviver com seu hóspede.

De formas nem sempre tão diretas de explicar, trabalhos de geoquímica, paleopalinologia e identificação de vestígios sempre tiveram uma motivação parecida. Conhecer um pouco do passado e da história natural das plantas interligando ambiente, estrutura e tempo. O que fiz nesses casos foi estudar como as plantas registram a presença de minerais raros ou como os pólenes, madeiras e microvestígios contam como eram os ambientes do passado, incluindo aqueles relevantes para a vida de pessoas.

Contudo, posso afirmar que minha produção não foi um eixo monopodial linear, com um crescimento unidirecional. Mais se pareceu a um eixo tipicamente simpodial, que pode até formar um tronco, mas teve momentos em que uma gema parou, outra assumiu seu papel, e assim por diante...; posteriormente, algumas das gemas dormentes voltam à atividade, formando novos ramos, ou florindo. Esse ramo que flore pode dar algum fruto (orientação, publicação), ou até ser terminal, não produzindo mais. Pode também, ter conservado alguma gema ativa ou dormente que ainda pode atuar no futuro.

Outra maneira de enxergar, é que a produção foi análoga a um haustório, buscando pontos mais adequados para obter resultados mais interessantes a cada momento. Por isso não há uma produção que possa ser considerada vultosa em nenhuma das áreas da minha atuação pretérita, mas recentemente, ela tem se espessado em dois dos ramos da minha árvore: os anéis de crescimento de árvores e, principalmente, as plantas parasitas. Como denominador comum, meu interesse sempre é o de saber como fatores externos intermediam e modulam a estrutura das plantas, principalmente dos tecidos lenhosos.

Em última análise, nesse eixo sempre estiveram disponíveis gemas para oferecer produtos em cooperação com colegas de outras áreas, em que minhas competências eram apenas marginais no escopo, como na interpretação de cortes histológicos de plantas *in vitro*; outras vezes elas foram

centrais numa invenção, solução de um problema, ou desenvolvimento de um processo. São exemplos dessa atuação, a identificação de lâminas de madeiras ou carvões, amidos em dentes pré-históricos ou na criação de processos e produtos para patentes para identificar madeiras ou caçar plantas parasitas.

B- ANÉIS DE CRESCIMENTO DE ÁRVORES E DENDROCRONOLOGIA

ANÉIS DE CRESCIMENTO E DENDROCRONOLOGIA

HOMENAGEM AO DR. RUDI ARNO SEITZ
(IN MEMORIAM)

Macroscopia de corte de pinho-do-paraná
Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze
Foto: G ceccantini

B. ANÉIS DE CRESCIMENTO E DENDROCRONOLOGIA

Meu interesse por anéis de crescimento de árvores e pela dendrocronologia teve um início bem pontuado e espontâneo. Uma primeira faísca foi assistir a um documentário de uma das séries denominadas “Planeta Terra” em 1990, que tratava de forma fascinante sobre o uso de anéis de crescimento de árvores para entender mudanças da atividade do sol e frequência de incêndios florestais em florestas com as Sequoias gigantes da Califórnia. Ali, pela primeira vez vi um trado de incremento, que tinha que ser operado por dois homens simultaneamente, de tão grande que era. O segundo estalo ocorreu semanas depois, quando, coincidentemente chegou a biblioteca do IBUSP um livro de divulgação científica e aplicações da Dendrocronologia - palavra que nunca ouvira falar (Schweingruber 1988). Imediatamente devorei-o enquanto o mesmo se encontrava no mostruário de livros novos, que ficava retido para exibição por um mês. Curiosamente o assunto das camadas de crescimento me fora apresentado de forma muito tangencial, no curso de anatomia de madeira que cursava naquele segundo semestre, com a Profa. Veronica Angyalossy.

Desde então passei a ler sobre o assunto, indicar novos livros para a biblioteca, e acompanhar trabalhos incipientes que começavam a ser feitos no Brasil, pelo professor Mário Tomazello Fl. da ESALQ, principalmente com Pinus e voltados para crescimento e qualidade da madeira. Meu trabalho no IPT com contato permanente com madeiras e anéis de crescimento manteve aceso meu interesse no assunto. Esse interesse se acentuou, quando li o material de um curso de pós-graduação organizado pelo mesmo (o qual não assisti, mas que foi seguido pelo pesquisador Geraldo Zenid do IPT, então meu orientador no estágio do IPT). O curso contou com grandes autoridades da dendrocronologia, como Dr. Thomas Swetnam (Univ. Arizona) e Dr. Gordon Jacoby (Columbia Univ.), entre outros.

Era também preciso contextualizar o momento. Nos anos 1980 a Dendrocronologia era muito bem consolidada e diversificada em subáreas (dendroclimatologia, dendrogeomorfologia, dendroentomologia, entre outras) entretanto quase toda a literatura que eu tivera acesso até aquele momento, atestava que árvores tropicais não tinham anéis anuais ou anéis de crescimento. Esse era o paradigma dominante e o que estava nos livros textos. Entretanto minhas observações no abundante material do IPT me instigavam. A Dra Veronica era parcimoniosa e considerava que certos parênquimas em faixas muito espaçadas deviam ser sempre denominados parênquimas marginais ou “aparentemente marginais”, pois, possivelmente estavam associados a uma parada no crescimento, mas que isso sempre deveria ser provado.

Até aquele momento a literatura que tínhamos acesso sustentando que anéis de crescimento tropicais podiam ser anuais eram basicamente, dois volumes: i) Bormann e Berlyn (1981), resultado de um workshop realizado na universidade de Yale, em New Haven; ii) o volume especial do *IAWA Journal* (então *IAWA Bulletin*, v. 10, fasc. 2) de 1989, resultado de um evento organizado no Brasil em 1988 (IUFRO 5.05 *Tree-ring analysis and IAWA on Age and Growth rate Determination in Tropical Trees*, São Paulo, IUFRO All Division 5), que começava a consolidar a ideia de que árvores tropicais tinham anéis de crescimento anuais sim, mas que havia mais dificuldades de estudá-los (Jacoby, 1989). Esses volumes apresentaram vários trabalhos mostrando a anualidade dos anéis de crescimento de árvores tropicais e sua possibilidade de uso em dendrocronologia, inclusive no Brasil, como os de Vetter e Botosso (1989) e Détéienne (1989).

Antes disso, já existiam os excelentes trabalhos de Mariaux (1967, 1969, 1970), que criou uma metodologia muito inovadora de marcação cambial e contava com um arcabouço de entendimento da fisiologia e fenologia das árvores, foram fundamentais os trabalhos para sacramentar a anualidade de anéis de árvores tropicais. Entretanto, esses trabalhos em francês tinham pouca visibilidade.

Na verdade, como bem historia Worbes (2002), hoje sabemos que, no passado, o descrédito da anualidade de anéis de árvores tropicais adveio de vários fatores: pré-conceito, más observações, experimentos superficiais e dificuldade linguísticas, que causaram confusão, mas também levaram a que trabalhos antigos como o de Sir Brandis em Burma (Brandis 1898 - *apud* Worbes 2002), mas, principalmente, de holandeses e alemães na Indonésia (Geiger 1915; Coster 1923, 1926, 1927, 1928; Berlage 1931 – *apud* Worbes 2002) fossem ignorados.

Considerando o exposto, nos anos 1990 havia um crescente interesse da comunidade de anatomistas do Brasil por mostrar que anéis de crescimento de árvores tropicais podiam ser anuais, mas dominava uma visão bem conservadora e cautelosa de que tudo deveria ser testado, analisado por trabalhos de dendrologia e/ou atividade cambial. Meu mestrado (1993-1996) fora encaminhado para a anatomia ecológica, seja com enfoque paleoambiental, estudando madeiras do Quaternário, como foi planejado, seja comparando características das madeiras ocorrendo em diferentes biomas. Entretanto, desde 1994, quando participei do Congresso Latinoamericano de Botânica de Mar del Plata (Argentina), e assisti as apresentações da reunião satélite da *International Association of Wood Anatomists* (IAWA) com diversos trabalhos de dendrocronologia e alguns do potencial em áreas tropicais, meu interesse no assunto se intensificou.

Indo nessa direção, ao terminar o mestrado (Dez. 1996) fui fazer estágio na França e busquei contato com Dr Martin Worbes, então na Universidade de Göttingen, visando um doutorado em dendrocronologia tropical. Em 1998, o Dr Martin Worbes ficou como professor visitante na ESALQ, quando segui seu curso de dendrocronologia. Ao mesmo tempo o grupo francês com o qual eu trabalhara e publicara diversos trabalhos em geoquímica, migrara para Brasília, e idealizamos juntos um projeto que envolveria crescimento de espeleotemas, paleoclimatologia e anéis de crescimento sobre ambiente cárstico (mata seca sobre calcário). Em 1997, fiz a primeira expedição, levando emprestado o trado de incremento do Dr. Martin Worbes, o quebrei logo na 3ª árvore que fui perfurar

na região da Caverna das Araras, uma dolina enorme em Formosa (GO). Apreendi duas lições de uma vez: i) não se vai ao campo com um trado só; ii) o trado de incremento não serve para madeiras de densidade alta ($>0,8 \text{ g/cm}^3$) como o jacarandá que eu tentara sondar (*Machaerium* sp). Levei vários anos até conseguir recursos para poder restituir o trado emprestado por ele.

Por razões profissionais (restrições pelo trabalho no IPT até 1998, e na UFPR desde 1998), e talvez, influência do “destino”, não foi possível que meu doutorado fosse na direção da dendrocronologia, com o Dr. Worbes, nem a atuação com anéis de crescimento no Brasil central com a equipe do IRD. Trabalhando na UFPR tudo isso era impossível, ao menos até o termo do estágio probatório de três anos. Masurgia que eu desenvolvesse meu doutoramento antes disso.

Entretanto, assim que me firmei na UFPR, fiz contato com o Dr Rudi Arno Seitz, que já trabalhara com dendrocronologia de *Araucaria angustifolia* (Seitz e Kanninen 1989) e diversas lauráceas (trabalhos nunca publicados), e tinha equipamentos mínimos para medições de anéis, visando interagir e atuar com anéis de crescimento e dendrocronologia. Embora Rudi tivesse em seu laboratório equipamentos mínimos, como a mesa de medição (a primeira geração dos LINTAB, desenvolvidos por Frank Rinn – Rinntech) a mesma não funcionava mais, por problemas a falta de interfaces e placas-mãe de computadores, não mais disponíveis no mercado. O instrumento existia, mas não se comunicava mais com os computadores.

Indo nessa direção meus primeiros dois projetos de pesquisa aprovados (quando ainda era apenas mestre) foram pela Fundação Boticário de Proteção à Natureza (FBPN) intitulados “Dendrocronologia e atividade cambial aplicadas à dinâmica de espécies arbóreas do Parque Estadual do Cerrado (Jaguariaíva, PR)”, para estudar a fenologia e atividade cambial, visando a comprovação de anéis anuais em plantas do cerrado (*Persea alba*, *Copaifera langsdorfii*, *Myrsine umbellata*, *Stryphnodendron adstringens* e *Vochysia tucanorum*) de Jaguariaíva, um cerrado já subtropical, (o mais austral do Brasil). Com a comprovação da anualidade de anéis seria possível entender melhor a dinâmica das

comunidades locais e fomentar a conservação do Parque Estadual do Cerrado (Jaguariaíva, PR) já que conservação é a motivação da referida Fundação. Esses dois projetos visaram obter material de coleta e instalar uma infraestrutura mínima com uma estação de trabalho com uma mesa eletrônica para contagem e medida de anéis. Com a grande desvalorização que nossa moeda, o real sofreu entre 1999 e 2001, isso não foi possível. Embora os resultados fossem muito interessantes, a metodologia escolhida para avaliar a atividade cambial foi infeliz e com resultados inconclusivos, visto que não havia histologia com a qualidade necessária no laboratório que eu usava. Entretanto, tempos depois, independentemente dos trabalhos de atividade cambial, havia um conjunto de amostras que eu fizera marcações cambiais em 1999 e 2001, que sofreram avaliação posterior em coleta realizada em 2004 (Jono e Ceccantini 2006 - poster). Essa avaliação ampla de anéis usando o método das “janelas de Mariaux” também mostrou que os lenhos da região não eram muito promissores para a dendrocronologia.

Nessa época a Dra Veronica Angyalossy conduzia trabalhos similares com outras espécies, orientando seus alunos (Dra Carmen Marcati, Dra Agnes Luchi) com um refinamento técnico na anatomia cambial que depois me ficou claro ser essencial e que os métodos “rápidos” e estatísticos dos pesquisadores indianos não eram bons o bastante. Esses trabalhos foram importantes para provar inequivocamente a anualidade de anéis de algumas plantas (Marcati et al . 2006)

Apesar das dificuldades técnicas, o Dr Seitz e eu tínhamos interesses em comum e víamos o potencial dos cedros para a dendrocronologia, cada um com objetivos diferentes. Apesar de interesses em comum tínhamos visões metodológicas com disparidades, sendo a maior delas a possibilidade de uso de trado de incremento para trabalhos dendrocronológicos, opinião da qual ele discordava. Sua opinião era que só o abate da árvore permitia uma correta interpretação da cronologia e do crescimento. A Fazenda Gateados, da qual Rudi era Diretor técnico ia ter uma porção inundada para a construção de uma pequena hidrelétrica. Isso nos permitiu abater todas as árvores necessárias para

o doutoramento de Candice Iwasaki-Marochi, sem maiores dificuldades, contando com motosserristas, várias caminhonetes e tratores de apoio. O resultado foi um conjunto de materiais muito valioso e ímpar para estudo da dinâmica de crescimento dos cedros na região sul, perto do limite austral da sua distribuição (Fig. 1).

Desses interesses em comum surgiu a minha primeira orientação em dendrocronologia, a co-orientação da tese de doutorado da Dra Candice Iwasaki-Marochi (Fig. 1), sobre o crescimento de *Cedrela fissilis* e *C. lilloi* (Meliaceae) em Campo Belo do Sul (SC) (Iwasaki-Marochi 2007). Dessa ótima orientação resultou um único artigo, aceito (Iwasaki Marochi et al. 2007) mas, finalmente, não publicado, visto que a egressa, muito abalada com a morte prematura do orientador Rudi Seitz, logo após sua defesa, desistiu de tudo que estava relacionado ao seu trabalho com o mesmo.

