Anatomia de raízes e caules de Bignoniaceae: síndrome lianescente e xilema secundário

Mariana Pereira Victorio

**São Paulo
2016**

Mariana Pereira Victorio

**Anatomia de raízes e caules de Bignonieae:
síndrome lianescente e xilema secundário**

***Roots and stems anatomy of Bignonieae:
lianescent syndrome and secondary xylem***

São Paulo

2016

ABSTRACT

Lianas have stems with a very specialized anatomical architecture, with attributes that allows efficient conductivity and flexibility. Among the suite of features, collectively named “lianescent vascular syndrome”, we can quote the presence of cambial variants (which are unusual patterns of secondary growth), vessel dimorphism (presence of wide and narrow vessel co-occurring, sometimes associated), fewer fibres or thin-walled fibres, tall and large rays, and abundant parenchyma (occasionally non-lignified, both on axial and radial axis) when compared with related self-supporting species. Most of lianas in Bignoniaceae are comprised in the tribe Bignonieae, a large and morphologically diverse neotropical clade, possessing the cambial variant “furrowed xylem” as synapomorphy. The stem anatomy of Bignonieae lianas is well known, but data about root anatomy are scarce. It is known that cambial variants occur in roots of some Bignonieae, but there is no information about other features of the secondary structure. Thus, the aim of this study is to elucidate some questions, dividing the analysis in two parts. In the first chapter, we intent to verify the presence of cambial variants in roots and stems, and possible attributes related to vascular lianescent syndrome in roots. In the second chapter we analyze the anatomical settings of secondary xylem in roots and stems, in order to verify possible differences between them. The key results obtained are here synthetized: (i) roots have cambial variants similar to stems, but the phloem wedges form interspersed and in same number as the protoxylem poles; (ii) in *Amphilophium* the included phloem wedges, a characteristic of the genus, are also included in secondary phloem, besides the xylem; (iii) presence of vascular neoformations in *Amphilophium*, formed by cells in nonconducting portion of the phloem, increasing the conductive area; (iv) presence of vessel dimorphism and tall and large rays, plus cambial variant, characteristic of vascular lianescent syndrome in the roots of the analyzed species, similar to stems; (v) the qualitative features of the xylem are similar between roots and stems, as are statistically similar the quantitative features. We believe that more studies are necessary in the genetic and hormonal field, aiming to understand why the lianescent syndrome occurs in organs subjected to different growth conditions.

RESUMO

Lianas possuem uma arquitetura anatômica altamente especializada em seus caules, com características que lhes permitem uma condutividade e mobilidade eficientes. O conjunto dessas características é denominado de “síndrome vascular lianescente”, e compõe-se de variações cambiais (formação de tecidos secundários de forma não-usual), dimorfismo de vasos (coocorrência de vasos de grande calibre e vasos de menor calibre, muitas vezes associados), poucas fibras ou fibras de paredes delgadas, presença de raios altos e largos, e maior quantidade de parênquima (esporadicamente não lignificado, tanto axial quanto radial), quando comparadas com as de espécies autossuportantes relacionadas. Em Bignoniaceae, a maior parte das lianas estão compreendidas na tribo Bignonieae, um grande clado neotropical, morfológicamente diverso, onde a variação cambial do tipo “xilema interrompido por cunhas de floema” representa uma sinapomorfia do grupo. A anatomia caulinar de lianas é bastante conhecida, entretanto dados sobre a anatomia de raízes são raros. Nas raízes de algumas espécies de Bignonieae, sabe-se da presença de variações cambiais, mas sem maiores informações acerca de outros atributos da estrutura secundária. Desse modo, essa dissertação tem como objetivo elucidar algumas questões, dividindo as análises em duas partes. No primeiro capítulo, visa-se verificar a presença de variações cambiais em raízes e caules, e possíveis atributos relacionados à síndrome vascular lianescente nas raízes. No segundo capítulo analisa-se, anatomicamente, as configurações do xilema secundário de raízes e caules, à fim de observar possíveis diferenças entre os órgãos. Os resultados obtidos são, em síntese, os que seguem: (i) raízes apresentam variação cambial semelhante à dos caules, mas as cunhas de floema iniciais se formam intercaladas e em mesmo número que os polos de protoxilema; (ii) em *Amphilophium*, as cunhas de floema inclusas, características do gênero, são incluídas no floema secundário, além do xilema; (iii) presença de neoformações vasculares em *Amphilophium*, formadas pela porção não condutora do floema secundário, ampliando a área condutora; (iv) presença de dimorfismo de vasos e raios altos e largos, além da variação cambial, como características da síndrome vascular lianescente, nas raízes das espécies analisadas, semelhantes aos seus caules; (v) as características qualitativas do xilema são semelhantes entre raízes e caules, assim como as quantitativas, estatisticamente. Estudos são necessários no campo do controle gênico e hormonal, visando entender porque a síndrome lianescente ocorre em órgãos submetidos a condições de crescimento tão diferentes.

