



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
FLORESTAIS E AMBIENTAIS

CIBELLY FERNANDES HONORATO

**MUDANÇAS TEMPORAIS NA COMPOSIÇÃO
FLORÍSTICA E FUNCIONAL DA COMUNIDADE DE
LIANAS BIGNONEACEAE NA AMAZÔNIA CENTRAL**

Manaus, AM

2024



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
FLORESTAIS E AMBIENTAIS

Mudanças temporais na composição florística e funcional da comunidade
de lianas Bignoniaceae na Amazônia central

Cibelly Fernandes Honorato

Orientadora: Dra. Juliana Schietti Almeida

Co-orientadora: Dra. Elisangela Rocha Xavier

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Ciências Florestais e Ambientais
(PPGCIFA/UFAM), como parte
dos requisitos para obtenção do
título de Mestre em Ciências
Florestais e Ambientais, área de
concentração Conservação da
Natureza.

Manaus, AM

2024

Ficha Catalográfica

Elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

H774m Honorato, Cibelly Fernandes
Mudanças Temporais na Composição Florística e Funcional da
Comunidade de Lianas BIGNONIACEAE na Amazônia Central / Cibelly
Fernandes Honorato. - 2024.
66 f. : il., color. ; 31 cm.

Orientador(a): Juliana Schietti de Almeida.
Coorientador(a): Elisangela Rocha Xavier.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Amazonas, Programa
de Pós-Graduação em Ciências Florestais e Ambientais, Manaus, 2024.

1. Mudança Temporal. 2. Gradiente hidrológico. 3. Amazônia central. 4.
Características Funcionais. I. Almeida, Juliana Schietti de. II. Xavier,
Elisangela Rocha. III. Universidade Federal do Amazonas. Programa de
Pós-Graduação em Ciências Florestais e Ambientais. IV. Título

RESUMO

A estrutura da comunidade de lianas tem mudado ao longo do tempo em diversas florestas tropicais. Na Amazônia central os padrões de aumento na densidade de caules e área basal de lianas é controverso. A composição taxonômica e funcional da assembleia de lianas nessas florestas estão estruturadas ao longo do gradiente hidroedáfico. No entanto, ainda não sabemos se a composição de espécies e suas características estão mudando ao longo do tempo. Neste estudo, investigamos mudanças na composição taxonômica, funcional, e na riqueza da assembleia de lianas Bignoniaceae em um intervalo de 10 anos (2004 a 2014), avaliando se essas mudanças são moduladas pelo gradiente hidrológico. Além disso, avaliamos se as características funcionais das espécies explicam variações temporais na abundância e na área basal relativa durante esse intervalo. Amostramos a composição de espécies de lianas em 30 parcelas, e a composição funcional em 17 parcelas da Reserva Ducke. Além disso, avaliamos se a capacidade de rebrotamento, características foliares e da madeira de 10 espécies de lianas influenciam a mudança temporal de densidade de caules e área basal dessas espécies. Avaliamos se houve mudanças taxonômicas e funcionais no período de 10 anos através de um teste t pareado, com as composições taxonômicas e funcionais das parcelas resumidas em eixos de NMDS e Análise de Componentes Principais (PCA), respectivamente. Relacionamos as mudanças temporais na composição taxonômica e funcional das espécies, e a riqueza das espécies com o gradiente hidrológico por meio de regressões lineares simples. Através de análises de regressão linear, avaliamos mudanças na abundância e área basal relativas das espécies com as características funcionais selecionadas. Não identificamos mudanças na composição taxonômica ou funcional das lianas entre os anos analisados. O gradiente hidrológico apresentou uma relação negativa apenas com as mudanças na riqueza das espécies, onde os ambientes mais próximos do lençol freático apresentam pouca ou nenhuma perda de espécie, enquanto ambientes mais distantes tendem a apresentar uma perda de espécies ao longo do tempo. Não observamos aumento da densidade relativa de caules das espécies, e as características funcionais analisadas não explicam este padrão. Porém, vimos que mudanças na área basal relativa das espécies teve uma relação positiva com a capacidade de rebrotamento, mostrando que as espécies que possuem uma maior capacidade de rebrotamento tendem a ter uma maior área basal ao longo do tempo. Nosso estudo mostra que em uma janela de dez anos, o gradiente hidrológico local pode modular a riqueza da assembleia de lianas na Amazonia Central, e que uma maior área ocupada pelas espécies pode ser reflexo de uma característica relacionada a sua aptidão física.

Palavras-chave: Mudança temporal; Gradiente hidrológico; Amazônia central

ABSTRACT

The structure of liana communities has changed over time in various tropical forests. In Central Amazonia, the patterns of increase in stem density and basal area of lianas are controversial. The taxonomic and functional composition of liana assemblages in these forests is structured along a hydroedaphic gradient. However, we still do not know whether species composition and their traits are changing with time. In this study, we investigated changes in the taxonomic and functional composition, and its relationship with species richness of the Bignoniaceae liana assemblage over a 10-year interval (2004 to 2014), assessing whether these changes are modulated by the hydrological gradient. In addition, we evaluated whether the functional traits of species explain temporal variations in abundance and relative basal area during this period. We sampled liana species composition in 30 plots, and their functional composition in 17 plots of the Ducke Reserve. Furthermore, we assessed resprouting capacity, leaf traits, and wood characteristics of 10 liana species and their influence in the temporal change in stem density and basal area of these species. We evaluated whether there were taxonomic and functional changes over the 10-year period using a paired t-test utilizing the taxonomic and functional compositions of the plots summarized in NMDS axes and Principal Component Analysis (PCA), respectively. We related temporal changes in taxonomic and functional species composition, and species richness with the hydrological gradient through simple linear regressions. Through linear regression analyses, we assessed changes in species abundance and relative basal area with the selected functional traits. We did not identify changes in the taxonomic or functional composition of lianas throughout the analyzed years in this study. The hydrological gradient showed a negative relationship in respect to changes in species richness, whose environments closer to the water table exhibited little or no species loss, while more distant environments tended to show species loss over time. We did not observe an increase in the relative stem density of species, and the functional traits analyzed did not explain this pattern. However, we found that changes in the relative basal area of species had a positive relationship with resprouting capacity, indicating that species with a higher resprouting capacity tend to have a greater basal area over time. Our study shows that, over a ten-year window, the local hydrological gradient can modulate the richness of liana assemblages in Central Amazonia. Also, greater area occupied by species may reflect a trait related to their physical wellness.

Keywords: Temporal Change; Hydrological Gradient; Central Amazon.

LISTA DE FIGURAS

Figura 01 – Arquitetura anatômica do caule de <i>Anemopegma robustum</i> _____	12
Figura 02 – Folhas e gavinhas de <i>Gardnerodoxa mirabilis</i> _____	12
Figura 03 – Comparação da abundância de lianas, entre 1997, 1999 e 2012 _____	16
Figura 04 – Relação entre a abundância de lianas em 2012 e a média da biomassa arbórea acima do solo _____	16
Figura 05 – Comparação da densidade de lianas e biomassa seca acima do solo entre os censos de 2004-2005 e 2014 _____	17
Figura 06 – Relação entre a mudança anual de densidade, biomassa seca e a altura acima da drenagem mais próxima (HAND) _____	18
Figura 07 – Mudanças na abundância total de lianas e taxas vitais em 20ha da floresta de Ituri _____	19
Figura 08 – Mudanças na densidade, recrutamento, mortalidade e taxa de crescimento em diâmetro de lianas na floresta de Ituri _____	20
Figura 09 – Relações entre mudanças quantitativas na composição de seis formas de vida e altura acima da drenagem mais próxima (HAND) _____	22
Figura 10 – Visão esquemática das mudanças na composição florística ao longo das distâncias verticais do gradiente de drenagem mais próximo (HAND) _____	23
Figura 11 – Relação entre a diversidade de espécies de lianas e os gradientes ambientais na Reserva Ducke _____	25
Figura 12 – Estágios iniciais da atividade cambial do cipó autossustentável _____	30
Figura 13 – Unidades topográficas típicas da região Amazônica _____	32
Figura 14 – Localização das parcelas utilizadas _____	32
Figura 15 – Mudanças na composição funcional de lianas Bignoniacea entre 2004 e 2014 _____	40
Figura 16 – Correlações entre Gradiente Hidrológico (HAND) e a composição funcional, composição florística e a riqueza da assembleia de lianas entre os anos de 2004 e 2014 _____	40
Figura 17 – Correlações entre as Diferenças de Abundância Relativa e as características funcionais selecionadas _____	41
Figura 18 – Correlações entre as Diferenças de Área Basal Relativa e as características funcionais selecionadas _____	42
Figura 19 – Correlações entre Capacidade de Rebrotamento e a diferença de abundância relativa e diferença de área basal relativa _____	42

LISTA DE TABELAS

Tabela 01 – Características foliares, da madeira e planta inteira avaliadas neste estudo	38
---	----

LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS

CO₂	Gás Carbônico
CWM	Community Weighted Mean
Dmax	Diâmetro máximo do vaso
D	Diâmetro médio dos vasos
Dh	Diâmetro hidráulico do vaso
FAA	Formaldeído, Ácido acético e Álcool
HAND	Height above the nearest drainage
LDMC	Teor de matéria seca foliar
LS	Área média da folha
LT	Espessura da folha
LWC	Teor de água foliar
NMDS	Non Metric Multidimensional Scaling
PCA	Principal componente analysis
PELD	Pesquisa Ecologia de Longa Duração
Pc	Proporção de casca
Pf	Proporção de floema
Pm	Proporção de medula
Pxa	Proporção de xilema autossuportante
Px	Proporção de xilema lianescente
SLA	Área foliar específica
Smin	Diâmetro mínimo do caule
Smax	Diâmetro máximo do caule
SRTM	Shuttle Radar Modelo Topography Mission
StDens	Densidade estomática
StLgth	Tamanho estomático
VD	Densidade dos vasos
VLA	Comprimento das venações
WD	Densidade da madeira

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	10
1.1 Objetivos	11
1.1.1 Geral	11
1.1.2 Específicos	11
2 REVISÃO LITERÁRIA	11
2.1 Família Bignoniaceae	12
2.2 Lianas, uma visão geral	13
2.3 Características Lianescentes.....	13
2.4 Lianas versus árvores	14
2.5 Aumento das Lianas afeta a dinâmica da floresta	14
2.6 Padrão de aumento não ocorre em todas as florestas	16
2.7 A importância do gradiente hidrológico	21
2.8 Mudanças relacionadas ao ambiente hidrotópográfico	23
2.9 Características funcionais	25
2.9.1 Área Foliar Específica	26
2.9.2 Tamanho Estomático	26
2.9.3 Densidade da Madeira	27
2.9.4 Densidade de vasos do xilema	28
2.9.5 Proporção de xilema autossuportante	29
2.9.6 Capacidade de Rebrotamento	30
3 MATERIAIS E MÉTODOS	31
3.1 Área de estudo	31
3.2 Amostragem das lianas	32
3.3 Medições das lianas	34
3.3.1 Características foliares	34
3.3.2 Características do ramo	34
3.3.3 Capacidade de Rebrotamento.....	35
3.4 Características dos gradientes ecológicos	37
3.5 Análises estatísticas	37
4 RESULTADOS	39
5 DISCUSSÃO	43
5.1 Composição funcional da comunidade de lianas não mudou entre os censos.	43
5.2 Mudanças temporais na assembleia são moduladas pelo gradiente hidroedáfico?..	44
5.3 Espécies com maior capacidade de rebrotamento aumentaram em área basal, mas não em abundância relativa.....	45

5.4 Características morfo-funcionais não explicam as mudanças em abundância e área basal relativa das espécies.	46
6 CONCLUSÃO	46
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47
MATERIAL SUPLEMENTAR	63

1 INTRODUÇÃO

Lianas são trepadeiras lenhosas e sublenhosas que adicionam complexidade na arquitetura das florestas tropicais, desempenhando um importante papel na estrutura, funcionamento e dinâmica florestal (Schnitzer e Bongers 2011). Embora contribuam minimamente para a área basal e biomassa florestal ($< 10\%$), elas podem representar uma proporção considerável da área foliar (até 40%) e exercer um impacto negativo desproporcional sobre as árvores, reduzindo suas taxas de crescimento em até 30% e aumentando a mortalidade das mesmas (Schnitzer & Bongers, 2011).

Diversos estudos descreveram um aumento na densidade e área basal de lianas (Phillips 2002; Phillips et al., 2005; Schnitzer & Bongers 2011; Schnitzer et al., 2011; Laurance et al., 2014), que pode estar associado a um aumento da dinâmica florestal nas florestas neotropicais (Phillips et al., 1994, 2002, 2005; Schnitzer et al., 2010, 2012; Laurance et al., 2014). Contudo, o padrão de aumento não parece ocorrer da mesma forma para todas as florestas tropicais, ocorrendo até mesmo diminuições das lianas em escala de paisagem ao longo do tempo (Gerolamo et al., 2018; Bongers et al., 2020), o que desperta o interesse de entender que fatores estruturam a dinâmica das lianas.

Mudanças ao longo do tempo nos padrões de composição florística, na riqueza e na abundância das lianas foram descritos para uma floresta da Amazônia Central (Costa et al., 2020). Foi observado que a assembleia de lianas na região de Manaus (Reserva Ducke) perdeu espécies em um intervalo de 10 anos e essa perda foi maior nos terrenos mais altos e bem drenados. Tais resultados, mostram que o habitat pode agir como filtro ambiental, provavelmente modulando fatores climáticos, como secas, e desempenhando um papel fundamental na estruturação das assembleias de lianas na escala de paisagem (Gerolamo et al., 2018, 2022).

Além da influência do habitat e fatores climáticos, características intrínsecas das espécies podem ser determinantes do aumento ou declínio da abundância relativa de espécies em uma comunidade. Espécies de crescimento mais rápido, com folhas mais eficientes no uso de recursos e madeira mais leve, podem ter mais sucesso em florestas mais perturbadas (Sterck et al., 2006; Chave et al 2009; Schnitzer et al., 2005). Em lianas especificamente, a proporção de xilema lianescente está ligada a maior flexibilidade, o que pode conferir maior vantagem de escalada em ambientes perturbados (Angyalossy et al., 2015). Além disso a capacidade de rebrotamento parece ser maior em espécies de lianas mais abundantes, e que se dão melhor em condições de pós-distúrbio (Rocha et al

2020). Por outro lado, espécies com características mais conservativas no uso dos recursos (folhas mais longevas, vasos do xilema mais finos e menos suscetíveis ao embolismo) podem ter mais sucesso em florestas menos dinâmicas ou sob condições de seca (Phillips et al., 2010). Portanto, a relação entre mudanças na abundância relativa de espécies e suas características podem dar pistas dos processos ambientais impulsionadores das mudanças nas comunidades, além de indicar quais características podem ser mais relevantes para o sucesso ou declínio de espécies.

Neste estudo investigamos se a assembleia de lianas Bignoniaceae mudou em um intervalo de 10 anos, entre 2004 e 2014, em uma floresta de terra-firme da Amazonia central. Especificamente, avaliamos se houve mudanças na composição funcional da assembleia, e se mudanças funcionais, na composição florística e no número de espécies foram moduladas por um gradiente hidroedáfico. Além disso, em um subconjunto de 10 espécies, avaliamos se seis características funcionais explicam as mudanças de abundância relativa das espécies no período estudado.

1.1 Objetivos

1.1.1 Geral

Investigar mudanças temporais na composição funcional e florística, e na riqueza e abundância relativa de espécies de lianas em uma floresta de terra-firme na Amazônia central.

1.1.2 Específicos

(1) Detectar se há mudanças na composição funcional na assembleia de lianas Bignoniaceae em um intervalo de 10 anos;

(2) Avaliar se as mudanças temporais na composição de espécies, na composição funcional e na riqueza da assembleia de Bignoniaceae são moduladas pelo gradiente hidroedáfico;

(3) Avaliar se as características funcionais das espécies explicam mudanças temporais na abundância e na área basal relativa das espécies.

2 REVISÃO LITERÁRIA

2.1 Família Bignoniaceae

Sendo uma das maiores e mais representativas, a família Bignoniaceae inclui aproximadamente 77 gêneros e 819 espécies arbóreas, arbustivas e lianescentes (Olmstead et al., 2009; Lohmann & Taylor 2014), sendo 78% dessas espécies distribuídas nos neotropicos e seu centro de diversidade no Brasil (Gentry, 1991). A família é subdividida em oito tribos, ocorrendo três delas no Brasil (Bignonieae, Crescentieae e Tecomeae), as quais se diferenciam pelo hábito e pela morfologia do fruto (Bureau & Schumann, 1897; Gentry, 1980). A história taxonômica da família foi descrita primeiramente por Gentry (1980) e em novo estudo, Fischer et al., (2004) reconheceram sete das oito tribos propostas por Gentry (1980). Aproximadamente metade dos gêneros e espécies da família pertencem à tribo Bignonieae, que representa um grande clado e morfologicamente diverso de lianas, contendo todas as Bignoniaceae lianescentes, bem como diversas espécies arbustivas compreendendo um componente importante da flora neotropical de lianas (Lohmann, 2004). O grupo possui ocorrência na América Central, na Amazônia, nas florestas atlânticas e nas florestas secas do Brasil, além das savanas da Argentina, Bolívia e Paraguai. A tribo possui uma anatomia da madeira distinta na qual o floema é caracterizado por ter 4 a 32 cunhas descontínuas (Fig. 1) e por folhas opostas compostas muitas vezes com folheto terminal substituído por uma gavinha (Fig. 2). Também são conhecidos por suas flores vistosas, que atraem uma grande variedade de polinizadores: abelhas, vespas, borboletas, falcões, beija-flores e morcegos (Gentry, 1974).

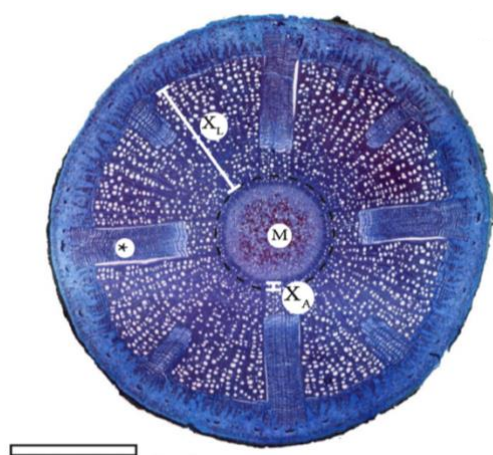


Figura 1. Arquitetura anatômica do caule de *Anemopegma robustum*. Cunha de floema representada por *. Figura adaptada Tese de Mestrado Caian Gerolamo, 2018.



