



**O EFEITO
DO STATUS HÍDRICO
NA DISTRIBUIÇÃO,
ANATOMIA, EFICIÊNCIA
E SEGURANÇA HIDRÁULICA
DE LIANAS EM FLORESTAS
TROPICAIS**

**THE EFFECT OF THE HYDRIC STATUS ON THE DISTRIBUTION,
ANATOMY, HYDRAULIC EFFICIENCY AND SAFETY OF LIANAS IN
TROPICAL FORESTS**

CAIAN SOUZA GEROLAMO

CAIAN SOUZA GEROLAMO

O EFEITO DO STATUS HÍDRICO NA DISTRIBUIÇÃO, ANATOMIA,
EFICIÊNCIA E SEGURANÇA HIDRÁULICA DE LIANAS EM
FLORESTAS TROPICAIS

THE EFFECT OF THE HYDRIC STATUS ON THE DISTRIBUTION,
ANATOMY, HYDRAULIC EFFICIENCY AND SAFETY OF LIANAS IN
TROPICAL FORESTS

São Paulo

2022

CAIAN SOUZA GEROLAMO

O EFEITO DO STATUS HÍDRICO NA DISTRIBUIÇÃO, ANATOMIA,
EFICIÊNCIA E SEGURANÇA HIDRÁULICA DE LIANAS EM
FLORESTAS TROPICAIS

THE EFFECT OF THE HYDRIC STATUS ON THE DISTRIBUTION,
ANATOMY, HYDRAULIC EFFICIENCY AND SAFETY OF LIANAS IN
TROPICAL FORESTS

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo (USP), para a
obtenção de Título de Doutor em Ciências
Biológicas, na Área de Botânica.

Orientadora: Profa. Dra. Veronica Angyalossy
(Universidade de São Paulo)

Coorientador: Prof. Dr. Anselmo Nogueira
(Universidade Federal do ABC)

EXEMPLAR CORRIGIDO

São Paulo

2022

Ficha Catalográfica

Gerolamo, Caian Souza

**O EFEITO DO STATUS HÍDRICO NA DISTRIBUIÇÃO,
ANATOMIA, EFICIÊNCIA E SEGURANÇA HIDRÁULICA
DE LIANAS EM FLORESTAS TROPICAIS** / Caian Souza

Gerolamo; orientadora Veronica Angyalossy; coorientador
Anselmo Nogueira -- São Paulo, 2022.

168 p.

Tese (Doutorado) -- Instituto de Biociências da Universidade de São
Paulo. Programa de Pós-Graduação em Botânica.

1. Anatomia de lianas 2. Bignoniaceae 3. Ecologia de lianas 4.
Segurança hídrica 5. Condutividade hídrica de lianas.

I. Angyalossy, Veronica, orient. II. Nogueira, Anselmo, coorient.
III. Título.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).



Profa. Dra. Veronica Angyalossy

Orientadora

Dedicatória

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

Epígrafe

“A floresta está viva. Só vai morrer se os brancos insistirem em destruí-la. Se conseguirem, os rios vão desaparecer debaixo da Terra, o chão vai se desfazer, as árvores vão murchar e as pedras vão rachar no calor. A terra ressecada ficará vazia e silenciosa. Os espíritos xapiri, que descem das montanhas para brincar na floresta em seus espelhos, fugirão para muito longe. Seus pais, os xamãs, não poderão mais chamá-los e fazê-los dançar para nos proteger. Não serão mais capazes de espantar as fumaças de epidemia que nos devoram. Não conseguirão mais conter os seres maléficos, que transformarão a floresta num caos. Então morreremos, um atrás do outro, tanto os brancos quanto nós. Todos os xamãs vão acabar morrendo. Quando não houver mais nenhum deles para sustentar o céu, ele vai desabar.”

Davi Kopenawa – Xamã do povo Yanomami, em
“A Queda do Céu: Palavras de um Xamã Yanomami”

“Se enxergarmos que estamos passando por uma transformação, precisaremos admitir que nosso sonho coletivo de mundo e a inserção da humanidade na biosfera terão que se dar de outra maneira. Nós podemos habitar este planeta, mas deverá ser de outro jeito.”

Ailton Krenak – Líder indígena do povo Krenak, em
“A Vida Não É Útil”

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.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) – Código de Financiamento 88882.333016/2019-01. À FAPESP (2018/06917-7), pelo apoio financeiro nos projetos que possibilitaram as coletas e a participação em congressos nacionais.

À minha orientadora Prof. Dra. Veronica Angyalossy, que me apoiou e ensinou com muita dedicação, carinho e respeito 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 melhor. Grato por me ajudar a construir parte do que sou hoje. Grato pela amizade, carinho, ensino e dedicação.

Ao meu coorientador Prof. Dr. Anselmo Nogueira, que me apoiou e ensinou com tanta paixão pela biologia. Grato por me ajudar a construir parte do que sou hoje. 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, pelas conversas e orientações da vida. Axééé meu mano véio.

Aos professores Luciano Pereira e Steven Jansen, que me deram suporte e apoio às pesquisas, principalmente na parte de hidráulica. Grato pelas conversas, ensinamentos e revisões dos textos. Luciano é uma pessoa fenomenal, que tenho muita admiração. Sou grato a toda equipe do professor Rafael Oliveira da UNICAMP que me ensinaram muitas coisas sobre hidráulica de plantas.

Sou grato à professora Flavia Costa, Juliana Schietti do INPA, e toda a equipe dessas professoras que me deram apoio em campo e em Manaus. Agradeço em especial a Elisangela Rocha, uma amiga que fiz nessa caminhada de pesquisa. Agradeço ela e seu companheiro Túlio, um amigo que ganhei dessa amizade. Esse casal me abrigou e deu um suporte incrível quando fui para Manaus.

Aos Veronicos e Veronicas que compartilham comigo não só o espaço, mas os saberes, as emoções que fortalecem os laços das nossas amizades. Sou muito grato ao Marcelo Pace, Andre Lima, Israel Cunha Neto, Mariana Victorio, Ricardo Hideaky, Lui Teixeira, Erica, Milena Godoy, Carolina Bastos e a todas as pessoas que passaram pela orientação da Veronica. A Mariana agradeço em especial por me ajudar na parte do laboratório e confecção de laminas histológicas. Ela tem uma habilidade imensa com essa parte. A amiga Nara Vogado por toda ajuda. Grato.