Neste momento eu já estava trabalhando na USP há três anos e começando a estruturar orientações ligadas a anéis de crescimento e dendrocronologia (Bruno Balboni, Giuliano Locosselli, Gustavo Ferreira, Ricardo Cardim, Viviane Jono).

Figura 1 – Cedros da Fazenda Gateados em Campo Belo do Sul, SC. A- Exemplo de uma das seções transversais, discos de tronco, obtidos. B- Fotomicrografia de amostra coletada com trado para comparação com os resultados com discos. Fotos de Candice Iwasaki-Marochi.

Uma primeira abordagem depois que vim para a USP foi um levantamento amplo de espécies lenhosas, com potencial para estudos de anéis de crescimento na Serra do Cipó, visto que este é um centro de interesse do Departamento e até hoje ainda há interesse em usar anéis de crescimento e dendrocronologia para entender a dinâmica de capões na região. Um projeto desta natureza foi aquele que apresentei no meu processo seletivo de ingresso em 2002. Com o intuito de atuar nesta área e atendendo às demandas da área de Anatomia Vegetal, que exigiam que eu não atuasse só com arqueobotânica nem apenas com anatomia de madeira, meu arcabouço de atuação profissional anterior no mestrado, no IPT e no doutorado. Assim orientei alunos para trabalhar com prospeção de espécies (Viviane Jono) e análise de anéis de *Podocarpus lambertii* (Dr. Giuliano Locosselli) na Serra do Cipó (MG). Posteriormente a uma prospeção realizada com dezenas de espécies a MSc Viviane Yuri Jono desenvolveu seu mestrado com anatomia ecológica e atividade cambial de *Roupala rhombifolia* em um capão de mata da Serra do Cipó (Jono e Ceccantini 2006). Por sua vez o Dr Giuliano Locosselli desenvolveu sua iniciação científica (CNPq) estudando os anéis de crescimento, estômatos e anatomia da madeira de *Podocarpus lambertii*.

Como um todo, os trabalhos com anéis de crescimento na Serra do Cipó se mostraram muito menos promissores do que o esperado. A parte de atividade cambial da dissertação de Viviane Jono, embora com resultados e imagens belíssimos, não mostrou parada nítida no crescimento que permitisse tratamento pela dendrocronologia e acabou não publicado. Apenas a abordagem sobre anatomia ecológica da espécie o foi. Por sua vez, a dificuldade de identificação dos anéis de *Podocarpus* na região era muito grande, mesmo considerando que é uma conífera, contrariando o esperado para o grupo. Coníferas são as plantas nas quais a dendrocronologia é mais desenvolvida, mas o gênero *podocarpos* é referido na literatura como muito difícil ou impossível (Schweingruber 1993).

Consideradas as dificuldades encontradas com os *Podocarpus* e, aproveitando oportunidades que surgiram, me parecia importante ter uma nova

espécie de ampla distribuição e que tivesse anéis bem discerníveis, além dos cedros (*Cedrela* spp) que pudesse ser usada para dendrocronologia. Assim, os jatobás (*Hymenaea courbaril* e *H. stigonocarpa*) apareceram como possibilidades reais por várias razões. A primeira delas pois fora provado, por métodos independentes e complementares que as faixas marginais do jatobá eram mesmo. O trabalho da Dra Agnes Luchi do Instituto de Botânica (Luchi 1998), orientado pela Dra Angyalossy usando marcação com “janelas de Mariaux”, anatomia cambial e fenologia provava que as faixas não só eram anuais, mas terminais, ou seja, se formavam ao fim de uma estação de crescimento. A anualidade fora corroborada independentemente pelo uso do ^{14}C (Westbrook et al. 2006). Esse conjunto de informações provava inequivocamente a anualidade do parênquima marginal, o que eu já intuía havia vários anos atrás. Entretanto provar que a espécie é boa para a dendrocronologia, ou seja, apresenta sensibilidade, é sincronizável (permite crossdating) e registra sinais climáticos é outra questão mais complexa de provar e fazer funcionar.

Uma outra oportunidade que apareceu foi, ao desenvolver trabalhos de arqueobotânica na região de Lagoa Santa, no projeto temático¹ capitaneado pelo Dr Walter Alves Neves me deparei com um desmatamento legal de cerrado, no qual havia algumas dezenas de árvores de jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stigonocarpa*) abatidos e cortados para virar lenha (Fig. 2). Ao mesmo tempo, na mesma fazenda (Fazenda Jaguará Velha) havia jatobás gigantes na mata ciliar centenários, que inclusive tinham sido citados, em 1865, pelo explorador britânico Sir Richard Francis Burton, em seu livro sobre a viagem

¹ “Origens e Microevolução do Homem na América: uma Abordagem Paleontropológica”, Projeto Temático FAPESP.

Figura 2 – Derrubada de árvores do cerrado na fazenda Jaguará Velha, (Matozinhos – MG) em 2007. A- Aspecto geral da pilha de árvores cortadas para virar lenha de padarias. B- Alan Curtis (voluntário colecionador de madeiras do Oregon - EUA) ao lado de pequeno jatobá-da-mata (*Hymenaea courbaril*, Leguminosae) recém cortado. C- Macrografia (10x) de jatobá-do-cerrado. Fotos de G. Ceccantini.

de canoa, cruzando Minas Gerais pelo Rio das Velhas e Rio São Francisco, até chegar ao oceano Atlântico (Burton 1977).

Ou seja, o conjunto de detalhes era uma ótima oportunidade para um orientado de destaque, como era o então biólogo Giuliano Locosselli, que já tivera experiência e capacitação (dura e dificultosa) com os anéis de crescimento de *Podocarpus lambertii* e recebera treinamento em curso no exterior. Outros alunos já estavam sendo encaminhados para os anéis de crescimento, fazendo estágios voluntários e seus trabalhos de conclusão de curso no assunto: Pedro Poli Pestre, com *Peltogyne* da Bolívia (PESTRE ET AL 2007); Bruno Balboni com *Podocarpus sellowii* (2007), Gustavo Burin Ferreira com *Pinus thumbergii* e *Cedrela fissilis* (IC-FAPESP em 2007 e mestrado FAPESP em 2012).

Neste momento, já havia uma massa crítica de orientados trabalhando com anéis de crescimento, mas havia deficiências metodológicas e laboratoriais. Isso foi sanado com duas iniciativas: a vinda de uma estagiária do exterior e a aprovação de um projeto de pesquisa pelo CNPq². Com isso foi possível obter equipamentos fundamentais, como furadeira a gasolina com trado motorizado, trados de incremento e uma mesa de medição de anéis de crescimento (LINTAB), dando ao Laboratório de Anatomia Vegetal a infraestrutura mínima para atuar de forma independente em dendrocronologia.

Nesse período, tomei contato com a Dra Claudia Soliz-Gamboa quando fui em expedição à Bolívia, com a Dra Marie-Pierre Ledru, parceira já de mais de 10 anos, visando coletar tanto amostras de DNAs de espécies de *Podocarpus* para trabalho de filogeografia e paleopalinologia, bem como baquetas de madeira para avaliar seu potencial para a dendrocronologia. Nessa oportunidade conheci a Dra Soliz-Gamboa que fazia seu doutoramento na Holanda (Univ. Leiden), com materiais provenientes da Bolívia a convidei a vir estagiar em nosso laboratório e fazer a parte de anatomia e refinamento da definição de anéis de crescimento. Ela trabalhava com *Peltogyne heterophylla*, uma espécie de *Astronium*, *Clarisia racemosa* e *Cedrelinga catenaeformis* e

² "Dendrocronologia de Árvores Tropicais Brasileiras" (Proc. 478503/2009-1)

tinha basicamente três problemas: as duas primeiras madeiras eram duras demais para histologia. *Astronium*, ainda, e demais tinham anéis difíceis demais de serem identificados. Houve aí uma colaboração muito interessante, na qual, com nossa expertise em anatomia da madeira foi possível interpretar a presença de anéis em plantas jovens na sombra da floresta, bem como cortar sequências completas de materiais duríssimos (*Peltogyne* e *Astronium*) da medula até a casca. Isso foi feito também contando com o apoio do magnífico técnico do Instituto de Pesquisas Tecnológicas, Antônio Carlos Franco Barbosa. Em contrapartida a doutoranda nos ensinou a manejar programas de computador fundamentais para a dendrocronologia como COFECHA e ARSTAN. O resultado desta atuação conjunta foi uma primeira publicação em dendrocronologia na revista *Trees: Structure and Function* (Soliz-Gamboa et al. 2011 – Anexo I, Fig. 3).

Este trabalho foi importante internacionalmente, pois provou que uma espécie tropical, quase equatorial pode ter anéis anuais. Outro fato importante é que indivíduos jovens, vivendo no sub-bosque podem ser muito mais velhos (50-70 anos) do que se imagina inicialmente (10-20 anos), portanto as questões relacionadas ao manejo sustentável e à exploração minimamente invasiva precisam ser melhor refletidas. Ao mesmo tempo, ficou muito claro que, numa mesma localidade, sob as mesmas condições ambientais, o registro de anéis pode ser muito díspar entre espécies, muito dependente de características anatômicas e fisiológicas intrínsecas das espécies, determinadas filogeneticamente pelos grupos aos quais pertencem.

Figura 3 – Micrografias de cortes histológicos transversais de indivíduo jovem de *Peltogyne heterophylla* de Riberalta, na Bolívia. A e B - montagem sequencial de cortes da medula até o câmbio. C- Detalhes indicando posição de limites de anéis de crescimento, apontados por setas pretas. Preparações de Antônio Carlos F. Barbosa e Claudia Solíz-Gamboa e fotos de Pedro P. Pestre. Anexo I.

Após esse encontro produtivo, resolvemos escrever um material de divulgação científica, que viria a ser publicado antes do artigo citado, devido à necessidade de concluir o doutoramento de Soliz-Gamboa, mas também pela pressão e urgência de prazos impostas por organizadores e pela editora. Assim, de forma a promover divulgação científica sobre o que vínhamos fazendo, mas para mim, principalmente, estreitar laços com o Dr Jochen Schöngart, do Instituto Max Planck (lotado no INPA em Manaus), o convidei para escrever um capítulo no livro organizado pelo Dr. Marcos Buckeridge sobre mudanças climáticas. Esse capítulo, embora construído com um caráter de extensão e difusão científica, também apresentava alguns resultados originais (Anexo II). Nele, além de anéis de crescimento de árvores eram mostradas outras expressões do registro do clima em materiais biológicos e geológicos, como conchas ou espeleotemas (Fig. 4).

Passado esse encontro com a Dra Soliz-Gamboa, meu grupo de estudantes em dendrocronologia já se encontrava mais estruturado e o primeiro egresso, totalmente formado na casa, desde sua IC foi Giuliano Maselli Locosselli, que concluiu seu mestrado em 2010. Este mestrado e o trabalho subsequente publicado na *Trees: Structure and Function* (Locosselli et al. 2013 – Anexo III) foram importantes de várias formas. Esses trabalhos provavam pela primeira vez usando métodos dendrocronológicos, que o jatobá da mata (*Hymenaea courbaril*) tinha anéis anuais (uma terceira prova), demonstrava também que o jatobá do cerrado (*H. stigonocarpa*) também tinha o mesmo potencial (Fig. 2). Além disso, ficou demonstrado que as duas espécies apresentavam sinais ambientais similares, tinham sensibilidade similar, mas exibiam comportamentos ligeiramente diferentes com relação às suas respostas quanto às chuvas e à temperatura. Outra novidade deste trabalho foi a construção de cronologias com as dimensões dos vasos, não apenas com as larguras de anéis. Essa nova abordagem foi interessante ao demonstrar que os diâmetros de vaso armazenam mesmo uma informação um pouco diferente do ambiente, ou seja, há mais informação a extrair da madeira, se mensurarmos variáveis diferentes, não só a largura de anéis. Isso já vinha sendo sugerido em apresentações em

congressos e algumas publicações e a apresentação do Dr Patrick Fonti me influenciara no congresso da IAWA de San Luis Potosi, poucos anos antes. Finalmente, neste trabalho também extraímos celulose para a análise de isótopos de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), em cooperação com o laboratório do Dr. Marcelo Moreira do CENA-USP. Isso foi importante pois era mais uma porta que se abria para a equipe extrair a maior quantidade de informações ambientais registradas nas amostras de madeira. O resultado confirmou que também em espécies de floresta e cerrado, nos trópicos, ao longo do século XX a eficiência intrínseca do uso da água estava aumentando, pela maior disponibilidade de gás carbônico na atmosfera, oriundo da queima de combustíveis fósseis.

Como avanço, também pode-se destacar que uma vez comprovado que os jatobás eram bons, ou razoáveis marcadores ambientais, úteis para a dendrocronologia, investiríamos em usa-lo em mais locais e diversificar perguntas e aplicações.

Pouco tempo depois, outros mestrandos começaram a terminar seus trabalhos (Ricardo H. Cardim, Gustavo B. Ferreira), consolidando a formação de pessoas capacitadas a trabalhar com anéis de crescimento na equipe.