Figura 2. Folhas e gavinhas de *Gardnerodoxa mirabilis*. Figura retirada de Lohmann 2006, Untangling the Phylogeny of Neotropical lianas (Bignonieae, Bignoniaceae) ¹

2.2 Lianas, uma visão geral

Lianas são trepadeiras lenhosas e sub-lenhosas que podem ser distinguidas por seus caules estreitos e longos, tipicamente com crescimento secundário e sua capacidade de escalar hospedeiros de apoio, em geral por meio de estruturas como gavinhas, raízes adventícias ou caules entrelaçados (Schenck 1892; Isnard & Silk 2009; Putz, 2012). Constituem um abundante, diverso e significativo grupo de plantas das florestas tropicais, correspondendo a cerca de 25% da abundância e diversidade de espécies (Gentry 1991; Schnitzer e Bongers 2011). Segundo Schnitzer (2005), as lianas constituem entre 10% e 45% dos indivíduos lenhosos que adicionam complexidade na arquitetura dessas florestas, depois das árvores representam a maior parte da biomassa das plantas lenhosas acima do solo, cerca de 5% do total (Hergaty e Caballé, 1991). Ademais, as lianas desempenham um importante papel na estrutura, funcionamento e dinâmica florestal (Schnitzer e Bongers, 2011), contribuem significativamente para diversos processos no nível do ecossistema como evapotranspiração, produção de serapilheira e sequestro de carbono (Schnitzer et al., 2000; Schnitzer e Bongers, 2002; Schnitzer, 2005; Chen et al., 2015), além de ser fonte de alimento e acesso entre copas para os animais (Gentry, 1983). Devido a grande importância e complexidade descritas nos últimos anos, as lianas vêm ganhando espaço e sendo um importante objeto de estudo na ecologia e dinâmica florestal.

2.3 Características Lianescentes

Além de seus atributos morfológicos, a maioria das lianas compartilham uma série de características vasculares anatômicas muito semelhantes e que as distinguem de árvores e palmeiras. Em conjunto, essas características são denominadas como 'síndrome vascular lianescente' (Angyalossy et al., 2015), incluem caules com variantes cambiais, xilema secundário marcado por dimorfismo de vasos, grande quantidade de tecidos moles (parênquima e floema), parênquima não lignificado e raios altos e largos. Muitas características estruturais das lianas estão diretamente relacionadas ao suporte mecânico, flexibilidade, armazenamento e condutividade hidráulica do caule (Baas et al., 2004; Angyalossy et al., 2012, 2015). Além disso, várias lianas iniciam seu desenvolvimento como arbustos ou arbustos autossustentáveis. Nesses estágios, não desenvolvem a síndrome vascular lianescente e são caracterizadas, em vez disso, por alguns vasos estreitos e fibras espessas, que podem ser modificados à medida que se estabelecem no

ambiente, mudando para uma anatomia vascular lianescente (Fisher & Ewers 1991; Rowe & Speck 2004; Gallenmüller et al., 2001; Angyalossy et al., 2012).

2.4 Lianas versus Árvores

A interação entre lianas e árvores tem sido de grande interesse para entender a dinâmica florestal devido aos efeitos negativos causados, pois sendo descritas como parasitas estruturais que utilizam a arquitetura das árvores para chegar até o dossel das florestas (Schnitzer & Bongers 2002), as lianas possuem uma alta proporção entre copa e caule o que lhes permite ocupar um grande espaço acima da árvore hospedeira, até mesmo em outras árvores, uma vez estabelecida no dossel. Dessa forma, as lianas se tornam competidoras diretas brigando por espaço e competindo por recursos acima e abaixo do solo. Mesmo em abundâncias relativamente baixas as lianas limitam substancialmente o recrutamento, crescimento, reprodução, diversidade e sobrevivência das árvores (Schnitzer & Bongers 2002; Paul & Yavitt 2010; Schnitzer & Carson 2010; Ingwell et al., 2010; Estrada-Villegas et al., 2022), afetando fatores de níveis ecossistêmicos como fluxo de carbono, nutrientes, água (Schnitzer et al., 2015) e consequentemente a comunidade, riqueza e composição das florestas neotropicais.

2.5 Aumento das Lianas afeta a dinâmica da floresta

O aumento da dinâmica florestal vem sendo um assunto bem descrito ao longo dos anos para as florestas neotropicais (Phillips et al., 1994), sendo as mudanças ambientais ao longo dos anos um dos principais causadores desse boom. Paralelo a isso, a percepção da dominância das lianas nas florestas tropicais provocou diversas hipóteses que poderiam explicar seu aumento. A 1° hipótese, atribui esse aumento a frequência e intensidade dos eventos de seca severas nos trópicos, sendo baseada no fato de que as lianas demonstraram assimilar mais carbono e sofrerem menos estresse hídrico que as árvores nessas condições (Cai, Schnitzer & Bongers 2009); a 2° sugere que o aumento de CO₂ aumenta a biomassa das lianas e a fecundidade em certas condições ecológicas, dada a maior capacidade competitiva das lianas em relação as árvores (Granados & Körner, 2002; Körner, 2009; Marvin, Winter, Burnham, & Schnitzer, 2015); a 3° sugere que tal aumento pode ser explicado pela maior deposição de Nitrogênio nas florestas tropicais, aumentando a capacidade das lianas de responder a essa fertilização de crescimento (Schnitzer, Bongers, & Wright, 2011; Hietz et al., 2011; Schnitzer et al., 2011; Asner & Martin, 2015); a 4° e ultima hipótese sugere que o aumento se deve a perturbações

naturais, devido ao aumento da taxa de turnover, onde a dinâmica acelerada das árvores beneficiaria o crescimento das lianas (Putz, 1984; Schnitzer & Carson, 2010).

Sendo as lianas um importante componente das florestas, elas têm sido tema de questões relevantes sobre as respostas das florestas aos eventos de mudanças ambientais. A principal justificativa desse interesse é a constatação do aumento de lianas em abundância e biomassa em florestas na Amazônia, onde o estudo de Phillips et al. (2002) documentou pela primeira vez um padrão de aumento de lianas nas florestas tropicais, sendo seguido nos anos seguintes por vários outros trabalhos (Phillips et al., 2005; Schnitzer & Bongers 2011; Schnitzer et al., 2011; Laurance et al., 2014). Dentre os principais fatores que levam a esse aumento, a hipótese de que as lianas aumentam por perturbações ganhou força em diversos trabalhos. Os estudos demonstraram que tanto as perturbações naturais como antropogênicas promoviam a regeneração e proliferação de lianas, pois em geral possuem alta capacidade de recrutamento, crescendo e proliferando rapidamente nas condições pós perturbação, onde a disponibilidade de recursos aumenta, principalmente a luz, fornecendo um nicho de regeneração (Rocha et al., 2020; Schnitzer et al., 2008, 2012; Schnitzer & Carson 2001, 2010; Laurance et al., 2001). Corroborando com os estudos anteriores, em um estudo para em uma floresta da Amazônia central, Laurance et al., (2014) analisou dados coletados entre 14 anos (1997 – 2012), e mostrou um significativo aumento para a abundância (Fig. 3) e biomassa das lianas, a uma taxa de 1% ao ano. Devido a relação antagônica e de competição com a comunidade arbórea a implicação desse aumento das lianas, ainda neste estudo demonstrou uma forte relação negativa com a biomassa acima do solo das árvores (Fig. 4), sugerindo o potencial que as lianas abundantes possuem em reduzir o armazenamento do carbono florestal (Schnitzer & Bongers, 2011; Fearnside, 2013).

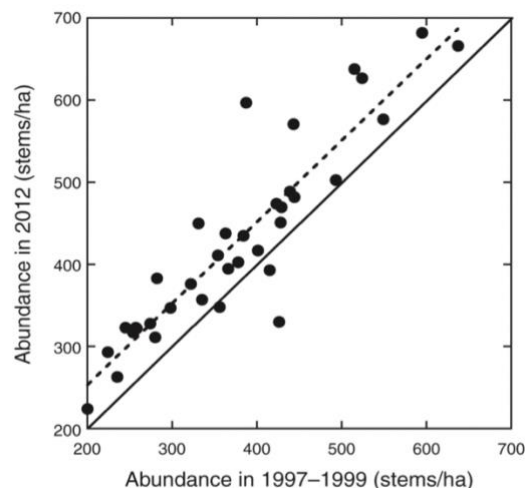


Figura 3. Comparação da abundância de lianas (caules ≥ 2 cm de diâmetro) entre 1997 a 1999 e 2012 para 36 parcelas de 1 ha em florestas amazônicas não perturbadas. A linha sólida mostra $Y = X$, enquanto a linha pontilhada mostra uma regressão linear ajustada entre as abundâncias de lianas durante os dois períodos. Figura retirada de Laurance et al., 2014.

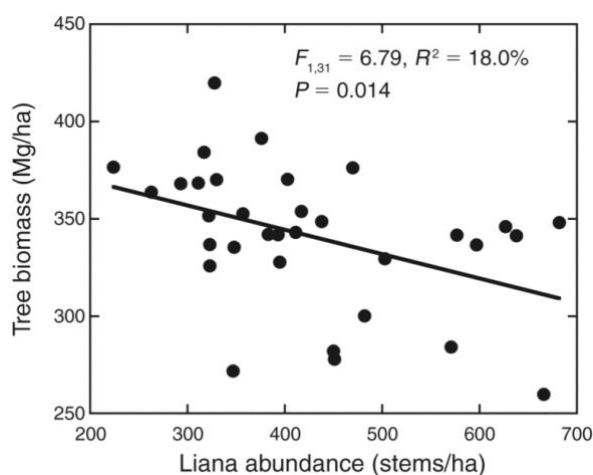


Figura 4. Relação entre a abundância de lianas em 2012 e a média da biomassa arbórea acima do solo, para 33 parcelas de 1-ha em floresta não perturbada da Amazônia. Figura retirada de Laurance et al., 2014.

2.6 Padrão de aumento não ocorre em todas as florestas

Estudos mais recentes como Gerolamo et al., (2018) e Bongers et al., (2020), revelam que o aumento ao longo do tempo não tem sido um padrão para todas as florestas. Na Amazônia Central, Gerolamo et al., (2018) avaliou a densidade e biomassa de lianas e se as mudanças na dinâmica estavam relacionadas com o ambiente hidroedáfico local, entre os anos de 2004 e 2014. Os resultados mostraram que na escala da paisagem, a densidade e biomassa das lianas não tiveram mudanças significativas (Fig. 5) ao longo de 30 parcelas, entretanto as diferenças são encontradas quando se refina o estudo para escala

local, levando em consideração a heterogeneidade ambiental dentro da floresta e o turnover das árvores. À escala local, 44% das parcelas registraram aumentos e 56% diminuição na densidade de lianas, a densidade foi maior em parcelas mais próximas do lençol freático (Fig. 6a), os baixios, onde a dinâmica das árvores é mais acelerada favorecendo o recrutamento das lianas, pois a ausência de limitação hídrica e maior disponibilidade de luz existentes nesses lugares, podem fornecer condições de um crescimento e estabelecimento mais rápido. Parcelas de platô, ambientes mais distantes do lençol freático, apresentaram maior biomassa de lianas (Fig. 6b) e diminuição na densidade, onde o recrutamento foi menor que a mortalidade.

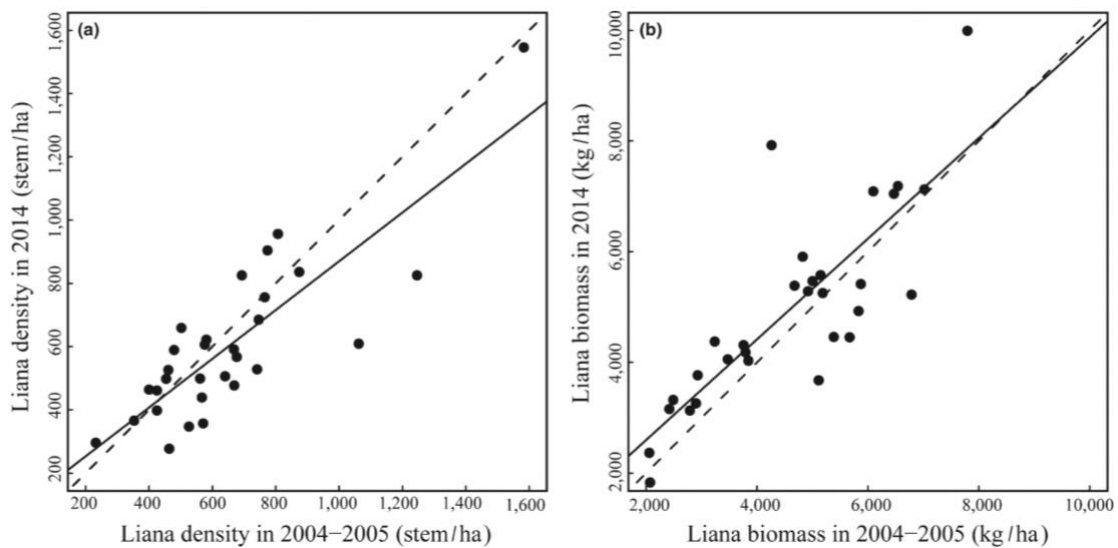


Figura 5. Comparação da densidade de lianas (a) e biomassa seca acima do solo (b) entre os censos de 2004-2005 e 2014 em parcelas de 30 1-ha na Amazonia Central (lianas com $D \geq 1$ cm). A linha tracejada representa a relação de $Y = X$ em um cenário de mudanças zero na densidade de lianas, enquanto a linha contínua é a regressão linear da densidade de lianas entre os dois censos. Figura retirada de Gerolamo et al., 2018.

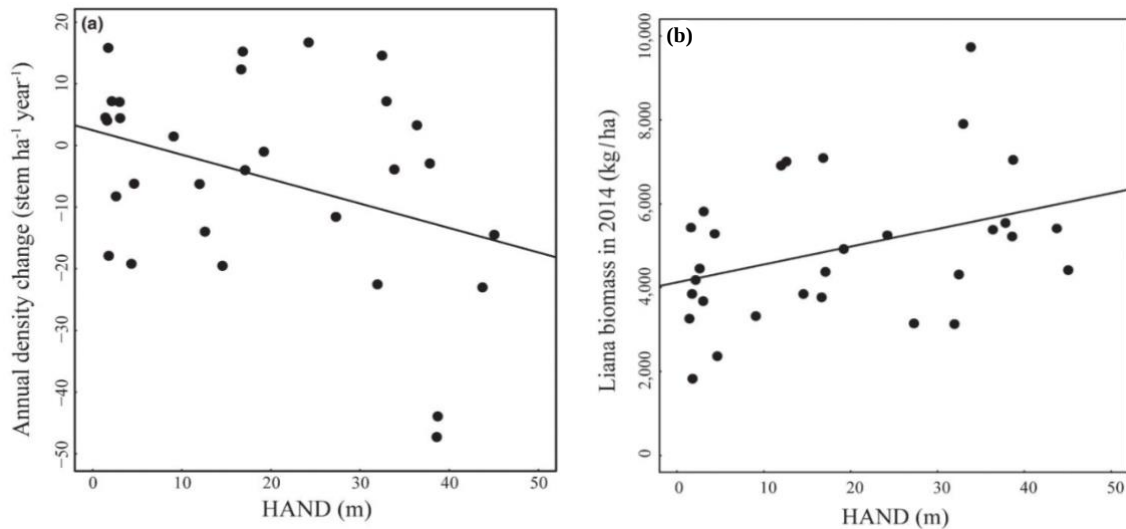


Figura 6. Relação entre os descritores do conjunto de lianas: (a) Mudança anual de densidade e altura acima da drenagem mais próxima (HAND); (b) Biomassa seca de lianas acima do solo e HAND. As linhas são mostradas para relações significativas ($p \leq 0,005$). Figura retirada de Gerolamo et al., 2018.

Mais recentemente Bongers et al., (2020), analisaram a mudança na densidade e área basal de 87 espécies abundantes de lianas ao longo de um período de 13 anos (1994 – 2001– 2007), em uma floresta tropical localizada na Bacia do Congo. Seus resultados demonstraram uma diminuição tanto para densidade, decaindo de 15.007 caules em 1994 para 11.090 em 2001 e para 9.978 em 2007, onde a mudança na densidade foi consistentemente negativa, quanto para área basal, que diminuiu de 16,18m² em 1994 para 15,19m² em 2001 e para 14,69m² em 2007. Para a taxa de recrutamento os resultados foram crescentes, entretanto as taxas de mortalidade e taxa de diâmetro foram significativamente decrescentes (Fig.7). As mudanças a nível de espécie, os resultados demonstraram que para as 87 espécies de lianas estudadas, 58 alteraram significativamente a densidade do caule, onde 52% das espécies diminuíram e apenas 15% apresentaram um aumento (Fig.8).

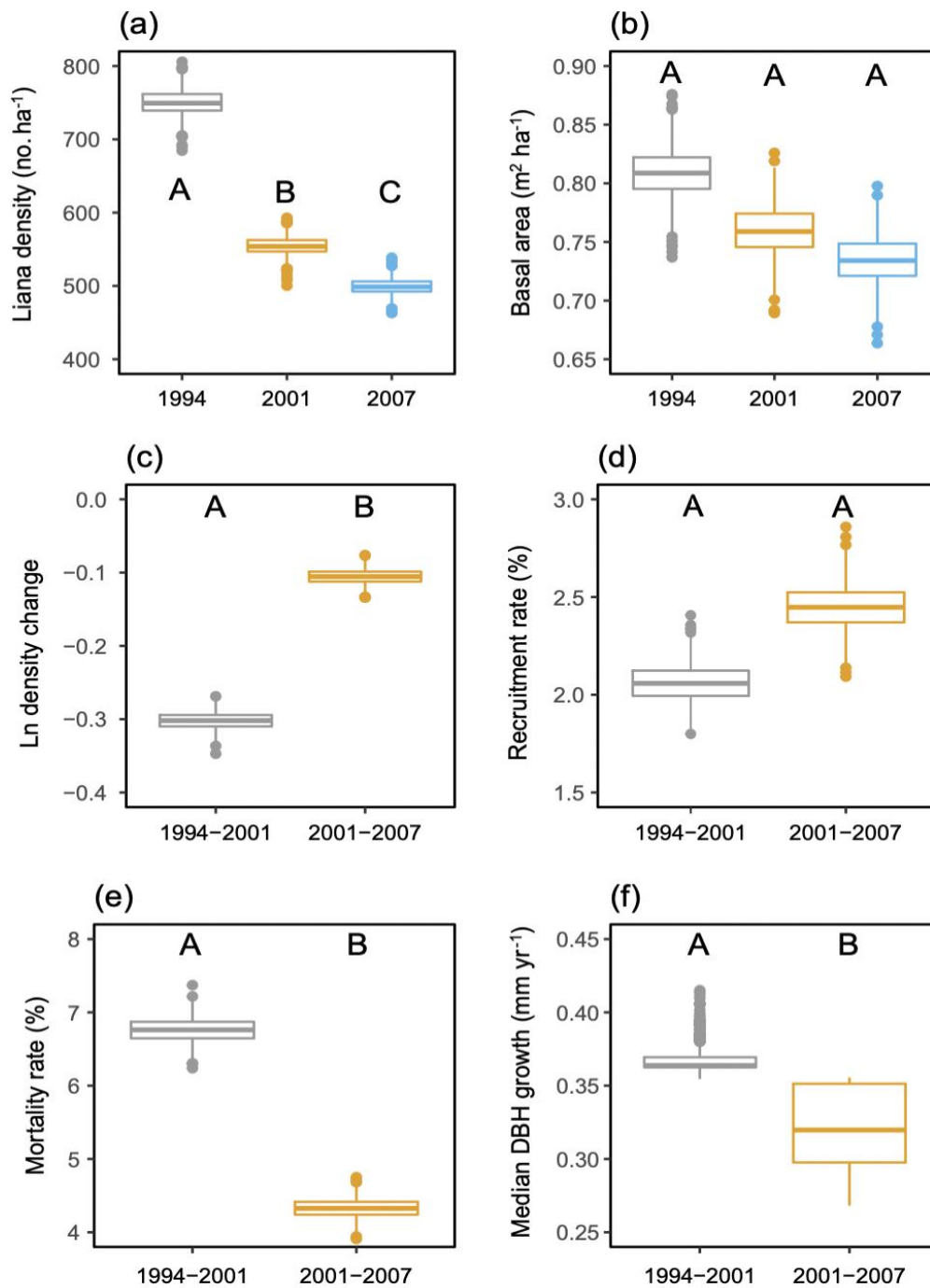


Figura 7. Mudanças na abundância total de lianas e taxas vitais em 20ha da floresta de Ituri, RD Congo. (a) Densidade do caule, (b) área basal por hectare em cada um dos três censos (1994, 2001 e 2007), (c) mudança na densidade, (d) taxa de recrutamento, (e) taxa de mortalidade e (f) taxa de crescimento em diâmetro durante os dois primeiros períodos. Todos os boxplots são baseados em bootstraps e mostram medianas, intervalos de confiança (2,5% e 97,5%) e valores outliers dos bootstraps. Figura retirada de Bongers et al.,2020.

