

## HAUSTÓRIO, HAUSTOR, APRESSÓRIO, EXTENSOR: GLOSSÁRIO ILUSTRADO SOBRE PLANTAS PARASITAS E A PROBLEMÁTICA DAS HOMOLOGIAS DAS ESTRUTURAS DE CONEXÃO PARASITA-HOSPEDEIRA

LUIZA TEIXEIRA-COSTA & GREGÓRIO CECCANTINI

Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão 277, 05508-090 – São Paulo, SP, Brasil. luiza.teixeirac@ib.usp.br

**Abstract** – (Haustorium, haustor, holdfast, sinker: Illustrated glossary about parasitic plants and the issue of structural homology of host-parasite connection structures). The parasitic life form in plants is associated with the formation of an organ generically called haustorium, which is responsible for the connection between parasite and host. The great diversity of parasitic species - about 1% of living angiosperms - added to the diversity of potential hosts results in a multiplicity of structures, tissues and cell types peculiar to these interactions. However, it is frequent to observe that all this morpho-anatomical variety is approached under the use of few common terms and even with synonyms, but also with ambiguous terminology use and dubious or ontogenetically unproven homology. The use of publications originally written in other languages than Portuguese (i.e. English, mainly, Spanish, French, Italian, German), often being literally translated, dealing with false cognates and other linguistics influences have also caused some confusion. In order to promote a clearer and more precise use of terminology, in addition to performing a historical retrieval of original meanings, a compilation and restructuring of terms was carried out in the way they have been approached, in order to promote a better understanding of the nomenclature used. In addition, anatomical and ontogenetic studies have been carried out and compiled from the literature, then re-analyzed under a phylogenetic perspective. Based on our results and reflections, we present an illustrated and referenced glossary, with which we suggest a standardization of more adequate terms in the description of the parasite-host interface of several families in Portuguese language.

**Key words:** parasitic plants, Santalales, Orobanchaceae, Loranthaceae.

**Resumo** – (*Haustório*, haustor, apressório, extensor: Glossário ilustrado sobre plantas parasitas e a problemática das homologias das estruturas de conexão parasita-hospedeira). A forma de vida parasitária em plantas está associada à formação de um órgão que pode ser genericamente denominado *haustório*, responsável pela conexão entre parasita e hospedeira. A grande diversidade de espécies parasitas - cerca de 1% das angiospermas viventes - somada à diversidade de potenciais hospedeiras, resulta numa multiplicidade de estruturas, tecidos e tipos celulares peculiares dessas interações. Entretanto, é frequente a observação de que toda esta variedade morfoanatômica seja abordada com o uso de poucos termos comuns e, até mesmo, com sinônimos, mas também com uso ambíguo e em estruturas de homologia dúbia ou não comprovada ontogeneticamente. O uso de publicações originalmente em outras línguas que o português (i.e. inglês, principalmente; espanhol; francês; italiano; alemão), com traduções literais, falsos cognatos e outras influências da linguística também promoveram confusões. De modo a promover uma utilização mais clara e precisa, além de realizar um resgate histórico das acepções originais dos termos, foi realizada uma compilação e reestruturação de termos do modo como vêm sendo abordados, de forma a promover um melhor entendimento da nomenclatura utilizada. Adicionalmente, estudos anatômicos e ontogenéticos têm sido realizados e confrontados com a literatura, e então resignificados sob uma perspectiva filogenética. Com base em nossos resultados e reflexões, apresentamos um glossário ilustrado e referenciado, com o qual sugerimos uma padronização de termos mais adequados na descrição da interface parasita-hospedeira de diversas famílias em língua portuguesa.

**Palavras-chave:** plantas parasitas, Santalales, Orobanchaceae, Loranthaceae.

### Introdução

A forma de vida parasitária entre plantas representa um fenômeno há muito tempo conhecido pela humanidade. A primeira referência escrita a esse tipo de plantas é atribuída ao filósofo grego Aristóteles (384 – 322 A.C.), seguido por seu discípulo Teofrastus (371 – 287 A.C.), os quais ressaltaram “a estranheza de uma planta que cresce exclusivamente sobre outra e não no solo” (Costea & Tardif 2004). Ainda nessa época, que coincidiu com o surgimento da própria Botânica e de áreas como a morfologia vegetal

(Gonçalves & Lorenzi 2011), outros autores, como o general romano Plínio, o velho, também fizeram menção a essas plantas (Schrenk 1894). Tais observações referiam-se aos gêneros atualmente conhecidos como *Cuscuta* L. (Convolvulaceae) e *Cassytha* Osbeck (Lauraceae), além das ervas-de-passarinho, possivelmente *Viscum* L. (Santalaceae) ou *Loranthus* Jacq. (Loranthaceae) (Mirande 1901, Schrenk 1894).

Conforme desenvolveu-se a ciência Botânica, o interesse despertado por plantas parasitas foi ampliado. Os árabes, inspirados pelo conhecimento

grego, são creditados por terem reintroduzido parte desse conhecimento de volta à Europa, incluindo noções bastante corretas sobre a forma de vida parasitária em plantas (Costea & Tardif 2004). A partir do século XVII, com as seminais publicações de Linnaeus, o estudo sistemático da morfologia vegetal e de diversas espécies de plantas se intensificou e se expandiu (Gundersen 1918), embora ainda pairasse uma visão maniqueísta e equivocada de interações ecológicas como o parasitismo. No século XVIII, a ideia divulgada pelo inglês Francis Bacon, de que plantas parasitas surgiriam de um acúmulo e extrusão de seiva da hospedeira (Costea & Tardif 2004) foi retomada por Johannes Pfeiffer, discípulo de Linnaeus, em sua publicação de 1759 (Schrenk 1894).

É a partir do trabalho intitulado “Teoria Elementar da Botânica”, de Augustin de Candolle (1813), obra que menciona o termo *haustório* pela primeira vez na literatura, que o conhecimento sobre plantas parasitas começou a se solidificar. Ainda assim, aspectos da morfologia e anatomia do corpo vegetativo das parasitas e, principalmente, de sua conexão com a hospedeira, eram conhecidos para poucas espécies. Estudos ontológicos detalhados, como o de Koch (1874), eram ainda mais raros. Publicações abordando mais de uma espécie apresentavam perspectivas menos detalhadas e puramente descritivas. Exemplos incluem o trabalho de Decaisne (1846) sobre *Cuscuta* e *Cassytha*, e o trabalho de Granel (1887) sobre *Cuscuta epithimum* (L.) L. e três espécies parasitas de raiz (*Orobancha minor* Sm., Orobanchaceae; *Osyris alba* L. e *Thesium divaricatum* Jan ex Mert. & Koch, Santalaceae s.l.).

Embora houvesse pouca ênfase à efetiva comparação entre espécies, estes estudos já ofereciam uma primeira constatação: alguns tecidos e tipos celulares componentes do *haustório* podem estar presentes apenas durante determinada fase da vida da parasita sem que tais alterações decorrentes da ontologia descaracterizem o órgão. Por outro lado, a escassa perspectiva comparativa ampla, atualmente ainda notável para alguns grupos, dificulta outra constatação tão importante quanto a anterior. Trata-se da observação da diversidade estrutural do *haustório* não apenas durante a ontogenia de uma espécie, mas também entre diferentes espécies.

Numa perspectiva mais contemporânea o *haustório* aparece denominado de várias maneiras (i.e., *haustório*, raízes-haustoriais, células-haustoriais, aparelho-haustorial), mas muitas vezes sem muita reflexão sobre a precisão da estrutura a qual se quer referir. Isso é particularmente flagrante em livros mais generalistas, como glossários (Ferri *et al.* 1969, Vidal & Vidal 1992) ou livros de botânica geral, levando a diversas ambiguidades.

Da mesma forma, a maior parte da literatura morfológica das plantas parasitas foi escrita antes da disseminação do paradigma filogenético e do entendimento da relação entre expressão gênica e formação dos fenótipos dos órgãos vegetais, de forma que se acumulam impropriedades e imprecisões. Um exemplo recorrente é o uso do termo *raízes-*

*haustoriais* para designar tanto a estrutura formada por *Cuscuta*, planta que germina no solo e apresenta caule delicado e com sistema vascular reduzido, quanto uma Loranthaceae, por exemplo, que germina sobre o caule de sua hospedeira e forma *raiz epicortical* lenhosa com anatomia típica de uma raiz em crescimento secundário. Entretanto, a estrutura formada por ambas as parasitas possuem inegável papel funcional similar e convergente. Essas estruturas possivelmente não possuem homologia e isso só pode ser verificado com mais estudos de desenvolvimento e de programa de genes expressos.

Assim, considerado esse histórico de longa duração de amadurecimento do entendimento da morfologia de plantas parasitas (>2.000 anos), bem como de ambiguidades e superposições ainda presentes, o objetivo deste trabalho é estabelecer uma nomenclatura morfológica ilustrada em língua portuguesa mais estável, menos ambígua e fundamentada na literatura mais consistente e detalhada ora disponível. Este trabalho servirá de alicerce para trabalho futuro envolvendo a língua inglesa, embora os termos aqui discutidos já sejam também apresentados neste idioma, com o objetivo de ampliar a utilização deste glossário.

## Metodologia

A lista de termos aqui compilada e discutida teve como base a proposta de glossário apresentada ao final do abrangente trabalho de Job Kuijt intitulado “Haustoria of Phanerogamic Parasites” (1977). Este trabalho lista um total de 133 termos em inglês, alemão e francês, muitos deles sinônimos entre si. Excluindo-se os sinônimos, o trabalho de Kuijt (1977) apresenta definições para 56 termos. Dentre eles, 19 são aqui apresentados e discutidos. Foram escolhidos termos estritamente relacionados à estrutura - morfologia e anatomia - do *haustório*. Desta forma, verbetes relacionados a aspectos ecológicos da interação, como “autoparasitismo”, “hemiparasita” e “holoparasita” não são abordados neste trabalho. Também foram levados em conta numerosos trabalhos de Carlos Toledo Rizzini (e.g. Rizzini 1951), nem todos contudo foram aqui citados. Durante o séc. XX, Rizzini estudou Loranthaceae (s.l.) da América do Sul e estabeleceu ou esclareceu diversos pontos da terminologia destas espécies, visto que era dicionarista e muito douto em latim.

Adicionalmente, procurou-se evitar termos cujo uso é restrito a um ou poucos gêneros de plantas parasitas. A proposta é justamente discutir termos de uso mais amplo, com o objetivo de esclarecer sua aplicação para um maior número de espécies e grupos de parasitas. De forma a atualizar o amplo trabalho de Kuijt (1977), dois novos termos são aqui apresentados e discutidos, com base em trabalhos mais atuais, alguns deles produzidos por nossa equipe de pesquisa. Assim, incluindo-se sinônimos, o presente glossário conta com 28 verbetes.

De modo a facilitar a discussão dos verbetes, a leitura e a eventual consulta deste trabalho, os termos selecionados são apresentados e discutidos em ordem alfabética. As imagens que ilustram os verbetes, por outro lado, são apresentadas como que agrupada em temas. Isto é, diferentes visualizações do mesmo tipo de estrutura, bem como estruturas usualmente coincidentes são apresentadas em sequência nas pranchas. Esta organização visa facilitar a compreensão dos diversos aspectos das estruturas aqui definidas e discutidas, embora faça com que a numeração das imagens pareça fora de ordem no texto.

