

Luíza Teixeira-Costa

Aspectos anatômicos e funcionais da interação entre  
duas espécies do gênero *Phoradendron* (Santalaceae) e  
suas hospedeiras

Anatomical and functional aspects of the interaction  
between two *Phoradendron* (Santalaceae) species and  
their host trees

Dissertação apresentada ao Instituto  
de Biociências da Universidade de  
São Paulo, para a obtenção de Título  
de Mestre em Ciências, na Área de  
Botânica.

Orientador:  
Prof. Dr. Gregório Ceccantini

---

## Introdução Geral

---

O gênero *Phoradendron*, cujas espécies foram inicialmente descritas como parte de *Viscum*, foi originalmente definido por Nuttall em 1848, que já observara, primeiramente, haver dois grupos de espécies. Atualmente, *Phoradendron* agrupa cerca de 230 espécies, sendo um dos mais numerosos gêneros de plantas parasitas (Kuijt 2003, Heide-Jørgensen 2008). Este número de espécies encontra-se disperso por todo o continente americano, sendo a região da América do Sul o principal centro de diversificação do grupo (Kuijt 2003). No Brasil, suas espécies distribuem-se por todos os biomas do país (Arruda *et al.* 2013).

O posicionamento filogenético, quanto à família a qual o gênero pertence, apresenta certa divergência entre autores. De acordo com a classificação adotada no presente trabalho (APG III 2009 e suas subseqüentes atualizações), o gênero *Phoradendron* pertence à família Santalaceae, sendo incluído no clado denominado Viscaceae (Stevens 2014). Por outro lado, de acordo com Nickrent (2011), Viscaceae constitui uma família separada, na qual *Phoradendron* estaria inserido. Os diversos sistemas de classificação historicamente importantes, como os de Hutchinson (1926, 1934), Takhtajan (1969, 1997) e Cronquist (1968, 1988), exibiram também essas visões conflitantes quanto ao posicionamento e circunscrição de Viscaceae.

Em relação às classificações usualmente empregadas para descrever a nutrição de plantas parasitas, as espécies de *Phoradendron* são consideradas parasitas obrigatórias, pois necessitam de uma hospedeira para completarem seu ciclo de vida (Westwood *et al.* 2010), e hemiparasitas de caule, pois se conectam apenas ao tecido

xilemático dos ramos suas hospedeiras, de onde podem obter água, nutrientes e açúcares (Marshall & Ehleringer 1990; Panvini & Eickmeier 1993).

Devido a tais características, diversos estudos abordam os efeitos, frequentemente deletérios à fisiologia de suas hospedeiras, causados por espécies de *Phoradendron*, (Hull & Leonard 1964a, b). Entretanto, pode ser observada uma relação mutualística entre certas espécies parasitas e seus dispersores da avifauna (Aukema 2003), rendendo às espécies de *Phoradendron*. Adicionalmente, o trabalho de van Ommeren & Whitham (2002) aponta a que esta relação mutualística também pode ser observada entre *Phoradendron juniperinum* e sua hospedeira *Juniperus monosperma*, sendo mediada pela avifauna dispersora. Nesse caso, os dispersores tanto da parasita como da hospedeira seriam os mesmos, de forma que a presença da parasita também potencializa a atração de dispersores para hospedeira, incrementando seu *fitness* reprodutivo.

Embora existam casos de relações espécie-específicas, a maioria das espécies do gênero *Phoradendron* pode parasitar uma ampla gama de hospedeiras (Heide-Jørgensen 2008). As hospedeiras mais comuns são angiospermas de porte arbóreo, porém espécies de coníferas também podem ser parasitadas (Ashworth 2000). Até mesmo casos de epiparasitismo, nos quais uma espécie de parasita serve como hospedeira para outra, já foram relatados para o gênero (Calvin & Wilson 2009, Ceccantini com pess.). Em nossas observações no herbário SPF, *Phoradendron crassifolium* ocorria em hospedeiras, de 13 diferentes famílias.