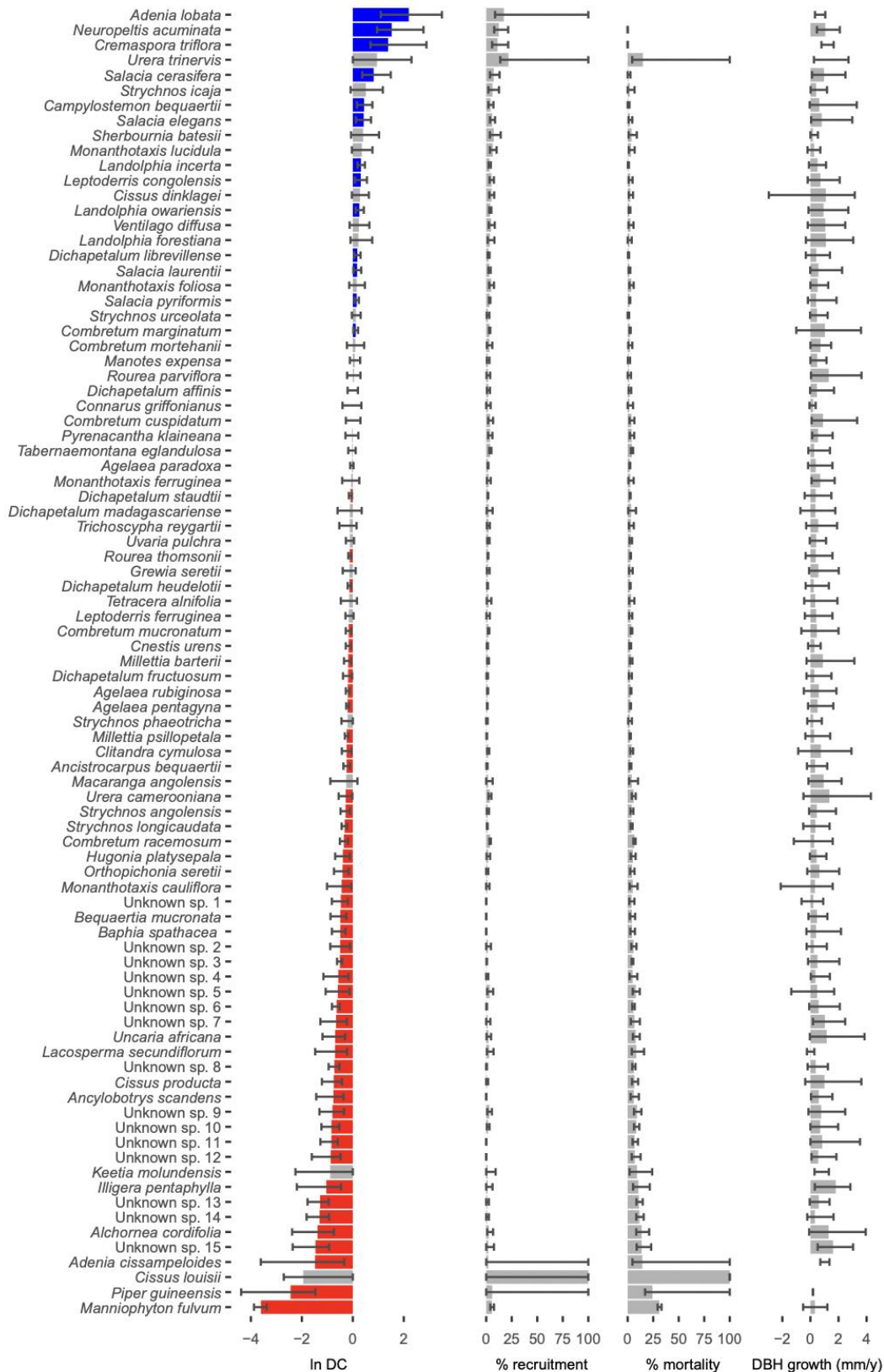


Figura 8. Mudanças na densidade, recrutamento, mortalidade e taxa de crescimento em diâmetro de 87 espécies de lianas no período de 13 anos na floresta de Ituri, RD Congo. Cada barra representa uma espécie diferente (medianas com intervalos de confiança para todas, exceto taxas de crescimento, que representa médias com intervalos de confiança). Figura retirada de Bongers et al., 2020.

Em conclusão, diante dos resultados apresentados, em ambos os estudos os autores sugerem que fatores de escala global não são unicamente os condutores para as mudanças das lianas, mas que mudanças e fenômenos locais sobrepõem-se a esses fatores e demonstram desempenhar um papel importante na explicação da dinâmica das lianas. Bongers et al., (2020) ressalta que a floresta estudada pode estar em processo de recuperação após perturbações passadas, tal fato pode ter contribuído para a diminuição de lianas, em especial as espécies exigentes em luz (72 das 87 espécies selecionadas), que essas se beneficiaram de clareiras provenientes de perturbações. Para Amazônia Central observamos que a heterogeneidade ambiental se torna um fator local marcante que afeta a dinâmica das lianas, Gerolamo et al., (2018) demonstrou que a diferença gerada principalmente pela variação hidrotopográfico afetou a densidade de lianas, onde o aumento ocorreu em áreas sem limitação hídrica e com alta disponibilidade de luz devido à dinâmica mais acelerada das árvores nesses locais, que acabam concedendo maiores condições para o estabelecimento mais rápido das lianas.

2.7 A importância do gradiente hidrológico

A disponibilidade de água no solo está ligada ao perfil topográfico do terreno (Daws et al., 2002, Balvanera et al., 2010), onde áreas mais altas tendem a ser mais secas comparadas a áreas mais baixas. Isso se explica pelo escoamento da água, que decorre pelo potencial gravitacional, enquanto as áreas mais baixas tendem a ser mais úmidas devido a entrada de água vinda dos locais mais altos e pela maior proximidade com o lençol freático (Rennó et al., 2008). As condições hídricas influenciam em muitos aspectos da dinâmica do ecossistema florestal como por exemplo a estrutura da floresta, crescimento e mortalidade de árvores (Phillips et al., 2009); distribuição e composição de espécies (Gibbons e Newbery 2002; Jirka et al., 2007; Cosme et al., 2017; Gerolamo et al., 2018, 2022); e a composição funcional (Cosme et al., 2017; Rocha et al., 2022). Na Amazônia central podemos encontrar um mosaico de florestas com diferentes condições hidrológicas indo desde florestas sazonalmente alagadas até florestas de terra firme, localmente essas diferenças podem ser ainda mais estreitas, como por exemplo na Reserva Ducke, onde a variação de disponibilidade de água no solo ocorre em distâncias muito pequenas gerando uma heterogeneidade ambiental. O trabalho de Schietti et al., (2014) é um importante estudo feito na Amazônia Central, onde demonstrou que a composição de diferentes espécies, de diferentes formas de vida vegetal, está intimamente relacionada a altura acima da drenagem mais próxima (HAND) na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

O HAND é um proxy, derivado de um Shuttle Radar Modelo digital de elevação Topography Mission (SRTM) (Rennó et al., 2008) que descreve a altura vertical até a drenagem mais próxima para cada parcela, sendo uma estimativa direta da distância até o lençol freático. Parcelas de altos valores de HAND estão verticalmente distantes do lençol freático (platô), enquanto parcelas com baixos valores estão em áreas baixas mais próximas do lençol freático (baixios) e que sazonalmente são alagadas. Seus resultados mostraram que taxas mais altas de mudança na composição das espécies (90%) ocorreram nos locais de baixios (8 a 18m de drenagem), com uma diminuição para quase nenhuma mudança conforme a distância vertical de drenagem aumentava (Fig. 9), indicando que existe uma forte mudança de composição das espécies entre ambientes (Fig.10), entretanto essa relação se diferenciava de acordo com a forma de vida, onde para as lianas o limiar para mudança na composição foi de 15 m.

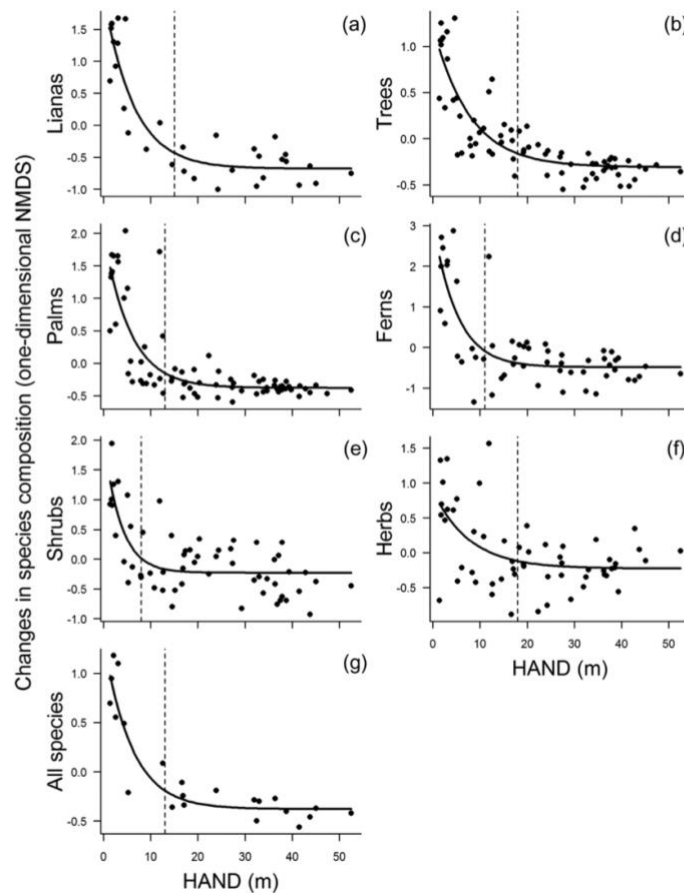


Figura 9. Relações entre mudanças quantitativas na composição de seis formas de vida e de todas as espécies combinadas e a altura acima da drenagem mais próxima (HAND), Reserva Ducke, Manaus, Brasil. As linhas tracejadas mostram os limites de distância vertical da drenagem abaixo dos quais ocorrem 90% das mudanças na composição de espécies. (a) Lianas, $r^2_{adj} = 0,82$ e limiar de 15m; (b) árvores, $r^2_{adj} = 0,72$ e limiar de 18 m; (c) palmas, $r^2_{adj} = 0,67$ e limiar de 13 m; (d) samambaias, $r^2_{adj} = 0,58$ e limiar de 11 m; (e) arbustos, $r^2_{adj} = 0,49$ e limiar de 8 m; (f) ervas, $r^2_{adj} = 0,26$ e limite de 18 m; (g) todas as formas de vida, $r^2_{adj} = 0,84$ e limiar de 13 m. As mudanças na composição das espécies foram reduzidas a uma dimensão, usando escala multidimensional não métrica (NMDS). Figura retirada de Schietti et al., 2014.

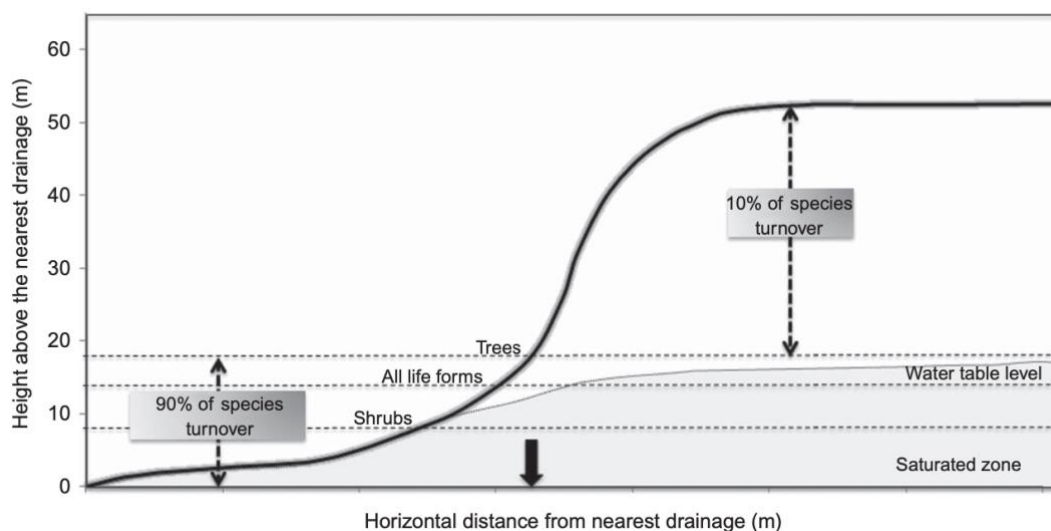


Figura 10. Uma visão esquemática de onde ocorre a maior parte das mudanças na composição florística ao longo das distâncias verticais do gradiente de drenagem mais próximo (HAND). As linhas tracejadas horizontais mostram os limiares HAND para 90% das mudanças de composição em arbustos (8 m), todas as formas de vida combinadas (13 m) e árvores (18 m). A zona de flutuação do lençol freático é mostrada em cinza. A distância horizontal da drenagem (HDND) que corresponde a um limite HAND de 18 m na Reserva Ducke, se estende por 350 m e é destacada pela seta preta no esquema. Figura retirada de Schiatti et al., 2014.

Os produtos deste trabalho contribuíram para o avanço em um dos principais desafios ecológicos, de entender como as assembleias de plantas se organizam em uma floresta tropical, ampliou o conhecimento sobre a distribuição e mudança na composição das espécies vegetais em escalas espaciais locais e mais amplas, pois esclarece o importante papel que a hidrologia do solo desempenha na determinação da composição e renovação das espécies vegetais. A partir disso novos estudos para as florestas tropicais puderam avançar em tantas abordagens, principalmente na busca de entender como as interações entre diversas variáveis ambientais e as mudanças bióticas influenciam as mudanças na paisagem.

2.8 Mudanças relacionadas ao ambiente hidrotopográfico

Mudanças ao longo do tempo nos padrões de composição florística, na riqueza e abundância das lianas foram relacionadas ao ambiente hidrotopográfico local em trabalho realizado por Costa et al., (2020). Em 10 anos de estudo, as lianas diminuíram significativamente 9% em sua abundância e 21% na riqueza, as perdas maiores ocorreram em ambientes de platô, onde o recrutamento foi muito menor que a mortalidade comparado aos ambientes de baixios. Isso parece estar associado à dinâmica menos acelerada das árvores e a menor disponibilidade de luz nos platôs, que pode restringir o

estabelecimento de novos indivíduos de lianas nestes locais (Gerolamo et al., 2018). Com isso podemos compreender que o conjunto de fatores relacionado às mudanças ambientais, interferem de diferentes formas nas florestas, pois os fatores locais parecem estar atuando diretamente na mudança de composição das espécies. Esses padrões de mudanças ao longo do tempo, relacionados aos ambientes hidrotopográficos nos mostra que as condições hidrológicas locais podem modular os efeitos das mudanças climáticas nas assembleias de plantas, já que a floresta está se tornando cada vez mais dinâmica à medida que o ciclo hidrológico se intensifica (Esteban, 2019). Outros fatores como filtros ecológicos e a história filogenética das plantas também desempenham papéis fundamentais na estruturação das assembleias de lianas, na escala de paisagem, pois as condições favoráveis e desfavoráveis que se formam ao longo do gradiente se tornam filtros diferenciais afetando a diversidade e distribuição das plantas. Para a tribo Bignoneae, Gerolamo et al., (2022) apontou uma maior diversidade ao longo do gradiente hidroedáfico (Fig. 11a), mas que diminuiu ao longo do gradiente de perturbação (Fig. 11b), essa diferença na composição ocorre em parte devido a especialização de habitat das espécies, onde a maior diversidade nos platôs se dá por espécies que foram mais proximamente relacionadas, ou seja, um agrupamento filogenético e para o outro extremo do gradiente a menor diversidade se explica pela dispersão filogenética das espécies ali presentes (Gerolamo et al., 2022). Esses achados indicam uma filtragem do habitat por diferentes mecanismos, mas que também dependem de condições ambientais específicas ao longo do gradiente hidroedáfico. Contudo, o autor relata que o conservadorismo de nicho surge como um padrão geral para Bignoneae para uma floresta da Amazônia Central, isso corrobora com a expectativa geral, pois em ambientes onde a disponibilidade de recursos é heterogênea, a partição de nicho gera uma maior diversidade, já que facilita a segregação espacial das espécies.

