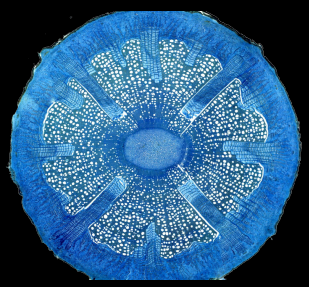
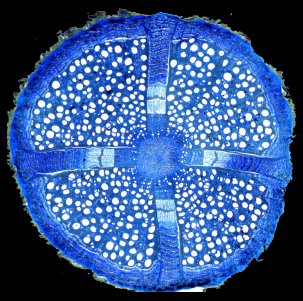
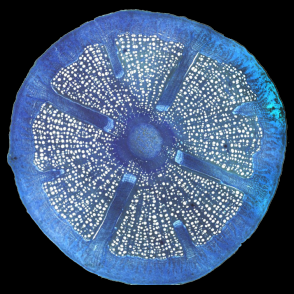
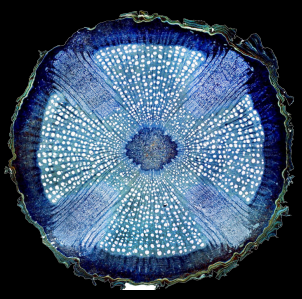
DINÂMICA, ANATOMIA, BIOMECÂNICA E CONDUTIVIDADE HÍDRICA DE LIANAS DA FLORESTA AMAZÔNICA

CAIAN SOUZA GEROLAMO

SÃO PAULO
2016

CAIAN SOUZA GEROLAMO

DINÂMICA, ANATOMIA, BIOMECÂNICA E CONDUTIVIDADE HÍDRICA DE LIANAS DA FLORESTA AMAZÔNICA

DYNAMICS, ANATOMY, BIOMECHANICS AND HYDRAULIC CONDUCTIVITY OF LIANAS IN AN AMAZONIAN FOREST

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

Orientador(a): Prof. Dr. Veronica Angyalossy

São Paulo

2016

Ficha Catalográfica

Gerolamo, Caian Souza 2016

DINÂMICA, ANATOMIA, BIOMECÂNICA E CONDUTIVIDADE HÍDRICA DE LIANAS DA FLORESTA AMAZÔNICA

106 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Botânica.

1. lianas 2. Dinâmica de lianas 3. Anatomia de lianas 4.Flexibilidade 5.Condutividade hídrica de lianas
I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Botânica.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr.(a).Veronica Angyalossy

Orientador(a)

Dedicatória

Dedico com muito carinho e apreço para todas as pessoas que diretamente ou indiretamente contribuíram com esse trabalho.

Epígrafe

"O correr da vida embrulha tudo, a vida é assim: esquenta e esfria, aperta e daí afrouxa, sossega e depois desinquieta.
O que ela quer da gente é coragem. "

Guimarães Rosa

(Fragmentos do livro "Grande sertão Veredas")

Agradecimentos

À Universidade de São Paulo (USP), ao Instituto de Biociências (IB-USP), e em especial ao Laboratório de Anatomia Vegetal por todo o suporte físico e também por todos aqueles que usam o espaço e contribuem de diversas formas para tornar o trabalho mais agradável.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPQ, pelo auxílio financeiro. À Fundação de Aparo a Pesquisa – FAPESP, pelo apoio financeiro nos projetos que possibilitaram as coletas e a participação em congressos nacionais e internacionais.

Aos meus pais (Waldemar Gerolamo J. e Rita de Cassia S. Gerolamo) e irmãos (Luan S. Gerolamo e Ian S. Gerolamo), que trazem mais segurança e suporte emocional e espiritual. Sem eles, em especial meus pais, não teria condições de ser quem eu sou hoje. São exemplos que levo a todos os lugares que caminho.

À minha orientadora Prof. Dr. Veronica Angyalossy, que não só me apoiou como me ensinou com muita dedicação, carinho, respeito e amor como ser um pesquisador ético e buscar ao máximo ser o melhor possível. Um exemplo de ser humano e orientadora do qual tive a honra de ser orientado. Vem me ensinando cada vez mais não só em anatomia como também em ser uma pessoa exemplar. Grato pela amizade, carinho e dedicação.

Ao meu co-orientador Prof. Dr. Anselmo Nogueira, que me ensinou e ensina muito sobre diversos aspectos das plantas e sobre muita coisa em estatística, sempre tentando me mostrar os mecanismos por de trás dos padrões, trazendo perguntas. Sou grato pela amizade de irmão que temos e por todo o carinho e dedicação para comigo e com os projetos que estamos envolvidos. Sou muito grato por tudo. Axéééé

Aos Veronicos e Veronicas que compartilham comigo não só o espaço mas os saberes, as emoções e fortalecem os laços da nossas amizades. Sou muito grato ao Marcelo Pace, Carolina Lopes Bastos e Andre Lima exemplos de pessoas sinceras, humildes e sábias, além de serem excelentes pesquisadores, na qual me inspiro muito. Sou grato a Mariana Vitorio pela parceria de sempre, pelas conversas e discussões que sempre me acrescentou conhecimento.

Aos amigos Vinicius J. Carvalho e Leonardo S. Rezende que me ajudaram e me apoiaram no campo em Manaus, lá na Amazoniiiia. Aos amigos e amigas Luiz C. M. Junior (grato pela amizade de irmão), Gabriela Martin (grato pelas revisões tambem), Irina (minha irmã de coração), Luiza, Henrique Alves que tenho profunda admiração e desde o início da faculdade me fizeram companhia e me incentivaram. Espero contar com a amizade de vocês sempre.

À Sofia Jardim Carvalho, uma amiga e companheira excepcional, que sempre me incentivou e me deu folego nas horas que mais precisei pra continuar. Pessoa da qual tenho profunda admiração e respeito. Em muitos momentos, foram nossas conversas que me ajudaram a superar alguns desafios que surgiram.

Ao um amigo excepcional Antonio Barbosa (Tunico) no qual tenho um admiração enorme e um respeito e carinho gigantesco. É um exemplo de ser humano e bondade. Um mestre nas técnicas de anatomia vegetal e um grande inventor. Sem seus ensinamentos não teria condições de chegar a onde cheguei.

Aos professores do laboratório Gregório Ceccantini, Gladys Flavia e Diego Demarco, que sempre me apoiaram e me ensinaram. Com cada um aprendi um pouco mais da anatomia das plantas.

À professora Nanuza, pessoa da qual tive a honra de conhecer e assistir algumas aulas. Sempre aprendi muito com você e admiro sua dedicação e positividade.

Aos professores Guillermo Angeles e Nick Rowe, que me deram suporte e apoio as pesquisas. Guillermo Angeles é uma pessoa especial que eu considero um grande amigo. Grato pela ajuda no campo e por todas as conversas e e-mails.

Às técnicas do laboratório Gisele, Tássia e a Paula da Xiloteca, que sempre fizeram de tudo para me ajudar. São pessoas excepcionais de uma prestatividade incrível. Sou muito grato.

Aos materios José Junior, Kleuto Morais, Pedrinho e Lindomar que me ajudaram em campo e me ensinaram muitas coisas sobre a amazoniiia.

Aos colegas e amigos do laboratório Alê, André, Bira, Bruna, Carol, Fernanda, Giu, Henrique, Juliana, Julio, Karen, Karina, Keyla, Luíza, Marcelo, Mariana, Nara, Nelly, Paula, Rafael, Raquel, Renata, Rodrigo, Thália, Vítor, Yasmin e Zéque pela companhia e coversas.

Agradeço a deus, e todas as suas formas ... das quais me fortalecem e me dão suporte na vida. Sou eternamente grato por todos.

Agradeço a todos e todas que de forma direta ou indireta fizeram parte desse trabalho.

Índice

Abstract 07

Resumo 08

Introdução Geral 09

Referências Bibliográficas 16

Capítulo 1. 22

Local dynamics maintain the overall liana density and biomass across the landscape in a central Amazonian forest

Resumo 23

Abstract 24

1.1. Introdução 25

1.2. Materiais e Métodos 26

1.3. Resultados 31

1.4. Discussão 38

1.5 Conclusões 42 1.6

Referências Bibliográficas 45

Apêndice 1 (Supporting Information) 50

Capítulo 2. 54

A arquitetura anatômica na biomecânica e condutividade hídrica de lianas de Bignoniaceae

Resumo 55

1.1. Introdução 56

1.2. Materiais e Métodos 58

1.3. Resultados 65

1.4. Discussão 86

1.5 Conclusões 95

1.6 Referências Bibliográficas 96

Apêndice 2 102

Conclusões Gerais 103

ABSTRACT

Several studies about growth dynamics in lianas are being produced in tropical forests and indicate a global rise in density and biomass of lianas in the landscape. The possible causes for this rise are related to global environmental factors, such as the temperature and carbon dioxide (CO_2) increase, and the accelerated dynamics of trees (mortality and recruitment). Nevertheless, in this study (presented in the first chapter) we did not observed major changes in density and biomass of lianas in a *terra firme* forest in central Amazonia (Adolpho Ducke Reserve, AM). We observed small positive and negative changes in liana density and biomass happening locally in the plots. These changes can be interpreted by the differences in recruitment and mortality rates for each plot, as well as by the topographic distribution of the plots (Height Above the Nearest Drainage - HAND) and by tree mortality. Plots located in more flat areas (smaller HAND), and vertically close from the water-table, possess higher recruitment and tree mortality rates that are related to the rise in liana density. Therefore, local factors and not global changes are being responsible by the observed changes in liana dynamics and, considering the landscape, it is still early to conclude that lianas are rising in density in all tropical forests. In the second chapter we analysed the anatomic architecture, flexibility (Young`s Modulus), the initial (K_i) and maximum (K_{max}) hydraulic specific conductivity, and the percentage loss of conductivity (PLC) of four Bignoniaceae lianas. The species show different anatomical architectures in their stems, having the cambial variant of the type xylem furrowed by phloem wedges, two of them with four phloem wedges (*Adenocalymma validum* and *Pachyptera aromatica*) and two with multiples of four phloem wedges (*Anemopaegma robustum* and *Bignonia aecnoquitialis*). Apart from the cambial variants, these species show different amounts of stem tissues (xylem, phloem and pith), of xylem tissues (non self-supporting and self-supporting xylem), and of cell types and dimensions of xylem cells (vessel, parenchyma, fibre and conducting area percentage, vessel mean area and fibre cell wall thickness). Flexibility is similar between the studied species, and K_i, K_{max} and PLC is similar in three of the four studied species. Distinct combinations between the amounts of these anatomical variables in each species can explain the similarity found on flexibility, K_i, K_{max} and PLC on those species. Additionally, these species show different responses to the gain in flexibility and hydraulic specific conductivity. Summing up, higher flexibility, K_i, K_{max} and PLC can be explained by the high percentage of phloem, xylem conducting area, non self-supporting xylem, vessels, parenchyma, and wider vessels. On the other hand, anatomical parameters related to a lower flexibility, K_i, K_{max} and PLC are: high percentage of pith, self-supporting xylem and fibres, and high vessel frequency. There is a trade-off between flexibility, conductivity efficiency (higher K_{max}) and hydraulic safety (smaller PLC) in the analysed lianas; and this trade-off is explained by the anatomical architectures of the lianas.

Keywords: liana abundance, liana recruitment, liana mortality, cambial variant, Bignonieae, wood anatomy, flexibility, hydraulic efficiency and safety.

RESUMO

Diversos estudos sobre dinâmica de crescimento de lianas tem sido feito nas florestas tropicais e indicam um aumento global da densidade e biomassa de lianas na paisagem. As possíveis causas desse aumento estão relacionadas com fatores ambientais globais como: aumento da temperatura, da concentração de gás carbônico (CO_2) e da dinâmica (mortalidade e recrutamento) acelerada das árvores. No entanto, em nosso estudo, apresentado no primeiro capítulo, não observamos mudanças na densidade e biomassa de lianas na floresta de terra firme da Amazônia Central (Reserva Adolpho Ducke, AM). Localmente, nas parcelas, encontramos pequenas mudanças positivas e negativas na densidade e biomassa de lianas. Essas mudanças são explicadas pelas diferenças nas taxas de recrutamento e mortalidade para cada parcela, assim como pela distribuição topográfica (*Height Above the Nearest Drainage* - HAND) das parcelas e pela mortalidade de árvores. Parcelas localizadas em áreas mais planas (menor HAND), e próximas da rede de drenagem, possuem maior recrutamento e maior mortalidade de árvores que por sua vez estão relacionadas com o aumento da densidade de lianas. Portanto, fatores locais e não mudanças globais são responsáveis pela mudança da dinâmica das lianas e, considerando a paisagem, ainda é cedo para concluirmos que as lianas estão aumentando em densidade em todas as florestas tropicais. No segundo capitulo, analisamos a arquitetura anatômica, a flexibilidade (i.e. módulo de Young), a condutividade hídrica especifica inicial (K_i), máxima (K_{max}) e a porcentagem de perda de condutividade (PPC) de quatro espécies lianescentes de Bignoniaceae. As espécies possuem distintas arquiteturas anatômicas, apresentando a variação cambial xilema interrompido por cunhas de floema, onde duas delas (*Adenocalymma validum* e *Pachyptera aromatica*) possuem quatro cunhas de floema e as outras duas (*Anemopaegma robustum* e *Bignonia aecnoquitialis*) múltiplos de quatro cunhas de floema. Associada à variação cambial as espécies possuem distintas quantidades de tecidos caulinares (xilema, floema e medula), de tecido xilemático (xilema lianescente e autossuportante) e de tipos celulares e dimensões das células do xilema (porcentagem de vaso, de parênquima, de fibra, de área condutora, área média de vaso e espessura da parede da fibra). A flexibilidade é semelhante entre as espécies analisadas e a K_i, K_{max} e PPC é semelhante em três das quatro espécies. As distintas combinações das quantidades dessas variáveis anatômicas em cada espécie explicam a similaridade de flexibilidade, K_i, K_{max} e PPC entre as espécies. Adicionalmente, notamos que as espécies possuem diferentes respostas para o ganho de flexibilidade e condutividade hídrica específica. Em síntese, a maior flexibilidade, K_i, K_{max} e PPC é explicada pela alta porcentagem de floema, de área condutora do xilema, de xilema lianescente, de vasos, de parênquima e vasos de maior calibre. Por outro lado, os parâmetros anatômicos relacionados com uma menor flexibilidade, K_i, K_{max} e PPC são: alta porcentagem de medula, de xilema autossuportante, de fibras e maior frequência de vasos. Há um balanço entre a flexibilidade, eficiência condutiva (maior K_{max}) e segurança hídrica (menor PPC) nas lianas analisadas, e esse balanço é explicado pela arquitetura anatômica das lianas.

Palavras-chave: abundância de lianas, recrutamento de lianas, mortalidade de lianas, variação cambial, Bignonieae, anatomia, flexibilidade, eficiência e segurança hídrica.

Introdução Geral

CARACTERIZAÇÃO DAS LIANA

As comunidades florestais revelam a presença de diversos hábitos, como lianas, arbustos, árvores e ervas. Tais hábitos dão a aparência decisiva para cada comunidade vegetal (Brezinsky *et al.*, 2011), e suas classificações representam a forma de se olhar para a morfologia da planta inteira no contexto ecológico e funcional (Stevens, 2009).

A definição do hábito lianescente ainda possui divergências entre alguns autores, quanto aos tipos: herbáceo ou lenhoso. O primeiro registro do termo liana ("liane", do verbo francês lier=ligar), está na obra de Charles Plumier (1693, *apud* Villagra 2008), "Description des Plantes de l´Amérique", onde o autor utilizou o termo para descrever as plantas utilizadas como cordas pelos índios da América Central.

O trabalho de Darwin em 1882, aborda sobre os movimentos das plantas trepadeiras, classificando-as de um modo geral, sem distingui-las em herbáceas ou lenhosas. Para o autor, a dependência de um suporte mecânico para crescer e a manutenção do contato com o solo seriam as características que as uniriam. No entanto, nos estudos anatômicos, morfológicos e taxonômicos realizados por Schenck (1892, 1893), o termo liana já era tratado como sinônimo de trepadeira lenhosa. Gentry (1991) concorda com Schenck e separa a trepadeira herbácea da trepadeira lenhosa, sinonimizando esta última como liana. O autor define estes dois tipos de trepadeiras como: i) as trepadeiras herbáceas têm caules de pequeno diâmetro, germinam no solo e geralmente crescem em ambientes perturbados ou na margem das florestas; ii) as trepadeiras lenhosas, ou lianas, apresentam caule flexível, podendo atingir grandes diâmetros, germinam no solo, mantêm contato com o mesmo durante toda sua vida e são capazes de crescer em florestas maduras utilizando o apoio de outras plantas. Adota-se neste trabalho a definição de liana proposta por Gentry (1991) e reforçado por Gerwing *et al.* (2006) que estabeleceram um protocolo para os estudos sobre a dinâmica de crescimento de lianas.

ECOLOGIA DE LIANAS

A dinâmica da floresta é um resultado complexo do crescimento, da mortalidade e do recrutamento de novos indivíduos relacionado às variáveis ambientais, antes que a vegetação de um determinado local alcance uma relativa estabilidade em suas características fisiológicas, estruturais e

florísticas, ocorre uma serie de mudança na comunidade, este processo é denominado de dinâmica vegetal (Odum, 1988).

Nas florestas tropicais é comum a presença das lianas, apresentando uma grande diversidade ecológica (Gentry 1991), com alta representatividade e abundância de espécies, contribuindo para muitos aspectos da ecologia da floresta e da dinâmica do ecossistema (Schnitzer & Bongers 2002, 2011). Possuem um crescimento característico utilizando árvores, entre outros suporte, para sua ascensão ao dossel, onde estabelece a sua própria copa. Utilizam diversos mecanismos para a ascensão às copas das árvores como: gavinhas, ganchos, espinhos, raízes adventícias e o próprio caule volúvel (Putz 2012). Investem menos no suporte mecânico, não apresentando, em sua maioria, caules com grandes diâmetros, podendo crescer mais de 100 metros em comprimento (Schnitzer *et al.* 2012). Competem intensamente com árvores por recursos, acima e abaixo do solo, especialmente em clareiras e florestas secundárias (Schnitzer & Bongers 2002, Schnitzer 2005, Putz 2012).

O aumento da densidade de lianas tem sido reportado em diversas florestas tropicais como no: Oeste Amazônico (Phillips *et al.* 2002, Foster *et al.* 2008); Guianas (Chave *et al.* 2008), América Central (Wright *et al.* 2004, Ingwell *et al.* 2010, Schnitzer *et al.* 2012, Yorke *et al.* 2013), principalmente quando a floresta apresenta áreas perturbadas, como clareiras abertas por quedas de árvores (Putz 1984, Schnitzer & Carson 2010). O aumento da abundância de lianas tem um efeito negativo no aumento da biomassa arbórea, reduzindo o crescimento e sobrevivência das árvores, assim como uma redução do armazenamento de carbono da floresta (Laurance *et al.* 2014, Schnitzer & Bonger 2011, Phillips *et al.* 2002). Como mencionado por Laurance *et al.* (2014), três hipóteses têm sido propostas para explicar o aumento da abundância de lianas nas florestas maduras. A primeira é referente às estações secas que podem ter aumentado nas regiões tropicais, possibilitando uma mudança regional e global do clima. As estações secas podem favorecer as lianas que são mais resilientes e crescem mais rápido do que as arbóreas dentro de condições secas. A segunda hipótese refere-se ao aumento da taxa de gás carbônico atmosférico que pode beneficiar as lianas aumentando seu crescimento e fecundidade. A terceira é referente à taxa de mortalidade das árvores e a dinâmica da floresta ("turnover") que aumenta as clareiras e beneficia o crescimento e estabelecimento das lianas nessas condições.

No entanto, estudos em florestas tropicais da África, Ásia e em florestas temperadas (USA) não mostraram aumento da densidade de lianas ao longo do tempo (Londré & Schnitzer 2006), ou

mesmo mostraram um declínio destas (Bongers & Ewango 2015, Ewango 2010, Caballé & Martin 2001, Thomas *et al.* 2015).

ANATOMIA DE LIANAS

Lianas possuem uma grande diversidade de espécies em várias famílias de Angiospermas, onde aproximadamente 20% delas têm representantes lianescentes (Watson & Dallwitz 1992), e consequentemente possuem uma grande diversidade morfo-anatomica, como demonstrado por Schenck (1892, 1983), Pfeiffer (1926), Obaton (1960), Carlquist (1991), Angyalossy *et al.* (2015).

O desenvolvimento do hábito lianescente está intimamente relacionado à formação de sua estrutura anatômica, influenciando as capacidades de torção, de flexão e de condução. Muitas lianas apresentam anatomia do caule peculiar, exibindo características relacionadas ao hábito escandente, como elementos condutores do xilema e floema de grande diâmetro, dimorfismo dos vasos, grande quantidade de parênquima e pequena proporção de fibras no xilema secundário (Schenck 1892, Carlquist 1991, Bamber & Ter Welle 1994, Pace *et al.* 2011). Além disso, células não lignificadas do parênquima são comuns no lenho de lianas, conferindo maior capacidade de regeneração de tecidos lesados e armazenamento de nutrientes e água (Fisher & Ewers 1991, Dias- Leme 1999, Angyalossy *et al.* 2012). Outra característica anatômica peculiar às lianas é a presença de variações cambiais, que se refere à produção de tecidos vasculares pelo câmbio de modo distinto do padrão (Carlquist 1988), resultando em diferentes configurações anatômicas que surgiram independentemente em diversas famílias botânicas, como demonstrado por Angyalossy *et al.* (2012, 2015). Algumas possíveis vantagens funcionais, de todas essas características anatômicas, tanto no contexto biomecânico quanto no contexto hídrico foram levantadas por botânicos e ecólogos durante os séculos XIX, XX e XXI (Schenck 1893, Dobbins & Fisher 1986, Carlquist 1988, 1991, Fisher & Ewers 1991, Rowe *et al.* 2004, Isnard *et al.* 2012, Schnitzer *et al.* 2015). Entre elas estão a proteção ao floema, o aumento da flexibilidade e do armazenamento de nutrientes, a torção e fixação em relação ao suporte, o impedimento da ruptura física do tecido vascular, o auxílio na cicatrização de ferimentos sofridos pela planta e a potencialização do transporte.

Na família Bignoniaceae, especificamente nas lianas da tribo Bignonieae, é comum a formação da variação cambial que forma cunhas de floema interrompendo o xilema, sinapormorfia da tribo (Lohmann 2006, Omstead *et al.* 2009). A tribo Bignonieae apresenta aproximadamente metade dos gêneros e das espécies da família, um grande e morfologicamente diverso grupo de lianas neotropicais (Gentry 1991, Olmstead *et al.* 2009), sendo que há também, mais raramente, espécies arbustivas, conforme reportado por Lohmann (2004). O xilema interrompido por cunhas de floema é caracterizado pela atividade diferenciada de regiões específicas do câmbio, denominadas porção

variante, com um câmbio variante que produz uma maior quantidade de elementos floemáticos em relação aos xilemáticos, formando 4 cunhas de floema, múltiplos de 4 cunhas de floema, cunhas de floema inclusas e múltidissectadas (Dobbins 1971, Dos Santos 1995, Lohmann 2006, Pace *et al.* 2009, 2011).

Em síntese, as lianas podem ser reconhecidas anatomicamente por possuírem características como: dimorfismo de vasos, maior abundância de parênquima, menor abundância de fibra, fibras septadas, parênquima não lignificado, floema com elementos condutores de grande calibre e por possuírem variações cambiais. Essas características anatômicas muito comum nas lianas, definem a síndrome vascular lianescente proposta por Angyalossy *et al.* (2015).

BIOMECÂNICA DE LIANAS

As lianas também possuem características biomecânicas marcantes e que variam de acordo com a região do caule. Segundo Speck & Rowe (1999), Rowe *et al.* (2004) e Isnard *et al.* (2012), as regiões caulinares apicais, junto ao dossel, são menos flexíveis, enquanto que as regiões mais próximas à base do caule e mais desenvolvidas (com diâmetro maior) são mais flexíveis, padrão inverso do encontrado para as arbóreas. A variável biomecânica utilizada para se referir à flexibilidade é o módulo de Young, sendo que valores baixos do módulo de Young indicam maiores valores de flexibilidade (Speck & Rowe 1999). Estes autores mencionam, ainda, que a variação da flexibilidade está intimamente relacionada com os tecidos e o arranjo anatômico caulinar presentes nessas plantas. Gallenmüller *et al.* (2001) comparam estágios iniciais de desenvolvimento (caules ainda autossuportantes) com estágios da planta já estabelecida (caules que já alcançaram o dossel) da liana *Croton pullei* (Euphorbiaceae), e mencionam que há uma variação da flexibilidade acompanhada de mudanças da anatomia caulinar durante a ontogenia. O mesmo resultado foi encontrado por Rowe *et al.* (2004) com o estudo de *Condylocarpon guianense* (Apocynaceae) e por Isnard *et al.* (2012) para lianas de Piperales. As lianas estabelecidas são mais flexíveis, apresentam o xilema secundário menos densa, maior número de vasos de grande calibre, fibras menos espessas, mais parênquima (Gallenmüller *et al.* 2001, Rowe *et al.* 2004, Menard *et al.* 2009), e variações cambiais que contribuem para o ganho de flexibilidade (Rowe *et al.* 2004, Gerolamo *et al.* 2014).

CONDUTIVIDADE HÍDRICA DE LIANAS

O transporte de água nas plantas ascende da raiz até as copas, usualmente dentro de pressões negativas, e é feito pelo xilema com propriedades especiais da água (Tyree & Ewers 1991). A condutividade hídrica especifica, isto é, a condutividade hídrica dividida pela área de xilema

condutor, expressa a eficiência na condução (Wagner *et al.* 1998). No entanto, a condutividade hídrica pode ser prejudicada devido à formação de bolhas de ar no interior dos elementos de vaso (cavitação dos vasos), que podem comprometer todo o vaso, tornando-o embolizado, diminuindo a segurança na condução hídrica (Tyree & Ewers 1991). Segundo a lei de Hagen–Poiseuille, a condutividade hídrica é diretamente proporcional à quarta potência do raio de cada vaso (Zimmermann 1983), assim, um vaso largo pode ter seis vezes a eficiência condutiva de quatro vasos de menor calibre com uma mesma área de lúme de vaso (Baas *et al.* 2004). Porém, quanto maior a eficiência hídrica, menor a segurança (Sperry *et al.* 2008), que é dada pela quantidade de embolismo na planta, e pode ser expressa pela porcentagem de perda de condutividade, que está associada à vulnerabilidade à cavitação dos vasos (Sperry *et al.* 1988, Melcher *et al.* 2012). As duas maiores causas da cavitação dos vasos são: o estresse hídrico ou o congelamento. Para as espécies arbóreas, o diâmetro dos vasos está diretamente relacionado à vulnerabilidade à cavitação quando a planta é induzida ao estresse de congelamento (Ewers 1985, Davis *et al.* 1999, Zanne *et al.* 2014). Se considerarmos dentro de uma mesma espécie, a relação do diâmetro do vaso com a vulnerabilidade à cavitação também é estabelecida mesmo quando os indivíduos são submetidos ao estresse hídrico (Ewers 1985, Hargrove et al 1994, Cai & Tyree 2009). Por outro lado, experimentos fisiológicos têm demonstrado que o diâmetro do vaso não está relacionado diretamente com a vulnerabilidade à cavitação induzida por estresse hídrico quando se analisa mais de uma espécie (Sperry & Tyree 1988, Baas *et al.* 2004, Hacke *et al.* 2006). A estrutura da pontoação em qualidade (porosidade e espessura da membrana da pontoação) e quantidade (número de pontoações por vaso) tem sido mais fortemente relacionada a vulnerabilidade à cavitação neste caso (Sperry & Tyree 1988, Wheller *et al.* 2005, Hacke *et al.* 2006, Cristman et al 2012).

As lianas quando comparadas às espécies autossuportantes possuem maior eficiência hídrica, porém menor segurança ao transporte (Ewers *et al.* 1991, Zhu & Cao 2009, van der Sande *et al.* 2013). Ao maximizar a eficiência hídrica, devido à presença de vasos de grande calibre, lianas aumentam sua capacidade de transporte de água, mas se tornam mais vulneráveis à cavitação, diminuindo a segurança hídrica, isto é, aumentando a chance dos vasos se tornarem embolizados (Hacke *et al.* 2006, Zhu & Cao 2009). Os autores, Sperry & Tyree (1988) e Hacke *et al.* (2006), hipotetizam que os vasos de grande calibre teriam maior porosidade da membrana da pontoação e maior área de membrana da pontoação por área de vaso, o que aumentariam as chances de bolhas de ar de se infiltrarem nos vasos, tornando-os embolisados. Por outro lado, no xilema lianescente encontramos vasos de pequeno calibre, geralmente agrupados, e esses vasos têm sido associados à maior segurança no transporte hídrico (Hacke *et al.* 2006) e à manutenção do transporte hídrico quando os vasos de maior calibre estão embolizados, pois servem de via alternativa ("by-pass") para

a passagem de água (Carlquist *et al.* 1991). Além ds vasos de pequeno calibre, muitas lianas possuem células não lignificadas do parênquima e abundância de parênquima axial e radial, conferindo maior capacidade de armazenamento de água que contribui para o preenchimento de vasos cavitados (Carlquist 1988, Ewers *et al.* 1991, Brodersen *et al.* 2013).

Em síntese, alguns autores têm proposto que a densidade e a biomassa de lianas estão aumentando nas florestas tropicais, principalmente nos Neotrópicos, porem há estudos em florestas tropicais africanas e asiáticas que não corroboram com esses resultados. Portanto, mais estudos sobre dinâmica de lianas nas regiões tropicais devem ser feitos para validar ou refutar as propostas formuladas, tema abordado neste estudo no primeiro Capítulo. Acreditamos que a dinâmica de crescimento é influenciada por características particulares relacionadas à estrutura e à função das espécies. Desta forma, algumas variáveis anatômicas, como: variação cambial; dimorfismo de vasos; área de parêquima; área de fibras; entre outras, são relacionadas com os parâmetros biomecânicos (i.e. flexibilidade e rigidez) e condutivos (eficiência e segurança hídrica) que podem favorecer o estabelecimento e crescimento das lianas na floresta. Assim, esperamos que a análise conjunta das diferentes variáveis anatômicas caulinares e sua relação com a flexibilidade, eficiência e segurança na condutividade hídrica de lianas, possa contribuir com um melhor entendimento das relações causais entre a forma e a função, tema abordado neste estudo no segundo Capítulo.

Assim sendo, esta dissertação está dividida em dois capítulos.

No primeiro capítulo, apresentamos os resultados da dinâmica de lianas de uma floresta de terra firma da Amazônia Central (Reserva Florestal Adolph Ducke), após 10 anos do primeiro censo, afim de avaliar se a proposta de aumento da densidade de lianas pode ser confirmada nessa área de estudo e quais parâmetros podem determinar as mudanças de densidade.

No segundo capitulo, apresentamos os resultados da arquitetura anatômica, da flexibilidade, da condutividade hídrica específica e da porcentagem de perda de condutividade caulinar de quatro espécies lianescentes (*Adenocalymma validum*, *Pachyptera aromática*, *Anemopaegma robustum* e *Bignonia acnoquitialis*) da tribo Bignonieae, que possui uma alta abundância na Reserva Ducke, e os resultados das relações desses parâmetros funcionais com os parâmetros anatômicos caulinares para cada espécie.

O primeiro capítulo está redigido em inglês e será encaminhado para publicação na revista Ecology após a defesa da dissertação, seguida das correções pertinentes. O segundo capítulo será encaminhado para publicação na revista American Journal of Botany após defesa da dissertação, seguida das correções e sugestões pertinentes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Angyalossy, V., Angeles, G., Pace, M. R., Lima, A. C., Dias-Leme, C. L., Lohmann, L. G., & Madero-Vega, C. 2012. An overview of the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. *Plant Ecology & Diversity*, *5*, 167-182.

Angyalossy, V., Pace, M. R., & Lima, A. C. 2015. Liana anatomy: a broad perspective on structural evolution of the vascular system. Pages 253–257 in S. A. Schnitzer, F. Bongers, R. J. Burnham, and F. E. Putz, editors. Ecology of lianas. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.

Baas, P., Ewers, F.W., Davis, S.D. & Wheeler, E.A. 2004. Evolution of xylem physiology. Pages 273-295 in: Hemsley, A.R. e Poole, I., editors. TheEvolution of Plant Physiology. Elsevier Academic Press,London, San Deigo.

Bongers, F., & C. E. N. Ewango. 2015. Dynamics of lianas in DR Congo. Pages 23–35 in S. A. Schnitzer, F. Bongers, R. J. Burnham, and F. E. Putz, editors. Ecology of lianas. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.

Bresinsky, A., Körner, C., Kadereit, J.W., Neuhaus, & G., Sonnenwald, U. 2011. Tratado de Botânica de Strasburger. Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Artmed Editora.

Caballé, G., & Martin, A. 2001. Thirteen years of change in trees and lianas in a Gabonese rainforest. *Plant Ecology*, *152*, 167-173.

Brodersen, C.R., Choat, B., Chatelet, D.S., Shackel, K.A., Matthews, M.A. & McElrone, A.J. 2013. Xylem vessel relays contribute to radial connectivity in grapevine stems (Vitis vinifera and V. arizonica, Vitaceae). Am. J. Bot. 100, 314-321.

Cai, J. & Tyree, M.T. 2010. The impact of vessel size on vulnerability curves: data and models for within-species variability in saplings of aspen, Populus tremuloides Michx. Plant Cell Environ. 33, 1059-1069.

Carlquist, S. 1988. Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Berlin (Germany). Springer Verlag.

Carlquist, S. 1991 Anatomy of vine and liana stems: a review and synthesis. Pages 53-72 in F. E. Putz, H. A. Mooney, editors. The Biology of Vines. Cambridge University Press, New York, USA.

Foster, J. R., Townsend, P. A., & Zganjar, C. E. 2008. Spatial and temporal patterns of gap dominance by low-canopy lianas detected using EO-1 Hyperion and Landsat Thematic Mapper. *Remote Sensing of Environment*, *112,* 2104-2117.

Chave, J., J. Olivier, F. Bongers, P. Chatelet, P. M. Forget, P. van der Meer, N. Norden, B. Riera, & P. Charles- Dominique. 2008. Above-ground biomass and productivity in a rain forest of eastern South America. *Journal of Tropical Ecology 24*, 355–366.

Christman, M.A., Sperry, J.S. & Smith, D.D. 2012. Rare pits, large vessels and extreme vulnerability to cavitation in a ring-porous tree species. New Phytologist 193, 713– 720.

Darwin, C. 1882. On the movements and habits of climbing plants. *Journal of the Linnean Society of London, Botany*, *9*, 1-118.