Mesmo esses egressos não tendo continuado a atuar na área, uma das dissertações, com o a colaboração de Giuliano Locosselli, que apoiou Cardim desde as coletas, foi possível uma publicação muito interessante e em revista de ótima reputação (*Journal of Biometeorology*). Foi o trabalho sobre dendrocronologia de *Podocarpus sellowii* em Morro do Chapéu, na Bahia. Uma situação muito peculiar, na qual a espécie está isolada em uma elevação com corredores areníticos que emulam o clima de locais mais austrais. Assim, fora desses corredores, ou acima dessas grandes rochas os pinhos-bravos não conseguem nem sobreviver, nem manter ramos vivos (Locosselli et al. 2015 – Anexo IV). Assim foi possível provar, através dos anéis de crescimento que,

Figura 4 – Materiais biológicos/geológicos com camadas de crescimento A,B– Macrografias dos anéis de crescimento do molusco *Ventricularia rigida* (Brasil). C,D– Anéis de crescimento do molusco conhecido por navalha (Massachusetts, EUA). E– Micrografia de anéis diários em otólito de anchoveta (*Maurolicus stehmanni*), Lâminas por cortesia de André Belucco. F– Camadas de crescimento em uma estalagmite, espeleotema calcário encontrado em caverna em Iporanga (SP) (cortesia do Dr. Francisco W. Cruz). Fotos: G. Ceccantini.

existe um desacoplamento climático das condições ambientais entre esses corredores formados pelos afloramentos rochosos e o clima de entorno, que condiciona a presença de caatinga. Outro aspecto importante é destacar que a espécie isolada num verdadeiro refúgio de sua distribuição e que este enclave, está fora da jurisdição do Parque Estadual. Ou seja, há árvores de *Podocarpus sellowii* de mais de 100 anos de idade, extremamente ameaçadas e com um incremento anual cerca de 10 vezes menor que na região core de sua distribuição, no Sul e no Sudeste.

Pouco após de 2010, me procurou o Dr Dieter Anhuf, cientista muito renomado da geografia e paleoclimatologia, professor da Universidade de Passau, que já fora até professor visitante da USP, buscando parceria para um trabalho mais amplo com anéis de crescimento de árvores tropicais. Ele já abordara poucos anos antes aspectos climatológicos estudando isótopos estáveis em algumas árvores da Amazônia, e buscava parceria para trabalhar no Sudeste e se engajar num edital que a agência de pesquisa alemã (DFG) e a FAPESP estavam abrindo. Assim, visitei o grupo de pesquisa em um encontro em Potsdam, aproveitando a oportunidade de ir a uma banca em Paris, fizemos reuniões e conheci o pioneiro no estudo de isótopos em anéis de árvores, o emérito Dr. Gehard Schleser e seu egresso, agora responsável pelo laboratório de isotopia, o Dr Gerd Helle. Assim, nos envolvemos com um time com muito mais experiência e que já era referência mundial em análises isotópicas e dendrocronologia; juntos redigimos um projeto que veio a ser contemplado com um auxílio à pesquisa da FAPESP-DFG³ que perdurou de 2013 a 2016. Com ele foi possível fazer expedições conjuntas (Fig. 5, 7) enviando estudantes para Brasil e Alemanha, pagar análises no exterior, equipar mais a xiloteca SPFW e publicar

³ "Twentieth century changes of tree rings isotopes in southeastern Brazilian forests how do climates conditions influence growth and water use efficiency and thus enforce tree migration" (Proc. 2012/50457-4).

Figura 5 - Coletas de jequitibá-rosa *Cariniana legalis*. A- Vista geral de jequitibá emergente ao dossel da floresta semi-decídua. B, D- coleta com trado motorizado. C- Vista geral da dimensão do grande jequitibá denominado "Patriarca". E- Orifício e baqueta do trado motorizado. F- Seção transversal macroscópica de jequitibá-rosa. G- Grande tora caída na floresta em tempestade. H- Extração de amostra de peroba-rosa com trado de incremento. Foto F Cortesia de Evelyn Camargo.

Figura 6- Cortes transversais de diversas espécies estudadas pela equipe. A- Micrografia de pinho-bravo, *Podocarpus lambertii*, com anel de traqueídes espessadas pouco demarcado. B- Micrografia de jatobá, *Hymenaea courbaril*, com duas faixas de parênquima marginal, em azul. C, D- Macro e micrografia de peroba-rosa, *Aspidosperma polyneuron* com zona fibrosa ou achatamento de fibras. E- Micrografia de Araribá, *Centrolobium tomentosum*, com anél-semi-poroso.

diversos artigos como os de Krottenthaler et al. 2015, Locosselli et al. 2017, Pitsch et al. 2017, (Anexos V, VI, VII, respectivamente).

Como nem tudo são flores em pesquisa, mesmo com bom financiamento e alta capacitação, laboratórios de ponta podem ter problemas e, apesar dos doutorandos (Giuliano Locosselli, Stefan Krottenthaler e Philipp Pitsch) terem dedicado centenas de horas para preparar discos e baquetas de madeiras, fracionar milhares de anéis de crescimento, purificar celulose e milhares de amostras para análises de isótopos estáveis (^{18}O e ^{13}C) o laboratório de ponta de Potsdam teve muitos problemas com equipamentos e quadros pessoais, de forma que algumas análises tardaram mais de três anos, e só agora, em 2018 estão disponíveis para nossa elaboração. Por isso ainda há artigos em construção.

De qualquer forma o projeto foi um sucesso, nos trouxe muita experiência, equipamentos e avanços em capacitação pessoal laboratorial. Nossa técnica a Bióloga Paula Alécio cresceu muito, convivendo com os pesquisadores e liderando a organização de equipamentos para expedições complexas, com muitas máquinas e ferramental diversificado. Paralelamente, muitos alunos novos vieram frequentar o laboratório, permitindo a conclusão de diversos estágios da disciplina de *Pesquisa em Biologia* e testando outras espécies promissoras para nossos estudos (Raissa Milanelli, Camila Leoncini, Eric Cito Neto, Juliana Bordin, Julia Baldaconi) (Fig. 6). Uma delas foi Milena Godoy-Veiga, hoje doutoranda, que assumiu o estudo de uma essência florestal nova para nossos trabalhos, a peroba-rosa (*Aspidosperma polyneuron*), que forma árvores gigantes e que pareciam altamente promissoras, mas cujos anéis de crescimento são um verdadeiro pesadelo para quem os estuda (Fig. 7). Apesar das dificuldades pela anatomia ingrata, com anéis fracamente demarcados por zonas fibrosas, na Estação Ecológica de Caetetus (Gália, SP) havia uma enorme quantidade de troncos caídos dessa espécie na mata, o que permitiu a coleta de um grande número de exemplares com discos inteiros, não só baquetas retiradas com trados.

Figura 7 – Coleta de peroba-rosa. A- Hábito de uma peroba emergente. B, C- Coleta de troncos caídos na mata. D- Giuliano Locosselli com uma baqueta de peroba-rosa. E- Paula Alécio e Philipp Pitsch tradando uma peroba. F- Macrografia de peroba-rosa

Outrossim, foi possível efetivar uma publicação, concluir que a peroba-rosa é uma espécie muito difícil e pouco promissora para datação (Godoy-

Veiga 2018, Anexo VIII). Entretanto, com esse artigo, foi possível provar de uma maneira muito original, e usando as evidências da dendrocronologia, o efeito deletério de lianas sobre copas de árvores emergentes da floresta e os impactos dos efeitos de borda ao longo de quase um século. Ou seja, nossos trabalhos passaram a ganhar relevância para planejar a conservação e o manejo de unidades de conservação.

Quero destacar que durante o período compreendido entre 2007 e 2016, passei a frequentar bancas de qualificação e pós-graduação sobre dendrocronologia em Manaus, no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), orientados do Dr. Jochen Schöngart (Instituto Max Planck na época), tanto no programa de pós-graduação em Botânica, quanto em Clima e Ambiente (CLIAMB), ambos no INPA. Essas participações foram muito ricas para meu aprendizado em dendrocronologia, tanto pelas leituras e discussões em si, quanto pela necessidade de me manter atualizado com a literatura para participar dessas bancas, como pela possibilidade de discutir com alguém muito mais experiente no assunto, afinal eu nunca tivera uma capacitação formal em dendrocronologia.

Desse contínuo contato surgiu uma orientação e um artigo dos quais reconheço que pouco participei, mas que contribuiu comigo. Além disso, o estreitamento desse laço fez organizarmos já por duas vezes workshops sobre dendrocronologia tropical (*Dendrochronology in the Tropics*), um em uma estação avançada da UFMT no pantanal, em Poconé (2012) e outro em Manaus (2016) o que me fez conhecer bem de perto pesquisadores de alta relevância na área e que passaram a ser parceiros atuar em nossos projetos e receber alunos nossos em seus laboratórios, como Dr David Stahle (Univ. Arkansas, US), Dr Roel Brien (Univ. Leeds, UK), entre outros tão relevantes quanto. O próximo evento estará a cargo de nossa equipe, em 2019, conectado ao projeto de pesquisa CREATE, sobre o qual discorrerei adiante.

Também da aproximação com o Dr Jochen Schöngart do INPA, houve a publicação de dois trabalhos em conjunto com nossos orientados, dos quais nenhum dos orientadores participou dos campos um do outro, mas serviu para

estreitar as nossas relações e efetivar novas cooperações (Locosselli et al. 2016, Rosa et al. 2016 – anexos IX e X).

Abordagens subsequentes sobre identificação e medição de anéis de crescimento na Serra do Cipó por Natália Altobelli (IC – CNPq) também se mostraram muito difíceis (*Humiria balsamifera*, Humiriaceae; *Lychnophora* spp e *Eremanthus* spp, Compositae). Difíceis, mas não impossíveis e atuar com as *Lychnophora* e *Eremanthus* (candeias) me parece promissor e especialmente no que tange à conservação dos Campos Rupestres, esses sistemas hoje tão ameaçados. Apesar dessas dificuldades, há espécies promissoras, difíceis e impossíveis (Fig. 8) e ainda continuarei explorando outras espécies dos campos rupestres até encontrar boas marcadoras do tempo e, quem sabe, clima. Já percebi que as condições climáticas locais, muito instáveis diariamente (insolação forte de dia, ar seco, vento permanente, neblina e chuvisco noturno) associado à pequena presença de espécies decíduas, não são favoráveis à presença de anéis de crescimento.

Recentemente, obtivemos a aprovação de um terceiro projeto com dendrocronologia, não sob minha coordenação, mas figurando como um dos pesquisadores principais (PI). Este projeto sob coordenação do Prof. Dr. Francisco William Cruz (vulgo, Chico Bill), do Instituto de Geociências é muito grande e articulado, bem como bem financiado. O projeto intitula-se “Educação e Pesquisa em Clima das Américas Usando os Exemplos de Anéis de Árvores e Espeleotemas” cujo acrônimo é CREATE ⁴ e é financiado por um convênio entre a FAPESP e a *National Science Foundation* (NSF dos EUA). O processo em si da construção do projeto já trouxe avanços para a equipe mobilizada, pois foi uma chamada pública em que mais de 300 pré-propostas concorreram, cerca de 70 foram selecionadas para apresentar propostas completas e só a nossa foi contemplada em São Paulo.

⁴ (Proc fapesp 2017-50085-3)

Figura 8 – Materiais para estudo nos campos rupestres. A, B- Janelas de mariaux e *Vochysia tucanorum* e *Roupala rhombifolia*, respectiv. C- Macrografia de anéis de crescimento mal demarcados de *Humiria balsamifera*. D, E- *Lychnophora rosmarinifolia* – note a espécie parece uma árvore na foto, mas o detalhe mostra que tem perto de 1m de altura, mas chega a mais de 20 anos. F, G- Macrografias de cortes transversais de *Eremanthus* sp com anéis demarcados.

Este projeto será um grande avanço para todos nós por diversos motivos: i) localizamos no vale do Rio Peruaçu (Januária e Itacarambi, MG) estalagmites com anéis anuais juntamente com grandes florestas decíduas com árvores de anéis muito promissores; ii) será a oportunidade de fazer reconstruções paleoclimáticas em duas escalas de tempo (árvores de 1 a 400(?) anos – estalagmites de x a 10.000 anos, com sobreposição temporal); iii) implantação de toda a infraestrutura para análises de isótopos estáveis de oxigênio e carbono (^{18}O e ^{13}C) em laboratório brasileiro em São Paulo, sem mais depender de laboratórios estrangeiros; iv) coleta de novos dados de numerosos sítios de trabalho da equipe (anteriores e atuais: Rondônia, Minas Gerais, São Paulo, Minas Gerais, Bahia, Pará), oferecendo uma visão integradora de mudanças climáticas na América do Sul, especialmente no Brasil nos últimos séculos; v) por fim, é um projeto que une pesquisadores de ponta de vários países, mas que nos coloca juntos a grandes nomes da dendrocronologia tanto da América do Norte (Dra. Rosanne D'Arrigo e Dr. Edward Cook, do *Lamont-Doherty Earth Observatory*, Univ. Columbia, NY, EUA) como da América do Sul (Dr. Fidel Roig e Dr. Ricardo Villalba, do *Instituto Nacional de Nivologia e Glaciologia* - IANIGLA, Mendoza, Argentina). Serão cinco anos, a partir de 2018 com numerosas expedições, intensos trabalhos analíticos, numerosas reuniões de trabalho e intercâmbios obrigatórios de estudantes de graduação e de pós-graduação. Pretendemos que toda a equipe alcance um patamar mais elevado impacto em nossas pesquisas.

Considerações Finais sobre Dendrocronologia

Passado o tempo de carreira, facetas que eram menores na formação de um cientista podem ir se alargando. É o que aconteceu com a dendrocronologia. Se tinha pouco espaço no início de minha carreira, por falta de condições, a partir da formação de um bom mestrando (Giuliano Locosselli) houve um efeito facilitador e sinérgico. Da mesma forma que lhe abri oportunidades, agora é o egresso que me estimula, cobra e tem ânsia por sua carreira. Esse efeito muito positivo e agora já o vejo orientando estudantes que

passam pela IC e em seguida para o mestrado e doutorado direto. Essa é uma das nossas funções como cientistas, procriar, se perpetuar, além de fazer o saber avançar. Temos histórias tristes de departamentos do IB e alhures em que especialistas não deixaram discípulos competentes, saberes se foram, coleções se perderam.

Um outro aspecto a destacar de todas as nossas pesquisa em dendrocronologia tropical, principalmente no Sudeste do Brasil, é que os gigantes são mais jovens que pensávamos, ou gostaríamos. Os imensos jequitibás e jatobás tem idades máximas que oscilam entre 300 e 400 anos, mas não são a maioria. O incremento em nossa região é muito alto, a dinâmica florestal também, a ação do tempo atmosférico, dos xilófagos, dos humanos, tudo contribui para termos árvores pouco longevas. Os jatobás mais velhos datados por Locosselli et al. 2017 possuem 371 anos e crescem no máximo 2,0 mm/ano em diâmetro.