Aos amigos e amigas da faculdade que me ajudaram ao longo de todos esses anos, desde a graduação até o doutorado. Conversas, desabafos, risadas, sambas, futebol, viagens. Grato galera.

Sou grato também às pessoas que me ajudaram nos campos em Manaus e em Campinas, os mateiros Zelão e Carlão. Os ajudantes de campo e amigos e amigas Guilherme Antar, Elisangela Rocha, Ricardo, Valdieky, Lorena e Marília.

Ao amigo excepcional Antonio Barbosa (Tunico), do qual tenho uma admiração enorme e um respeito e carinho gigantesco. Um mestre nas técnicas de anatomia vegetal e um grande inventor. Sem seus ensinamentos não teria condições de chegar onde cheguei.

Aos professores do laboratório de Anatomia Vegetal da USP: Gladys Flavia, Gregório Ceccantini, Diego Demarco e Nanuza Menezes que sempre me apoiaram e me ensinaram. Com cada um aprendi um pouco mais da anatomia das plantas e sobre a beleza que é a biologia.

Às técnicas do laboratório Gisele, Tássia e a Paula da Xiloteca, que sempre fizeram de tudo para me ajudar. Ao Márcio do lab de MEV. São pessoas excepcionais de uma prestatividade incrível. Sou muito grato. Aos colegas e amigos do laboratório ... pela companhia e conversas.

Agradeço a galera da capoeira e a própria capoeira que tem me transformado pessoalmente, socialmente e espiritualmente.

Um agradecimento especial eu faço à minha família-meus pais (Waldemar Gerolamo J. e Rita de Cassia S. Gerolamo), irmãos (Luan e Ian), companheira (Ligia Dias de Araujo) e minhas cunhadas (Gabriela e Beatriz) 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. Agradeço enormemente a Ligia pelas conversas, desabafos e discussões que me ajudaram ao longo dessa trajetória do doutorado. Ligia é uma pesquisadora incrível e competente, parceira em todos os sentidos, gratidão por me ajudar no caminhar, com você a vida é ainda mais feliz. Agradeço ao Jairo, meu sogro que me ajudou com conversas e apoio. Quero agradecer enormemente e homenagear minha sogra Maria Cândida Barros Dias. Onde quer que esteja, sou eternamente grato pelo amor, incentivo e carinho que sempre teve comigo. Muita luz e amor.

Agradeço a Deus, em todas as suas formas e a essa espiritualidade que me guia, protege, fortalece e me dá suporte na vida. Sou eternamente grato por tudo.

Índice

Resumo	01
Abstract	02
Introdução Geral	03
Capítulo 1.	11
Gradiente hidroedáfico e a história filogenética explicam a distribuição na paisagem de um clado altamente diversificado de lianas na Amazônia brasileira	
Hydro-edaphic gradient and phylogenetic history explain the landscape distribution of a highly diverse clade of lianas in the Brazilian Amazon	
Capítulo 2.	56
Lianas em florestas tropicais secas têm maior resistência ao embolismo, mas eficiência hidráulica semelhante às lianas em florestas tropicais úmidas	
Lianas in tropical dry forests have higher embolism resistance but similar hydraulic efficiency than lianas in rainforests	
Capítulo 3.	92
Ligando a resistência ao embolismo e a eficiência hidráulica com a anatomia do xilema em lianas congênicas de uma floresta seca sazonal e de uma floresta tropical úmida	
Linking embolism resistance and efficiency hydraulic to wood anatomical in congeneric lianas of the seasonal dry forest and rainforest	
Conclusões Gerais	137
Atividades Adicionais	141
1. Divulgação da Diversidade Macroanatômica de Lianas de Florestas Tropicais	142
2. Artigos publicados durante o período de doutorado	152
3. Participação no curso anual do Departamento de Botânica- “Botânica no Inverno -2021”	159