Assim, tendo em vista a diversidade de espécies hospedeiras, bem como a diversidade dentro do próprio gênero *Phoradendron*, as relações estabelecidas entre

parasitas e suas hospedeiras também podem variar amplamente. Thoday (1957) explorou comparativamente a diversidade de modos de infestação de espécies de *Phoradendron*. Entretanto, o trabalho de Thoday (1957) conta apenas com desenhos esquemáticos dos modos de infestação, não permitindo uma comparação detalhada entre as espécies.

Considerando o exposto acima quanto à diversidade de espécies de *Phoradendron* e à variedade de interações entre essas espécies e suas hospedeiras, é possível afirmar que apenas uma pequena parte desta diversidade está contemplada na literatura. Como usualmente ocorre em outros campos da Botânica, as espécies neotropicais são as menos estudadas quanto às relações que estabelecem com suas hospedeiras (Arruda *et al.* 2013) e poucos trabalhos, como o de Thoday (1957) e Ashworth & dos Santos (1997), apresentam uma abordagem comparativa.

Neste sentido, a presente dissertação de mestrado aborda a relação parasita-hospedeira estabelecida entre as espécies *Phoradendron crassifolium* e *Phoradendron* sp<sup>1</sup> e suas respectivas hospedeiras, *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae) e *Cedrela fissilis* (Meliaceae). Primeiramente, o Capítulo I traz a comparação entre os sistemas endofíticos formados por estas parasitas, partindo da hipótese inicial de que cada espécie de parasita apresentaria um padrão de infestação particular. A seguir, o Capítulo II aborda efeitos causados por *P. crassifolium* à morfologia e funcionalidade do xilema de *T. guianensis*, considerando a hipótese de que a parasita reduziria a funcionalidade da madeira de sua hospedeira

---

<sup>1</sup>*Phoradendron* sp parasitando *Cedrela fissilis* não pode ser identificado com segurança, de forma que optou-se, por hora, manter a identificação ao nível de gênero e aguardar a decisão dos especialistas.

## Considerações finais

---

A presente dissertação apresentou aspectos da relação parasita-hospedeira estabelecida entre duas espécies do gênero *Phoradendron* e suas respectivas hospedeiras. A semelhança morfológica observada entre duas espécies parasitas, que infestam os galhos de suas hospedeiras e se apresentam na forma de grandes arbustos com folhagens amareladas/alaranjadas, não se confirmou no padrão de infestação que tais espécies apresentam. Em decorrência dos diferentes padrões observados, alguns dos efeitos causados às hospedeiras também foram particulares de cada interação estudada.

De maneira simplificada, *Phoradendron crassifolium* apresenta um tecido endofítico circunscrito, mas que é capaz de causar elevação da frequência de vasos embolizados no xilema da hospedeira *Tapirira guianensis*. Por outro lado, *Phoradendron* sp. forma um volumoso sistema endofítico que, embora não provoque alterações sistêmicas quanto à eficiência do uso da água da hospedeira *Cedrela fissilis*, causa notório decréscimo de suas taxas de crescimento<sup>2</sup>. Em ambos os casos, foi observada a morte de galhos de hospedeiras, de árvores inteiras, e conseqüentemente das parasitas, que apresentaram infestação intensa e prolongada.

Os efeitos relacionados às alterações na xilogênese da hospedeira foram semelhantes em ambos os casos. Ainda assim, na interação ente *Phoradendron* sp. e *C. fissilis* as alterações foram observadas como sendo mais intensas, em comparação às interações entre *P. crassifolium* e *T. guianensis*. Estas diferenças ressaltam o aspecto único de

cada interação parasita-hospedeira. De fato, conforme discutido no primeiro capítulo, os diferentes padrões de infestação observados podem ser interpretados como produto da interação particular estabelecidas entre cada uma das espécies de *Phoradendron* estudadas e sua hospedeira.