Neste momento Locosselli e colaboradores arregimentados pelo projeto FAPESP-DFG lidera um artigo sintético tentando explicar globalmente os limites de idade e os fatores limitantes da idade das espécies tropicais. A ver...

Um outro aspecto que emerge é a questão da conservação e de marcos legais. Os resultados de Locosselli et al. 2013 e mostram que o jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stigonocarpa*) chega no máximo a 150 anos, apenas; mas formando árvores bem pequenas, ou seja, cresce muito devagar. Da mesma forma. Da mesma forma *Podocarpus sellowii* de Morro do Chapéu, na Bahia com um limite de idade de quase 140 anos, crescendo cerca de 1mm de diâmetro por ano. Essas árvores, se removidas, nunca serão repostas, principalmente com os manejos destrutivos que as áreas de cerrado e caatinga tem sido impostas. Por isso nossos trabalhos te que sair do âmbito acadêmico e atingir marcos regulatórios, como conseguiu Jochen Schöngart no Estado do Amazonas, provando que áreas inundáveis de águas negras não são passíveis de nenhum tipo de manejo sustentável, devido à escassez de nutrientes. Isso foi levado às últimas consequências com uma nova legislação estadual.

Para concluir, no estado que nosso grupo se encontra agora, percebo que estou de volta ao que eu planejava em 1996-1997 (ainda bem). Quando planejava um doutorado com o Dr. Martin Worbes, na região de Brasília e Formosa, GO com a equipe da ORSTOM (atual IRD), relacionando espeleotemas e anéis de crescimento de árvores. Só tive que esperar 20 anos (1997-2017), da mesma forma que esperei 20 anos para ver *Rafflesia* ao vivo.

De forma similar aos estudos com espeleotemas, iniciei os trabalhos de dendrocronologia com cedros em 2000 com Rudi Seitz e Candice Iwasaki, quando a anualidade de seus anéis era até desacreditada. Hoje é a espécie de referência para dendrocronologia nos trópicos e para trabalhos de dendroclimatologia usando isótopos de altíssimo nível (Brienen et al., 2012). Ou seja, talvez eu devesse ter saído do lugar onde estive. Ou não. O percurso é que faz a diferença hoje.

C - PLANTAS PARASITAS

Haustório da erva-de-passarinho (*Struthanthus flexicaulis* (Mart. ex Schult. f.) Mart. sobre alfeneiro (*Ligustrum lucidum* W.T Aiton)

Material preparado por Bruna Rodrigues Ferreira
Foto: Vitor Barão

PLANTAS PARASITAS

HOMENAGEM À DRA MARGARIDA VENTURELLI (*IN MEMORIAM*)

**Haustório da erva-de-passarinho (*Struthanthus martianus* Dettke & Weicher)
sobre a goiabeira (*Psidium guajava* L.)**

Material preparado pela Dra Margarida Venturelli
Fotos: G. Ceccantini

Langsdorffia hypogaea
Balanophoraceae

Rafflesia cantleyi
Rafflesiaceae

Posso arriscar começando este texto dizendo que as plantas parasitas chegaram a se muito mal vistas e/ou compreendidas:

Leopold Trattinick
★1764 - †1849

Vejam-se, os comentários que Leopold Trattinick⁵, proeminente botânico e micólogo austríaco, Curador do Museu de História Natural de Vienna, escreveu sobre as Balanophoraceae e Rafflesiaceae:

“nós portanto, não temos outra opção se não qualificá-las como aberrações em sua própria categoria, bem como num manicômio onde colocamos juntos os mentalmente doentes, cujas manias são extremamente variadas, mas pelas quais ninguém é o que realmente finge ou imagina ser. Nossas Sarcophytæ também imitam, de uma forma grotesca, algo o que elas não são.”

“As Rafflesiaceae são maluquices vegetais”

⁵ Nota: Por ironia da natureza, *Trattinickia burserifolia*, gênero nomeado em homenagem ao botânico aqui referido é hospedeira comum de *Psittacanthus* spp e *Phoradendron* spp.

C. PLANTAS PARASITAS

Antes de mais delongas, cabe mencionar que há dificuldades teóricas em escolher uma definição para “plantas parasitas”, assunto sobre o qual não me debruçarei com detalhe no momento.

Isso acontece, pois há plantas que formam pontes morfológicas entre si mesmas, como anastomoses, ou entre outras plantas, como enxertos. Assim, toda e qualquer definição que se escolha, encontra-se exceção, visto que as plantas parasitas são muitas e muito diversificadas (Kuijt 1969). A riqueza é de cerca de 1% das angiospermas conhecidas (420.000 spp), ou seja, cerca de 4.500 espécies (Heide-Jørgensen 2008). Para efeitos práticos, plantas parasitas são aquelas que possuem um haustório e são capazes de retirar nutrientes de uma planta hospedeira (Kuijt 1969).

Meu interesse por plantas parasitas surgiu de uma forma difusa não como uma descoberta que me despertasse grande curiosidade de início, como no caso dos anéis de árvore, cujo interesse foi imediato e pelos quais sempre busquei avidamente a cada vez que olhava uma madeira sob lupa. Tomei contato com as mesmas nas aulas de raiz do curso de morfologia da USP, em 1989, como mais uma entre tantas novidades. Voltei a ver essas plantas com frequência, pois no Laboratório de Anatomia Vegetal (LAV) havia duas pessoas, Profa Jane Kraus e Dr. Marcos Arduim, estudando galhas no então denominado *Struthanthus vulgaris* (hoje *S. martianus*), mas, quando entrei no LAV, soube que uma professora que estudava o assunto falecera havia pouco, a Profa Dra. Margarida Venturelli.

Posteriormente, só voltei a ter contato com essas plantas quando, já como biólogo, nos meus primeiros trabalhos de levantamentos florísticos na Lagoa Campestre, me deparei com uma planta muito “estranha”, mas que pelo todo como se apresentava, era uma parasita. Ademais, tinha cor estranha e perdeu todas as folhas durante a secagem que era feita de forma

precária (*Phoradendron*). Na ,mesma área encontrei um arbusto de *Bauhinia rufa*, com algo que parecia se tratar de um fungo ou lenticelas muito grandes, mas com um olhar mais atento se percebia que se tratavam de flores, no caso de *Pilostyles blanchetti* (então *P. ingae* ou *P. ulei*). Nos dois casos, quem me ensinou a identificar essas plantas foi o Prof. Dr. José Rubens Pirani, com quem eu fizera um curso de levantamentos florísticos anos antes.

Nessa época, eu já trabalhava firmemente com anatomia de madeira no mestrado e, após anos trabalhando no IPT, minha curiosidade se despertou muito ao serrar e polir amostras dos lenhos dessas plantas e permaneceu em minha mente que gostaria de estudá-las um dia.

Na década seguinte tive muitos encontros com diversas delas, sobretudo *Phoradendron* spp, muito comuns por serem visíveis nas árvores de cerrado. Me chamou muito a atenção a ubiquidade de *P. affine* sobre espécies de *Erythroxylon* e de outro *Phoradendron* em *Magonia pubescens*. Em viagens para a Minas Gerais e Bahia, também me chamou a atenção que em alguns locais havia *Pilostyles* com grande frequência em *Mimosa* spp.

O início dos trabalhos, objetivamente se deu, ao ser contratado pela USP, em 2003, e ser instado a trabalhar com outros temas de botânica que não fossem só anatomia de madeira e paleoetnobotânica, por onde eu vinha navegando na década precedente. Naquele momento diversificava meus interesses, orientando alunos em paleontologia, palmeiras, anatomia de cultura de tecidos, tateando outras áreas, mas ao ser apresentado a uma aluna, ,para a qual sugeriram que trabalhasse comigo, Marina Milanello do Amaral, despertei para o assunto que trato agora. A jovem bióloga havia encontrado exemplares de Balanophoraceae em coletas com os amigos e estava muito motivada a um mestrado com o grupo.

Eu me interessei pelo tema geral das parasitas, pelo qual já tinha a curiosidade despertada, mas declinei das Balanophoraceae, por que em 10 anos coletando plantas eu só as encontrara uma vez *Lophophytum*. Achei que seria imprudente dirigir uma pessoa para mestrado com um grupo tão críptico,

raro e estocástico. Mas sugeri à aluna que trabalhasse com *Pilostyles*, garantindo que eu conhecia várias localidades com populações e ela escreveu um projeto brilhante sobre o tema. Paralelamente, conversando com os professores Maria Luiza Salatino e Antônio Salatino e descrevendo a questão desta planta quase sem órgãos, apenas flores e frutos que saem da hospedeira, me convenci que um trabalho usando marcadores moleculares seria muito interessante. Assim, logo apresentei à FAPESP⁶ um projeto que viria a financiar dois pós-graduandos.

O primeiro resultado do projeto contava apenas com uma abordagem anatômica preliminar, na Flora da Serra do Cipó (Groppo et al. 2007, Anexo XII). Marina M. do Amaral foi a primeira beneficiada do projeto, mas, posteriormente, Bianca de Azevedo Brasil se apoiou na estrutura e vieram a colaborar, Viviane Y. Jono, Dênis Coelho (fenologia) e o Dr. Fábio Pinheiro (AFLP), mas não obtivemos resultados bons para publicações. A primeira fez seu mestrado voltado para os aspectos vegetativos de *Pilostyles* e do impacto em suas hospedeiras do gênero *Mimosa* (Amaral 2007, Amaral e Ceccantini 2011 – Anexo XIII), enquanto a segunda fez seu mestrado voltado para seus aspectos reprodutivos (Brasil 2010).

Embora o projeto tenha sido muito bem sucedido nos aspectos vegetativos e de anatomia reprodutiva, o resultado das análises de AFLP foi decepcionante. No momento do desenvolvimento dos trabalhos de morfologia não havia ainda o APG III e IV, tampouco os de Filipowicz and Renner (2010), Bellot and Renner (2013, 2014) com o posicionamento de Apodanthaceae em Cucurbitales (este era incerto entre Malvales e Cucurbitales), de forma que a embriologia desvendada por Bianca Brasil, associando às Cucurbitales era muito relevante. Infelizmente não fomos eficientes o suficiente e ainda não publicamos o artigo a respeito, perdendo a primazia da confirmação. Atualmente esse trabalho perdura, mas se aproxima de findar: por um lado estamos finalizando um manuscrito para submeter ao periódico britânico *Annals of Botany* um manuscrito sobre o corpo vegetativo de *Pilostyles blanchetti*, agora usando

⁶ “Análises estruturais e moleculares de angiosperma endoparasita *Pilostyles ingae* (Apodanthaceae - Rafflesiaceae s.l.) e de leguminosas hospedeiras: corpo vegetativo, impacto no lenho” (proc. FAPESP 2005/55172-4).

técnicas mais modernas, incluindo técnicas por nós inventadas e instrumentos que não nos estavam disponíveis dez anos atrás (Teixeira-Costa e Ceccantini 2016, Anexo XX). Ademais, durante minha estadia na Universidade de Harvard (2015-2016), usei a infraestrutura do *Arnold Arboretum* para refotografar todos os materiais de embriologia e ontogênese floral em microscopia confocal, o que deu um salto em qualidade nas imagens. Em parceria com o especialista em embriologia, o Dr. Juan Lozada (Pesquisador agora em San Tiago de Compostela, Espanha) estamos reelaborando um manuscrito sobre o assunto, de forma que o belíssimo trabalho de Brasil não morra na gaveta (Fig. 9).

Um outro aspecto não bem resolvido que ainda me demandarão estudos é a biologia reprodutiva. Embora com Bianca Brasil tenhamos avançado na identificação de potenciais polinizadores, Nem nosso trabalho nem os de Bellot e Renner supracitados conseguiram resolver o ciclo de vida total. Apesar de termos tentado dezenas de métodos de germinação em milhares de sementes, não conseguimos germinar *Pilostyles* e até hoje não se sabe como ocorre a infestação na hospedeira. A literatura citada por Amaral (2007) aponta como dispersores de formigas a gado, de chimpanzés a elefantes.

Após a empreitada com *Pilostyles*, planta tão interessante, quanto complicada de lidar e de ocorrência distante, comecei a prospectar plantas mais ao alcance. Me agradou a ideia de dar continuidade aos trabalhos tão interessantes e detalhados da Dra Margarida Venturelli, que atuou no Dpto. de Botânica até o fim dos anos 1980, até falecer precocemente.

Figura 9 – Aspectos reprodutivos de *Pilostyles banchetti*. A- flor feminina em macroscopia. B- Botão floral em microscopia eletrônica de varredura. C, D- flores masculinas em corte mostrando sacos polínicos. E, F- Óvulos em corte longitudinal, formando o saco embrionário. G- Óvulo fecundado. Imagens de Bianca Brasil, Juan Losada e G. Ceccantini.

Assim, comecei um inventário de infestação de árvores no campus da USP da Cidade Universitária Armando de Sales Oliveira, orientando o aluno de IC (FAPESP) Luiz Domegnoz Horta. Eu buscava diagnosticar melhor a infestação de árvores urbanas de forma a viabilizar estudos futuros, sabendo melhor onde as plantas se encontravam e em qual quantidade. Assim, o mapeamento de 700 árvores do campus e a infestação por espécies foi muito útil (Fig. 10). Além disso, com o estudo de Horta cruzei as duas linhas de pesquisa que desenvolvo neste documento e foram feitas medidas dos efeitos de plantas parasitas em galhos parasitados.

Das sessenta espécies de árvores encontradas na área delimitada para o trabalho, oito delas possuíam a parasita *Struthanthus marcianus*. Houve uma prevalência de mais de 30% de infestação sobre as árvores da espécie *Tipuana tipu* que possuíam, ao menos um indivíduo da parasita, enquanto *Jacaranda mimosifolia* apresentou cerca de 15%. Outras espécies apresentaram graus de parasitismo mais baixo: *Piptadenia gonoacantha* (12,5 %), *Syzygium jambos* (9,1 %), *Syzygium cumini* (23,1 %), *Caesalpinia pluviosa* (2%) e *Psidium guajava* (25 %). Todas as espécies, com exceção de *C. pluviosa*, representada por 50 indivíduos, têm uma abundância relativa baixa no campus.