RESUMO

Lianas são trepadeiras lenhosas reconhecidas por seus caules delgados, flexíveis e resistentes, que sobem do solo escalando suportes, normalmente árvores, até o dossel da floresta, onde ficam apoiadas interligando as copas das árvores. As lianas ocorrem predominantemente em florestas tropicais, podendo ser mais abundantes em florestas mais secas sazonalmente do que em florestas úmidas. Recentes evidências tem sugerido que o gradiente hidrológico (status hídrico) e a estrutura da floresta em termos de nutrientes e suportes afetam a distribuição das lianas. Padrões de distribuição das plantas podem indicar diferentes especializações de habitat, porém, pouco se sabe sobre a relação entre a especialização do habitat e a história evolutiva das lianas. Além disso, acredita-se que o gradiente hidrológico pode atuar como um filtro ambiental impulsionando características anatômicas e funcionais que ajudam a explicar os padrões de distribuição das plantas. A anatomia vascular lianescente é diferente do hábito autossuportante, com características peculiares relacionadas às funções mecânicas e hidráulica comum desse hábito, mas sabemos pouco como essas características estruturais, funcionais e ambientais se relacionam em espécies de lianas. Portanto, o objetivo desta tese de doutorado foi explorar como o status hídrico do ambiente afetou a distribuição de espécies de lianas, considerando a história evolutiva de um grupo lianescente (tribo Bignoniaceae). Além disso, investigamos como as condições hídricas do ambiente afetaram as características hidráulicas e anatômicas entre lianas de diferentes florestas tropicais. No *primeiro capítulo* desta tese exploramos, conjuntamente com a estrutura filogenética das lianas de Bignoniaceae, como o gradiente hidrológico do solo, a queda de árvores e os nutrientes do solo afetaram o padrão de distribuição das lianas em uma floresta úmida de terra firme da Amazônia Central (Reserva Ducke). A diversidade de lianas aumentou ao longo do gradiente hidrológico, mas diminuiu ligeiramente ao longo do gradiente de perturbação da floresta. Além disso, encontramos evidências de especialização de habitat associada à estrutura filogenética - nos platôs onde o lençol freático é mais profundo a assembléia de lianas é formada por espécies intimamente relacionadas, exibindo agrupamento filogenético. Ao mesmo tempo, nos vales hidrológicamente dinâmicos, a assembléia de lianas foi associada à uma convergência funcional de espécies mais distantes filogeneticamente. No *segundo capítulo* investigamos se as condições hídricas locais e regionais de uma floresta tropical úmida (Reserva Ducke) vs. floresta tropical sazonal seca (Reserva de Santa Genebra), ajudaram a explicar a mudança funcional hidráulica em cinco pares de espécies congênicas de lianas de Bignoniaceae que ocorrem nessas florestas. Houve um efeito interativo do tipo de floresta e do gênero na variação da segurança hidráulica e notamos três gêneros com maior segurança hidráulica na floresta sazonal seca comparado as espécies da floresta úmida, sugerindo um padrão de convergência evolutiva. A positiva margem de segurança hidráulica e a alta eficiência hidráulica foram semelhantes em ambas florestas, indicando um similar potencial de sobrevivência e crescimento das lianas da tribo Bignoniaceae em florestas tropicais. Porém, ao juntar dados de literatura referente à segurança hidráulica de lianas, árvores e arbustos de diversas florestas tropicais, não notamos diferença dessa característica entre os hábitos e florestas. Portanto, as espécies de lianas podem ter diferentes estratégias para lidar com as condições de seca. A alta eficiência hidráulica associada à estratégia oportunista de crescimento rápido de algumas espécies de lianas, principalmente em áreas perturbadas, pode favorecer sobretudo as lianas abundantes em florestas sazonais secas. No *terceiro capítulo* investigamos se a estrutura anatômica do xilema dessas lianas congênicas mudou com as distintas condições hídricas da floresta tropical úmida vs. floresta tropical sazonal seca e de que maneira essas características anatômicas podem impulsionar a eficiência e segurança hidráulica das lianas. Nossos resultados mostraram que as espécies de lianas congênicas da floresta sazonal seca diferiram em sua estrutura anatômica do xilema das lianas da floresta úmida. Um conjunto de características anatômicas formado por densidade de vasos, espessura de fibra e fração da pontuação intervascular foi relacionado com a segurança hidráulica. Outro conjunto de características anatômicas independente do primeiro foi formado pelo diâmetro hidráulico de vaso, área da membrana da pontuação e relação parede-lume de vaso, tais características predisseram tanto a segurança quanto a eficiência hidráulica. Notamos que diferentes combinações dessas características anatômicas associado ao ambiente possibilitaram estratégias distintas relacionadas à eficiência e segurança hidráulica nas lianas estudadas. Por fim, concluímos que as condições hídricas do ambiente formam um forte filtro ambiental que, associado com a estrutura filogenética da tribo Bignoniaceae, determinou diferentes padrões de distribuição das assembléias de lianas. Além disso, as distintas condições hídricas das florestas tropicais afetaram a estrutura anatômica e hidráulica das lianas e as relações encontradas entre anatomia e eficiência-segurança hidráulica mostraram possíveis estratégias para impulsionar essas funções hidráulicas e ajudar na sobrevivência e crescimento das lianas nas florestas tropicais.

ABSTRACT

Lianas are woody climbers recognized for their slender, flexible, and tough stems. They rise from the soil by climbing supports such as trees, and in the forest canopy get hung between trees. Lianas occur predominantly in tropical forests and may be more abundant in seasonally drier forests than in rainforests. Recent evidence has suggested that the hydrological gradient (water status) and the structure of the forest in terms of nutrients and supports affect the distribution of lianas. Plant distribution patterns may indicate a habitat specialization, however, little is known about the relationship between habitat specialization and the evolutionary history of lianas. In addition, it is believed that the hydrological gradient can act as an environmental filter, driving anatomical and functional features that help explain plant distribution patterns. The vascular anatomy of lianas is different from self-supporting habit, with eccentric features related to the mechanical and hydraulic functions common to this habit. However, we know little about how these structural, functional, and environmental features are related in lianas. Therefore, this dissertation thesis aimed to explore how the water status of the environment affected the distribution of lianas species within a forest, considering the evolutionary history of a lianescent group (Bignoniaceae tribe). In addition, we investigated how environmental water conditions affected hydraulic and anatomical features among lianas from different tropical forests. In the *first chapter* of this dissertation, we explore together with the phylogenetic structure of Bignoniaceae lianas how soil hydrological gradient, tree fall, and soil nutrients affect the distribution pattern of lianas in a terra firme rainforest of Central Amazon. Liana diversity increased along the hydrological gradient but slightly decreased along the forest disturbance gradient. Furthermore, we found evidence of habitat specialization associated with phylogenetic structure - in the plateaus where the water table is deeper, lianas assemblages are formed by closely related species, exhibiting phylogenetic clustering. At the same time, in hydrologically dynamic valleys, lianas assemblages were associated with a functional convergence of more distant species. In the *second chapter*, we investigated whether local and regional water conditions in a wet tropical rainforest vs. tropical dry seasonal forest help to explain the hydraulic functional change in five pairs of congeneric species of Bignoniaceae lianas that occur in these forests. There was an interactive effect of forest type and genus on hydraulic safety variation and we note three genera with higher hydraulic safety in seasonal dry forest compared to rainforest species, suggesting patterns of evolutionary convergence. The similar positive safety margin and high hydraulic efficiency indicate a similar survival and growth potential of Bignoniaceae lianas in tropical forests. When gathering hydraulic safety data from lianas, trees, and shrubs from different tropical forests, we did not notice any difference in this feature between habits and forests. Therefore, lianas have different strategies to deal with drought conditions. The high hydraulic efficiency associated with the opportunistic strategy of the rapid growth of some lianas species, mainly in disturbed areas, may favor the lianas abundant in seasonal forests. In the *third chapter*, we investigate whether the anatomical structure of the xylem of these congeneric lianas changes with the water conditions of the rainforest vs. seasonal dry forest and how these xylem features can drive the hydraulic efficiency and safety of lianas. Our results showed that congeneric liana species of seasonal dry forest differed in their xylem structure from liana species of rainforest. A set of xylem features formed by vessel density, fiber thickness, and intervessel pit fraction predicted hydraulic safety. Another independent set of xylem features formed by hydraulic diameter, pit membrane area, and vessel wall-lumen relationship predicted both hydraulic safety and efficiency. We note that different combinations of these xylem features enable different strategies to regulate hydraulic efficiency and safety in lianas. Overall, we concluded that the water condition of the environment is a strong environmental filter that, associated with the phylogenetic structure, determines different distribution patterns of the lianas assemblage. In addition, the different hydric conditions of tropical forests affected the anatomical and hydraulic structure of lianas. The relationships found between anatomy and hydraulic efficiency-safety show the possible strategies to drive these hydraulic functions and help the survival and growth of lianas in tropical forests.