Davis, S.D., Ewers, F.W., Wood, J., Reeves, J.J. & Kolb, K.J. 1999. Differential susceptibility to xylem cavitation among three pairs of Ceanothus species in the Transverse Mountain Ranges of southern California. Ecoscience 6, 180–186

Dias-Leme, CL. 1999. "Árvores e lianas de Leguminosae Papilionoideae: anatomia do caule". In *PhD Dissertation. University of São Paulo* São Paulo, Brazil.

Dobbins, D. R. 1971. Studies on the anomalous cambial activity in Doxantha unguis-cati (Bignoniaceae). II. A case of differential production of secondary tissues. American Journal of Botany 58, 697-705.

Dobbins, D.R. & Fisher, J.B. 1986. Wound responses in girdled stems of lianas. Botanical Gazette 147, 278-289.

Dos Santos, G. 1995.Wood anatomy, chloroplast DNA, and flavonoids of the tribe Bignonieae (Bignoniaceae). In PhD Thesis. University of Reading, Reading, United Kingdom.

Ewango, C. E. 2010. The liana assemblage of a Congolian rainforest: diversity, structure and dynamics. Wageningen Universiteit.

Ewers, F.W. 1985. Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas. IAWA Bulletin, 6, 309–317.

Ewers, F.W., Fisher, J.B. & Fichtner, K. 1991. Water flux and xylem structure in vines. Pages 127-160 in: FE Putz & HA Mooney, editors. The Biology of Vines. Cambridge University Press. Cambridge.

Fisher J.B. & Ewers F.W. 1991. Structural responses to stem injury in vines. Pages 99-126 in: Putz, F.E., Mooney, H.A., editors. The Biology of Vines. Cambridge (United Kingdom). Cambridge University Press.

Gallenmüller, F., Müller, U., Rowe, N. & Speck, T. 2001. The growth form of *Croton pullei* (Euphorbiaeceae)- Functional morphology and biomechanics of a neotropical liana. Plant Biology 3, 50-61

Gentry, A.H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants.Pages 3-52 in: Putz FE, Mooney HA, editors. The biology of vines. Cambridge (United Kingdom). Cambridge University.

Gerolamo, C., Angeles, G., Rowe, N., Nogueira, A. & Angyalossy, V. 2014. The impact of cambial variant on the biomechanics and hydraulics of lianas in Bignoniaceae. Poster presented at the

International Meeting New Perspectives on Climbing Plants. London: Royal Linnean Society of London.

Gerwing, J. J., Schnitzer, S. A., Burnham, R.J., Bongers, F., Chave, J., DeWalt, S. J., Ewango, C. E. N., Foster, R., Kenfack, D., Martínez-Ramos, M., Parren, M., Parthasarathy, N., Pérez-Salicrup, D. R., Putz, F. E. & Thomas, D. W. 2006. A Standard Protocol for Liana Censuses1. *Biotropica*, *38*, 256-261.

Hacke, U.G., Sperry, J.S., Wheeler, J.K. & Castro, L. 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. Tree Physiology 26, 689- 701.

Hargrave, K.R., Kolb, K.J., Ewers, F.W. & Davis, S.D. 1994. Conduit diameter and drought-induced embolism in Salvia mellifera Greene (Labiatae). New Phytol 126, 695–705.

Ingwell, L. L., Joseph Wright, S., Becklund, K. K., Hubbell, S. P., & Schnitzer, S. A. 2010. The impact of lianas on 10 years of tree growth and mortality on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Ecology*, *98*, 879-887.

Isnard, S., Prosperi, J. & Wanke, S. 2012. Growth form evolution in Piperales and its relevance for understanding angiosperm diversification: an integrative approach combining plant architecture, anatomy, and biomechanics. *International Journal of Plant Sciences*. 173, 610-639.

Laurance, W. F., Andrade, A. S., Magrach, A., Camargo, J. L., Valsko, J. J., Campbell, M., Fearnside, P.M., Edwards, W., Valsko, J.J., Lovejoy, T.E. & Laurance, S. G. 2014. Long-term changes in liana abundance and forest dynamics in undisturbed Amazonian forests. *Ecology*, *95*, 1604-1611.

Londré, R. A., & Schnitzer, S. A. 2006. The distribution of lianas and their change in abundance in temperate forests over the past 45 years. *Ecology*, *8712*, 2973-2978.

Lohmann, L.G. 2004. Bignoniaceae. Pages 51-54 in: Smith N, Mori SA, Henderson A, Stevenson DW, Heald V, editors. Flowering plants of the neotropics. Princeton. Princeton University Press.

Lohmann, L. G. 2006. Untangling the phylogeny of neotropical lianas (Bignonieae, Bignoniaceae). American Journal of Botany 93, 304-318.

Melcher, P.J., Michele, Holbrook, N., Burns, M.J., Zwieniecki, M.A., Cobb, A.R., *et al.* 2012. Measurements of stem xylem hydraulic conductivity in the laboratory and field. Methods Ecol Evol, 3, 685–694.

Menard, L., Mckey, D. & Rowe, N.P. 2009. Developmental plasticity and biomechanics of treelets and lianas in *Manihot* aff. *quinquepartita* (Euphorbiaceae): A branch-angle climber of French Guiana. Annals of Botany 103,1249–59.

Obaton, M. 1960. Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique occidentale. Masson & Cie, Paris.

Odum, E. P. 1988. Ecologia. Rio de Janeiro, Brasil.

Olmstead, R.G., Zjhra, M.L., Lohmann, L.G., Grose, S.O. & Eckert, A.J. 2009. A molecular phylogeny and classification of Bignoniaceae. American Journal of Botany 96, 1731-1743.

Pace, M. R., Lohmann, L. G., Angyalossy, V. 2009. The rise and evolution of the cambial variant in Bignonieae (Bignoniaceae). Evolution & Development 11, 465-479.

Pace, M.R., Lohmann, L.G. & Angyalossy, V. 2011. Evolution of disparity between the regular and variant phloem in Bignonieae (Bignoniaceae). American Journal of Botany 98, 602-618.

Pfeiffer, H.1926. Das abnorme Dickenwachstum. In: K Linsbauer editor, Hanbuch der Pflanzenanatomie. Borntraeger, Berlin.

Phillips, O.L., Vásquez, M.R., Arroyo, L., Baker, T.R., Killeen, T., Lewis, S., Malhi, Y., Monteagudo, M.A., Neill, D., Núñez, P.V., Alexiades, M., Cerón, C., DI Fiore, A., Erwin, T., Jardim, A., Palacios, W., Saldias, M. & Vinceti, B. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature*, 418, 770-774.

Putz, F. E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, *65*, 1713-1724.

Putz, F.E. 2012. Vine Ecology. ecology.info 24. http://www.ecology.info/vines.htm.

Rowe, N., Isnard, S. & Speck, T. 2004. Diversity of mechanical architectures in climbing plants: an evolutionary perspective. Journal of Plant Growth Regulation 23, 108-128.

Schenck, H. 1892. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. I. Beiträge zur Biologie der Lianen. In:Botanische Mittheilungen aus den Tropen. Jena (Germany). Verlag von Gustav Fischer.

Schenck, H. 1893. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. II. Beiträge zur Anatomie der Lianen. In Botanische Mittheilungen aus den Tropen. Jena (Germany). Verlag von Gustav Fischer.

Schnitzer, S.A. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. The American Naturalist 166, 262-276

Schnitzer, S. A. 2015. Increasing liana abundance in Neotropical forests: causes and consequences. Pages 451–464 in S. A. Schnitzer, F. Bongers, R. J. Burnham, F. E. Putz, editors. The ecology of lianas. Oxford University Press, Oxford, UK.

Schnitzer, S.A. & Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their rolein forests. Trends in Ecology & Evolution 17, 223–230.

Schnitzer, M.E. & Bongers, F. 2011. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. Ecology Letters 14, 397–406.

Schnitzer, S. A. & Carson, W. P. 2010. Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecology letters*, *13*, 849-857.

Schnitzer, S. A., Mangan, S. A., Dalling, J. W., Baldeck, C. A., Hubbell, S. P., Ledo, A., ... & Hernandez, A. 2012. Liana abundance, diversity, and distribution on Barro Colorado Island, Panama. *PloS one*, 7, e52114.

Speck, T., Rowe, N.P. 1999. A quantitative approach for analytically defining growth form and habit in living and fossil plants. Pages 447–479 in: Kurmann MH, Hemsley AR, editors. The evolution of plant architecture. Kew, UK: Royal Botanic Gardens.

Sperry, J.S., J.R. Donnelly and M.T. Tyree. 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. Plant Cell Environ. 11, 35–40.

Sperry, J.S, Tyree, M.T. 1988. Mechanism of water-stress induced xylem embolism. Plant Physiology. 88, 581-587.

Sperry, J.S., Meinzer, F.C. e McCulloh, K.A. 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. Plant Cell Environment, 31, 632–645.

Stevens PF. 2009 onwards. Angiosperm Phylogeny Website. Version 9. Available at: http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb.

Tyree, M. T., & Ewers, F. W. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, *119*, 345-360.

van der Sande, M.T., Poorter, L., Schnitzer, S.A. & Markesteijn, L. 2013. Are lianas more drought-tolerant than trees? A test for the role of hydraulic architecture and other stem and leaf traits. *Oecologia*, 172, 961-972.

Villagra, B. L. P. 2008. Diversidade florística e estrutura da comunidade de plantas trepadeiras no Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP, Brasil. PhD Dissertation, Instituto de Botânica, São Paulo.

Watson, L. & Dallwitz, M.J. 1992. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Version: 4th March 2011. http://delta-intkey.com.

Wheeler, J.K., Sperry, J.S., Hacke, U.G. & Hoang, N. 2005. Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. Plant Cell Environ 28, 800–812

Wright, S. J., Calderón, O., Hernández, A. & Paton, S. 2004. Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. *Ecology*, *85*, 484-489.

Yorke, S. R., Schnitzer, S. A., Mascaro, J., Letcher, S. G. & Carson, W. P. 2013. Increasing Liana Abundance and Basal Area in a Tropical Forest: The Contribution of Long-distance Clonal Colonization. *Biotropica*, *45*, 317-324.

Zanne, A.E., Tank, D.C., Cornwell, W.K., Eastman, J.M., Smith, S.A., FitzJohn, R.G., McGlinn, D.J., O'Meara, B.C., Moles, A.T., Reich, P.B., Royer, D.L., Soltis, D.E., Stevens, P.F., Westoby, M.,

Wright, I.J., Aarssen, L., Bertin, R.I., Calaminus, A., Govaerts, R., Hemmings, F., Leishman, M.R., Oleksyn, J., Soltis, P.S., Swenson, N.G., Warman, L., Beaulieu, J.M. & Ordonez, A. 2014. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments, Nature 506, 89–92.

Zimmermann, M. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer, Berlin.

Zhu, S.D. & Cao, K.F. 2009. Hydraulic properties and photosynthetic rates in co-occurring lianas and trees in a seasonal tropical rainforest in Southwestern China. Plant Ecology, 204,295–304.

Capítulo 1

Local dynamics maintain the overall liana density and biomass across the landscape in a central Amazonian forest

* *Esta seção contou com a colaboração dos pesquisadores. Anselmo Nogueira, Flavia Regina Capellotto Costa & Carolina V. Castilho*

RESUMO

Questões: As lianas estão aumentando em densidade e biomassa na Amazônia central ao longo de 10 anos conforme as expectativas de parte da literatura recente? Como as taxas de mortalidade e recrutamento afetam as mudanças de densidade e biomassa das lianas? Como muda a dinâmica local das lianas (densidade, biomassa, mortalidade, recrutamento e incremento diamétrico) ao longo do gradiente de Height Above the Nearest Drainage (HAND) e de mortalidade de arvores?

Local: Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazônia, Brasil.

Métodos: Dados foram coletados em 30 parcelas permanentes de 1 ha de uma floresta não perturbada na Amazônia central, após 10 o primeiro censo com métodos idênticos de coleta. Todas as lianas enraizadas dentro de cada parcela foram medidas ($D \geq 1$ cm de diâmetro) a 1.3 m do enraizamento. Estimamos a mudança da densidade e biomassa acima do solo, as taxas de mortalidade, recrutamento e incremento diamétrico. O gradiente de HAND (*Height Above the Nearest Drainage*) e de mortalidade de árvores (≥ 10 cm de diâmetro) foram usadas como preditores da dinâmica local.

Resultados: Em média não houve mudança na densidade e biomassa de lianas ao longo de 10 anos na escala da paisagem (considerando todos as parcelas). Localmente, as parcelas que diminuíram a densidade de lianas estiveram relacionados com menor taxa de recrutamento e maior mortalidade, assim como as áreas de maior HAND e menor mortalidade de arvores. O inverso (aumento da densidade de lianas) também ocorreu em um número menor de parcelas. A taxa de mortalidade de lianas teve uma distribuição uniforme ao longo do gradiente HAND e de mortalidade de arvores na Reserva Ducke. Já a taxa de recrutamento foi maior em áreas de menor HAND, o que gerou um saldo levemente positivo na densidade de lianas nessas áreas, em oposição às parcelas localizadas em áreas com maior HAND.

Conclusões: A densidade e biomassa de lianas não está aumentando ao longo do tempo e parcelas com mudanças negativas balanceiam parcelas com mudanças positivas, resultando em ausência de mudança na paisagem. Apesar da mortalidade de lianas ser uniforme na paisagem, o recrutamento não é uniformemente distribuído, e foi maior em áreas de menor HAND (entende-se como áreas mais próximas aos cursos d'água), sugerindo que fatores locais e não mudanças globais são responsáveis pela dinâmica de lianas.

Palavras-chave: abundância de lianas, "*vines*", ecologia de trepadeiras, biomassa seca, recrutamento de lianas, mortalidade de lianas, mortalidade de árvores

* This section had contribuition of Drs. *Anselmo Nogueira, Flavia Regina Capellotto Costa, Carolina V. Castilho & Veronica Angyalossy*

ABSTRACT

Question: Have liana density and biomass increased in central Amazonia over the last 10 years, as most recent literature has suggested? How mortality and recruiting rates can explain changes in liana density and biomass? How the local liana dynamics (density, biomass, mortality, recruiting, and diametric increment) changes across tree mortality and hidro-edaphic gradients?

Location: Adolpho Ducke Forest Reserve, Amazonas, Brazil.

Methods: Data were collected from 30 1-ha permanent plots in an undisturbed old-growth rainforest in central Amazonia, 10 years after the first census, with identical standard methods. We measured all lianas with diameters above 1 cm rooted within the plots, 1.3 cm above their rooting point. We estimated above ground density and biomass changes, mortality rate, recruitment, and diameter increment. HAND (Height Above the Nearest Drainage), a proxy for water availability and soil conditions, and tree mortality (diameter ≥ 10 cm) gradients were used as predictors of liana's local dynamics.

Results: On average there was no change in density and biomass over the last 10 years at the landscape scale, i.e., considering all plots distributed over 6 x 6 km. Locally, liana density decreased in plots with lower recruitment and higher mortality rates.. Increases in liana density has also occurred, but in fewer plots which were in lower altitudes, vertically close from the water-table, and had higher tree mortality. These were mostly associated to recruitment rates being higher in low altitude areas close to the water-table, which resulted in a slightly positive balance in liana density in those areas. The mortality rate was not associated to either HAND or tree mortality gradients, being uniformly distributed across Ducke Reserve.

Conclusion: On average, liana density and biomass are not increasing over time; plots with a positive increment compensate those with negative increment, resulting in a null change at the landscape scale. Although liana mortality was uniform across the landscape, recruitment is not uniformly distributed, and was higher in low altitude areas close to the water-table, suggesting that local factors and not global changes are responsible for liana dynamics.

KEY-WORDS: liana abundance, vines, climbing ecology, aboveground biomass, liana recruitment, liana mortality, tree mortality.

INTROCUCTION

Lianas are key elements to understand tropical forest dynamics, given their potential to affect trees and therefore the carbon balance (Schnitzer & Bongers 2002, 2011). In the last decades, an increase in liana density and biomass has been reported in several old-growth tropical forests (Western Amazonia, Phillips *et al.* 2002, Foster *et al.* 2008, Guyana: Chave *et al.* 2008, Central America: Wright *et al.* 2004, Ingwell *et al.* 2010, Schnitzer *et al.* 2012, Yorke *et al.* 2013, Central Amazonia: Laurance *et al.* 2014) suggesting this process of change would likely represent a global pattern. Liana increase has been explained by at least three main hypotheses that can, directly or indirectly, operate simultaneously (Schnitzer & Bonger 2011, Schnitzer 2015). The first hypothesis attributes the increase in liana abundance to the increase in frequency and intensity of droughts across the tropics, which in turn would result from global changes. This hypothesis is based on the fact that lianas were shown to assimilate more carbon and undergo less water stress than trees under dry conditions (Cai *et al.* 2009). The second hypothesis suggests the increase in carbon dioxide in the atmosphere would enhance liana biomass and fecundity under certain ecological conditions (e.g., low luminosity and nutrient poor environments) given their higher competitive capacity when compared to trees (e.g. Granados & Korner 2002, Korner 2009, but these studies consider only three species). The third hypothesis suggests that lianas have increased in abundance as a result of higher levels of disturbance (high tree mortality rates) and the accelerated forest dynamics, which are conditions that would benefit liana growth and establishment (Putz 1984, Schnitzer & Carson 2010). However, contrary to all of the above, other studies in tropical forests of Africa, Asia and temperate forests (USA) did not show any increase in liana density over time (Londré & Schnitzer 2006, Lü *et al.* 2009, Tang *et al.* 2011) or even showed a decline in density (Caballé & Martin 2001, Ewango 2010, Thomas *et al.* 2015, Bongers & Ewango 2015). Hence, there is not a consensual set of evidences corroborating the increase in lianas as a global phenomenon. In addition, it is likely that the decrease or increase in lianas registered in some tropical sites is simply a local response to perturbations preceding the onset of those studies (Yorke *et al.* 2013, Bongers & Ewango 2015). Indeed, studies considering liana dynamics over a long timeframe have been rare and at present they still cover a too short span (45 years for the longest study including lianas in the temperate region, Londré & Schnitzer 2006) to enable a critical evaluation of this alternative hypothesis. In conclusion, liana dynamics could be determined simply by local rather than global changes in climate or CO_2 levels. If that is the case, we would not expect an increase in liana density at broader scales, for instance, when a large set of plots systematically distributed across the landscape is considered, since local negative changes would compensate the positive changes.

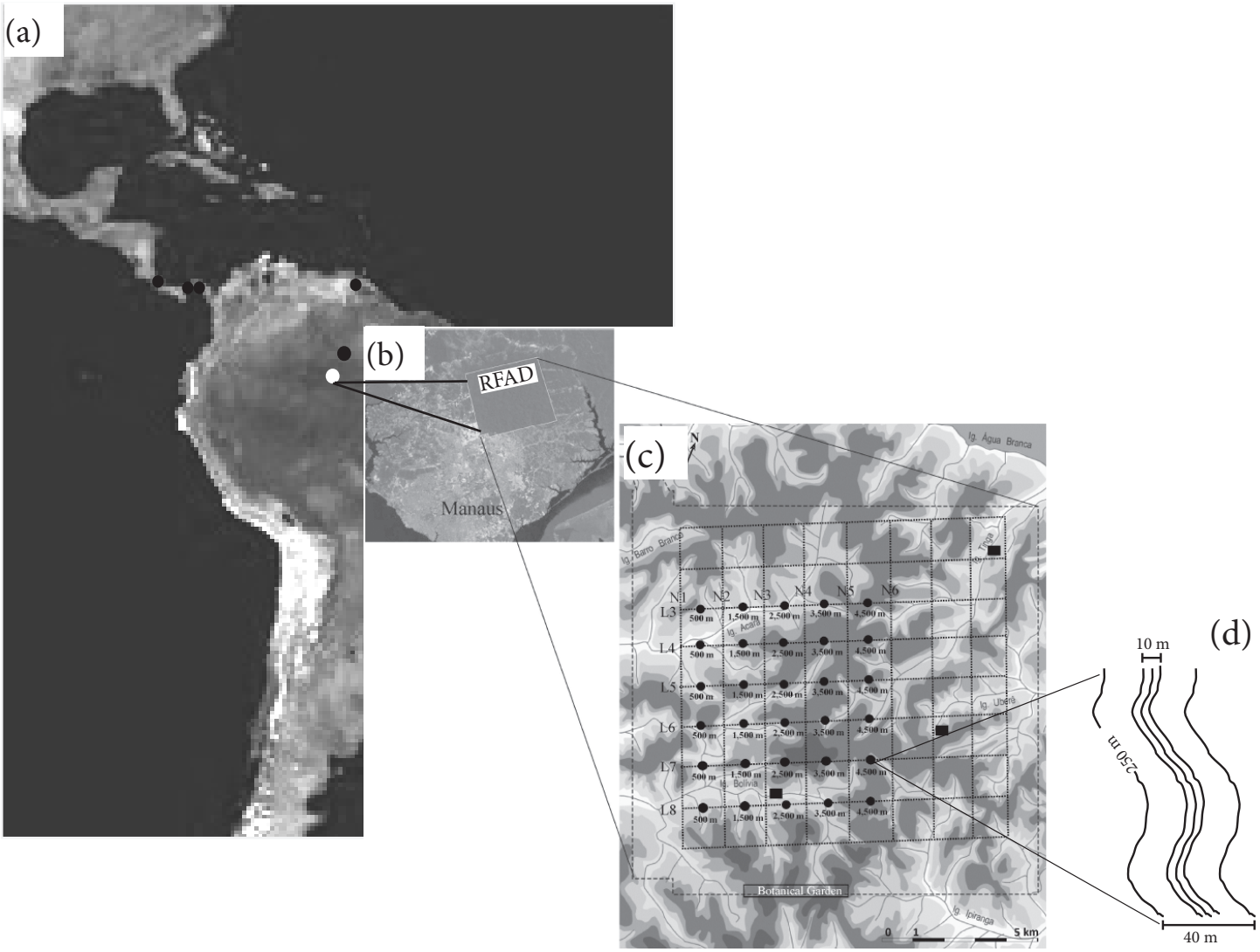
Recently, an increase in liana density has been recorded (ca. 1% per year per ha) in Central Amazonia (Laurance *et al.* 2014), in an area located approximately 80 km north from Manaus (Amazonas, Brazil), the most populous city in the middle of the Amazon rainforest. Ducke Reserve, which has the same geomorphology and soils, is located approximately 30 km north from Manaus. We have monitored this reserve with permanent plots in the same timeframe and period of the previous study, something that offered us the unique opportunity to evaluate the reach and generality of those results. Here, we evaluate liana density and biomass dynamics, mortality, recruitment, and diametric increase in Central Amazonia between 2004 and 2014, and we evaluate whether this dynamics is associated to Height Above Nearest Drainage (HAND, a proxy for topography and soil hydrology) and tree mortality gradients. Our experimental design includes a high variation of HAND conditions between plots. Topography and soil hydrology have been shown to regulate several aspects of forest structure and dynamics (Clark *et al.* 1999, Costa & Magnusson 2005, Castilho *et al.* 2006), and could be the underlying cause of variation in liana dynamics. A biased distribution of samples in relation to topography could be the cause of increase or decrease trends in previous studies.

We address the following questions: Have liana density and biomass increased in central Amazonia over the last 10 years, as a parcel of the most recent literature has suggested? How mortality and recruiting rates explain changes in liana density and biomass? How the local liana dynamics (density, biomass, mortality, recruiting, and diametric increment) changes across the gradients of Height Above the Nearest Drainage (HAND) and tree mortality?

METHODS

Study site and plot distribution

Our study was carried out in the Adolpho Ducke Forest Reserve, hereafter Ducke Reserve (Fig. 1), managed by the National Institute of Amazonian Research (INPA, Portuguese acronym), located 26 km away from Manaus (2° 55' S, 59° 59' W), in the State of Amazonas. The mean monthly temperature at around 26°C and is stable throughout the year (Marques-Filho *et al.* 1981). The mean annual humidity was of 84% and mean annual precipitation was of 2,300 mm, with two marked seasons, a rainy season from October to June and a dry season from July to September with usually less than 100 mm(Marques-Filho *et al.* 1981). . Ducke Reserve cover 10,000 ha (10 km x 10 km) of *Terra Firme* moist tropical forest, with closed canopy 30 to 35 m, emergent trees up to 50 m high, and low light levels in the understory (Guillaumet & Kahn 1982, Ribeiro *et al.* 1999). The soils cover a continuum from clayey latosols in the highest flat plateaus, with increasing sand on slopes until turning into pure sand on valley bottoms (Chauvel *et al.* 1987, Mertens 2004).



(e)

Study	Location	Temporal scale (years)	Geografic scale		Diameter inclusion	Number total of lianas for hectare (data scaled for ha)	Magnitute of gain or loss	Annual rate of change (n° stem.ha^{-1})				Potential problem with temperal pattern estimated
			extend	grain				(D>1cm)	(D>2cm)	(D>5cm)	(D>10cm)	
Our study	Amazonia, 26Km of Manaus, Brazil (1)	2004- 2014 (10)	30 plots	0.25ha 1ha	(D_{stem}> 1 cm) (D_{stem}> 5 cm)	650.7 (± 272.4)	No change	-5.07	0.97	-0.45	0.08	
Laurance et al 2014	Amazonia, 70Km of Manaus, Brazil (2)	1999- 2012 (14)	36plots	1ha	(D_{stem}> 2 cm)	376 (± 107)	Lianas density increased ~1% annually (14.8% in all time)		3.97			Spatial continuous plots
Yorke et al 2013	La Selva Biological Station, Costa Rica (3)	1999- 2007 (9)	6 plots	0.086ha	(D_{stem}> 1 cm)	817 (± ?)	Lianas density increased ~14% in old-growth forest primari	0.57				Few plots and small sampled area
Schnitzer et al 2012	BCI, Panama (4)	1979-2007 (27)	10plots randomic (1 census) and 500 plots continuos (2 census)	0.1ha	(D_{stem}> 1 cm) (D_{stem}> 5 cm)	773 (± ?)	Lianas density increased ~75% (Dstem > 1cm) and 140% (Dstem>5cm)	20.57		2.1		Spatial variation between censuses and spatial continuous plots
Chave et al 2008	Nouragues Biological Station, French Guiana (5)	1992- 2002 (10)	2 plots	10ha and 12ha	(D_{stem}> 10 cm)	15.6 (± ?)	Lianas density increased ~1.8%				0.034	Just two big plots and only large lianas included
Phillips et al 2002	Central & South America (6)	1979- 2002 (23)	47 plots	1ha	(D_{stem}>10cm)	9.9*	Lianas density increased ~1.7-4.6% (relative to trees)				0.22	Only large lianas included

Figure 1. (a) Location of the sites with liana dynamics studies in the Neotropical region, black circles are sites where lianas increased in abundance and the white circle is Ducke Reserve (RFAD). (b) Location of Ducke Reserve in relation to Manaus. (c) The system of trails within Ducke Reserve, black dots indicate the position of the permanent monitoring plots. Topography is indicated by the gray scale, dark gray for high altitudes grading to white in the valleys (modified from Oliveira et al. 2009). In (d) the design of plots (250 x 40 m), following the terrain contour line, and showing the strip (250 x 10 m) used for small lianas (stem diameter of 1 to 4.9). (e) Table comparing studies of liana dynamics in the Neotropical zone.

Our liana inventory was conducted in 30 permanent plots systematically distributed across 30 km² of the Reserve, and spaning a range of altitudes from 39 to 140 m (Ribeiro *et al.* 1999) (Fig. 1c). Each plot is at least 1 km from another, each plot is 250 m long and 40 m wide and follow the altitudinal contour (Fig. 1d, for further details on design see Magnusson *et al.* 2005 and Costa & Magnusson 2010). This sampling design aimed to reduce the internal variation in the hydroedaphic features of each plot, and yet maximize the differences among plots (Costa & Magnusson 2010).

Liana sampling

Large lianas, with diameter ≥ 5 cm were sampled in 1 ha per plot (250 x 40m). Smaller lianas (1 cm ≤ D ≤ 4.9cm) were subsampled within each plot in an area of 0.25 ha (250 x 10m). All liana stems rooted within plots were marked and measured in a first census carried between 2004-2005 (Nogueira *et al.* 2011) and re-measured in 2014. Diameter measurements were made at 1.3 m from the rooting point, following the stem contour (Gerwing *et al.* 2006). We did not distinguish genetic individuals that might be connected underground, but instead consider each stem as an individual in the calculations. In both sampling periods (2004-2005 and 2014), we followed the protocol of Gerwing *et al.* (2006) for lianas with asymmetrical, non-cylindrical stems, using the equation (1): $D = \sqrt{Smin\ x\ S\ max}$; in which *Smin* and *Smax* are the minimum and maximum diameter, respectively.

Liana assemblage and temporal dynamic descriptors

For each plot and the overall landscape we calculated: density (stem.ha^{-1}), biomass (kg.ha^{-1}), annual rate of density change (stem.ha^{-1}.year^{-1}), annual rate of biomass change (kg .ha^{-1}.year $^{-1}$), mortality rate (%.year^{-1}), recruitment rate (%.year^{-1}) and the periodic annual diameter increment (mm.year^{-1}). For small lianas (1cm ≤ D ≤ 4.9cm) sampled within 0.25ha, we standardized the descriptors for the 1 ha area of the plot to be comparable to large lianas sampled in the full 1ha.

Liana density describes the number of liana stems per area (here 1 ha). Annual rate of density change was calculated dividing the difference in stem numbers between censuses by the exact time interval between censuses for each plot. To obtain the annual rate of biomass change we initially estimated the aboveground dry biomass (AGBM) in kilograms using allometric models described in Equation 2 (Schnitzer *et al.* 2006) in which the diameter (*D*) used was 130 cm from the rooting point.

$$AGBM = exp[-1.484 + 2.657\ ln(D)] \quad (2)$$

Annual rate of biomass change was then calculated as the biomass difference between censuses divided by the time interval.

Annual absolute liana mortality was calculated as the number of dead stems per plot (1ha) divided by the time interval between the censuses in years, while annual mortality rate was calculated according to the logarithmic model (Sheil *et al.* 1995; Equation 3):

$$M = \{1 - [1 - ((\mathrm{No} - \mathrm{N1})/\mathrm{No})^{1/\Delta t}]\} \times 100 \quad (3)$$

M = annual mortality rate (%.year^{-1})
N_o= initial number of stems
N_1= number of stems in the second census
Δt= time interval between censuses, in years

Annual absolute recruitment was calculated as the number of recruited stems per plot (1 ha) divided by the time interval in years between censuses, while the annual recruitment rate was calculated according to Sheil *et al.* 1996 (Equation 4):

$$R = \{1 - \left[1 - \frac{r}{N_t}\right]^{\frac{1}{\Delta t}}\} \, x \, 100 \quad (4)$$

R= annual recruitment rate (%.year^{-1})
N_t= total number of stems measured in the second census
r = number of newly recruited stems
Δt = time interval between censuses

Periodic annual diameter increment ($PI_{diameter}$ = mm . year $^{-1}$) was calculated according to Roik *et al.* 2012 (Equation 5):

$$\mathrm{PI}_{diameter} = (d_f - d_i) \, / \, \Delta \, \mathrm{t} \quad (5)$$

d_f = final diameter
d_i = initial diameter
Δ t = timeframe

All the descriptors above were calculated for the diametric classes of 1-1.9cm, 2-4.9cm, 5-9.9cm, 10-19.9cm and >20cm. Mortality and recruitment rates for lianas of D =10-19.9 cm and > 20 cm were not calculated since for these classes there was not enough stems (minimum of 20) at the first census, what could inflate the mortality and recruitment rates (Lewis *et al.* 2004).

Variation in HAND and tree mortality gradients

Given that in Central Amazonia several organisms, especially plants, change predictably in response to soil and topography (Castilho *et al.* 2004, Costa *et al.* 2009, Schietti *et al.* 2014), we used the Height Above the Nearest Drainage (HAND) as a variable to represent the hydro-edaphic

gradient. This variable describes the vertical height of each plot in relation to the nearest drainage, which is an indirect estimate of the distance to the water-table, and can be derived from a SRTM-DEM (Rennó *et al.* 2008). Soil texture is highly correlated to HAND at Reserva Ducke, therefore HAND incorporates both soil and hydrology aspects of the topography. High HAND values are associated to plots in high elevation and far from the water-table, with clayey soils, while low HAND values represent plots in lowland areas very close to the water-table, with sandy soils. Additionally, lianas use the trees as support may reduce tree fecundity and growth, and changes in the dynamics of trees can affect that of lianas since lianas usually rely on trees to reach the canopy (Schnitzer & Bongers 2002). Thus, tree mortality estimates per plot were obtained from Castilho *et al.* (2010), using the total number of dead trees with diameter at breast height (DBH) higher than 10 cm over the course of 9 years (tree censuses undertaken in 2000 and 2009). This data was collected in the same permanent plots in which we sampled lianas for the present study. HAND and tree mortality gradients were used to predict the variation of seven descriptors of structure and temporal dynamics of the liana assemblage.

Statistical analyses

To estimate whether liana density and biomass changed over the course of 10 years, we compared the averages of liana density and biomass between the two censuses: 2004-2005 (Nogueira *et al.* 2011) and 2014 (the present work), using paired t-tests for each descriptor. We also carried multiple linear regressions (OLS, ordinary least square) to test the relationship between liana density and biomass in 2014, annual density and biomass change with annual recruitment and mortality rates. Normality and variance homogeneity were checked. When any of these assumptions was violated, we repeated the multiple regression analysis by permutation (Wheeler 2010) and the results are available in Supplementary Materials (Appendix S1). We also carried ordinary regression analysis (OLS) to test the relationship between liana assemblage descriptors with (1) HAND, and (2) tree mortality gradients (DBH > 10 cm) between 2000 and 2009. In this case we did not use multiple regressions given the positive correlation between HAND and tree mortality (Appendix S2). We also repeated the ordinary regression analysis by permutation (Wheeler 2010) and results are available as Supplementary Materials (Appendix S3).

RESULTS

Density and Biomass changes

We registered 8,166 liana stems in the 30 permanent plots of the Ducke Reserve in the census of 2004-2005, and 8,122 stems in the same plots in 2014, a reduction of 0.5% in the total number of stems with a diameter above 1 cm.

The mean density of lianas with stems > 1 cm decreased 51 stem. ha^{-1} between 2004-2005 to 2014 and the annual rate of density change was of -5.07 (± 16.1) stem. ha^{-1}.year $^{-1}$ (Table 1). If we consider only the lianas with stems above 2 cm, 5 cm or 10 cm the annual rate of density change has value near zero (0.91, -0.45 and 0.08 stem. ha^{-1}.year $^{-1}$, respectively). The higher density encountered among the censuses refers to the smaller diametric class (1 to 1.9 cm) and on average, this class experienced the higher absolute reduction, from 389 to 330 stems.ha^{-1}, corresponding to 15% of the stems per hectare (Fig. 2a). Lianas with stem diameters between 2 to 4.9, 5 to 9.9 and 10 to 19.9 cm had moderate change in density, 6.4, -9.7 and 10.2 %, respectively (Fig. 2a).