Assim, ficou claro que o par *Struthanthus martianus* e *Tipuana tipu* era um modelo interessante para outros estudos, e assim foi feito. Adicionalmente, a hospedeira apresenta anéis de crescimento anuais o que permitiria abordagens dendrocronológicas e tinha potencial para estudos de arquitetura hidráulica com controle do ano de produção da madeira.

Assim na figura 10 são exibidos alguns resultados de interesse, que ainda não podem ser publicados, pois precisam de maior número amostral, mas que são significativos e estão tendo continuidade de aquisição no presente. Fica evidente nas figura 10-E a 10-G que há um impacto expressivo no incremento anual de galhos parasitados, com sua redução. É interessante perceber, que quando a parasita é jovem, esse efeito não aparece, mas a figura 10-G desnuda

Figura 10 – Aspectos do parasitismo de *Struthanthus martianus* sobre *Tipuana tipu*. A, C, D- Aspectos gerais de *S.martianus*. E- Seção de galho não parasitado. F- Seção de galho parasitado. G- Gráfico de incremento anual comparando um galho parasitado e um não parasitado, de mesmo diâmetro, ao longo de 13 anos. H- Haustório de *S.martianus* instalado em galho de tipuana. Fotos A e D de G. Ceccantini, as demais de Luiz Horta.

quando a parasita atingiu um tamanho que começa a impactar o incremento, que cai muito.

Essa observação levou ao interesse em entender como esse processo acontece e se estabeleceu a cooperação com o Dr Guillermo Angeles, do Instituto de Ecologia (Xalapa, Veracruz, México), que nos aproximou e ensinou técnicas de arquitetura hidráulica (s.l.) que nos permitiram começar a abordar os fatores causadores desses resultados, e não apenas especular sobre eles.

Assim, paralelamente estabelecemos duas linhas de estudo, sempre visando descobrir a aptidão e melhor posicionar alunos para realizar seus trabalhos de iniciação. De um lado Luíza Teixeira-Costa, com um perfil bem naturalista, foi instada a fazer sua iniciação científica com fenologia comparada de *Struthanthus martianus* e *S. flexicaulis* em várias hospedeiras, enquanto Vítor Barão, que reunia várias habilidades de oficinas, foi levado à arquitetura hidráulica.

Como nem sempre as coisas saem na ordem que mais desejamos, e nem todos os alunos levam a cabo publicações, o trabalho com Luíza Teixeira-Costa e Fábio Coelho, sobre fenologia comparada (Teixeira-Costa et al. 2017 - Anexo XV) foi publicado depois do resultante do mestrado da primeira. Este trabalho teve como principal conclusão que a fenologia das espécies depende do tipo de hospedeira, decídua ou não, mas que também ocorre uma partição de nicho ecológico, evitando a competição entre as espécies por polinizadores e dispersores.

Já o trabalho sobre anatomia funcional e de arquitetura hidráulica de Vítor Barão não chegou ainda a ser concluído e continua em andamento apenas com minha condução. Mesmo assim, seu trabalho merece comentários aqui pois foi o embrião e parte integrante de nosso projeto financiado pela FAPESP⁷ de 2013 a 2017 que muito contribuiu para equipar a equipe e o laboratório, e para que ganhássemos capacitação em técnicas de arquitetura

⁷ "Anatomia funcional do lenho e arquitetura hidráulica da relação entre plantas hemiparasitas e suas hospedeiras" (proc. 2012/22833-1).

hidráulica. Um dos objetivos mais importantes do projeto era o de comparar os efeitos de plantas parasitas que possuem um único haustório (primário), derivado da plântula com as que possuem haustórios múltiplos (secundários), formados periodicamente, ao longo de raízes epicorticais. Esse embrião, apesar das dificuldades encontradas teve resultados relevantes e muito originais, que ajudaram a me convencer de que eu deveria partir para um pós-doutoramento em um laboratório especializado e anatomia funcional e arquitetura hidráulica, o que fiz entre 2015 e 2016 (Holbrook Lab, Harvard Univ.).

Os trabalhos de Barão com tipuana e *Struthanthus martianus* geraram imagens lindíssimas e ideias interessantes de provar, como por exemplo a de que, com o tempo de presença da parasita sobre a hospedeira, pode haver uma influência que cause a formação de uma madeira mais condutiva que aquela não parasitada, de forma que a parasita não seria tão deletéria assim

Um dos aspectos mais relevantes foi perceber que, em nossas análises anatômicas e nos experimentos funcionais tivemos resultados díspares (Fig. 11). Se comparamos o lenho de galhos parasitados (P) e não parasitados (NP), não encontramos resultados diferentes nas dimensões ou frequência de vasos, entretanto se comparamos os vasos funcionais por meio de experimentos de infiltração com corantes e avaliação de embolismos, de fato o número de vasos embolizados e a perda de condutividade por embolismos seja maior nas plantas parasitadas. Entretanto, o que é surpreendente é que a condutividade hidráulica total é mais alta nos galhos parasitados. Isso significa que de alguma forma os galhos parasitados são mais eficientes na condução. Ou seja, mesmo contando com a copa da parasita transpirando, provavelmente este galho da hospedeira não sofre tanta perda d'água quanto esperado. Isso deve explicar porque conseguimos encontrar algumas tipuanas com tantas parasitas e tão grandes, que vivem no mesmo galho por muitos anos, como já observamos. Esses resultados vão ao encontro dos de Meinzer et al. (2004) e García-Franco et al. (2007), sugerindo que ocorra uma compensação hidráulica no sistema, com a formação de uma madeira mais eficiente e condutora.

No projeto que desenvolvíamos havia o interesse de comparar vários pares de parasita-hospedeira, de forma a ser possível responder se haustórios únicos são mais eficientes que haustórios múltiplos e se algum é mais deletério. Assim, comparamos o parasitismo de *Struthanthus*, Loranthaceae (haustórios múltiplos) com o de *Psittacanthus*, Loranthaceae (haustório único) e *Phoradendron* (Santalaceae s.l. ou Viscaceae – haustório único).

A ideia de comparar por padrão de haustório é boa, mas nem sempre particularidades das hospedeiras permitiam que todas os métodos fossem repetidos nos pares.

Com esse interesse, estudamos o par de parasita *Phoradendron crassifolium* (talvez *P. perrotetii*) sobre *Tapirira guianensis* (pau-pombo, peito-de-pombo). Devido à distância de São Paulo e equipamentos que não dispúnhamos na época, não realizamos medidas de condutividade, apenas quantificações anatômicas e de embolismos. Esse trabalho foi publicado no IAWA Journal (Teixeira-Costa e Ceccantini 2015, Anexo XIV) e mostrou muitas alterações anatômicas, como redução de diâmetro de vasos e frequência. Mesmo sem medidas, pode-se deduzir que a condutividade seria bem menor. Isso fica evidente, principalmente na parte mais distal de galhos, à jusante da inserção da parasita, em relação ao fluxo da seiva. Nessa região o grau de embolização dos vasos era muito maior e isso deve explicar a alta mortalidade dessas partes distais de galhos, que geralmente chegam a desaparecer e de árvores que chegam a morrer. Ou seja, neste caso, a presença da parasita parece ser bem mais deletéria que no caso de *Struthanthus martianus* sobre a tipuana.

Figura 11 – Resultados de medidas anatômicas e funcionais do lenho de *Tipuana tipu* parasitada por *Struthanthus martianus*. A, B- Madeira mostrando vasos funcionais (tingidos de safranina) e não funcionais (embolizados – sem corante). C- Número total de vasos por área (densidade de vasos). D, F- Aumento de vasos embolizados e perda por embolismo. E- Aumento de condutividade nos galhos parasitados. * = teste t significativo para $\alpha = 0,05$; ns = teste não significativo. Fotos: A-G. Ceccantini. B, C- Vitor Barão.

Dando sequencia ao nosso projeto, estudamos o parasitismo de *Psittacanthus robustus*. Este parasita é típico das Myrtales, aparecendo predominantemente em Vochysiaceae (as vezes em Myrtaceae ou Melastomataceae também). Na Serra do Cipó (Santana do Riacho, MG) ocorre em profusão em arvoretas de *Vochysia thyrsoidea* e *Qualea cordata*. Escolhemos a primeira, e acordamos que um aluno da UFMG estudaria a segunda. Embora o modelo fosse muito interessante, plantas muito bonitas, árvores pequenas e abundantes, a presença de canais mucilaginosos na medula e casca da espécie inviabilizou a maior parte das medidas de hidráulica, entretanto os resultados anatômicos foram muito interessantes e alguns até impactantes, que ajudam a entender o que pode ser a causa, ou uma das causas de compensação hidráulica proposta para *Struthanthus-Tipuana*.

Um dos aspectos interessantes de estudar o par *Vochysia thyrsoidea* e *Psittacanthus robustus* é que a parasita é grande em relação à hospedeira, que é uma arvoreta de até 5 m de altura (Fig. 13). A conexão pode chegar a formar galhas de cerca de 30 cm de diâmetro e há caules da parasita com mais de 3 m de comprimento. Ou seja é um grande arbusto que se instala sobre uma pequena árvore, ou seja um exemplo natural de sobrecarga hídrica. Considerando que parasitas são conhecidas por transpirar muito, ter estômatos nas duas faces das folhas (Fisher 1983, Schulze et al 1984, Ehleringer e Marshall 1995), essa sobrecarga pode ser muito relevante. Estranhamente, *V. thyrsoidea* vive muitos anos com parasitas grandes, às vezes várias na mesma hospedeira e, aparentemente sem problemas. Também não é observada mortandade de hospedeiras muito infestadas. Alguns aspectos anatômicos desvendados por Barão (2015) em sua dissertação, ainda não publicada, devem ter relação com isso.

Figura 12- Aspectos do parasitismo de *Phoradendron crassifolium* (ou *P. perrotetti*) em *Tapirira guianensis*. A- Grande infestação de *Phoradendron* em uma hospedeira. B- Detalhe de grande *P. crassifolium*, mostrando que a parte distal, à jusante da parasita desapareceu. C, D- Experimentos de infiltração com safranina para avaliar o número de vasos funcionais e o grau de embolização. Fotos de G. Ceccantini.

Dentre os resultados mais interessantes, foi a observação de massas de elementos-de-vaso minúsculos, denominadas bulbos, pois tem a forma de pera invertida, que se conectam aos vasos da hospedeira (Fig. 14). Ou seja, para um vaso de cerca de 50 a 100 μm de diâmetro, se conectam diversos e depois dezenas de elementos de vaso de cerca de 10 a 20 μm e 20 a 50 μm de comprimento, com formato de pequenos barris. Não conseguimos saber o papel desses bulbos, mas hipotetizamos que possam se tratar de estruturas que funcionem como válvulas ou capacitores. De qualquer forma, o que é certo é que sua capacidade é muito grande, mas deve ter grande resistência à formação de embolismos. Esse é um aspecto anatômico que estudaremos em detalhe nos próximos anos.

Durante o decorrer deste trabalho foi estabelecida uma cooperação com o Dr Frederic Lens, da Universidade de Leide e Naturalis Institute of Biodiversity (Leiden, Holanda). Assim, Vítor Barão foi ao seu laboratório, para usar suas técnicas avançadas de preparação de pontoações de paredes celulares e com isso foi possível verificar um aspecto que deve ter consequências funcionais muito importantes. Verificou-se que as pontoações dos galhos parasitados de *Vochysia thyrsoidea* possuem uma ultraestrutura da pontoação intervacular, significativamente diferente da dos galhos não parasitados. Observou-se que a membrana da pontoação (a camada de lamela média e paredes primárias com campo de pontoação primária, no interior da câmara da pontoação) é muito mais fina nos galhos parasitados. Isso significa que essas pontoações são muito mais permeáveis à água, indo também ao encontro da ideia de compensação hidráulica. Fica claro que algumas hospedeiras, como *Vochysia thyrsoidea* e *Tipuana tipu*, não são meras vítimas de parasitas, mas sua morfogênese pode ser alterada de forma a compensar a presença da parasita. O quanto essa alteração é uma resposta da hospedeira e quanto é um controle exercido pelas parasitas ainda não pode ser avaliado, ao menos nas ervas de passarinho.

Figura 13 – Aspectos de *Vochysia thyrsoidea* e *Psittacanthus robustus*. A- Arvoreta de *V.thyrsoidea* com grande parasita florida. B- Flor ornitófila de *P.robustus*. C- Grande galha formada por *P.robustus*. D- Seção em dois planos (TR, LG) da conexão parasita-hospedeira, após infiltração com safranina, mostrando os caminhos da seiva. Fotos: A-C de G. Ceccantini. D- de Vítor Barão

Figura 14 – Conexão parasita-hospedeira de *Psittacanthus robustus* e *Vochysia thyrsoidea*. A- Aspecto geral da galha de cerca de 15 cm. B, C- Estruturas em formato de pera invertida ou lâmpada, de cor azul denominadas bulbos, formados por vasos minúsculos. D- Detalhe mostrando os elementos-de-vasos pequenos e curtos (magenta). E, F- Detalhe mostrando que um vaso da hospedeira se conecta ao bulbo de centenas de elementos de vasos de pequeno calibre e comprimento. Fotos de Vitor Barão.

Em parasitas herbáceas como Convolvulaceae e Orobanchaceae, são grandes os avanços científicos recentes indicando o transito de hormônios e RNA proveniente das parasitas, que modulam o metabolismo das hospedeiras (Kokla and Melnyk, 2018).