Introdução Geral

Introdução Geral

“Climbing plants are sufficiently numerous to form a conspicuous feature in the vegetable kingdom, more especially in tropical forests.”

(Charles Darwin, 1865, page 47 in *The Movements and Habits of Climbing Plants*)

Lianas são trepadeiras lenhosas que germinam no solo, mantêm contato com este durante toda sua vida e crescem em direção ao dossel da floresta em busca de luz utilizando o apoio de outras plantas (Gentry, 1991). O termo liana ainda possui divergência entre alguns autores e pode ser tratado como trepadeira herbácea ou lenhosa. Aqui utilizamos a definição de liana como sinônimo de trepadeira lenhosa (Schenck, 1892, 1893; Gentry, 1991).

Os caules das lianas são notoriamente reconhecidos por serem comumente delgados, flexíveis e bastante resistentes ao longo de suas fases de vida. Essas propriedades biomecânicas associadas a diversos mecanismos de escalada como: gavinhas, caule volúvel, espinhos, ganchos e raízes grampiformes favorecem a ascensão das lianas do solo até o dossel da floresta (Putz, 2012). No dossel é comum vermos os caules apoiados e entrelaçados entre ramos de árvores e de outras lianas. Por outro lado, no sub-bosque muitas espécies de lianas permanecem na fase autossuportante, crescendo lentamente em espessura até que as condições ambientais adequadas propiciem sua ascensão ao dossel (Caballé, 1986, 1993). Ao longo desse período e no dossel da floresta é comum vermos os ramos buscadores das lianas, i.e., ramos jovens apicais que giram em busca de suporte, conhecido como movimento de circunutação (Putz & Holbrook, 1991). As lianas que já alcançaram o dossel da floresta produzem suas próprias copas e ao se ramificarem ainda mais alcançando outras árvores, o mesmo indivíduo lianescente passa a produzir múltiplas copas (Caballé, 1993). Ao longo desse crescimento do sub-bosque até o dossel da floresta, as lianas aumentam o seu sistema vascular e crescem em espessura. A produção dos diferentes padrões de organização dos tecidos vasculares secundários das lianas, mesmo que em menor quantidade comparado com as plantas autossuportantes, está relacionada com as propriedades funcionais mecânicas e hidráulicas típicas do hábito lianescente (Schenck, 1893; Dobbins & Fisher, 1986; Carlquist, 1988, 1991; Fisher & Ewers, 1991, Rowe *et al.*, 2004; Isnard *et al.*, 2012; Gerolamo *et al.*, 2020). As relações entre a forma de vida lianescente, estratégia de crescimento, anatomia e funcionalidade associadas com as

condições do ambiente impactam diretamente a dinâmica de ocupação do espaço florestal e a distribuição das espécies.

As lianas possuem uma grande diversidade de espécies e ocorrem em uma ampla faixa de ambientes, predominando em florestas tropicais (Gentry, 1991). As famílias mais diversas e representativas com espécies lianescentes das florestas do Neotrópico são Bignoniaceae e Leguminosae (Gentry, 1991). As lianas contribuem para muitos aspectos funcionais das florestas: os caules apoiados entre ramos de árvores fornecem uma rede de caminhos para muitos animais, as folhas, flores e frutos fornecem alimento, e o sistema raiz-caule-folha ajuda no transporte de água do solo para atmosfera (Schnitzer & Bongers, 2002, 2011; Rowe 2018). No entanto, tem-se notado um aumento da abundância de lianas nas florestas sazonalmente secas do Neotrópico devido ao aumento da estação seca e redução da precipitação (Phillips *et al.*, 2002; DeWalt *et al.*, 2015), e com o aumento das áreas perturbadas, aberturas de clareiras ou bordas de mata (Schnitzer & Carson, 2010). Portanto, condições ambientais como a disponibilidade de água no solo e na atmosfera, perturbações naturais ou antrópicas e os nutrientes do solo podem afetar a distribuição e abundância de lianas nas florestas tropicais (Putz, 1984; Schnitzer & Carson, 2010; Gerolamo *et al.*, 2018).

Padrões de distribuição e riqueza de espécies ao longo de gradientes ambientais há muito tempo intrigam ecologistas e biólogos evolutivos (Darwin, 1859; Hawkins & Diniz-Filho, 2004; Ricklefs, 2005). A heterogeneidade ambiental das florestas tropicais formada por diferentes gradientes ambientais pode ter promovido uma especiação mediada ecologicamente resultando em especialização de habitat (Fine *et al.*, 2005; Fine & Kembel, 2011). No entanto, a especialização do habitat pode ser desordenada por eventos estocásticos, como: catástrofes de enchentes, tempestades e secas (Bordon *et al.*, 2019), e restringida pela história evolutiva das linhagens de plantas (Webb & Peart, 1999; Webb *et al.*, 2002; Graham & Fine, 2008), determinando os atuais padrões de diversidade encontrados em florestas tropicais. A especialização de habitat pode ser investigada pela presença de espécies com características similares que ocorrem em uma determinada faixa do gradiente ambiental. Desta forma, o gradiente ambiental pode atuar como filtro ambiental, favorecendo determinadas características anatômicas e funcionais comuns a essas espécies que compartilham a mesma faixa do gradiente ambiental.