## Resultados e Discussão

### Lista de verbetes

**Ampola vascular** (Fig. 1C): agrupamento de elementos condutores da parasita arranjados na forma de bulbos dilatados, formados por elementos de vaso muito diminutos, que promovem o contato vascular direto com elementos vasculares da hospedeira.

Esta peculiaridade anatômica foi descrita por Barão (2015), em franco avanço aos estudos realizados por Kuijt & Lye (2005). De acordo com o primeiro autor, que estudou o parasitismo de *Psittacanthus robustus* (Mart.) Mart. (Loranthaceae) sobre *Vochysia thyrsoidea* Pohl (Vochysiaceae), as **ampolas vasculares** são frequentes na região de **interface** entre a parasita e sua hospedeira, formando a **ponte xilemática** entre essas espécies.

Como resultado inédito, reportamos aqui a presença de ampolas vasculares em duas outras espécies: *Cladocolea alternifolia* (Eichler) Kuijt, nativa da região Sudeste do Brasil; e *Loranthus europaeus* Jacq., nativa da Europa (Kuijt & Hansen 2015). Além de pertencerem à mesma família (Loranthaceae), as três espécies mencionadas possuem **haustório** com a mesma morfologia, formando **rosas-de-pau** de tamanhos variados.

Embora o termo tenha sido cunhado em língua portuguesa somente, sugerimos a tradução "vascular ampole" para o idioma inglês.

**Apressório** (Fig. 1D) (Ing.: *holdfast*): estrutura formada nos estágios iniciais do parasitismo, associada à função de firmar a parasita à hospedeira, especialmente durante a penetração do **haustório**, evitando que forças mecânicas internas, resultantes da penetração do sistema vascular da hospedeira, ou forças externas (i.e. vento, chuva, outras plantas) acabem por afastar as duas plantas.

Embora o **apressório** seja usualmente formado em fases iniciais do estabelecimento da planta parasita sobre sua hospedeira, nota-se ausência dessa estrutura em parasitas que conectam-se às raízes (Heide-Jørgensen 2008), o que

provavelmente se relaciona à sustentação fornecida pelas partículas de solo (Heide-Jørgensen 2013). Em outros casos, há certa dificuldade em se discernir o **apressório** em estágios avançados do parasitismo de algumas espécies, especialmente quando formam-se outras estruturas acessórias, como **tubérculos** e **uniões em colchete** (Heide-Jørgensen 2008).

Com base no que se conhece sobre a germinação de parasitas de caules, Sallé (1983) menciona que estímulos para formação do **apressório** não são conhecidos. De fato, Heide-Jørgensen (2008) e Mourão (2011) apontam que o simples contato com um suporte, no caso de *Cuscuta reflexa* Roxb. (Convolvulaceae) e *Struthanthus flexicaulis* (Mart. ex Schult. f.) Mart. (Loranthaceae), respectivamente, usualmente representa estímulo suficiente para a formação do **apressório**. Este comportamento assemelha-se, inclusive, ao que se observa em situações de tigmotropismo (Haidar *et al.* 1997). Entretanto, é importante mencionar que, embora a formação do **apressório** represente uma das primeiras etapas no estabelecimento do parasitismo, sua presença não implica em estabelecimento efetivo de conexão vascular, i.e. **conexão floemática** e **ponte xilemática**. **Apressórios** podem se formar a partir de diversas posições de **raízes epicorticais** de Loranthaceae, caules de *Cuscuta* spp. (Convolvulaceae), caules de *Cassytha* spp. (Lauraceae), dentre outras estruturas.

Ressalta-se ainda que este termo, bem como a definição a ele associada, é amplamente empregado para referir-se a estruturas de fixação presentes em macroalgas e alguns fungos (Mauseth 2013, Evert & Eichhorn 2014).

**Células sugadoras** (Fig. 1F) (Ing. *sucker cells*): termo que deve ser considerado apenas quando trata-se de células individuais, como aquelas que de fato fazem conexão vascular com células condutoras da hospedeira, constituindo uma **ponte xilemática**. O conjunto destas células forma o **extensor**.

**Conexão floemática** (Fig. 2A) (Ing. *phloem connection*): consiste na conexão simplástica, direta ou indireta, entre células floemáticas da hospedeira e da parasita; conexões diretas envolvem casos em que células comuns ou elementos crivados da parasita conectam-se a células/elementos crivados da hospedeira; conexões indiretas envolvem a mediação do contato às células condutoras do floema da hospedeira através de células parenquimáticas da parasita.

Durante algum tempo, a própria presença de tecido floemático na **interface parasita-hospedeira** era questionada para muitas espécies (Calvin 1967, Kuijt & Dobbins 1971). Possivelmente, tais questionamentos estiveram atrelados à observação de Esau (1969) de que

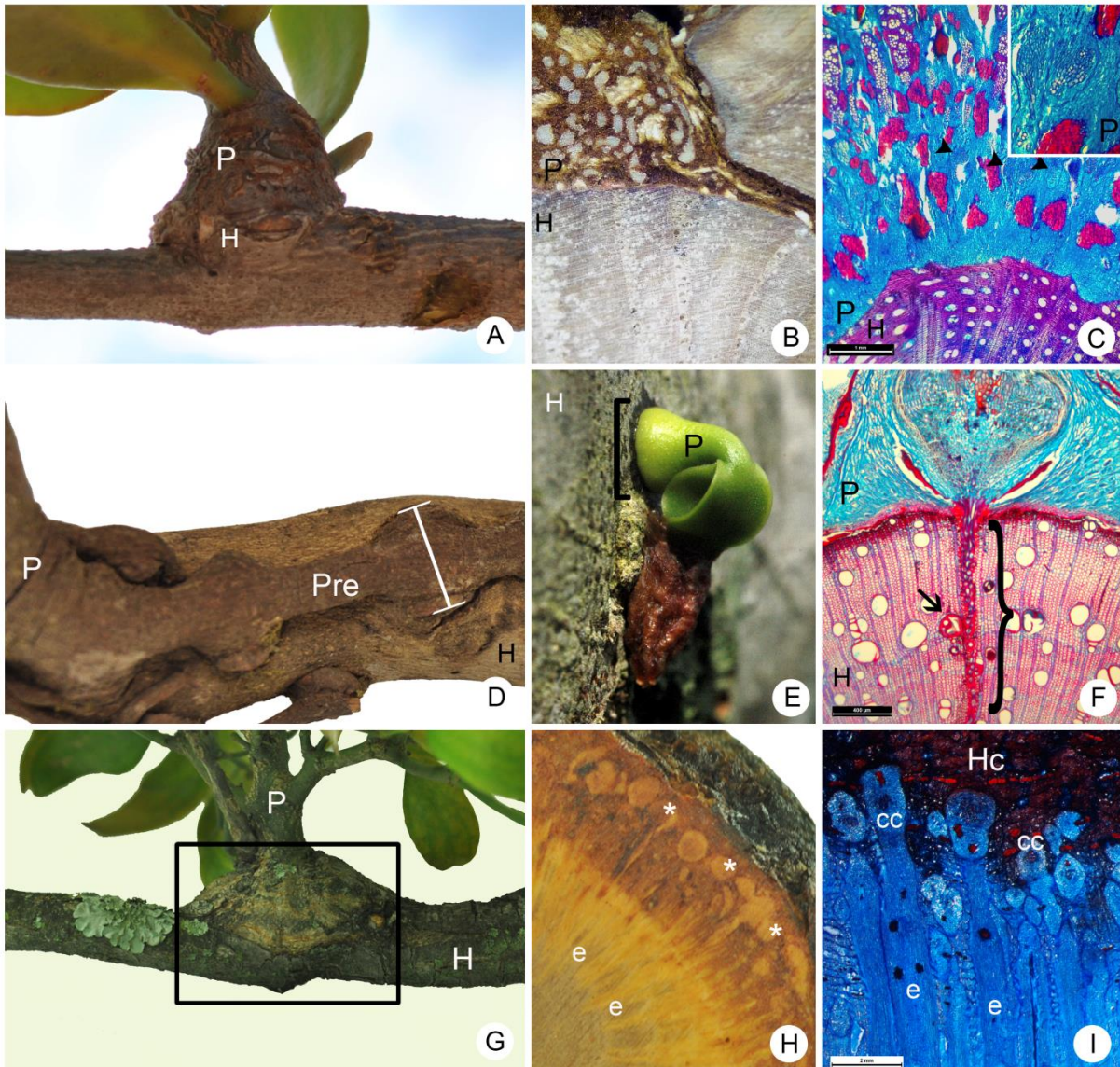


Fig. 1: Exemplos de estruturas presentes associadas à conexão entre plantas parasitas e suas hospedeiras. A) Morfologia externa de uma **rosa-de-pau** formada por *Psittacanthus robustus* (Loranthaceae). B) Seção transversal macroscópica à madeira da hospedeira parasitada com a formação de **rosa-de-pau** por *Loranthus europaeus* (Loranthaceae). C) Seção transversal microscópica à madeira da hospedeira parasitada com a formação de **rosa-de-pau** por *Cladocolea alternifolia* (Loranthaceae), com detalhe para formação de **ampolas vasculares**. D) **Raiz epicortical** de *Struthanthus* sp. crescendo paralelamente ao caule da hospedeira, com detalhe para o formato dos **apressórios**, claramente distinguíveis. E) Plântula de uma espécie da ordem Santalales ilustrando a formação de um **disco adesivo** que permite adesão inicial entre as duas plantas. F) Seção transversal microscópica à madeira da hospedeira parasitada por *Struthanthus martianus* (Loranthaceae) com a formação de um **extensor** simples, **ponte xilemática** composta por **células sugadoras** que invadem vasos da hospedeira promovendo contato direto entre elementos de vaso das duas plantas. G) **Galha** de *Phoradendron perrottetii* (Santalaceae) sobre o ramo da hospedeira. H e I) Seção transversal macroscópica (H) e microscópica (I) à madeira da hospedeira parasitada com a formação de **galha** por *Phoradendron bathyoryctum* (Santalaceae) ressaltando a formação de **cordões corticais** e a presença de **extensores** conspícuos. P: parasita; H: hospedeira; Pre: **raiz epicortical** da parasita; †: **apressório**; [ : **disco adesivo**; ∩ : **ponte xilemática e células sugadoras**; } : **extensor**; retângulo: **galha**; \*, cc: **cordão cortical**; e: **extensor**.