Entretanto, em ambos os modelos de interação parasita-hospedeira estudados, os diferentes efeitos observados nas hospedeiras podem ter mediadores comuns. Por um lado, as alterações anatômicas na madeira da hospedeira podem ser causadas por déficit hídrico associado às altas taxas de transpiração de plantas parasitas, incluindo espécies de *Phoradendron* (Hollinger 1983; Ehleringer *et al.* 1986; Press & Graves 1995; Ackroyd & Graves 1997). Isto poderia levar à baixa pressão de turgor nas células do câmbio em diferenciação, alterando as características anatômicas da madeira subsequentemente formada (do Amaral & Ceccantini 2011).

Adicionalmente, um desbalanço local na concentração dos hormônios auxina e citocinina poderia também ser responsável pelas alterações observadas (Aloni & Zimmermann 1983; Lev-Yadun 1994, 2000, 2002). A penetração do sistema endófitico da parasita através corpo de sua respectiva hospedeira, causando distúrbios mecânicos e eventuais rompimentos do tecido floemático, poderiam causar tal desbalanço. Neste sentido, como já comentado anteriormente, alterações anatômicas mais dramáticas foram observadas na madeira de *Cedrela fissilis* parasitada por *Phoradendron* sp., espécie que causa maiores distúrbios no tecido floemático do caule parasitado.

---

<sup>2</sup>Dados preliminares obtidos em parceria com Prof. Dr. Roel Brienen, não apresentados nesta versão final.

Ainda, de acordo com o recente trabalho de Aloni (2014), plantas parasitas poderiam promover influxo de auxina para a região da galha, causando alterações sobre a madeira de sua hospedeira. Deste modo, é possível considerar que a planta parasita exerce algum nível de controle sobre xilogênese de sua hospedeira, além de também afetar aspectos de sua fisiologia.

Além da auxina, é possível também que material genético possa ser transferido da parasita para sua hospedeira (Nickrent *et al.* 2004; Richardson & Palmer 2007), o que aumentaria as possibilidades de controle da parasita sobre a hospedeira, semelhante ao que se observa no caso de galhas formadas através de interações de plantas com insetos e microorganismos (Dawkins 1982). Nestes casos, a galha poderia até mesmo ser considerada como fenótipo estendido da parasita sobre sua hospedeira, de modo semelhante ao que é discutido para outros tipos de galhas (Dawkins 1982).

Em conclusão, a presente dissertação ressalta os aspectos únicos das relações estabelecidas entre cada espécie de planta parasita e sua hospedeira, analisando a galha como produto da interação entre duas espécies. Decorrente das particularidades de cada relação estabelecida discutiu-se também os diferentes efeitos causados por duas espécies de *Phoradendron* a suas respectivas hospedeiras.

## Conclusões gerais

---

- I. De acordo com a hipótese inicial, *Phoradendron crassifolium* e *Phoradendron* sp. apresentam diferentes padrões de infestação e causam diferentes efeitos sobre suas hospedeiras;
- II. A relação parasita-hospedeira estabelecida em cada modelo estudado é única, sendo que o padrão de infestação, as características anatômicas das galhas e os efeitos observados sobre as diferentes hospedeiras podem ser vistos como produto da interação entre parasita e hospedeira;
- III. A região de interface parasita-hospedeira assemelha-se às galhas formadas, por exemplo, em interações inseto-planta, de modo que se propõem a utilização do termo “galha” para também designar o tumor formado na interação parasítica entre duas plantas;
- IV. O uso da metodologia que envolve a microtomografia computadorizada (MCT) representa avanço considerável para interpretação da ocupação promovida por plantas parasitas em suas hospedeiras.
- V. *Phoradendron crassifolium* causa aumento na frequência de vasos embolisados em galhos da hospedeira *Tapirira guianensis*, o que corrobora a hipótese inicial;
- VI. *Phoradendron crassifolium* causa também alterações na anatomia da madeira desta hospedeira com aumento da densidade de vasos, aumento em altura e largura dos raios e redução da espessura da parede celular de fibras;
- VII. Plantas parasitas do gênero *Phoradendron* são capazes de alterar a xilogênese de sua hospedeira.