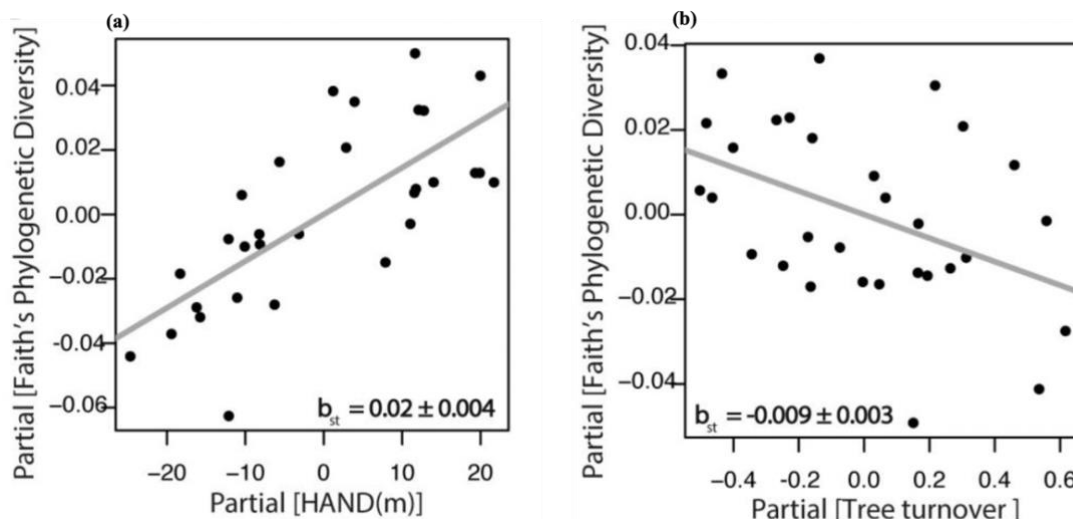


Figura 11. Relação entre a diversidade de espécies de lianas e os gradientes ambientais na Reserva Ducke (Amazônia Central, Brasil). Todas as relações são regressões parciais de modelos, incluindo HAND (altura acima da drenagem mais próxima) e rotação de árvores. As linhas cinzas representam relações significativas ($p < 0,05$) e os coeficientes de regressão linear múltipla padronizados ($\beta_{st} \pm SE$) são mostrados nos gráficos. Figura retirada de Gerolamo et al., 2022.

2.9 Características funcionais

Nas últimas décadas, a abordagem funcional tem sido muito promissora na busca dos mecanismos que regem a organização das comunidades (McGill et al., 2006; Kattge et al., 2020), pois complementa a taxonomia clássica que utiliza apenas a identidade das espécies para entender a organização das assembleias. As características funcionais são definidas como atributos de caráter morfológico, fisiológico e até mesmo comportamentais mensuráveis no nível do indivíduo (Violle et al., 2007), que tenham potencial influência significativa no crescimento, reprodução e na sobrevivência do indivíduo (Reich et al., 2003). As correlações entre as características funcionais, exercem um efeito no desempenho das plantas fornecendo informações sobre as diferentes estratégias ecológicas em resposta às condições ambientais (Wright et al., 2004) e sobre sua distribuição ao longo de gradientes ambientais (Laughlin, 2014). Fatores como a disponibilidade de água e propriedades do solo, por exemplo, podem funcionar como filtros que moldam a composição funcional e florística das comunidades vegetais (Engelbrecht et al., 2007; Schietti et al., 2014, Cosme et al., 2017). A variação no gradiente hidroedáfico na Amazônia Central funciona como um filtro que seleciona diferentes características, levando a ajustes em diferentes partes da planta como por exemplo na densidade específica da madeira e na área foliar específica em árvores

tropicais amazônicas, gerando diferenças em suas arquiteturas hidráulicas (Cosme et al., 2017). Em recém estudo realizado por Rocha et al., (2022), a composição de espécies para a tribo Bignoneae de lianas foi altamente correlacionada ao gradiente hidrológico (HAND) e com a composição funcional, demonstrando que a renovação taxonômica dessas lianas é ligada a suas mudanças funcionais. Mais profundamente o trabalho ainda demonstrou a ocorrência de um desacoplamento entre as características foliares e caulinares ao longo do gradiente, demonstrando que lianas usam diferentes arranjos funcionais para lidar com cada extremidade hidrológica e que as relações entre preferência de habitat e as características funcionais dessas plantas, explicam sua distribuição no meio. Diante da exposta importância dos gradientes ambientais, e das características funcionais na capacidade de impulsionar mudanças na composição de espécies de lianas ao longo do tempo, se essas mudanças realmente ocorrem, se torna importante avaliá-las levando em consideração a planta como um todo, sendo assim, aqui selecionamos seis características que contemplam a copa o ramo e comportamento.

2.9.1 Área Foliar Específica

A área foliar específica (SLA; área foliar/massa foliar) é um parâmetro importante para os modeladores de crescimento das plantas, pois determina quanta nova área foliar a ser implantada para cada unidade de biomassa produzida. É um índice relacionado a taxa fotossintética, a longevidade foliar e a taxa de crescimento relativo. A forma de crescimento ‘escalador’ das lianas permite que elas alcancem longas distâncias na floresta e permite que sustentem uma copa relativamente grande de folhas, aumentando sua área foliar em comparação com árvores (Putz, 1983; Gerwing & Farias, 2000). Com brotos e folhas que podem se estender por metros em relação ao tronco principal, as lianas têm grande potencial de distribuir seus nutrientes por grandes distâncias através da floresta, isso permite que essa alta área foliar confira uma maior capacidade fotossintética em lianas do que em árvores (Cai et al., 2009; Zhu & Cao 2009). Isso demonstra que características foliares são uma das que mais difere as lianas das árvores, com as lianas geralmente apresentando uma maior área foliar específica, folhas mais finas com maiores custos respiratórios, mas não maiores taxas fotossintéticas por área foliar (Wright et al., 2004; Santiago & Wright 2007; Zhu & Cao 2009).

2.9.2 Tamanho Estomático

Os estômatos são minúsculos poros formados por duas células-guarda especializadas que cobrem a superfície foliar e regulam a troca de vapor d'água e CO_2 entre as plantas e a atmosfera. A regulação estomática permite que o CO_2 se difunda para a cavidade subestomática que impulsiona a fotossíntese, entretanto, simultaneamente a essa captação de CO_2 a planta perde em vapor de água para atmosfera. O controle estomático é exercido por ajustes morfológicos, através da relação entre o tamanho e densidade, e ajustes fisiológicos, através da abertura dos poros estomáticos (Haworth et al., 2015; Haworth et al., 2021). Entretanto, vários fatores como história genética, o ambiente em que a planta se estabelece e até mesmo as mudanças de CO_2 na atmosfera, podem influenciar no regulamento estomático, alterando a densidade e tamanho dos estômatos das plantas (Franks e Beerling, 2009). A formação estomática, o alongamento das células guarda e a divisão celular das células epidérmicas das folhas, são frequentemente em resposta à atmosfera (CO_2) (Woodward, 1987; Haworth et al., 2015; Hu et al., 2019), análises de plantas fósseis e atuais demonstraram mudanças nos balanços entre tamanho e densidade dos estômatos em relação ao CO_2 no decorrer do tempo, indicando uma correlação inversa entre a densidade e tamanho dos estômatos (Hetherington e Woodward, 2003; Franks e Beerling, 2009). Funcionalmente, espécies que possuem estômatos menores em grande quantidade, devem apresentar respostas de condutâncias mais rápidas, pois suas células-guarda possuem um volume inferior de área de superfície, permitindo assim um ajuste mais rápido do potencial hídrico (Lawson e Blatt, 2014; Raven, 2014) e um aumento na condutância estomática, que parece ser maior em espécies relacionadas de morfologias estomáticas menores (Drake et al., 2013; Kardiman e Raebild, 2017; Durand et al., 2019; Kubarseppe et al., 2020), ao passo que estômatos maiores em baixas densidades estão associados a um ajuste mais lento da condutância estomática (Haworth et al., 2018).

2.9.3 Densidade da Madeira

A madeira desempenha várias funções importantes nas plantas. Fornece proteção, suporte biomecânico para o caule que suspende os tecidos fotossintéticos acima do solo (Rowe & Speck, 2005); conduz água e nutrientes ao longo do continuum solo-planta-atmosfera (Tyree & Zimmermann, 2002; Sperry et al., 2008) e atua como um depósito de nutrientes, carboidratos, compostos químicos secundários defensivos, lipídios e água (Harmon et al., 1986). A densidade da madeira tem sido considerada uma característica funcional importante perante a ecologia, pois auxilia a quantificar o acúmulo de CO_2 , em

forma de biomassa pelas plantas lenhosas, sendo um dado importante para o entendimento de temas, como por exemplo, relacionados ao efeito estufa (Santos et al., 2016). Essa medida é expressa pela razão entre a massa seca e o volume saturado de uma unidade amostral conhecida como um disco amostral composto de casca, alburno e cerne da planta (Bowyer et al., 2007), e a relação entre massa e volume é um dos índices mais importantes para avaliar as propriedades funcionais da madeira (Muller-landau, 2004). Diversos fatores podem contribuir para variação de valores da densidade de madeira ao nível de espécies e da comunidade em geral como por exemplo nichos ecológicos, estágios de sucessão, gradientes hidrológicos e altura da planta (Wittman et al., 2006; Swenson & Enquist, 2008), além disso o diâmetro do caule, e a idade dos indivíduos também podem influenciar significativamente na densidade da madeira, pois à medida que a madeira envelhece, sua parte interna de alburno é convertida em cerne (Hillis, 1987; Schultz et al., 1995). Para lianas, o fato de terem indivíduos autossuportantes permitiu que ao longo da sua trajetória evolutiva, favorecessem a condução e a flexibilidade em detrimento da rigidez mecânica, o que pode explicar o fato de as lianas terem caules mais estreitos do que as árvores (Ewers & Fisher, 1991). Como as lianas são plantas escaladoras, diversas características favorecem esse hábito e ao mesmo tempo garantem uma eficiente condução ao longo de seus caules. No xilema, por exemplo, é comum encontrar redução das fibras associada a um aumento de parênquima axial, características que conferem uma maior flexibilidade ao caule das lianas (Angyalossy et al., 2015). A flexibilidade pode ser facilitada também pela presença de crescimento secundário de variantes cambiais, que deriva da atividade de um ou múltiplos câmbios, que aumentam a complexibilidade anatômica nas linhagens de lianas as possuem. Diante do exposto, entender como a densidade das espécies influenciam na abundância e área basal que elas ocupam, amplia os conhecimentos relativos às dinâmicas ambientais e o desenvolvimento das lianas, favorecendo até mesmo o entendimento sobre a contribuição das espécies para o estoque de carbono.

2.9.4 Densidade de vasos do xilema

Lianas são reconhecidas no reino vegetal por possuírem vasos mais largos e mais longos (Jacobsen et al., 2012), além disso, possuem um xilema que permanece condutor por mais tempo do que as árvores. Os vasos do xilema têm como função, distribuir e levar a água do solo até as folhas no dossel, em lianas podem ser caracterizados por células condutoras largas, com menos fibras e presença de tecidos menos rígidos, geralmente

parênquima e/ou floema (Schenck, 1893; Obaton, 1960; Carlquist, 1985). Em geral, devido ao menor investimento em tecidos de suporte mecânico do caule, as lianas possuem a capacidade de investir em características que lhes confere uma maior eficiência hidráulica dos vasos (Zhu & Cao 2009; Van der Sande et al., 2013), essa estratégia está associada a uma maior eficiência fotossintética (Brodrribb et al., 2004) e, portanto, permite que as espécies cresçam mais rapidamente em ambientes com recursos favoráveis (Poorter, 1999). Em lianas com o crescimento secundário, como as Bignoniae, existe uma combinação de vasos largos e estreitos, denominada como dimorfismo de vasos (Carlquist, 1981), que em conjunto com outras características teciduais compõem o que é chamado de síndrome vascular lianescente. O dimorfismo de vasos das lianas difere de outras plantas autossuportantes, tal característica está relacionada com o funcionamento dessas plantas em relação a sua estratégia de eficiência e segurança hídrica (Ewers et al., 1991; Hacke et al., 2006), já que o dimorfismo pode permitir que as lianas mantenham sua eficiência hídrica através dos vasos menores que podem funcionar como “retransmissores” e garantir o fluxo de água ao longo do caule (Brodersen et al., 2013), mesmo quando os vasos grandes perdem sua função em consequência da entrada de ar, evento denominado de embolismo (Carlquist, 1985). Já que as lianas carregam características de eficiência como âncoras e não possuem uma compensação entre eficiência e segurança (Van der Sande et al., 2019) e essa dissociação permite a elas transportar mais água e aumentar suas taxas de crescimento, sem reduzir sua resistência ao processo de embolismo, isso pode explicar seu sucesso em diferentes florestas, e consequentemente influenciar na sua abundância em diferentes paisagens.

2.9.5 Proporção de xilema autossuportante

O crescimento das lianas pode envolver duas fases, uma fase inicial em que a planta é autossustentável e a segunda fase em que depende de outras plantas ou estruturas para se suportar e chegar ao dossel. As diferenças entre essas duas fases são caracterizadas por mudanças na biomecânica dos caules, onde na forma inicial autossustentável, a planta tem um formato de pequena árvore, até que finalmente encontre um suporte para escalar (Caballé, 1993, 1998; Isnard e Silk 2009). Em seus estágios iniciais os ramos são mecanicamente estáveis, mantendo a flexibilidade com o aumento do diâmetro e não desenvolvem a síndrome vascular lianescente, após adotar o formato de liana, a flexibilidade aumenta assim como o diâmetro do caule (Gallenmüller et al., 2004). Em relação ao xilema, na forma autossustentável, é caracterizado por possuir vasos estreitos

e em pouca densidade, as fibras são mais espessas e não há a presença de grande quantidade de parênquima axial, já na fase escandescente, anatomicamente, o câmbio produz vasos largos, raios grandes e mais parênquima axial durante essa fase de crescimento. E ao contrário do xilema das árvores, que comumente possuem tecido não condutor (cerne), praticamente todo o xilema das lianas permanece ativo por muito mais tempo (Gartner et al., 1990; Ewers et al., 1991; Holbrook e Putz 1996; Angyalossy et al., 2015). Devido a essas diferenças anatômicas entre as duas fases, a transição entre o estágio autossuportante para o de escalada é anatomicamente visível e pode ser observado em várias espécies de lianas Bignoniaceae.

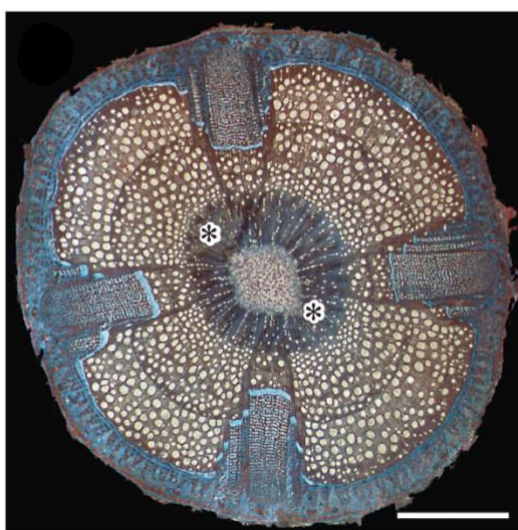


Figura 12. Asteriscos (*): estágios iniciais da atividade cambial quando o cipó ainda é autossustentável, formando o xilema autossuportante, são ilustrados pelos vasos estreitos e escassos, e fibras grossas no xilema. Barra de escala: 100 μm . Figura retirada de Angyalossy et al., 2012.

2.9.6 Capacidade de Rebrotamento

Os regimes de perturbação na floresta amazônica se intensificaram recentemente levando à alta mortalidade de árvores (Chambers & Higuchi, 2018), ocasionando consequentemente a abertura de grandes clareiras na floresta. Na Amazônia Central, principalmente durante os meses da estação chuvosa as árvores ficam mais propensas a mortes naturais causadas por ventos mais intensos que são associados a fortes tempestades convectivas, levando a formação de clareira (Aleixo et al., 2019; Marra et al., 2014; Negron-Juarez et al., 2018). Além da queda das árvores, esse distúrbio também promove a queda total ou parcial de lianas que já estão estabelecidas no dossel das árvores. Anatomicamente, como dito anteriormente, as lianas possuem características teciduais de caule que aumentam sua flexibilidade e ajudam a reparar danos, essas

propriedades anatômicas permitem que tenham uma maior capacidade de reparar seus vasos, recuperar e regenerar através de rebrotas, mesmo após danos mecânicos (Isnard et al., 2012; Angyalossy et al., 2015; Putz e Holbrook, 1991). Além disso, o grau de perturbação é proporcional a capacidade de rebrotamento das lianas de Bignoniaceae, ou seja, quanto maior a perturbação causada, maior é a capacidade de regeneração (Rocha et al., 2020), o que pode modificar os padrões de abundância das espécies dessa família.

3 METODOLOGIA

3.1 Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Florestal Adolpho Ducke, que está localizada a 26 km ao norte da região da cidade de Manaus e possui uma área de 10.000 ha (10 x 10 km). O clima é classificado como tropical úmido. A temperatura média é de 26°C (máxima 39° C e mínima 19° C) e as chuvas concentram-se entre os meses de novembro e junho (Marques Filho et al., 1981), precipitação média anual é de 2.300 mm, com estação chuvosa de outubro a junho e uma estação seca de julho a setembro, quando a precipitação é geralmente <100 mm/mês (Marques Filho et al., 1981). O relevo é constituído por diferentes níveis topográficos denominados platô, vertente e baixio (Fig.13), caracterizado por tipos de solo, declividades e dinâmicas hídricas distintas (Alencar et al., 1979).

Os platôs são áreas mais elevadas, planas e de solos argilosos bem drenados e mais férteis quando comparados aos solos dos baixios. (Castilho, 2006), já os baixios são associados à ocorrência de riachos (igarapés) com solos arenosos e sazonalmente alagados pelas chuvas e lençol freático superficial. As vertentes são consideradas áreas intermediárias entre os baixios e os platôs, são áreas da floresta de terra firme, cuja inclinação no terreno (em conjunto com a altitude) correspondem a solos ora fisionomicamente mais semelhante ao platô, ora semelhante aos baixios (Chaveul et al., 1987).

Representação do Relevo da Reserva Adolpho Ducke

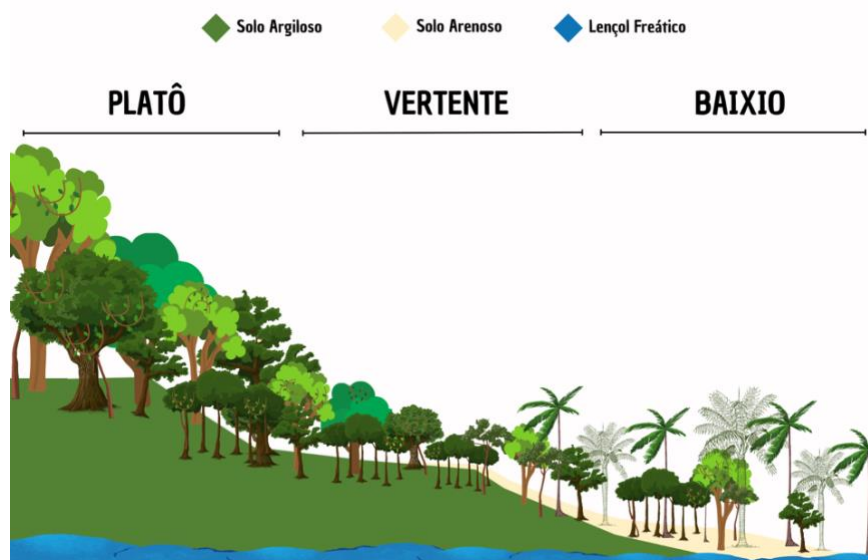


Figura 13- Unidades topográficas típicas da região Amazônica (Adaptada por Ribeiro et al., 1999). Ilustração representativa do relevo florestal da Reserva Adolpho Ducke.