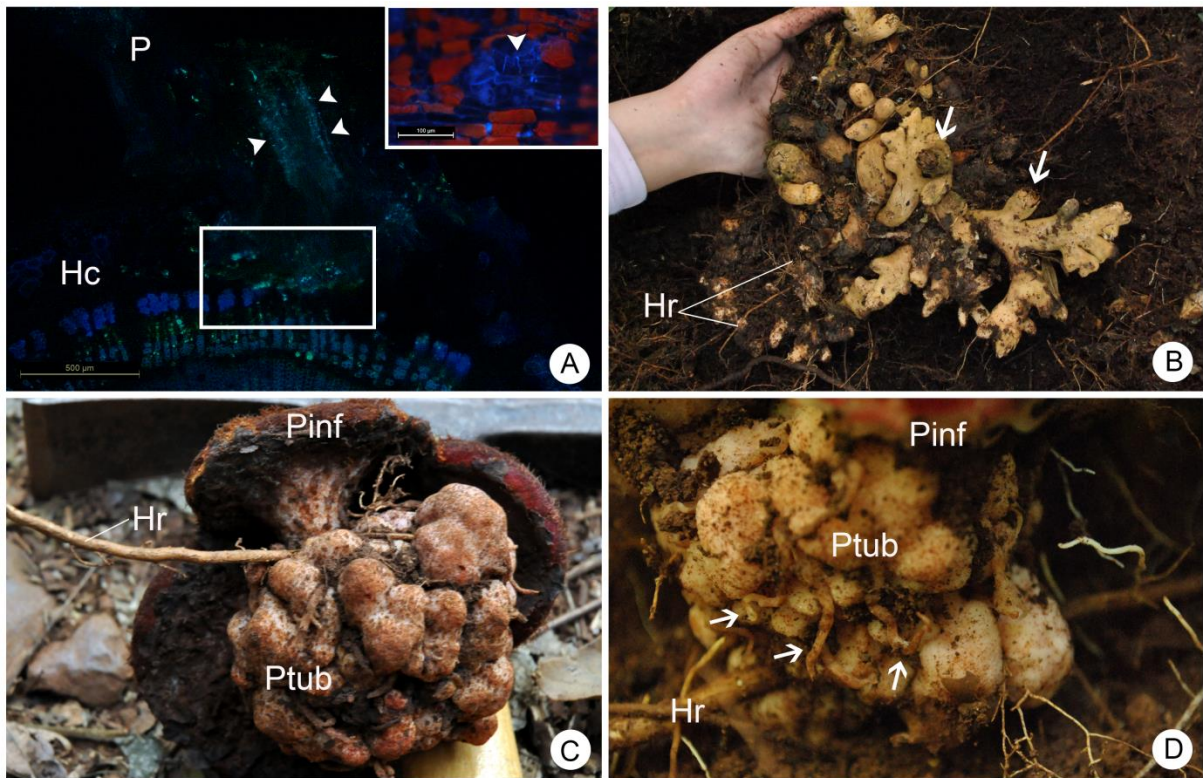


Fig. 2: Exemplos de estruturas presentes associadas à conexão entre plantas parasitas e suas hospedeiras. A) Região de provável **conexão floemática** entre *Cuscuta* sp. (Convolvulaceae) e sua hospedeira, com detalhe para a marcação de placas crivadas em células do corpo da parasita (coloração específica com azul de anilina) e destaque para uma **conexão floemática** entre parasita e hospedeira. B) **Rizoma** de *Langsdorffia hypogea* (Balanophoraceae) indicando a presença de dois botões florais e alguns pontos de conexão com a raiz da planta hospedeira. C) **Tubérculo** de *Scybalium fungiforme* (Balanophoraceae). D) Detalhe do **tubérculo** de *S. fungiforme* (Balanophoraceae) mostrando a formação de curtas projeções. P: parasita; Hc: casca da hospedeira; cabeça de seta: placas crivadas da parasita; retângulo: **conexão floemática**; círculos: botões florais da parasita; Hr: raízes da hospedeira; Pinf: inflorescência da parasita; Ptub: **tubérculo** da parasita; √: projeções do **tubérculo** (**estolões** reduzidos).

muitos dos primeiros estudos sobre o tópico empregavam metodologias inadequadas para a localização de células floemáticas. Uma importante exceção é o pioneiro trabalho de Tate (1925), que usou colorações específicas para detecção de calose, permitindo a observação de **conexão floemática direta** entre a parasita *Orobanche hederæ* Duby (Orobanchaceae) e sua hospedeira. Décadas depois, através de refinadas análises de microscopia eletrônica de transmissão, Dörr & Kollmann (1995) foram capazes de observar elementos de tubo crivado de outra parasita do mesmo gênero, *O. crenata* Forssk. (Orobanchaceae), conectando-se a elementos de tubo crivado de sua hospedeira.

Estudos anatômicos mais refinados ressaltam o fato de que a constatação de proximidade entre os tecidos floemáticos de parasita e hospedeira

através de microscopia de luz não fornece evidência suficiente dos tipos de células envolvidas na conexão (Hibberd & Jeschke 2001). **Conexões floemáticas indiretas**, usualmente mediadas por parênquima ou células de transferência, também envolvem transporte via simplasto através de plasmódemos secundários (Hibberd & Jeschke 2001, Ekawa & Aoki 2017). Ainda, a constatação de que o floema eventualmente presente no *haustório* apresenta uma forma não usual de diferenciação (Dörr 1990) reforça a necessidade de estudos mais detalhados.

Por fim, é importante ressaltar que o transporte de fotoassimilados da hospedeira para a parasita independe de **conexões floemáticas**. É possível a ocorrência de transporte apoplástico dessas substâncias antes mesmo do estabelecimento de contato entre os sistemas vasculares de ambas as

plantas (Aber *et al.* 1983). O transporte de açúcares através da **ponte xilemática** também já foi constatado em diversas espécies de ervas-de-passarinho (Schulze *et al.* 1984, Marshall & Ehleringer 1990, Pate *et al.* 1991, Richter & Popp 1992, Marshall *et al.* 1994, Richter *et al.* 1995).

**Cordão cortical** (Fig. 1H e 1I) (Ing.: *cortical strand*, *bark strand*): parte do tecido da parasita que se aloja no interior do corpo da hospedeira, mais especificamente na região da casca, formando cilindros vasculares com xilema e floema que, frequentemente, desenvolvem câmbio e, conseqüente, estrutura secundária; a partir desta estrutura formam-se novas conexões com o xilema da hospedeira.

Em parasitas aéreas, essa estrutura evoluiu, ao menos, duas vezes dentro da ordem Santalales, estando presente na tribo Visceae (Santalaceae) e na família Loranthaceae. No primeiro clado, que apresenta distribuição global (Stevens 2001), a formação de **cordões corticais** é amplamente distribuída no grupo (Heide-Jørgensen 2008). De acordo com Clyde Calvin (com. pess.) esta seria uma das características responsáveis pelo grande sucesso evolutivo dos gêneros de Visceae em termos de grande diversificação de espécies e ampla distribuição geográfica. Além de originarem **extensores**, que estabelecem novas conexões com o xilema da hospedeira e assim, ampliando a **interface** entre essas plantas, os **cordões corticais** de Visceae também podem, eventualmente, originar novos ramos aéreos (Thoday 1956). Por este motivo, Teixeira-Costa (2015) menciona a semelhança na organização e formação de tecidos entre **cordões corticais** e rizomas ou rizóforos (Bell 2008, Menezes 2008).

Em Loranthaceae, por outro lado, poucas espécies apresentam este caráter, que parecer ter evoluído múltiplas vezes dentro do grupo (Wilson & Calvin 2006). Hamilton & Barlow (1963) relacionam a formação de **cordões corticais** com a colonização de ambientes de clima árido, enquanto que Reid (1987) aponta um possível papel dessa estrutura relacionado à proliferação vegetativa. Em uma análise preliminar, baseada no recente trabalho de Liu *et al.* (2018) e nas hipóteses mencionadas, a ocorrência de **cordões corticais** parece de fato estar relacionada a espécies nativas de climas áridos. Entretanto, uma análise mais refinada de reconstrução de caracteres ancestrais é necessária para melhor discussão das hipóteses mencionadas.

**Corredor** (Ing. *runner*): ver **Estolão**.

**Disco adesivo** (Fig. 1E) (Ing.: *adhesive disk*): achatamento do ápice radicular de parasitas aéreas cuja epiderme é dotada de células secretoras que liberam substâncias adesivas, facilitando o estabelecimento de contato mecânico entre parasita e hospedeira.

O **disco adesivo** representa o ápice da região que formará o **apressório**, auxiliando na fixação mecânica da parasita durante sua penetração aos tecidos da hospedeira. De acordo com Heide-Jørgensen (2008), as substâncias secretadas variam entre pectinas ricas em polissacarídeos (*Cuscuta* e *Cassytha*) e lipídeos (*Viscum*). Da mesma forma, a citologia do epitélio secretor também pode variar entre espécies, estando o mais elaborado deles presente em *Passovia pyrifolia* (Kunth) Tiegh. (Loranthaceae) (Dobbins & Kuijt 1974).

Embora plantas parasitas de raiz possam formar **apressório**, não é comum o uso do termo **disco adesivo** para essas plantas, sendo possível que esta epiderme especializada de fato não se forme. Ainda assim, pode haver secreção de substância adesivas (*i.e.* viscinas) através de outra estrutura especializada, os chamados “pelos haustoriais” (Pérez-de-Luque 2013). Ressalta-se que, nas Santalales que formam o **disco adesivo**, as plântulas não formam uma raiz primária, como seria esperado.

**Elemento traqueal granulado** (Ing.: *graniferous tracheary elements*): elementos condutores do xilema (elementos de vaso e/ou traqueídes) parcialmente preenchidos por grânulos amilíferos ou proteicos originados no retículo endoplasmático e, portanto, formados antes do processo de apoptose sofrido pela célula.

**Elementos traqueais granulados** eram antigamente conhecidos como **fleotraqueídes**, em referência ao seu suposto papel duplo, aliando as funções de elementos floemáticos e traqueídes (Kuijt 1969). Atualmente, a ontogenia destas células é clara, sendo possível observar a retenção de grânulos no interior do elemento condutor xilemático após o processo de morte celular programada.

A primeira descrição deste tipo celular foi provavelmente provida por Benson (1910) em seu trabalho sobre *Exocarpus* Pers. Décadas depois, esse curioso tipo celular foi estudado especialmente por Fineran (1974, 1985) que explorou grande diversidade de espécies e utilizou, especialmente, técnicas de microscopia eletrônica de varredura e transmissão.

Hipotetiza-se que a presença de **elementos traqueais granulados** esteja ligada a reforçar o gradiente osmótico no sentido da parasita, ou seja, baixando mais ainda o potencial hídrico dentro do vaso da parasita, evitando um possível fluxo reverso no sentido da hospedeira (Heide-Jørgensen 2008).

**Endofito** (Fig. 3D, 3E, 3G) (Ing.: *endophyte*): conjunto de tecidos da parasita que fazem parte de sua conexão com a hospedeira localizando-se internamente ao corpo desta.