## Resumo

---



O gênero *Phoradendron* é um dos mais diversos entre as plantas parasitas, agrupando cerca de 230 espécies, que apresentam grande variedade quanto à morfologia e padrões de infestação. A presente dissertação comparou os padrões de infestação de duas espécies de *Phoradendron* parasitando diferentes hospedeiras: *Tapirira guianensis* e *Cedrela fissilis*, além de analisar os efeitos causados por tais parasitas na funcionalidade e na anatomia da madeira destas hospedeiras. Foram realizadas análises tradicionais de anatomia da madeira, análises de microtomografia e experimentos de anatomia funcional com infiltração de corante através da madeira da hospedeira. Os resultados mostraram que, enquanto *P. crassifolium* forma uma galha concisa sobre os ramos de *T. guianensis*, *Phoradendron* sp. é mais agressivo ao espalhar seu sistema endofítico através da madeira de *C. fissilis*, causando maiores rupturas dos tecidos xilemático e floemático da hospedeira. Sugere-se que tais rupturas poderiam levar a uma alteração local do balanço auxina/citocinina e à liberação de etileno. Esta hipótese é reforçada pelas alterações anatômicas observadas em ambos os casos na interface parasita-hospedeira, tais como hiperplasia e/ou hipertrofia, maior densidade de vasos, alterações no agrupamento dos vasos e redução da espessura da parede celular das fibras. *P. crassifolium* também provocou severo aumento da densidade de vasos embolisados na madeira de *T. guianensis*, aumentando também a densidade de vasos e o tamanho de raios, além de reduzir o diâmetro transversal dos vasos e a espessura da parede celular de fibras. Tais efeitos também podem estar relacionados às altas taxas de transpiração e aos potenciais hídricos extremamente baixos apresentados por plantas parasitas, o que pode culminar no aumento da transpiração total da hospedeira, elevando a formação de embolismos, causando estresse hídrico e consequente baixa pressão de turgor nas células derivadas do câmbio. Conclui-se que cada uma das espécies de parasita aqui analisada estabeleceu uma relação única com sua hospedeira, formando diferentes padrões de infestação e alterando de modo particular a xilogênese da hospedeira.

Abstract

---

*Phoradendron* is one of the most diverse genera among parasitic plants, comprising ca. 230 species and showing a great variety of morphologies and infestation patterns. The present work compared the infestation patterns of two *Phoradendron* species on different hosts: *Tapirira guianensis* and *Cedrela fissilis*, and analyzed their effects on the hosts' functionality and wood anatomy. Traditional wood anatomy procedures were used, along with the technique of microtomography analysis and functional anatomy experiments using a dye ascent through host wood. Results showed that while *P. crassifolium* forms a defined gall in branches of *T. guianensis*, *Phoradendron* sp. is more aggressive when spreading its endophytic tissue through the wood of *C. fissilis*, causing major disruptions on both xylem and phloem tissues of the host. Such disruptions could lead to a local change of the auxin/cytokinin balance and probably ethylene liberation. This hypothesis is reinforced by the anatomical alterations observed in both cases at the host-parasite interface, such as hyperplasia and/or hypertrophy, higher vessel density, alterations of vessel grouping and thin cell-walled fibres. *P. crassifolium* also provoked a severe increase in embolism density on the wood of *T. guianensis*, along with increases on vessel density and ray size, besides reductions in vessel lumen diameter and fibre cell-wall thickness. These effects could also be related to the high transpiration rates and extremely low water potential presented by parasitic plants, which may increase the host's total transpiration, enhancing embolism formation, causing water stress and consequent low turgor in differentiating cambium derivatives. In conclusion, each parasitic plant species analyzed established a unique relationship with its host, forming different infestation patterns and differently altering its host xylogenesis.