Eficiência e segurança hidráulica são características funcionais fundamentais na determinação do crescimento e sobrevivência das espécies vegetais. A eficiência na condução de água é expressa pela condutividade hídrica do caule dividida pela área de xilema condutor (Zimmermann, 1983). A eficiência na condução está relacionada com a maior taxa

fotossintética (Van der Sande *et al.*, 2019) e com o crescimento caulinar (Tan *et al.*, 2022). Já a segurança hidráulica é expressa pelo potencial hídrico em que a planta perde 50% ou 88% da sua capacidade de condução (P50 ou P88) por estresse hídrico ou por congelamento (Tyree & Ewers, 1991, Tyree & Zimmermann, 2002). A seca induz potenciais hídricos mais negativos no xilema, o que pode levar à formação de bolhas de ar dentro das células condutoras e propagação e formação de novas bolhas de ar para vasos adjacentes, diminuindo a capacidade de transporte de água podendo levar à falha hidráulica completa (Sperry & Tyree 1988; Tyree & Ewers, 1991; Tyree & Zimmermann, 2002). A segurança hidráulica depende, em parte, da capacidade de evitar a formação de bolhas de ar nos elementos condutores e de espalhar esse ar por vazamento através das membranas das pontoações intervasculares (Jarbeau, Ewers & Davis, 1995). O estabelecimento e a sobrevivência de plantas em ambientes sazonalmente secos estão relacionados a mecanismos de resistência e tolerância à seca (Choat *et al.*, 2008, 2010; Trifilò *et al.*, 2014; Santiago *et al.*, 2016).

Algumas plantas podem ser bastante eficientes na condução de água, mas pouco seguras hidráulicamente (Wheeler *et al.*, 2005; Sperry *et al.*, 2008). Porém, essa demanda conflitante de eficiência e segurança hidráulica parece não ser a regra nas plantas. Recentes evidências têm mostrado uma fraca ou nula demanda conflitante de eficiência e segurança hidráulica em árvores, arbustos e lianas (Gleason *et al.*, 2016; Santiago *et al.*, 2018; Van der Sande *et al.*, 2019; Medina-Vega *et al.*, 2021). Acreditava-se que o diâmetro do vaso seria um importante preditor de ambos, eficiência e segurança hidráulica, o que explicaria essa demanda conflitante. De fato, segundo o modelo preditivo de Hagen–Poiseuille, a condutividade hídrica é diretamente proporcional à quarta potência do raio de cada vaso (Zimmermann, 1983). Assim, um vaso de grande diâmetro pode ter cerca de seis vezes a eficiência condutiva de quatro vasos de menor calibre com uma mesma área de lume de vaso (Baas *et al.*, 2004). Porém, a relação do diâmetro do vaso com a segurança hidráulica relacionada com o estresse hídrico pela seca não é tão direta como com a eficiência hidráulica (Tyree *et al.*, 1994; Baas *et al.*, 2004; Hacke *et al.*, 2017). Características da estrutura das pontoações intervasculares, independentes do diâmetro do vaso, parecem estar mais diretamente relacionadas à segurança hidráulica (Sperry & Tyree 1988; Skelton *et al.*, 2015; Trueba *et al.*, 2019; Smith-Martin *et al.*, 2022). Por exemplo, a quantidade de pontoações intervasculares, o tamanho, espessura e porosidade da membrana da pontoação são características que afetam a segurança hidráulica em um grande número de

plantas, incluindo lianas (Lens *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2016; Kaack *et al.*, 2021; Smith-Martin *et al.*, 2022).

Lianas possuem características anatômicas e funcionais bastante peculiares. O crescimento secundário das lianas produz como morfologias caulinares padrões regulares, irregulares, cilíndricos únicos ou com múltiplas unidades. Além disso, internamente, o crescimento secundário dá origem a uma grande diversidade de padrões anatômicos (Schenck, 1892, 1983; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; Carlquist, 1991; Pace *et al.* 2009; Angyalossy *et al.*, 2012, 2015). Apesar dessa diversidade anatômica, muitas características do xilema e do floema são compartilhadas pelas lianas mesmo em linhagens distantemente relacionadas (Angyalossy *et al.*, 2012, 2015). É comum a presença de elementos condutores do xilema e floema de grande diâmetro, dimorfismo dos vasos (i.e. vasos de grande e de pequeno diâmetro), vasos de pequeno calibre geralmente agrupados, grande quantidade de parênquima (radial e axial) e pequena proporção de fibras no xilema secundário (Schenck, 1892; Carlquist, 1981, 1991; Pace *et al.* 2011; Gerolamo *et al.*, 2017). Além disso, células não lignificadas do parênquima, raios largos e altos são comuns no xilema de lianas, conferindo maior capacidade de flexibilidade, regeneração de tecidos lesados e armazenamento de nutrientes e água (Fisher & Ewers, 1991; Angyalossy *et al.*, 2012). Outra característica anatômica comum às lianas é a presença de variações cambiais, que se refere à produção de tecidos vasculares pelo câmbio de modo distinto do padrão regular (Carlquist, 1988). A variação cambial é uma das principais características promotoras da diversidade de padrões anatômicos caulinares que vemos em lianas (Schenck, 1893; Caballé, 1993; Angyalossy *et al.*, 2012). Pesquisas relacionando essas características anatômicas lianescentes com aspectos funcionais biomecânicos e hidráulicos vem sendo feitas pelo menos desde o século XIX (Darwin, 1865; Dobbins & Fisher, 1986; Fisher & Ewers, 1991; Gartner, 1995; Rowe *et al.*, 2004; Isnard *et al.*, 2012; Gerolamo *et al.*, 2020). Entre elas estão o aumento da flexibilidade e torção caulinar, armazenamento de nutrientes, o impedimento da ruptura física do tecido vascular, o auxílio na cicatrização de ferimentos sofridos pela planta e a potencialização do transporte de água e de fotoassimilados.

Em síntese, sabemos que a abundância de lianas pode variar de acordo com as condições hídricas das florestas tropicais, perturbações naturais e com características edáficas do solo. As características funcionais como a eficiência e segurança hidráulica determinada pela estrutura anatômica podem favorecer o crescimento e garantir a sobrevivências das lianas nas diferentes florestas. No entanto, sabemos pouco como esses gradientes ambientais e a história evolutiva podem influenciar a distribuição das lianas. Além disso, não sabemos se mesmo em lianas proximamente relacionadas, que ocorrem em florestas com distintas condições hídricas

(Floresta úmida vs. Floresta semidecidual sazonal), as características hidráulicas e anatômicas variam, e de que maneira variam e se relacionam contribuindo com o crescimento e sobrevivência das lianas nas florestas. Portanto, o objetivo desta tese de doutorado foi explorar como o status hídrico do ambiente afetou a distribuição de espécies de lianas dentro de uma floresta, considerando a história evolutiva de um grupo lianescente (tribo Bignoniaceae) diverso e abundante nas florestas do Neotrópico. Além disso, investigamos como as condições hídricas do ambiente afetaram as características hidráulicas e anatômicas entre lianas de diferentes florestas tropicais.