Finalmente, um outro aspecto observado no lenho dos galhos parasitados de *V.thyrsoidea* é um aumento significativo de vasos de menor diâmetro, uma maior densidade de vasos e uma maior agrupamento (Fig. 16)

Ao longo de todas as nossas observações foi ficando mais e mais claro que há efeitos mútuos entre parasita e hospedeira, mas a nossa perspectiva sempre foi mais voltada aos efeitos na hospedeira e, inicialmente, com um viés dos efeitos deletérios. Nossos resultados foram mostrando que nem sempre era assim, no que tange à eficiência na condução de água. Assim, juntamente com nossos colaboradores mexicanos (Dr. Guillermo Angeles e Dr. Eliezer Cocoltzi – INECOL, Xalapa, México), desenvolvemos trabalhos visando observar também efeitos em parasitas, com a variação de hospedeiras.

Essa parceria foi estabelecida mediante a co-tutela do Doutorado de Eliezer, seguindo o sistema do INECOL, em que o candidato a doutorado faz um relatório escrito, uma apresentação oral e uma arguição pelo comitê tutorial, a cada seis meses. Assim auxiliei na orientação do aluno e com isso publicamos um artigo que não só mostra efeitos na parasita, quando em hospedeiros diferentes, mas também nos voltamos para o estudo do floema, visto que a maior parte da literatura e de nossa atuação sempre se restringiu ao xilema secundário. Os resultados da tese e do artigo de Cocoltzi et al. (2016 – Anexo XVI; Cocoltzi 2016) Foram muito interessantes, não só porque mostraram que o floema das hospedeiras podem ter células de maior calibre, mas também as parasitas, dependendo da hospedeira.

Figura 15- Aspectos das pontoações intervasculares de *Vochysia thyrsoidea* parasitada por *Psittacanthus robustus*. A, B- Pontoações intervasculares em corte transversal vistas em microscopia de luz . C, D- Pontoações em corte vistas em microscopia de transmissão, de caule não parasitado (NP) e parasitado (P), respectivamente. E- Box-plot mostrando diferença de espessura das membranas de pontoação. Fotos de Vitor Barão.

Figura 16 – Comparação de lenhos de galhos de *Vochysia thyrsoidea*. A, B- não parasitados (NP), com vasos de maior diâmetro e menos agrupados. C, D- Galho parasitado (P), com mais vasos de menor calibre e mais agrupados. Fotos de Vitor Barão.

Dando continuidade aos nossos trabalhos de morfologia e anatomia comparadas entre Parasitas, buscávamos novas técnicas de observação e morfologia comparada. Com o advento da chegada de um microtomógrafo no IB, juntamente com Luiza Teixeira-Costa, desenvolvemos métodos de contraste usando sais de metais pesados, de forma a contrastar diferencialmente tecidos de parasitas e hospedeiras, conforme a permeabilidade de seus vasos, ou afinidade com tecidos (Teixeira-Costa e Ceccantini 2016 – Anexo XVII). A ideia de usar esses sais me surgiu a partir de experiências que eu tivera no passado, ingerindo contrastes para raios-x, tanto

para exames de estômago (sulfato de bário), quanto para fluxo dos rins (iodo). Também em trabalhos de separação de pólenes, amidos e fitólitos de solo e sedimentos (nunca publicados), usei sais densos a base de chumbo e cério, que são materiais usuais nesses laboratórios. Todavia não concluímos experimentos consistentes com o uso do sulfato de bário, mas creio que haverá resultados muito interessantes, pois não é um sal solúvel, forma uma suspensão em água e as partículas são maiores que os orifícios das pontoações, podendo ser empregado para examinar vasos individuais e caminho da seiva, sem passar lateralmente vaso a vaso, ou da terminação distal de um vaso a outro. Este será o tema de uma publicação que está em experimentação usando tanto parasitas, quanto lianas.

Além da colaboração previamente existente e de o Dr Angeles ter sido fundamental para nos ensinar arquitetura hidráulica nos cursos que deu comigo, um dos aspectos que esteve por trás de iniciar estudos paralelos com os mexicanos é o fato de as duas espécies de *Psittacanthus* escolhidas terem comportamentos muito diferentes: por um lado *P. robustus* alcança grandes dimensões (até 3m de altura), cresce muito devagar e, aparentemente, é pouco danoso à hospedeira. Em plantios que fizemos de *P. robustus*, após um ano a plântula não tinha mais do que um par de eófilos e um outro nó com folhas. Por outro, *P. schiedeanus* é uma espécie de pequeno porte, cresce muito rápido, fechando seu ciclo de vida em cerca de um ano. Além disso é muito agressivo à hospedeira, causando grande letalidade a pés de café e abacate, causando danos econômicos substanciais na região do estado de Veracruz, no México.

Em uma de nossas conversas sobre as diferenças sobre os dois *Psittacanthus* e maneiras de controlar *P. schiedeanus*, me lembrei de antigas brincadeiras de "paintball" e sugeri, em tom de brincadeira que poderíamos, matar as parasitas a tiros. A ideia cresceu e pensamos em desenvolver um gel herbicida, que pudesse ser atirado nas parasitas, sem danificar as hospedeiras de interesse econômico. Algo muito localizado. A partir daí, por grande empenho principalmente do Dr. Angeles, o conceito foi sendo desenvolvido, contou com muito apoio de seu instituto e até o Instituto de Tecnologia de

Queretaro se envolveu para ajudar a desenvolver uma arma e "pellets" gel herbicida encapsulado. Foram feitos testes bem sucedidos, construídos protótipos e em 2012 solicitamos patentes em diversos países. Até o presente já conseguimos ter patentes aceitas e publicadas no México, nos Estados Unidos, Na Austrália, na Nova Zelândia e na China. Na Europa e no Brasil não (Anexo XVIII).

Ideias em progresso com plantas parasitas

Especialmente após meu ano sabático na Harvard University, onde tive acesso irrestrito a uma quantidade, para mim, antes inimaginável de bibliografia sobre plantas parasitas, passei a planejar trabalhos com caráter mais revisivo e sintético. Não que eu pense que minha contribuição já é robusta para tanto, mas após uma dedicação extensa e profunda à busca bibliográfica e leitura sobre plantas parasitas, algumas questões que creio poder contribuir emergiram.

Um exemplo é a falta de uniformidade de termos usados na literatura de plantas parasitas. Detectei uma série de problemas em muitos termos, como ambiguidades, usos incorretos ou indevidos, falsos cognatos entre línguas, traduções literais, corruptelas fonéticas e de grafia, erros de interpretação morfológica e anatômica ou de ontogenia. Da detecção desse problemas surgiu o interesse em trabalhar com glossários. De início, com minha orientanda Luiza Teixeira-Costa, muito apta para a questão, dada sua elevada dedicação e entusiasmo, elaboramos um glossário dos termos usados em língua portuguesa, com verbetes e rico em ilustrações elucidativas, tentando prevenir o leitor e usos indevidos de termos. Esta publicação recente (Teixeira-Costa e Ceccantini 2018 – Anexo XIX) é o embrião de uma mais ousada, visando uma publicação em língua inglesa, que sumarie e esclareça a equivalência de termos em inglês, francês, alemão, português, espanhol e latim, o que será tarefa imensamente mais árdua. Pode parecer irrelevante, nos dias de hoje um glossário multilingual, entretanto a maior parte das descrições originais de estruturas, de ontogenia e de grupos de plantas parasitas foi feita em latim e alemão. Parece fundamental

que encontremos o significado mais equivalente para a língua corrente da ciência de hoje que é o inglês.

Seguindo nesta linha de reanalisar plantas e problemas a luz da tecnologia e entendimento conceitual contemporâneo, dois trabalhos emergem e que se encontram em estádios diferentes. Um deles é um manuscrito, quase pronto para submissão, em fase de revisão final de língua, que versa sobre a organização do corpo vegetativo de *Pilostyles blanchetti*. As novidades deste, em relação a meros trabalhos descritivos do passado (diversos até muito bons) são o uso de novas tecnologias, como a microscopia confocal e a microtomografia para explicar o corpo de uma planta que não possui caule, folhas nem raízes (Ceccantini em preparação - Anexo XX).

Ainda com o caráter revisivo, estamos desenvolvendo um trabalho intitulado "*Phrygilanthus eugenioides* revisitado: uma abordagem anatômica e ontogenética de uma hemiparasita facultativa", reestudando uma planta analisada pelo ilustre botânico Frederico Carlos Hoehne (Hoehne 1931). Neste trabalho, além da mudança do nome (atualmente *Tripodanthus acutifolius*), é contextualizado o seu caráter facultativo (por vezes árvore, liana apoiante ou parasita) explicada a ontogênese e diferenciação de suas raízes, apressórios e haustórios, bem como é contestada a presença de haustórios subterrâneos, após múltiplas escavações nossas (Fig. 17). Além disso, a discussão que se desenvolve gira em torno da filogenia de Loranthaceae e das Santalales, nas quais o surgimento único ou múltiplo de haustórios e parasitismo é muito relevante para o delineamento das famílias da ordem. Ainda há grande divergência com relação ao número de famílias que se devem considerar nas Santalales, bem como sua circunscrição, por exemplo, se inclui as Viscaceae em Santalaceae ou não, se Balanophoraceae é uma família ou não (APG IV 2016, Christenhusz et al. 2015, Nickrent 1997-2018, Nickrent 2010, Kuijt 2015, Sun et al. 2015).

Figura 17- Vários aspectos de *Tripodanthus acutifolius* (sin. *Phrygilanthus eugenoides*). A- Desenho da planta sustentada por árvores. B- Indivíduo arbóreo de *T. acutifolius*, autosuportante e apoiante nos ápices; C- Apressório de grandes dimensões. D, E- Fotomicrografias da "pseudo-raiz". Imagens: A, D e F de F.C. Hoehne. Fotos B, C, E de G. Ceccantini.

No âmbito da anatomia funcional, ao qual me dediquei desde 2012, o que parece mais relevante para se explicar na literatura, é como funcionam sistemas vasculares que podemos chamar até de quiméricos. Estamos elaborando um artigo que visa entender padrões de conexões vasculares entre plantas parasitas e hospedeiras pertencentes a outros grandes grupos (título aproximado: "Tubulações desconexas: padrões de conexão vascular de parasitas angiospermas e hospedeiras sem flores" – "*Unfitting pipes: patterns of vascular connection among parasitic angiosperms and non-flowering plants*"). Neste trabalho estamos tentando entender como é possível a conexão, por exemplo de uma Loranthaceae ou Viscaceae s.s. sobre coníferas (*Pinus*, *Podocarpus*, *Juniperus* – Figs. 18, 19, 20), Loranthaceae ou Lauraceae sobre monilófito ou monocotiledônea (*Syagrus*, *Vellozia*, *Chusquea*, *Bambusa*). A questão primária é: *i*) como plantas que possuem vasos e placas de perfuração se conectam a plantas só com traqueídes? Pode-se pensar facilmente: "por meio de pontoações"; mas, *ii*) como pontoações minúsculas e areoladas de uma Viscaceae se conectam a pontoações escalariformes largas de monilófito?; *iii*) e quais consequências hidráulicas essas conexões improváveis causam?

Em termos mais amplos, estamos agora preocupados em reconhecer padrões que ajudem a oferecer elementos para entender melhor a filogenia de Santalales, mas também esclarecer aspectos ontogenéticos e de organização de haustórios em vários clados. Mesmo dentro das Loranthaceae há vários padrões, como pode-se reconhecer na figura 21. Há casos em que elementos traqueais (traqueídes ou elementos de vaso) pontoam com elementos de vaso da hospedeira (*Struthanthus* spp – Fig. 21-A, C, D); outros casos em que vasos penetram dentro de outros vasos, como em *Struthanthus martianus* em goiabeira (Fig. 21-E), ou como *Psittacanthus*, no qual vasos se conectam apicalmente com vasos (Fig 21-B), através de placas de perfuração bem posicionadas, indicando uma morfogênese coordenada.

Figura 18 – Aspectos de *Struthanthus flexicaulis* sobre *Podocarpus lambertii*. A-C- Aspecto geral. D- Raízes epicorticais da parasita envolvendo folhas e caule da conífera. E- Emetromicrografia de transmissão da conexão parasita-hospedeira, mostrando pontoação semi-areolada; areolada com câmara em traqueíde do lado da hospedeira e simples em célula parenquimática da parasita.

Figura 19- Angiospermas parasitando coníferas. A- *Arceuthobium* (Santalaceae) sobre *Picea* sp. B- *Phoradendron juniperinum* sobre *Juniperum occidentale*. C- *Arceuthobium* sobre *Pinus contorta*. D-E- Extensores da angiosperma parasita penetrando pelo raio da conífera. F- Elementos traqueais da parasita vistos em corte transversal (Longitudinal tangencial à hospedeira) paralelos aos raios da hospedeira. G- Cordão cortical vascular do endófito na casca e nos raios da hospedeira conífera.

Figura 20- Parasitas em monilófito e monocotiledônea. A- *Cassytha filiformis* (Lauraceae) com apressórios sobre folha de *Dicranopteris flexuosa* (Gleicheniaceae). B- *Struthanthus polyrhizus* sobre folha de *D. flexuosa*. C- *S. polyrhizus* com apressórios sobre folíolo de *Syagrus glaucescens*.

Assim, ampliei o leque de grupos estudados, com alunos estudando padrões de madeira em Loranthaceae, outros comparando Santalales parasitas obrigatórias, facultativas ou alegadamente não parasitas (a testar).

Da mesma forma houve uma diversificação no estudo dos clados, para fora da minha zona de conforto, que vinha sendo as Santalales, especificamente Loranthaceae e Viscaceae (se preferir, parte de Santalaceae sensu APG IV). Recentemente, com o doutoramento de Luiza Teixeira-Costa, que oriento, passamos a estudar comparativamente as conexões vasculares de cerca de 9 clados existentes de plantas parasitas (Fig. 24). Provavelmente apenas Cynomoriaceae ficará de fora. Mas até as Rafflesiaceae, Cytinaceae e Hydnoraceae foi possível obter de forma que poderemos debater, a luz do paradigma filogenético, o que Kuijt (1969) em seu livro clássico (*The Biology of Parasitic Plants*) já sugeria: que os haustórios de diversos grupos possuem naturezas muito diferentes.

Da mesma forma, assumi a co-orientação de Lauani Ribeiro, do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, de forma a analisar de forma comparada os sistemas subterrâneos e endófitos de todas as Balanophoraceae do Brasil, se é que esta família será mantida como uma família. Também permanece no APG IV a dúvida se Balanophoraceae é mesmo uma Santalales e, por hora, não está posicionada no cladograma (“unplaced”).