## Referências Bibliográficas

---

- Ackroyd R.D. & Graves J.D. 1997. **The Regulation of The Water Potential Gradient in the Host and Parasite Relationship between Sorghum bicolor and Striga hermontica.** Ann. Bot. 80: 649–656.
- Aloni R. 2014. **Ecophysiological implications of vascular differentiation and plant evolution.** Trees Struct. Funct. Review.
- Aloni R. & Zimmermann M.H. 1983. **The control of vessel size and density along the plant axis - a new hypothesis.** Differentiation. 24: 203–208.
- do Amaral M.M. & Ceccantini G. 2011. **The endoparasite Pilostyles ulei (Apodanthaceae – Cucurbitales) influences wood structure in three host species of Mimosa.** IAWA J. 32: 1–13.
- Angiosperm Phylogeny Group [APG] III.** 2009. Botanical Journal of the Linnean Society. 161: 105–121.
- Arruda R., Lunardelli C., Kitagawa C., Caires C.S., Teodoro G.S. & Mourão F.A. 2013. **Two mistletoes are too many? Interspecific occurrence of mistletoes on the same host tree.** Acta Botanica Brasilica. 27 (1): 226–230.
- Ashworth V.E.T.M. 2000. **Phylogenetic Relationship in Phoradendrea (Viscaceae) Inferred from Three Regions of Nuclear Ribosomal Cistron. I. Major Lineages and Paraphyly of Phoradendron.** Systematic Botany. 25 (2): 349–370.
- Ashworth V.E.T.M. & dos Santos G. 1997. **Wood anatomy of four Californian mistletoe species (Phoradendron, Viscaceae).** IAWA Journal. 18(3): 229–245.
- Aukema J.E. 2003. **Vectors, Viscin, and Viscaceae: Mistletoes as Parasites, Mutualists, and Resources.** Frontiers in Ecology and the Environment. 1(4): 212–219.
- Bell A.D. 2008. **Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology.** Oxford University Press, Portland – USA.
- Calvin C.L. & Wilson C.A. 2009. **Epiparasitism in Phoradendron durangense and P. falcatum (Viscaceae).** Aliso. 27: 1–12.
- Cronquist A. 1968. **The evolution and classification of flowering plants.** New York Botanical Garden, Bronx – USA.

- Cronquist A. 1988. **The evolution and classification of flowering plants. 2<sup>nd</sup> edition.** New York Botanical Garden, Bronx – USA.
- Dawkins R. 1982. **The Extended Phenotype.** Oxford University Press, New York – USA.
- Ehleringer J.R., Schulze E.D., Ziegler H., Lange O.L., Farquhar G.D. & Cowar I.R. 1985. **Xylem-Tapping Mistletoes: Water or Nutrient Parasites?** *Science*. 227 (4693): 1479–1481.
- Ehleringer J.R., Cook C.S. & Tieszen L.L. 1986. **Comparative Water Use and Nitrogen Relationship in a Mistletoe and Its Host.** *Oecologia*. 68 (2):279–284.
- Heide-Jorgensen H.S. 2008. **Parasitic Flowering Plants.** Ed. Brill, Leiden, Boston – USA.
- Hollinger D.Y. 1983. **Photosynthesis and water relations of the mistletoe, *Phoradendron villosum*, and its host, the California valley oak, *Quercus lobata*.** *Oecologia*. 60: 396–400.
- Hull R.J. & Leonard O.A. 1964a. **Physiological Aspects of Parasitism in Mistletoes (*Arceuthobium* and *Phoradendron*). I. The Carbohydrate Nutrition of Mistletoe.** *Plant Physiology*. 39: 996–1007.
- Hull R.J. & Leonard O.A. 1964b. **Physiological Aspects of Parasitism in Mistletoes (*Arceuthobium* and *Phoradendron*). II. The Photosynthetic Capacity of Mistletoe.** *Plant Physiology*. 39: 1008–1017.
- Hutchinson J. & Trevithick W.E. 1926. **The Families of Flowering Plants: Arranged According to a New System Based on Their Probable Phylogeny - Vol. 1.** Ed. Macmillan and Co. Ltd., London – England.
- Hutchinson J. & Trevithick W.E. 1934. **The Families of Flowering Plants: Arranged According to a New System Based on Their Probable Phylogeny - Vol. 2.** Ed. Macmillan and Co. Ltd., London – England.
- Kuijt J. 2003. **Monograph of *Phoradendron* (Viscaceae).** *Systematic Botany Monographs*. 66: 1–643.
- Lev-Yadun S. 1994. **Experimental evidence for the autonomy of ray differentiation in *Ficus sycomorus* L.** *New Phytol.* 126: 499–504.

