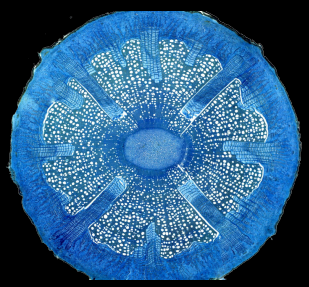
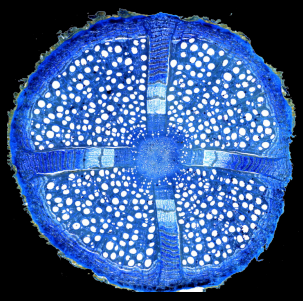
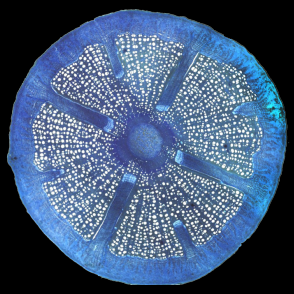
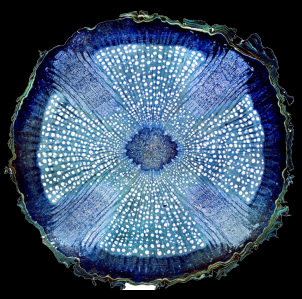
DINÂMICA, ANATOMIA, BIOMECÂNICA E CONDUTIVIDADE HÍDRICA DE LIANAS DA FLORESTA AMAZÔNICA

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

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.

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.

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.