Figura 21- Conexões de haustórios de Loranthaceae com vários hospedeiros. A- *Struthanthus flexicaulis* sobre *Ligustrum lucidum*. B- *Psittacanthus robustus* sobre *Vochysia thyrsoidea*. C,D- *S. martianum* sobre *Tipuana tipu*, com elementos traqueais do extensor pontoando e esmagando vasos da hospedeira. E- *S. martianum* sobre goiabeira, com elementos traqueais do extensor dentro de vaso da hospedeira.

Figura 22- Raízes epicorticais e haustórios de *Struthanthus* spp. A- Corte longitudinal ao haustório de *S. martianus*, mostrando bulbo e extensor, mas perpendicular à raiz epicortical. B- detalhe de elementos traqueais do bulbo do haustório. C e D- Detalhe da raiz epicortical da figura A. E- Corte transversal da raiz epicortical (adventícia) de *S. flexicaulis*.

Figura 23- Endofitos diversos. A- Folhas rebrotadas a partir do endófito de *Psittacanthus robustus*, do centro da madeira de *Vochysia*, após queda e apodrecimento da planta e parte da galha. B- Endofito na casca, no córtex e entre casca e madeira de *Vochysia*. C-F *Pilosyles banchetti*. C- Perfilhos de *Mimosa* rebrotados após queimada, confirmando que o endofito sobrevive dentro do sistema subterrâneo. D- Endofito de *Pilosyles* sem coloração em córtex de *Mimosa* corado em laranja. E- Microscopia de fluorescência mostrando calose (brilho azul) de áreas crivadas do endófito. F- Microtomografia de *Phoradendron* mostrando endófito em cordão cortical e extensor.

Figura 24 - O Parasitismo surgiu 12 vezes na evolução das angiospermas. Em termos de formas tróficas há 9 linhagens, compostas só por holoparasitas (famílias em retângulos sólidos). Duas linhagens apenas com hemiparasitas (*Cassytha*, uma Lauraceae e Krameriaceae). Em duas famílias, Convolvulaceae (*Cuscuta*) e Orobanchaceae, podem ser encontradas hemi e holoparasitas (família em retângulo pontilhados). Só nas Santalales há mais de uma família de plantas parasitas. Figura construída por Daniel Nickrent (1997-2018) (<https://parasiticplants.siu.edu/>)

Finalmente, no que tange à produção em andamento, há um livro de extensão que teve recursos solicitados para sua finalização, editoração e impressão aceitas num edital, mas que depois acabou não recebendo os recursos. Este livro, intitulado “Vampiros vegetais” – as plantas que parasitam plantas trata-se de um livro paradidático, voltado para um público infanto-juvenil, ensino médio e fundamental. Considero muito importante que do decorrer de nossas pesquisas já façamos extensão. Neste caso específico, percebo que as plantas parasitas são muito desconhecidas e, muitas vezes, ouço as pessoas dizerem que as orquídeas ou bromélias são parasitas. Assim, o livro seria voltado para corrigir essas deficiências e apresentar um pouco da diversidade dessas plantas no Brasil e mostrar que diversas relações ecológicas (mutualismo, parasitismo, etc.) podem ser bem exemplificadas com plantas e que, inclusive estão ao nosso alcance nas árvores urbanas (Anexo XXI)

Considerações finais sobre plantas parasitas

Segundo autores generalistas sobre plantas parasitas como Kuijt (1969), Heide-Jørgensen (2008) e Calder (1983) as plantas parasitas já eram conhecidas na antiguidade clássica (Roma, Grécia), porém não completamente compreendidas como tal. O próprio “pai da Botânica” Theophrastus” em seu *De Causis Plantarum* XVII faz uma referência a uma planta que deve ser uma espécie de cipó-chumbo (*Cuscuta* spp, *Convolvulaceae*), mas há controvérsia se não seria uma *Cassytha*, visto que, “Plínio, o velho”, que reproduziu o texto, seria aromática, portanto mais provavelmente uma *Lauraceae*. Seguramente Dioscórides em *De Materia Medica* se refere a *Cuscuta epithymum*. Também Theophrastus conhecia as ervas-de-passarinho da Europa, notadamente *Viscum album* e *Loranthus europaeus*, com descrições e interpretações completas. Essas ervas-de-passarinho, chamadas genericamente em língua inglesa e similares galesas de mistletoe assume muitíssimos significados místicos, mágicos e medicinais, portanto há imensa literatura botânica, romântica, esotérica, religiosa e profana a respeito. Não é objetivo deste texto discutir exaustivamente

o assunto, mas isso é só para exemplificar como pode ser interessante, mas ao mesmo tempo complicado pesquisar plantas parasitas em bases de dados, sobretudo usando o que se chama contemporaneamente de *Bigdata*. Algumas bases de dados, como a da empresa Google Inc, Google Books NGram, por exemplo, reúnem todos os livros já publicados no mundo por cerca de 500 anos (1500 a 2000), em alemão, chinês simplificado, espanhol, francês, inglês, italiano, hebraico e russo.

Pesquisando nessa grande base de dados, alternando e somando palavras-chave (*strings*) extraí alguns resultados interessantes de analisar.

A

B

C

Figura 25- Gráficos de frequência de citação de palavras em livros no mundo. A- Ocorrência de Parasitic plant, haustorium e haustoria. B- Palavras em francês. C- Xylem, Phloem, Haustorium, Haustoria.

A figura 25-C atesta um aumento no interesse por anatomia vegetal, sinalizado pelas palavras xilema e floema, inicialmente (começo do sec. XX) acompanhada por haustório, mas depois esses se desacoplam, havendo um boom da anatomia nos anos 1940, com declínio acentuado após os anos 1980. Haustórios que são de literatura típica de plantas parasitas tem um pico em 1900 e no entre guerras, com declínio posterior. Aparentemente pareceria que houve realmente declínio no interesse por plantas parasitas, mas o que houve é, que

com o advento da "Revolução Verde" (*sensu* USAID, Gaud 1968) houve uma concentração de esforços nas plantas parasitas de interesse agrônomo. Isso pode ser bem observado na figura 26 A e B. De início há um maior interesse nos cipós chumbo ("dodder", mas com a revolução verde e a massificação da produção de cereais e leguminosas, *Striga* e *Orobanche* (*Phelipanche* também) tornam-se problemas maiores e são inclusive referidas na literatura pelos seus nomes populares em inglês. O nome das ervas-de-passarinho sempre estão em alta, mas tiveram ápice no começo do século XX, quando a produção florestal se intensifica e os problemas com *Arceuthobium* na indústria de madeira e celulose aumentaram. Também é neste momento que houve a introdução de *Viscum album* na América do Norte, com resultados desastrosos.

Finalmente, vale a pena comentar a palavra em português *haustório* e *haustorium*, durante o século XX que tem picos nos anos 1940 e 1970 com a produção tanto em latim, como em português do proeminente multipesquisador botânico, biogeógrafo e especialista nas Santalales brasileiras, o Dr Carlos Toledo Rizzini.

Figura 26- Gráficos de frequência de citação de palavras em livros no mundo. A- Ocorrência de dodder (cipó-chumbo), Broomrape e witchweed (Orobanchaceae que atacam ruderais) e mistletoe (erva-de-passarinho). B- Nomes científicos e populares para Striga e Orobanche, as maiores pragas agrícolas dentre as plantas parasitas. C- Haustório em português e em latim ou inglês.

Finalmente, gostaria de fazer uma observação sobre uma lacuna do conhecimento e uma possível tautologia existente no campo das plantas parasitas: conforme afirmação de Kuijt (1969) a definição de plantas parasitas é a mais intangível de todas e a melhor característica é a formação e presença

de um *haustório*. Ora, se sabemos que haustórios surgiram muitas vezes na história evolutiva das plantas, portanto não são homólogos e não são a mesma coisa, como podemos usá-los como critério principal para definir plantas parasitas. É evidente que haustórios de Loranthaceae, que saem de uma raiz epicortical (verdadeira, adventícia com diferenciação xilemática exarca), com um aparato complexo com apressório, bulbo e extensor, são estruturas não homólogas aos haustórios apicais de raiz de plântulas de Orobanchaceae, ou extensores ("sinks") de Apodanthaceae e Rafflesiaceae (ambas endoparasitas, mas nada relacionadas). O que fazer de termos como haustor, apressório, aparelho haustorial, raízes haustoriais? Se as raízes epicorticais de *Struthanthus* (Loranthaceae) são típicas raízes adventícias, como podem chamar as estruturas que penetram de raízes haustoriais?

Também é bem difícil comparar haustórios de *Cuscuta*, um caule delicado, sem crescimento secundário, que forma um apressório delicado quase que só com floema no extensor, com aqueles haustórios massivos de Visceae (Viscaceae), muito robustos, e com formação de madeira. E o que dizer dos cordões corticais de *Phoradendron*? Seriam esses homólogos a rizomas de outras plantas, visto que são caules paralelos à superfície do substrato, mas nesse caso crescendo entre a casca e a madeira?

Com todas as questões e inferências acima postuladas e não respondidas, fica claro que temos uma boa justificativa para seguir adiante nesta linha de trabalho.

A única conclusão assertiva que posso oferecer é que:

na dúvida, chame de haustório! Não há como errar.

D. BIBLIOGRAFIA

Bibliografia sobre Anéis de Crescimento e Dendrocronologia

Ilustração clássica de Leonardo Da Vinci, explicando relações entre o tronco e os galhos. Neste mesmo livro de notas ele já falava que os anéis de crescimento de árvores eram anuais.

Bibliografia sobre Anéis de Crescimento e Dendrocronologia

- Balboni, B.M., 2008. *Anatomia comparada e anéis de crescimento do lenho de Podocarpus sellowii*. Iniciação científica (Ciências Biológicas) - Universidade de São Paulo
- Berlage H.P., 1931. Over het verband tusschen de dikte der jaarringen van djatiboomen (*Tectona grandis* L. f.) en den regenval op Java. *Tectona*, 24: 939-953.
- Borman, F. and Berlyn, G., 1981. *Age and Growth Rates of Tropical Trees*, Yale University Press
- Brandis, D., 1898. Forsteinrichtung in den Teakwaldungen von Pegu. Allg. Forst-u. Jagdztg, 74: 45-52.
- Brienen, R.J.W., G. Helle, T.L. Pons, J.-L. Guyot, and M. Gloor. 2012. Oxygen isotopes in tree rings are a good proxy for Amazon precipitation and El Nino-Southern Oscillation variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. PNAS, 109: 16957-62.
- Burton, R., 1977. *Viagem de canoa de Sabará ao Oceano Atlântico*. Itatiaia
- Cardim, R.H. 2012. *Anatomia e dendrocronologia de Podocarpus sellowii*. Dissertação (Ciências Biológicas (Botânica)) - Universidade de São Paulo
- Ceccantini, G. C. T.; Schongart, J.; Soliz-Gamboa, C., 2008. Os anéis de crescimento das árvores: desvendando as mudanças climáticas. In.: Buckeridge, M.S. (Ed.) *Biologia e Mudanças climáticas no Brasil*. São Carlos: RiMa, pp. 57-75.
- Coster C., 1923. Lauberneuerung und andere periodische Lebensprozesse in dem trockenen Monsun-Gebiet Ost- Java's. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, 33: 117-188.
- Coster C., 1926. Die Buche auf dem Gipfel des Pangerango. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, 35: 105-119.
- Coster C., 1928. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung in den Tropen II. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, 38: 1-114.
- Coster, C., 1927. *Zur anatomie und physiologie der zuwachszone-und jahresringbildung in den tropen* (Doctoral dissertation, Brill).
- Détienne, P. 1989. Appearance and Periodicity of Growth Rings in some Tropical Woods. *IAWA Bulletin*, 10 (2): 123-132.
- Ferreira, G.B. 2007. *Anéis de crescimento de cedros urbanos*. Iniciação científica (Ciências Biológicas) - Universidade de São Paulo.
- Ferreira, G.B., 2012. *Dendroecologia do cedro (Cedrela fissilis) e possíveis efeitos das mudanças climáticas globais na cidade de São Paulo*. Dissertação (Ciências Biológicas (Botânica)) - Universidade de São Paulo
- Geiger F, 1915. Anatomische Untersuchungen über die Jahresringbildung von *Tectona grandis*. *Jahrb. Wiss. Bot.* 55: 521-607.