No primeiro capítulo dessa tese, nós investigamos a distribuição e a mudança da composição de espécies de lianas de Bignoniaceae (Bignoniaceae) ao longo do gradiente hidroedáfico e de perturbação natural em uma floresta úmida de terra firme da Amazônia Central (Reserva Ducke), incluindo a história filogenética desse grupo.

No segundo capítulo, nós exploramos a mudança funcional da eficiência e segurança hidráulica em cinco pares congêneros de lianas de Bignoniaceae abundantes em duas florestas tropicais com contrastantes condições hídricas (Floresta úmida vs. Floresta semidecidual sazonal).

No terceiro capítulo, nós investigamos nos mesmos cinco pares de lianas congêneras se a estrutura anatômica do xilema, considerando-se os diferentes tipos celulares e a estrutura da pontuação intervacular, muda de acordo com o tipo florestal (Floresta úmida vs. Floresta semidecidual sazonal) e de que maneira a estrutura anatômica pode impulsionar a eficiência e segurança hidráulica nas espécies de lianas estudadas.

O primeiro capítulo está redigido em inglês e foi publicado na revista *Frontiers in Forests and Global Change*. O segundo e terceiro capítulo estão redigidos em inglês e serão encaminhados para publicação na revista *New Phytologist* e *Journal of Experimental Botany*, respectivamente, após defesa da tese, seguida das correções e sugestões pertinentes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Angyalossy V, Angeles G, Pace MR, Lima AC, Dias-Leme CL, Lohmann LG, Madero-Vega C. 2012.** An overview of the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. *Plant Ecology and Diversity* **5**: 167–182.
- Baas P, Ewers FW, Davis SD, Wheeler EA. 2004.** Evolution of xylem physiology. In: 273–295.
- Bordon NG, Nogueira A, Leal Filho N, Higuchi N. 2019.** Blowdown disturbance effect on the density, richness and species composition of the seed bank in Central Amazonia. *Forest Ecology and Management* **453**: 117633.
- Brodersen CR, McElrone AJ, Choat B, Matthews MA, Shackel KA. 2010.** The dynamics of embolism repair in xylem: In vivo visualizations using high-resolution computed tomography. *Plant Physiology* **154**: 1088–1095.

- Caballe G. 1986.** Sur la biologie des lianes en foret gabonaise. (Doctoral dissertation, Atelier duplication USTL).
- 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. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **108**: 324–330.
- Carlquist S. 1988.** Wood anatomy and relationships of duckeodendraceae and goetzeaceae. *IAWA Journal* **9**: 3–12.
- Carlquist S. 1991.** Anatomy of vine and liana stems: a review and synthesis. In: Putz F, Mooney H, eds. The biology of vines. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 53–71.
- Choat B, Cobb AR, Jansen S. 2008.** Structure and function of bordered pits: New discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *New Phytologist* **177**: 608–626.
- Darwin C. 1859.** *On the Origin of Species*. London.: Murray, J.
- Darwin C. 1865.** *The Movements and Habits of Climbing Plants* The. London.
- DeWalt SJ, Schnitzer SA, Alves LF, Bongers F, Burnham RJ, Cai Z, Carson WP, Chave J, Chuyoung GB, Costa FRC, et al. 2015.** Biogeographical patterns of liana abundance and diversity. In: Schnitzer SA, Bongers F, Burnham RJ, Putz FE, eds. Ecology of Lianas. John Wiley & Sons, 131–146.
- Dobbins DR, Fisher JB. 1986.** Wound Responses in Girdled Stems of Lianas. *Botanical Gazette* **147**: 278–289.
- Fine PVA, Daly DC, Muñoz GV, Mesones I, Cameron KM. 2005.** The Contribution of Edaphic Heterogeneity To the Evolution and Diversity of Burseraceae Trees in the Western Amazon. *Evolution* **59**: 1464.
- Fine PVA, Kembel SW. 2011.** Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography* **34**: 552–565.
- Fisher FW, Ewers JB. 1991.** Structural responses to stem injury in vines. In: Putz FE, Mooney HA, eds. The biology of vines. Cambridge (United Kingdom): Cambridge University Press., 99–126.
- Gartner BL. 1995.** Patterns of Xylem Variation within a Tree and Their Hydraulic and Mechanical Consequences. *Plant Stems*: 125–149.
- Gentry AH. 1991.** The Distribution and Evolution of Climbing Plants. In: Putz FE, Mooney HA, eds. The Biology of Vines. United Kingdom: Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 3–50.
- Gerolamo CS, Angyalossy V. 2017.** Wood anatomy and conductivity in lianas, shrubs and trees of Bignoniaceae. *IAWA Journal* **38**: 412–432.
- Gerolamo CS, Nogueira A, Costa FRC, de Castilho CV, Angyalossy V. 2018.** Local dynamic variation of lianas along topography maintains unchanging abundance at the landscape scale in central Amazonia. *Journal of Vegetation Science* **29**.
- Gerolamo CS, Nogueira A, Pace MR, Angyalossy V. 2020.** Interspecific anatomical differences result in similar highly flexible stems in Bignoniaceae lianas. *American Journal of Botany* **107**: 1622–1634.
- Gleason SM, Westoby M, Jansen S, Choat B, Hacke UG, Pratt RB, Bhaskar R, Brodribb TJ, Bucci SJ, Cao KF, et al. 2016.** Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist* **209**: 123–136.
- Graham CH, Fine PVA. 2008.** Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters* **11**: 1265–1277.
- Hacke UG, Spicer R, Schreiber SG, Plavcová L. 2017.** An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. *Plant Cell and Environment* **40**: 831–845.
- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF. 2004.** 'Latitude' and Geographic Patterns in Species Richness. *Ecography* **27**: 268–272.
- Isnard S, Prosperi J, Wanke S, Wagner ST, Samain MS, Trueba S, Frenzke L, Neinhuis C, Rowe NP. 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.
- Jarbeau JA, Ewers FW, Davis SD. 1995.** The mechanism of water-stress-induced embolism in two species of chaparral shrubs. *Plant, Cell & Environment* **18**: 189–196.
- Kaack L, Weber M, Isasa E, Karimi Z, Li S, Pereira L, Trabi CL, Zhang Y, Schenk HJ, Schuldt B, et al. 2021.** Pore constrictions in intervessel pit membranes provide a mechanistic explanation for xylem embolism resistance in angiosperms. *New Phytologist* **230**: 1829–1843.
- Lens F, Sperry JS, Christman MA, 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.
- Li S, Lens F, Espino S, Karimi Z, Klepsch M, Schenk HJ, Schmitt M, Schuldt B, Jansen S. 2016.** Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA Journal* **37**: 152–171.
- Medina-Vega JA, Bongers F, Schnitzer SA, Sterck FJ. 2020.** Lianas explore the forest canopy more