A Reserva Ducke é um sítio de Pesquisa Ecologia de Longa Duração (PELD) no qual um sistema de 18 trilhas foi instalado conforme o método RAPELD (Magnusson et al., 2005), sendo nove trilhas no sentido Norte – Sul e nove no sentido Leste – Oeste. Nas trilhas Leste – Oeste foram instaladas 72 parcelas permanentes distantes no mínimo 1 km entre si, seguindo a curva de nível do terreno para minimizar a variação interna das características do solo e topografia.

3.2 Amostragem das lianas

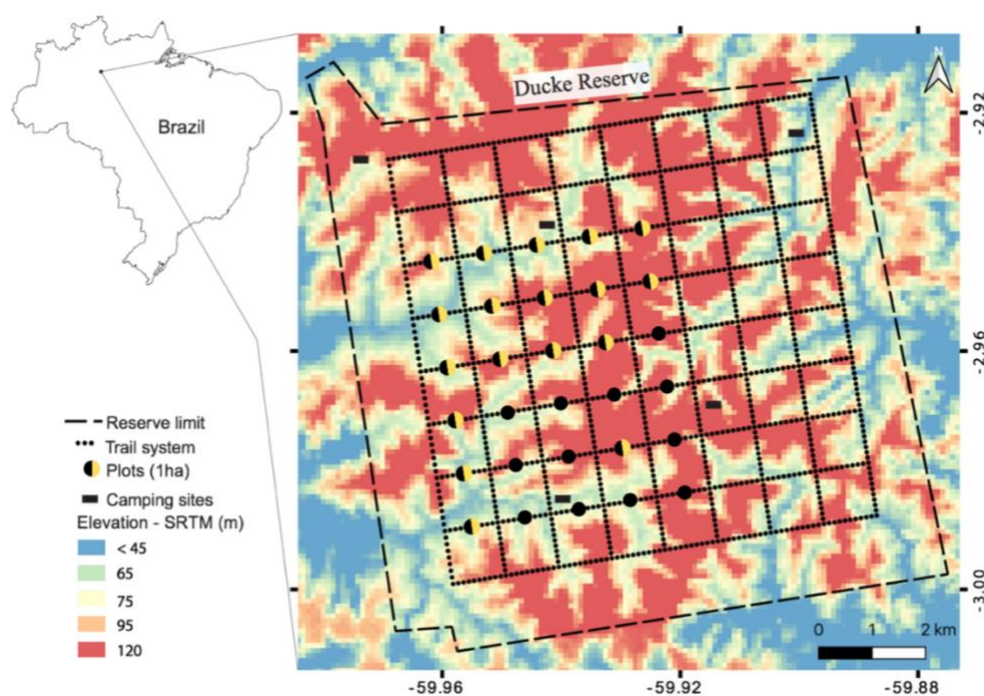


Figura 14- Localização das parcelas instaladas na Reserva Florestal Adolpho Ducke. Os círculos pretos e pretos/amarelo, representam as parcelas permanentes. Meio círculos amarelos representam as parcelas permanentes, onde foram feitas as coletas de características funcionais (Ilustração: Elisângela Rocha. Adaptação: Cibelly Honorato)

Neste estudo usamos dados de dois censos de lianas da família Bignoniaceae, realizados em 2004 e 2014 na Reserva Ducke.

Em 2004, os caules de lianas foram marcados e medidos em 42 parcelas na Reserva Ducke, onde os caules da família Bignoniaceae foram identificados no nível de espécies (Nogueira et al., 2011). Em 2014, 30 parcelas foram recenseadas e com isso novos caules foram marcados e medidos, e caules mortos foram registrados (Gerolamo et al., 2018). Entre 2016 e 2018, foi realizada a identificação taxonômica das recrutas do censo de 2014 e coletas das espécies de Bignoniaceae para determinação da capacidade de rebrotamento e outras características morfo-funcionais (Rocha et al., 2020, 2022). As identificações de espécies foram realizadas por Elisângela Rocha e Robin Burnham, com base em caracteres vegetativos, e material fértil quando disponível. Os dados referentes à identificação das espécies estão disponíveis em ppbio.inpa.gov.br/en/home e em forestplots.net.

Seguindo o protocolo de Gerwing et al., (2006), todas as lianas com diâmetro (D) ≥ 5 cm foram amostradas em 1 ha/parcela (250×40 metros). Lianas menores ($1 \text{ cm} \leq D \leq 4,9$ cm) foram amostradas em subparcelas de 0,25 ha (250×10 m), dentro de cada parcela.

Nas 30 parcelas (Fig. 14, círculo em preto e preto/amarelo) amostradas, para Bignoniaceae foram medidos 1.545 caules em 2004 e 1.119 em 2014 em um total de 47 espécies em ambos os censos. Foram registrados 566 indivíduos mortos e 140 novos indivíduos (recrutas). Para a determinação das características funcionais foram amostrados 59 indivíduos de 20 espécies da família Bignoniaceae em 17 parcelas (Fig.14, meio círculo em amarelo) entre 2018 e 2019 (Rocha et al., 2022). Foram selecionadas onze características do ramo e da folha relacionadas à captura de luz, transporte de água e conservação de nutrientes. No campo, foi escolhido um indivíduo por espécie por parcela para coleta das amostras, onde no total foram amostrados de 3 a 10 indivíduos por espécie em parcelas diferentes. Selecionamos ramos terminais de aproximadamente 1 m da copa das lianas em locais expostos ao sol, de onde selecionamos e retiramos 5 folhas e 3 ramos, que foram colocados em sacos plásticos umedecidos e fechados até o processamento em laboratório na Reserva Ducke.

3.3 Medições das lianas

O censo e as medidas de diâmetro foram semelhantes a proposta de Gerwing et al., (2006): (a) marcação de todas as hastes de lianas enraizadas dentro das parcelas; (b) medição do diâmetro a 1,30 m do ponto de enraizamento, acompanhando o contorno do caule; e (c) medição dos diâmetros mínimo e máximo (S_{min} e S_{max}) de lianas com caules assimétricos, não cilíndrico; com algumas modificações: (i) quando a posição do caule a 1,30 m esteve sobre a bifurcação, as medidas foram realizadas de 5 a 10 cm abaixo da bifurcação, no ponto mais regular; (ii) locais irregulares e com deformações no caule também foram medidos 5-10 cm abaixo, em local mais regular; (iii) para as touceiras e indivíduos com múltiplas fissões do caule, foram realizadas medidas individuais de cada ramo. Esses indivíduos foram raros na Reserva Ducke, pertencendo a um número reduzido de espécies. Foi aplicado uma equação (1) para obter uma correção estimada do diâmetro do caule (Gerwing et al., 2006).

$$(1) \quad D = \sqrt{S_{min} \times S_{max}}$$

3.3.1 Características foliares

Três folhas maduras por caule foram selecionadas, escaneadas e processadas para calcular a área foliar (cm^2), espessura da folha (LT, mm), peso fresco da folha (g) e peso da folha seca (g). Também foi calculado o teor de água foliar (LWC, %), o teor de matéria seca foliar (LDMC, mg g⁻¹) e a área foliar específica (SLA, cm^2 g⁻¹), seguindo protocolo de Cornelissen et al., (2003). Duas folhas maduras adicionais foram coletadas e fixadas em FAA (formaldeído, ácido acético e álcool 50%, segundo Johansen, 1940) por 48 h e após guardadas em álcool 70%. Em laboratório cortes de 1 cm foram feitos para avaliar a densidade estomática (StDens, mm⁻²), tamanho estomático dado pelo comprimento do ostíolo (StLgth, μm^2) e comprimento das venações por unidade de área (VLA, mm²).

3.3.2 Características do ramo

A partir dos ramos coletados foram retiradas folhas, e três amostras de 0,5 a 2 cm de diâmetro com 2 cm de comprimento da parte mais basal. A primeira amostra foi usada para medir percentual de tecidos na área da seção transversal do ramo, a segunda para análises microscópicas do xilema secundário e a terceira amostra para estimar a densidade da madeira. Para estimar a porcentagem da área da seção transversal de cada tecido do ramo, inicialmente as amostras foram polidas submersas em água com uma série decrescente de lixas d'água, de granulometria 400, 600, 1.200 a 2.000 (Barbosa et al.,

2021) e em seguida através das imagens geradas por digitalização da área transversal, analisou-se a distribuição dos tecidos. As áreas medidas foram: medula, floema, duas partes do xilema ((i) xilema denso, com vasos mais finos, disposto internamente ao lado da medula e desenvolvido em fases juvenis, considerado o xilema autossustentável, e (ii) xilema lianescente com vasos largos, disposto externamente e desenvolvido em fases de escalada) e casca (todos os tecidos de fora do câmbio vascular). O reconhecimento e classificação dos tecidos caulinares e padrões anatômicos das lianas foram baseados nas descrições de Angyalossy et al., (2015). Para medições microscópicas do xilema, a amostra do caule foi fixada em FAA (Johansen, 1940) por 12 h e após reservada em álcool 70%. Em laboratório, cortes transversais do xilema secundário foram obtidos com micrótomo deslizante e devidamente corados (Bukatsch, 1972, modificado por Kraus e Arduin, 1997). Lâminas anatômicas permanentes foram preparadas e fotografadas. Para caracterizar o xilema secundário de cada indivíduo, estimamos o diâmetro do lúmen do vaso (d em μm), medindo pelo menos 30 elementos de vaso e o número de vasos por milímetro quadrado (VD) usando pelo menos duas áreas de 1 mm^2 . Ambas as características foram medidas para cada indivíduo usando o software ImageJ e, em seguida, calculada a média por espécie. Estimamos a densidade da madeira (WD – $1\text{g}, \text{cm}^3$) de cada amostra de caule removendo a casca e determinando o volume fresco da amostra usando o método de deslocamento de água.

3.3.3 Capacidade de Rebrotamento

Os dados para a capacidade de rebrotamento são resultados de um experimento *in situ* realizado em 2017 por Rocha et al (2020). Foram selecionadas 10 espécies de lianas e 15 indivíduos de cada espécie, com diâmetro de 2 a 3cm a 1,3m acima do chão, os indivíduos foram marcados ao longo do sistema de trilhas em Ducke Reserve, incluindo trilhas além da grade PPBIO estabelecida (Costa & Magnusson, 2010; Magnusson et al., 2005), foram monitorados a cada 3 meses, num total de 5 censos. Dentro de cada espécie, os 15 indivíduos foram atribuídos aleatoriamente em três tratamento: (a) queda total do dossel: as lianas foram destacadas gradualmente da copa das árvores hospedeiras, e abaixo do ponto mais baixo de fixação os caules foram estendidos por 15m ao longo do solo da floresta, todos os nós dos caules foram contados e enumerados para monitorar a produção de rebrotas ao longo do tempo; (b) queda parcial: as lianas foram suavemente puxadas 3m para o solo, sem danificar seu dossel. Foram registrados os números de nós de brotos ao longo dos 3m; e (c) tratamento controle: lianas não manipuladas. Sem queda

ou perturbação visível da copa, apenas marcadas e etiquetadas para acompanhar o desempenho. Todos os rebrotos aéreos que emergiam dos caules foram marcados e contados. A sobrevivência ou morte de cada rebroto foi pontuada durante cada censo subsequente. Os rebrotos aéreos foram definidos como novos ramos emergindo do nó do caule na posição vertical com fototropismo positivo. O número de nós de brotos e o comprimento do caule amostrados por planta diferiram entre os tratamentos, então padronizamos o número de rebrotos aéreos e raízes adventícias antes da análise.

Tabela 01. Características foliares, da madeira e planta inteira avaliadas neste estudo.

Nível	Característica	Abreviação	Função
Folha	Área foliar	LS	Capacidade fotossintética; temperatura foliar
	Espessura da folha	LT	Resistencia e proteção
	Teor de água	LWC	Manutenção da turgência; Fotossíntese
	Área foliar específica	SLA	Taxa fotossintética; longevidade foliar e taxa de crescimento relativo
	Teor de matéria seca	LDMC	Densidade do tecido foliar; resistência física da folha; tolerância a estresses
	Densidade estomática	StDens	Determinar a condutância difusiva máxima da folha (estomática) de CO ₂ (gcm ⁻¹ s ⁻¹) para os locais de assimilação
	Comprimento do ostíolo	StLgth	-
Madeira	Comprimento das venações	VLA	Proteção e transporte de água nas plantas
	Proporção de xilema lianescente	Px	Flexibilidade e maior potencial de transporte de água
	Proporção de xilema autossuportante	Pxa	Transporte de água; suporte mecânico
	Densidade dos vasos	VD	Células do xilema relacionadas ao transporte de água em plantas a longa distância
	Densidade da madeira	WD	Traço altamente interativo da madeira
Planta inteira	Capacidade de rebrotamento	-	Regeneração

3.4 Características dos gradientes ecológicos

Na Amazônia central, vários organismos, especialmente plantas, mudam de forma previsível em resposta ao solo e à topografia (Costa, Guillaume, Lima, & Pereira, 2009; Schietti et al., 2014); portanto, usamos altura acima da drenagem mais próxima (HAND) para representar o gradiente hidroedáfico. O HAND descreve a altura vertical de cada parcela em relação à drenagem mais próxima, que é uma estimativa indireta da profundidade do lençol freático (Rennó et al., 2008). Valores altos de HAND correspondem a parcelas de alta elevação e verticalmente distantes do lençol freático. Em contraste, valores baixos de HAND representam parcelas em áreas mais próximas do lençol freático (baixios). A textura e a fertilidade do solo dada pela soma dos cátions trocáveis (cálcio, magnésio, potássio e sódio) de cada parcela estão altamente correlacionadas com HAND (Pearson $r=0,58$, $P<0,001$, $n=30$; $r=0,57$, $P=0,01$, $n=18$) na reserva Ducke (Costa et al., 2005, Rocha et al., 2022). Parcelas distantes do lençol freático (platôs) tem solos mais argilosos e ricos em cátions do que parcelas mais próximas do lençol freático. Portanto, o gradiente HAND incorpora outros gradientes correlacionados, como textura e fertilidade do solo, dados pela soma dos cátions e pelo acesso vertical à água (<https://ppbio.inpa.gov.br>).

3.5 Análises estatísticas

Através dos dados obtidos pelo trabalho de Rocha et al., 2020, exploramos a variação nas características funcionais (LS (cm^2), SLA ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$), LDMC (mg g^{-1}), LT (mm), VD (mm^2), D (μm), Dh (μm), WD (g cm^3), Pm (%), Pxa (%), Px (%), Pf (%), Pc (%), StLgth (μm), StDens (mm^{-2}), VLA (mm^{-2})) da assembleia de lianas em 17 parcelas para detectar se existe mudanças na composição funcional no intervalo de 10 anos. Primeiramente, calculamos para cada uma das características a média ponderada da comunidade (CWM) de 2014 e 2004, com base na abundância relativa das espécies alvo. Para isso, usamos a média das características funcionais por espécie obtidas das coletas referentes ao censo de 2014 (Rocha et al., 2022). Para o cálculo das CWM de 2004, os mesmos valores médios de características das espécies foram atribuídos às espécies presentes no censo de 2004. Portanto, neste estudo as mudanças em CWM entre os censos devem-se a mudanças na abundância relativa das espécies entre 2004 e 2014, e não a variações intraespecíficas das características. Após calcular os valores de CWM,

realizamos uma Análise dos Componentes Principais (PCA) para reduzir a dimensionalidade das características funcionais em eixos de variação (uma única análise incluindo os valores de CWM das diferentes características nos anos de 2004 e 2014). Com isso, pudemos comparar as mudanças funcionais das 17 parcelas entre os dois anos de censo (2004 e 2014), através de um Teste T pareado considerando os dois primeiros eixos da PCA. Além disso, para explorar visualmente as mudanças funcionais entre anos e de cada parcela entre os censos plotamos os dois primeiros eixos da PCA nos diferentes anos (Figura S1) e fizemos uma análise de Procruste. Esta análise considera todos os eixos da PCA ao mesmo tempo (Figura S1 do material suplementar).

Para avaliar as mudanças na composição de espécies no período de 10 anos em relação ao gradiente hidroedáfico, reduzimos a composição de lianas Bignoniaceae dos censos de 2004 e 2014 nas 30 parcelas, em um eixo único de ordenação usando uma análise de Non Metric Multidimensional Scaling (NMDS), baseado em uma matriz de dissimilaridade calculadas com o índice de Bray-Curtis, com configurações da função metaMDS do pacote vegan no software R (Oksanen et al., 2019). O NMDS é uma técnica de ordenação que suporta muitas medidas de distância com uma suposição única de que a dissimilaridade recuperada entre os objetos tem uma relação monotônica com as distâncias originais (Minchin, 1987). A partir de uma única análise obtivemos um eixo de variação na composição de espécies para os dois censos. O valor do eixo de NMDS foi usado para comparar mudanças em cada uma das parcelas entre 2004 e 2014 (*Diferença temporal na composição de espécies* = $NMDS_{2014} - NMDS_{2004}$). Após a obtenção dos valores de diferença para parcela em cada ano, relacionamos através de uma regressão linear, o eixo de diferença de NMDS com o gradiente hidroedáfico HAND, onde valores altos correspondem a parcelas de alta elevação e verticalmente distantes do lençol freático, os platôs, ao passo que valores baixos representam parcelas em áreas mais próximas do lençol freático, os baixios.

Utilizamos regressões lineares para relacionar as mudanças temporais da composição funcional e da riqueza de espécies com o gradiente hidrológico HAND. Para as mudanças na composição funcional, usamos a diferença do eixo de PCA1 (*Diferença de PCA* = $PCA1_{2014} - PCA1_{2004}$) nas 17 parcelas, e para mudança temporal na riqueza de espécies utilizamos a diferença entre o número de espécies presente em cada uma das 30 parcelas entre os anos de 2004 e 2014 (*Diferença de Riqueza* = $Rqz_{2014} - Rqz_{2004}$).

Os valores de HAND para cada parcela foram obtidos a partir do estudo de Schietti et al (2014).

E, para avaliar a relação das mudanças em abundância e área basal relativa das espécies entre 2004 e 2014 e suas características funcionais, realizamos análises de regressão linear simples incluindo como preditoras 6 características funcionais selecionadas (Capacidade de Rebrotamento, WD (g cm^3), Pxa (%), VD (mm^2), SLA ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) e StLgth (μm)). Utilizamos a média das características funcionais para cada espécie de Rocha et al (2022), e para obter o eixo de mudança da abundância e área basal calculamos a diferença média entre parcelas encontrada para cada espécie entre os dois censos (e.g. *Mudança temporal na abundância* = $Abd_{Sp1\ 2014} - Abd_{Sp1\ 2004}$). Valores positivos indicam espécies que tiveram aumento na abundância e área basal em 2014, e valores negativos indicam espécie em que houve diminuição na abundância e área basal relativas e valores iguais a 0 significam a não diferença entre os anos. Para os cálculos da área basal consideramos indivíduos com diâmetro (D) ≥ 1 cm.