INTRODUÇÃO GERAL

Plantas trepadeiras variam muito em tamanho, forma e origem filogenética, tendo sido classificadas de acordo com seus modos de fixação aos hospedeiros por Darwin (1882). Elas diferem das plantas autossuportantes (árvores e arbustos) principalmente por suas propriedades condutoras e mecânicas caulinares (Rowe & Speck 1998). As lianas são trepadeiras lenhosas, que se apoiam em outras plantas para ascender ao dossel da floresta (Putz 1983, Putz & Windsor 1987; Laurance et al 2001), pois não se autossustentam depois de atingirem uma determinada altura (Gentry 1991). Podem crescer em mais de quarenta centímetros de diâmetro e centenas de metros em comprimento (Laurance et al. 2001), mas se mantêm enraizadas ao solo (Bongers et al. 2002; Swaine & Grace 2007) apresentando várias adaptações para se agarrar ao hospedeiro, como: entrelaçamento, gavinhas adesivas, modificações de folhas e ramos e tricomas e raízes adesivas, entre outros (Bongers et al. 2002; Schnitzer & Bongers 2002).

Segundo Schnitzer et al. (2011), as florestas tropicais concentram a maioria das espécies de plantas do planeta, e contribuem com a maior parte dos estoques de carbono em forma de biomassa do que os outros ecossistemas terrestres. As lianas são consideradas um dos componentes principais e mais importantes das florestas tropicais (Putz & Mooney 1991; Angyalossy et al. 2012). Nestes sistemas florestais, compõem de 10 a 45% dos caules de plantas lenhosas (Schnitzer & Bongers 2002), com 4,5% do total de peso seco em caules e 6% em folhas (Putz 1983), e entre 14 e 30% do dossel (Avalos & Mulkey 1999). Segundo Laurance et al. (2001), a propagação das lianas, tanto vegetativamente quanto por sementes, aumenta sua habilidade de se proliferar em condições favoráveis. Ademais, são fonte de alimento e um importante componente estrutural do habitat dos animais da floresta (Putz & Mooney 1991).