- effectively than trees under drier conditions. *Functional Ecology*.
- Obaton M. 1960.** Les lianes ligneuses a structure anormale des forêts denses d'Afrique Occidentale. *Annales des Sciences Naturelles Botanique et Biologie Végétale* **12**: 1–120.
- Pace MR, Alcantara S, Lohmann LG, Angyalossy V. 2015.** Secondary phloem diversity and evolution in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Annals of Botany* **116**: 333–358.
- Pace MR, Lohmann LG, Angyalossy V. 2009.** The rise and evolution of the cambial variant in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Evolution and Development* **11**: 465–479.
- Pace MR, Lohmann LG, Angyalossy V. 2011.** Evolution of disparity between the regular and variant phloem in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *American Journal of Botany* **98**: 602–618.
- Pfeiffer H. 1926.** *Das abnorme Dickenwachstum.*, Berlin. (K Lisbauer, Ed.). Berlin: Gebrüder Bornstraeger.
- Phillips, Oliver L. Rodolfo Vásquez Martínez LA, et al. 2002.** Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature*.
- Putz F. 1984.** The Natural History of Lianas on Barro Colorado Island, Panama. **65**: 1713–1724.
- Putz F. 2012.** Vine Ecology. *ecology.info* 24. <http://www.ecology.info/vines.htm>
- Putz F., Holbrook, N.M. 1991.** Biomechanical studies of vines. n: Putz FE, Mooney HA, eds. *The Biology of Vines*. United Kingdom: Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 73–97.
- Ricklefs RE. 2005.** Historical and ecological dimensions of global patterns in plant diversity. *Biol. Skr.* **55**: 583–603.
- 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.
- Rowe, N. 2018.** Lianas. *Current Biology*, 28(6), R249–R252
- Van der Sande MT, Poorter L, Schnitzer SA, Engelbrecht BMJ, Markesteijn L. 2019.** The hydraulic efficiency–safety trade-off differs between lianas and trees. *Ecology* **100**.
- Santiago LS, Bonal D, Guzman ME De, Ávila-Lovera E. 2016.** Drought Survival Strategies of Tropical Trees. In: Goldstein G, Santiago LS, eds. *Tropical Tree Physiology*. Springer International Publishing Switzerland, 243–258.
- 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. I. Beiträge zur Anatomie der Lianen. In: *Botanische Mittheilungen aus den Tropen*. Jena (Germany). Verlag von Gustav Fischer.
- Schnitzer SA, Bongers F. 2002.** The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 223–230.
- Schnitzer SA, Bongers F. 2011.** Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: Emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters* **14**: 397–406.
- Schnitzer SA, Bongers F, Burnham RJ, Putz FE. 2015.** *Ecology of lianas*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Skelton RP, West AG, Dawson TE. 2015.** Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **112**: 5744–5749.
- Smith-Martin CM, Jansen S, Brodribb TJ, Medina-Vega JA, Lucani C, Huppenberger A, Powers JS. 2022.** Lianas and trees from a seasonally dry and a wet tropical forest did not differ in embolism resistance but did differ in xylem anatomical traits in the dry forest. *Frontiers in Forests and Global Change* **0**: 34.
- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT. 1988.** A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Environment* **11**: 35–40.
- Sperry JS, Meinzer FC, Mcculloh KA. 2008.** Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant Cell and Environment* **31**: 632–645.
- Tang Y, Yin S, Pace MR, Gerolamo CS, Nogueira A, Zuntini AR, Lohmann LG, Plath M, Liesche J. 2022.** Diameters of phloem sieve elements can predict stem growth rates of woody plants. *Tree Physiology*: tpac022.
- Trifilò P, Raimondo F, Lo Gullo MA, Barbera PM, Salleo S, Nardini A. 2014.** Relax and refill: Xylem rehydration prior to hydraulic measurements favours embolism repair in stems and generates artificially low PLC values. *Plant Cell and Environment* **37**: 2491–2499.
- Trueba S, Delzon S, Isnard S, Lens F. 2019.** Similar hydraulic efficiency and safety across vesselless angiosperms and vessel-bearing species with scalariform perforation plates. *Journal of Experimental Botany* **70**: 3227–3240.
- Tyree MT, Davis SD, Cochard H. 1994.** Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal* **15**: 335–360.
- Tyree MT, Ewers FW. 1991.** The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* **119**:

345–360.

Tyree MT, Zimmermann MH. 2002. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. (Springer). Berlin, Heidelberg.

Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 475–505.

Webb CO, Peart DR. 1999. Seedling Density Dependence Promotes Coexistence of Borean Rain Forest Trees. *Ecology* **80**: 2006–2017.

Zimmermann MH. 1983. The Hydraulic Architecture of Plants. In: Zimmermann, MH, eds. *Xylem structure and the ascent of Sap*. (Springer). Berlin, Heidelberg, 66-82.

CAPÍTULO 1

CONCLUSÕES GERAIS

Conclusões Gerais

Neste trabalho nós exploramos aspectos da distribuição de espécies de lianas da tribo Bignoniaceae (Bignoniaceae) em uma floresta úmida de terra firme da Amazônia Central, associada à história filogenética desse grupo e a gradientes ambientais. Investigamos mudanças em características hidráulicas e anatômicas de pares congêneros de lianas que ocorrem em duas contrastantes florestas tropicais (Floresta úmida vs. Floresta semidecidual sazonal). Exploramos as relações e estratégias de forma e função estabelecidas pelas lianas das diferentes florestas que podem ajudar a explicar o favorável crescimento e sobrevivência das lianas nas florestas tropicais.