4. RESULTADOS

Os dois primeiros eixos da PCA capturaram 65% (34% eixo 1 e 31% eixo 2) da variação das características funcionais no intervalo dos dois anos. As correlações dos eixos com as características avaliadas estão apresentadas na Tabela S1. Diferente do que esperávamos, a composição funcional da assembleia das lianas não diferiu entre os anos de 2004 e 2014. Não encontramos diferenças quando comparamos mudanças no primeiro eixo da PCA das 17 parcelas através de um teste t pareado ((Fig. 15). Para a segunda hipótese, nossos resultados mostraram que não houve uma relação entre as mudanças funcionais e na composição florística em relação ao gradiente hidroedáfico HAND (Fig. 16 (a) e (b) respectivamente). Entretanto, quando relacionamos o gradiente HAND com as mudanças na riqueza de espécies ao longo do tempo, observamos uma tendência negativa ($p = 0.06$) (Fig. 16 (c)), onde as parcelas presentes nos ambientes mais próximos do lençol freático, os baixios, apresentaram pouca ou nenhuma perda de espécies, ao passo que parcelas de ambientes mais distantes do lençol freático, os platôs, tendem a uma maior perda de espécie ao longo do tempo.

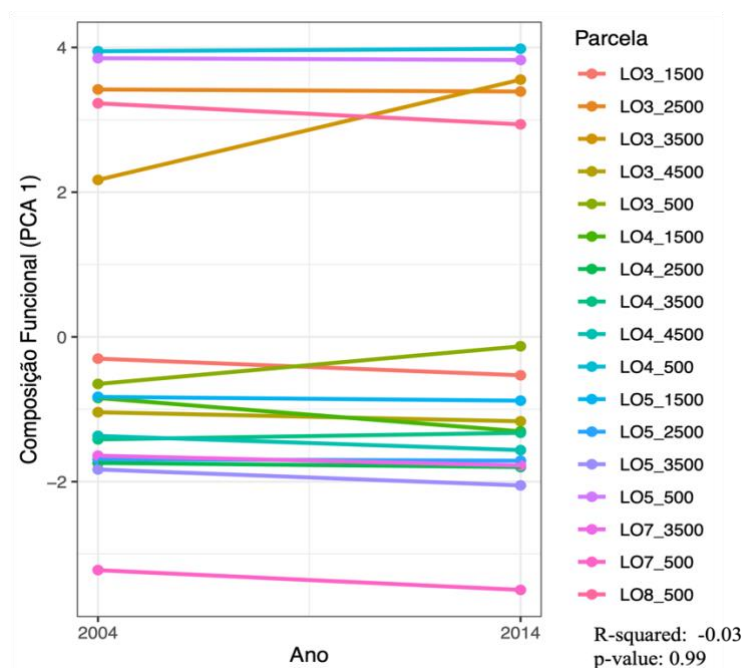


Figura 15- Mudanças na composição funcional de lianas Bignoniaceae entre 2004 e 2014. Cada par de pontos representa uma das 17 parcelas avaliadas na Reserva Ducke.

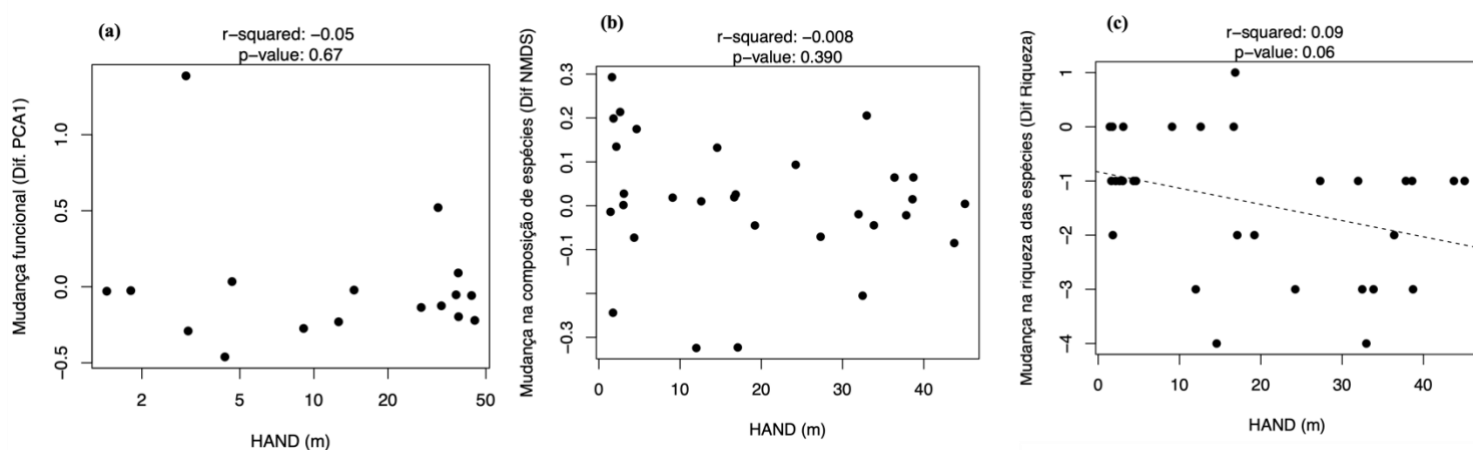


Figura 16- Correlações entre o gradiente hidrológico indicador da profundidade do lençol freático (HAND) e as mudanças (a) de composição funcional (17 parcelas); (b) de composição florística (30 parcelas) e (c) de riqueza da assembleia de lianas entre os anos de 2004 e 2014. Valores de mudança iguais a zero indicam que não houve mudanças ao longo do tempo. Para a riqueza, valores negativos indicam perdas de espécies e valores positivos indicam ganhos de espécie em 2014.

Para nossa terceira hipótese, não encontramos relação entre a abundância relativa das espécies e as características funcionais selecionadas (Fig. 17). Além disso, não detectamos espécies de Bignoniaceae aumentando em abundância relativa de caules, as espécies apenas não mudaram ou diminuíram o número de caules nas parcelas no período de 10 anos. As características analisadas não explicaram as perdas de abundância relativa das espécies. Porém, quando avaliamos as mudanças em termos da área basal relativa ocupada pelas espécies, encontramos uma relação positiva com a capacidade de rebrotamento (Fig. 18 (a)), ou seja, as espécies que possuem maior capacidade de rebrotamento tiveram um aumento em área basal ao longo do tempo. As espécies *Adenocalymma adenophorum*, *Adenocalymma validum* e *Anemopaegma robustum* que apresentaram maior capacidade de rebrotamento, apresentaram ganhos em área basal relativa entre os anos de 2004 e 2014 (Fig.19 (b)). Espécies com baixa capacidade de rebrotamento em sua maioria, perderam área basal ao longo do tempo.

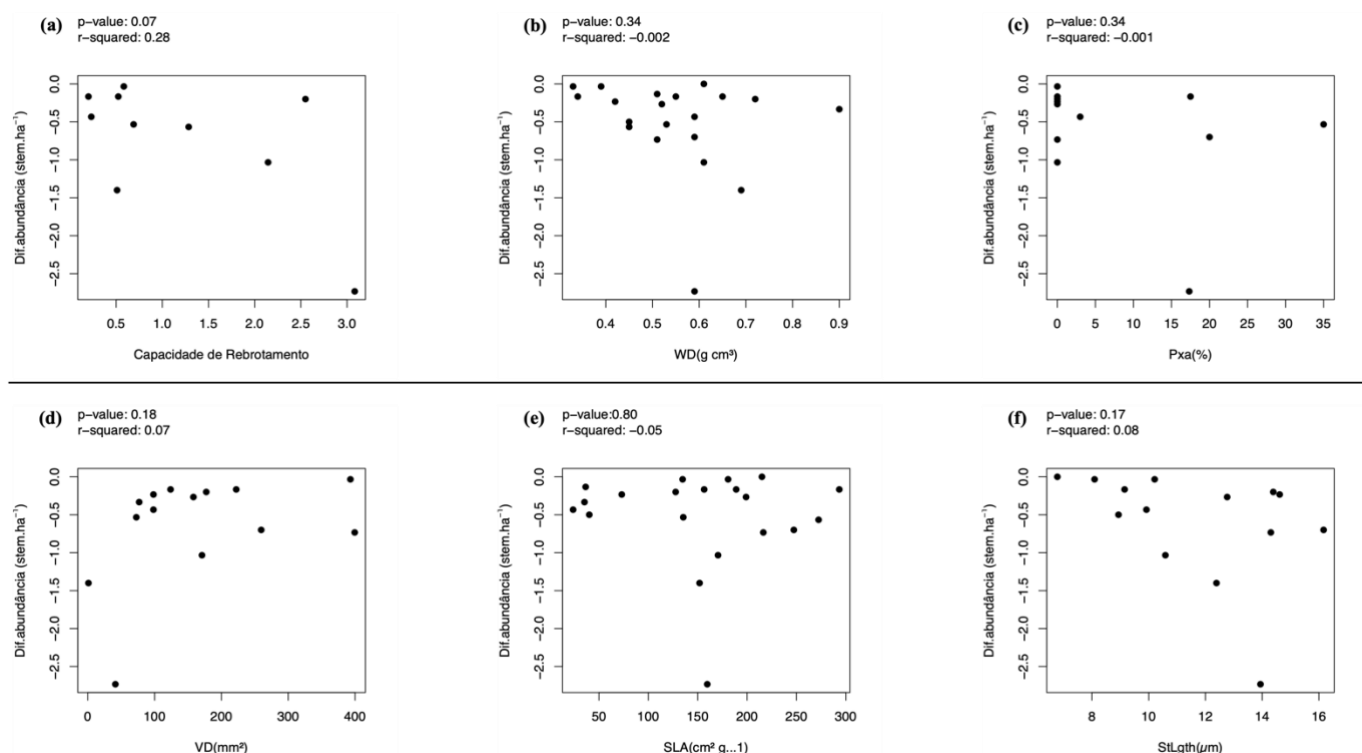


Figura 17- Correlações entre a mudança na abundância relativa das espécies entre 2004 e 2014 e as características funcionais selecionadas: (a) capacidade de rebrotamento; (b) densidade da madeira (WD); (c) proporção de xilema autossuportante (Pxa); (d) densidade dos vasos do xilema (VD); (e) área foliar específica (SLA) e (f) comprimento estomático (StLgth). As mudanças em abundância são dadas pela média das diferenças de abundância relativa de caules entre anos observadas nas parcelas, nas diferentes espécies.

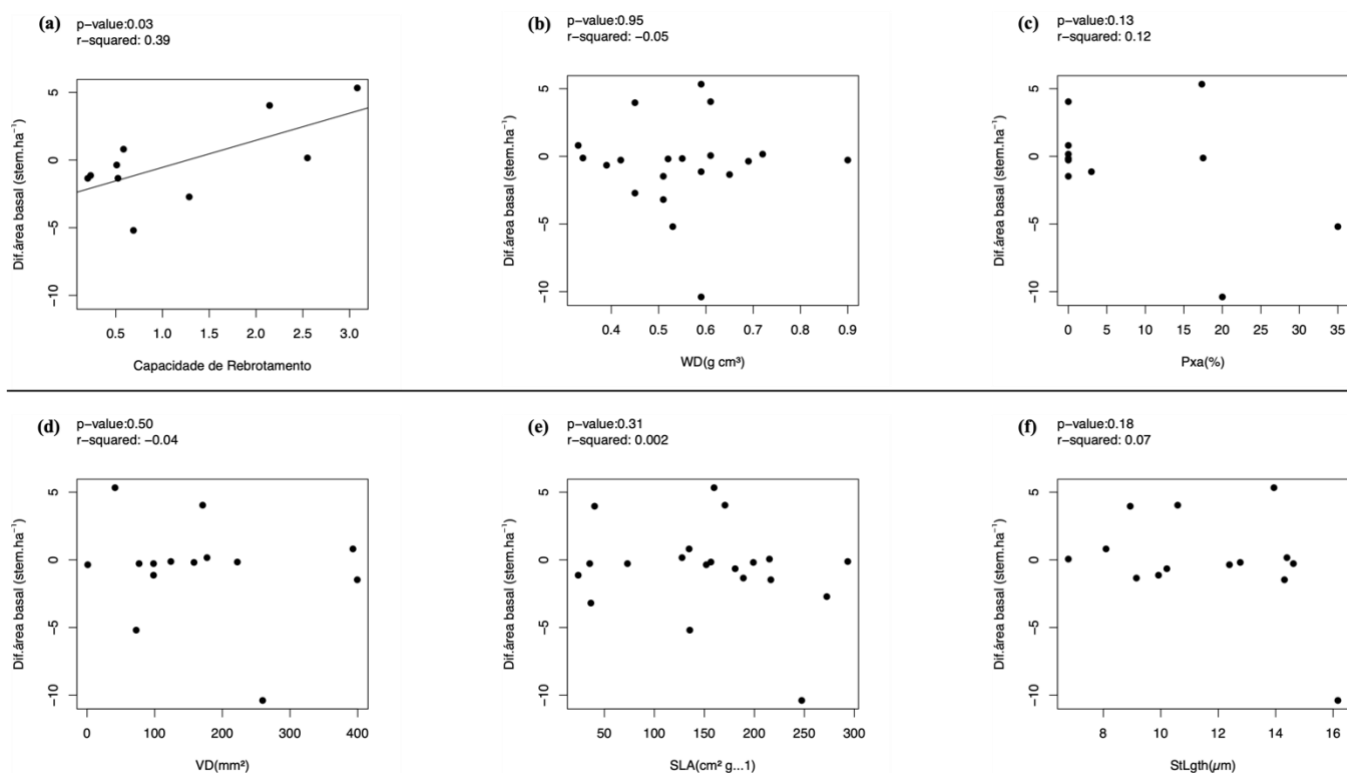


Figura 18- Correlações entre a mudança na abundância relativa das espécies entre 2004 e 2014 e as características funcionais selecionadas: (a) capacidade de rebrotamento; (b) densidade da madeira (WD); (c) proporção de xilema autossuportante (Pxa); (d) densidade dos vasos do xilema (VD); (e) área foliar específica (SLA) e (f) comprimento estomático (StLgth). As mudanças em área basal são dadas pela média das diferenças de área basal relativa de caules entre anos observadas nas parcelas, nas diferentes espécies.

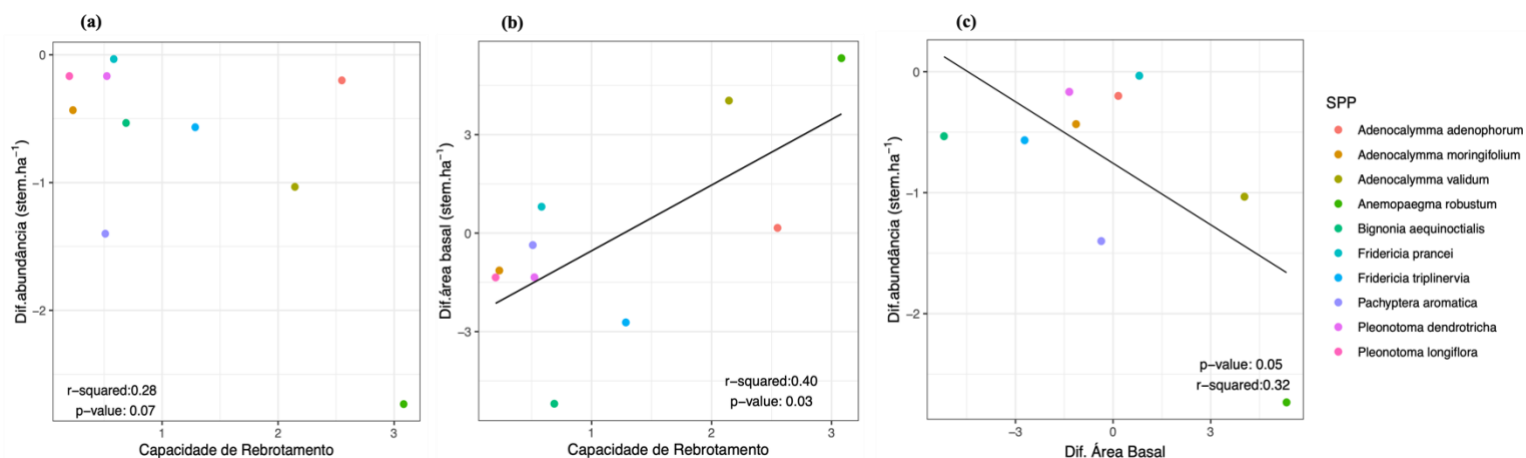


Figura 19- Correlações entre mudanças na abundância relativa de caules (a) e área basal (b) das espécies, entre 2004 e 2014, e a capacidade de rebrotamento, e (c) mostra a relação negativa entre as mudanças de abundância relativa de caules e de área basal das espécies entre 2004 e 2014.

5. DISCUSSÃO

Neste trabalho avaliamos mudanças na composição funcional, taxonômica e riqueza da comunidade de lianas Bignoniaceae entre os anos de 2004 e 2014, e se essas mudanças são moduladas pelo gradiente hidrológico local. Além disso, consideramos as características funcionais como potenciais fatores para explicar variações na abundância e área basal relativa de 10 espécies. Com nossos resultados, encontramos que: (i) a composição funcional da comunidade de lianas não mudou entre 2004 e 2014; (ii) entre os anos analisados, a riqueza de espécies foi modulada pelo gradiente hidrológico, onde os locais com lençol freático mais raso, os baixios, apresentaram pouca ou nenhuma perda de espécies, enquanto locais com lençol freático mais profundo, tenderam a perder espécies; (iii) a maioria das espécies de lianas Bignoniaceae diminuiu em abundância relativa de caules no período estudado; (iv) para o subconjunto de 10 espécies avaliadas, as espécies com maior capacidade de rebrotamento tiveram uma tendência de diminuição na abundância de caules mas um aumento significativo na área basal relativa. Nossos resultados sugerem uma relativa estabilidade funcional na comunidade de lianas ao longo do tempo, e indicam a importância de entender a capacidade de rebrotamento como uma característica chave ligada ao aumento no tamanho e área basal relativa de espécies de lianas.

5.1 Composição funcional da comunidade de lianas não mudou entre os censos

Mudanças na dinâmica das comunidades podem ser impulsionadas ao longo do tempo por alterações de escalas globais e regionais. Indivíduos podem ter a capacidade de se ajustar, ou alterar suas características, dado que as características funcionais podem conferir uma maior ou menor tolerância em resposta a esses diferentes cenários. Da mesma forma, ao longo do tempo, pode ocorrer mudanças populacionais e as comunidades podem mudar suas composições funcionais por meio de mudanças na abundância e composição das espécies (Liu et al., 2024). Na Reserva Ducke, foram observadas mudanças na composição funcional de árvores (DAP >10cm) dada por variações na abundância e composição de espécies (Costa et al., 2020). Entretanto, não encontramos mudanças funcionais para a comunidade de lianas na mesma floresta, entre o período de 2004 e 2014. A ausência de mudanças pode ser explicada por alguns fatores, como por exemplo uma estabilidade funcional (Violle et al., 2007; Díaz & Cabido, 2001; Lavorel, 2002), onde ao longo do tempo, mesmo com a presença de pequenas perturbações os indivíduos mantêm suas características funcionais relativamente

inalteradas. Porém, apesar das variações intraespecífica poderem ter impacto considerável na composição funcional da comunidade (Pichon et al., 2022), esse estudo não considerou variações funcionais dentro das espécies, somente valores fixos de características por espécie. Portanto, é possível que a escala temporal, de 10 anos entre os censos, não seja suficiente para capturar as variações e mudanças funcionais das comunidades de lianas por meio de mudanças demográficas.