Baseando-se na presença/ausência de aspectos funcionais e estruturais do parasitismo, dentre os



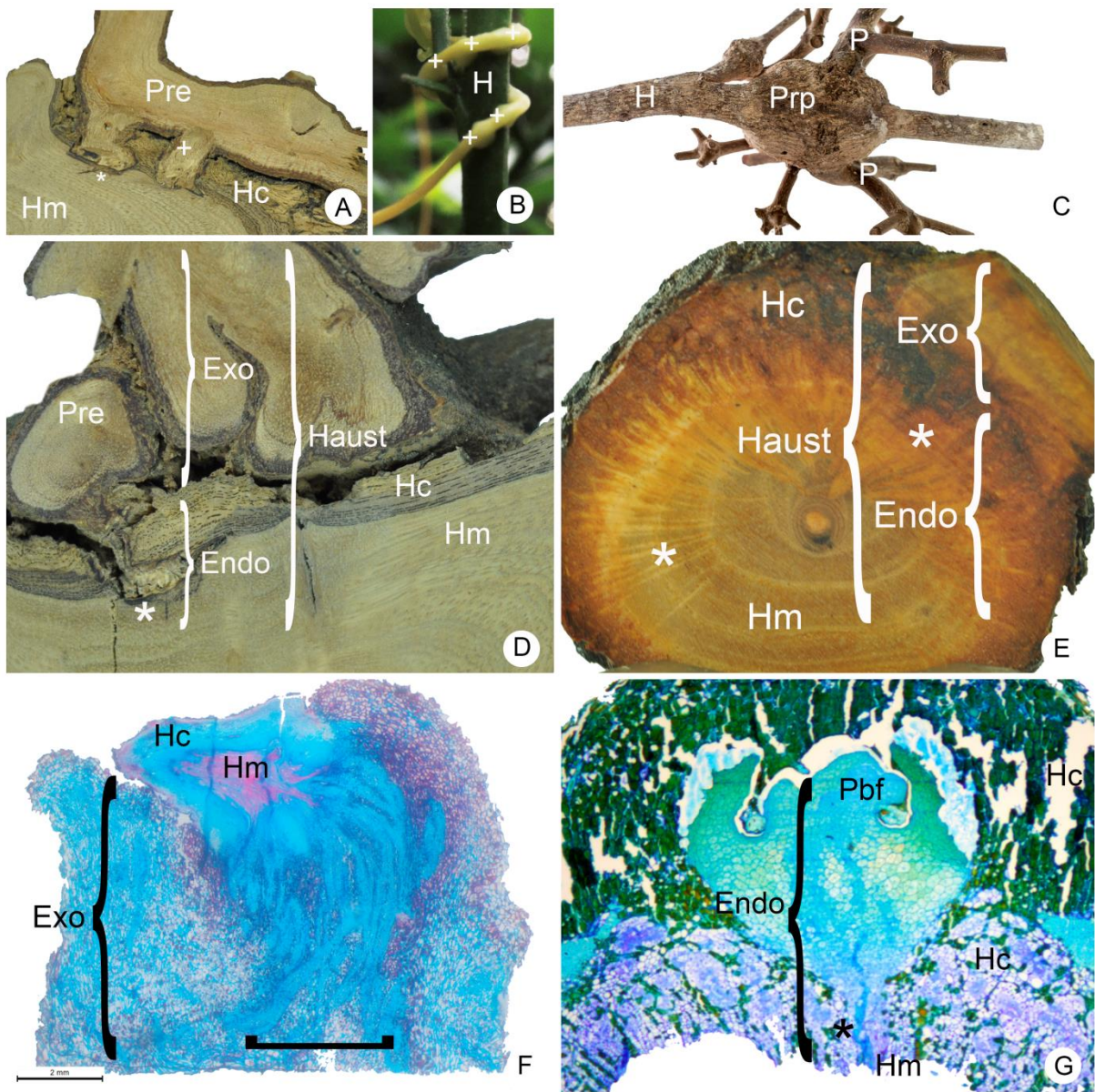


Fig. 3: Composição geral do órgão denominado **haustório** em plantas parasitas de diversos tipos. A) **Sistema haustorial** composto por **raiz epicortical** formando **haustório terminal**, com **extensor**, e **haustório lateral** sem **extensor** visível na imagem. B) **Sistema haustorial** composto exclusivamente por **haustórios laterais**. C) **Sistema haustorial** composto exclusivamente por **haustório terminal**. D) **Haustório** composto por **exofito**, formado por **raízes epicorticais**, e **endofito**, formado por tecido parenquimático e **extensor**. E) **Haustório** composto por **exofito**, formado pelo corpo da parasita, e **endofito**, formado por **cordões corticais** e **extensores**. F) **Haustório** composto, neste estágio do desenvolvimento, apenas por **exofito**, formado pelo **tubérculo** da parasita. G) **Haustório** composto, neste estágio do desenvolvimento, apenas por **endofito**, formado pelo botão floral da parasita, massas de tecido parenquimático e **extensor**. Pre: **raiz epicortical** da parasita; Hm: madeira da hospedeira; Hc: casca da hospedeira; \*: **extensor**; +: **haustório lateral**; Prp: **rosa-de-pau** da parasita; Exo: **exofito**; Endo: **endofito**; Haust: **haustório**; Pbf: botão floral da parasita.

quais a existência da parasita restrita a seu **endofito** (ou **tecido endofítico**) durante a maturidade, Těšitel (2016) classificou a ampla diversidade de plantas parasitas através de uma metodologia estatística (Análise de Componentes Principais). Os resultados obtidos ressaltam a peculiaridade das espécies que apresentam tamanha redução de seu corpo vegetativo.

Em oposição, dependendo do estágio ontogenético observado e da morfologia da conexão formada entre parasita e hospedeira, a delimitação do **endofito** pode não ser possível. Em espécies que formam **tubérculos** desproporcionais em relação à porção parasitada da raiz hospedeira, a impressão é justamente o oposto do que acontece: a hospedeira parece penetrar os tecidos da parasita. De forma semelhante, em espécies que formam **rosas-de-pau** não é possível referir-se a um **tecido endofítico** quando a **interface** atinge a maturidade de sua estrutura anatômica (Kuijt & Hansen 2015).

**Estolão** (Fig. 2D) (Ing. *runner*): caule que cresce paralelamente ao substrato formando longos entrenós e apresentando múltiplos pontos de conexão; prolongamentos do sistema subterrâneo que em espécies da família Balanophoraceae podem promover a formação de novas conexões de uma mesma parasita com diferentes raízes; apresentam comprimento e grau de diferenciação variados de acordo com a espécie.

Diversas espécies de Balanophoraceae formadoras de **tubérculo** apresentam a formação de projeções referidas por Cardoso (2014) como **corredores**, conhecidas em inglês como “runners”, forma não traduzida também utilizada por Appezzato-da-Glória (2015). Kuijt & Hansen (2015) ressaltam a semelhança dessas projeções com **estolões**, que podem ramificar-se.

Em espécies desta família, dois tipos básicos de projeções, que diferem entre si em relação a seu comprimento, parecem ser produzidas a partir de **tubérculos**. Estruturas subterrâneas volumosas, como aquelas formadas por espécies do gênero *Scybalium* Schott & Endl. são usualmente observadas como projeções frágeis e curtas.

O segundo tipo de projeção é efetivamente abordado aqui como um **estolão**, sendo mais notável em espécies de *Helosis* Rich., nas quais a formação de inflorescências ocorre diretamente do **estolão** (Hsiao *et al.* 1993; Kuijt & Hansen 2015). Em *Ombrophytum subterraneum* (Aspl.) B. Hansen, os **estolões** parecem ser a porção mais anatomicamente especializada do corpo vegetativo da planta, apresentando ápice meristemático, epiderme verdadeira, córtex e eustelo, quase todas estas características anatômicas ausentes no **tubérculo** que origina o **estolão** (Mauseth *et al.* 1992).

Embora tenhamos optado pelo termo **estolão**, é importante ressaltar que, como apontado por Appezzato-da-Glória (2003) e Bell (2008), as

diferenças morfológicas entre algumas estruturas subterrâneas – **estolão**, **rizomas**, **tubérculos** e “runners” – nem sempre são claras. Especialmente em Balanophoraceae, estudos ontogenéticos se fazem necessários para uma melhor compreensão da origem destas estruturas no caso de cada espécie.

Por fim, aponta-se que, embora alguns autores de língua inglesa utilizem o termo “runner” ao abordar as **raízes epicorticais** de ervas-de-passarinho (Hamilton & Barlow 1963) e os **cordões corticais** de *Viscum album* L. (Blakely 1922), o termo é amplamente mais utilizado em referência a espécies de Balanophoraceae.

**Estrutura coraloide** (Ing.: *coralloid structure*): ver **Rosa-de-pau**.

**Exofito** (Fig. 3D – 3F) (Ing.: *exophyte*): conjunto de tecidos da parasita que fazem parte de sua conexão com a hospedeira localizando-se externamente ao corpo desta.

De acordo com Heide-Jørgensen (2013), considerando-se a filogenia de famílias como Loranthaceae e Santalaceae *s.l.*, a perda da habilidade fotossintética em algumas espécies ou gêneros parece ser acompanhada pela redução progressiva do **exofito** destes taxa. Entretanto, é importante ressaltar que esta relação não é observada em todas as famílias da ordem Santalales, tendo em vista a completa ausência de habilidade fotossintética em espécies de Balanophoraceae simultânea à frequente formação de volumoso **exofito**, ainda que subterrâneo.

No caso de parasitas consideradas **endofíticas**, por viverem a maior parte de suas vidas na forma de tecidos alocados no interior do corpo de suas hospedeiras, o **exofito** é observado apenas durante a fase reprodutiva. Enquadram-se nessa situação as diminutas flores de *Apodanthes* Poit. e *Pilostyles* Guill. (Brasil 2011) e as gigantes flores de *Rafflesia* R. Br. ex Gray (Nikolov *et al.* 2014).

**Extensor** (Fig. 1F, 1H, 1I) (Ing.: *sinker*): prolongamento do **endofito** que efetivamente penetra o xilema da planta hospedeira, assim estabelecendo conexão vascular entre esta planta e a parasita; anatomicamente, apresenta predominância de células parenquimáticas e células condutoras xilemáticas.

Muitas vezes sinonimizado com o próprio termo **haustório**, o **extensor** representa, na realidade, um dos tecidos do órgão que é o **haustório**. Esta sinonímia errônea pode ser atribuída a dois fatores. Primeiramente, é usual que uma planta, neste caso a hospedeira, apresente uma produção de xilema que pode exceder a produção de floema em até 10 vezes (Fromm 2013). Esta produção desproporcional faz com que, ao se analisar a seção transversal de um órgão parasitado, o tecido xilemático chame mais atenção visualmente, de modo que a conexão estabelecida pela parasita



com o xilema de sua hospedeira costuma tornar-se o primeiro foco de análise.

O segundo fator refere-se a uma simplificação das funções do **haustório**, observadas nas mais tradicionais e difusas definições do termo. As definições de DeCandolle (1813), Kuijt (1969) e Fahn (1982), por exemplo, atem-se apenas à atuação na obtenção de nutrientes, aspecto relacionado principalmente ao **extensor**. Joel (2013) aponta que uma definição atualizada do termo deve abordar também seu importante papel intrusivo, desempenhado por outras partes do órgão que não o **extensor**.

A origem do termo remonta, em última análise, ao trabalho de Unger (1840). Entretanto, o autor utilizou o termo inicialmente como verbo e adjetivo, mencionando que algumas espécies de parasitas, como membros dos gêneros *Rafflesia* e *Pilostyles*, se encontram “enterradas” nos tecidos da hospedeira. Anos depois, Solms-Laubach (1867), baseando-se no trabalho de Unger (1840) utiliza o termo “senker” como substantivo referente à estrutura responsável por “enterrar” o sistema vascular da parasita nos tecidos da hospedeira. De acordo com Srivastava & Esau (1961), é deste termo em alemão (“senker”) que se origina o termo inglês, “sinker”, cujo significado também está atrelado a algo capaz de afundar ou enterrar-se.

Em língua portuguesa, Rizzini (1951) e Venturelli (1980) usam expressões semelhantes para este tecido ao analisarem espécies do gênero *Struthanthus* Mart. (Loranthaceae), denominando o tecido como “sugador” e “células sugadoras”, respectivamente. Esta terminologia transmite o entendimento de que o tecido em questão é formado apenas por células com conexão direta aos elementos condutores da hospedeira, assim apresentando papel na “sucção” de nutrientes. Embora este seja o caso para *Struthanthus* spp., que pertence aos grupos que ambos autores conheciam mais, a grande diversidade anatômica observada na interface parasita-hospedeira das angiospermas, nos remete à necessidade de um termo menos específico, que reflita as variações observadas em diferentes espécies. Assim, sugerimos o termo **extensor**, empregado por Amaral (2007), como a tradução mais correta de “sinker”, para referir-se a porção do **endofito** que tecido que penetra o xilema da hospedeira e estabelece a **ponte xilemática** entre as plantas envolvidas.