No primeiro capítulo revelamos que o gradiente hidrológico (i.e., distância vertical do lençol freático) dentro da floresta úmida foi um forte filtro ambiental que determinou a especialização de habitat e impulsionou uma mudança do padrão de distribuição e diversidade das lianas de Bignoniaceae. Nos platôs onde o lençol freático é mais profundo a assembleia de lianas foi formada por espécies proximamente relacionadas, exibindo um padrão de agrupamento filogenético. Ao mesmo tempo, nos vales onde as cheias tornam o ambiente mais dinâmico hidraulicamente, a assembleia de lianas formou um padrão filogenético de superdispersão. Além disso, identificamos uma mudança da diversidade de espécies de lianas ao longo do gradiente hidrológico e uma redução da diversidade em áreas onde o gradiente de perturbação da floresta, i.e., queda de árvores, foi maior. Esses resultados enfatizam a importância dos fatores ambientais e evolutivos que impulsionam a distribuição de lianas em florestas tropicais. Por outro lado, derivado desses resultados, novas questões surgem como por exemplo: não sabemos se essas relações e as mudanças dos padrões de distribuição das lianas se mantêm em outras florestas e em escalas maiores, incluindo outros grupos lianescentes. Além disso, seria interessante investigar quais são as características morfológicas, anatômicas e funcionais que favorecem a sobrevivência e crescimento das lianas em porções de habitats específicas dentro da floresta.

No segundo capítulo analisamos como a eficiência e segurança hidráulica, margem de segurança hidráulica e potencial hídrico mínimo de lianas congêneras de Bignoniaceae mudaram dependendo da condição hídrica da floresta (Floresta úmida vs. Floresta semidecidual sazonal). Reunimos dados publicados nos últimos 10 anos sobre a segurança hidráulica em lianas, árvores e arbustos de diferentes florestas tropicais e comparamos entre os

hábitos e tipos de floresta. Nossos resultados revelaram que a alta eficiência hidráulica, independente do tipo da floresta, foi uma importante e comum característica das lianas que deve ajudar no rápido crescimento caulinar. Algumas espécies congênicas de lianas de Bignoniaceae da floresta sazonal possuíam maior segurança hidráulica que as lianas da floresta úmida. O padrão recorrente das lianas de diferentes linhagens de Bignoniaceae com maior segurança hidráulica na floresta sazonal indicou uma provável convergência evolutiva. Na escala local da floresta úmida a variação da segurança hidráulica das lianas, i.e., lianas com maior segurança hidráulica no platô e menos seguras no baixio, pode ajudar a explicar o padrão de distribuição das lianas encontrado no primeiro capítulo. Quando juntamos os dados de segurança hidráulica de lianas, árvores e arbustos de diferentes florestas tropicais, não detectamos diferenças entre lianas e nem entre lianas e árvores e o tipo de floresta. Esses resultados indicaram que as espécies de lianas possuem diferentes estratégias para lidar com as condições mais secas das florestas sazonais, e que a alta eficiência hidráulica é uma característica essencial que contribuiu com o crescimento nas diferentes florestas tropicais. Apesar de importantes questões serem respondidas com esses novos resultados, pesquisas adicionais com mais espécies, famílias e florestas podem apoiar os resultados encontrados e ampliar nosso entendimento de como lianas lidam com as condições ambientais e suas estratégias hidráulicas para crescerem e sobreviverem nas diferentes florestas.

No terceiro capítulo mostramos que a anatomia do xilema, considerando-se os diferentes tipos de células e a estrutura da pontuação intervacular dos pares congênicos de lianas de Bignoniaceae mudaram de acordo com o tipo de floresta (Floresta úmida vs. Floresta semidecidual sazonal) e influenciaram a eficiência e segurança hidráulica. Na floresta úmida, as lianas compartilharam características anatômicas como: maior diâmetro hidráulico e menor razão da espessura da parede do vaso pelo lume, que mantiveram alta a eficiência condutiva. Por outro lado, as lianas da floresta sazonal compartilharam outras características como: maior área da membrana da pontuação e proporção de área de vaso para manter alta a eficiência condutiva. De forma similar, diferentes combinações de características do xilema associadas ao ambiente foram encontradas nas lianas da floresta úmida e da floresta sazonal que impulsionaram a segurança hidráulica. A maior razão da espessura da parede do vaso pelo lume e o menor diâmetro hidráulico encontrado nas lianas da floresta sazonal pode aumentar a segurança hidráulica. Por outro lado, as lianas da floresta úmida possuem uma menor densidade de vasos, maior espessura das fibras, menor área da membrana da pontuação e razão da pontuação que foram características associadas ao aumento da segurança hidráulica. Esses

resultados são inovadores, no entanto, muitas questões estão em aberto em parte devido a falta de estudos com a mesma abordagem em lianas. Por exemplo, não sabemos se as características do xilema que predisseram a segurança hidráulica em nosso estudo também estão relacionadas com aspectos ultraestruturais das pontoações intervasculares, que tem sido diretamente associado com a segurança hidráulica. Novos estudos com o mesmo enfoque explorando também outros aspectos da estrutura anatômica das lianas podem reforçar esses achados e ajudar a criar modelos mecanísticos de hidráulica de plantas para prever a performance das lianas nos diferentes ambientes.

O conjunto de informações produzidas nesta tese, trazem importantes achados sobre as lianas, que são componentes chave das florestas tropicais, mas que são pouco estudadas com a abordagem dada neste estudo. Esperamos que os resultados aqui obtidos tornem possível a formulação de novas perguntas e experimentos mais refinados dentro desse sistema tropical em particular. Além disso, espera-se que esta tese, em conjunto com outras pesquisas, contribua para entendermos melhor os padrões globais da distribuição das lianas, as variações das características anatômicas de acordo com o ambiente e como a estrutura anatômica pode determinar importantes funções hidráulicas ao longo do ciclo de vida das plantas.

Capa

Secção transversal em fotomicroscopia do caule da espécie *Bignonia campanulata* (Bignoniaceae) e foto do caule de uma liana suspensa.

Cover

Photomicroscopic cross-section of the stem of liana specie *Bignonia campanulata* (Bignoniaceae) and photo of the stem of a hanging liana.