- Lev-Yadun S. 2000. **Cellular patterns in dicotyledonous woods: their regulation.** In: **Cell & molecular biology of wood formation.** BIOS Scientific Publishers Ltd., Oxford.
- Lev-Yadun S. 2002. **The distance to which wound effects influence the structure of secondary xylem of decapitated *Pinus pinea*.** J. Plant Gr. Regul. 21: 191–196.
- Marshall J.D. & Ehleringer J.R. 1990. **Are xylem-tapping mistletoes partially heterotrophic?** Oecologia. 84 (2): 244–248
- Marshall J.D., Dawson T.E. & Ehleringer J. R. 1994. **Integrated nitrogen, carbon, and water relations of a xylem-tapping mistletoe following nitrogen fertilization of the host.** Oecologia. 100 (4): 430–438.
- Nickrent D.L., Blarer A., Qiu Y.L., Vidal-Russell R., Anderson F.E. 2004. **Phylogenetic inference in Rafflesiales: the influence of rate heterogeneity and horizontal gene transfer.** BMC Evolutionary Biology. 4: 40.
- Nickrent D.L. 2011. **Santalales (Including Mistletoes).** Encyclopedia of Life Sciences.
- Nuttall T. 1848. **The Genera of N. A. Plants and a Catalogue of the Species to 1817.** Philadelphia. Vol. II.
- van Ommeren R.J. & Whitham T.G. 2001. **Changes in interactions between juniper and mistletoe mediated by shared avian frugivores: parasitism to potential mutualism.** Oecologia. 130: 281–288.
- Panvini A.D. & Eickmeier W.G. 1993. **Nutrient and water relations of the mistletoe *Phoradendron leucarpum*: How tightly are they integrated?** American Journal of Botany. 80 (8): 872–878.
- Press M.C. & Graves J.D. 1995. **Parasitic plants.** Chapman & Hall. London.
- Richardson A.O. & Palmer J.D. 2007. **Horizontal gene transfer in plants.** Journal of Experimental Botany. 58 (1): 1–9.
- Stevens P.F. 2001 [continuously updated since]. **Angiosperm Phylogeny Website.** Version 14, November 2014.
- Takhtajan A. 1969. **Flowering plants: Origin and dispersal.** Ed. Oliver and Boyd, Edinburgh – Scotland.

Takhtajan A. 1997. **Diversity and Classification of Flowering Plants.** Columbia University Press, New York – USA.

Thoday D.F.R.S. 1957. **Modes of union and interaction between parasite and host in the Loranthaceae. II Phoradendreae.** Proceedings of the Royal Society of London. 146: 320–338.

Westwood J.H., Yoder J.I., Timko M.P. & dePamphilis C.D. 2010. **The evolution of parasitism in plants.** Trends in Plant Science. 15 (4): 227–235.