Muitas lianas demandam grande quantidade de luz, e as clareiras formadas por quedas de árvores fornecem, além da luminosidade, pequenas árvores e caules que servem de suporte e são cruciais para o movimento escandente das lianas (Laurance *et al.* 2001). As lianas, captam esse e outros recursos (Schnitzer & Carson 2010), colonizando rapidamente o local logo após sua formação (Schnitzer *et al.* 2005) e reduzindo o crescimento e recrutamento de árvores nestas clareiras (Schnitzer & Carson 2010). Também o aumento do CO₂ atmosférico pode acelerar o crescimento de lianas (Mohan *et al.* 2006; Zotz *et al.* 2006; Schnitzer & Bongers 2011), e sua consequente chegada ao topo das árvores. Geograficamente, a distribuição das lianas define-se por latitude, com maior abundância nos trópicos, diminuindo à medida que nos afastamos do Equador, e poucas espécies são adaptadas ao frio (Gentry 1991; Isnard & Silk 2009; Angyalossy *et al.* 2012). Essa característica está associada à maior probabilidade de ocorrência de embolismos, pois segundo Ewers *et al.* (1990), as lianas apresentam os maiores (> 200 µm) e mais longos (> 7 m) vasos do reino vegetal, que são muito mais vulneráveis à embolia do que vasos curtos e estreitos (Zimmermann 1983; Tyree & Sperry 1989; Baas *et al.* 2004). O estresse hídrico, o mecanismo de “air seeding” e o congelamento da água nos vasos podem, todos, levar ao embolismo. No entanto, é comum encontrarmos também vasos estreitos que — apesar de menos eficientes na condução (Baas *et al.* 2004; Wheeler *et al.* 2005) — se associam aos vasos largos para formar uma via alternativa de trajeto da água e, caso a embolia realmente ocorra, garantem a segurança da condução de seiva até a copa dessas plantas (Ewers & Fisher 1991; Carlquist 2001; Brodersen *et al.* 2013). Essa presença de vasos de grande e pequeno calibre coocorrendo, inclusive associados, é conhecida como “dimorfismo de vasos” (termo cunhado por Carlquist 1981), e descreve uma característica comum às espécies lianescetes (Carlquist 1981; 1985, 2001).

Quanto ao aumento de diâmetro dos caules, o crescimento secundário típico se dá por meio do câmbio, meristema lateral responsável por produzir xilema secundário para o interior e floema secundário para o exterior de seus limites. Contudo, muitas angiospermas mostram uma ampla variação de seu crescimento vascular secundário em relação ao tipo usual (Spicer & Groover 2010). Caules com esse tipo de crescimento diferenciado são referidos na literatura como incomuns, atípicos ou anômalos. O termo “variação cambial” foi criado por Carlquist (1988), em substituição ao termo “anômalo”, levando-se em conta que uma determinada estrutura não usual pode ser normal para a planta ou espécie em questão (Lopes *et al.* 2008). De acordo com Angyalossy *et al.* (2012), variações cambiais são também encontradas em árvores e arbustos, mas são mais comuns em lianas e trepadeiras tropicais. Adicionalmente, segundo Caballé (1993), muitas famílias podem ter seus indivíduos identificados apenas pela verificação das variações cambiais presentes em seus caules; Bignoniaceae, Menispermaceae e Sapindaceae são exemplos dessa situação (Angyalossy *et al.* 2012)

Desde o século XIX, os estudos anatômicos em lianas sugerem que as variações cambiais sejam adaptações aos desafios mecânicos que as essas plantas estão submetidas (Garrido-Perez & Burnham 2010), e representam uma característica fundamental das espécies com esse hábito (Schenck 1893; Carlquist 2001). As variações cambiais podem também ocorrer em conjunto em determinados táxons (Angyalossy *et al.* 2012, 2015), e possuem, ainda, função na estocagem de produtos da fotossíntese e no reparo de injúrias (Dobbins & Fisher 1986; Carlquist 1991, 2001).

Adicionalmente, em termos gerais, o xilema secundário nas lianas também é diferenciado, quando comparado ao das plantas autossuportantes, apresentando características que podem ser verificadas em diversas espécies (Carlquist 1991, 2001; Angyalossy *et al.* 2012, 2015). Como características amplamente reconhecidas para esse

tipo de plantas, citam-se vasos de grande diâmetro, mais abundantes do que em árvores; mais parênquima axial e radial, às vezes com presença de parênquima não-lignificado; menos fibras, ou fibras de paredes delgadas; raios largos e altos (Angyalossy *et al.* 2012). Juntas, essas características — e também incluindo-se as variações cambiais — podem ser designadas “síndrome vascular lianescente” (Angyalossy *et al.* 2015).