**Fleotraqueíde** (Ing.: *phloeotracheid*): ver **elemento traqueal granulado**.

**Galha** (Fig. 1G): alteração morfológica decorrente do parasitismo por algumas ervas-de-passarinho capazes de provocar hiperplasias de diversos tipos celulares e hipertrofia de raios xilemáticos na madeira da hospedeira; morfológicamente, pode ser observada como um “intumescimento” característico na região de conexão entre parasita e hospedeira.

Em plantas parasitas aéreas, este tipo morfológico de conexão solitária parece estar associado à formação de **cordões corticais** que, ao penetrar no xilema da hospedeira, causam alterações anatômicas como dilatação dos raios e aumento da densidade de vasos (Srivastava & Esau 1961, Teixeira-Costa & Ceccantini 2015). Além da hiperplasia e hipertrofia causadas à hospedeira, o inchaço da região também se deve ao volumoso tecido **endofítico** da parasita. Desta forma, **galhas** diferenciam-se de outros tipos morfológicos de conexões solitárias uma vez que a dilatação local deve-se à contribuição de ambas as plantas envolvidas na relação.

No caso de parasitas terrestres, Musselman & Mann (1978) referem-se a estrutura formada nas raízes de espécies de carvalho-americano (*Quercus* spp.) devido ao parasitismo de *Conopholis americana* (L.) Wallr. (Orobanchaceae) como uma estrutura semelhante a uma **galha** (“gall-like”). Entretanto, Baird & Riopel (1986) utilizam o termo **tubérculo** para referirem-se à mesma estrutura formada pela parasita, referindo-se à alteração causada na raiz da hospedeira como **rosa-de-pau** ou **estrutura coraloide**. Entretanto, neste caso, nenhum dos termos mencionados parece ser o mais adequado para fazer referência ao **exofito** da parasita. Com base no estudo ontogenético feito por Baird & Riopel (1986), o termo **raiz tuberosa** parece ser o mais adequado.

Mani (1964), estudioso da formação de galhas em plantas, parece ter sido o primeiro a utilizar o termo – em inglês “gall” ou “woody gall”, no caso de estruturas lenhosas – para se referir às volumosas conexões formadas por algumas plantas parasitas no ponto de inserção com suas hospedeiras. Calvin & Wilson (1998), e outros autores a partir de então, referem-se a esse tipo de conexão solitária apenas por sua anatomia, utilizando a expressão **cordões corticais** para classificar este tipo de conexão. Embora esta forma (**galha**) pareça de fato estar associada à formação de um tecido particular (**cordões corticais**), sugerimos o uso de cada um destes verbetes individualmente, de modo a designar o aspecto da forma e da anatomia, respectivamente.

**Haustório** (Fig. 3) (Ing.: *haustorium*): órgão especializado, exclusivo de plantas parasitas, que permite estabelecimento de conexão com outra planta (hospedeira), da qual se obtém nutrição parcial ou total; apresenta morfologia e anatomia variada de acordo com diferentes espécies e linhagens, sendo composto por diferentes tecidos e diversos tipos celulares.

O termo, de origem no Latim (*haurire* = beber), vem da combinação entre o prefixo “haustor”, “beber”, e o sufixo “orium”, “mecanismo usado para” (Heide-Jørgensen 2008). A etimologia da palavra se refere à forma de nutrição dessas plantas, que “bebem”, isto é, retiram parte ou a

totalidade de seus recursos de uma hospedeira. O termo foi inicialmente usado por DeCandolle (1813) para se referir a um órgão sugador, que definiu como um “tubérculo organizado de modo a se prender a outra (planta) e dela bombear nutrientes”. Em seu amplo trabalho de 1969, Job Kuijt se refere ao *haustório* como a “materialização da própria ideia de parasitismo vegetal”.

Em uma comparação entre plantas parasitas e enxertos, Melnyk & Meyerowitz (2015) apontam como principais diferenças a suposta ausência de **conexão floemática** direta entre parasitas e hospedeiras, e a baixa incidência de auto conexões. Entretanto, é a presença do **haustório**, um órgão especializado, como um caule ou uma raiz, com morfologia e anatomia variada, composto por diversos tecidos e tipos celulares que difere plantas parasitas de enxertos.

**Haustorial** (Ing.: *haustorial*): adjetivo referente ao substantivo *haustório* que, portanto, pode ser usado como adjetivo que alude ao parasitismo, implicando dependência nutricional e retirada de recursos; por exemplo: tubo polínico *haustorial* de Ginkophyta; função e morfologia *haustorial* do cotilédone de monocotiledôneas com muito endosperma, como palmeiras ou gramíneas.

**Haustório terminal** (Fig. 3) (Ing.: *terminal haustorium*) (=Haustório primário; Ing.: *primary haustoria*): *haustório* que se desenvolve a partir do embrião de algumas espécies de plantas parasitas.

**Haustório lateral** (Fig. 3) (Ing.: *lateral haustorium*) (=Haustório secundário; Ing.: *secondary haustorium*): *haustório* que se desenvolve a partir de outros órgãos, geralmente caules ou raízes de diversas espécies de plantas parasitas.

A terminologia tradicionalmente utilizada em referência à origem do **haustório**, *primário* ou *secundário*, foi introduzida primeiramente por Kuijt (1964). Assim como na designação de outros órgãos e estruturas do corpo vegetal, como, por exemplo, raízes, os termos *primário* e *secundário* relacionam-se ao momento de aparecimento da estrutura. Desta forma, uma raiz ou um *haustório* primária/o originam-se do ápice radicular embrionário, enquanto que uma raiz ou um *haustório* secundária/o são formados a partir de um órgão já estabelecido – uma raiz, um caule ou uma folha<sup>1</sup>. Tendo em vista que Kuijt (1964) considera o **haustório**, tanto no referido trabalho, quanto em publicações mais recentes (Kuijt & Hansen 2015), como uma raiz modificada e especializada, há sentido no uso de tais termos (*primário* e *secundário*) com base no paralelo aqui explicitado.

Entretanto, Fineran (2001) critica esta terminologia, apontando que, do ponto de vista filogenético, o **haustório** que seria dito *primário*, proveniente do ápice radicular embrionário, surge num momento posterior da evolução da forma de vida parasitária em plantas. Koch (1887 apud Joel 2013) faz uma crítica semelhante com especial foco em espécies de Orobanchaceae, comentando que os termos *primário* e *secundário*, quando referindo-se a origem do *haustório*, podem ser propensos ao engano. Tendo em vista a manutenção deste paradigma filogenético, que aponta a origem do parasitismo entre plantas remontando a uma parasita de raiz ancestral, tanto para Orobanchaceae (Joel 2013), quanto para plantas parasitas de forma geral (Heide-Jørgensen 2008), as críticas mencionadas se mantêm pertinentes. Desta forma, as expressões **haustório terminal** e **haustório lateral** são as formas mais adequadas para expressar a origem embrionária e não-embrionária do órgão, respectivamente.

**Interface** (Figs. 1B, 1C, 1F, 1H, 1I, 2A) (Ing. *interface*): toda a superfície de contato entre tecidos da parasita e da hospedeira.

O termo **interface** faz referência a todo o volume de superfícies nas quais entram em contato tecidos da parasita e de sua hospedeira. Deste modo, espécies que apresentam conexões múltiplas, formadas, por exemplo, por **raízes epicorticais**, apresentam **interface** que consiste da soma da conexão estabelecida pelo **haustório terminal** com as conexões estabelecidas por todos os **haustórios laterais**. De forma semelhante, quanto maior for a estrutura formada pela parasita (ex.: **rizoma**), ou pela hospedeira (ex.: **rosa-de-pau**), maior será a **interface** formada.

**Placenta** (Ing.: *placenta*): no contexto do estudo da morfologia da conexão entre plantas parasitas e suas hospedeiras, ver **Rosa-de-pau**. Entretanto, em português, sugerimos que o termo deva ser evitado, de modo a reduzir ambiguidades, principalmente em relação à placenta dos ovários e frutos.

**Ponte xilemática** (Fig. 1F, 3A e 3B) (Ing.: *xylem bridge*): conexão simplástica ou apoplástica, direta ou indireta, entre elementos condutores do xilema da hospedeira (traqueídes e/ou elementos de vaso) e células xilemáticas da parasita (elementos condutores e/ou células parenquimáticas); conexões diretas envolvem casos em que elementos condutores da parasita conectam-se a elementos condutores da hospedeira; conexões indiretas envolvem a mediação do contato aos elementos condutores da hospedeira através de células parenquimáticas da parasita.

<sup>1</sup> Embora diversas plantas sejam capazes de formar raízes adventícias a partir de folhas, não se conhece, até o momento, espécie de planta parasita capaz de formar *haustórios* diretamente de folhas.

A formação de uma **ponte xilemática** conectando o xilema da parasita ao da hospedeira representa a característica mais básica do **haustório**, estando presente em todas as plantas atualmente identificadas como parasitas (Kuijt 1969, Heide-Jørgensen 2008). Entretanto, a quantificação precisa da continuidade xilemática entre as plantas envolvidas em relações de parasitismo é difícil de se calcular (Kuijt & Hansen 2015), tendo sido obtida, até o momento, apenas para *Olex* L. (Pate *et al.* 1990a, 1990b). Adicionalmente ao conhecimento limitado a respeito da quantificação, poucas espécies já foram investigadas quanto à rediferenciação de células parenquimáticas da parasita em elementos condutores durante o estabelecimento do contato com elementos condutores da hospedeira (Heide-Jørgensen 2008).

A despeito dos aspectos sobre os quais o conhecimento atual é escasso, observações de **ponte xilemática**, especialmente da forma **direta**, vêm sendo realizadas para diversas espécies há bastante tempo, como reporta Kuijt (1969). A forma **indireta**, mediada por células parenquimáticas especializadas (Hibberd & Jeschke 2001) têm, historicamente, recebido mais atenção em membros da tribo Visceae, para as quais a **interface** parasita-hospedeira é predominantemente composta por células parenquimáticas (Calvin & Wilson 1995). Também em espécies desta tribo, Fineran (1996) e Fineran & Calvin (2000) descreveram, como parte da **ponte xilemática indireta**, a presença de células parenquimáticas da parasita com especializações parietais adicionais àquelas observadas nas células de transferência. Outro tipo celular comumente observado como parte da **ponte xilemática direta** estabelecida entre parasitas de raiz e suas hospedeiras são os chamados **elementos traqueais granulados (fleotraqueídes)**.

**Raiz epicortical** (Fig. 1D) (Ing.: *epicortical roots*): prolongamento do sistema aéreo de algumas espécies de parasitas aéreas que promove a formação de múltiplas conexões entre a parasita e sua hospedeira, podendo, eventualmente, proporcionar reprodução vegetativa da parasita através do rompimento da estrutura.

**Raízes epicorticais** crescem paralelamente ao caule parasitado formando **haustórios laterais** ao longo de seu crescimento (Kuijt 1969), expandindo assim a **interface** parasita-hospedeira. De acordo com Kuijt (1964, 1981, 1989), estas estruturas podem emergir da base da planta ou de caules, por estímulo interno ou em resposta a um ferimento. Sua presença é observada em alguns gêneros de Santalaceae e de Loranthaceae, tendo provavelmente evoluído independentemente em cada família (Kuijt & Hansen 2015). Em Loranthaceae, sua presença é considerada como um caráter basal entre os representantes aéreos

da família, estando presente em 56% dos gêneros (Calvin & Wilson 2006), tendo evoluído múltiplas vezes dentro da família (Wilson & Calvin 2006). Sua presença na família é tão disseminada que, gêneros como *Psittacanthus*, notórios pela formação de grandes **rosas-de-pau**, foram ilustrados pelos primeiros naturalistas que o estudaram como portando também **raízes epicorticais** (Kuijt 1981).