The mean biomass for lianas with stem diameters > 1 cm per hectare was 4,611 kg (± 1,583) in 2004 and 4,972 kg (± 1,762) in 2014, an increase of 6.52 %. The annual rate of biomass change for lianas with stem diameter > 1 cm was of 38.7 (± 111.1) kg.ha^{-1}.year $^{-1}$ (Table 1). As maiores mudanças de biomassa ocorreram nas classes 10 to 19.9 cm or above 20 cm com aumento de 12.9% e 52.4%, respectivamente (Fig. 2b).

Recruitment, mortality and diametric increase

The annual recruitment rate per hectare was 4.76 (± 2.12) %.$year^{-1}$ and the annual mortality rate was 5.23 (± 1.81) %.$year^{-1}$ (Table 1). Annual recruitment rate was higher in the smaller diametric classes (1-1.9 cm and 2-4.9 cm) when compared to the next higher class, 5-9.9 cm. Annual mortality rate was similar in all diametric classes, being slightly higher in the smallest diametric class (1-1.9 cm) (Table1).

Periodic mean annual diametric increase per hectare was of 0.56 mm.$year^{-1}$ (± 0.30). Lianas with stem diameter between 1-1.9 cm had the smallest periodic diametric increase, 0.37 mm.$year^{-1}$ (± 0.17). Lianas with stem diameters above 20 cm had on average the highest increment (8.03 ± 7.80 mm.ano^{-1}), but this value reflects the diametric increase of two out of the four lianas that survived since the last census in 2004, with increments of 2.51 and 13.55 mm.$year^{-1}$ (Table 1).

Table 1. Mean (±sd) values per hectare (n = 30) for the descriptors used to evaluate liana assemblages according to each diametric class.

Descriptors	unit	1- 1.9 cm	2 - 4.9 cm	5 - 9.9 cm	10 - 19.9 cm	> 20 cm	Total
Density 2004-05	(stem.ha^{-1})	389.3 (±180.8)	199.8 (±102.3)	54.9 (±18.7)	6.4 (±3.3)	0.13 (±0.34)	650.7 (±272.4)
Density 2014	(stem.ha^{-1})	330.8 (±141.2)	212.6 (±117.4)	49.5 (±17.2)	7.1 (±3.2)	0.3 (±0.59)	600.5 (±252)
Density change	(stem.ha^{-1}.year^{-1})	-6.04 (±12.62)	1.45 (±6.09)	-0.57 (±1.12)	0.07 (±0.24)	0.01 (±0.04)	-5.07 (±16.16)
Dry biomass 2004-05	(kg.ha^{-1})	216.7 (±104.0)	962.6 (±483.8)	1994.8 (±669)	1294.4 (±745)	1071.5 (±255)	4611.6 (±1583)
Dry biomass 2014	(kg.ha^{-1})	202.6 (±85.7)	1022.4 (±541.7)	1906.3 (±685)	1460.2 (±695)	1633.3 (±1281)	4972.7 (±1762)
Change of dry biomass	(kg .ha^{-1}.year $^{-1}$)	-1.41 (±6.57)	6.67 (±29.2)	-9.27 (±42.7)	17.26 (±51.9)	25.52 (±72.38)	38.77 (±111.1)
Recruitment rate	(%.year^{-1})	6.70 (±3.52)	6.78 (±2.66)	4.52 (±1.39)	-	-	4.76 (±2.12)
Mortality rate	(%.year^{-1})	5.69 (±2.15)	4.70 (±2.05)	4.77 (±2.13)	-	-	5.23 (±1.81)
Periodic diameter increase	(mm.year^{-1})	0.37 (±0.17)	0.60 (±0.17)	0.79 (±0.20)	1.14 (±1.72)	8.03 (±7.80)[1]	0.56 (±0.30)

[1] Mean and standard deviation referent to two plots

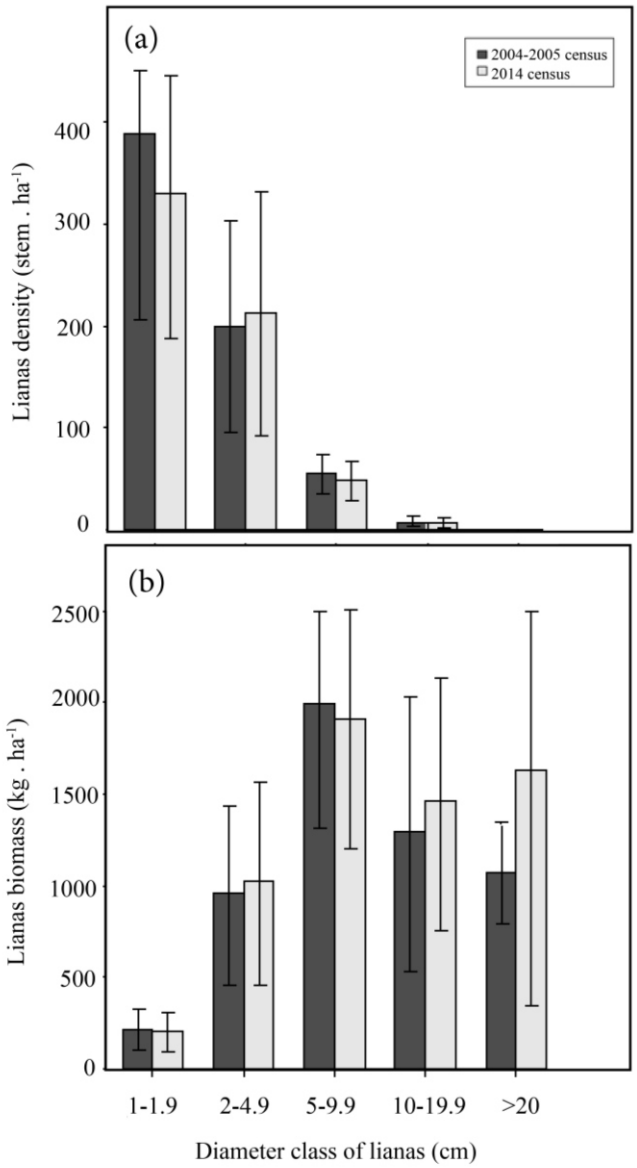


Figure 2. Mean (± SD) of liana density (a) and liana aboveground dry biomass (b), 30 plots (1 ha) in Central Amazonia, separated by diameter classes in the two censuses, that of 2004 to 2005 (n = 18.015) and that of 2014 (n = 19.522).

Density and biomass are not changing at the landscape scale

Considering all plots analyzed, on average there has been no change in liana density between the two censuses at a landscape scale, for lianas with stems above 1 cm (t_{paired} = 1.80, df = 29, P = 0.08), stems above 2 cm (t_{paired} = -0.72, df = 29, P = 0.47) and those with stem diameter > 10 cm (t_{paired} = -1.95, df = 29, P = 0.06). Considering lianas with stem diameters > 5 cm there has been a decrease in density (t_{paired} = 2.20, df = 29, P = 0.03). Including the smallest size class (all lianas above 1cm diameter) the trend is slightly negative (Fig 3a), but not significantly different from zero. Within the 30 plots analyzed, 13 experienced an increase in density and the remaining 17 experienced a decrease in density (Fig.3 a-b).

Similarly, there has been no change in mean liana biomass between the two censuses at a landscape scale, both if we consider lianas with stem diameters above 1 cm (t_{paired} = - 1.92, df = 29, P = 0.06) and those with stem diameters above 2 cm (t_{paired} = - 2.01, df = 29, P = 0.052). Both trends are of a slight decrease in biomass, although not significant or only marginally significant. From the 30 plots analyzed, 23 experienced an increase in biomass and the remaining 7 experienced a decrease (Fig.3 c-d). From those plots increasing in biomass, only two are responsible for 50% of the increasing tendency, while all others are very close to the 1.1 line of no-change (Fig.3 c-d).

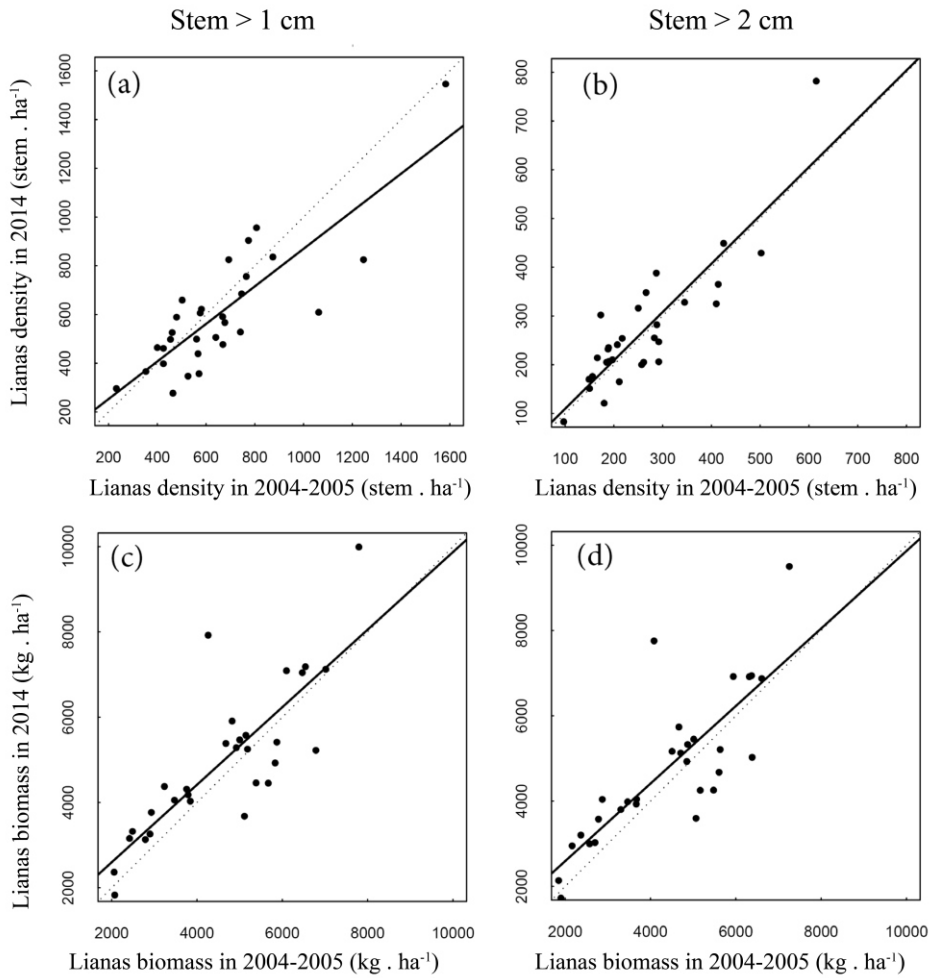


Figure 3. Comparison between liana density (a) and aboveground biomass (b) between the censuses of 2004-2005 and 2014 in 30 plots (1 hectare) in central Amazonia. Black dashed line represents the relationship of Y = X in a scenario of no change in liana density, while the continuous line is the linear regression line of liana density between the two censuses. In (a) and (c) are the lianas with stem diameters above 1 cm and in (b) and (d) are the lianas with stem diameters above 2 cm.

Density and biomass dynamic local scale: recruitment and mortality

The annual recruitment rate mean per hectare (4.76%. year^{-1}) was smaller than the mortality rate (5.23%. year^{-1}) (Table 1), which determined a slight decrease in liana density when all plots were considered, although this decrease was not statistically significant. Locally, plots in which the mortality rate was higher than recruitment experienced a decrease in density between censuses, while plots where the recruitment rates were higher than mortality experienced an increase in both density and biomass (see the positive relationship between the annual rate of density change and recruitment, but negative relationship with mortality rate in Appendix S5; Table 2).

In 2014, liana density was negatively correlated with mortality rate, but not with recruitment rate (Table 2). Such data indicate that plots with higher liana density over the course of 10 years

had lower mortality rate per hectare and that liana density did not varied with recruitment rate. Liana dry biomass did not vary with recruitment and mortality rates (Table 2). On the other hand, annual rate of biomass change was negatively correlated with mortality (Table 2), so areas with lower mortality increased in biomass.

Table 2. Standardized multiple linear regressions coefficients (β ± sd) between liana assemblage descriptors and annual recruitment and mortality rates. Significant coefficient shown in bold P ≤ 0.05.

	Recruitment	Mortality	General results		
	β ± sd	β ± sd	$F_{(2,27)}$	R^2	*P*
Liana density 2014	-0.14 ± 0.18	**-0.41 ± 0.18**	2.74	0.16	0.082
Annual rate of density change	**0.79 ± 0.006**	**-0.76 ± 0.006**	116.6	0.89	5.1e-14
Liana dry biomass 2014	0.01 ± 0.19	-0.19 ± 0.19	0.53	0.03	0.590
Annual rate of biomass change	0.01 ± 0.16	**-0.57 ± 0.16**	6.58	0.32	0.004

Liana density and biomass dynamics: HAND and tree mortality gradients

Height Above the Nearest Drainage (HAND) and tree mortality gradients were correlated (Appendix S2), and both explain liana dynamic differences locally, i.e., among plots. There was no change in liana density (positive density changes close to zero) in areas of lower HAND (closer to the water-table) and higher mean tree mortality, while areas far from the water-table and lower tree mortality experienced a reduction in liana density (Fig. 4a-b; Table 3).

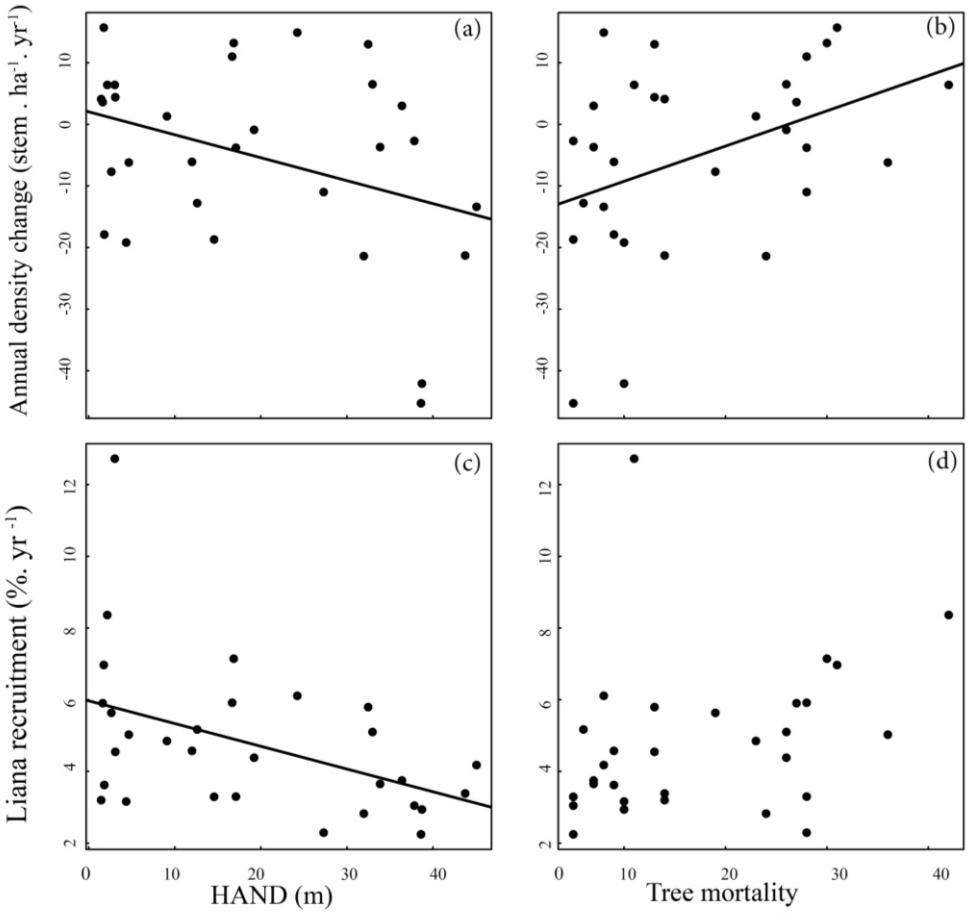


Figure 4. Relationship between liana assemblage descriptors to HAND (Height Above the Nearest Drainage) and tree mortality gradients (total number of dead trees per hectare with DBH > 10 cm over the course of 9 years, data Castilho *et al.* 2010). Trend lines were represented only for significant relationships (P≤ 0.05), check Table 3.

Biomass in 2014 was lower in regions of lower HAND, but was not correlated with tree mortality (Table 3). Annual rate of biomass change between the two censuses did not vary with HAND or tree mortality (Table 3).

Annual rate of recruitment varied with HAND, but not with tree mortality gradient (Fig. 4 c-d, Table 3). The plots with higher recruitment rates were those of lower HAND. Liana mortality rate did not differ along the HAND or tree mortality gradients (Table 2), varying randomly among plots over the landscape. In the same way, diametric increment also did not vary according to either HAND or tree mortality gradients (Table 3).

Table 3. Standardized linear regression coefficients (β ± sd) for liana assemblage descriptors, Height Above the Nearest Drainage (HAND) and tree mortality rates (DBH > 10 cm). Significant coefficient shown in bold P ≤ 0.05.

Liana descriptors	HAND				Tree mortality			
	β ± sd	$F_{(1,28)}$	R^2	*P*	β ± sd	$F_{(1,28)}$	R^2	*P*
Liana density 2014	0.30 ± 0.18	2.82	0.09	0.1	-0.06 ± 0.18	0.13	0.004	0.71
Annual rate of density change	**-0.36 ± 0.17**	4.36	0.13	0.04	**0.39 ± 0.17**	5.26	0.15	0.02
Liana dry biomass 2014	**0.36 ± 0.17**	4.2	0.13	0.04	-0.29 ± 0.18	2.59	0.08	0.11
Annual rate of biomass change	0.05 ± 0.18	0.09	0.003	0.76	0.22 ± 0.18	1.42	0.04	0.24
Recruitment rate	**-0.44 ± 0.16**	6.94	0.19	0.01	0.29 ± 0.18	2.75	0.08	0.1
Mortality rate	-0.09 ± 0.18	0.23	0	0.62	-0.17 ± 0.18	0.87	0.03	0.35
Diameter increase	-0.08 ± 0.18	0.21	0.007	0.64	0.06 ± 0.18	0.11	0.004	0.73

DISCUSSION

Our study shows that lianas are not increasing in either density or biomass over the last 10 years across a forest landscape of 30 km^2 in Central Amazonia. On a local scale, some plots experience positive and other negative changes in liana density, resulting from differences in recruitment and mortality rates related to HAND and tree mortality gradients. Positive changes in liana density are related to plots in which liana recruitment was higher than mortality and plots in the valleys (close to the water-table) which were the areas with higher liana recruitment and tree mortality. Negative changes in liana density are related to plots with liana recruitment was lower than mortality and plots in the plateaus (far to the water-table) with lower liana recruitment and tree mortality. Liana mortality rate is distributed uniformly among plots. The same is true for diametric increment.

Liana density is not changing at a landscape scale

A number of studies in the recent literature have shown that liana density and biomass have been increasing in Neotropical forests in the past years or decades (Phillips *et al.* 2002, Ingwell *et al.* 2010, Schnitzer & Bonger 2011, Schnitzer *et al.* 2012, York *et al.* 2013, Laurance *et al.* 2014). However, our study does not corroborate these previous studies, since here liana density has not increased over the course of 10 years, even if we analyze changes for different size classes (diameters above 1, 2, 5, or 10 cm) to make results comparable with the previous literature. In fact there has

been even a slight decrease in stems (0.5%) over this period, although not statistically significant. Stronger decreases in liana density were recorded for two African forests (Thomas *et al.* 2015, Bongers & Ewango 2015, Ewango *et al.* 2010), and an absence of liana density change was recorded by Londre & Schnitzer (2006) for temperate forests after 45 years.

On a landscape scale, past unknown disturbances may explain momentary increases or decreases in liana density (Yorke et al 2013, Bongers & Ewango 2015). For example, if large disturbances (e.g. severe droughts or blow-downs) happened a little while before any first census, an increase in liana density would be expected on the subsequent censuses. On the contrary, if a given disturbance occurs between two censuses, an abrupt decrease in liana density would be recorded. Forest patterns caused by unknown disturbances are not directly associated to global climatic changes in temperature and carbon dioxide and could diverge substantially between nearby sites. This might be the cause of the divergence between the present study showing no liana density change and the study performed 50 km north in a similar forest showing increase in the density of lianas (1.1% per year) along the last 14 years (Laurance *et al.*, 2014).

In the present study, no significant disturbance was detected at a landscape scale between the censuses (2004/2005-2014) that could determine any abrupt or atypical pattern in the distribution of lianas over time. In areas close to our study site (Ducke Reserve) blow-down events were detected between 1988 and 2000 (Espírito-Santo *et al.* 2014). Therefore, an increase in liana density given the hypothesis of "disturbance before the first census" should be expected, something that was not detected in this study. The hypothesis pointing to an increase in liana density related to the increase in atmospheric carbon dioxide in the past years (Philips *et al.* 2002, Schnitzer *et al.* 2011) seem to have little support for the sum of tropical sites that have available data on liana dynamics, given the heterogeneity in patterns of these sites (increase, decrease or absence of change). Thus, as suggested by Bongers & Ewango (2015), local factors may be more important than the global factors (e.g., increasing carbon dioxide and drought) in determining liana dynamics in different continents or even different forests of the same region.

Local lianas dynamic: mortality and recruitment rate and diametric increase

Liana density and biomass dynamics varied locally in accordance with the annual mortality and recruitment rates. In most plots, mortality rate was higher than recruitment rate, something that reflected on a slight overall decrease in liana density in the balance of all plots across the landscape.

Annual mortality rate was of 5.23%. year^{-1} (absolute mortality ~25 stems.ha^{-1}.year^{-1}) in the site we analyzed (Ducke Reserve, an area of tropical humid forest in Amazonia). This rate is lower than that observed in dry areas of east-central Amazonia (6.78 %.year^{-1} in 3 years; Nepstad *et al.* 2007) and higher than that of humid areas of east-central Amazonia (3.78%. year^{-1} in 3 years, Nepstad *et al.* 2007) and that of Barro Colorado (1.49 %.year^{-1} in 8 years; Putz 1990). In the present work, the annual recrutment rate per hectar for lianas was of 4.76 %.year^{-1}(absolute recruitment ~21 stems.ha^{-1}.year $^{-1}$). This represent the first attempt of measuring this rate for lianas, and so our results cannot be compared with any other studies. There is, however, the study of Yorke *et al.* (2013) that registered the recruitment of 169 stems during 8 years in 6 plots (0.086ha por plot) in an old-growth forest (La Selva Biological Station, Costa Rica). Turning this data into absolute recruitment data, we find 41 stems. ha^{-1}.year $^{-1}$, that corresponds to double the value we found. The small area studied by the authors (total of 0.51ha) might have interfered with this result, indicating an accelerated recruitment dynamics of lianas in La Selva.

However, the rates they present are not standardized, containing different stem diameters and time gaps, impairing adequate comparisons. As mentioned by Lewis *et al.* (2004) mortality and recruitment rates have been debated and the comparison of such rates using different timeframes can lead to erroneous conclusions. Very few works on liana dynamics include recruitment and mortality rates as dynamics descriptors, thus more works including these descriptors are necessary. The periodic mean diametric increase of 0.56 mm.year^{-1} was lower than that encountered by Putz (1990) of 1.4 mm.year^{-1} for 15 taxa of lianas on Barro Colorado Island (Panama), and lower than that encountered by Lieberman *et al.* (unpublished data presented by Ewers *et al.* 1991) of 1.8 mm.year^{-1} for eigtht taxa of liana on La Selva forest. These differences may have been caused by some taxa have very asymmetric stems (lobed or flattened) and the measurement in this case may overestimate diameters values (Ewers *et al.* 1991).

Local topography determine the local liana dynamics

Although we did not observe any change in liana density and biomass at a landscape scale and the annual mortality rate is distributed uniformly in topography (i.e. HAND). Local variation in liana density among plots can be explained by HAND and tree mortality gradients associated with the different recruitment rates within Ducke Reserve. Laurance *et al.* (2014) observed that liana density increased in less inclined areas and with higher tree turnover (mean mortality and recruitment rate of trees). Differently from that, we observed no change or small increases of density in lower areas, closer to water-table (lower HAND values) and with higher tree mortality.

On the other hand, liana density decreased considerably in areas of higher HAND (further away from water-table), which were also the areas with higher liana mortality. Areas of lower HAND are less susceptible to drought stress than areas of higher HAND and the competition for light and space is likely higher. Given that in the higher plateaus of Ducke Reserve liana density is higher than in low areas (Nogueira et al 2011), a lower competition in the low areas would benefit liana establishment and growth, increasing recruitment in these plots. Chen *et al.* (2015) showed that when lianas are under less water stress (wet season) they conduct more sap, have high photosynthetic rates, and higher stomatal conductance. Therefore, lianas growing in wet areas (next to streams) would develop better, favoring higher recruitment, as observed. In addition, areas of lower HAND were also those with higher tree mortality. Similar patterns have been described for other tropical sites, in which an increase in liana density was associated with parts of the forest with higher tree turnover (Schinitzer et al 2012, Laurance et al 2014, Schnitzer 2015), higher luminosity (Putz 1984, DeWalt et al 2015) and more support availability (Nogueira et al 2011).. Desta forma, a topografia (i.e. slopes from the water-table) influencia apenas o recrutamento de lianas e a mortalidade de árvores, contribuindo com mudanças locais na densidade e biomassa de lianas.

Differences between studies, a result of sampling methods?

As mentioned by Schnitzer *et al.* (2006, 2015) different sampling methodologies directly affect estimates of liana density and diversity, and we concur with that standardization is fundamental in liana density studies. Gerwing *et al.* (2006) and Schnitzer *et al.* (2008) proposed methodologies to standardize liana measurements and provide a protocol allowing comparability along time and between areas.

Comparing our study, that did not change in density even considering different stem diameters, with studies that observed liana density increase in Neotropical forests, a methodological difference becomes evident (Fig.1e). The first studies on liana density (Phillips *et al.* 2002, Chave *et al.* 2008) used only stems with diameters above 10 cm, pointing to an increase in the number of lianas over time, however numerically low 0.2 e 0.03 stem.ha^{-1}.years^{-1}. As shown in our results and in Laurance et al (2014), bigger values for liana density (around 90% of all lianas) are in the smallest classes of diameters (1-4.9 cm). Studies that consider only stems with diameters above 5 cm might be overestimating the lianas found in the forests, and thus should be interpreted with caution.

Schnitzer's *et al.* (2012) study included lianas with stem diameters > 1 cm and has also observed an increase in liana density with an average of 20.5 stem.ha^{-1}.year^{-1} (D > 1 cm) and 2.1 stem.ha^{-1}.year^{-1} (D > 5 cm). However, the first census used in this study was based on data from Putz (1984) for a total area of 1 ha (10 random plots of 0.1ha), while the second census used an

area of 50 ha (500 plot of 0.1ha continuum), including the plots of the first census. In this specific case, changes in liana density may include an estimation error, since temporal variation (30 years between censuses) gets mixed and may be confused with spatial variation (from 1ha to 50 ha).

Yorke *et al.* (2013) used lianas with stem diameter > 1 cm in 6 plots, with each plot having only 0.086 ha, registering an increase in liana density of 0.57 stem.ha^{-1}.year^{-1}. Nevertheless, the sampled area was really small (only 0.51 hectare) and the registered increase might have been influenced by the restricted sampling area. Sample plots small (0.1ha) are not good to describe patterns in the landscape (Groom 2014) and decrease in power to detect some specified minimum difference (Elzinga *et al.* 1998).

Laurance *et al.* (2014) sampled liana stems > 2 cm in 36 plots of 1 ha each, in Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP), and similarly registered an increase in liana density of about 3.97 stem.ha^{-1}.years^{-1}. As mentioned by Nogueira *et al.* (2015), the 36 plots in BDFFP, only 18 plots have a sample independence between plots (i.e. plots with a minimum distance of 350 meters from each other), some of the sampled plots were continuous in the landscape and yet were considered true replicates (Fig. 1e). Placing plots for monitoring by systematically and regularly spacing plots assures good distribution and uniform coverage of the target population and so not limitations in statistical analysis because units in the sample are independent of one another (Elzinga *et al.* 1998). Laurance *et al.* (2014), may have oversampled the region with the greatest change in density of lianas.

In summary the lianoid diametric class included and size and shape (systematically) sampled area are important factors that should be considered when comparing different studies, because different patterns emerge at different scales of investigation (Turner *et al.* 2001).

CONCLUSION

In our study it was possible to detect local changes in liana density and biomass connected to differences in mortality and recruitment rates along gradients of HAND and tree mortality. At the landscape scale, however, positive and negative changes cancel out, resulting in no change of density and biomass of the liana assemblage at the Ducke Reserve on the course of the last 10 years. Considering the different trends of liana dynamics in different tropical sites, there is no clear evidence of a possible global pattern of liana increase over time, and it is still early to conclude that this tendency exist, even if we consider Neotropical forests alone.

Ecological factors at a narrower geographical scale and methodological variations among studied sites, such as the inclusion criteria (e.g., thin lianas in general have higher mortality rates than the thick ones) and the spatial arrangement of sampling units at the landscape (e.g., liana dynamics is distinct among different habitats of the same region) may be enough to explain at least

partially a pattern of increase, absence of change, or even decrease in liana density among different tropical sites. In addition to better standardization and systematization of sampling methods, in the future it will be fundamental to know the role of vital rates (mortality and recruitment) on dynamics. Also, it will be critical to better understand the different functional features (hydraulic architecture, biomechanics and regeneration) that directly influence the vital rates of each species of liana in particular. This will require a large investment and attention in species identification, which eventually will play a key role on the patterns of change or in the absence of change in liana density in tropical forests.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank the São Paulo Research Foundation (FAPESP, 2013/10679-0) and the Brazilian Long Term Ecological Research Program (PELD, CNPq Processo 403764/2012-2) for financial support, and all the staff at the Botany Department of the University of São Paulo (Brazil) and the staff off Department of Reserves (DSER) of the National Institute for Amazonian Research (INPA) for logistical suport. We are grateful to everyone involved the fieldwork, KM Da Silva, JTA Junior, VJ Carvalho and LS Resende.

SUPPORTING INFORMATION IN APPENDIX

TABLE S1. Multiple linear regression coefficients by randomization (β) relating the liana assemblage descriptors with annual recruitment and mortality rates. Liana density (stem . ha^{-1}), annual rate of density change (Stem . ha^{-1} . $year^{-1}$), liana dry biomass (Kg . ha^{-1}), annual rate of biomass change (Kg . ha^{-1} . $year^{-1}$). Significant coefficients shown in bold $P \leq 0.05$.

FIGURE S2. Relationship among tree mortality descriptors (DBH >10cm) and vertical distance from the nearest drainage (HAND). Simple linear regression $F(1,28) = 4.18$, $R^2=0.13$, $\beta= -0.25$ (±0.12), $P\leq0.05$.

TABLE S3. Simple linear regression coefficients by randomization (β) relating liana assemblage descriptors with vertical distance from the nearest drainage (HAND) in clear lines and tree mortality rate (DBH >10 cm) in dark lines. Liana density (stem . ha^{-1}), annual rate of density change (stem . ha^{-1} . $year^{-1}$), liana dry biomass (kg . ha^{-1}), annual rate of biomass change (kg .ha^{-1} . $year^{-1}$), liana annual recruitment, liana annual mortality and annual periodic diametric increment. Significant coefficients in bold $P \leq 0.05$.

FIGURE S4. Comparison between liana density (a) and biomass aboveground (b) between the censuses of 2004-2005 and 2014 in 30 plots (1 hectare) in central Amazonia. Black dashed line

represents the relationship of Y = X in a scenario of no change in liana density, while the continuous line is the linear regression line of liana density between the two censuses (Stem > 5 cm).

FIGURE S5. Partial regression of the change in liana density for the recruitment rates (a) and liana mortality rate (b).

LITERATURE CITED

Bongers, F., & C. E. N. Ewango. 2015. Dynamics of lianas in DR Congo. Pages 23–35 in S. A. Schnitzer, F. Bongers, R. J. Burnham, and F. E. Putz, editors. Ecology of lianas. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.

Caballé, G., & Martin, A. 2001. Thirteen years of change in trees and lianas in a Gabonese rainforest. *Plant Ecology*, *152*, 167-173.

Cai, Z. Q., Schnitzer, S. A., & Bongers, F. 2009. Seasonal differences in leaf-level physiology give lianas a competitive advantage over trees in a tropical seasonal forest. *Oecologia*, *161*, 25-33.

Castilho, C. V., Magnusson, W. E., de Araújo, R. N. O., Luizao, R. C., Luizao, F. J., Lima, A. P., & Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest ecology and management*, *234*, 85-96.

Castilho, C. D. 2004. Variação espacial e temporal da biomassa arbórea viva em 64 km2 de floresta de terra firme na Amazônia central. PhD Dissertation. *Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal do Amazonas, Manaus*.

Chauvel, A., Lucas Y., and Boulet R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, *43*, 234–241.

Chave, J., J. Olivier, F. Bongers, P. Chatelet, P. M. Forget, P. van der Meer, N. Norden, B. Riera, & P. Charles- Dominique. 2008. Above-ground biomass and productivity in a rain forest of eastern South America. *Journal of Tropical Ecology 24*:355–366.

Chen, Y. J., Cao, K. F., Schnitzer, S. A., Fan, Z. X., Zhang, J. L., & Bongers, F. 2015. Water-use advantage for lianas over trees in tropical seasonal forests. *New Phytologist*, *205*, 128-136.

Clark, D. A., & Clark, D. B. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological applications*, *9*, 981-997.

Costa, F. R., Magnusson, W. E., & Luizao, R. C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, *93*, 863-878.

Costa, F. R. C., Guillaumet, J. L., Lima, A. P. & Pereira, O. S., 2009. Gradients within gradients: The mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science 20*, 69-78.

Costa, F. R. C., & Magnusson, W. E. 2010. The need for large-scale, integrated studies of biodiversity–the experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Natureza & Conservação*, *8*, 3-12.

DeWalt, S.J., Schnitzer, S.A., Alves, L.F., Bongers, F., Burnham, R.J., Cai, Z., Carson, W.P., Chave, J., Chuyong, G.B., Costa, F.R.C., Ewango, C.E.N., Gallagher, R.V., Gerwing, J.J., Gortaire, Amezcua, E., Hart, T., Ibarra-Manríquez, G., Ickes, K., Kenfack, D., Letcher, S., Macía, M.C., Makana, J.R., Malizia, A., Martínez-Ramos, M., Mascaro, J., Muthumperumal, C., Muthuramkumar, S., Nogueira, A., Parren, M.P.E., Parthasarathy, N., Pérez-Salicrup, D.R., Putz, F.E., Romero-Saltos, H., Sridhar Reddy, M., Nsanyi Sainge, M., Thomas, D. & van Melis, J. 2015 Biogeographical patterns in liana abundance and diversity. Pages 131-146 in S. A. Schnitzer, F. Bongers, R. J. Burnham, and F. E. Putz, editors. Ecology of lianas. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.