Essa anatomia peculiar de espécies lianescentes exhibe relação com as adaptações mecânicas e condutivas, relativas ao hábito escandente, com caules delgados que possuem menos xilema do que árvores com copas de tamanho semelhante (Ewers & Fisher 1991; Angyalossy *et al.* 2012), e representa uma característica funcional na busca por um espaço inexplorado pelos dosséis dos hospedeiros dessas plantas. A formação, durante o crescimento secundário, de tecidos rígidos misturados a tecidos macios, proporciona grande flexibilidade à ação ascendente (Isnard & Silk 2009; Angyalossy *et al.* 2015) e aos movimentos do caule, sem a consequente danificação do xilema (Carlquist 2001). Complementarmente, antes de encontrarem um suporte e iniciarem o crescimento pelo hábito escandente, várias espécies de lianas apresentam uma fase do desenvolvimento conhecida como “fase autossuportante”, na qual as plantas ainda não apresentam características da síndrome lianescente, e apresentam vasos escassos e de pequeno diâmetro, as fibras tem paredes espessas e praticamente não há parênquima axial (Fisher & Ewers 1991; Rowe *et al.* 2004; Angyalossy *et al.* 2012; Angyalossy *et al.* 2015).

BIGNONIACEAE E BIGNONIEAE

Bignoniaceae é uma família predominantemente neotropical, (Olmstead *et al.* 2009), constituída por um complexo de plantas lenhosas, arbóreas e arbustivas incluindo muitas lianas, e poucas herbáceas (Metcalfe & Chalk 1950; Fischer *et al.* 2004). A família

conta com 82 gêneros e cerca de 827 espécies (Lohmann *et al.* 2016), cuja classificação mais recente (Olmstead *et al.* 2009) reconhece 8 tribos: Bignonieae Dumort, Catalpeae DC. ex Meisn., Coleeae Bojer, Crescentieae G. Don, Jacarandae Seem., Oroxyleae A.H. Gentry, Tecomeae Endl. e Tourrettieae G. Don.

Na família Bignoniaceae, a tribo Bignonieae é um clado grande e morfologicamente sortido de lianas (Lohmann 2006) — o maior nos trópicos (Schenck 1893; Pace *et al.* 2009). Endêmica das Américas (Lohmann *et al.* 2013), consiste tradicionalmente em poucos gêneros amplos e muitos gêneros menores (Olmstead *et al.* 2009). Segundo a última revisão (Lohmann & Taylor 2014), Bignonieae apresenta 21 gêneros 393 espécies, e é caracterizada predominantemente por lianas, raramente arbustos, (Fischer *et al.* 2004; Lohmann 2006). Ocorre exclusivamente nas Américas, indo do sul dos Estados Unidos ao norte do Chile e da Argentina, habitando locais úmidos e secos, variando desde as florestas tropicais (Atlântica e Amazônica), às florestas sazonalmente secas (caatinga e chaco) e savanas (cerrado) (Lohmann *et al.* 2013).

A presença de variação cambial em cunhas de floema é uma sinapomorfia da tribo Bignonieae (Lohmann 2006; Pace *et al.* 2011). Durante o desenvolvimento do caule, o câmbio tem atividade inicialmente regular, mas sofre uma mudança em quatro porções equidistantes, que passam a produzir mais floema secundário do que xilema secundário (Pace *et al.* 2009; Spicer & Groover 2010). As quatro regiões cambiais que possuem atividade alterada, se mantêm coexistindo com as regiões do câmbio com crescimento secundário regular dentro do caule (Pace *et al.* 2011). Além disso, as cunhas de floema possuem raios largos, denominados raios limitantes (Schenck 1893), que delimitam o câmbio vascular nestes espaços (Lima *et al.* 2010).