Embora o termo implique associação ao sistema radicular, ou indique uma forma modificada de raízes, dúvidas quanto à natureza anatômica do órgão são discutidas na literatura desde os trabalhos de Thoday (1961). Apesar de o próprio Job Kuijt ter fortemente defendido a ideia de homologia entre **raízes epicorticais** e raízes em seu livro mais amplo e conhecido (Kuijt 1969), seu trabalho mais atual recoloca esta ideia em dúvida (Kuijt & Hansen 2015).

**Rizoma** (Fig. 2B) (Ing.: *runner; rhizome*): estrutura caulinar subterrânea de crescimento usualmente horizontal (plagiotrópico), sendo frequentemente espessado, podendo assim ser relacionado ao armazenamento de substâncias diversas; formam raízes adventícias e ramos aéreos com crescimento geotrópico negativo ou neutro, portando folhas comuns ou modificadas (brácteas, perfis, catafilos).

**Rizomas** têm origem caulinar, mais especificamente na plúmula, e costumam ter crescimento simpodial, na maioria dos cladós de angiospermas, e exercem função de armazenamento além de propagação vegetativa (Apezato-da-Glória 2015). No estudo de plantas parasitas, o termo é empregado para descrever a morfologia da estrutura subterrânea de parasitas como *Pholisma* Nutt. ex Hook. (Boraginaceae; Kuijt 1966), *Hydnora* Thunb. (Aristolochiaceae; Tennakoon *et al.* 2007) e algumas espécies das famílias Balanophoraceae e Santalaceae (Kuijt & Hansen 2015). Considerando-se a definição do termo **rizoma** aqui apresentada, bastante similar ao que é usualmente encontrado em outras fontes (Bell 2008), tal termo só pode ser empregado se assumirmos a produção de estruturas semelhantes (homólogas) a raízes por parte dos **rizomas** de plantas parasitas. Entretanto, nem sempre é este o caso que se observa, considerando-se que o uso do termo **rizoma** deva-se, prioritariamente, ao formato da estrutura em questão. Deste modo, aconselhamos o uso da expressão estrutura semelhante a rizoma, como feito por Hansen (1980).

**Rosa-de-pau** (Fig. 1A e 1B): (Ing.: *woodrose*; esp.: *rosa de palo*) reação da espécie hospedeira à penetração de tecidos de algumas espécies parasitas; manifesta-se na forma de severa alteração da atividade cambial da hospedeira na região oposta à parasita, incluindo multiplicação excessiva de células do câmbio, alteração na



posição de iniciais cambiais e suas derivadas, além de estímulo localizado de grupos de iniciais fusiformes.

Usualmente apresentando uma forma levemente cônica, a **rosa-de-pau** atua como um tecido nutritivo para a parasita, sendo, por essa razão, frequentemente referida, em língua inglesa, como apresentando uma forma de **placenta** (Kuijt & Lye 2005). Após eventual morte e deterioração da parasita, devido a menor densidade do tecido desta planta comparativamente ao tecido da hospedeira, o aspecto curioso da **rosa-de-pau** torna-se exposto (Kuijt & Hansen 2015). Por esse motivo, diversas populações da África do Sul, Nova Zelândia, México e Brasil por exemplo, utilizam-se de **rosas-de-pau** para a produção de artesanato comercializado em feiras locais (Dzerefos 1995).

Além das conhecidas **rosas-de-pau** formadas nos caules de hospedeiras parasitadas por diversas espécies de Lorantheaceae, esta estrutura também é formada em raízes de hospedeiras parasitadas por *Dactylanthus taylorii* Hook. f. (Balanophoraceae). Em ambos os casos, a estrutura formada pela hospedeira apresenta o mesmo aspecto morfológico característico. Adicionalmente, os estudos detalhados conduzidos por Moore (1940) e Holzapfel (2001) sobre a estrutura e desenvolvimento de *D. taylorii* confirmam a formação de **rosas-de-pau** nas raízes parasitadas por esta planta. Uma outra espécie desta mesma família, *Lophophytum leandrii* Eichler (Balanophoraceae), é apresentada por Gonzalez & Mauseth (2010) como também induzindo a formação de **rosas-de-pau** em raízes de suas hospedeiras. Entretanto, estudos mais detalhados da região cambial da hospedeira, com foco no processo de desenvolvimento da estrutura, são ainda necessários para confirmação da formação de **rosas-de-pau** por outras espécies de Balanophoraceae. Possivelmente por este motivo, Gonzalez & Mauseth (2010) utilizam o termo **estrutura coraloide** para descrever a estrutura formada pela hospedeira. De forma semelhante, Baird & Riopel (1986) e Kuijt (1969) chamam de **estrutura coraloide** a alteração provocada por duas diferentes espécies da família Orobanchaceae à estrutura da raiz de suas hospedeiras. Kuijt & Hansen (2015) utilizam os termos – **rosa-de-pau** e **estrutura coraloide** – como sinônimos para espécies de Balanophoraceae, baseando-se nos estudos de Moore (1940) e Gonzalez & Mauseth (2010). Em seu amplo livro sobre Orobanchaceae parasitas, Joel *et al.* (2013) não abordam nenhum dos dois termos em detalhe.

Embora a morfologia das **rosas-de-pau** formadas em caules das hospedeiras já seja conhecida e analisada há várias décadas, a ilustração mais antiga conhecida sendo a de Engler (1889), aspectos de sua anatomia são, de modo geral, pouco explorados. Com base em trabalhos ontogenéticos, nota-se a formação de um

**extensor** durante as primeiras etapas de desenvolvimento da parasita, que é posteriormente substituído pela formação de uma **interface** mais extensa (Kuijt 1970). Ao analisarem estruturas maduras, Dzerefos & Witkowski (1997) mencionam a formação de “projeções em forma de dedos” que partem da parasita em direção à **rosa-de-pau** formada pela hospedeira. Em análise anatômica detalhada e recente, tal estrutura foi descrita e denominada por Barão (2015) como ampolas vasculares, responsáveis pelo estabelecimento da **ponte xilemática** entre parasita e hospedeira. Uma anatomia semelhante tem sido observada em outras espécies formadoras de **rosas-de-pau**, com a formação de **pontes xilemáticas** através de ampolas vasculares, como indicado no verbete **ampolas vasculares**.

Por fim, é importante ressaltar que **rosas-de-pau** constituem uma alteração morfológica e anatômica da hospedeira, de modo que é possível observar esta estrutura acompanhada da formação de outras por parte da parasita, como **raízes epicorticais** (Devkota & Glatzel 2007) e **tubérculos** (Moore 1940, Holzapfel 2001, Gonzalez & Mauseth 2010).

**Sistema haustorial** (Ing. *haustorial system*): ver **Haustório**.

**Sugador** (Ing.: *sucker*): ver **Extensor**.

**Túbera**: ver **Tubérculo**.

**Tubérculo** (Fig. 2C e 2D) (Ing.: *tuber*): estrutura subterrânea dilatada, usualmente relacionada ao armazenamento de substâncias diversas – frequentemente amido e lipídeos; apresenta gemas, visíveis ou não a olho nu, que podem originar eixos vegetativos e/ou florais.

De acordo com a literatura brasileira sobre morfologia vegetal, o termo deve ser utilizado exclusivamente para denominar estruturas de origem caulinar (Apezato-da-Glória 2015). Usualmente, **tubérculos** originam-se a partir da dilatação de porções apicais de **rizomas** delgados, como o que ocorre na batata-inglesa (Bresinsky *et al.* 2012, Bell 2008).

Embora a origem caulinar nem sempre seja confirmada através de estudos ontogenéticos, a formação de **tubérculos** é frequentemente reportada para espécies de Orobanchaceae (Joel 2013) e Balanophoraceae (Richard 1822, Hansen 1980). Provavelmente, devido à profusão de estudos abordando espécies da primeira família, o termo parece ser utilizado de forma menos controversa. Por outro lado, em relação à segunda família, a morfologia da estrutura subterrânea da parasita parece ter sido alvo de controvérsias – como também ocorre em relação ao posicionamento filogenético desta família.

O conhecimento a respeito da germinação e ontogênese da conexão de espécies de

Balanophoraceae limita-se aos trabalhos de Shivamurthy e colaboradores sobre *Balanophora abbreviata* Blume (Arekal & Shivamurthy 1976, Shivamurthy *et al.* 1981). Com base nesses trabalhos, é possível afirmar que a estrutura subterrânea formada apresenta origem caulinar, podendo ser classificada como **tubérculo** no caso desta espécie. Embora Mangenot (1947) utilize o termo **galha** para se referir a tais estruturas em espécies de Balanophoraceae, terminologia posteriormente reforçada por Mani (1964), o termo não seria o mais adequado, uma vez que a estrutura formada parece envolver apenas tecidos da parasita, sem a ocorrência de hiperplasia.

Cardoso (2014) utiliza o termo **túbera**, provavelmente seguindo a terminologia proposta por Gonçalves e Lorenzi (2011), que definem este termo como caule principal intumescido e subterrâneo que pode, ou não, produzir **tubérculos**, que seriam então caules laterais intumescidos. Entretanto, DeCandolle (1813) define o próprio termo **tubérculo** como podendo ser terminal ou lateral. Essa denominação pode dever-se também ao uso em inglês da palavra de origem latina “tuber” com plural “tubera” (similar a sin.: *granum*, pl.: *grana*).

De modo a evitar utilizações errôneas, sugerimos o uso do adjetivo tuberoso/a como a forma mais adequada de referir-se à morfologia do **haustório** formado por espécies de Orobanchaceae e Balanophoraceae cuja ontogênese é desconhecida, podendo ser outra que não a caulinar, seguindo a indicação de Appezzato-da-Glória (2015).

**União-em-colchete** (Ing.: *clasp ing union*): tipo de conexão caracterizada por uma concrecência de tecidos externos da parasita sobre o órgão parasitado da hospedeira, seja raiz ou caule, envolvendo-o quase que totalmente; esta morfologia não representa uma alteração de tecidos da hospedeira, mas sim uma especialização de parte da conexão formada pela parasita.

Dentre as parasitas aéreas que apresentam esta morfologia, poucas são espécies nativas do Brasil, de modo que não há terminologia padronizada em língua portuguesa para este termo. O verbete aqui proposto representa uma versão da expressão original em inglês, ressaltando a morfologia final adquirida pela conexão. Dettke (2013) utiliza a expressão “sistema haustorial hipertrofiado” referindo-se à **união-em-colchete** formada pela espécie *Ligaria cuneifolia* (Ruiz & Pav.) Tiegh. (Loranthaceae), cuja ocorrência no Brasil é restrita ao Rio Grande do Sul (Caires & Dettke 2018). Entretanto, a referida expressão, única referência em língua portuguesa localizada, é pouco específica, podendo fazer referência a outros tipos de **haustório**.

Em relação às parasitas de raiz, embora esta forma seja comum em espécies de diversas

famílias, nota-se que nem sempre utiliza-se o termo adequado para descrevê-la, seja em inglês, ou em português. Por tratar-se de estrutura subterrânea, possivelmente o não uso do termo **união-em-colchete** deve-se à dificuldade de observação do desenvolvimento desta forma característica. A análise de espécies como *Nuytsia floribunda* R. Br. (Loranthaceae) e representantes do gênero *Ximenia* L. (Ximeniaceae) e revelam que a **união-em-colchete** forma-se através de prolongamentos laterais do **apressório** que crescem até circundar completamente, ou quase, o órgão parasitado na hospedeira (Heide-Jørgensen 2008). Em parasitas aéreas, o processo parece ser semelhante (Calvin & Wilson 1998).