Ewango, C. E. 2010. The liana assemblage of a Congolian rainforest: diversity, structure and dynamics. Wageningen Universiteit.

Ewers, F.W., Fisher, J.B. & Fichtner, K. 1991. Water flux and xylem structure in vines. Pages 127–179 in: Putz FE, Mooney HA, editors. The biology of vines. Cambridge: Cambridge University Press.

Elzinga, C. L., Salzer, D. W., & Willoughby, J. W. 1998. Measuring & Monitering Plant Populations.

Espírito-Santo, F. D., Gloor, M., Keller, M., Malhi, Y., Saatchi, S., Nelson, B. & Palace, M. 2014. Size and frequency of natural forest disturbances and the Amazon forest carbon balance. *Nature communications*, *5*.

Foster, J. R., Townsend, P. A., & Zganjar, C. E. 2008. Spatial and temporal patterns of gap dominance by low-canopy lianas detected using EO-1 Hyperion and Landsat Thematic Mapper. *Remote Sensing of Environment*, *112,* 2104-2117.

Gerwing, J. J., Schnitzer, S. A., Burnham, R.J., Bongers, F., Chave, J., DeWalt, S. J., Ewango, C. E. N., Foster, R., Kenfack, D., Martínez-Ramos, M., Parren, M., Parthasarathy, N., Pérez-Salicrup, D. R., Putz, F. E. & Thomas, D. W. 2006. A Standard Protocol for Liana Censuses1. *Biotropica*, *38*, 256-261.

Granados, J. & Körner, C. 2002. In deep shade, elevated CO2 increases the vigor of tropical climbing plants. *Global Change Biology*, *8*, 1109-1117.

Groom, G. 2014. Strategic Landscape Monitoring and Information : Towards Coordination of Remote Sensing in the Nordic Countries – Final Report from the NordLaM Project, 1999-2003, TemaNord, Nordic Council of Ministers, Copenhagen K.

Guillaumet, J. & F. Kahn. 1982. Estrutura e dinamismo da floresta. *Acta Amazonica*, *12*, 61-77.

Ingwell, L. L., Joseph Wright, S., Becklund, K. K., Hubbell, S. P., & Schnitzer, S. A. 2010. The impact of lianas on 10 years of tree growth and mortality on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Ecology*, *98*, 879-887.

Körner, C. 2009. Responses of humid tropical trees to rising CO2. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 40*, 61-79.

Laurance, W. F., Andrade, A. S., Magrach, A., Camargo, J. L., Valsko, J. J., Campbell, M., Fearnside, P.M., Edwards, W., Valsko, J.J., Lovejoy, T.E. & Laurance, S. G. 2014. Long-term changes in liana abundance and forest dynamics in undisturbed Amazonian forests. *Ecology*, *95*, 1604-1611.

Lewis, S. L., Phillips, O. L., Sheil, D., Vincenti, B., Baker, T. R., Brown, S., Graham, A. W., Higuchi, H., Hilbert, D. W., Laurance, W. F., Lejoly, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Vargas, P. N., Sonké, B., Nur Supardi, M. N., Terborgh, J. W., & Martínez, R. V. 2004. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology*, *92*, 929-944.

Londré, R. A., & Schnitzer, S. A. 2006. The distribution of lianas and their change in abundance in temperate forests over the past 45 years. *Ecology*, *8712*, 2973-2978.

Lü, X. T., Tang, J. W., Feng, Z. L., & Li, M. H. 2009. Diversity and aboveground biomass of lianas in the tropical seasonal rain forests of Xishuangbanna, SW China. *Revista de biología tropical*, *57*, 211-222.

Magnusson, W. E., Lima, A. P., Luizão, R., Luizão, F., Costa, F. R. C., Castilho, C. V., & Kinupp, V. F. 2005. RAPELD: uma modificação do método de Gentry para inventários de biodiversidade em sítios para pesquisa ecológica de longa duração. *Biota Neotropica*, *5*, 1-6.

Marques Filho, A. D. O., dos Santos, H. M., & dos Santos, J. M. 1981. Estudos climatologicos da Reserva Florestal Ducke-Manaus, AM, IV- precipitacao. *Acta Amazonica*, 4, 759–768.

Mertens, J. 2004. The characterization of selected physical and chemical soil properties of the surface soil layer in the "Reserva Ducke", Manaus, Brazil, with emphasis on their special distribution. Bachelor thesis. Humboldt-Universit¨at Zu Berlin, Berlin.

Nepstad, D. C., Tohver, I. M., Ray, D., Moutinho, P., & Cardinot, G. 2007. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. *Ecology*, *88*, 2259-2269.

Nogueira, A., Costa, F. R., & Castilho, C. V. 2011. Liana abundance patterns: the role of ecological filters during development. *Biotropica*, *43*, 442-449.

Nogueira, A., Costa, F. R.C., Vilela-Santos, M. C., Castilho, C. V., Andrade, A., C. Camargo, J. L., Laurance, W. F. and Burnham, R. J. 2015. Liana assemblage structure in four sites across the Brazilian Amazon. Pages 65-75 in S. A. Schnitzer, F. Bongers, R. J. Burnham, and F. E. Putz, editors. Ecology of lianas. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.

Phillips, O. L., Martínez, R. V., Arroyo, L., Baker, T. R., Killeen, T., Lewis, S. L., ... & Vinceti, B. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature*, *418*, 770-774.

Putz, F. E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, *65*, 1713-1724.

Putz, F. E. 1990. Liana stem diameter growth and mortality rates on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, 22, 103-105.

Rennó, C. D., Nobre, A. D., Cuartas, L. A., Soares, J. V., Hodnett, M. G., Tomasella, J., & Waterloo, M. J. 2008. HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia.*Remote Sensing of Environment*, *112*, 3469-3481.

Ribeiro, J.E.L.S., Hopkins, M.J.G., Vicentini, A., Sothers, C.A., Costa, M.A.S., Brito, J.M., Souza, M.A.D., Martins, L.H.P., Lohmann, L.G., Assunção, P.A.C.L., Pereira, E.C., Silva, C.F., Mesquita, M.R. & Procópio, L.C. 1999. Flora da Reserva Ducke. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Department for International Development (DFID), Manaus, Amazonas.

Roik, M., Figueiredo Filho, A., Dias, A. N., & Stepka, T. F. 2012. Incremento diamétrico e em área basal de espécies arbóreas em fragmento de Floresta Ombrófila Mista. In *congresso florestal paranaense* (Vol. 4).

Schnitzer, S. A. 2015. Increasing liana abundance in Neotropical forests: causes and consequences. Pages 451–464 in S. A. Schnitzer, F. Bongers, R. J. Burnham, F. E. Putz, editors. The ecology of lianas. Oxford University Press, Oxford, UK.

Schnitzer, S. A., & Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution*, *17*, 223-230.

Schnitzer, S. A., & Bongers, F. 2011. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology letters*, *14*, 397-406.

Schnitzer, S. A., & Carson, W. P. 2010. Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecology letters*, *13*, 849-857.

Schnitzer, S.A., DeWalt S.J. & Chave, J. 2006.Censusing and Measuring Lianas: A Quantitative Comparison of the Common Methods. *Biotropica 38* : 581–591.

Schnitzer, S. A., Rutishauser, S., & Aguilar, S. 2008. Supplemental protocol for liana censuses. *Forest Ecology and Management*, *255*, 1044-1049.

Schnitzer, S. A., Mangan, S. A., Dalling, J. W., Baldeck, C. A., Hubbell, S. P., Ledo, A., ... & Hernandez, A. 2012. Liana abundance, diversity, and distribution on Barro Colorado Island, Panama. *PloS one*, *7*, e52114.

Schietti, J., Emilio, T., Rennó, C. D., Drucker, D. P., Costa, F. R., Nogueira, A., ... & Guillaumet, J. L. 2014. Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecology & Diversity*, *7*, 241-253.

Sheil, D., & May, R. M. 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *Journal of ecology*, 84, 91-100.

Sheil, D., Burslem, D. F., & Alder, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology*, 83, 331-333.

Tang J W, Lü X T, Yin J X, & Qi, J. F. 2011. Diversity, composition and physical structure of tropical forest over limestone in Xishuangbanna, south-west China. *Journal of Tropical Forest Science*, 23: 425–433.

Thomas, D., R. J. Burnham, G. Chuyong, D. Kenfack, and M. N. Sainge. 2015. Liana abundance and diversity in Cameroon's Korup National Park. Pages 13–22 in S. A. Schnitzer, F. Bongers, R. J. Burnham, F. E. Putz, editors. The ecology of lianas. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.

Turner, M. G., Gardner, R. H. & O'neill, R. V. 2001. *Landscape ecology in theory and practice* (Vol. 401). New York: Springer.

Wheeler, B. 2010. lmPerm: Permutation tests for linear models. *R package version*, *1*.

Wright, S. J., Calderón, O., Hernández, A. & Paton, S. 2004. Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. *Ecology*, *85*, 484-489.

Yorke, S. R., Schnitzer, S. A., Mascaro, J., Letcher, S. G. & Carson, W. P. 2013. Increasing Liana Abundance and Basal Area in a Tropical Forest: The Contribution of Long-distance Clonal Colonization. *Biotropica*, *45*, 317-324.

Appendix 1

Supporting Information

TABLE S1. Multiple linear regression coefficients by randomization (β) relating the liana assemblage descriptors with annual recruitment and mortality rates. Liana density (stem . ha^{-1}), annual rate of density change (Stem . ha^{-1} . $year^{-1}$), liana dry biomass (Kg . ha^{-1}), annual rate of biomass change (Kg . ha^{-1} . $year^{-1}$). Significant coefficients shown in bold P ≤ 0.05.

Liana descriptors	Recruitment	Mortality	General results		
	β	β	$F_{(2,27)}$	R^2	*P*
Liana density 2014	3.72	**-54.06**	2.78	0.17	0.03
Annual rate of density change	**8.41**	**-4.30**	113.1	0.89	7.5e-14
Liana dry biomass 2014	-9.43	-180.93	0.54	0.03	0.58
Annual rate of biomass change	1.77	**-33.15**	6.63	0.32	0.004

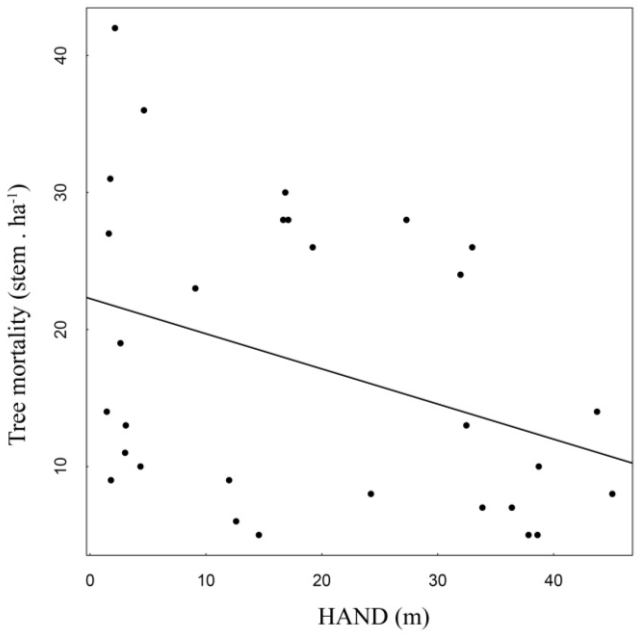


FIGURE S2. Relationship among tree mortality descriptors (DBH >10cm) and vertical distance from the nearest drainage (HAND).Simple linear regression $F_{(1,28)}$ = 4.18, R^2=0.13, β= -0.25 (±0.12), P≤0.05.

TABLE S3. Simple linear regression coefficients by randomization (β) relating liana assemblage descriptors with vertical distance from the nearest drainage (HAND) in clear lines and tree mortality rate (DBH >10 cm) in dark lines. Liana density (stem . ha^{-1}), annual rate of density change (stem . ha^{-1} . $year^{-1}$), liana dry biomass (kg . ha^{-1}), annual rate of biomass change (kg .ha^{-1} . $year^{-1}$), liana annual recruitment, liana annual mortality and annual periodic diametric increment. Significant coefficients in bold P ≤ 0.05.

Liana descriptors	HAND	Tree mortality	General results		
	β	β	$F_{(1,28)}$	R^2	*P*
Liana density 2014	5.09		2.82	0.09	0.10
Liana density 2014		-1.62	0.13	0.004	0.71
Annual rate of density change	**-0.39**		4.36	0.13	0.04
Annual rate of density change		**0.60**	5.26	0.15	0.02
Liana dry biomass 2014	**0.42**		4.20	0.13	0.04
Liana dry biomass 2014		-48.21	2.59	0.08	0.11
Annual rate of biomass change	0.43		0.09	0.003	0.76
Annual rate of biomass change		2.29	1.42	0.04	0.24
Recruitment rate	**-0.04**		5.78	0.17	0.02
Recruitment rate		**0.05**	5.23	0.15	0.02
Mortality rate	-0.01		0.24	0.008	0.62
Mortality rate		-0.03	0.90	0.03	0.35
Diametric increment	-0.0006		0.21	0.007	0.64
Diametric increment		0.0006	0.11	0.004	0.73

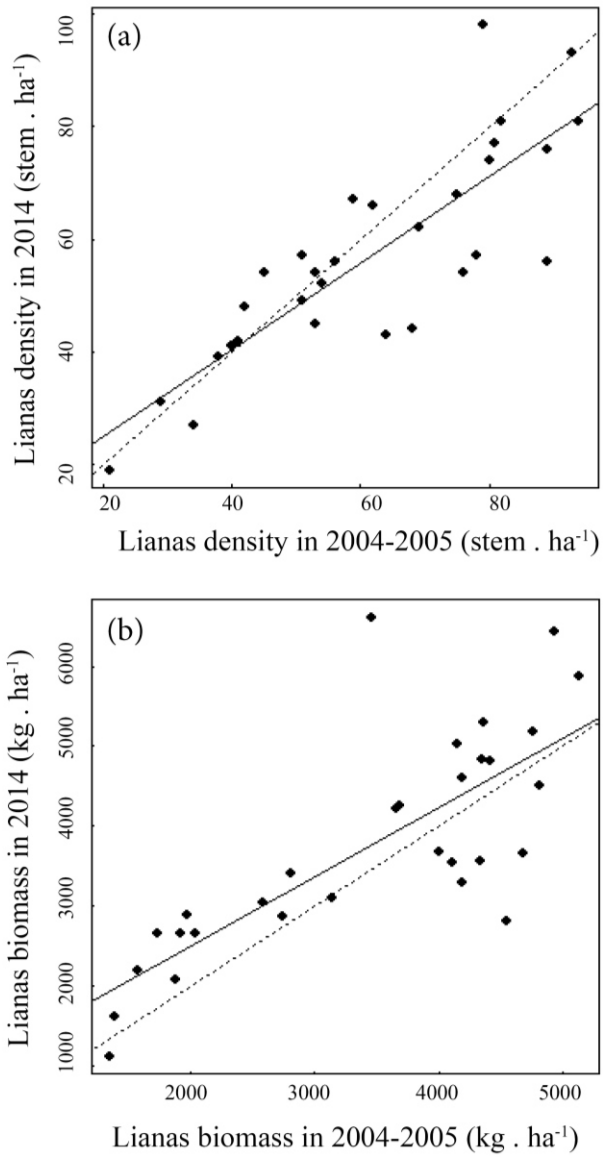


FIGURE S4. Comparison between liana density (a) and biomass aboveground (b) between the censuses of 2004-2005 and 2014 in 30 plots (1 hectare) in central Amazonia. Black dashed line represents the relationship of Y = X in a scenario of no change in liana density, while the continuous line is the linear regression line of liana density between the two censuses (Stem > 5 cm).

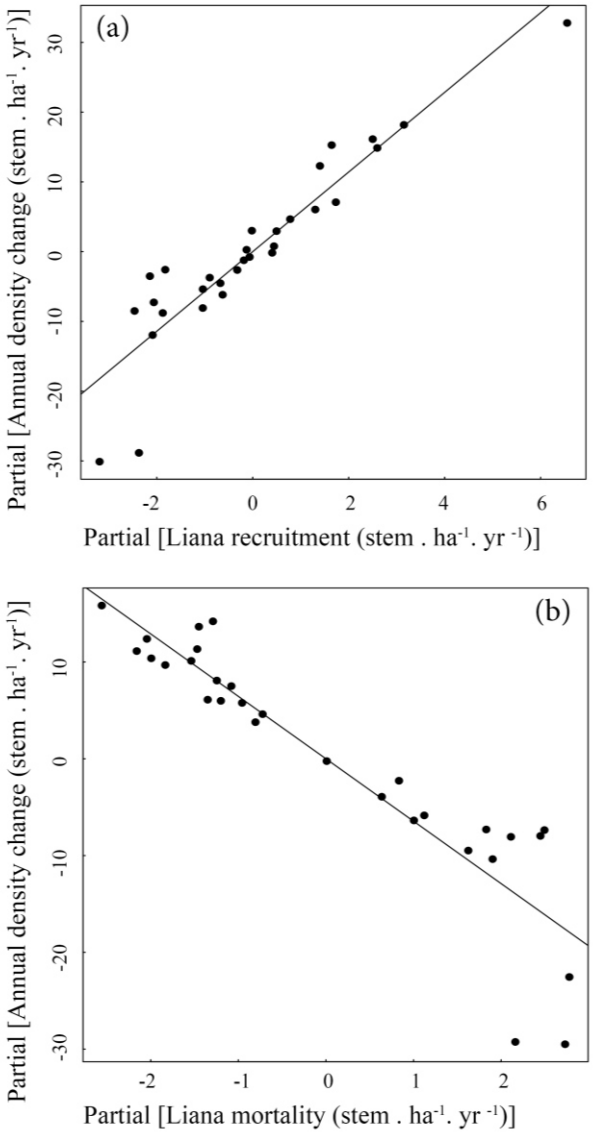


FIGURE S5. Partial regression of Annual density change lianas for the recruitment rates (a) and liana mortality rate (b).

Capítulos 2

A ARQUITETURA ANATÔMICA NA BIOMECÂNICA E CONDUTIVIDADE HÍDRICA DE LIANAS DE BIGNONIACEAE

Esta seção contou com a colaboração dos pesquisadores. Anselmo Nogueira, Carolina Lopes Bastos, Guillermo Angeles, Nick Rowe e Marcelo Rodrigo Pace

Resumo

Muitas lianas possuem uma fase inicial de crescimento ereta formando um xilema autossuportante com uma matriz de fibras, pouco parênquima, vasos de pequeno calibre e pouco frequentes. Após a fase autossuportante, as lianas desenvolvem um xilema lianescente com características anatômicas peculiares que em seu conjunto foram denominadas de síndrome vascular lianescente. Tais características são: variação cambial, dimorfismo de vasos, maior abundância de parênquima (axial e radial) e poucas fibras. Algumas dessas características anatômicas são associadas aos parâmetros funcionais de flexibilidade (i.e. módulo de Young) e de condutividade hídrica, porém poucos estudos exploram essas relações conjuntamente em lianas. Neste estudo comparamos a arquitetura anatômica, biomecânica e condutividade hídrica utilizando espécies distintas de lianas e correlacionamos essas arquiteturas com as variáveis funcionais de flexibilidade e condutividade hídrica, utilizamos quatro espécies de lianas (8 indivíduos por espécie) da tribo Bignonieae (Bignoniaceae). Lianas dessa tribo são reconhecidas anatomicamente pela presença de variação cambial do tipo xilema interrompido por cunhas de floema e as espécies estudadas diferem quanto ao número de cunhas de floema, sendo que duas delas possuem quatro cunhas e outras duas múltiplo de quatro cunhas de floema. Adicionalmente, para representar a arquitetura anatômica caulinar em três enfoques (tecidos caulinares: % casca, % xilema e % medula; tecido xilemático: % xilema lianescente, % xilema autossuportante e % área condutora; celular: % área de vaso, % área de parênquima, % área de fibra, espessura da parede da fibra, área média dos vasos e frequência dos vasos) utilizamos 12 variáveis anatômicas, agrupadas em três eixos da análise de componentes principais, medimos também a estrutura da pontoação (área média da membrana da pontoação, razão de pontoação e número de pontoações por área de vaso). Utilizamos a análise de componentes principais (PCA) para comparar as arquiteturas anatômicas entre as espécies e correlacionar com os parâmetros funcionais biomecânicos e hídricos. Os parâmetros biomecânicos analisados foram: segundo momento de área, rigidez à flexão e módulo de Young. Os parâmetros hídricos foram: condutividade hídrica específica inicial, máxima e porcentagem de perda de condutividade (porcentagem de embolismo). Com base no modelo linear misto utilizado podemos concluir que as espécies possuem: (i) arquiteturas anatômicas diferentes; (ii) flexibilidade semelhante; (iii) condutividade específica inicial, máxima e porcentagem de perda de condutividade semelhantes em três das quatro espécies analisadas; (iv) o conjunto dos parâmetros anatômicos que estão relacionados com maior flexibilidade, maior condutividade hídrica específica e maior porcentagem de embolismo são: porcentagem alta de floema, de área condutora do xilema, de xilema lianescente, de vasos, de parênquima e vasos de maior calibre. Por outro lado os parâmetros anatômicos relacionados com uma menor flexibilidade, menor condutividade hídrica e menor porcentagem de embolismo são: porcentagem alta de medula, de xilema autossuportante, de fibras e maior frequência de vasos. (v) há correlação entre as variáveis funcionais: flexibilidade, condutividade máxima e porcentagem de embolismo, promovendo um balanço entre sustentação, eficiência e segurança hídrica.

Palavras-chave: variação cambial, anatomia caulinar, síndrome lianescente, flexibilidade, arquitetura hidráulica, componentes principais, cunhas de floema

INTRODUÇÃO

As lianas são importantes componentes das comunidades florestais, principalmente nas regiões tropicais. Grande parte das lianas iniciam seu crescimento com uma fase autossuportante e posteriormente uma fase lianescente, utilizando diversas estratégias para se fixarem e escalarem até a copa das árvores, como: o próprio caule volúvel, gavinhas, espinhos, ganchos ou raízes adventícias (Rowe *et al.* 2004, Putz 2012). Ao longo desse desenvolvimento desenvolvem uma série de modificações anatômicas e biomecânicas em seus caules (Rowe & Speck 1998, Rowe *et al.* 2004, Angyalossy *et al.* 2012). Na primeira fase, lianas podem se assemelhar muito à forma de crescimento de árvores e arbustos jovens (Gallenmüller *et al.* 2004, Menard *et al.* 2009, Angyalossy *et al.* 2012), atingindo nesta fase autossuportante alguns metros de altura (e.g. *Anemopaegma robustum*, até 4 metros de altura no sub-bosque sombreado, Anselmo Nogueira obs. pess.), bem como possuem características biomecânicas e anatômicas similares às plantas de hábitos autossuportantes (Rowe & Speck 1998, Gallenmüller *et al.* 2001)

Na fase de crescimento escandente, muitas lianas podem ser reconhecidas por uma anatomia do caule peculiar, relacionadas ao hábito trepador e distinta do hábito autossuportante (Angyalossy *et al.* 2012, 2015, Gerolamo & Angyalossy no prelo). Algumas características anatômicas em conjunto constituem a síndrome vascular lianescente (Angyalossy *et al.* 2012, 2015), que agrega as características anatômicas apontadas por vários pesquisadores desde o século XIX (Schenck 1893) até o presente (Solereder 1908, Pfeiffer 1926, Metcalf & Chalk 1950, Boureau 1957, Obaton 1960, Carlquist 1981, 1991, Angyalossy *et al.* 2012, 2015). Essas características são: caule com variação cambial, dimorfismo de vasos, maior quantidade de parênquima (axial e radial), parênquima não lignificado, raios altos e largos. Embora algumas dessas características também possam estar presentes em espécies arbustivas ou arbóreas, todas as lianas compartilham mais de uma das características da síndrome (Angyalossy *et al.* 2015). Alguns pesquisadores relacionaram pontualmente algumas dessas características peculiares em lianas com o ganho de flexibilidade caulinar (Fisher & Ewers 1991, Rowe *et al.* 2004, Rowe & Speck 2005, Isnard *et al.* 2012) ou com a eficiência e segurança na condução hídrica (Ewers *et al.* 1991, Hacke *et al.* 2006, Brodersen *et al.* 2013, Santiago *et al.* 2015).

Os autores Speck & Rowe (1999), Isnard *et al.* (2003) e Rowe *et al.* (2004), demonstram que a flexibilidade de uma liana aumenta com a o desenvolvimento anatômico caulinar. Da mesma forma Gallenmüller *et al.* (2004) e Menard *et al.* (2009), trabalhando com apenas uma espécie e comparando estágios iniciais de desenvolvimento de lianas (caules ainda autossuportantes) com estágios da planta já estabelecida no dossel (caules flexíveis apoiados), demonstraram que a flexibilidade aumenta de acordo com as mudanças da anatomia caulinar durante a ontogenia, isto é, com o aumento do

diâmetro de vasos, diminuição da espessura de fibras, aumento da quantidade de parênquima e floema. Isnard *et al.* (2012) relacionaram diferentes anatomias caulinares presentes em epífitas, ervas, arbustos e lianas de Piperales com a flexibilidade do caule ao longo do desenvolvimento e também encontraram uma relação do ganho de flexibilidade com o aumento do diâmetro do vaso, de área de parênquima e diminuição da área de fibras.

Por outro lado a condutividade hídrica também tem sido relacionada com características da estrutura anatômica, principalmente com relação ao xilema que possui múltiplas funções, dentre elas o balanço ("*trade-off*") entre a eficiência e a segurança no transporte hídrico (Tyree & Zimmermann, 2002, Baas *et al.* 2004). Uma possível estratégia para aumentar a eficiência no transporte hídrico é aumentar a área de xilema ou, por outro lado, mudar características anatômicas diretamente relacionadas à condutividade hídrica como a dimensão dos vasos (Ewers 1985). As lianas possuem vasos de grande calibre associados a vasos de pequeno calibre, característica denominada dimorfismo de vasos (Carlquist 1981), onde o diâmetro dos vasos mais largos pode ser até vinte vezes maior que o diâmetro dos vasos mais estreitos (Gerolamo & Angyalossy no prelo). Os vasos de maior calibre nas lianas têm sido relacionados à maior eficiência na condução hídrica quando comparados com espécies arbóreas (Ewers *et al.* 1991, Zhu & Cao 2009, van der Sande *et al.* 2013). No entanto, estudos com espécies arbóreas têm demostrado que os vasos de grande calibre, apesar de serem mais eficientes na condução hídrica, são menos seguros por possuírem maior porosidade da membrana da pontoação e maior área de pontoação por área de vaso (Sperry & Tyree 1988, Wheller *et al.* 2005, Hacke *et al.* 2006). Por outro lado, nas lianas os vasos de pequeno calibre geralmente agrupados e associados aos vasos de maior calibre podem manter a segurança na condução hídrica (Hacke *et al.* 2006), e servirem como uma via alternativa ("*by-pass*") na condução radial e tangencial quando os vasos de maior calibre estão embolizados (Carlquist 1988, Ewers *et al.* 1991, Brodersen *et al.* 2013).

A alta flexibilidade e condutividade hídrica das lianas são essenciais para garantir o sucesso na escalada e condução de água até suas copas, e estas características funcionais estão relacionadas com a forma de suas arquiteturas anatômicas. A arquitetura anatômica aqui é definida como uma expressão visível, mas momentânea, do arranjo e quantidade dos tecidos (floema, xilema e medula) e mais especificamente do arranjo, dimensões e quantidade dos tipos celulares no xilema secundário (Tomlinson 1987, com modificações). Entretanto, o foco dos trabalhos mencionados acima, (Isnard *et al.* 2003, Rowe *et al.* 2004, Gallenmüller *et al.* 2004, Menard *et al.* 2009), sobre a relação entre anatomia e biomecânica têm sido as modificações anatômicas e biomecânicas ao longo do desenvolvimento, geralmente utilizando apenas uma espécie, comparando estágios lianescentes mais jovens com estágios adultos. Sabemos também que a condutividade hídrica está relacionada com a

anatomia do xilema, sendo que as dimensões e quantidade dos vasos e a estrutura das pontoações intervasculares são características fortemente relacionadas com a condutividade hidráulica. Porém, pouco se sabe de como o conjunto de variáveis anatômicas influencia a flexibilidade, a eficiência e segurança na condução de água em diferentes espécies de lianas já estabelecidas,

No presente trabalho, quatro espécies de lianas da tribo Bignonieae (Bignoniaceae) foram utilizadas como modelo para avaliar como arquiteturas anatômicas diferentes determinam as funções de flexibilidade e condutividade hídrica do caule. As lianas desta tribo possuem a variação cambial do tipo xilema interrompido por de cunhas de floema, sinapormorfia da tribo (Lohmann 2006, Olmstead *et al.* 2009). Temos como hipóteses que: as espécies com maior área de floema (i.e. com mais cunhas de floema) tenham menor área de xilema e consequentemente possuam maior flexibilidade e menor condutividade do que espécies que possuam menor área de floema e maior área de xilema; e que outras variáveis anatômicas devem contribuir para o ganho ou a perda de flexibilidade e condutividade hídrica, tais como: a dimensão dos vasos, a área de xilema lianescente e autossuportante, a área de medula, a porcentagem dos tipos celulares (vaso, parênquima e fibras) no xilema lianescente.

Mais especificamente, este trabalho pretende verificar: (i) como a arquitetura anatômica, a flexibilidade e a condutividade hídrica variam entre as espécies; (ii) como as arquiteturas anatômicas explicam as variações da flexibilidade dentro de cada espécie; (iii) como as arquiteturas anatômicas explicam as variações da condutividade hídrica inicial, máxima e a porcentagem de perda de condutividade dentro de cada espécie; (iv) se há um aumento da flexibilidade e da condutividade hídrica máxima concomitantemente; (v) se o ganho de condutividade hídrica máxima aumenta a porcentagem de vasos embolizados.

MATERIAL & MÉTODOS

Área de estudo

Os espécimes foram coletados em uma área de floresta úmida sem impacto antrópico da Amazônia Central, a Reserva Florestal Adolpho Ducke (Reserva Ducke), que possui cerca de 45 espécies de lianas da família Bignoniaceae (Ribeiro *et al.* 1999). Esta reserva é gerenciada pelo Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas (INPA), localizada a 26 km de Manaus, no estado do Amazonas (2° 55'S, 59° 59'W). A temperatura média anual nos últimos anos foi de cerca de 32°C (±0.26) e a umidade média anual foi de 84% (±6). A precipitação média anual foi de 2400 mm (±355, entre 2004 – 2014) (disponível online- http://www.inmet.gov.br).

A Reserva Ducke abrange uma área de 10.000 hectares (10 km x 10 km) de floresta tropical úmida de terra firme. A floresta possui dossel fechado de 30 a 35m, com árvores emergentes de até

55m de altura e um sub-bosque com pouca luminosidade (Guillaumet & Kahn 1982, Ribeiro *et al.* 1999). Os solos apresentam um gradiente, indo desde latossolo argiloso nas regiões mais altas e planas (platô) com menor disponibilidade hídrica, tornando-se mais arenosos em regiões de menores altitudes (baixio) até passar a quase areia pura, com maior disponibilidade hídrica (Chauvel *et al.* 1987, Mertens 2004). As coletas foram feitas próximas à região da sede principal da reserva, em áreas de platô e baixio.

Material

Foram escolhidas quatro espécies de lianas da tribo Bignonieae, ocorrentes na Reserva Ducke. Para a escolha das quatro espécies foram consideradas principalmente a densidade das lianas na região de coleta (número de caules ou indivíduos por área – dados disponíveis no site do PPBio - Programa de Pesquisa em Biodiversidade) e a ocorrência dos diferentes padrões anatômicos da variação cambial presente na tribo Bignonieae. A lista com as espécies estudadas, coletor, variação cambial, região de coleta na reserva Ducke e o número de indivíduos coletados por espécie estão sumarizados na tabela 1. Vouchers das espécimes coletadas foram depositados no Herbário da Universidade de São Paulo (SPF).

Tabela 1. Relação das espécies de lianas da tribo Bignonieae de acordo com o coletor, tipo de variação cambial, região de coleta na Reserva Ducke (platô, com menos disponibilidade hídrica; e baixio, com mais disponibilidade hídrica) e o número de indivíduos coletados.

Espécie	Coletor	Variação Cambial	Região de coleta	Número de indivíduos
Adenocalymma validum (K. Schum.) L.G. Lohmann	Gerolamo 07	4 Cunhas	Platô	10
Pachyptera aromatica (Barb.Rodr.) L.G.Lohmann	Gerolamo 09	4 Cunhas	Platô	8
Anaemopaegma robustum Bureau & K. Schum.	Gerolamo 08	Múltiplo de 4 Cunhas	Baixio	8
Bignonia aecnoquitialis L.	Gerolamo 10	Múltiplo de 4 Cunhas	Baixio	8

Na área de coleta foram identificados e marcados os indivíduos das espécies estudadas com mais de 1 cm de diâmetro e que estavam estabelecidos no dossel da floresta (Fig.1A). Cada indivíduo foi cuidadosamente retirado do dossel e a base do caule, próximo à raiz foi imersa no balde com água e então cortada dentro da água para evitar a formação de embolismos (Fig. 1B). Tomou-se o cuidado da base do caule sempre estar dentro da água e para isso, o mesmo foi imerso em um saco plástico contendo água dentro do balde com água. Posteriormente, a base do caule acondicionado em agua no saco plástico, foi introduzido em um tubo de PVC contendo água (Fig. 1C). Em seguida, o indivíduo inteiro foi levado ao laboratório (Fig. 1D), tendo a base do caule imersa em água com o auxílio do tubo de PVC.

Figura 1. Metodologia de coleta e transporte das lianas. Em (A) liana em estágio adulto que já alcançou o dossel (seta). Em (B) caule sendo serrado no interior do balde com água. Em (C) base caulinar, do individuo coletado, inserida no saco plástico com agua, visando evitar o contato com o ar, que será introduzida no tubo de PVC (seta) também com água, para ser transportada ao laboratório (D).