Da atividade diferenciada do câmbio formam-se arcos ou cunhas de floema (Pace *et al.* 2009). Segundo Spicer & Groover (2010), as cunhas de floema ocorrem em pelo menos cinco grupos de angiospermas. Dobbins (1981) correlaciona o número e a posição de vários segmentos unidirecionais de câmbio em caules de algumas espécies de Bignoniaceae com folhas decussadas, numa hipótese de correlação morfológica entre crescimento secundário anômalo e o padrão de vascularização do corpo primário da planta. Entretanto, Pace *et al.* (2009) mostra, em seu trabalho, que as cunhas são formadas intercaladas à saída das folhas, confirmando observações prévias de Schenck (1893) e Solereder (1908). Pace *et al.* (2009) descreve, para caules adultos de Bignoniaceae, seis arranjos diferentes de tecidos vasculares formados pela variação do câmbio, ao longo da filogenia da tribo (Fig. 1): (1) quatro arcos amplos de floema; (2) quatro cunhas de floema; (3) quatro arcos estreitos de floema; (4) cunhas em número múltiplo de quatro; (5) cunhas múltiplo-dissectadas; (6) cunhas de floema inclusas.

Apesar de comuns em caules de diversas espécies de lianas, principalmente por sua conexão com o hábito, as variações cambiais ocorrem também nas raízes, de forma semelhante aos caules, em vários grupos de plantas, como Amaranthaceae, Basellaceae, Nyctaginaceae, Passifloraceae, Phytolaccaceae, Polygonaceae e Sapindaceae (Grosso 2007; Rajput *et al.*, 2010; El-Ghamery *et al.* 2015; Carlquist 1999; Carlquist 2004; Hearn 2009; Mikesell 1979; Horak 1981; Rajput 2015). Os trabalhos de Gabrielli (1992), Martinelli *et al.* (2008) e Singh & Misra (2012) demonstram que também as raízes de espécies de Bignoniaceae desenvolvem cunhas de floema semelhantes às encontradas em caules, entretanto esses estudos se mostram rasos ou incompletos quanto a maiores aspectos anatômicos e estruturais.

Fig. 1. Cortes transversais, ilustrando a diversidade anatômica resultante das seis trajetórias ontogenéticas presentes em Bignoniaceae. — A: *Podranea ricasoliana* (grupo externo), crescimento secundário padrão. — B: *Perianthomega vellozoi*, tipo 1 (4 arcos amplos de floema, câmbio variante com divisões anticlinais). — C: *Tanaecium pyramidatum*, tipo 2 (4 cunhas de floema). — D: *Fridericia chica*, tipo 2 (4 cunhas de floema). — E: *Fridericia platyphylla*, tipo 3 (4 arcos de estreitos de floema, câmbio variante sem divisões anticlinais). — F: *Bignonia binata*, tipo 4 (cunhas em número múltiplo de 4). — G: *Adenocalymma divaricatum*, tipo 4 (cunhas em número múltiplo de 4). — H: *Dolichandra unguis-cati*, tipo 5 (cunhas múltiplo-dissectadas). — I: *Amphilophium crucigerum*, tipo 6 (cunhas de floema inclusas). Fonte: Pace et al. (2009).

Dessa maneira, dividimos esta dissertação em dois capítulos: o primeiro apresenta uma análise comparativa entre raízes e caules de *Amphilophium crucigerum*, *Amphilophium paniculatum*, *Mansoa difficilis* e *Tanaecium pyramidatum*, buscando analisar se a variação cambial ocorre em ambos os órgãos nas espécies e, se sim, uma descrição detalhada do tipo de variação cambial, além de possíveis características relacionadas à

síndrome vascular lianescente em ambos os órgãos. No segundo capítulo, faz-se uma verificação acerca das características relativas ao xilema secundário de raízes e caules, e possíveis atributos relacionados à síndrome lianescente em ambos os órgãos, nas mesmas espécies descritas acima. Ambos capítulos são complementares e visam, principalmente, verificar se as raízes respondem de forma similar ao caule, quanto às características anatômicas da Síndrome Vascular Lianescente.