### Conclusão

Apresentamos aqui os mais recorrentes termos relacionados a morfologia e anatomia de plantas parasitas, porém sem a intenção de esgotar o assunto ou a totalidade de termos relacionados. Nossas indicações e sugestões terminológicas baseiam-se em acepções amplamente aceitas de termos básicos empregados à toda diversidade Botânica. Acreditamos que, devido à ampla gama de modificações estruturais apresentadas pelas plantas aqui abordadas em decorrência da forma de vida parasitária, alguns dos termos descritos possam ser difíceis de ser relacionados a tais plantas na ausência de análises ou estudos comparativos mais amplos.

Após a compilação de toda a literatura que serviu como base para a elaboração da lista de verbetes apresentada, nossa principal conclusão é a compreensão do **haustório** como um órgão complexo e diverso, cuja função vai além daquela usualmente mencionada - o estabelecimento de comunicação vascular (**ponte xilemática**) entre parasita e hospedeira. Tendo em vista os níveis de organização biológica (Solomon *et al.* 2008), ao compreendermos o **haustório** como um órgão devemos considerá-lo como sendo composto por diferentes tecidos e tipos celulares. Desta forma, o frequente uso indiscriminado do termo **haustório** como sinônimo de **extensor** representa uma simplificação equivocada da compreensão da estrutura e função do órgão e do tecido em questão. De modo a evitar ambiguidades, frisando o uso mais correto do termo, sugerimos a expressão **sistema haustorial** para designar o órgão (**haustório**) e todo o conjunto de estruturas que dele fazem parte.

Por fim, ressaltamos que as estruturas aqui discutidas quanto a sua terminologia encontram-se, frequentemente, associadas numa mesma interação parasita-hospedeira. Isto é, uma mesma **interface** pode apresentar morfologia e anatomia composta por mais de uma estrutura ao mesmo tempo. Estudos filogenéticos mais aprofundados, atualmente em curso, poderão elucidar hipóteses de correlação entre algumas das estruturas mencionadas, como **galhas** e **cordões corticais** e **rosas-de-pau** e **ampolas vasculares**, por exemplo.

## Referências

- ABER, M., FER, A. & SALLÉ, G. 1983. Étude du transfert des substances organiques de l'hôte (*Vicia faba*) vers le parasite (*Orobanche crenata* Forsk.). *Z Pflanzenphysiol.* 112: 297–308.
- AMARAL M.M. do. 2007. *A estrutura da angiosperma endoparasita Pilostyles ulei (Apodanthaceae): interface e impacto no lenho de Mimosa spp.* Dissertação (Mestrado em Botânica). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2015. *Morfologia de sistemas subterrâneos de plantas/Morphology of plant underground system.* 3i Editora Ltda. Belo Horizonte.
- AREKAL, G.D. & SHIVAMURTHY, G.R. 1976. "Seed" germination in *Balanophora abbreviata*. *Phytomorphology* 26(2): 135-138.
- BAIRD, W.V. & RIOPEL, J.L. 1986. The developmental anatomy of *Conopholis americana* (Orobanchaceae) seedlings and tubercles. *Can. J. Bot.* 64: 710–717.
- BARÃO, V. 2015. *Relações hídricas e anatomia da interação parasita-hospedeira entre Psittacanthus robustus e Vochysia thyrsoidea.* Dissertação (Mestrado em Botânica). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- BELL, A.D. 2008. *Plant form: An illustrated guide to flowering plant morphology.* Oxford University Press. Portland.
- BENSON, M. 1910. Root parasitism in *Exocarpos* (with comparative notes on the haustoria of *Thesium*). *Ann. Bot.* 24(4): 667–677.
- BLAKELY, W.F. 1922. The Loranthaceae of Australia. *Proc. Linn. Soc. New South Wales* 47: 1–25.
- BRASIL, B.A. 2011. *Ciclo de vida, fenologia e anatomia floral de Pilostyles (Apodanthaceae – Rafflesiaceae s.l.): subsídios para um posicionamento filogenético da família Apodanthaceae.* Dissertação (Mestrado em Botânica). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- BRESINSKY, A., KÖRNER, C., KADEREIT, J.W., NEUHAUS, G. & SONNENWALD, U. (eds.). 2012. *Tratado de Botânica de Strasburger.* 36ª ed. Artmed. São Paulo.
- CAIRES, C.S. & DETTKE, G.A. *Ligaria* in *Flora do Brasil 2020 em construção.* Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB8693>. Acesso em: 26 Abr. 2018.
- CALVIN, C.L. 1967. Anatomy of the endophytic system of the mistletoe, *Phoradendron flavescens*. *Bot. Gaz.* 128(2): 117–137.
- CALVIN, C.L. & WILSON, C.A. 1995. Relationship of the mistletoe *Phoradendron macrophyllum* (Viscaceae) to the wood of its host. *IAWA J.* 16 (1): 33-45.
- CALVIN, C.L. & WILSON, C.A. 1998. The haustorial system in African Loranthaceae. In: R. Polhill & D. Wiens (Eds.). *The Mistletoes of Africa.* Royal Botanic Gardens. Kew.
- CALVIN, C.L. & WILSON, C.A. 2006. Comparative morphology of epicortical roots in Old and New World Loranthaceae with reference to root types, origin, patterns of longitudinal extension and potential for clonal growth. *Flora* 201: 345 – 353.
- CANDOLLE, A.P. de. 1813 *Théorie élémentaire de la botanique.* Déterville. Paris.
- CARDOSO, L.J.T. 2014. *Balanophoraceae no Brasil.* Dissertação (Mestrado em Botânica) – Escola Nacional de Botânica Tropical, do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- COSTEA, M. & TARDIF, F.J. 2004. *Cuscuta* (Convolvulaceae) — the strength of weakness: a history of its name, uses and parasitism concept during ancient and medieval times. *Contr. Bot.* 21 (1): 369-378.
- DECAISNE, M.J. 1846. Sur la structure anatomique de la *Cuscute* et du *Cassytha*. *Ann. Sci. Nat., Ser.3,* T.5: 247 – 249.
- DETTKE, G.A. 2013. *Taxonomia das ervas-de-passarinho na região Sul do Brasil: Loranthaceae, Santalaceae e Viscaceae.* Tese (Doutorado em Botânica) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- DEVKOTA, M.P. & GLATZEL, G. 2007. Comparative haustorium morphology and vegetative reproduction in the Old World genus *Scurrula* L. (Loranthaceae) from the Central Nepal Himalayas. *Flora* 202: 179–193



- DOBBINS, D.R. & KUIJT, J. 1974. Anatomy and fine structure of the mistletoe haustorium (*Phthirusa pyrifolia*). I. Development of the young haustorium. *Am. J. Bot.* 61:535–543.
- DÖRR, I. 1990. Sieve elements in haustoria of parasitic angiosperms. In: H.D. BEHNKE & R.D. SJOLUND (eds). *Sieve elements. Comparative structure, induction and development*. Springer. Berlin - Heidelberg - New York.
- DÖRR, I. & KOLLMANN, R. 1995. Symplastic sieve element continuity between *Orobanche* and host. *Bot. Acta.* 108: 47–55.
- DZEREFOS, C.M. & WITKOWSKI, E.T.F. 1997. Development and anatomy of the attachment structure of wood rose-producing mistletoes. *Afr. J. Bot.* 63(6): 416-420.
- DZEREFOS, C.M. 1995. Woodroses. *Veld & Flora.* 81 (4): 117–118.
- EKAWA, M. & AOKI, K. 2017. Phloem-conducting cells in haustoria of the root-parasitic plant *Phelipanche aegyptiaca* retain nuclei and are not mature sieve elements. *Plants (Basel).* 6(4): 60. doi: 10.3390/plants6040060
- ENGLER, A. 1889. Lorantheaceae. In: A. Engler & H. Prantl (eds). *Die natürlichen Pflanzenfamilien III*. Leipzig: W. Engelmann, p. 156–198.
- ESAU, K. 1969. *The Phloem*. Gebr. Borntraeger. Berlin, Stuttgart.
- EVERT, R.F. & EICHHORN, S.E. (eds.). 2014. Raven *Biologia Vegetal*. 8ª ed. Guanabara Koogan. Rio de Janeiro
- FAHN, A. 1982. *Plant anatomy*, 3rd ed. Pergamon, Oxford.
- FERRI, M.G., MENEZES, N.L. & SCANAVACCA, W.R.M. 1969. *Glossário de termos botânicos*. Edgard Blücher. São Paulo.
- FINERAN, B.A. & CALVIN, C.L. 2000. Transfer cells and flange cells in sinkers of the mistletoe *Phoradendron macrophyllum* (Viscaceae), and their novel combination. *Protoplasma* 211: 76–93.
- FINERAN, B.A. 1974. A study of 'Phloeotracheids' in haustoria of Santalaceous root parasites using Scanning Electron Microscopy. *Ann. Bot.* 38(157): 937-946.
- FINERAN, B.A. 1985. Graniferous tracheary elements in haustoria of root parasites. *Bot. Rev.* 51: 389–441.
- FINERAN, B.A. 1996. Flange-type parenchyma cells: occurrence and structure in the haustorium of the dwarf mistletoe *Korthalsella* (Viscaceae). *Protoplasma* 194: 40-53.
- FINERAN, B.A. 2001. Early evolution of the haustorial system in Lorantheaceae mistletoes, and its relationship to the organization of the haustorium in root hemi-parasitic Santalales. *Phytomorphology* 51: 541–571.
- FROMM, J. 2013. Xylem development in trees: from cambial divisions to mature wood cells. In: J. FROMM (ed.). *Cellular aspects of wood formation*. Springer. Berlin.
- GONÇALVES, E.G. & LORENZI, H. 2011. Morfologia vegetal: organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares. Instituto Plantarum. Nova Odessa.
- GONZALES, A.M. & MAUSETH, J.D. 2010. Morphogenesis is highly aberrant in the vegetative body of the holoparasite *Lophophytum leandrii* (Balanophoraceae): all typical vegetative organs are absent and many tissues are highly modified. *Int. J. Plant Sci.* 171(5): 499-508.
- GRANEL, M. 1887. Note sur l'origine des suçoirs de quelques phanérogames parasites. *B. Soc. Bot. Fr.* 34: 313-321.
- GUNDERSEN, A. 1918. A sketch of plant classification from Theophrastus to the present. *Torreyia* 18(11): 213-219.
- Haidar, M.A., ORR G.L. & WESTRA P. 1997. Effects of light and mechanical stimulation on coiling and prehaustoria formation in *Cuscuta* spp. *Weed Res.* 37: 219–228
- HAMILTON, S.G. & BARLOW, B.A. 1963. Studies in Australian Lorantheaceae. II. Attachment structures and their interrelationships. *Linn. Soc. NSW, Proc.* 88: 74–91.
- HANSEN, B. 1980. Balanophoraceae. *Flora Neotropica Monograph* 23: 1–80.
- HEIDE-JØRGENSEN, H.S. 2008. *Parasitic flowering plants*. Brill. Leiden.