Para cada indivíduo coletado (total: 34 indivíduos, Tabela 1), foram retiradas duas amostras (total: 68 amostras) para os ensaios anatômico, biomecânico e hidráulico. Os ensaios de flexibilidade e condutividade hídrica foram realizados imediatamente após a coleta no laboratório da Reserva Ducke. Os ensaios anatômicos foram realizados no laboratório de anatomia Vegetal do Instituto de Biociências- USP. Para os ensaios de condutividade hidráulica foi retirada uma amostra com cerca de 20 cm de comprimento da região mais próxima da base do caule e uma outra amostra, distante em aproximadamente 5 metros da primeira, era também retirada com o cuidado de cortar e manter as amostras sempre submersas em água, conforme indicado por Sperry *et al.* (1988) para evitar a formação de embolismos. A porção central do indivíduo, com cerca de 5 metros de comprimento, foi utilizada no cálculo do comprimento máximo do vaso. Após os ensaios hidráulicos, retiramos de cada amostra uma porção de 2 cm de comprimento para os ensaios anatômicos. Para os ensaios de biomecânica, amostras com cerca de 60 cm de comprimento foram retiradas próximo à base e distante cerca de 5 metros da primeira amostra (Fig. 2).

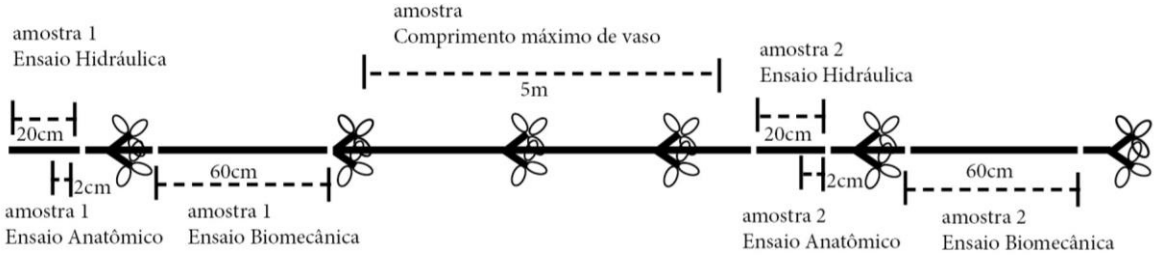


Figura 2. Esquema da amostragem de diferentes porções do caule por indivíduo para cada um dos ensaios anatômicos, biomecânicos e hidráulicos.

Procedimentos Anatômicos

Cada amostra obtida para os ensaios anatômicos foi fixada em FAA (formaldeído, ácido acético e etanol 50%, Johansen 1940) e depois preservada em álcool 70%. As amostras, compostas de casca e xilema, foram incluídas em polietilenoglicol 1500 (PEG-1500, Rupp 1964). Fizemos secções transversais e longitudinais tangenciais de cada amostra com o micrótomo de deslize com espessura de 15-25 µm. Para evitar danificar o floema durante a confecção das secções, seguimos o procedimento estabelecido por Barbosa *et al.* (2010). As secções foram corados em azul de astra 1% e safranina 1% (Bukatsch 1972 modificado por Kraus & Arduin 1997) e lâminas permanentes foram montadas para as análises anatômicas com resina sintética.

Utilizou-se um microscópio ótico para as análises qualitativas de cada amostra, verificando-se a quantidade de cunhas de floema e as características das cunhas de floema seguindo terminologia de Pace *et al.* (2009). Para o xilema secundário seguimos a terminologia adotada pela lista de características anatômicas do xilema secundário desenvolvida pelo IAWA Committee (1989). No

xilema secundário analisou-se a camada de crescimento, porosidade, dimensão dos vasos, placa de perfuração, pontoação intervascular, tipo de parênquima axial, espessura das paredes das fibras, presença de fibras septadas, composição dos raios, largura e altura dos raios (número de células). Para as análises quantitativas cada lâmina histológica foi escaneada em alta resolução com o uso do equipamento Pannoramic SCAN e analisadas com o software Case Viewer Version 3.3.6. Em cada lâmina com as secções transversais quantificou-se a área total, área de floema (a periderme está inclusa nesta mensuração), área de xilema, área de xilema lianescente, área de xilema autossuportante e área de medula. No xilema lianescente quantificou-se a área de vasos, área de fibras, área de parênquima e a espessura da parede das fibras do xilema lianescente e do xilema autossuportante. As áreas de floema, xilema, xilema lianescente, autossuportante e medula foram transformadas em porcentagem dividindo-se a área de cada um desses tecidos pela área total. Para as medidas de porcentagem de área ocupada por vaso, fibra e parênquima utilizamos quatro quadrantes de 0,5 mm^2 distribuídos na região do xilema lianescente (um quadrante para cada região de intercunha de floema), mensurou-se a área total ocupada de cada tipo celular e dividiu-se pela área do quadrante para obter o valor em porcentagem. A espessura da parede das fibras foi medida em micrômetros (µm) e para cada amostra mensuramos 20 fibras do xilema lianescente e 20 fibras do xilema autossuportante. A estrutura da pontoação foi mensurada calculando a razão de pontoação (somatória da área de pontoação pela área de vaso, em mm^2), área média da pontoação e o número de pontoações por área de vaso em mm^2, utilizando três indivíduos por espécies e três vasos por indivíduo. Com o software ROXAS (Von Arx 2011)R, mensuramos nas secções transversais inteiras das lâminas anatômicas do xilema secundário a frequência de vasos (número de vasos. mm^{-2}), porcentagem de área condutora do xilema (área de vaso transversal dividida pela área de xilema -RCTA) e a área média de vaso (μm^2).

Ensaios Biomecânicos

Cada amostra de aproximadamente 60 cm de comprimento foi submetida ao ensaio de flexão com três pontos de apoio ("3 *point bending*") conforme descrito por Vincent, (1990) e Rowe & Speck (1996), utilizando um equipamento desenvolvido por Caian Gerolamo (Anexo 1) semelhante ao de Rowe *et al.* (2006).

Para evitar o efeito do cisalhamento, utilizamos uma razão mínima de comprimento por diâmetro ("*span-to-depth*") de 15 a 20 (Vincent, 1992). As amostras foram mantidas sempre úmidas e os diâmetros verticais e horizontais nas duas extremidades e no centro foram mensurados para calcular-se a porcentagem de afunilamento das amostras. Descartou-se amostras com uma

porcentagem de afunilamento maior que 10% (Rowe *et al.* 2006). Calculou-se o segundo momento de área (**I**) com base na equação I:

$$\mathbf{I = a^3 . c . \pi /4} \qquad \textbf{Equação (1)}$$

Em que **(I)** (mm^4) corresponde ao segundo momento de área do caule aproximadamente com a forma de uma elipse, sendo que **(a)** representa a média dos valores do raio vertical e **(c)** representa a média do raio horizontal, baseados em três porções do caule. O segundo momento de área é um parâmetro que quantifica a eficiência de uma dada área da secção transversal para resistir às forças de flexão (Niklas 1992). Áreas de tecido que estão mais perto da parte exterior do caule são mais eficientes em resistir à flexão do que tecidos mais próximos ao plano neutro de curvatura, que passa através do centro da secção transversal (Wagner *et al.* 2012).

A amostras eram colocadas no equipamento de flexão com dois pontos de apoio distantes 55 cm, aplicava-se uma força peso (N) no centro da amostra e media-se o deslocamento vertical (mm). Os dados de força por deslocamento foram utilizados para calcular a inclinação da reta **(b)** com base no modelo de regressão linear com um coeficiente de determinação (r^2) superior a 0.98 (Rowe et. al 2006). Este declive **(b)** foi utilizado para o cálculo da Rigidez à Flexão (EI; Nmm^2) conforme a equação 2:

$$\mathbf{EI = (L^3 \times b)/48} \qquad \textbf{Equação (2)}$$

Em que o **(L)** é a distância entre os dois pontos de apoio em (mm) e **(b)** é a declividade ($N\ mm^{-1}$) retirada da reta de regressão.

O Módulo de Young (E; $MN.m^{-2}$), utilizado como um indicador da flexibilidade dos caules (valores mais baixos indicam caules mais flexíveis) foi obtido conforme a equação 3:

$$\mathbf{E = EI/I} \qquad \textbf{Equação (3)}$$

Ensaios de condutividade hidráulica

Como mencionado acima, as coletas dos indivíduos foram feitas com o indivíduo inteiro, ou seja, maiores do que o comprimento do vaso máximo para cada espécie. No laboratório cortou-se amostras menores utilizadas para mensurarmos a condutividade hídrica, tomando o cuidado de sempre mantê-las submersas em água, para que os vasos que já estavam embolizados no momento da coleta dos indivíduos mantivessem sua taxa de embolismo natural (Sperry *et al.* 1988). Cada amostra com cerca de 20 cm de comprimento foi mantida submersa na água, e suas extremidades foram cortadas cerca de 2,5 cm embaixo d'água e polidas com lâmina de barbear. Para a medida de condutividade hidráulica a porção proximal da amostra é conectada ao sistema do aparato hidráulico XYL'EM-Plus mantendo o sentido natural do fluxo de água. Esse aparato segue o mesmo princípio introduzido por Sperry *et al.* (1988) e dispõe de um protocolo de uso, o qual foi rigorosamente

seguido (XYL'EM-Plus, Bronkhorst, Montigny les Cormeilles, France; para mais detalhes ver Cochard *et al.* 2000). Utilizamos água deionizada e desgaseificada (água destilada que passou por 30 minutos de vácuo 0,7 bar) e adicionamos 10 mmols de KCl e 1 mmols de $CaCl_2$ para cada litro de água a fim de prevenir a presença de microrganismos que poderiam bloquear as pontoações.

O aparato hidráulico calculou a condutância hídrica (K; $mmols.s^{-1}.Mpa^{-1}$) conforme a equação 4:

$$K= F/(P_{in} - P_{out}) \qquad \textbf{Equação (4)}$$

Em que **(F)** é o fluxo de massa de água ($mmols.s^{-1}$) e **(P_{in} – P_{out})**, o gradiente de pressão hidrostática através da amostra.

A condutância hídrica inicial (K_{in}) foi medida sob baixa pressão (menos que 60 cmH_2O ou 6kPa) e corresponde à condutância hidráulica natural da planta (i.e. antes de ser cortada). A condutância hidráulica máxima (K_m) foi medida após um fluxo de água (*"Flush"*) de alta pressão (2 bar) na amostra para remoção dos embolismos.

A condutividade hídrica específica inicial (K_i; $mmols.m^{-1}.\ s^{-1}.Mpa^{-1}$) foi calculada multiplicando a condutância inicial pelo comprimento da amostra (**L**, m) e dividindo pela área transversal de xilema condutor (**A**, m^2), conforme a equação 5:

$$K_i= K_{in}.L/A \qquad \textbf{Equação (5)}$$

A Condutividade hídrica específica máxima (K_{max}) foi calculada conforme a equação 6 abaixo, multiplicando a condutância máxima pelo comprimento da amostra (**L**, m) e dividindo pela área transversal de xilema condutor (**A**, m^2), conforme a equação 6:

$$K_{max}= K_m.L/A \qquad \textbf{Equação (6)}$$

A condutividade hídrica específica inicial e máxima é dada em massa molar, considerando a massa molar da água igual a 18.02 $g.mol^{-1}$. A K_{max} expressa a capacidade de condução hídrica máxima da amostra, sem interferência de variáveis ambientais.

A porcentagem de perda de condutividade (PPC) foi calculada seguindo o protocolo de Cochard *et al.* (2013), conforme a equação 7:

$$PPC = 100*(1-K_i / K_{max}) \qquad \textbf{Equação (7)}$$

Em que K_i é a condutividade hídrica inicial e $K_{max,}$ a condutividade hídrica máxima, após a remoção dos embolismos. PPC = 0% significa que K_i= K_{max} i.e., nenhum vaso está embolizado; e PLC=100% significa que K_i= 0, isto é, todos os vasos estão embolizados.

O comprimento máximo de vaso foi calculado seguindo o protocolo proposto por Zimmermann & Jeje (1981), no qual o comprimento inicial do segmento foi medido e a extremidade proximal foi conectada a um compressor, recebendo ar sob pressão de 0,15 MPa. Na outra extremidade, o caule foi imerso na água e cortado de 2 cm em 2 cm até a visualização de bolhas de ar saindo constantemente pela extremidade imersa na água. Mediu-se então o comprimento total

do ramo neste momento (aparecimento das bolhas), que indicou a medida de comprimento máximo do vaso (LMV) + ou – metade do comprimento do segmento cortado antes que apareçam as bolhas (2 cm) - esta foi a incerteza da medida.

Análises estatísticas

Para descrever a arquitetura anatômica realizamos o método multivariado de Análise de Componentes Principais (PCA), utilizando 12 variáveis anatômicas (porcentagem de: floema, xilema, xilema lianescente, xilema autossuportante, medula, área condutora do xilema; porcentagem de vaso, parênquima e fibras do xilema lianescente; área média de vaso, frequência de vaso e espessura da parede de fibra). Utilizamos somente o número de componentes com variância superior a um (Norusis 1990). Para detectar quais variáveis anatômicas estão correlacionadas com os componentes extraídos da PCA, realizamos múltiplas correlações Person, e corrigimos o nível de significância aplicando a correção de Bonferroni ($p<0,001$) entre as variáveis anatômicas e os componentes utilizados. Para comparar os componentes da PCA, a flexibilidade e as variáveis da condutividade hidráulica entre as quatro espécies utilizamos um modelo linear misto incluindo uma variável randômica (amostra aninhada em indivíduo), seguido do teste de hipóteses lineares gerais e de comparação múltipla (contraste de Tukey). Utilizamos modelos lineares mistos para testar se os eixos do componente principal estão correlacionados com as variáveis funcionais de flexibilidade (Módulo de Young) e condutividade hidráulica, incluindo nos modelos uma variável randômica (amostras aninhada em indivíduo). As variáveis preditoras (PC1, PC2 e PC3) e resposta (módulo de Young, K_{ini}, K_{max} e PLC) foram padronizadas (escalonadas) e os coeficientes de inclinação das retas são representados por B_{stb}. A análise de componentes principais e os modelos lineares mistos foram realizados com o software R version 2.15.1 (http://www.r-project.org/) utilizando os pacotes "vegan", "multcomp" e "nlme". Os modelos foram ajustados utilizando a máxima verossimilhança e a estrutura do erro (desvio padrão intrarregião) foi incluída para normalizar a variância nos resíduos. Utilizamos o teste Shapiro-Wilk para testar a normalidade das variáveis e dos resíduos de cada modelo.

RESULTADOS

São apresentados abaixo os dados da arquitetura anatômica caulinar e dos parâmetros funcionais: flexibilidade, condutividade hídrica inicial, máxima e porcentagem de perda de condutividade hídrica (PPC) (tabela 2), bem como a relação da arquitetura anatômica com esses parâmetros funcionais para as espécies *Adenocalymma validum*, *Pachyptera aromatica*, *Anemopaegma robustum* e *Bignonia aecnoquitialis*.

Tabela 2. Dados da variação cambial, diâmetro médio caulinar, densidade caulinar, variáveis anatômicas, biomecânicas e de condutividade específica hídrica (média ±desvio padrão) para cada espécie.

	Espécies			
Variáveis	*Adenocalymma validum*	*Pahyptera aromatica*	*Anemopaegma robustum*	*Bignonia aecnoquitilais*
Variáveis Anatômicas				
Variação cambial	4-cunhas	4-cunhas	Múltiplo de 4-cunhas	Múltiplo de 4-cunhas
Diâmetro caulinar médio (mm)	16,17 (±2,95)	13,47 (±2,50)	15,99 (±3,29)	16,21 (±5,70)
Área total do caule (mm^2)	168,86 (±61,34)	112,77 (±38,62)	193,60 (±69,56)	173,11 (±100,85)
Área floema (%)	44,22 (±5,83)	35,30 (±5,53)	44,53 (±5,99)	40,93 (±3,34)
Área xilema total (%)	51,96 (±5,94)	57,50 (±3,68)	48,78 (±7,90)	50,78 (±4,88)
Área xilema lianescente (%)	40,98 (±7,12)	48,58 (±6,46)	33,33 (±13,78)	39,46 (±13,37)
Área xilema autossuportante (%)	6,93 (±6,70)	6,23 (±3,91)	13,47 (±16,09)	10,13 (±8,99)
Área xilema da cunha (%)	4,04 (±0,91)	2,68 (±1,18)	1,97 (±1,17)	1,18 (±0,50)
Área da medula (%)	3,80 (±2,07)	7,18 (±5,21)	6,67 (±5,14)	8,28 (±7,25)
Área de vaso do xilema lianescente (%)	37,2 (±4,96)	37,7 (±5,79)	31,5 (±7,93)	37,1 (±3,96)
Área parênquima do xilema lianescente (%)	27,6 (±4,11)	23,0 (±3,42)	26,4 (±5,19)	32,8 (±5,21)
Área de fibra do xilema lianescente (%)	35,1 (±5,60)	39,2 (±6,14)	41,9 (±8,16)	29,9 (±6,06)
Espessura da parede de fibra lianescente (µm)	4,39 (±0,31)	4,00 (±0,37)	4,04 (±0,40)	3,24 (±0,35)
Espessura da parede de fibra autossuportante (µm)	3,43 (±0,53)	2,81 (±0,23)	3,00 (±0,53)	2,36 (±0,25)
Espessura da parede de fibra total (µm)	4,08 (±0,33)	3,63 (±0,23)	3,60 (±0,42)	2,97 (±0,31)
Área média de vaso (μm^2)	6993,18 (±1902,79)	4906,37 (±782,27)	4306,90 (±1628,61)	8341,74 (±2266,48)
Área condutora do xilema (%)	19,35 (±4,01)	20,19 (±4,31)	14,08 (±6,01)	15,73 (±5,91)
Frequência de vasos do xilema ($vasos.mm^{-2}$)	28,59 (±6,00)	42,26 (±11,52)	32,38 (±5,97)	18,37 (±3,56)
Razão de pontoação	0,60 (±0,02)	0,43 (±0,04)	0,45 (±0,12)	0,60 (±0,03)
Número de pontoação por área de vaso ($vaso.mm^2$)	20,480,5 (±3057,5)	36,690,3 (±989,6)	29,246,1 (±3395,5)	22,134,8 (±1586,1)
Área média da membrana da pontoação (μm^2)	29,7 (±4,0)	12,1 (±0,6)	16,6 (±5,6)	29,0 (±3,1)
Variáveis Biomecânicas				
Segundo momento de área ($mm^{4)}$)	3762,79 (±2770,25)	2127,52 (±1802,24)	4205,39 (±2642,02)	6212,70 (±8514,66)
Rigidez a Flexão ($10^{+06}Nmm^2$)	3,03 (2,03)	2,07(±1,69)	5,09 (±3,15)	5,01(±5,41)
Módulo de Young (MNm^{-2})	953,59 (±391,68)	1197,48(±668,61)	1340,80(±532,95)	1364,41 (±670,78)
Variáveis Hídricas				
Condutividade esp. ínicial ($10^{+05}mmols.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$)	3,20 (±2,20)	2,27 (±9,59)	1,51 (±8,52)	1,58 (±5,62)
Condutividade esp. máxima ($10^{+05}.mmols.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$)	13,48 (±14,02)	4,05 (±4,12)	1,87 (±1,45)	1,94 (±8,00)
% Perda de condutividade (%)	51,41 (±22,68)	28,87 (±22,26)	23,84 (±21,48)	16,85 (±22,05)
Comprimento máximo de vaso (m)	3,27 (±0,78)	2,77 (±0,63)	2,27 (±0,83)	2,85 (±0,74)

Arquitetura anatômica

Variação cambial: Todas as espécies analisadas possuem xilema interrompido por cunhas de floema. As espécies *Adenocalymma validum* e *Pachyptera aromatica* possuem quatro cunhas de floema (Fig. 3A, H). Em *Adenocalymma validum,* as cunhas de floema formam o padrão de cunhas com "escadas" laterais (Fig. 3A, B) e em *Pachyptera aromatica* as cunhas de floema são retas, não formando escadas (Fig. 3H, I). As espécies *Anemopaegma robustum* e *Bignonia aecnoquitialis* possuem variação cambial com múltiplo de quatro cunhas de floema (Fig. 4 A, H). Porém três indivíduos de *Anemopaegma robustum* apresentaram apenas quatro cunhas iniciais. A porcentagem de floema varia entre as espécies sendo menor em *Pachyptera aromatica* (Tabela 2, Fig. 5).

Xilema secundário: A área média de vasos foi menor em *Pachyptera aromatica* e *Anemopaegma robustum* (Tabela 2, Fig. 5). A área condutora transversal do xilema secundário foi maior em *Adenocalymma validum* e *Pachyptera aromatica* (Tabela 2, Fig. 5). A frequência de vasos foi maior em *Pachyptera aromatica* e *Anemopaegma robustum* (Tabela 2, Fig. 5). A espessura de fibra foi maior em *Adenocalymma validum* e menor em *Bignonia aecnoquitialis* (Tabela 2, Fig. 5). As espécies analisadas possuem uma região interna de xilema autossuportante e uma região mais externa de xilema lianescente (Fig.3 A-C, H-J; Fig.4 A-C, H-J).

A região do <u>xilema autossuportante</u> está caracterizada por uma matriz de tecido formada por fibras, elementos de vaso de pequeno calibre, baixa frequência de vaso e predomínio de raios unisseriados (Fig. 3 D, K; Fig. 4 D, K). A porcentagem de xilema autossuportante não varia entre as espécies (tabela 2, Fig. 5).

A região do <u>xilema lianescente</u> é caracterizado por apresentar uma porosidade difusa (Fig.3C, J; Fig.4 C, J); dimorfismo de vasos, com vasos grandes predominantemente solitários e vasos pequenos em múltiplos, geralmente associados aos vasos grandes, formando pequenas cadeias radiais ou cachos (Fig.3C, E, J e L; Fig.4C, E, J e L); e a presença de tilos em alguns vasos. Placa de perfuração simples. Pontoação intervascular alterna (Fig. 3G, N; Fig. 3G, N), com razão de pontoação por área de vaso maior em *Adenocalymma validum* e *Bignonia aecnoquitialis* do que em *Pachyptera aromatica* e *Anemopaegma robustum* (Tabela 2); o número de pontoações por milímetro quadrado foi menor em *Adenocalymma validum* e *Bignonia aecnoquitialis* do que em *Pachyptera aromatica* e *Anemopaegma robustum* (Tabela 2); a área média da pontoação foi maior em *Bignonia aecnoquitialis* e *Adenocalymma validum*, do que em *Pachyptera aromatica* e *Anemopaegma robustum* (Tabela 2). A porcentagem de xilema lianescente varia entre as espécies, sendo maior em *Pachyptera aromatica* (Tabela 2, Fig. 5). A porcentagem de área de vaso do xilema lianescente é menor em *Anemopaegma robustum* (Tabela 2, Fig. 5). Parênquima axial paratraqueal escasso a vasicêntrico em todas as espécies (Fig. 3E e L; Fig. 4E e L), formando confluências curtas em *Adenocalymma validum* e *Pachyptera aromatica*; parênquima

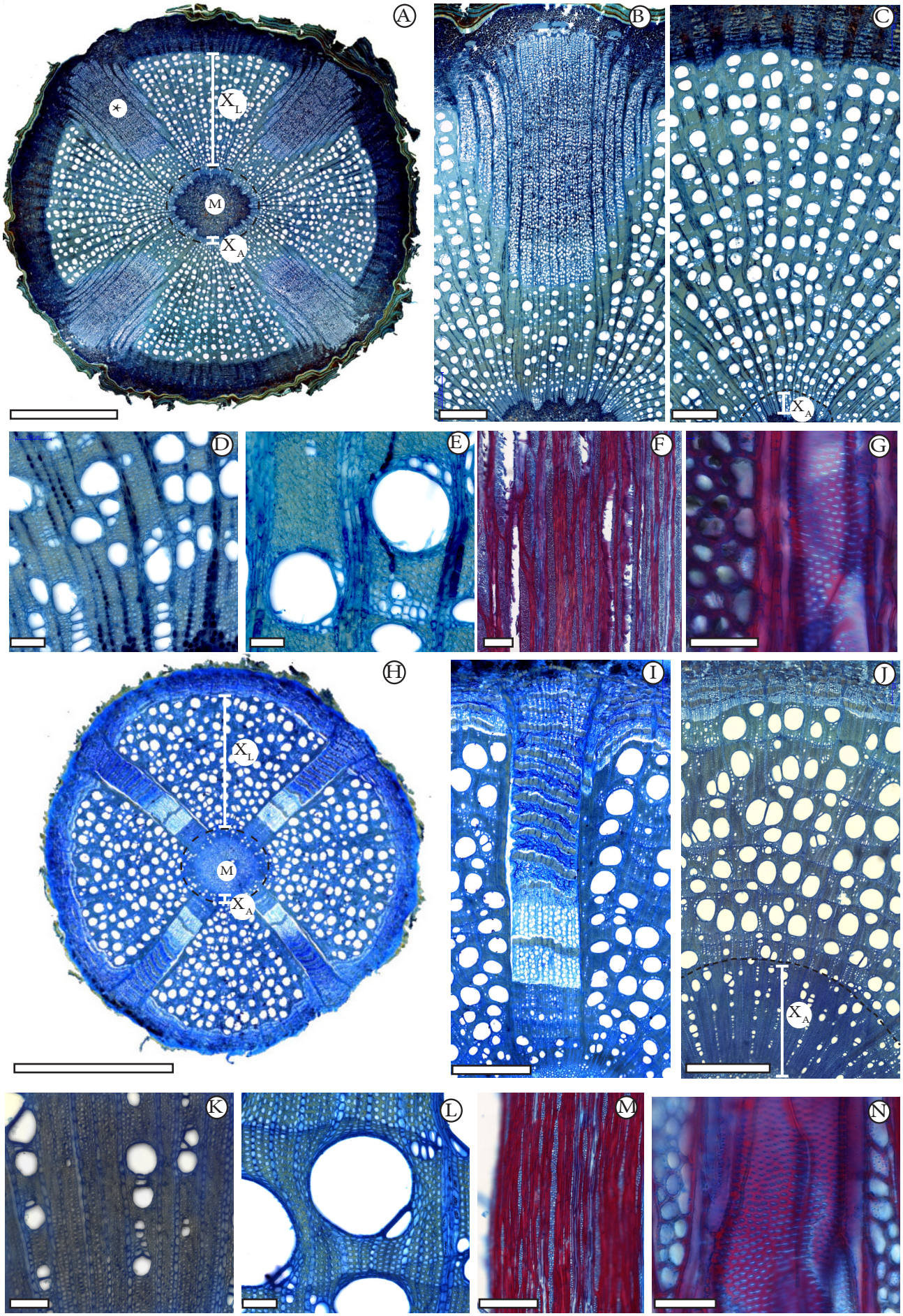


Figura 3. Arquitetura anatômica do caule de *Adenocalymma validum* (A-G) e de *Pachyptera aromatica* (H-N). Seções transversais (A-E e H-L), seções longitudinais tangenciais (F-G e M-N). Em (A) e (H) aspecto geral do caule com múltiplas cunhas de floema (*), xilema lianescente (XL), xilema autossuportante (XA) e medula (M). Em (B) e (I) aspecto da cunha de floema formando escadas laterais em (B) e cunhas retas em (I). Em (C) e (J) aspecto anatômico do xilema secundário lianescente e autossuportante. Em (D) e (K) detalhe do xilema autossuportante. Em (E) e (L) detalhe do xilema lianescente. Em (F) e (M) Raios altos e largos. Em (G) e (N) Detalhe do elemento de vaso, evidenciando as pontoações intervasculares. Escalas A, H= 5mm; B, C, I, J=1mm; F, M= 500 µm; D, E, K, L=100 µm; G, N= 50 µm.

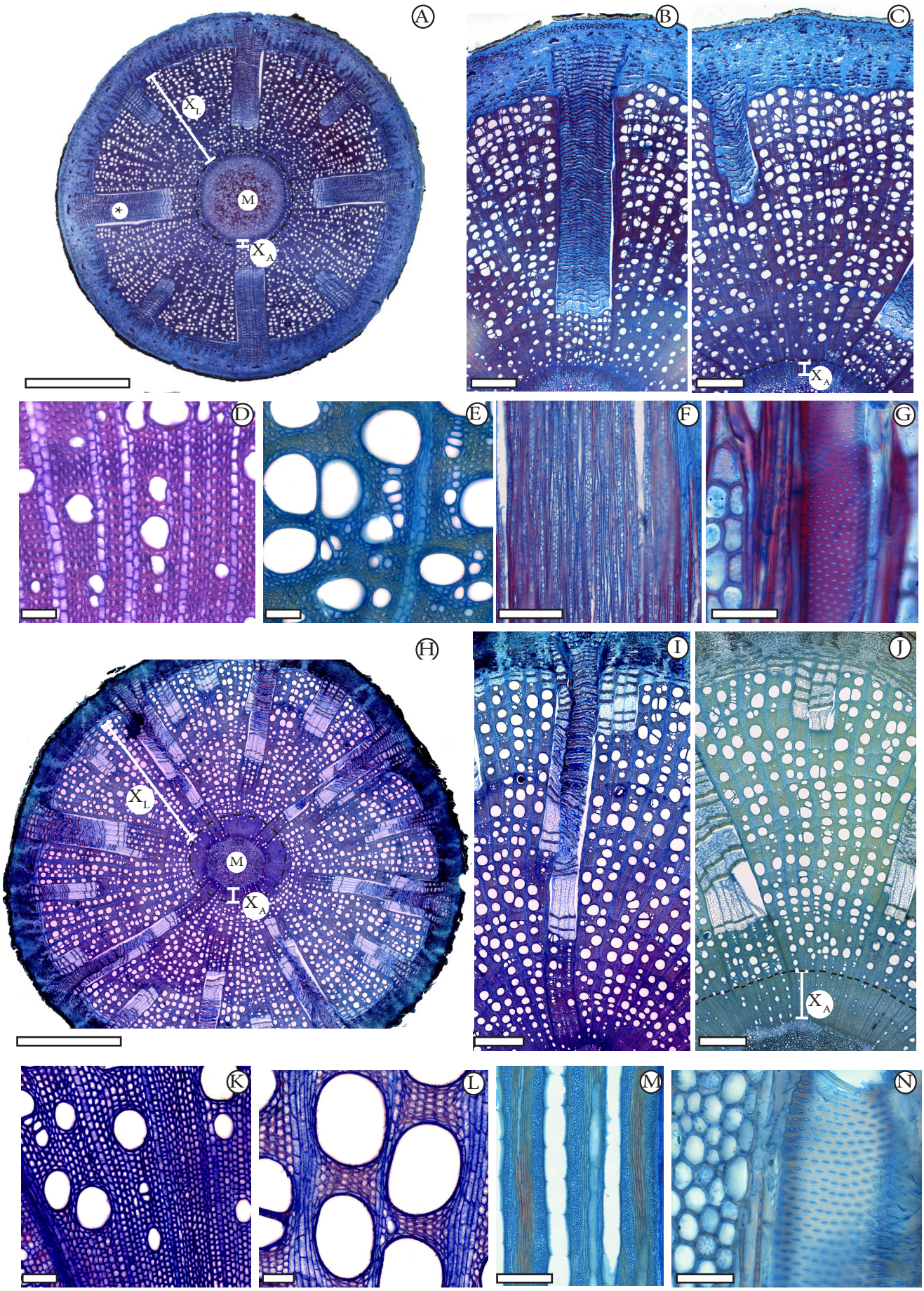


Figura 4. Arquitetura anatômica do caule de *Anemopaegma robustum* (A-G) e de *Bignonia aecnoquitialis* (H-N). Seções transversais (A-E e H-L), seções longitudinais tangenciais (F-G e M-N). Em (A) e (H) aspecto geral do caule com múltiplas cunhas de floema (*), xilema lianescente (XL), xilema autossuportante (XA) e medula (M). Em (B) e (I) aspecto da cunha de floema formando escadas laterais em (B) e cunhas retas em (I). Em (C) e (J) aspecto anatômico do xilema secundário lianescente e autossuportante. Em (D) e (K) detalhe do xilema autossuportante. Em (E) e (L) detalhe do xilema lianescente. Em (F) e (M) Raios altos e largos. Em (G) e (N) Detalhe do elemento de vaso, evidenciando as pontoações intervasculares. Escalas A, H= 5mm; B, C, I, J=1mm; F, M= 500 µm; D, E, K, L=100 µm; G, N= 50 µm.

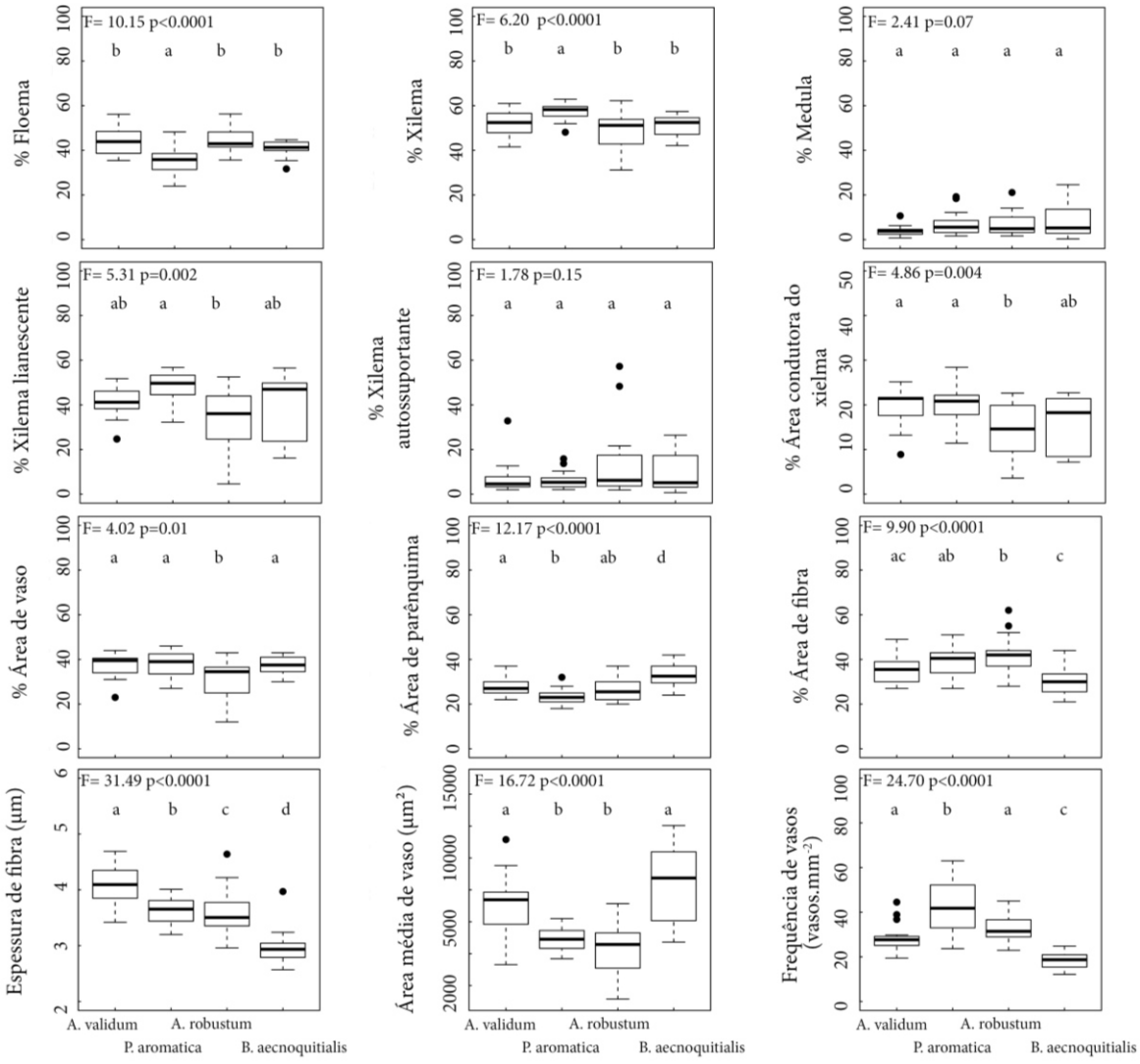


Figura 5. Comparação das variáveis anatômicas entre as espécies *Adenocalymma validum, Pachyptera aromatica, Anemopaegma robustum* e *Bignonia aecnoquitialis*. Valores estatísticos de F e p-valor preditos pelo modelo linear com efeito misto incluindo o efeito randômico (amostra aninhado em indivíduo) seguido do teste de hipóteses lineares gerais e comparação múltiplas (contraste Tukey). Letras diferentes indicam diferença estatística (p<0,05).

axial marginal em linha (1 célula de largura) presente em *Adenocalymma validum* e *Pachyptera aromatica* (Fig. 3J e Fig. 4J). Raio mais estreitos em *Pachyptera aromatica* e *Anemopaegma robustum* com predomínio de 1-3 células de largura (Fig. 3M e Fig. 4M) e raios mais largos em *Adenocalymma validum* e *Bignonia aecnoquitialis* com 4 a 5 células de largura (Fig. 3F e Fig. 4F). A porcentagem de parênquima (axial e radial) do xilema lianescente é menor em *Pachyptera aromatica* e *Anemopaegma robustum* e maior em *Bignonia aecnoquitialis* (Tabela 2, Fig. 5). Fibras septadas presentes (Fig. 4M); espessura da parede das fibras varia entre as espécies, sendo maior em *Adenocalymma validum* e menor em *Bignonia aecnoquitialis* (Tabela 2, Fig. 5); fibras do xilema autossuportante menos espessas que as fibras do xilema lianescente (Tabela 2). A porcentagem de fibra do xilema lianescente é maior *em Pachyptera aromatica* e *Anemopaegma robustum* e menor em *Bignonia aecnoquitialis* (Tabela 2, Fig. 5).