REFERÊNCIAS

- 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 and Diversity*, 5(2): 167-182.
- ANGYALOSSY, V.; PACE, M. R.; LIMA, A. C. 2015. **Liana anatomy: a broad perspective on structural evolution of the vascular system**. IN: *Ecology of Lianas*. 1–28.
- AVALOS, G.; MULKEY, S. S. 1999. **Seasonal changes in liana cover in the upper canopy of a neotropical dry forest**. *Biotropica*, 31(1): 186-192.
- BAAS, P.; EWERS, F. W.; DAVIS, S. D.; WHEELER, E. A. 2004. **Evolution of xylem physiology**. IN: HAMSLEY, A. R. & POOLE, I (eds.). *The Evolution of Plant Physiology*. Elsevier Academic Press. London.
- BASTOS, C.; TAMAIO, N.; ANGYALOSSY, V. 2016. **Unravelling roots of lianas: a case study in Sapindaceae**. *Annals of Botany*, first published online, doi:10.1093/aob/mcw091.
- BONGERS F.; SCHNITZER S. A.; TRAORE D. 2002. **The importance of lianas and consequences for forest management in west Africa**. *BIOTERRE, Rev. Inter. Sci. de la Vie et de la Terre*, N° Especial.
- BRODERSEN, C. R.; LEE, E. F.; CHOAT, B.; JANSEN, S.; PHILLIPS, R. J.; SHACKEL, K. A.; McELRONE, A. J.; MATTHEWS, M. A. 2011. **Automated analysis of three-dimensional xylem networks using high-resolution computed tomography**. *New Phytologist*, 191: 1168–1179.
- CABALLÉ, G. 1993. **Liana structure, function and selection: A comparative study of xylem cylinders of tropical rainforest species in Africa and America**. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 113: 41–60.
- CARLQUIST, S. 1981. **Wood anatomy of Nepenthaceae**. *Bull Torrey Bot Club*. 108(3):324–30.
- CARLQUIST, S. 1985. **Observations on functional wood histology of vines and lianas: vessel dimorphism, tracheids, vasicentric tracheids, narrow vessels, and parenchyma**. *Aliso*, 11(2):139–57.
- CARLQUIST, S. 1988. **Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood**. 1ª ed, Berlin, Springer Verlag.

- CARLQUIST, S. 1991. **Anatomy of vines and liana stems: a review and synthesis.** In: F. E. Putz & H. A. Mooney (eds.), *The Biology of Vines*. Cambridge, Cambridge University Press.
- CARLQUIST, S. 1999. **Wood, stem, and root anatomy of Basellaceae with relation to habit, systematics, and cambial variants.** *Flora*. 194(1): 1–12.
- CARLQUIST, S. 2001. **Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood.** 2^a ed, Berlin, Springer Verlag.
- CARLQUIST, S. 2004. **Lateral meristems, successive cambia and their products: a reinterpretation based on roots and stems of Nyctaginaceae.** *Botanical Journal of the Linnean Society*, 146, 129–143.
- DARWIN, C. 1882. **The movements and habits of climbing plants.**
- DOBBINS, D.R. 1981. **Anomalous secondary growth in lianas of the Bignoniaceae is correlated with the vascular pattern.** *American Journal of Botany*, 68(1): 142–144.
- DOBBINS, D. R.; FISHER, J. 1986. **Wound responses in girdled stems of lianas.** *Botanical Gazette* 147: 278–289.
- EL-GHAMERY, A. A.; SADEK, A. M. A. B. D.; ELBAR, O. H. 2015. **Root anatomy of some species of Amaranthus (Amaranthaceae) and formation of successive cambia.** *Ann Agric Sci*. 60(1): 53–60.
- EWERS, F. W.; FISHER, J. B. 1991. **Why vines have narrow stems: histological trends in Bauhinia (Fabaceae).** *Oecologia* 88: 233–237.
- 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(4): 544–552.
- FISCHER, E.; THEISEN, I.; LOHMANN, L. G. 2004. **Bignoniaceae.** IN: Kubitzki K. & Kadereit, J. W. (eds.). *The Families and Genera of Vascular Plants. VII. Dicotyledons. Lamiales (Except Acanthaceae including Avicenniaceae)*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 9–38.
- FISHER, J. B.; EWERS, F. W. 1991. **Structural responses to stem injury in vines.** In: F. E. Putz & H. A. Mooney (eds.), *The Biology of Vines*. Cambridge, Cambridge University Press.
- GABRIELLI, A.C. 1992. **Contribuição ao estudo anatômico da raiz de Pyrostegia venusta (Ker) Miers – Bignoniaceae.** *Revta brasil. Bot.*, 15(2):95–104.
- GARRIDO-PEREZ E. I.; BURNHAM R. J. 2010. **The evolution of host specificity in liana-tree interactions.** *Puente Biológico*, 3: 145–157.
- GENTRY, A. H. 1991. **The distribution and evolution of climbing plants.** In: F. E. Putz & H. A. Mooney (eds.), *The Biology of Vines*. Cambridge, Cambridge University Press.
- GROSSO, M. A. 2007. **Crecimiento secundario inusual en raíz principal de Pfaffia gnaphalioides (L.Fil.) Mart. (Amaranthaceae).** *Acta bot. bras.* 21(1):21–6.
- HEARN, D. J. 2009. **Descriptive anatomy and evolutionary patterns of anatomical diversification in Adenia (Passifloraceae).** *Aliso*. 27(1).
- HORAK, K. E. 1981. **Anomalous secondary thickening in Stegnosperma (Phytolaccaceae).** *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 108(2): 189–197.
- ISNARD, S.; SILK, W. K. 2009. **Moving with climbing plants from Charles Darwin's time into the 21st century.** *American Journal of Botany* 96(7): 1205–1221.