5.2 Mudanças temporais na assembleia são moduladas pelo gradiente hidroedáfico?

As diferentes condições hídricas influenciam em muitos aspectos da dinâmica do ecossistema florestal, como por exemplo a distribuição, e a composição taxonômica e funcional das espécies (Schietti et al., 2014; Rocha et al., 2022). Em nossos resultados encontramos uma leve diminuição no número de espécies nas florestas com lençol freático mais profundo, isso pode estar associado à dinâmica menos acelerada na mortalidade das árvores (Toledo et al., 2012) e à menor disponibilidade de luz nesses lugares, o que pode ter restringido o recrutamento de espécie de lianas (Gerolamo et al., 2018) menos tolerantes à sombra. Perturbações naturais causadas pelo aumento das taxas de turnover aceleram a dinâmica das árvores beneficiando o crescimento de lianas (Schnitzer et al., 2008), que no geral possuem alta capacidade de recrutamento em condições de pós perturbação. Alternativamente, os ambientes com lençol freático mais profundo podem estar se tornando mais seletivos em termos de tolerância aos eventos mais frequentes e intenso de seca. Porém, medidas de vulnerabilidade a seca nas espécies de lianas ainda precisam ser feitas para que essa hipótese seja avaliada. Estudos anteriores mostraram que espacialmente as mudanças na composição florística de lianas estão relacionadas ao gradiente hidrológico, um padrão semelhante aos já observados para árvores (Costa et al., 2005, 2009; Schietti et al., 2014). Entretanto temporalmente, as comunidades de lianas que avaliamos entre 2004 a 2014, não tiveram mudanças funcionais relacionadas aos gradientes hidroedáfico.

5.3 Espécies com maior capacidade de rebrotamento aumentaram em área basal, mas não em abundância relativa

A capacidade de rebrotamento, definida como a capacidade de uma espécie rebrotar após perturbações, pode variar significativamente entre espécies (Zimmerman et al., 1994) e é apontada como uma possível causa da maior abundância relativa de algumas espécies de

lianas em florestas tropicais (Burnham 2004; Schnitzer et al., 2012; Piovesan et al., 2018). Nossos resultados mostraram que espécies com maior capacidade de rebrotamento tenderam a ter uma diminuição na abundância relativa de caules ($p = 0.07$). Essa tendência contraria a expectativa de que a capacidade de rebrotamento levaria a um aumento em abundância de caules, pois o estudo experimental de Rocha et al (2020) mostrou para as mesmas espécies que aquelas mais abundantes têm maior capacidade de rebrotar novos caules em condições pós perturbação. Contudo, nossos resultados mostraram uma forte relação entre a capacidade de rebrotamento e a área basal relativa das espécies, em que espécies com maior capacidade de rebrotamento tiveram ganho de área basal relativa no período de 10 anos. Associado a isso, observamos que as espécies que diminuíram em abundância relativa aumentaram em área basal relativa entre 2004 e 2014. Esses resultados sugerem que a capacidade de rebrotamento pode ser expressa em investimentos em crescimento radial e consequente aumento em área basal das lianas.

Em plantas adaptadas a distúrbios frequentes, os estoques de carboidratos, que são acumulados nas raízes ou nos caules, são fundamentais para a capacidade de rebrotamento, crescimento e a regeneração de tecidos lenhosos, permitindo e reforçando o estabelecimento do indivíduo no ambiente (Zimmerman et al., 1994; Chapin et al., 1990). Muitas características estruturais das lianas estão diretamente relacionadas com flexibilidade e armazenamento de amido (Pace et al., 2009; Pace and Angyalossy 2013), com os caules possuindo grande quantidade de tecidos moles e poucas fibras (Baas et al., 2004; Angyalossy et al., 2012, 2015). O uso dessas reservas no incremento diamétrico pode estar relacionado a uma diminuição na frequência de distúrbios que causam quedas de lianas do dossel e consequente rebrotamento de caules. Ou então, o aumento em área basal pode estar associado à utilização de reservas para o incremento do lenho após distúrbio e assim favorecer o crescimento de plantas já estabelecidas, aumentando o diâmetro de seus ramos e mantendo sua competitividade no dossel, e não necessariamente utilizando para aumentar o número de caules por rebrotamento.

5.4. Características morfo-funcionais não explicam as mudanças em abundância e área basal relativa das espécies

As características funcionais são importantes atributos que influenciam no crescimento, reprodução e na sobrevivência do indivíduo (Reich et al., 2003). Enquanto para árvores muitos estudos mostram relações entre performance das plantas e características foliares e da madeira (Poorter et al., 2006, 2010), para lianas poucos estudos estabelecem quais características são importantes para abundância ou sobrevivência das espécies de lianas

(Van der Sande et al 2013, 2019; Rocha et al 2020). Neste estudo buscamos avaliar diferentes características de lianas como potenciais fatores intrínsecos que explicariam as diferenças em abundância das espécies ao longo do tempo, um resultado direto do balanço entre recrutamento e mortalidade. No entanto, nenhuma das características morfo-funcionais avaliadas mostraram ter alguma influência sobre as mudanças em abundância ou área basal relativa de lianas. Em árvores, características como a densidade da madeira e a área foliar específica implicaram em uma diminuição da abundância para a mesma floresta, entretanto, isso foi atribuída a uma maior dinâmica e filtragem de espécies. Esses resultados sugerem que são necessários mais estudos investigando quais características de lianas são realmente funcionais e relevantes para entender as relações das lianas com as mudanças ambientais e seu potencial efeito sobre os ecossistemas florestais.

6. CONCLUSÃO

Nossos resultados sugerem que a comunidade de lianas na Amazonia central não sofreu mudanças significativas em sua composição funcional entre os anos de 2004 e 2014. O gradiente hidrológico, que é de grande importância na região para distribuição de plantas, estrutura (Castilho et al., 2002) e dinâmica da floresta (Toledo et al., 2012; Esteban, 2019; Cordoba, 2018), teve pouca relevância nos padrões de mudança temporal encontrados na comunidade de lianas. Os resultados no nível de espécie, mostraram que as espécies de lianas avaliadas estão diminuindo em abundância na Reserva Ducke. Porém, as espécies que têm maior capacidade de rebrotamento ganharam em área basal relativa no período avaliado, o que sugere um investimento de reservas em crescimento diamétrico dos caules de lianas já estabelecidas. A capacidade de rebrotamento é crucial para a regeneração das lianas, ajudando a competir por luz e espaço, impactando a dinâmica florestal. Diante desses resultados, é importante ampliar a investigação sobre outras famílias de lianas, além das Bignoniaceae, e sobre uma escala temporal maior.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adler, P. B., Salguero-Gómez, R., Compagnoni, A., Hsu, J. S., Ray-Mukherjee, J., Mbeau-Ache, C., ... & Franco, M. (2013). Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(2), 740-745. <https://doi.org/10.1073/pnas.1315179111>

Aleixo, I., Norris, D., Hemerik, L. *et al.* Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nat. Clim. Chang.* **9**, 384–388 (2019). <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0458-0>

Alencar, J.C.; Almeida, R.A.; Fernandes, N.P. 1979. Fenologia de espécies florestais em Floresta Tropical Úmida de Terra Firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 9(1):163-198.

Angyalossy, V., Angeles G., Pace M.R., Lima A.C., Dias-Leme C.L., Lohmann L.G., Madero-Veja, C. 2012. An overview on 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. in: schnitzer sA, Bongers F, Burnham R, Putz PE (eds.), *Ecology of lianas*: 253–298. Wiley-Blackwell Publishers, oxford.

Asner, G. P., & Martin, R. E. 2015. Canopy chemistry expresses the life-history strategies of lianas and trees. In S. A. Schnitzer, F. Bongers, R. J. Burnham, & F. E. Putz (Eds.), *Ecology of lianas* (pp. 299–308). Oxford, UK: Wiley-Blackwell.

Baas, P., Ewers, F.W., Davis, S.D., Wheeler, E.A. 2004. Evolution of xylem physiology. in: Poole i, hemsley A (eds.), *Evolution of Plant Physiology*: 273–295. Elsevier Academic Press, London.

Balvanera, P., Quijas, S., Pérez-Jiménez. 2011. Distribution patterns of tropical dry forest trees along a mesoscale water availability gradient. *Biotropica* 43:414–422.

Barbosa, A.C., Gerolamo, C.S., Lima, A.C., Angyalossy, V., Pace, M.R. 2021. Polishing entire stems and roots using sandpaper under water: An alternative method for macroscopic analyses. *Appl Plant Sci* 9:15–21. <https://doi.org/10.1002/aps3.11421>

Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15(4), 365–377. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x

Bongers, F., Ewango, C. E., Van der Sande, M. T., & Poorter, L. (2020). Liana species decline in Congo basin contrasts with global patterns. *Ecology*, 101, e03004 <https://doi.org/10.1002/ecy.3004>

Bowyer, J.L., Shmulsky, R., Haygreen, J.G. 2007. Forest products and wood science: an introduction. 5th ed. Blackwell Publishing. Iowa, 557pp.

Bukatsch, F. 1972. Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. *Mikrocosmos* 61:255

Burnham, R. J. 2004. Alpha and beta diversity of Lianas in Yasuní, Ecuador. *For. Ecol. Manage.* 190, 43–55. doi: 10.1016/j.foreco.2003.10.005

Brodribb, T. J., N. M. Holbrook, M. A. Zwieniecki, B. Palma, and T. J. Brodribb. 2004. Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms: impacts on photosynthetic max-ima. *New Phytologist* 165:839–846.

Brodersen, k. H., Daunizeau, j., Mathys, c., Chumbley, j. R., Buhmann, j. M. & Stephan, k. E. 2013. Variational Bayesian mixed-effects inference for classification studies. *Neuroimage*, **76**, 345–361.

Cai, Z. Q., Schnitzer, S. A., & Bongers, F. 2009. Seasonal differences in leaf-level physiology give lianas a competitive advantage over trees in a tropical seasonal forest. *Oecologia*, 161, 25–33. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1355-4>

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.

Caballé G. 1998. Le port autoportant des lianes tropicales: une synthèse des stratégies de croissance. *Canadian Journal of Botany* 76:1703–1716.

Carlquist, S. 1981. "Wood Anatomy of Chloanthaceae (Dicrastylidaceae)," *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*: Vol. 10: Iss. 1, Article 3. Available at: <https://scholarship.claremont.edu/aliso/vol10/iss1/3>

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

Castilho, C.V., Magnusson, W.E., de Araújo, R.N.O., Luizão, R.C.C., Luizão, F.J., Lima, A.P., Higuchi, N. C. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a Central Amazonian forest: effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management* 234: 85-96.

Costa, F.R.C., Magnusson, W.E., Luizão, R.C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, 93:863–878. [https:// doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01020.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01020.x)

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

Costa, F.R.C. & Magnusson, W.E. 2010. The need for large-scale, integrated studies of biodiversity: the experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Natureza & Conservação*, vol. 8, no. 1, p. 3-10.

Costa, F. R. C., Zuanon, J. A. S., Baccaro, F. B., de Almeida, J. S., Menger, J. da S., Souza, J. L. P., et al. 2020. Effects of climate change on central amazonian forests: A two decades synthesis of monitoring tropical biodiversity. *Oecologia Aust.* 24, 317–335. doi: 10.4257/oeco.2020.2402.07

Cosme, L.H.M., Schietti, J., Costa, F.R.C., Oliveira, R.S. 2017. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytol* 215:113–125. <https://doi.org/10.1111/nph.14508>

Cornelissen, J.H.C.A., Lavorel, S.B., Garnier, E.B., Díaz, S.C., Buchmann, N.D., Gurvich, D.E.C., Reich, P.B.E., Steege, H.F., Morgan, H.D.G., Van Der Heijden, A.M.G.A., Pausas, J.G.H., and Poorter, H.I. 2003. A handbook of protocols for

- standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335- 380.
- Chapin, F.S. III, Schulze, E.-D. & Mooney, H.A. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 423–447.
- Chambers, C. G., J. Q. & Higuchi, N. 2018. Revealing the causes and temporal distribution of tree mortality in Central Amazonia. *For. Ecol. Manage.* 424, 177–183.
- Chauvel A, Lucas Y, Boulet R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia* 43: 234-241.
- Chen, J., Wang, X., & H. D. 2015. Lianas contribute significantly to carbon storage in tropical forests. *Global Change Biology*, 21(2), 1234-1243. doi:10.1111/gcb.12751.
- Daws, M.I., Mullins, C.E., Burslem, D.F.R.P., Paton, S.R., Dalling, J.W. 2002. Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panama. *Plant and Soil* 238:79–90.
- Díaz, S. and Cabido, M. Vive la **D**ifference: plant functional diversity matters to ecosystem processes, 2001, *Trends in Ecology & Evolution*, Volume 16, Issue 11, 646 – 655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Drake, P.L., Froend, R.H., Franks, P.J., 2013. Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. *J. Exp. Bot.* 64, 495–505.
- Durand, M., Brendel, O., Buré, C., Le Thiec, D., 2019. Altered stomatal dynamics induced by changes in irradiance and vapour-pressure deficit under drought: impacts on the whole-plant transpiration efficiency of poplar genotypes. *New Phytol.* 222, 1789–1802.
- Engelbrecht, B.M.J., Tyree M.T., and Kursar, T.A. 2007. Visual assessment of wilting as a measure of leaf water potential and seedling drought survival. *Journal of Tropical Ecology*, 23: 497-500.
- Esteban, E. J. L. 2019. Dinâmica arbórea e a mudança do clima: importância da topografia e das características funcionais na Amazônia central. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. p. 84.

Estrada-Villegas, S., Narvaez, S., Sanchez, A., & Schnitzer, S. 2022. Lianas Significantly Reduce Tree Performance and Biomass Accumulation Across Tropical Forests: A Global Meta-Analysis. *Frontiers in forests and global change*, 4. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.812066>

Ewers, F.W. & Fisher, J.B. 1991. Why vines have narrow stems: histological trends in *Bauhinia* (Fabaceae). *Oecologia*, 88, 233–237.

Fearnside, P. M. 2013. Vines, CO₂ and Amazon forest dieback. Nature Online Comment. <http://dx.doi.org/10.1038/nature11882>

Fisher, J.B., Ewers, F.W. 1991. Structural responses to stem injury in vines. in: Putz FE, Mooney HA (eds.), *The biology of vines*: 99–124. Cambridge university Press, Cambridge.

Franks, P.J., Beerling, D.J., 2009. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 106, No. 23, 2009, pp. 10343-10347.

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

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

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.

Gentry, A. H. 1983. Lianas and the Diversity of Tropical Forests. *Tropical Forests: A Global Perspective*, 10, 265-278

Gentry, A. H. 1980. Bignoniaceae. Part I. Tribes Crescentieae and Tourretieae. *Flora Neotropica Monograph* 25: 1–131.

- Gentry, A. H. 1974. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 728–759.
- 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 Censuses. *Biotropica*, 38(2), 256–261. <http://www.jstor.org/stable/30044913>
- Gerolamo, C. S., Nogueira, A., Costa, F. R. C., de Castilho, C. V., and Angyalossy, V. 2018. Local dynamic variation of lianas along topography maintains unchanging abundance at the landscape scale in central Amazonia. *J. Veg. Sci.* 29, 651-661. doi: 10.1111/jvs.12644.
- Gerolamo, C.S., Costa, F.R.C., Zuntini, R.Z, Vicentini, A, Lohmann, L.C., Schietti, J., Rocha, E. da X., Angyalossy, V., and Nogueira, A. 2022. Hydro-Edaphic Gradient and Phylogenetic History Explain the Landscape Distribution of a Highly Diverse Clade of Lianas in the Brazilian Amazon. *Frontiers in Forests and Global Change*, Volume 5 | Article 809904. doi: 10.3389/ffgc.2022.809904
- Gerwing, J.J. and Farias, D.L. 2000. Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of total aboveground biomass for an eastern Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*. 16, 327–335
- Gibbons, J.M., Newbery, D.M. 2002. Drought avoidance and the effect of local topography on trees in the understorey of Bornean lowland rain forest. *Plant Ecology* 164:1–18.
- Granados, J., & Körner, C. 2002. In deep shade, elevated CO₂ increases the vigor of tropical climbing plants. *Global Change Biology*, 8, 1109– 1117. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00533.x>
- Hacke, U. G., J. S. Sperry, J. K. Wheeler, and L. Castro. 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* 26:689–701.
- Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V. et al.. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.*, 15, 133–302.

Haworth, M., Killi, D., Materassi, A., Raschi, A., 2015. Co-ordination of stomatal physiological behavior and morphology with carbon dioxide determines stomatal control. *Am. J. Bot.* 102, 677–688.

Haworth, M., Cosentino, S.L., Marino, G., Brunetti, C., Riggi, E., Avola, G., Loreto, F., Centritto, M., 2018. Increased free abscisic acid during drought enhances stomatal sensitivity and modifies stomatal behaviour in fast growing giant reed (*Arundo donax* L.). *Environ. Exp. Bot.* 147, 116–124.

Haworth, M., Marino, G., Loreto, F., Centritto, M., 2021. Integrating stomatal physiology and morphology: evolution of stomatal control and development of future crops. *Oecologia* 197, 867–883.

Hetherington, A.M., Woodward, F.I., 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424, 901–908.

Hietz, P., Turner, B. L., Wanek, W., Richter, A., Nock, C. A., & Wright, S. J. 2011. Long-term change in the nitrogen cycle of tropical forests. *Science*, 334, 664–666. <https://doi.org/10.1126/science.1211979>

Hillis, W.E. 1987. Heartwood and Tree Exudates. Springer, Berlin, 268 pp.

Holbrook, N.M., Putz, F.E. 1996. Physiology of tropical vines and hemiepiphytes: plants that climb up and plants that climb down. In: SS Mulkey, RL Chazdon, AP Smith, editors. Tropical forests plant ecophysiology. New York (New York): Chapman & Hall. p. 363–393.

Hu, J.-J., Xing, Y.-W., Su, T., Huang, Y.-J., Zhou, Z.-K., 2019. Stomatal frequency of *Quercus glauca* from three material sources shows the same inverse response to atmospheric CO₂. *Ann. Bot.* 123, 1147–1158.