Características anatômicas e análise de componentes principais (PCA)

A proporção da variância acumulada dos três primeiros eixos da análise de componentes principais (PC1, PC2 e PC3), com base nas 12 variáveis anatômicas analisadas, explica 70% da variação dos dados (Tabela 3). O primeiro componente principal (PC1) explica 35% da variância total, o segundo componente principal (PC2) explica 21% e o terceiro componente (PC3) explica 14% (Tabela 3). O primeiro eixo da componente principal (PC1) está altamente correlacionado com sete descritores anatômicos, que em ordem decrescente de contribuição são: porcentagem de área condutora do xilema, porcentagem de xilema lianescente, porcentagem de xilema autossuportante, porcentagem de área de vaso, porcentagem de medula, média de área de vaso e porcentagem de área de fibras (Tabela 3; Fig. 6A). O segundo eixo (PC2) está altamente correlacionado com seis descritores anatômicos, que em ordem decrescente de contribuição são: porcentagem de área de parênquima e de fibra, densidade de vaso, média da área de vaso, porcentagem de xilema e espessura da parede da fibra (Tabela 3; Fig. 6A). O terceiro eixo (PC3) esteve altamente correlacionado com 2 descritores anatômicos: a porcentagem de floema e xilema (Tabela 3 e Fig. 6B). Em síntese, o PCA agrupa em PC3 a porcentagem dos tecidos condutores, em PC2 somente variáveis relacionadas à porcentagem e dimensão dos tipos celulares do xilema, e em PC1 agrupa a porcentagem dos tipos de xilema (lianescente e autossuportante) e da medula, além das variáveis relacionadas à condutividade hídrica (Tabela 3).

Os três componentes principais variam entre as espécies (Fig. 7), sendo que *Anemopaegma robustum* e *Bignonia aecnoquitialis* possuem em média valores positivos da primeira componente (Fig. 7A). Valores positivos da PC1 estão relacionados com uma porcentagem alta de xilema autossuportante, de medula e de fibras do xilema lianescente (Fig. 6A). As espécies *Adenocalymma validum* e *Pachyptera aromatica* possuem em média valores mais negativos da primeira componente (Fig.7A). Valores negativos da PC1 estão relacionados com uma porcentagem alta de xilema lianescente, de vasos do xilema lianescente, de área condutora do xilema e maior área média de vaso (Fig. 6A). Os valores mais positivos da segunda componente principal (Fig.7B) em *Bignonia aecnoquitialis* e *Adenocalymma validum* estão relacionados com uma porcentagem alta de parênquima e maior área média de vaso (Fig. 6A). Os valores mais negativos da segunda componente principal em *Pachyptera aromatica* e *Anemopaegma robustum* estão relacionados com uma porcentagem alta de fibras do xilema lianescente, de xilema, maior frequência de vaso e maior espessura da parede da fibra (Fig. 6A). Os valores mais positivos da terceira componente principal (Fig. 7C) em *Adenocalymma validum* e *Anemopaegma robustum* estão relacionados com porcentagens altas de floema, e os valores mais negativos do PC3 representados em *Pachyptera aromatica* e *Bignonia aecnoquitialis* estão relacionados com porcentagens mais altas de xilema (Fig. 6B).

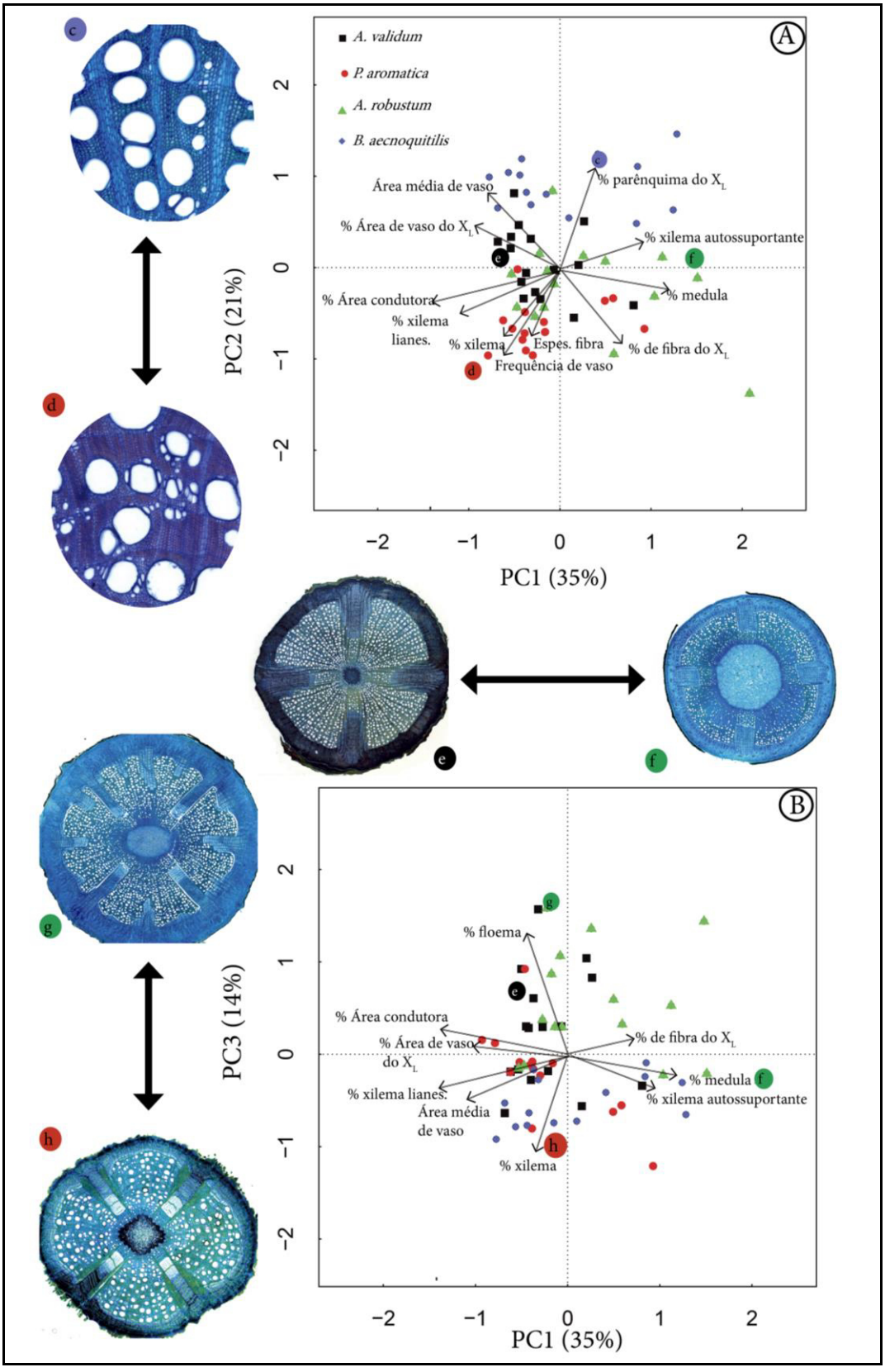


Figura 6. Escores e auto-vetores da análise de componente principal (PCA) utilizando as 12 variáveis anatômicas mensuradas nas quatro espécies lianescentes *Adenocalymma validum*, *Pachyptera aromatica*, *Anemopaegma robustum* e *Bignonia aecnoquitialis*. Os três eixos explicam 70% da variação dos dados. Em (A) relação dos escores e auto-vetores do PC1 pelo PC2, em (B) do PC1 pelo PC3 para as quatro espécies. Foram plotados apenas auto-vetores significativos para cada eixo (Tabela 3). As imagens em secção transversal (c), (d), (e), (f), (g) e (h) referem-se ao conjunto de características anatômicas extremas dos auto-vetores, representados pelos escores de cada amostra em cada eixo da componente, nos gráficos (A) e (B). X_L - Xilema lianescente.

Tabela 3. Autovalores da análise de componentes principais considerando os três componentes principais com as respectivas proporções da variância explicada e as correlações das variáveis anatômicas pelos três componentes principais (PC1, PC2 e PC3). Correlações significativas estão em negrito com correção de Bonferroni (p< 0,001).

	Componentes Principais		
	PC1	PC2	PC3
Autovalores	2,054	1,61	1,3
Proporção da variância explicada	0,35	0,21	0,14
Proporção da variância acumulada	0,35	0,56	0,70
Variáveis anatômicas:			
% Área condutora do xilema	**-0,95**	-0,11	0,04
% Área de xilema lianescente	**-0,88**	-0,18	-0,29
% Área de xilema autossuportante	**0,84**	-0,10	-0,16
% Área de vaso do xilema lianescente	**-0,73**	0,24	0,02
% Área de medula	**0,65**	0,18	-0,10
Área média de vaso	**-0,57**	**0,57**	-0,32
% Área de fibra do xilema lianescente	**0,44**	**-0,73**	0,09
Frequência de vasos	-0,37	**-0,65**	0,33
% Área de xilema	-0,28	**-0,52**	**-0,74**
% Área de Floema	-0,25	0,37	**0,83**
Espessura da parede da fibra total	-0,20	**-0,49**	0,33
% Área de parênquima do xilema lianescente	0,20	**0,73**	-0,16

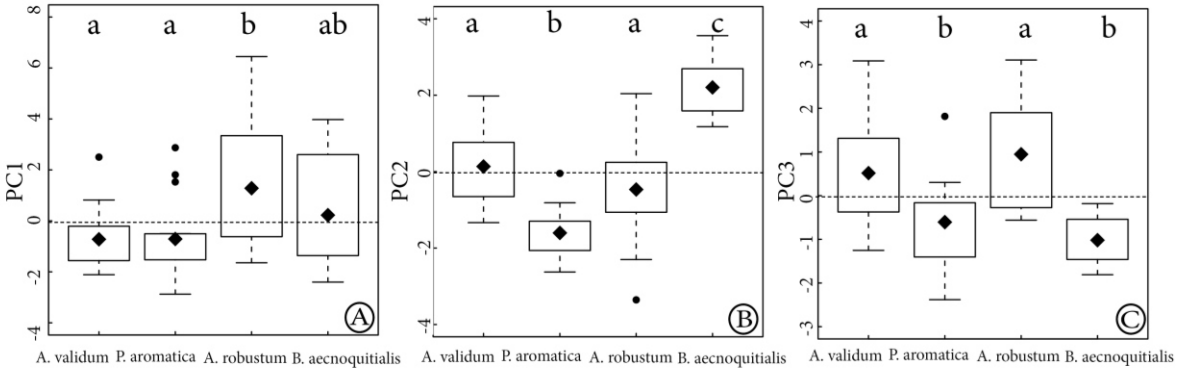


Figura 7. Comparação dos componentes principais entre as espécies *Adenocalymma validum, Pachyptera aromatica, Anemopaegma robustum* e *Bignonia aecnoquitialis*. (A) Primeiro componente principal-PC1 (F=3,78, **p=0,01**). (B) Segundo componente principal-PC2 (F=45,1, **p<0,0001**). (C) Terceiro componente principal PC3 (F=11,3, **p=0,0001**). Valores estatísticos preditos pelo modelo linear com efeito misto incluindo o efeito randômico (amostra aninhado em indivíduo) seguido do teste de hipóteses lineares gerais e comparações múltiplas (contraste Tukey). Letras diferentes indicam diferença estatística (p<0,05). Médias representadas pelos losangos.

Características funcionais

Flexibilidade

A média (mínimo- máximo) do módulo de Young considerando todas as espécies é de 11,987 $MN.m^{-2}$ (338,8 – 3315,8). *Adenocalymma validum* tem média de 953,6 $MN.m^{-2}$ (338,8 – 1540,4); *Pachyptera aromatica,* 1.197,4 $MN.m^{-2}$ (452,2 -3.315,8); *Anemopaegma robustum,* 1.340,8 $MN.m^{-2}$ (723,0 – 2.210,0); e, em *Bignonia aecnoquitialis,* 1.364,4 $MN.m^{-2}$ (536,6 – 2.855,0), porém a média do módulo de Young é similar entre as quatro espécies analisadas (Fig. 8A, p=0.16).

Condutividade hídrica

A média (mínimo- máximo) da condutividade hídrica inicial, considerando todas as espécies, é de 2.5 $x10^{+05}mmols.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$ (0.4 - 9.4). A condutividade hídrica inicial difere entre as espécies (Fig. 8B, p=0.006), sendo maior em *Adenocalymma validum* 3.2$x10^{+05}mmols.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$ (0.9 - 9.4) quando comparada às espécies *Anemopaegma robustum* 1.5 $x10^{+05}mmols.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$ (0.4 - 3.3) e *Bignonia aecnoquitialis* 1.6 $x10^{+05}mmols.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$(0.8 - 2.9), e semelhante à *Pachyptera aromatica* 2.3 $x10^{+05}mmols.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$ (1.6 - 5.4).

A média da condutividade hídrica máxima (K_{max}) é de 6.8 $x10^{+05}mmols.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$ (0.1 - 46.7) e da porcentagem de perda de condutividade (PPC) é de 33% (1.6 - 88.6) considerando todas as espécies. Ambas as variáveis (K_{max} e PPC) diferem entre as espécies (Fig. 8C e D, p<0.0001 e p<0.0001 respectivamente). A condutividade hídrica máxima é maior em *Adenocalymma validum* 13,5 $x10^{+05}mmols.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$ (1,3 - 46,7) quando comparada às outras três espécies; *Pachyptera aromatica* com 28,8 $x10^{+05}mmols.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$ (1,9 - 17,2); *Anemopaegma robustum* com 23,8 $x10^{+05}mmols.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$ (0,1 - 6,0) e *Bignonia aecnoquitialis* com 16,8 $x10^{+05}mmols.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$ (0,9 - 4,1). A porcentagem de perda de condutividade é maior em *Adenocalymma validum* 51,4% (10,7 - 88,6) quando comparada às outras três espécies; *Pachyptera aromatica* com 28,8% (11,3 - 84,6), *Anemopaegma robustum* com 23,8% (1,6 - 46) e *Bignonia aecnoquitialis* com 18,8% (3,2 - 33,5).

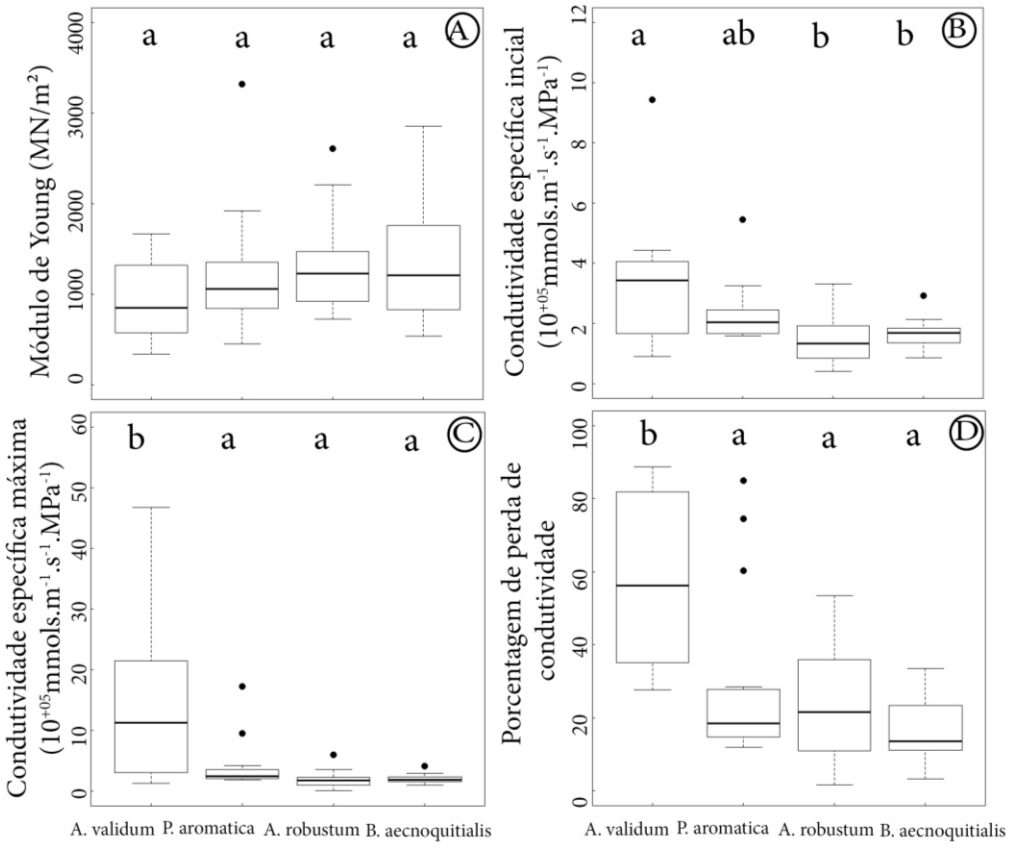


Figura 8. Comparação das variáveis funcionais entre as espécies *Adenocalymma validum, Pachyptera aromatica, Anemopaegma robustum* e *Bignonia aecnoquitialis*. (A) Módulo de Young (F=1,73, p=0,17). (B) Condutividade hídrica especifica inicial (F=14,11, **p=0,01**). (C) Condutividade hídrica especifica máxima (F=8,82, **p=0,0001**). (D) Porcentagem de perda de condutividade (F=9,30, **p=0,0001**). Valores estatísticos preditos pelo modelo linear com efeito misto incluindo o efeito randômico (amostra aninhado em indivíduo) seguido do teste de hipóteses lineares gerais e comparações múltiplas (contraste Tukey). Letras diferentes indicam diferença estatística (p<0,05).

Relação da anatomia com a funcionalidade

Características anatômicas e de Flexibilidade

O módulo de Young está relacionado com os três componentes principais (Fig. 9). A correlação é positiva com o primeiro componente principal - PC1 em *Pachyptera aromatica* (B_{stb}=0,96, p= 0,07), *Anemopaegma robustum* (B_{stb}=0,82, p=0,0002) e *Bignonia aecnoquitialis* (B_{stb}=0,86, p=0,00001) (Fig. 9 D, G e J, Tabela 4). Valores negativos do PC1 determinam menores valores de módulo de Young (i.e., maior flexibilidade). O módulo de Young está negativamente relacionado com PC2 em *Bignonia aecnoquitialis* (B_{stb}=-0,26, p=0,009) (Fig. 9K, Tabela 4). Valores positivos do PC2 determinam menores valores de módulo de Young (maior flexibilidade). O módulo de Young está negativamente relacionado com o PC3 em *Adenocalymma validum* (B_{stb}=-0,55, p=0,02) (Fig.9C, Tabela 4). Valores positivos do PC3 determinam menores valores do módulo de Young.

Em síntese, pela análise da Figura 9, maior flexibilidade (menor módulo de Young) está relacionada a diferentes combinações das variáveis anatômicas por espécie.

Tabela 4. Dados estatísticos sumarizados da regressão múltipla linear com modelo de efeito misto entre o módulo de Young e os três componentes principais (PC1, PC2 e PC3) para cada espécie. Coeficientes estimados padronizados (B_{stb}) em negrito são significativos (P<0,05). O desvio padrão explicado por cada efeito randômico (amostra aninhado em indivíduo) é reportado. Estrutura do erro (desvio padrão intra-região) foi incluído para normalizar a variância nos resíduos. O modelo foi ajustado utilizando a máxima verossimilhança com o pacote nlme do R.

Adenocalymma validum					
Efeito fixo	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-valor	p-valor
PC1	0,34	0,2	13	1,68	0,11
PC2	-0,14	0,24	13	-0,61	0,55
PC3	**-0,55**	0,21	13	-2,52	0,02
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,49	0,49	0,18		
Pachyptera aromatica					
	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-valor	p-valor
PC1	**0,96**	0,3	12	3,18	0,007
PC2	-0,36	0,23	12	-1,55	0,14
PC3	0,15	0,27	12	0,57	0,57
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,48	0,48	0,18		
Anemopaegma robustum					
	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-valor	p-valor
PC1	**0,82**	0,15	12	5,32	0,0002
PC2	-0,02	0,18	12	-0,13	0,89
PC3	-0,12	0,17	12	-0,72	0,48
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,38	0,38	0,14		
Bignonia aecnoquitiales					
	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-valor	p-valor
PC1	**0,86**	0,09	10	9,39	0,00001
PC2	**-0,26**	0,08	10	-3,21	0,009
PC3	0,14	0,09	10	1,56	0,14
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,19	0,19	0,07		

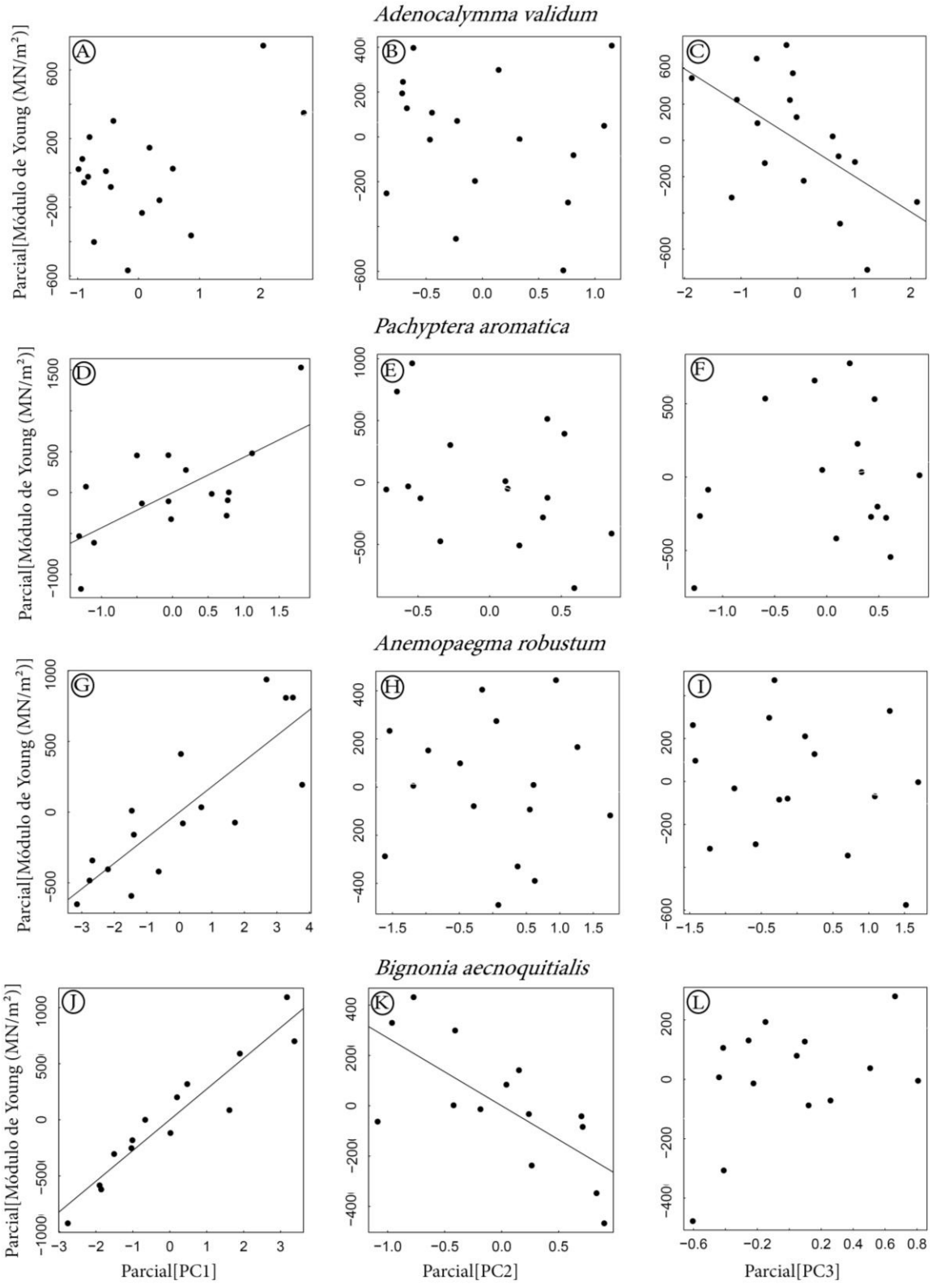


Figura 9. Regressões múltiplas lineares parciais entre o módulo de Young e as três componentes principais (PC1, PC2 e PC3) por espécie. (A), (D), (G) e (J) Módulo de Young versus PC1por espécies. (B), (E), (H) e (K) Módulo de Young versus PC2 por espécie. (C), (F), (I) e (L) Módulo de Young versus PC3 por espécie. Valores positivos do PC1 indicam porcentagem alta de: xilema autossuportante, medula, fibras do xilema lianescente; valores negativos indicam porcentagem alta de: xilema lianescente, vaso do xilema lianescente, área condutora do xilema, maior área média de vaso. Valores positivos de PC2 indicam porcentagem alta de: parênquima, área média de vaso; valores negativos indicam porcentagem alta de: fibras do xilema lianescente, xilema, maior frequência de vaso e maior espessura da parede de fibra. Valores positivos do PC3 indicam porcentagem alta de floema; valores negativos indicam porcentagem alta de xilema. Apenas relações significativas possuem retas.

As regressões múltiplas lineares parciais realizadas entre os três componentes principais e a condutividade hídrica específica inicial, máxima e perda de condutividade mostram relações com apenas algumas espécies.

A condutividade hídrica específica inicial está relacionada negativamente com o PC1 em *Adenocalymma validum* (B_{stb}=-0,74, p=0,03). Valores negativos do PC1 estão relacionados com maior condutividade hídrica específica inicial (Fig. 10A, Tabela 5). A condutividade hídrica específica inicial está positivamente relacionada com o PC3 em *Bignonia aecnoquitialis* (B_{stb}=0,64, p=0.01). Valores positivos do PC3 estão relacionados a maiores valores de condutividade hídrica específica inicial (Fig. 10L, Tabela 5).

A condutividade hídrica específica máxima está relacionada negativamente com o PC1 em *Anemopaegma robustum* (B_{stb}=-0,67, p=0,009). Valores negativos do PC1 estão relacionados com maior condutividade hídrica específica máxima (Fig. 11G, Tabela 6). A condutividade hídrica específica máxima está positivamente correlacionada com o PC2 em *Pachyptera aromatica* (B_{stb}=0,73, p=0,01) e *Bignonia aecnoquitialis* (B_{stb}=0.57, p=0,009). Valores positivos do PC2 estão relacionados à maiores valores de condutividade hídrica específica máxima (Fig. 11E-K, Tabela 6). A condutividade hídrica específica máxima está positivamente correlacionado com o PC3 em *Bignonia aecnoquitialis* (B_{stb}=0.79, p=0.003). Valores positivos do PC3 estão relacionados à maior condutividade hídrica específica máxima (Fig. 11E, K e L, Tabela 6).

A porcentagem de perda de condutividade está relacionada negativamente com o PC1 em *Bignonia aecnoquitialis* (B_{stb}=-0.63, p=0.04). Valores negativos do PC1 determinam maior porcentagem de perda de condutividade (Fig.12J, Tabela 7). A porcentagem de perda de condutividade está positivamente correlacionado com o PC2 em *Pachyptera aromatica* (B_{stb}=0.80, p=0.01). Valores positivos do PC2 determinam maiores valores de porcentagem de perda de condutividade (Fig. 12E, Tabela 7). A porcentagem de perda de condutividade está positivamente correlacionada com o PC3 em *Bignonia aecnoquitialis* (B_{stb}=0.69, p=0.02). Valores positivos do PC3 estão relacionados à maior porcentagem de perda de condutividade (Fig.12L, Tabela 7).

Tabela 5. Dados estatísticos sumarizados da regressão múltipla linear com modelo de efeito misto entre a Condutividade hidráulica especifica inicial e os três componentes principais (PC1, PC2 e PC3) para cada espécies. Coeficientes estimados padronizados (B_{stb}) em negrito são significativos (P<0,05). O desvio padrão explicado por cada efeito randômico (amostra aninhado em indivíduo) é reportado. Estrutura do erro (desvio padrão intra-região) foi incluído para normalizar a variância nos resíduos. O modelo foi ajustado utilizando a máxima verossimilhança com o pacote nlme do R.

Adenocalymma validum					
Efeito fixo	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-valor	p-valor
PC1	**-0,74**	0,28	7	-2,6	0,03
PC2	-0,31	0,36	7	-0,87	0,41
PC3	0,3	0,34	7	0,87	0,4
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,57	0,57	0,21		
Pachyptera aromatica					
	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-value	p-value
PC1	-0,35	0,42	12	-0,83	0,42
PC2	0,35	0,33	12	1,05	0,31
PC3	-0,59	0,39	12	-0,15	0,15
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,68	0,68	0,25		
Anemopaegma robustum					
	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-valor	p-valor
PC1	-0,42	0,28	8	-1,46	0,18
PC2	0,1	0,35	8	0,28	0,78
PC3	0,35	0,35	8	0,49	0,34
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,64	0,64	0,24		
Bignonia aecnoquitiales					
	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-valor	p-valor
PC1	0,14	0,22	9	0,64	0,53
PC2	0,43	0,2	9	2,06	0,06
PC3	**0,64**	0,22	9	2,88	0,01
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,46	0,46	0,17		

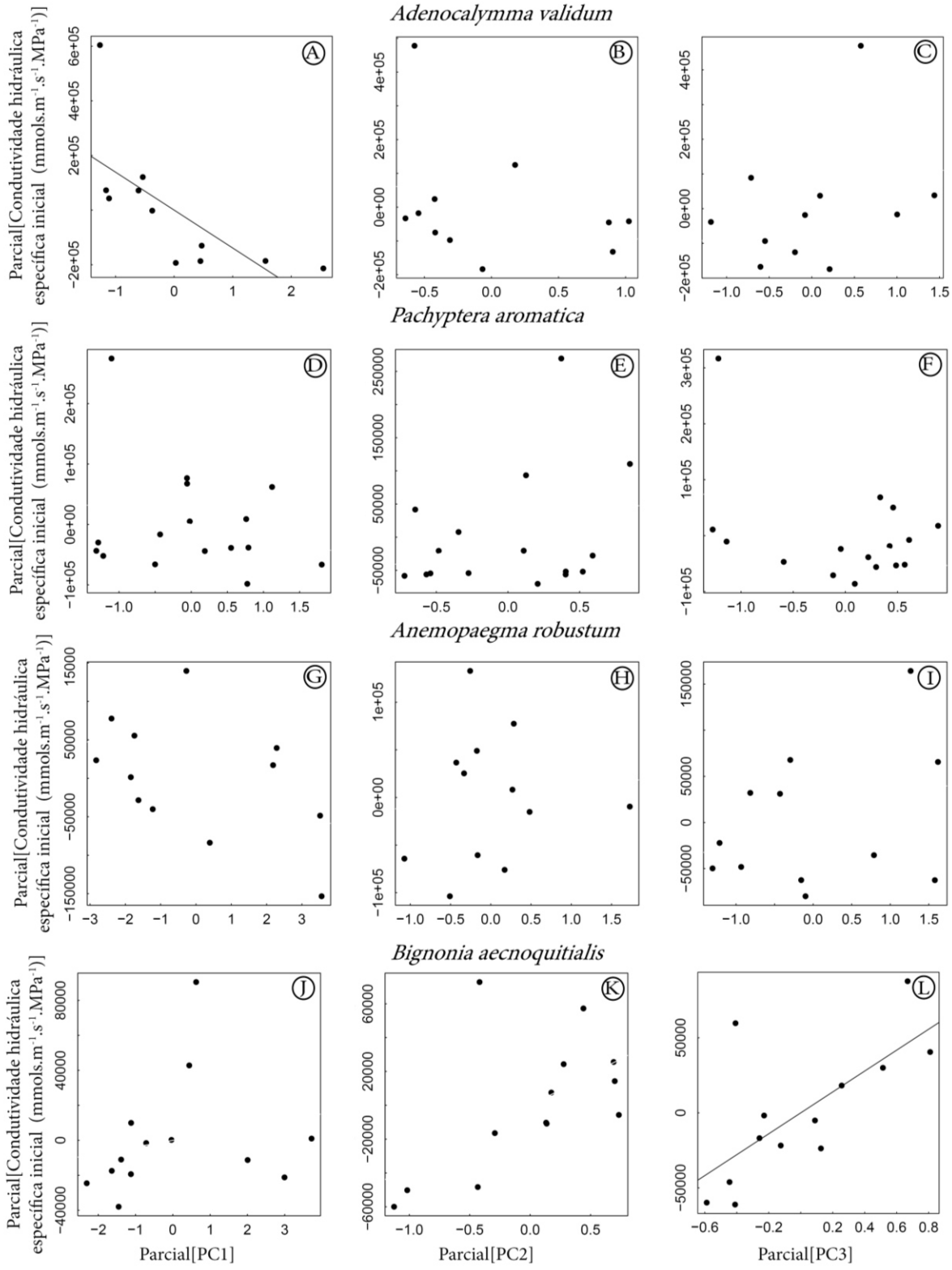


Figura 10. Regressões múltiplas lineares parciais entre condutividade hídrica especifica inicial-$K_{inicial}$ e as três componentes principais (PC1, PC2 e PC3) por espécie. (A), (D), (G) e (J) $K_{inicial}$ versus PC1por espécies. (B), (E), (H) e (K) $K_{inicial}$ versus PC2 por espécie. (C), (F), (I) e (L) $K_{inicial}$ versus PC3 por espécie. Valores positivos do PC1 indicam porcentagem alta de: xilema autossuportante, medula, fibras do xilema lianescente; valores negativos indicam porcentagem alta de: xilema lianescente, vaso do xilema lianescente, área condutora do xilema, área média de vaso. Valores positivos de PC2 indicam porcentagem alta de: parênquima, área média de vaso; valores negativos indicam porcentagem alta de: fibras do xilema lianescente, xilema, maior frequência de vaso e maior espessura da parede de fibra. Valores positivos do PC3 indicam porcentagem alta de: floema; valores negativos indicam porcentagem alta de xilema. Apenas relações significativas possuem retas.