- LAURANCE, W. F.; PEREZ-SALICRUP, D.; DELAMONICA, P.; FEARNSIDE, P. M.; D'ANGELO, S.; JEROZOLINSKI, A.; POHL, L.; LOVEJOY, T. E. 2001. **Rain forest fragmentation and the structure of amazonian liana communities.** *Ecology*, 82(1): 105–116.
- LIMA, A. C.; PACE, M. R.; ANGYALOSSY, V. 2010. **Seasonality and growth rings in lianas of Bignoniaceae.** *Trees* (Berlin. Print), 24: 1045–1060.
- LOHMANN, L. G. 2006. **Untangling the phylogeny of neotropical lianas (Bignoniaceae, Bignoniaceae).** *American Journal of Botany* 93(2): 304–318.
- LOHMANN, L. G.; BELL, C. D.; CALIÓ, M. F.; WINKWORTH, R. C. 2013. **Pattern and timing of biogeographical history in the neotropical tribe Bignoniaceae (Bignoniaceae).** *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171: 154–170.
- LOHMANN LG, TAYLOR CM. 2014. **A New Generic Classification of Tribe Bignoniaceae (Bignoniaceae).** *Ann Missouri Bot Gard.* 99(3): 348–489.
- LOHMANN, L. G.; ULLOA, C. U.; GOVAERTS, R. 2016. **Bignoniaceae in iPlants prototype Checklist.** Publicado em <http://www.iplants.org>. Acesso em 26 de março de 2016 às 19:32.
- MARTINELLI, V.; PACE, M. R.; ANGYALOSSY, V. 2008. **Análise anatômica comparativa entre raiz e caule de lianas em Bignoniaceae (Bignoniaceae).** 16°. Simpósio Internacional de Iniciação Científica, Ribeirão Preto, São Paulo.
- METCALFE, C.R.; CHALK, L. 1950. **Anatomy of the dicotyledons. Leaves, stem, and wood in relation to taxonomy, with notes on economic uses.** Oxford, Clarendon, v.1, 724p.
- MIKESELL, J. E. 1979. **Anomalous secondary thickening in *Phytolacca americana* L. (Phytolaccaceae).** *American Journal of Botany.* 66(9):997–1005.
- MOHAN, J. E.; ZISKA, L. H.; SCHLESINGER, W. H.; THOMAS, R. B.; SICHER, R. C.; GEORGE, K.; CLARK, J. S. 2006. **Biomass and toxicity responses of poison ivy (*Toxicodendron radicans*) to elevated atmospheric CO₂.** *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(24): 9086–9089.
- 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(9): 1731–1743.
- PACE, M. R.; LOHMANN, L. G.; ANGYALOSSY, V. 2009. **The rise and evolution of the cambial variant in Bignoniaceae (Bignoniaceae).** *Evolution e Development*, 11(5): 465–479.
- PACE, M. R.; LOHMANN, L. G.; ANGYALOSSY, V. 2011. **Evolution of disparity between the regular and variant phloem in Bignoniaceae (Bignoniaceae).** *American Journal of Botany*, 98(4): 602–618.
- PUTZ, F. E. 1983. **Liana biomass and leaf area of a "Tierra Firme" Forest in the Rio Negro Basin, Venezuela.** *Biotropica*, 15(3): 185–189.
- PUTZ, F. E.; MOONEY, H. A. 1991. **The Biology of vines.** Cambridge University Press.
- PUTZ, F. E.; WINDSOR, D. M. 1987. **Liana phenology on Barro Colorado Island, Panama.** *Biotropica*, 19(4): 334–341.
- RAJPUT, K. S. S.; PATIL, V. S.; KAPADANE, K. K. 2010. **Development of lateral meristem and pattern of secondary growth in stems and roots of *Spinacia oleracea* Linn (Amaranthaceae).** *Feddes Repertorium*, 121(5–6): 209–218.