- HEIDE-JØRGENSEN, H.S. 2013. The Parasitic Syndrome in higher plants. In: D.M. JOEL, J. GRESSEL & L.J. MUSSELMAN (eds). *Parasitic Orobanchaceae: Parasitic mechanisms and control strategies*. Springer. Berlin, Heidelberg.
- HIBBERD, J.M. & JESCHKE, W.D. 2001. Solute flux into parasitic plants. *J. Exp. Bot.* 52: 2043–2049.
- HOLZAPFEL, S. 2001. Studies of the New Zealand root parasite *Dactylanthus taylorii* (Balanophoraceae). *Englera* 22: 1–176.
- HSIAO, S.C., MAUSETH, J.D., GOMEZ, L.D. 1993. Growth and anatomy of the vegetative body of the parasitic angiosperm *Helosis cayennensis* (Balanophoraceae). *Bull. Torrey Bot. Club.* 120: 295–309.
- JOEL, D.M. 2013. Functional Structure of the Mature Haustorium. In: D.M. JOEL, J. GRESSEL & L.J. MUSSELMAN (eds). *Parasitic Orobanchaceae: Parasitic mechanisms and control strategies*. Springer. Berlin, Heidelberg.
- JOEL, D.M., GRESSEL, J. & MUSSELMAN, L.J. (eds). 2013. *Parasitic Orobanchaceae: Parasitic mechanisms and control strategies*. Springer. Berlin, Heidelberg.
- KOCH, L. 1874. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscuteen*. *Phyt.* 239 (1-2): 1–136.
- KUIJT, J. 1964. Critical observations on the parasitism of new world mistletoes. *Can. J. Bot.* 42: 1243–1287.
- KUIJT, J. 1966. Parasitism in *Pholisma* (Lennoaceae). I. External morphology of subterranean organs. *Am. J. Bot.* 53: 82–86.
- KUIJT, J. 1969. *The biology of parasitic flowering plants*. University of California Press. Berkeley.
- KUIJT, J. 1970. Seedling establishment in *Psittacanthus* (Loranthaceae). *Can. J. Bot.* 48: 705–711.
- KUIJT, J. 1977. Haustoria of phanerogamic parasites. *Ann. Rev. Phytopathol.* 17: 91–118.
- KUIJT, J. 1981. Epicortical roots and vegetative reproduction in Loranthaceae (s.s.) of the New World. *Beitr. Biol. Pfl.* 56: 307–316.
- KUIJT, J. 1989. Additional notes on the parasitism of New World Loranthaceae. *Beitr. Biol. Pfl.* 64: 115–125.
- KUIJT, J. & DOBBINS, D.R. 1971. Phloem in the haustorium of *Castilleja* (Scrophulariaceae). *Can. J. Bot.* 49: 1735–1737.
- KUIJT, J. & HANSEN, B. 2015. Volume XII – Flowering Plants Eudicots: Santalales, Balanophorales. In: K. KUBITZKI (ed). *The families and genera of vascular plants*. Springer. New York.
- KUIJT, J. & LYE, D. 2005. Gross xylem structure of the interface of *Psittacanthus ramiflorus* (Loranthaceae) with its host and with a hyperparasite. *Bot. J. Linn. Soc.* 147: 197–201.
- LIU, B., LE, C.T., BARRETT, R.L., NICKRENT, D.L., CHEN, Z., LU, L. & VIDAL-RUSSELL, R. 2018. Historical biogeography of Loranthaceae (Santalales): Diversification agrees with emergence of tropical forests and radiation of songbirds. *Mol. Phylogenet. Evol.* doi: 10.1016/j.ympev.2018.03.010
- MANGENOT, G. 1947. Recherches sur l'organisation d'une Balanophoracée: *Thonningia coccinea* Vahl. *Rev. Gén. Bot.* 54: 201–244, 271–294.
- MANI, M.S. 1964. *Ecology of Plant Galls*. Junk. The Hague.
- MARSHALL, J.D. & EHLERINGER, J.R. 1990. Are xylem-tapping mistletoes partially heterotrophic? *Oecologia* 84: 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.
- MAUSETH, J.D. 2013. *Botany: An Introduction to plant biology*. 5th ed. Jones & Bartlett Learning. Burlington.
- MAUSETH, J.D., HSIAO, S.C. & MONTENEGRO, G. 1992. Vegetative body of the parasitic angiosperm *Ombrophytum subterraneum* (Balanophoraceae). *Bull. Torrey Bot. Club* 119: 407–417.
- MELNYK, C.W. & MEYEROWITZ, E.M. 2015. Plant grafting. *Curr. Biol.* 25(5): 183-188.
- MENEZES, N.L. 2008. Rhizophore in Angiosperms. *An. Acad. Pernamb. Ciên. Agron.* 4: 340–353.
- MIRANDE, M. 1901. Recherches physiologiques et anatomiques sur les Cuscutacées. *Bull. Biol. Fr. Bel.* 34: 2-280.
- MOORE, L.B. 1940. The structure and life-history of the root parasite *Dactylanthus taylorii* Hook.f. *New Zealand J. Sci. Technol.* 21: 206 B–224 B.

- MOURÃO, F. 2011. *Dinâmica do forrageamento da hemiparasita *Struthanthus flexicaulis* Mart. (Loranthaceae) e sua influência na estrutura da comunidade vegetal de campos rupestres ferruginosos – MG*. Tese (Doutorado em Ecologia). Universidade Federal de Minas Gerais.
- MUSSELMAN, L.J. & MANN, W.F. 1978. Root parasites of southern forests. *Forest Service, USDA. General Technical Report SO-20*.
- NIKOLOV, L.A., TOMLINSON, P.B., MANICKAM, S., ENDRESS, P.K., KRAMER, E.M. & DAVIS, C.C. 2014. Holoparasitic Rafflesiaceae possess the most reduced endophytes and yet give rise to the world's largest flowers. *Ann. Bot.* 114: 233–242.
- PATE, J.S., KUO, J. & DAVIDSON, N.J. 1990a. Morphology and anatomy of the haustorium of the root hemiparasite *Olx phyllanthi* (Olacaceae) with special reference to the haustorial interface. *Ann. Bot.* 65: 425–436.
- PATE, J.S., PATE, S.R., KUO, J. & DAVIDSON, N.J. 1990b. Growth, resource allocation and haustorial biology of the root hemiparasite *Olx phyllanthi* (Olacaceae). *Ann. Bot.* 65: 437–449.
- PATE, J.S., TRUE, K.C. & RASINS, E. 1991. Xylem transport and storage of amino acids by S.W. Australian mistletoes and their hosts. *J. Exp. Bot.* 42(237): 441-451.
- PÉREZ-DE-LUQUE, A. 2013. Haustorium invasion into host tissues. In: D.M. JOEL, J. GRESSEL & L.J. MUSSELMAN (eds). *Parasitic Orobanchaceae: Parasitic mechanisms and control strategies*. Springer. Berlin, Heidelberg.
- REID, N. 1987. Ramifying haustoria in Australian mistletoes: An adaptation to aridity, or for vegetative persistence on long-lived hosts? *The Golden Bough* 9: 1–2.
- RICHARD, L.C. 1822. Memoire sur une nouvelle famille des plantes, les Balanophorees. *Mém. Mus. Hist. Nat.* 8: 404-435.
- RICHTER, A. & POPP, M. 1992. The physiological importance of accumulation of cyclitols in *Viscum album* L. *New Phytol.* 121: 431-438.
- RICHTER, A., POPP, M., MENSEN, R., STEWART, G.R. & VON WILLERT, D.J. 1995. Heterotrophic carbon gain of the parasitic angiosperm *Tapinanthus oleifolius*. *Plant Physiol.* 22: 537-544.
- RIZZINI, C.T. 1951. O parasitismo de "Loranthaceae" sobre Monocotiledôneos. *Rev. Brasil. Biol.* 11(3): 289-302.
- SALLÉ, G. 1983. Germination and establishment of *Viscum album* L. In: M. CALDER & P. BERNHARDT (eds.). *The biology of mistletoes*. Academic Press. New York.
- SCHRENK, H. 1894. Parasitism of *Epiphagus virginiana*. *Proceedings of the American microscopical society*, 16th annual meeting, 15(2): 91–127.
- SCHULZE, E.D., TURNER, N. C. & GLATZEL, G. 1984. Carbon, water and nutrient relations of two mistletoes and their hosts: A hypothesis. *Plant, Cell Env.* 7: 293-299.
- SHIVAMURTHY, G.R., AREKAL, G.D. & SWAMY, B.G.L. 1981. Establishment, structure and morphology of the tuber of *Balanophora*. *Ann. Bot.* 47(6): 735-745.
- SOLMS-LAUBACH, H. 1867. Über den Bau und Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. *Jahrb. Wiss. Bot.*: 509–638.
- SOLOMON, E.P., BERG, L.R. & MARTIN, D.W. 2008. *Biology*. Brooks Cole. Pacific Groove.
- SRIVASTAVA, L.M. & ESAU, K. 1961. Relation of dwarf mistletoe (*Arceuthobium*) to the xylem tissues of conifers. II. Effect of the parasite on the xylem anatomy of the host. *Am. J. Bot.* 48: 209-215.
- STEVENS, P.F. 2001 [continuously updated since]. *Angiosperm phylogeny website*. Version 14, 2018. Available at: [www.mobot.org/MOBOT/research/APweb](http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb)
- TATE, P. 1925. On the anatomy of *Orobanche hederæ* Duby, and its attachment to the host. *New Phytol.* 24: 284–293.
- TEIXEIRA-COSTA, L. & CECCANTINI, G.C.T. 2015. Aligning microtomography analysis with traditional anatomy for a 3D understanding of the host-parasite interface – *Phoradendron* spp. Case study. *Front. Plant Sci.* 7:1340. doi: 10.3389/fpls.2016.01340
- TEIXEIRA-COSTA, L. 2015. *Aspectos anatômicos e funcionais da interação entre duas espécies do gênero *Phoradendron* (Santalaceae) e suas hospedeiras*. Dissertação (Mestrado em Botânica). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.



- TENNAKOON, K.U., BOLIN, J.F., MUSSELMAN, L.J. & MAASS, E. 2007 Structural attributes of the hypogeous holoparasite *Hydnora triceps* Drège & Meyer (Hydnoraceae). *Am. J. Bot.* 94: 1439–1449.
- TĚŠITEL, J. 2016. Functional biology of parasitic plants: a review. *Plant Ecol. Evol.* 149(1): 5–20. doi: 10.5091/plecevo.2016.1097
- THODAY, D. 1956. Modes of union between parasite and host in Loranthaceae. II. Phoradendreae. *Proc. Roy. Soc. London Ser. B.* 146: 320–338.
- THODAY, D. 1961. Modes of union between parasite and host in Loranthaceae. VI. A general survey of the Loranthoideae. *Proc. Roy. Soc. London Ser. B.* 155: 1–25.
- UNGER, F. 1840. Beiträge zur kenntniss der parasitischen pflanzen erster oder anatomisch-physiologischer theil. In: *Ann. Wien. Mus. Naturgesch.*
- VENTURELLI, M. 1980. *Estudos morfo-anatômicos e ontogenéticos em Struthantus vulgaris Mart. (Loranthaceae – Loranthoideae) e de seu relacionamento com o hospedeiro.* Tese (Doutorado em Botânica). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- VIDAL, W.N. & VIDAL, M.R.R. 1992. *Botânica - organografia: quadros sinóticos ilustrados de fanerógamos.* Editora UFV. Viçosa.
- WILSON, C.A. & CALVIN, C.L. 2006. Character divergences and convergences in canopy dwelling Loranthaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 150: 101–113.