Tabela 6. Dados estatísticos sumarizados da regressão múltipla linear com modelo de efeito misto entre a Condutividade hidráulica especifica máxima e os três componentes principais (PC1, PC2 ePC3) para cada espécies. Coeficientes estimados padronizados (B_{stb}) em negrito são significativos (P<0,05). O desvio padrão explicado por cada efeito randômico (amostra aninhado em indivíduo) é reportado. Estrutura do erro (desvio padrão intra-região) foi incluído para normalizar a variância nos resíduos. O modelo foi ajustado utilizando a máxima verossimilhança com o pacote nlme do R.

Adenocalymma validum					
Efeito fixo	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-valor	p-valor
PC1	-0,57	0,3	9	-1,88	0,09
PC2	-0,34	0,36	9	-0,95	0,36
PC3	0,24	0,34	9	0,7	0,49
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,66	0,66	0,24		
Pachyptera aromatica					
	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-valor	p-valor
PC1	-0,17	0,35	11	-0,49	0,62
PC2	**0,73**	0,26	11	2,77	0,01
PC3	0,15	0,32	11	0,49	0,63
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,51	0,51	0,19		
Anemopaegma robustum					
	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-valor	p-valor
PC1	**-0,67**	0,2	10	-3,2	0,009
PC2	0,15	0,25	10	0,59	0,56
PC3	0,14	0,24	10	0,59	0,56
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,48	0,48	0,18		
Bignonia aecnoquitiales					
	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-valor	p-valor
PC1	-0,04	0,16	10	-0,21	0,83
PC2	**0,57**	0,2	10	3,17	0,009
PC3	**0,79**	0,18	10	3,84	0,003
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,42	0,42	0,15		

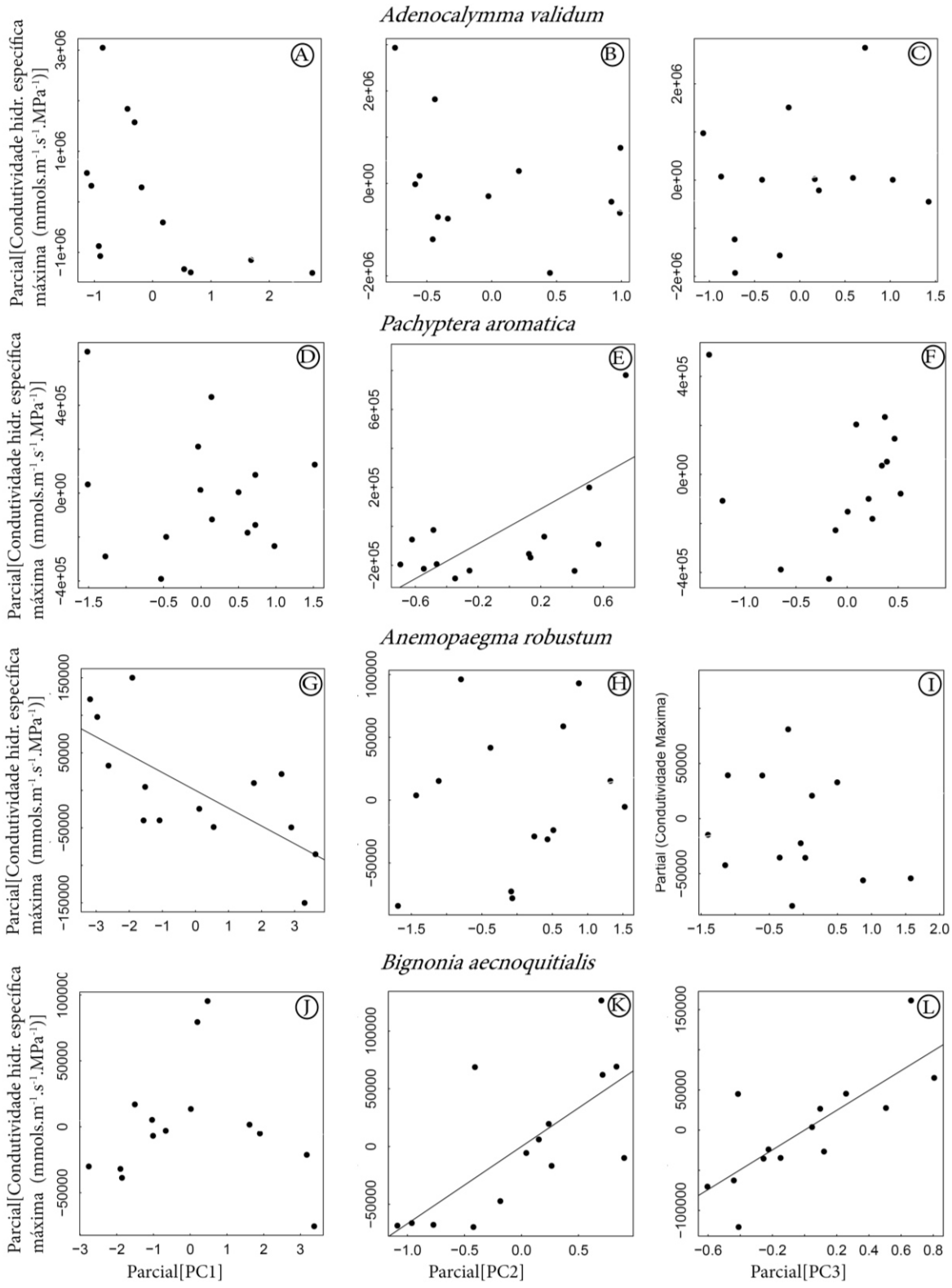


Figura 11. Regressões múltiplas lineares parciais entre condutividade hídrica especifica máxima-K_{max} e as três componentes principais (PC1, PC2 e PC3) por espécie, (A). (D), (G) e (J) K_{max} versus PC1por espécies. (B), (E), (H) e (K) K_{max} versus PC2 por espécie. (C), (F), (I) e (L) K_{max} versus PC3 por espécie. Valores positivos do PC1 indicam porcentagem alta de: xilema autossuportante, medula, fibras do xilema lianescente; valores negativos indicam porcentagem alta de: xilema lianescente, vaso do xilema lianescente, área condutora do xilema, área média de vaso. Valores positivos de PC2 indicam porcentagem alta de: parênquima, área média de vaso; valores negativos indicam porcentagem alta de: fibras do xilema lianescente, xilema, maior frequência de vaso e maior espessura da parede de fibra. Valores positivos do PC3 indicam porcentagem alta de: floema; valores negativos indicam porcentagem alta de xilema. Apenas relações significativas possuem retas.

Tabela 7. Dados estatísticos sumarizados da regressão múltipla linear com modelo de efeito misto entre a porcentagem de perda de condutividade (PPC) e os três componentes principais (PC1, PC2 ePC3) para cada espécies. Coeficientes estimados padronizados (B_{stb}) em negrito são significativos (P<0,05). O desvio padrão explicado por cada efeito randômico (amostra aninhado em indivíduo) é reportado. Estrutura do erro (desvio padrão intra-região) foi incluído para normalizar a variância nos resíduos. O modelo foi ajustado utilizando a máxima verossimilhança com o pacote nlme do R.

Adenocalymma validum					
Efeito fixo	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-valor	p-valor
PC1	-0,61	0,28	7	-2,12	0,07
PC2	0,23	0,36	7	0,65	0,53
PC3	-0,16	0,35	7	-0,46	0,65
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,49	0,49	0,18		
Pachyptera aromatica					
	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-valor	p-valor
PC1	-0,23	0,37	11	-0,63	0,53
PC2	**0,8**	0,28	11	2,8	0,01
PC3	-0,18	0,34	11	-0,53	0,6
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,55	0,55	0,2		
Anemopaegma robustum					
	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-valor	p-valor
PC1	-0,53	0,26	8	-2,02	0,07
PC2	-0,45	0,32	8	-1,39	0,19
PC3	0,33	0,32	8	1,02	0,33
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,59	0,59	0,22		
Bignonia aecnoquitiales					
	Coeficiente	Erro padrão	GL	t-valor	p-valor
PC1	**-0,63**	0,27	9	-2,34	0,04
PC2	0,52	0,24	9	2,1	0,06
PC3	**0,69**	0,26	9	2,64	0,02
Efeito randômico	Amostra	Individuo	Resíduo		
	0,54	0,54	0,2		

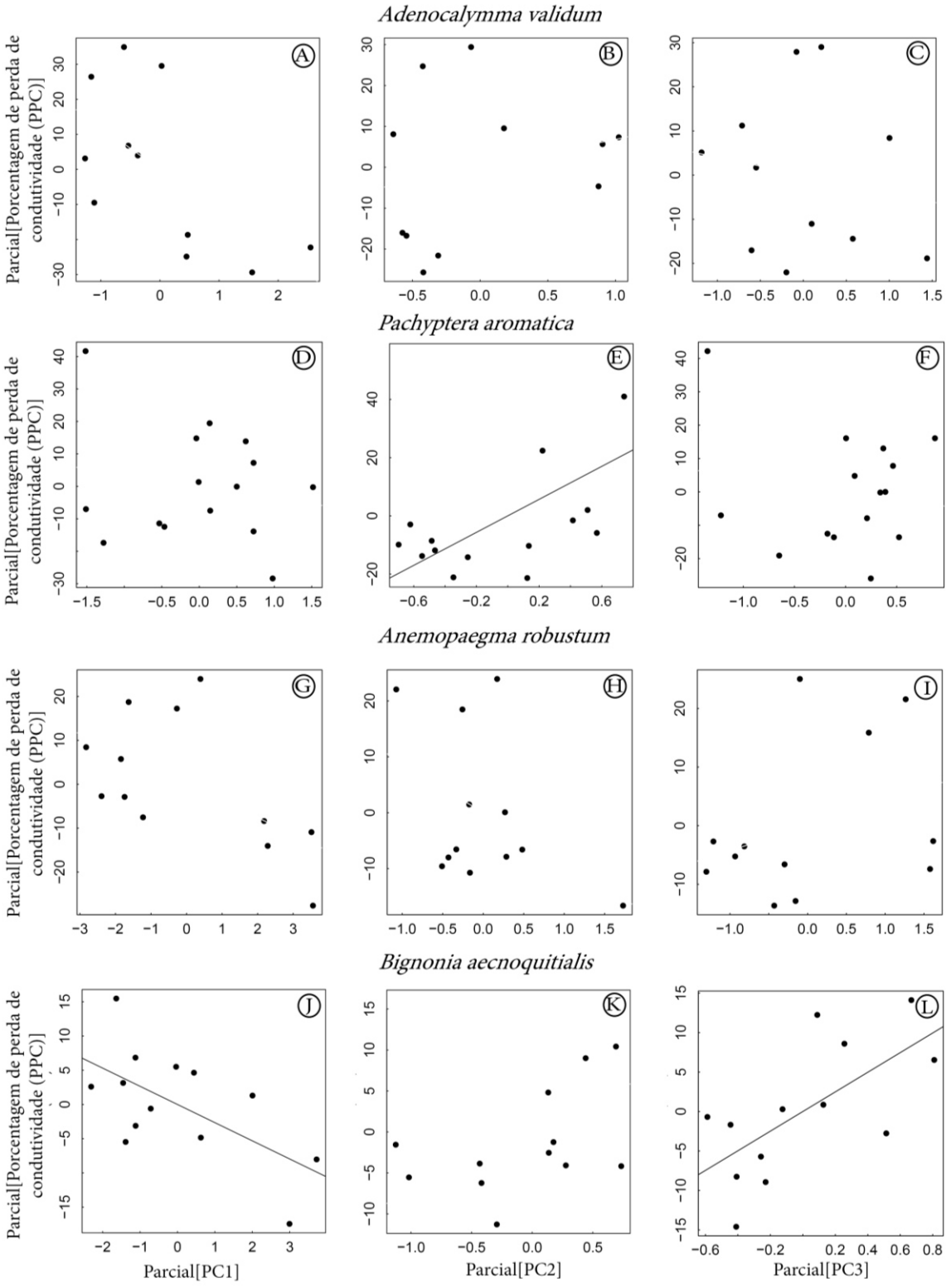


Figura 12. Regressões múltiplas lineares parciais entre a % de perda de condutividade (PPC) e as três componentes principais (PC1, PC2 e PC3) por espécie. (A), (D), (G) e (J) PPC versus PC1por espécies, (B), (E), (H) e (K) PPC versus PC2 por espécie. (C), (F), (I) e (L) PPC versus PC3 por espécie. Valores positivos do PC1 indicam porcentagem alta de: xilema autossuportante, medula, fibras do xilema lianescente; valores negativos indicam porcentagem alta de: xilema lianescente, vaso do xilema lianescente, área condutora do xilema, área média de vaso. Valores positivos de PC2 indicam porcentagem alta de: parênquima, área média de vaso; valores negativos indicam porcentagem alta de: fibras do xilema lianescente, xilema, maior frequência de vaso e maior espessura da parede de fibra. Valores positivos do PC3 indicam porcentagem alta de: floema; valores negativos indicam porcentagem alta de xilema. Apenas relações significativas possuem retas.

Relação da Flexibilidade com a Condutividade hídrica

O módulo de Young diminui com o aumento da condutividade específica máxima mensurada- K_{max} (B_{stb}= -0.17, p=0.003) considerando todas as espécies (Fig. 13). Não houve relação do módulo de Young com a condutividade específica inicial mensurada.

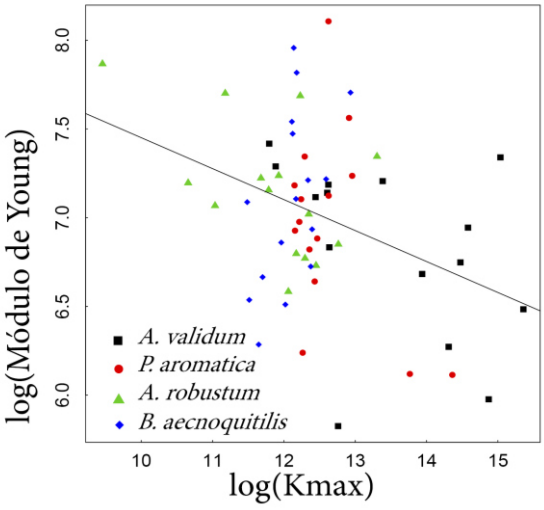


Figura 13. Relação do parâmetros funcionais para todas as espécies. Módulo de Young versus Condutividade hídrica especifica máxima mensurada - K_{max} (B_{stb}= -0,17±0,05, t=-3,10, p=0,003).

Relação da Condutividade hídrica com a Porcentagem de perda de condutividade

A condutividade hídrica específica máxima mensurada aumenta com o aumento da porcentagem de perda de condutividade (Fig.14, B_{stb}= 0.81, p<0.001), considerando-se todas as espécies.

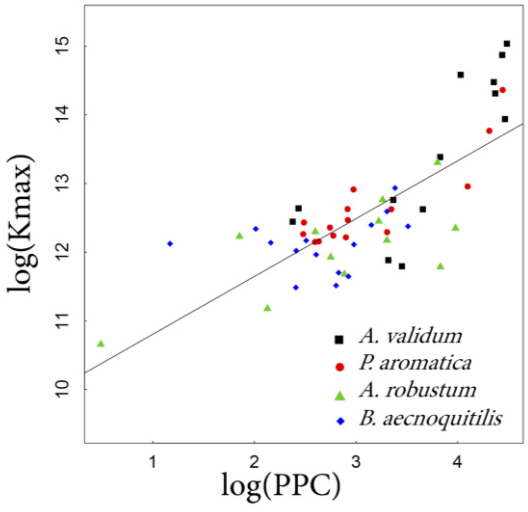


Figura 14. Relação dos parâmetros funcionais hídricos para todas as espécies. Condutividade hídrica especifica máxima mensurada –K_{max} versus Porcentagem de perda de condutividade (PPC) (B_{stb}= 0,81±0,07, t=10,2, p<0,001).

DISCUSSÃO

Em nosso estudo analisamos a arquitetura anatômica, flexibilidade (módulo de Young), condutividade hídrica inicial e máxima (K_i e K_{max}) e a porcentagem de perda de condutividade (PPC) de quatro espécies de lianas da tribo Bignonieae, estabelecidas no dossel da floresta Amazônica, em um contexto de forma e função. Apesar de apresentarem distintas arquiteturas anatômicas, como esperado, as espécies analisadas possuem flexibilidades caulinares semelhantes, sendo explicadas para cada espécie por diferentes combinações das variáveis anatômicas. A condutividade hídrica e porcentagem de perda de condutividade diferem entre as espécies e também estão relacionadas com combinações diferentes das variáveis anatômicas. Aspectos da arquitetura anatômica das lianas analisadas está relacionada tanto ao ganho de flexibilidade quanto ao ganho de condutividade hídrica e maior porcentagem de embolismo (PPC), relações discutidas em maior detalhe abaixo.

Arquitetura anatômica

As espécies analisadas possuem a maioria das caraterísticas da síndrome vascular lianescente, proposta por Angyalossy *et al.* (2015). A variação cambial no caule, nas quatro espécies analisadas, é do tipo xilema interrompido por cunhas de floema, formando quatro cunhas em *Adenocalymma validum* e *Pachyptera aromatica* e múltiplo de quatro cunhas em *Anemopaegma robustum* e *Bignonia aecnoquitialis*, como documentado por Pace *et al.* (2011), contribuindo para uma maior porcentagem de casca no caule. Essas espécies possuem em comum uma região de xilema autossuportante e de xilema lianescente, o que é demonstrado para outras lianas de outras famílias (Ewers *et al.* 1991; Putz & Hollbrok 1991; Angyalossy *et al.* 2012, 2015). O xilema lianescente apresenta dimorfismo de vasos, maior área de vaso e raios largos e altos, como observado para outras espécies de Bignoniaceae em Gasson & Dobbins (1991) e Pace & Angyalossy (2013) e para outras famílias (Carlquist 1991; Angyalossy *et al.* 2012, 2015). Adicionalmente, apesar do xilema autossuportante apresentar uma matriz de fibras, a espessura da parede da fibra do xilema autossuportante é mais delgada que a do xilema lianescente, resultado oposto ao observado por Menard *et al.* (2009) para a espécie lianescente *Manihot aff. quinquepartita* (Euphorbiaceae).

Quantitativamente, a arquitetura anatômica está organizada em três enfoques: **(i) tecidos caulinares**: porcentagem de floema (incluindo a periderme), de xilema e medula; **(ii) tecido xilemático**: porcentagem de xilema lianescente, de xilema autossuportante, de área condutora; **(iii) celular**: porcentagem, no xilema lianescente, de área de vaso, de parênquima (radial e axial) e de fibra; área média de vaso, frequência de vaso do xilema e espessura da parede da fibra. As distintas combinações dessas variáveis anatômicas formam as arquiteturas anatômicas de cada espécie,

representadas pelos eixos das componentes principais, e explicam as variações dos parâmetros biomecânicos e condutivos apresentados abaixo

Arquitetura anatômica e biomecânica

Comparação da flexibilidade entre espécies

Em nosso estudo, as quatro espécies possuem em média semelhantes flexibilidades (i.e. módulo de Young) caulinares. Comparando a média da flexibilidade das espécies analisadas neste estudo (módulo Young = 1.198 $MN.m^{-2}$) com os trabalhos de Putz & Hoolbrook (1991) e de Rowe *et al.* (2006) que analisaram outras famílias que não Bignoniaceae, encontramos valores similares e diferentes. Putz & Hoolbrook (1991) comparam a flexibilidade de espécies arbóreas de cinco famílias com espécies lianescentes de 12 famílias, e demonstram que a flexibilidade das espécies lianescente é cerca de seis vezes maior do que das espécies arbóreas. No entanto a média dos nossos valores de flexibilidade é cerca de duas vezes menor do que a média dos valores de Putz & Holbrook (1991) para lianas de outras famílias, sendo similar somente para a espécie *Heteropterys laurifolia* (Malpighiaceae, 1.360 $MN.m^{-2}$). Rowe *et al.* (2006) mensuram a flexibilidade de espécies lianescente pertencentes a 18 famílias, tanto em estágios jovens quanto em estágio adulto de desenvolvimento (lianas estabelecidas no dossel), e as separa pelos seus respectivos métodos de escalada (gavinha, caule volúvel, apoiadas, ganchos, entre outros). Esses autores encontraram diferenças na flexibilidade tanto entre os estágios de vida (estágios adultos são mais flexíveis) quanto pelo método de escalada (lianas com caule volúvel e com gavinhas são mais flexíveis). Comparando a média dos nossos valores de flexibilidade, cuja espécies possuem gavinhas para auxiliarem na escalada até as copas, com a média dos valores encontrados por Rowe *et al.* (2006) para lianas (Eudicotiledôneas) que também crescem com gavinha e estão em estágio adulto de desenvolvimento (módulo de Young ~555 $Mn.m^{-2}$), nossos valores são cerca de duas vezes menores. Porém comparando com os valores de algumas lianas adultas da família Leguminosae, Caprifoliaceae e Apocynaceae que crescem com caules volúveis (Rowe *et al.* 2006), nossos valores de flexibilidade são similares.

Espécies da mesma ou de outras famílias possuem flexibilidades semelhantes ou distintas, que estão relacionadas a diferentes arquiteturas anatômicas, estabelecendo uma relação de forma e função, como discutido abaixo para as espécies estudadas.

Correlações entre arquitetura anatômica e flexibilidade

Com relação à variação cambial, as espécies *Adenocalymma validum* e *Pachyptera aromatica* possuem quatro cunhas de floema, e as espécies *Anemopaegma robustum* e *Bignonia aecnoquitialis* possuem múltiplas cunhas de floema. O aumento das cunhas de floema está relacionado ao ganho

de flexibilidade ao longo do desenvolvimento caulinar em *Condylocarpon guianense* (Apocynaceae, Rowe *et al.* 2004) e em *Dolicandra unguis-cati* (Bignoniaceae, Gerolamo *et al.* 2014). Esperávamos que as espécies com maior número de cunhas teriam maior flexibilidade. No entanto, os valores de flexibilidade para as quatro espécies analisadas mantém-se semelhante, mesmo com as diferenças em número de cunhas. Uma possível explicação para essa semelhança na flexibilidade é que, mais importante do que o número de cunhas no caule, quando comparamos diferentes espécies, está a área ocupada pelo floema. Três das espécies (*Adenocalymma validum*, *Anemopaegma robustum* e *Bignonia aecnoquitialis*), apesar de diferirem quanto ao número de cunhas, apresentam a mesma área ocupada de floema. Já a espécie *Pachyptera aromatica* apresenta menor área ocupada de floema, mas mesma assim sua flexibilidade foi semelhante às outras três espécies. Outro fator que influencia no ganho de flexibilidade pelo caule é uma grande área ocupada de xilema lianescente, segundo (Rowe *et al.* 2004). *Pachyptera aromatica* apresentou maior área ocupada de xilema lianescente do que as outras três espécies, e este pode ser o fator por trás das semelhanças em flexibilidade apesar das diferenças em área ocupada de floema. Desta forma tanto a área ocupada de floema quanto a área ocupada de xilema lianescente contribuem para o aumento de flexibilidade, assim como outras variáveis anatômicas discutidas abaixo.

A maioria dos trabalhos que correlacionam a anatomia com a flexibilidade do caule em lianas (Rowe *et al.* 2004, Gallenmüller *et al.* 2004, Menard *et al.* 2009, Isnard *et al.* 2012, entre outros) utilizam uma abordagem na qual comparam caules jovens com caules adultos (i.e. estabelecidos no dossel da floresta), geralmente mencionando a influência de variáveis anatômicas na flexibilidade e estabelecendo algumas relações diretas com o ganho ou a perda de flexibilidade.

Como documentado por Rowe *et al.* (2004, 2006) e Isnard *et al.* (2009), a flexibilidade das lianas varia com o desenvolvimento caulinar, sendo maior em porções caulinares com maior diâmetro, que por sua vez possuem mais tecidos menos rígidos (floema e parênquima), elementos de vaso de maior calibre e fibras menos espessas (Gallenmüller *et al.* 2004, Rowe *et al.* 2004, Isnard *et al.* 2012). Os estágios mais jovens das lianas, fase de vida na qual ainda são autossuportantes ou estão apenas apoiadas, podem ser reconhecidos pelas suas semelhantes anatomias, formando um xilema autossuportante independente da espécie (Ewers *et al.* 1991, Putz & Hollbrok 1991, Speck & Rowe 1999, Isnard & Silk 2009, Angyalossy *et al.* 2015). O xilema autossuportante, assim como apresentado neste estudo, possui mais fibras, menos vasos, vasos de menor calibre, e pouco parênquima quando comparado ao xilema da fase lianescente, quando presente, pode ocorrer também uma inconspícua variação cambial (Rowe *et al.* 2004, Menard *et al.* 2009, Isnard *et al.* 2012). Estes autores mencionam que, nos estágios mais jovens, as características anatômicas do xilema autossuportante, determinam uma menor flexibilidade quando comparada com os estágios mais

desenvolvidos. Nos estágios posteriores, em que as lianas são consideradas adultas, elas possuem geralmente diferentes variações cambiais, como demonstrado por Schenck (1893), Carlquist (1991, 2001) e Angyalossy *et al.* (2012, 2015), e um xilema lianescente caracterizado por dimorfismo de vasos, maior proporção de parênquima e menor proporção de fibras, associado ao aumento da proporção de floema (Putz & Hollbrok 1991, Rowe *et al.* 2004, Gallenmüller *et al.* 2005, Menard *et al.* 2009, Isnard *et al.* 2012), assim como observado neste estudo.

Estes trabalhos mencionam a influência das variáveis anatômicas, mas apenas Rowe *et al.* (2004) e Menard *et al.* (2009) quantificam a porcentagem de contribuição do xilema lianescente, do parênquima cortical e das fibras primárias (perivasculares) para a flexibilidade. Mesmo assim, até o momento, não haviam trabalhos que correlacionassem diferentes características anatômicas conjuntamente e as relacionassem com a flexibilidade em diferentes espécies. Analisando as variáveis anatômicas por meio da análise de componentes principais, verificamos que as maiores porcentagens de floema, de xilema lianescente, de vaso, de parênquima e o maior calibre dos vasos contribuem conjuntamente para o aumento da flexibilidade. Por outro lado, a maior porcentagem de xilema autossuportante e de medula, assim como menor área e espessura da parede das fibras, associado a uma menor frequência de vasos, contribuem em conjunto para o aumento da rigidez do caule.

Adicionalmente, observou-se neste trabalho que cada espécie apresenta em seus caules distintas combinações dessas variáveis anatômicas, gerando semelhanças na flexibilidade caulinar. Em *Adenocalymma validum,* a maior proporção de floema, de área condutora e de área média do vaso explicam o ganho de flexibilidade, enquanto que uma maior proporção de fibras e maior espessura das fibras contribuem para a rigidez do caule, essas características se compensam de alguma forma, gerando valores de flexibilidade semelhantes aos das outras três espécies estudas. Já em *Pachyptera aromatica*, a rigidez do caule é gerada por uma menor proporção de floema e de parênquima e a maior proporção de fibras, mas que associadas com a maior proporção de xilema lianescente, de área condutora e de área média de vaso, geram valores de flexibilidade semelhantes às outras espécies.

Em síntese, podemos acrescentar que existe uma maior complexidade da interação da relação anatomia e flexibilidade, havendo variáveis anatômicas que podem aumentar a flexibilidade ou diminuí-la, e que diferentes combinações dessas variáveis anatômicas podem gerar semelhanças na flexibilidade caulinar.

Arquitetura anatômica e condutividade hídrica

Comparação da condutividade hídrica entre espécies

A condutividade hídrica específica inicial e máxima (K_i e K_{max}, respectivamente) são semelhantes entre as espécies *Pachyptera aromatica*, *Anemopaegma robustum* e *Bignonia aecnoquitialis* e estas diferem de *Adenocalymma validum*, que possui maior condutividade hídrica em relação às outras três espécies. Resultados similares e distintos para outras espécies e famílias, quanto à condutividade hídrica específica aqui apresentada, são observados nos trabalhos de Ewers (1985), Gartner *et al.* (1990), Zhu & Cao (2009), van der Sande *et al.* (2013) e Santiago *et al.* (2015), que enfocam a comparação entre os hábitos arbóreo e lianescente.

A média da condutividade hídrica específica inicial (4,4 $Kg.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$ = 2,5x10^{+05}.$mmols.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$) das espécies aqui analisadas é semelhante ao valor (~ 3 $Kg.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$) encontrado por Gartner *et al.* (1990) para a liana *Adenocalymma inundatum* (Bignoniaceae), e ao valor médio (~3,1 $Kg.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$), encontrado por Zhu & Cao (2009), para outras três espécies lianescentes das famílias Combretaceae e Leguminosae. Entretanto, se considerarmos a média da condutividade hídrica específica inicial para todas as lianas analisadas por Gartner *et al.* (1990), referentes a outras nove espécies/ famílias, o va

lor (57±19 $Kg.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$) é superior ao valor encontrado neste estudo.

A média da condutividade específica máxima do presente trabalho (12,2 $Kg.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$ = 6,8 x10^{+05}.$mmols.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$) é semelhante ao valor médio (14,4 $Kg.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$) encontrado por van der Sande *et al.* (2013), para 11 espécies lianescentes de outras seis famílias que não Bignoniaceae. Contudo, se compararmos a média de cada espécie do nosso estudo com as espécies do trabalho de van der Sande *et al.* (2013), encontramos diferenças nos valores de K_{max} como, por exemplo, entre a espécie *Adenocalymma validum* (~24 $Kg.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$), com valor cerca de oito vezes maior que a espécie *Machaerium seemannii* (~3 $Kg.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$, Leguminosae), cerca de quatro vezes maior que a espécie *Senna undulata* (~6 $Kg.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$, Leguminosae) e cerca de duas vezes menor que a espécie *Maripa panamensis* (59 $Kg.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$, Convolulaceae).

As diferenças e semelhanças dos valores de K_i podem ser explicadas em função do diâmetro das amostras, das arquiteturas anatômicas de cada caso e dos fatores fisiológicos (transpiração), climáticos e edáficos (Gartner *et al.* 1990, Isnard & Silk 2009). Assim, a influência dos fatores fisiológicos, climáticos e edáficos podem gerar condutividades hídricas iniciais distintas entre espécies de diferentes ambientes, como mencionado por Gartner *et al.* (1990). Por outro lado, para a condutividade específica máxima, esses fatores não influenciam o resultado final da condutividade (van der Sande *et al.* 2013), e a arquitetura anatômica é quem está mais relacionada com a K_{max}

mensurada, podendo assim comparar os valores de K_{max} e relacionar as diferenças e semelhanças desses valores com as variáveis anatômicas. Sugere-se que a condutividade específica máxima seja mensurada para futuras comparações.

Correlação da arquitetura anatômica com a condutividade hídrica

Como apresentado neste estudo e visto por Pace *et al.* (2009), as espécies *Adenocalymma validum* e *Pachyptera aromatica* possuem caules com a variação cambial formando quatro cunhas de floema, e as espécies *Anemopaegma robustum* e *Bignonia aecnoquitialis* possuem múltiplas cunhas de floema. Era esperado que as espécies com maior quantidade de cunhas de floema e, consequentemente, menor área de xilema, teriam menores valores de condutividade hídrica inicial, máxima (K_i e K_{max} respectivamente) e de porcentagem de perda de condutividade (PPC). No entanto as espécies *Pachyptera aromatica*, *Bignonia aecnoquitialis* e *Anemopaegma robustum* possuem valores similares estatisticamente de K_i, K_{max} e PPC, e diferem de *Adenocalymma validum*. Podemos concluir, portanto, que o número de cunhas de floema não influencia os valores médios K_i, K_{max} e PPC. Como veremos a seguir, outras variáveis anatômicas estão relacionadas com estes parâmetros hídricos.

Dentre as variáveis anatômicas, a porcentagem de xilema lianescente, de área condutora e a maior área média de vaso, associadas a uma menor porcentagem de medula, de xilema autossuportante e de fibras do xilema lianescente, contribuem para o aumento da K_i em *Adenocalymma validum* e da K_{max} em *Anemopaegma robustum*. A maior área média de vaso e a maior porcentagem de parênquima, associado à menor porcentagem e espessura da parede das fibras e menor frequência de vasos contribuem para o aumento da K_{max} em *Pachyptera aromatica* e *Bignonia aecnoquitialis.* O aumento de porcentagem de floema, associado à menor porcentagem de xilema, estão relacionados positivamente com o ganho de K_i, K_{max} e PPC em *Bignonia aecnoquitialis*. Nossos dados corroboram os observados por Ewers *et al.* (1991) e Zhu & Cao (2009), que comparam a condutividade hídrica entre arbóreas e lianas, e relacionam o ganho de condutividade hídrica com o aumento do diâmetro do vaso. Ewers *et al.* (1991) acrescentam que o ganho de condutividade também está relacionado com o aumento da área de xilema lianescente. Esperava-se que todas as espécies analisadas apresentassem uma relação entre as variáveis anatômicas, agrupadas nos eixos da PCA, com as variáveis hídricas, porém poucas espécies mostraram essa relação. Do exposto, nota-se que a relação da arquitetura anatômica com a K_i, K_{max} e PPC ocorreu de modo distinto entre as espécies, estabelecendo relações fracas entre o conjunto das variáveis anatômicas com as variáveis hídricas.