- RAJPUT, K. 2015. **Comparative study on secondary xylem and formation of successive cambia in stems and roots of *Antigonon leptopus* Hook. & Arn. (Polygonaceae).** Flora, 217: 131–137.
- ROWE, N. P.; SPECK, T. 1998. **Biomechanics of plant growth forms: the trouble with fossil plants.** Review of Paleobotany and Palynology 102: 43–62.
- ROWE, N.; ISNARD, S.; SPECK, T. 2004. **Diversity of mechanical architectures in climbing plants: an evolutionary perspective.** Journal of Plant Growth Regulation, 23(2): 108–128.
- SCHENCK, H. 1893. **Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten.** II. Theil. Beiträge zur Anatomie der Lianen. Jena.
- SCHNITZER, S. A.; BONGERS, F. 2002. **The ecology of lianas and their role in forests.** TRENDS in Ecology & Evolution, 17(5): 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.; BONGERS, F.; WRIGHT, S. J. 2011. **Community and ecosystem ramifications of increasing lianas in neotropical forests.** Plant Signaling & Behavior 6(4): 598–600.
- SCHNITZER, S. A.; CARSON, W. P. 2010. **Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps.** Ecology Letters, 13: 849–857.
- SCHNITZER, S. A.; KUZEE, M. E.; BONGERS, F. 2005. **Disentangling above and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest.** Journal of Ecology, 93: 1115–1125.
- SINGH, L. J.; MISRA, D. R. 2012. **On the morphology and anatomy of aerial and terrestrial roots in some bignoniaceous genera.** Phytomorphology, 62(3–4).
- SOLEREDER, H. 1908. **Systematic anatomy of the dicotyledons. Vols 1, 2.** Clarendon, Oxford.
- SPICER, R.; GROOVER, A. 2010. **Evolution of development of vascular cambia and secondary growth.** New Phytologist, 186: 577–592.
- SWAINE, M.D.; GRACE, J. 2007. **Lianas may be favoured by low rainfall: evidence from Ghana.** Plant Ecology. 192(2): 271–276.
- TYREE, M. T.; SPERRY, J. S. 1989. **Vulnerability of xylem to cavitation and embolism.** Annual Review of Plant Biology, 40(1):19–38.
- WHEELER, J. K.; SPERRY, J. S.; HACKE, U. G.; HOANG, N. 2005. **Intervessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vessel led plants: A basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport.** Plant, Cell and Environment, 28(6): 800–812.
- ZIMMERMANN, M. H. 1983. **Xylem structure and the ascent of Sap.** Berlin, Springer-Verlag.
- ZOTZ, G.; CUENI, N.; KÖRNER, C. 2006. **In situ growth stimulation of a temperate zone liana (*Hedera helix*) in elevated CO₂.** Functional Ecology, 20(5): 763–769.