- Godoy-Veiga, M. ; Ceccantini, G.; Pitsch, P.; Krottenthaler, S.; Anhuf, D. ; Locosselli, G. M., 2018 Shadows of the edge effects for tropical emergent trees: the impact of lianas on the growth of *Aspidosperma polyneuron*. *Trees*, 32: 1073-1082.
- Iwasaki-Marochi, C.; Ceccantini, G. C.T. ; Seitz, R.A. ; Muniz, G. I. B., 2007. Precisão do uso do trado para dendrocronologia do cedro (*Cedrela fissilis* Vellozo, Meliaceae) em regiões subtropicais. Aceito pela *Revista Floresta* (UFPR) em 2007 – manuscrito não publicado.
- Jacoby, G.C. 1989. Overview of Tree-Ring Analysis in Tropical Regions. *IAWA Journal*, 10(2), 99–108. <http://doi.org/10.1163/22941932-90000478>
- Jono, V.Y. 2009. Anatomia ecológica do lenho e atividade cambial de *Roupala rhombifolia* (Proteaceae) na Serra do Cipó (MG). Dissertação (Ciências Biológicas (Botânica)) - Universidade de São Paulo
- Jono, V.Y.; Ceccantini, G. C. T. 2005. *Anatomical evaluation of tree ring quality for dendroecological study of forest islands of Campos Rupestres at Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil*. In: XVII International Botanical Congress, 100 Years after the II IBC in Viena 1905 - Abstracts XVII International Botanical Congress Viena 2005 580-580 Viena: International Botanical Society
- Jono, V.Y.; Ceccantini, G. C. T. 2006. *Avaliação da Atividade Cambial Sazonal em Espécies do Cerrado de Jaguariáiva (PR) com preparação anatômica simplificada e marcação cambial em galhos*. In resumos dos 57º Congresso Nacional de Botânica 57º Congresso Nacional de Botânica Gramado 2006 Porto Alegre: Sociedade Botânica do Brasil - Universidade Federal do Rio Grande do Sul
- Krottenthaler, S., Pitsch, P.; Helle, G., Locosselli, G.M., Ceccantini, G.; Altman, J., Svoboda, M., Dolezal, J.; Schleser, G.; Anhuf, D. 2015. A power-driven increment borer for sampling high-density tropical wood. *Dendrochronologia* (Verona), 36: 40-44
- Locosselli Giuliano Maselli. Análise integrada de dendrocronologia, anatomia e isótopos estáveis de carbono em *Hymenaea courbaril* L. para identificação de possíveis efeitos da elevação do CO₂ atmosférico e mudanças climáticas. 2010. Dissertação (Ciências Biológicas (Botânica)) - Universidade de São Paulo
- Locosselli, G.M. 2005. Anatomia ecológica do lenho e anéis de crescimento de *Locosselli Podocarpus lambertii*. Iniciação científica (Ciências Biológicas) - Universidade de São Paulo
- Locosselli, G.M. 2010. *Análise integrada de dendrocronologia, anatomia e isótopos estáveis de carbono em Hymenaea courbaril L. para identificação de possíveis efeitos da elevação do CO₂ atmosférico e mudanças climáticas*. Dissertação (Ciências Biológicas (Botânica)) - Universidade de São Paulo.
- Locosselli, G.M., Buckeridge, M.S., Moreira, M.Z., Ceccantini, G. 2013. A multi-proxy dendroecological analysis of two tropical species (*Hymenaea* spp., Leguminosae) growing in a vegetation mosaic. *Trees* (Berlin. Print), 27: 25-36
- Locosselli, G.M., Cardim, R.H. Ceccantini, G. 2015. Rock outcrops reduce temperature-induced stress for tropical conifer by decoupling regional climate in the semiarid environment. *International Journal of Biometeorology* (Print) 60(5): 639-649

- Locosselli, G.M., Krottenthaler, S., Pitsch, P., Anhuf, D., Ceccantini, G. 2016. Age and growth rate of congeneric tree species (*Hymenaea* spp. - Leguminosae) inhabiting different tropical biomes. *Erdkunde*, 71: 45-57.
- Locosselli, G.M., Schöngart, J., Ceccantini, G. 2016. Climate/growth relations and teleconnections for a *Hymenaea courbaril* (Leguminosae) population inhabiting the dry forest on karst. *Trees* (Berlin. Print), 30: 1127-1136
- Locosselli, G.M.; Cardim, R.H.; Ceccantini, G. 2015. Rock outcrops reduce temperature-induced stress for tropical conifer by decoupling regional climate in the semiarid environment. *International Journal of Biometeorology*, 60 (5): 639-649.
- Luchi, A.E., 1998. *Periodicidade de crescimento Em "Hymenaea courbaril" L. e Anatomia Ecológica do Lenho de Espécies de Mata Ciliar*. Tese de Doutorado em Ciências Biológicas (Botânica), Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Marcati, C.R.; Angyalossy, V.; Evert, R.F. 2006. Seasonal variation in wood formation of *Cedrela fissilis* (Meliaceae). *IAWA Journal*, 27 (2): 199-211.
- Mariaux A., 1967. Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. *Rev. Bois For. Trop.*, 113: 3- 14/114: 23-37.
- Mariaux A., 1969. La périodicité des cernes dans le bois de Limba. *Rev. Bois For. Trop.*, 128: 39-54.
- Mariaux A., 1970. La périodicité de formation des cernes dans le bois de l'Okoum. *Rev. Bois For. Trop.*, 131: 37-50
- Pestre, P. P.; Soliz-Gamboa, C.; Ceccantini, G. C. T. 2007. *Anatomia do lenho juvenil e adulto de Peltogyne heterophylla* (Fabaceae - Caesalpinoideae) e observação de camadas de crescimento em árvores jovens da floresta pluvial Boliviana. In: I Simpósio Brasileiro de Anatomia da Madeira - I SIMBRAMAD São Paulo 41-42 São Paulo: Instituto de Biociências
- Pestre, P.P. 2007. *Anéis de crescimento e anatomia comparada do lenho juvenil e adulto de Peltogyne heterophylla* (Fabaceae). Pesquisa em Biologia (Ciências Biológicas) - Universidade de São Paulo
- Pitsch, P., Krottenthaler, S, Locosselli, G.M, ; Altman, J., Neuwirth, B. Ceccantini, G. 2016. On the suitability of *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze for dendroclimatic studies: the problem of chronology building and trends in lifetime growth trajectories. *Erdkunde*, 71(1): 000-000.
- Rosa, S.A.; Barbosa, A. C. M. C. ; Junk, W.J.; da Cunha, C. N ; Piedade, M. T. F. ; Scabin, A. B.; Ceccantini, G.C.T. ; Schöngart, J. . Growth models based on tree-ring data for the Neotropical tree species *Calophyllum brasiliense* across different Brazilian wetlands: implications for conservation and management. *Trees*, 31: 729-742.
- Schweingruber, F.H. 1988. *Tree rings - basics and applications of dendrochronology*. Kluwer Academic Publishers. 276 pages.
- Schweingruber, F.H. 1993. *Trees and Wood in Dendrochronology: Morphological, Anatomical, and Tree-Ring Analytical Characteristics of Trees Frequently Used in Dendrochronology*. Heidelberg: Springer Verlag.

- Seitz, R.A. e Kanninen, M. 1989. Tree Ring Analysis of *Araucaria Angustifolia* in Southern Brazil: Preliminary Results. *IAWA Journal*, 10 (2): 170-174
- Soliz-Gamboa, C.; Rozendaal, D.M.A.; Ceccantini, G.C.T.; Angyalossy, V.; Borg, K.; Zuidema, P.A. 2011. Evaluating the annual nature of juvenile rings in Bolivian tropical rainforest trees. *Trees*, 25, 17-27
- Vetter, R. e Botosso, P.C 1989. Remarks on Age and Growth Rate Determination of Amazonian Trees. *IAWA Journal*, 10 (2): 133-145.
- Westbrook J.A.; Guilderson T.P.; Colinvaux P.A., 2006. Annual growth rings in a sample of *Hymenaea courbaril*. *IAWA Bull.*, 27(2):193–197
- Worbes, M., 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics-a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia*, 20, 217–231.

Bibliografia sobre Plantas Parasitas

Ilustração clássica de um cipó-chumbo ("dodder"), *Cuscuta glomerata*, das pranchas didáticas de Arnold e Carol Bodel-Port (1878-1893), *Atlas der Botanik*. Prancha XXX, publicado originalmente na Áustria - <https://www.geheugenvannederland.nl>

Bibliografia sobre Plantas Parasitas

- Amaral, M. M. e Ceccantini, G., 2011. The endoparasite *Pilostyles ulei* (Apodanthaceae - Cucurbitales) influences wood structure in three host species of *Mimosa*. *IAWA Journal*, v.32, 1-13
- Amaral, M.M., 2007. A estrutura da angiosperma endoparasita *Pilostyles ulei* (Apodanthaceae): interface e impacto no lenho de *Mimosa* spp. Dissertação (Ciências Biológicas (Botânica)) - Universidade de São Paulo
- APG IV, 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181: 1–20.
- Barão, V. 2015. *Relações hídricas e anatomia da interação parasita-hospedeira de Psittacanthus robustus e Vochysia thyrsoidea*. Dissertação (Ciências Biológicas (Botânica)) - Universidade de São Paulo
- Bellot, S., e Renner, S., 2013. Pollination and mating systems of Apodanthaceae and the distribution of reproductive traits in parasitic angiosperms. *American Journal of Botany* 100: 1083–1094.
- Bellot, S., e Renner, S., 2014. The systematics of the worldwide endoparasite family Apodanthaceae (Cucurbitales), with a key, a map, and color photos of most species. *PhytoKeys* 36: 41–57.
- Brasil, B.A., 2010. *Ontogênese floral, ciclo de vida e fenologia de Pilostyles ulei* (Apodanthaceae – Rafflesiaceae s.l.): tentativa de um posicionamento filogenético da família Apodanthaceae. Dissertação (Ciências Biológicas (Botânica)) - Universidade de São Paulo.
- Calder, D.M., 1983. Mistletoes in focus: na introduction. In.: Calder, D.M. e Bernhardt, P. 1983. *The Biology of mistletoes*. Sydney, Academic Press.
- Ceccantini, G. e Teixeira-Costa, L., em preparação - “Vampiros vegetais”: as plantas que parasitam plantas. Livro paradidático em preparação.
- Ceccantini, G., Teixeira-Costa, L. e do Amaral, M.M., em preparação. Plant life without leaves, roots or stems: anatomy, development, and 3D structure of the endoparasite *Pilostyles blanchetii* (Apodanthaceae) in *Mimosa* hosts. Em preparação para *Annals of Botany*.
- Christenhusz, M.J.M., Vorontsova, M.S., Fay, M.F., & Chase, M.W. 2015. Results from an online survey of family delimitation in angiosperms and ferns: recommendations to the Angiosperm Phylogeny Group for thorny problems in plant classification. *Bot. J. Linn. Soc.*, 178: 501-528.
- Cocolezzi-Vasquez, E., 2016. Estructura y function en *Psittacanthus schiedeanus*. Tesis para Grado de Doctor en Ciencias. Xalapa, INECOL. 99pg.
- Cocolezzi, E.; Angeles, G.; Ceccantini, G.; Patron, A.; Ornelas, J.F.. 2016. Bidirectional anatomical effects in a mistletoe-host relationship: *Psittacanthus schiedeanus* mistletoe and its hosts *Liquidambar styraciflua* and *Quercus germana*. *American Journal of Botany (electronic version)*, 103: 986-997.

- Ehleringer, J.R. e Marshall, J.D., 1995. Water relations. In: Press, M.C., Graves, J.D. (eds) *Parasitic plants*. Chapman and Hall, London, pp 125–140
- Filipowicz, N., e Renner, S., 2010. The worldwide holoparasitic Apodanthaceae confidently placed in the Cucurbitales by nuclear and mitochondrial gene trees. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 219.
- Fisher, J.T. 1983. Water relations of mistletoes and their hosts. In: Calder M, Bernhardt P (eds) *The biology of mistletoes*. Academic Press, Sydney, pp 161–183.
- García-Franco J., Lopez-Portillo, J. Angeles, G., 2007. The holoparasitic endophyte *Bdallophyton americanum* affects root water conductivity of the tree *Bursera simaruba*. *Trees*, 21:215–220. DOI 10.1007/s00468-006-0113-z
- Grosso JR., M.; Amaral, M. M.; Ceccantini, G.C.T., 2007. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Apodanthaceae (Rafflesiaceae s.l.), e notas sobre a anatomia de *Pilostyles*. *Boletim de Botânica*, 25, 81-
- Heide-Jørgensen, H.S., 2008. Parasitic flowering plants. Leiden: Brill.
- Hoehne, F.C., 1931. Algo sobre a ecologia do *Phrygillanthus eugenioides*. *Boletim de Agricultura*, 1, 1–35.
- Kokla, A., e Melnyk, C.W., 2018. Developing a thief: Haustoria formation in parasitic plants. *Developmental Biology*, 7(1), 15–8. doi.org/10.1016/j.ydbio.2018.06.013
- Kuijt, J. 2015. Santalales. Pp. 1-189, in Kubitzki, K. (ed.), *The Families and Genera of Flowering Plants. XII. Flowering Plants: Eudicots. Santalales, Balanophorales*. Springer, Berlin.
- Kuijt, J., 1969. *The biology of parasitic flowering plants*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Meinzer, F.C., Woodruff, D.R., Shaw, D.C., 2004. Integrated responses of hydraulic architecture , water and carbon relations of western hemlock to dwarf mistletoe infection. *Plant, Cell & Environment*, 27: 937–946.
- Nickrent, D. 1997-2018. Parasitic Plant Connection. <https://parasiticplants.siu.edu/>
- Nickrent, D.L., Malécot, V., Vidal-Russell, R., & Der, J. P. 2010. A revised classification of Santalales. *Taxon* 59: 538-558.
- 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(5): 293-299.
- Sun, Y. Moore, M. J., Zhang, S., Soltis, P. S., Soltis, D. E., Zhao, T., Meng, A., Li, X., Li, J., & Wang, H. 2016 [= 2015]. Phylogenomic and structural analyses of 18 complete plastomes across all families of early-diverging eudicots, including an angiosperm-wide analysis of IR gene content evolution. *Molec. Phyl. Evol.*, 96: 93-101, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2015.12.006>
- Teixeira-Costa L., 2015. Anatomia funcional e arquitetura hidráulica da interação parasita-hospedeira entre duas espécies de parasitas do gênero *Phoradendron*

(Viscaceae) e suas hospedeiras. Dissertação (Ciências Biológicas (Botânica)) - Universidade de São Paulo

Teixeira-Costa, L. 2015 Anatomia funcional e arquitetura hidráulica da interação parasita-hospedeira entre duas espécies de parasitas do gênero *Phoradendron* (Viscaceae) e suas hospedeiras. Dissertação (Ciências Biológicas (Botânica)) - Universidade de São Paulo.

Teixeira-Costa, L.; Ceccantini, G., 2015. Embolism increase and anatomical modifications caused by a parasitic plant: *Phoradendron crassifolium* (Santalaceae) on *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae). *IWA Journal*, 36: 138-151.

Teixeira-Costa, L.; Ceccantini, G., 2016. Aligning Microtomography Analysis with Traditional Anatomy for a 3D Understanding of the Host-Parasite Interface - *Phoradendron* spp. Case Study. *Frontiers in Plant Science*, 7: 1340

Teixeira-Costa, L.; Coelho, F.M., Ceccantini, G., 2016. Comparative phenology of mistletoes shows effect of different host species and temporal niche partitioning. *Botany*, 95: 1-12.