A relação da arquitetura anatômica com a condutividade específica e PPC pode ser entendida como uma combinação do conjunto das variáveis anatômicas diretamente relacionadas à eficiência

da condução hídrica (como a área de xilema lianescente, área condutora e área média do vaso), com as variáveis que não estão diretamente relacionadas com a condução hídrica (como a área de medula, de floema, de parênquima e de fibras), mas que estruturam o caule e determinam menores ou maiores valores das variáveis diretamente relacionadas ao aumento da condução (e.g. caules com menor área de floema podem possuir maior área de xilema lianescente e, consequentemente, menores áreas de xilema autossuportante e medula, favorecendo o aumento da condutividade).

Em síntese, para as espécies analisadas, o ganho de K_i e K_{max}, relacionado à eficiência condutiva, e o aumento do PPC, relacionado à porcentagem de embolismo, aumenta com a maior área média de vaso, maior porcentagem de xilema lianescente, de área condutora, de floema e de parênquima. Por outro lado, arquiteturas anatômicas com maior área de xilema autossuportante, medula, fibras e maior frequência de vasos estão relacionadas à uma menor eficiência na condução hídrica e menor porcentagem de vasos embolizados (maior segurança hídrica). Adicionalmente, mesmo tendo combinações distintas das variáveis anatômicas, as especeis *Pachyptera aromatica, Bignonia aecnoquitialis* e *Anemopaegma robustum* possuem em média a mesma K_{max} e PPC, e diferem de *Adenocalymma validum*.

Dimensão dos vasos e da pontoação intervascular na eficiência e segurança hídrica

A principal característica anatômica associada ao ganho da eficiência na condutividade hídrica para as lianas tem sido o grande diâmetro dos vasos presente no xilema lianescente comparado às espécies autossuportantes (Ewers 1985, Gartner *et al.* 1990, Ewers *et al.* 1991, Hacke *et al.* 2006, Van der Sande *et al.* 2013, Gerolamo & Angyalossy no prelo). No entanto, estudos fisiológicos com espécies arbóreas (Hargrave et al 1994, Cai & Tyree 2010, Hacke *et al.* 2006) e com espécies lianescentes (Hacke *et al.* 2006, Zhu & Cao, 2009), têm demonstrado que os vasos mais largos são menos seguros (i.e. menor P_{50}) quando submetidos ao estresse hídrico, aumentando a chance de se tornarem embolisados. A segurança neste caso tem sido relacionada ao potencial hídrico em que 50% dos vasos tornam-se embolizados (P_{50}). O mecanismo proposto por Tyree & Sperry (1989), Wheeler *et al.* (2005), Hacke *et al.* (2006) e Lens *et al.* (2011) foi baseado em experimentos com espécies arbóreas para explicar a menor segurança dos vasos mais largos submetidos ao estresse hídrico, e está relacionado com a estrutura da pontoação, na qual a maior porosidade e espessura da membrana da pontoação, maior razão de pontoação (área de pontoação por área de vaso), maior área da pontoação e maior número de pontoações por vaso aumentam a chance dos vasos mais largos embolizarem.

Baseado nesses estudos, esperavamos que as espécies com maior condutividade hídrica e menor segurança (i.e. maior porcentagem de embolismo) apresentassem maior diâmetro de vaso

associado a maiores valores dos parâmetros da estrutura da pontoação no presente trabalho (maior razão de pontoações, número de pontoações por vaso e área média de pontoação). No entanto, para as espécies analisadas, apesar da relação entre o diâmetro do vaso e a eficiência condutiva ser estabelecida, o diâmetro de vaso e a estrutura da pontoação não são os principais fatores determinantes no aumento da eficiência e nem na diminuição da segurança hídrica relacionada à porcentagem de embolismos. Fatores ambientais, edáficos e outras variáveis anatômicas explicam melhor algumas diferenças na porcentagem de embolismos entre as espécies analisadas.

Se compararmos a espécie *Adenocalymma validum,* que possuiu a maior condutividade específica (maior eficiência hídrica) e também a maior porcentagem de embolismo (maior PPC, que indica menor segurança hídrica) com a espécie *Bignonia aecnoquitialis,* que apresentou a menor condutividade específica e menor porcentagem de embolismos, ambas as espécies possuem área média de vaso semelhantes (i.e. diâmetros semelhantes). Adicionalmente, estas duas espécies (*Adenocalymma validum* e *Bignonia aecnoquitialis*) possuem a mesma razão de pontoação, área da pontoação e número de pontoações por vaso. Desta forma, essas duas variáveis anatômicas (diâmetro dos vasos e estrutura da pontoação) não ajudam a explicar essas diferenças de eficiência e segurança hídrica. O maior comprimento máximo de vaso em *Adenocalymma validum* ajuda a explicar a maior condutividade nesta espécie. No entanto, com relação à porcentagem de embolismo, fatores edáficos (e.g. a quantidade de água disponível no solo) poderiam explicar essas diferenças, pois a espécie *Adenocalymma validum*, assim como *Pachyptera aromatica*, foram coletadas em áreas de maior altitude na floresta, que sofrem maior estresse hídrico, e as espécies *Bignonia aecnoquitialis* e *Anemopaegma robustum* foram coletadas em áreas próximas ao corpo de água, com menor estresse hídrico. Plantas de áreas sob maior estresse hídrico estão sujeitas a maiores chances de embolizar seus vasos (Gartner *et al.* 1990), assim, a espécie *Adenocalymma validum*, apesar de possuir maior condutividade hídrica, possui maior porcentagem de vasos embolizados. Outra possível explicação para a menor porcentagem de embolismos em *Bignonia aecnoquitiales*, comparada a *Adenocalymma validum*, pode ser a formação de mais cunhas de floema distribuídas pelo xilema, associado à maior proporção de parênquima (axial e radial), potencializando a conexão radial entre as células do parênquima radial com os vasos obstruídos e contribuindo para o repreenchimento dos vasos embolizados (Brodersen *et al.* 2013, Angyalossy *et al.* 2009, Carlquist 2015, Morris *et al.* 2016). Contudo, se comparamos a espécie *Adenocalymma validum,* que possui maior condutividade hídrica específica máxima e maior porcentagem de embolismos, com a espécie *Pachyptera aromatica,* que possui menor condutividade máxima e menor porcentagem de embolismos, ambas as espécies foram coletadas em regiões com maior estresse hídrico. Neste caso, o mecanismo responsável para a maior condutividade máxima em *Adenocalymma validum* é a maior área média de vaso associada

ao maior comprimento máximo do vaso, e o mecanismo responsável pela maior porcentagem de embolismos em *Adenocalymma validum* comparado a *Pachyptera aromatica* é a maior razão de pontoação associada com a maior área média da membrana da pontoação.

Próximos aos vasos de grande calibre, as lianas possuem muitos vasos de pequeno calibre (Schenck 1983, Pace et 2013, Angyalossy et al 2015, Gerolamo & Angyalossy no prelo). A maior frequência dos vasos de menor calibre nas lianas tem sido relacionada ao aumento da segurança hídrica, por servirem de via alternativa ("*by-pass*") no transporte hídrico radial e tangencial quando os vasos mais largos estão embolizados (Carlquist 1985, 1991, Ewers *et al.* 1990,1991, Hacke *et al.* 2006). A eficiência e segurança na condução hídrica nas lianas, segundo Hacke *et al.* (2006), pode ser explicada por duas estratégias: (i) vasos de grande calibre aumentam a eficiência na condução, mas reduzem a segurança por possuírem maior razão de pontoação (estratégia do sacrifício - *"sacrificial strategy"*), (ii) vasos de pequeno calibre agrupados contribuem para a condutividade hídrica, mantendo a segurança contra o embolismo (estratégia do agrupamento de vasos - *" vessel-packing strategy"*). As duas estratégias, segundo os autores, favorecem o estabelecimento e crescimento das lianas em regiões em que o estresse hídrico é moderado.

Em síntese, a relação de eficiência e segurança na condução hídrica para as espécies analisadas é uma associação de fatores anatômicos e edáficos. O diâmetro dos vasos, a área da membrana da pontoação, o número de pontoações e a razão de pontoação não são as únicas variáveis anatômicas relacionadas à eficiência e segurança na condução hídrica. A variação cambial, o parênquima (axial e radial) e os vasos de pequeno calibre contribuem com a manutenção do transporte hídrico, auxiliando para o repreenchimento dos vasos embolizados. No entanto, poucos estudos têm aprofundado essas relações de anatomia com funcionalidade hídrica em lianas, utilizando toda a arquitetura anatômica do caule.

Flexibilidade, Condutividade hídrica e Porcentagem de embolismos

O xilema secundário tem um papel crucial não só na biomecânica, mas também na eficiência e segurança da condutividade hídrica (Baas *et al.* 2004). Nossos dados, somando as quatro espécies, demostram que a flexibilidade caulinar está positivamente relacionada com a condutividade hídrica máxima, confirmando as hipóteses não testadas de Ewers *et al.* (1991) e Isnard & Silk (2009). Por outro lado, a porcentagem de embolismos está diretamente relacionada com a condutividade hídrica, ou seja, o aumento de condutividade (maior eficiência) promove maior porcentagem de embolismos (menor segurança), resultado também mencionado por Hacke *et al.* (2006), Rosner *et al.* (2008) e Zhu & Cao (2009) para lianas e arbóreas. Essas relações funcionais estabelecem um balanço (*"trade-off"*) entre a sustentação mecânica e a eficiência e segurança hídricas. As relações

encontradas são explicadas pela arquitetura anatômica típica das lianas estudadas, com a presença de variação cambial (cunhas de floema), dimorfismo de vasos (vasos largos geralmente associados a vasos estreitos agrupados), maior porcentagem de floema, xilema lianescente, área condutora e parênquima (axial e radial), contribuindo com o aumento da flexibilidade e da condutividade hídrica, porém diminuindo a segurança no transporte. Contudo, a porcentagem de embolismos, que leva em consideração a condutividade hídrica inicial, pode ser influenciada por fatores fisiológicos (transpiração), edáficos e da atmosfera, além de outros parâmetros da estrutura da pontoação não analisados neste trabalho, como a porosidade e espessura da membrana da pontoação.

Este foi o primeiro estudo que correlacionou conjuntamente diversas variáveis anatômicas com os parâmetros funcionais referentes à flexibilidade e condutividade hídrica, utilizando uma abordagem multidisciplinar. Mais estudos devem ser realizados com diferentes espécies lianescentes relacionando as diferentes arquiteturas anatômicas com a flexibilidade e condutividade hídrica, bem como estudos mais detalhados da relação de variáveis anatômicas com a eficiência e segurança hídricas (diâmetro dos vasos e estrutura da pontoação intervascular) e com a vulnerabilidade dos vasos ao embolismo em lianas a fim de corroborar as hipóteses atuais sobre a estrutura da pontoação e embolismo induzido por estresse hídrico com base em espécies arbóreas, para as lianas.

CONCLUSÕES

Com base nos resultados apresentados podemos concluir que:

(i) As espécies possuem diferentes combinações de arquiteturas anatômicas dadas pela variação cambial e pelas 12 variáveis anatômicas agrupadas na análise de componentes principais, correspondendo a três enfoques: (i) tecidos caulinares; (ii) tecido xilemático; (iii) celular;

(ii) A flexibilidade (i.e. módulo de Young) é similar entre as espécies;

(iii) A condutividade hídrica específica inicial, máxima e a porcentagem de perda de condutividade é similar em três das quatro espécies;

(iv) O aumento de flexibilidade, de condutividade específica inicial, máxima e a porcentagem de perda de condutividade (PPC) estão relacionados com a maior porcentagem de xilema lianescente, área condutora, área de vaso e área de parênquima. A diminuição da flexibilidade, da condutividade específica inicial, máxima e da PPC estão relacionadas com a maior porcentagem de xilema autossuportante, de medula, de fibra, espessura da parede da fibra e frequência de vaso;

(v) Há correlações entre as variáveis funcionais flexibilidade, condutividade máxima e porcentagem de embolismo, promovendo um balanço entre sustentação, eficiência e segurança hídrica nas lianas analisadas.

REFERÊNCIAS BILIOGRÁFICAS

Angyalossy, V., Angeles, G. & Madero-veja, C. 2009. The mirror effect on xylem and phloem radial conduction. Proceedings of the Sixth Plant Biomechanics Conference, Cayenne, pp.156-162

Angyalossy, V., Angeles, G., Pace, M. R., Lima, A. C., Dias-Leme, C. L., Lohmann, L. G., & Madero-Vega, C. 2012. An overview of the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. Plant Ecology & Diversity, 5, 167-182.

Angyalossy, V., Pace, M.R. & Lima, A.C. 2015. Liana anatomy: a broad perspective on structural evolution of the vascular system. Pages 253-298 in: SA Schnitzer, F Bongers, R Burnham, FE Putz, editors. Ecology of lianas. Wiley-Blackwell Publishers, Oxford.

Baas, P., Ewers, F.W., Davis, S.D. e Wheeler, E.A. 2004. Evolution of xylem physiology. Pages 273–295 in: Hemsley, A.R. e Poole, I. editors. TheEvolution of Plant Physiology . Elsevier Academic Press, London, San Deigo.

Barbosa, A. C. F.; Pace, M. R., Witovisk, L., Angyalossy, V. 2010. A new method to obtain good anatomical slides of heterogeneous plant parts. IAWA Journal 31, 373-383.

Boureau, E. 1957. Anatomie vegetale. Vol. III. Presses Universitaires de France, Paris.

Brodersen, C.R., Choat, B., Chatelet, D.S., Shackel, K.A., Matthews, M.A. & McElrone, A.J. 2013. Xylem vessel relays contribute to radial connectivity in grapevine stems (Vitis vinifera and V. arizonica, Vitaceae). American journal of botany. 100: 314--321.

Cai, J. & Tyree, M.T. 2010. The impact of vessel size on vulnerability curves: data and models for within-species variability in saplings of aspen, Populus tremuloides Michx. Plant Cell Environ. 33, 1059-1069.

Carlquist, S. 1981. Wood anatomy of Nepenthaceae. Bulletin of the Torrey Botanical Club 108, 324-330.

Carlquist, S. 1985. Observations on functional wood histology of vines and lianas: vessel dimorphism, tracheids, vasicentric tracheids, narrow vessels, and parenchyma. Aliso 11, 139-157.

Carlquist, S. 1988. Comparative wood anatomy, 1. ed. Springer Verlag, Berlin, Germany.

Carlquist, S. 1991 Anatomy of vine and liana stems: a review and synthesis. Pages 53-71 in F. E. Putz, H. A. Mooney, editors. The Biology of Vines.Cambridge University Press, New York, USA.

Carlquist, S. 2001. Comparative Wood Anatomy- systematic ecological and evolutionary aspects of dicotyledonean wood. Ed.2. Springer-Verlag, Berlin.

Carlquist, S. 2015. Living cells in wood. 1. Absence, scarcity and histology of axial parenchyma as keys to function. Botanical Journal of the Linnean Society, 177, 291–321.

Chauvel, A., Lucas, Y. & Boulet, R., 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, central Amazonia, Brazil. Experientia 43,234–241.

Cochard, H., Bodet, C., Ameglio, T. & Cruiziat, P. 2000. Cryo-scanning electron microscopy observations of vessel content during transpiration in walnut petioles: facts or artifacts? Plant Physiol124, 1191-1202

Cochard, H., Badel, E., Herbette, S., Delzon, S., Choat, B., & Jansen, S. 2013. Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review. Journal of Experimental Botany, ert193.

Ewers, F.W. 1985. Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas. IAWA Bulletin, 6,309–317.

Ewers, F.W., Fisher, J.B. & Chiu, S.T. 1990. A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. Oecologia, 84, 544--552.

Ewers, F.W., Fisher, J.B. & Fichtner, K. 1991. Water flux and xylem structure in vines. Pages 127—160 in: FE Putz and HA Mooney editors.The Biology of Vines. Cambridge University Press. Cambridge.

Fisher, J.B. & Ewers, F.W. 1991. Structural responses to stem injury in vines. Pages 99-124 in: The Biology of Vines. Putz, F.E., Mooney, H.A., editors. Cambridge (United Kingdom). Cambridge University Press.

Gallenmüller, F., U. Muller, N. Rowe & T. Speck, 2001. The growth form of Croton pullei (Euphorbiaceae)-Functional morphology and biomechanics of a neotropical liana. Plant Biol., 3, 50-61.

Gallenmüller, F., Rowe, N.P. & Speck, T. 2004. Development and growth form of the neotropical liana Croton nuntians: the effect of light and mode of attachment on the biomechanics of the stem. Journal of Plant Growth Regulation, 23, 83–97.

Gartner, B.L., Bullock, S.H., Mooney, H.A., Brown, V.B. & Whitbeck, J.L. 1990. Water transport properties of vine and tree stems in a tropical deciduous forest. American Journal of Botany, 77, 742-749.

Gasson, P. & Dobbins DR. 1991. Wood anatomy of the Bignoniaceae, with a comparison of trees and lianas. IAWA Bull n.s. 12: 389--417.

Gerolamo, C. & Angyalossy, V. Wood Anatomy and Hydraulic Conductivity in Lianas, Shrubs and Trees of Bignoniaceae. IAWA 1219. No prelo

Gerolamo, C., Angeles, G., Rowe, N., Nogueira, A. & Angyalossy, V. 2014. The impact of cambial variant on the biomechanics and hydraulics of lianas in Bignoniaceae. Poster presented at the International Meeting New Perspectives on Climbing Plants. London: Royal Linnean Society of London.

Guillaumet, J. L. & Kahn, F. 1982. Structure et dynamisme de la forêt. Acta Amazonica, Suplemento 12, 61-77.

Hacke, U.G., Sperry, J.S., Wheeler, J.K. & Castro, L. 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. Tree Physiology 26, 689- 701.

Hargrave, K.R., Kolb, K.J., Ewers, F.W., Davis, S.D.1994. Conduit diameter and drought-induced embolism in Salvia mellifera Greene (Labiatae). New Phytol, 126,695–705

IAWA committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bulletin n.s. 10, 219-332.

Isnard, S., Rowe, N.P. & Speck, T. 2003. Growth habit and mechanical architecture of the sand dune-adapted climber Clematis flammula var. maritima L. Annals of Botany, 91, 407-417.

Isnard, S. & Silk, W. 2009. Invited paper.Moving with climbing plants from Charles Darwin's time into the 21st century. American Journal of Botany. 96, 1205–1221.

Isnard, S., Prosperi, J. & Wanke, S. 2012. Growth form evolution in Piperales and its relevance for understanding angiosperm diversification: an integrative approach combining plant architecture, anatomy, and biomechanics. International Journal of Plant Sciences, 173, 610-639.

Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Company Inc, New York.

Kraus, J.E. & Arduin, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Editora da Universidade Rural, Rio de Janeiro.

Lens, F., Sperry, J. S., Christman, M. A., Choat, B., Rabaey, D., & Jansen, S. 2011. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus Acer. New Phytologist, 190, 709-723.

Lohmann, L. G. 2006. Untangling the phylogeny of neotropical lianas (Bignonieae, Bignoniaceae). American Journal of Botany, 93, 304-318

Menard, L., Mckey, D. & Rowe, N.P. 2009. Developmental plasticity and biomechanics of treelets and lianas in Manihot aff. quinquepartita (Euphorbiaceae): A branch-angle climber of French Guiana. Annals of botany, 103, 1249–59.

Mertens, J., 2004. The characterization of selected physical and chemical soil properties of the surface soil layer in the "Reserva Ducke", Manaus, Brazil, with emphasis on their spatial distribution. Bachelor Thesis. Humboldt-Universita¨t Zu Berlin. Berlin.

Metcalfe, C.R. & Chalk, L. 1950. Anatomy of the dicotyledons. Clarendon Press, Oxford.

Morris, H., Plavcová, L., Cvecko, P., Fichtler, E., Gillingham, M. A., Martínez-Cabrera, H. I., ... & Jansen, S. 2016. A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. New Phytologist, 209, 1553-1565.

Niklas, K.J. 1992. Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function, 1st edn Chicago: University of Chicago Press.

Norusis, M.J. 1990. SPSS/PC+ Professional Statistics. SPSS Inc., Chicago, IL, USA.

Obaton, M. 1960. Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique occidentale. Masson & Cie, Paris.

Olmstead, R.G., Zjhra, M.L., Lohmann, L.G., Grose, S.O. & Eckert, A.J. 2009. A molecular phylogeny and classification of Bignoniaceae. American Journal of Botany 96, 1731-1743.

Pace, M. R., Lohmann, L. G., Angyalossy, V. 2009. The rise and evolution of the cambial variant in Bignonieae (Bignoniaceae). Evolution & Development 11, 465-479.

Pace, M.R., Lohmann, L.G. & Angyalossy, V. 2011. Evolution of disparity between the regular and variant phloem in Bignonieae (Bignoniaceae). American Journal of Botany 98, 602-618.

Pace, M.R. & Angyalossy, V. 2013 Wood evolution: a case study in the Bignoniaceae. International Journal of Plant Sciences, 174, 1014-1048.

Pfeiffer, H.1926. Das abnorme Dickenwachstum. In: K Linsbauer editor. Hanbuch der Pflanzenanatomie. Borntraeger, Berlin.

Putz, F.E. & Holbrook, N.M. 1991. Biomechanical studies of vines. Pages 73–97 in: PutzFE, MooneyHA, editors. The biology of vines. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Putz, F.E. 2012. Vine Ecology. ecology.info 24. http://www.ecology.info/vines.htm.

R Development Core Team. 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: the R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. http://www.R-project.org/.

Ribeiro, J.E.L.S., Hopkins, M.J.G., Vicentini, A., Sothers, C.A., Costa, M.A.S., Brito, J.M., Souza, M.A.D., Martins, L.H.P., Lohmann, L.G., Assunção, P.A.C.L., Pereira, E.C., Silva, C.F., Mesquita, M.R., Procópio, L.C. 1999. Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. Manaus, INPA. 816pp.

Rosner, S., Klein, A., Müller, U. & Karlsson, B. 2008. Tradeoffs between hydraulic and mechanical stress response of mature Norway spruce trunkwood. Tree Physiol, 28, 1179–1188

Rowe, N. P., T. Speck. 1996. Biomechanical characteristics of the ontogeny and growth habit of the tropical liana Condylocarpon guianense (Apocynaceae). International Journal of Plant Sciences, 157, 406-417.

Rowe, N.P., Speck, T. 1998. Biomechanics of plant growth forms: the trouble with fossil plants. Rev Palaeobot Palynol, 102, 43–62.

Rowe, N. and Speck, T. 2005. Plant growth forms: An ecological and evolutionary perspective. New Phytologist,166, 61–72.

Rowe, N., Isnard, S. & Speck, T. 2004. Diversity of mechanical architectures in climbing plants: an evolutionary perspective. Journal of Plant Growth and Regulation, 23, 108-128.

Rowe, N.P., Isnard, S., Gallenmüller, F. & Speck, T. 2006. Diversity of mechanical architectures in climbing plants: an ecological perspective. Pages 108-128 in: Herrel A, Speck T, Rowe NP, editors. Ecology and biomechanics: a mechanical approach to the ecology of animals and plants. Boca Raton, FL: Taylor & Francis.

Rupp, P. 1964. Polyglykol als Einbettungsmedium zum Schneiden botanischer Präparate. Mikrokosmos 53, 123-128.

Santiago, L.S., Pasquini, S.C., De Guzman, M.E. 2015. Physiological implications of the liana growth form. Pages 288–298 in: Schnitzer SA, Bongers F, Burnham R, Putz FE editors. Ecology of lianas. Wiley, Oxford, UK.

Schenck, H. 1893. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. II. Beiträge zur Anatomie der Lianen. In Botanische Mittheilungen aus den Tropen. Jena (Germany). Verlag von Gustav Fischer.

Schnitzer, S. A. 2015. Increasing liana abundance in Neotropical forests: causes and consequences. Pages 451–464 in S. A. Schnitzer, F. Bongers, R. J. Burnham, F. E. Putz, editors. The ecology of lianas. Oxford University Press, Oxford, UK.

Solereder, H. 1908. Systematic Anatomy of the Dicotyledons. Claredon Press, Oxford.

Speck, T. & Rowe, N.P. 1999. A quantitative approach for analytically defining growth form and habit in living and fossil plants. Pages 447–479 in: KurmannMH, HemsleyAR, editors. The evolution of plant architecture. Kew, UK: Royal Botanic Gardens.

Sperry, J.S., Donnelly J.R. & M.T. Tyree. 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. Plant Cell Environ, 11, 35–40.

Sperry, J.S. & Tyree, M.T. 1988. Mechanism of water-stress induced xylem embolism. Plant Physiology, 88, 581-587.

Tomlinson, P.B.1987. Architecture of tropicalplants.AnnualReview of EcologyandSystematics, 18,1–21.

Tyree, M.T. & Sperry, J.S. 1989. Characterization and propagation of acoustic emission signals in woody plants: towards an improved acoustic emission counter. Plant Cell Environ, 12,371–382.

Tyree, M.T. and M.H. Zimmermann. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. 2nd ed. Springer, Berlin.

van der Sande, M.T., Poorter, L., Schnitzer, S.A. & Markesteijn, L. 2013. Are lianas more drought-tolerant than trees? A test for the role of hydraulic architecture and other stem and leaf traits. Oecologia 172, 961-972.

Von Arx, G. 2011. ROXAS – a tool for the quantitative analysis of xylem anatomy. http://www.wsl.ch/roxas.

Vincent, J.F.V., 1990. Structural Biomaterials, The University Press, Princeton.

Vincent JFV. 1992. Biomechanics—materials: a practical approach. Oxford: Oxford University Press.

Wagner, S.T., Isnard, S., Rowe, N.P., Samain, M.S., Neinhuis, C. & Wanke, S. 2012. Escaping the lianoid habit: evolution of shrub-like growth forms in Aristolochia subgenus Isotrema (Aristolochiaceae). American Journal of Botany, 99,1609–1629.

Wheeler, J.K., Sperry, J.S., Hacke, U.G. & Hoang, N. 2005. Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport.Plant Cell Environ, 28, 800–812

Zimmermann, M. H. & Jeje, A. A. 1981. Vessel-length distribution in stems of some American woody plants. Canadian Journal of Botany. 59, 1882–1892.

Zhu, S.D. & Cao, K.F. 2009. Hydraulic properties and photosynthetic rates in co-occurring lianas and trees in a seasonal tropical rainforest in Southwestern China. Plant Ecology, 204,295–304.

Apêndice 2

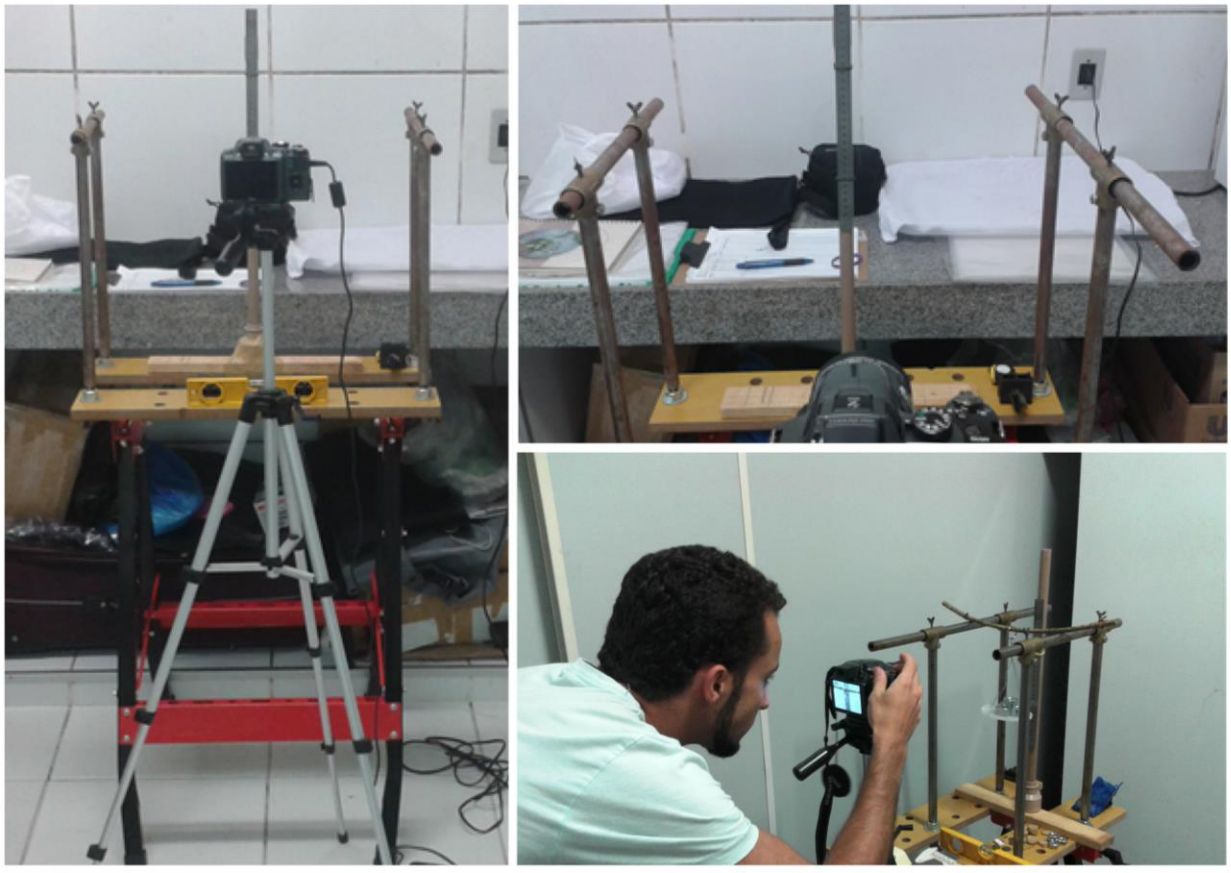


Figura 1. Equipamento de biomecânica para testes com 3 pontos de flexão para uso no campo ou no laboratório. O método é inteiramente mecânico e não utiliza eletricidade. A distância dos apoios podem ser ajustada pela mesa com manivelas retráteis e o posicionamento em diferentes orifícios da mesa. Uma variedade de pesos são utilizados em uma balança posicionada no centro da amostra conforme. A cada peso adicionado é calculada a deflecção com o auxílio de uma régua milimetrada e uma máquina fotográfica, calculando assim a força por deflecção.

Conclusões Gerais

A floreta de terra firma da Amazônica Central, localizada na Reserva Florestal Adolpho Ducke (INPA, AM), forneceu os subsídios para o estudo proposto. Este estudo traz informações sobre a dinâmica de crescimento das lianas desta floresta após 10 anos de uma primeira análise, bem como dados sobre a relação das variáveis anatômicas, de quatro espécies de lianas de Bignoniaceae, com as variáveis funcionais de flexibilidade (i.e módulo de Young) e condutividade hídrica (condutividade hídrica especifica inicial, máxima e porcentagem de perda de condutividade-PPC).

No primeiro capítulo analisamos se a densidade e biomassa de lianas vem aumentando em toda região neotropical, considerando a escala da paisagem, conforme expectativas da literatura recente. Além disso, verificamos como a influência das taxas de recrutamento, de mortalidade, da distância vertical à drenagem mais próxima ("*HAND*") e da mortalidade de árvores altera a dinâmica local de densidade e biomassa de lianas.

As conclusões do primeiro capitulo são:

(i) A densidade e biomassa de lianas não se modificou na escala da paisagem (i.e. considerando os 30 hectares analisados na Reserva Ducke- Floresta amazônica) ao longo dos últimos 10 anos para a área de estudo;

(ii) A taxa de mortalidade e de recrutamento de lianas é maior nos indivíduos de menor diâmetro;

(iii) A taxa de mortalidade não varia com a distância vertical a drenagem mais próxima ("*HAND*");

(iv) A taxa de recrutamento é maior nas regiões mais próximas das drenagens de água (menor "*HAND*");

(v) Localmente (i.e. ao nível de cada parcela -1ha) podemos encontrar mudanças na densidade e biomassa de lianas decorrentes de diferenças nas taxas de mortalidade e recrutamento e devido ao gradiente vertical da drenagem de água ("*HAND*") e mortalidade de árvores.

Sugerimos que nem todas as florestas tropicais estão aumentando a densidade de lianas e que fatores locais e não mudanças globais (aumento do gás carbônico, aumento da temperatura e/ou aumento da dinâmica de crescimento das árvores) são responsáveis pela dinâmica das lianas. Pesquisas adicionais com o mesmo enfoque e em outras áreas de floresta tropical, poderão

contribuir para entendermos melhor a dinâmica de crescimento das lianas tanto localmente, quanto na escala da paisagem.

No segundo capitulo analisamos quatro espécies de lianas da tribo Bignonieae (Bignoniaceae) distribuídas na reserva florestal, visando mostrar a influência da arquitetura anatômica nas variáveis funcionais de flexibilidade e condutividade hídrica. A arquitetura anatômica leva em consideração a variação cambial e 12 variáveis anatômicas quantificadas e agrupadas pela análise de componentes principais (PCA).

As conclusões do segundo capitulo são:

(i) As arquiteturas anatômicas de cada espécie analisada diferem entre si e possuem distintas combinações das variáveis anatômicas mensuradas;

(ii) A flexibilidade (i.e. módulo de Young) é semelhante entre as quatro espécies;

(iii) Condutividade especifica inicial, máxima e a porcentagem de perda de condutividade são semelhantes em três das quatro espécies analisadas;

(iv) O conjunto dos parâmetros anatômicos que estão relacionados com a maior flexibilidade, maior condutividade hídrica especifica e maior porcentagem de embolismo (PPC) são: porcentagem alta de floema, de área condutora do xilema, de xilema lianescente, de vasos, de parênquima e vasos de maior calibre. Por outro lado os parâmetros anatômicos relacionados com uma menor flexibilidade, menor condutividade hídrica e menor porcentagem de embolismo são: porcentagem alta de medula, de xilema autossuportante, de fibras e maior frequência de vasos;

(v) Há correlação entre as variáveis funcionais: flexibilidade, condutividade máxima e porcentagem de embolismo, promovendo um balanço entre sustentação, eficiência e segurança hídrica.

Sugerimos que a arquitetura anatômica explica a variação dos parâmetros biomecânicos e hídricos, no entanto a condutividade hídrica específica inicial e a porcentagem de perda de condutividade (PPC) estão sujeitas à influência de fatores fisiológicos (transpiração), ambientais, edáficos e de outras variáveis anatômicas não mensuradas neste trabalho (e.g. porosidade e espessura da membrana da pontoação). No entanto, são necessários mais estudos com o mesmo contexto multidisciplinar (anatomia, biomecânica e condutividade hídrica) para confirmarmos os padrões propostos para as espécies lianescentes e contribuir com um melhor entendimento das relações causais entre a forma e a função.

Os próximos passos serão associar a dinâmica de crescimento das lianas, explorada no primeiro capítulo, com a relação de forma e função explorada no segundo capítulo.