Isnard, S. & Silk, W.K. 2009. Moving with Climbing Plants from Charles Darwin's Time into the 21st Century. *American Journal of Botany*, 96, 1205–1221. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.0900045>

Isnard, S., Prosperi, J., Wanke, S., Wagner, S. T., Samain, M.-S., Trueba, S., ... Rowe, N. P. 2012. Growth form evolution in Piperales and its relevance for understanding angiosperm diversification: An integrative approach combining plant architecture,

anatomy, and biomechanics. *Journal Plant Science.*, 173, 610–639. <https://doi.org/10.1086/665821>

Ingwell, L.L., Joseph Wright, S., Becklund, K.K., Hubbell, S.P. and 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01676.x>

Johansen DA, 1940, Plant Mycrotechnique. Mc Graw Hill Books, New York, p 523.

Kardiman, R., Ræbild, A., 2017. Relationship between stomatal density, size and speed of opening in sumatran rainforest species. *Tree Physiol.* 1–10.

Kattge, J., Bönisch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Tautenhahn, S., Werner, G., et al. 2020. TRY plant trait database -enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 26(1), 119-188.

Körner, C. (2009). Responses of humid tropical trees to rising CO₂. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 61–79. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120217>

Kübarsepp, L., Laanisto, L., Niinemets, Ü., Talts, E., Tosens, T., 2020. Are stomata in ferns and allies sluggish? Stomatal responses to CO₂, humidity and light and their scaling with size and density. *New Phytol.* 225, 183–195.

Kraus J, Arduim M (1997) Manual básico de métodos em morfologia vegetal. EDUR, Seropédica, Brazil, pp 1–98

Laurance, W. F. 2001. The hyper-diverse flora of the central Amazon: an overview. Pages 47–53 in R. O. Bierregaard, C. Gascon, T. E. Lovejoy, and R. Mesquita, editors. *Lessons from Amazonia: Ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.

Laurance, W.F., Andrade, A.S., Magrach, A., Camargo, J.L.C., Valsko, J.J., Campbell, M., Fearnside, P.M., Edwards, W., Lovejoy, T.E. and Laurance, S.G. 2014. Long-term changes in liana abundance and forest dynamics in undisturbed Amazonian forests. *Ecology*, 95: 1604-1611. <https://doi.org/10.1890/13-1571.1>

Laughlin, D.C. 2014. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *J Ecol*, 102: 186-193. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12187>

Lavorel, S. and Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16: 545-556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>

Lawson, T., Blatt, M.R., 2014. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. *Plant Physiol*. 164, 1556–1570.

Liu, Q., Sterck, F. J., Zhang, J.-L., & Poorter, L. 2024. Lianas shift towards larger sizes and more acquisitive trait values in an Asian tropical rainforest. *Biotropica*, 56, e13289. <https://doi.org/10.1111/btp.13289>

Lohmann, L.G. 2004. Bignoneaceae. 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 (Bignoniaceae, Bignoniaceae). *American Journal of Botany*. Volume 93, Issue 2 p. 304-318. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.2.304>

Luiza, H.M., Schietti, J., Costa, F.R.C. and Oliveira, R.S. 2017. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New phytologist*, 113-125.

Lúcia G. Lohmann and Charlotte M. Taylor “A New Generic Classification of Tribe Bignonieae (Bignoniaceae)”, *Annals of the Missouri Botanical Garden* 99(3), 348-489, (15 May 2014). <https://doi.org/10.3417/2003187>

Magnusson, W.E., Lima, A.P., Luizão, R., Luizão, F., Costa, F.R.C., de Castilho, C.V. and Kinupp, V.P. 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica* 5(2).

- Marvin, D. C., Winter, K., Burnham, R. J., & Schnitzer, S. A. 2015. No evidence that elevated CO₂ gives tropical lianas an advantage over tropical trees. *Global Change Biology*, 21, 2055–2069. <https://doi.org/10.1111/gcb.12820>
- Marra, D.M., Chambers, J.Q., Higuchi, N., Trumbore, S.E., Ribeiro, G.H.P.M., Dos Santos, J., Negrón-Juárez, R.I., Reu, B., Wirth, C. 2014. Large-scale wind disturbances promote tree diversity in a Central Amazon forest. *PLoS ONE* 9.
- Marques-Filho, A. O., Ribeiro, M. N. G., Santos, H. M., and Santos, J. M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke–Manaus-AM. IV. Precipitação. *Acta Amazonica*, 11, 759–768.
- Minchin, P.R. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio* 69:89-107.
- Moulatlet, G. M., Costa, F. R. C., Rennó, C. D., Emilio, T., Schietti, J., & Jansen, M. 2014. Partitioning dendritic and environmental gradients: understanding multi-scale variation in tree community structure in central Amazonia. *Journal of Vegetation Science*, 25(2), 534-545. <https://doi.org/10.1111/jvs.12109>
- Muller-Landau, H.C. 2004. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, 36, 20–32.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., and Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178–185.
- Nogueira, A., Costa, F.R.C. & Castilho, C.V. 2011. Liana abundance patterns: The role of ecological filters during development. *Biotropica (Lawrence, KS)*, 43, 442–449. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00722.x>
- Negrón-Juárez, R., Holm, J., Marra, D.M., Rifai, S., Riley, W., Chambers, J., Koven, C., Knox, R., McGroddy, M., Vittorio, A. et al. 2018. Vulnerability of Amazon forests to storm- driven tree mortality. *Environmental Research Letters* 13: 054021
- Obaton M. 1960. Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d’Afrique occidentale. *Ann. sci. nat. Bot. Biol. Veg.* 12: 1–20.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., Minchin, P. R., O'hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E., & Maintainer, H. W. 2019. Package "vegan" Title Community Ecology Package. Community ecology package. (Retrieved on from <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>).

Olmstead, R.G., Zjhra, M.L., Lohman, 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. and Angyalossy, V. *International Journal of Plant Sciences* 2013 174:7, 1014-1048

Pace, M.R., Lohmann, L.G. and Angyalossy, V. 2009, The rise and evolution of the cambial variant in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Evolution & Development*, 11: 465-479. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2009.00355.x>

Paul, Gillian S., and Joseph B. Yavitt. 2011. Tropical Vine Growth and the Effects on Forest Succession: A Review of the Ecology and Management of Tropical Climbing Plants. *The Botanical Review*, vol. 77, no. 1, pp. 11–30. *JSTOR*, DOI:[10.1007/s12229-010-9059-3](https://doi.org/10.1007/s12229-010-9059-3)

Piovesan, P., Camargo, J., Burnham, R., & Ferraz, I. 2018. Abundance of lianas species in an Amazonian forest of Brazil reflects neither adventitious root nor foliar sprout production. *Journal of Tropical Ecology*, 34, 257–267. [doi:10.1017/S0266467418000238](https://doi.org/10.1017/S0266467418000238)

Pichon, N. A., Cappelli, S. L., & Allan, E. 2022. Intraspecific trait changes have large impacts on community functional composition but do not affect ecosystem function. *Journal of Ecology*, 110, 644–658. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13827>

Pitman, R. K., Sanders, K. M., Zusman, R. M., Healy, A. R., Cheema, F., Lasko, N. B., Cahill, L., & Orr, S. P. 2001. Pilot study of secondary prevention of posttraumatic stress disorder with propranolol. *Biological Psychiatry*, 51*(2), 189-192. [https://doi.org/10.1016/S0006-3223\(01\)01136-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3223(01)01136-0)

Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13:396–410.

Poorter, L., Bongers, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87:1733– 1743. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1733:LTAGPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1733:LTAGPO]2.0.CO;2)

Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A. et al. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytol* 185(2):481–492. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>

Putz, F.E. 1983. Liana biomass and leaf area of a ‘terra firme’ forest in the Rio Negro basin, Venezuela. *Biotropica* 15, 185–189

Putz, F. E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 65, 1713–1724. <https://doi.org/10.2307/1937767>

Putz, F. E., & Holbrook, N. M. 1991. Biomechanical studies of vines. In F. E. Putz & H. A. Mooney (Eds.), *The biology of vines* (pp. 73–97). Cambridge: Cambridge University Press.

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.

Phillips, O. L., Martinez, R. V., Arroya, L., Baker, T. R., Killeen, T., Lewis, S. L., Vinceti, B. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature*, 418, 770–774. <https://doi.org/10.1038/nature00926>

Phillips, O. L., and Gentry, A. H. 1994. Increasing turnover through time in tropical. *Science* 263, 954–958. doi: 10.1126/science.263.5149.954.

Phillips, O.L., Vásquez Martínez, R., Monteagudo Mendoza, A., Baker, T.R. & Núñez Vargas, P. 2005. Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology*, 86, 1250–1258.

Phillips, O.L., Aragão, L.E.O.C., Lewis, S.L., Fisher, J.B., Lloyd, J., López- González, G., Malhi, Y., Monteagudo, A., Peacock, J., Quesada, C.A., et al. 2009. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science* 323:1344–1347.

Phillips, O. et al. Drought–mortality relationships for tropical forests. *New Phytol.* **187**, 631–646 (2010).

Raven, J.A., 2014. Speedy small stomata? *J. Exp. Bot.* 65, 1415–1424.

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

Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J., Oleksyn, J. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int J Plant Sci* 16:143–164. <https://doi.org/10.1086/374368>

Rocha, E.X., Schietti, J., Gerolamo, C.S., Burnham, R.J., Nogueira, A. 2020. Higher rates of liana regeneration after canopy fall drives species abundance patterns in central Amazonia. *J Ecol* 108:1311–1321. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13345>

Rocha, E.X., Nogueira, A., Costa, F.R.C. *et al.* Liana functional assembly along the hydrological gradient in Central Amazonia. *Oecologia* 200, 183–197 (2022). <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05258-w>

Rowe, N., Isnard, S., Speck, T. 2004. Diversity of mechanical architectures in climbing plants: an evolutionary perspective. *J. Plant Growth Regul.* 23: 108–128.

Rowe, N. & Speck, T. 2005. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytol.*, 166, 61–72.

Santos, G.M. Alexandre, A. Prior, C.A. 2016. From radiocarbon analysis to interpretation: A comment on “Phytolith Radiocarbon Dating in Archaeological and Paleoecological Research: A Case Study of Phytoliths from Modern Neotropical Plants and Review of the Previous Dating Evidence”. *Journal of Archaeological Science*.

Schietti, J., Emilio, T., Rennó, C. D., Drucker, D. P., Costa, F. R., Nogueira, A., Baccaro, F. B., Figueiredo, F., Castilho, C. V., Kinupp, V., Guillaumet, J. L., Garcia, A. R., Lima, A. P., & Magnusson, W. E. 2014. Vertical distance from drainage drives floristic

- composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecology & Diversity*, (1-2), 241–253. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.783642>
- Schultz, T.P., Harms, W.B., Fisher, T.H., McMurtrey, K.D., Minn, J. & Nicholas, D.D. 1995. Durability of angiosperm heart-wood: the importance of extractives. *Holzforschung*, 49, 29–34.
- Schnitzer, S.A., Dalling, J.W. and Carson, W.P. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology*, 88: 655-666. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00489.x>
- Schnitzer, S. A., & Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 223–230. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02491-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02491-6)
- Schnitzer, S. A. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *Am. Nat.* 166: 262–276.
- Schnitzer, S. A., & Carson, W. P. 2010. Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecology Letters*, 13, 849–857. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01480.x>
- Schnitzer, S. A., Bongers, F., & Wright, S. J. 2011. Community and ecosystem ramifications of increasing lianas in neotropical forests. *Plant Signaling & Behavior*, 6, 598–600. <https://doi.org/10.4161/psb.6.4.15373>
- Schnitzer, S. A., & Bongers, F. 2011. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: Emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters*, 14, 397–406. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01590.x>
- Schnitzer, S. A., Mangan, S., Dalling, J., Baldeck, C., Hubbell, S., Ledo, A. et al. 2012. Liana abundance, diversity, and distribution on Barro Colorado Island, Panama. *PLoS One*, 7, e52114. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052114>
- Schnitzer, S. A. 2015. Increasing liana abundance in Neotropical forests: Causes and consequences. In S. A. Schnitzer, F. Bongers, R. J. Burnham, & F. E. Putz (Eds.), *The ecology of lianas* (pp. 451–464). Oxford, UK: Oxford University Press.

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. Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Schenck, H. 1982. 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.

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

Sterck, F. J., Poorter, L., & Schieving, F. (2006). Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species. *The American Naturalist*, 167(5), 758–765. <https://doi.org/10.1086/503056>

Swenson, N.G. & Enquist, B.J. 2008. The relationship between stem and branch wood. *Am. J. Bot.*, 95, 516–519.

Toledo, J.J., Magnusson, W.E., Castilho, C.V., Nascimento, H.E.M. 2012. Tree mode of death in central Amazonia: effects of soil and topography on tree mortality associated with storm disturbances. *Forest Ecology and Management* 263: 253–261.

Tyree, M.T. & Zimmermann, M.H. 2002. Xylem Structure and the Ascent of Sap, Springer series in wood sciences, 2nd edn (ed. Timell, T.E.). Springer-Verlag, Berlin, pp. 283.

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.

Van der Sande M.T., Poorter, L., Schnitzer, S.A., Engelbrecht, B. M. J. and Markesteijn, L. 2019. The hydraulic efficiency–safety trade-off differs between lianas and trees. *Ecology* 100(5):e02666. [10.1002/ecy.2666](https://doi.org/10.1002/ecy.2666)

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., and Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

Wittman, F. Schongart, J. Parolin, P. Worbes, M. Piedade, M.T.F. Junk, W.J. 2006. Wood Specific gravity of trees in Amazonian white-water forests in relation to flooding. *Iawa Journal*. V. 27, p: 255-268.

Woodward, F.I., 1987. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from preindustrial levels. *Nature* 327, 617–618.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F. et al. 2004 The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>

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.

Zimmerman, J.K., Everham, E.M.I., Waide, R.B., Lodge, D.J., Taylor, C.M. & Brokaw, N.V.L. 1994. Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: implications for tropical tree life histories. *Journal of Ecology*, 82, 911–922.

Material Suplementar

Tabela S1. Correlação das características medidas com os eixos da análise de componentes principais nos anos de 2004 e 2014. Para abreviações veja lista de abreviações.

	2004		2014	
Característica	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2
LS	8.13	4.50	9.36	1.33
SLA	4.33	4.45	3.07	4.49
LMDC	-3.26	2.32	-3.40	1.15
LT	4.81	-7.33	1.23	-8.38
WD	-4.75	4.97	-3.34	5.74
Pm	-7.98	-4.76	-7.20	2.92
Pxa	2.36	-9.18	-1.43	-9.06
Px	-4.47	8.27	-2.37	8.58
Pf	8.51	-6.65	7.69	-3.63
Pc	9.79	-1.13	8.94	-4.07
StLgth	-7.36	-5.83	-8.83	-3.84
StDens	8.67	3.61	9.26	9.11
VD	-5.59	-4.89	-5.77	7.99
D	2.16	8.03	4.98	7.14
Dh	2.49	7.46	4.86	6.66
VLA	2.02	-8.26	-2.22	-8.19

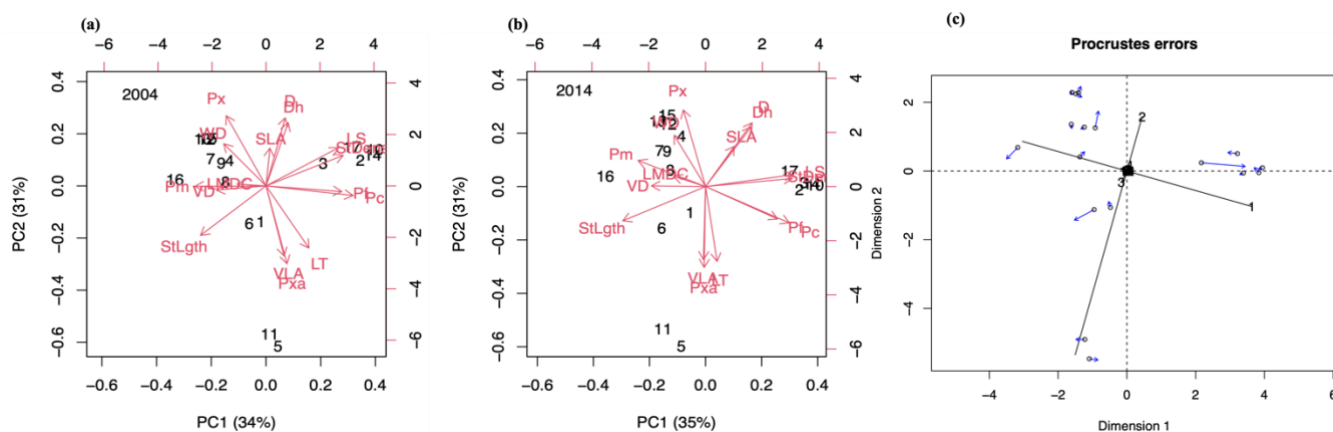


Figura S1- Eixos da composição funcional da assembleia de lianas em (a) 2004 e (b) 2014. (c) Gráfico indicando as mudanças funcionais entre 2004 e 2014 nas 17 parcelas. As setas indicam as mudanças de

composição em relação à composição do ano inicial, 2004 (indicado pelos círculos). Em (a) e (b) os vetores indicam as correlações das características funcionais avaliadas.

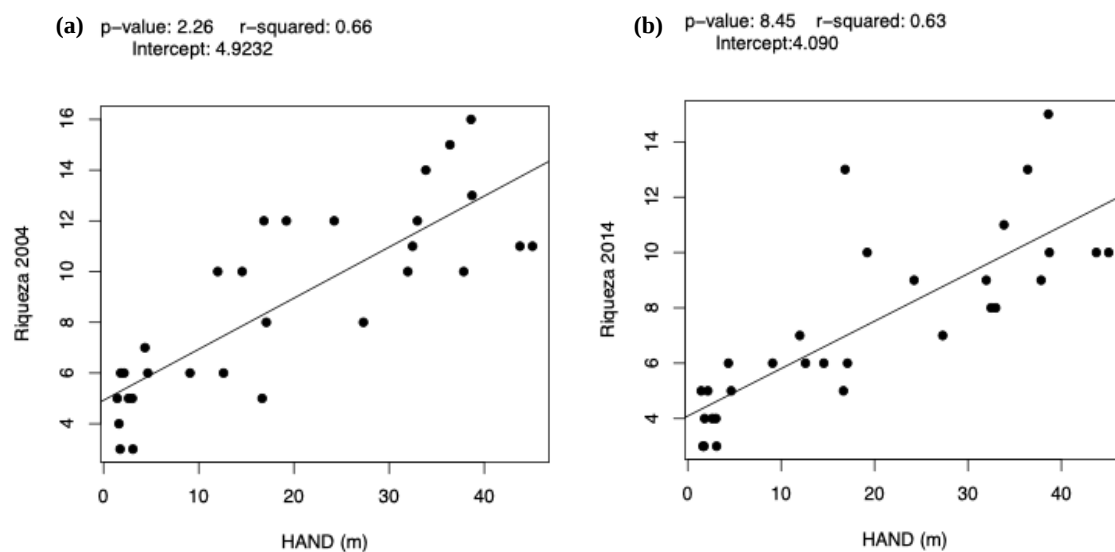


Figura 21- Correlações entre gradiente hidrológico (HAND) com a riqueza de espécies nas 30 parcelas em 2004 (a) e em 2014 (b). As retas mostram a tendência da relação.