



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ

CENTRO DE CIÊNCIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

TIAGO SOARES FEITOSA

**PLASTICIDADE DE FORMA DE CRESCIMENTO (ARBUSTO x LIANA),
RELAÇÕES ALOMÉTRICAS E PADRÕES DE ALOCAÇÃO DE BIOMASSA EM
UMA ESPÉCIE INVASORA**

FORTALEZA

2020

TIAGO SOARES FEITOSA

PLASTICIDADE DE FORMA DE CRESCIMENTO (ARBUSTO x LIANA),
RELAÇÕES ALOMÉTRICAS E PADRÕES DE ALOCAÇÃO DE BIOMASSA EM
UMA ESPÉCIE INVASORA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais

Orientador: Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa.

Coorientadora: Prof. Dra. Francisca Soares de Araújo.

FORTALEZA

2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

F336p Feitosa, Tiago Soares.

Plasticidade de forma de crescimento (arbusto x liana), Relações alométricas e padrões de alocação de biomassa em uma espécie invasora / Tiago Soares Feitosa. – 2020.
30 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2020.

Orientação: Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa.

Coorientação: Profa. Dra. Francisca Soares de Araújo.

1. Padrões de Alocação. 2. Alocação de Biomassa. 3. Alometria. 4. Espécie invasora. I.
Título.

CDD 577

TIAGO SOARES FEITOSA

PLASTICIDADE DE FORMA DE CRESCIMENTO (ARBUSTO x LIANA),
RELAÇÕES ALOMÉTRICAS E PADRÕES DE ALOCAÇÃO DE BIOMASSA EM
UMA ESPÉCIE INVASORA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovado em: ___/___/___

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Profa. Dra. Andréa Pereira Silveira
Universidade Estadual do Ceará (UECE)

Prof. Dr. Juliano Van Melis
Faculdade de Ciências da Saúde de São Paulo (FACIS)

AGRADECIMENTOS

À Deus, pelo dom da vida e pelas graças concedidas ao longo deste curso.

Aos meus pais Francisco e Lucineide, pelo suporte e apoio nos momentos mais difíceis.

Aos meus irmãos Lucas e Sara, pelos incentivos em todas as etapas de minha vida.

À minha namorada Talita Lopes e a todos amigos e primos que foram consolo e sustento neste árduo caminho.

À Capes, pelo apoio financeiro com a manutenção da bolsa de auxílio.

À Associação Caatinga, pelo apoio gerencial e logístico.

À Agência de Desenvolvimento do Estado do Ceará (Adece) e ao Sindicato das Indústrias Refinadoras de Cera de Carnaúba no Estado do Ceará (Sindicarnaúba), pelo apoio gerencial e financiamento desta pesquisa através do Projeto: “Embarking on classical biological weed control in Brazil? the rust fungus, *Maravalia cryptostegiae* versus *Cryptostegia madagascariensis*”.

À professora Dra. Francisca Soares de Araújo e ao professor Dr. Rafael Carvalho da Costa, pela excelente orientação e apoio de ambos na execução desta pesquisa.

Aos colegas de laboratório, pelas sugestões, ajuda nas viagens de campo e coleta de dados.

Aos Bolsistas de iniciação acadêmica Alan e Marisa, pela contribuição nos trabalhos de laboratório.

À Dra. Lilian Flores, pelas contribuições e auxílio nas viagens de campo.

Ao professor Dr. Waldir Mantovani, pelas valiosas contribuições.

Aos amigos de turma, por este caminho vivido juntos, compartilhando conhecimento, momentos difíceis e muitas alegrias.

Às pessoas envolvidas na execução desta pesquisa Diego, Antônio, Marcos, Mário, Nonato, por todo auxílio durante as viagens e trabalho de campo.

Ao Memorial da Carnaúba especialmente ao Afro Moura Negrão Júnior e Daysi de Miranda Rocha, pelo suporte nas viagens de campo, apoio logístico e por nos disponibilizar o espaço do memorial para a instalação do sítio de monitoramento em Jaguaruana.

RESUMO

Lianas invasoras podem afetar negativamente espécies nativas, através de danos mecânicos, competição por luz e espaço. O significado adaptativo desta forma de crescimento tem sido evidenciado através de estudos comparativos interespecíficos entre este grupo funcional e outras formas de crescimento coexistentes (árvores e arbustos). Por utilizar outras plantas como suporte mecânico, as lianas conseguem reduzir alocação de biomassa dos órgãos de sustentação, direcionando alocação dessa energia para expansão da área foliar, alongamento do caule e órgãos reprodutivos, além de possuírem menores custos na construção de caule e folhas. Porém, uma melhor compreensão acerca da capacidade de crescer como lianas em indivíduos que também são capazes de se autosustentar pode fornecer informações importantes acerca desta plasticidade de crescimento. Assim, buscamos compreender o significado adaptativo da plasticidade de crescimento em espécies invasoras verificando a hipótese de que a variação intraespecífica na forma de crescimento (arbusto para liana) é acompanhada de mudanças nos padrões de alocação de biomassa em diferentes órgãos, otimizando outras funções devido a menor demanda de suporte. Para isso, estudamos a espécie *Cryptostegia madagascariensis* Bojer Ex Decne uma invasora na região nordeste do Brasil que ocorre como arbustos isolados em áreas abertas e como lianas em situações de adensamento e disponibilidade de suporte. Foram coletados 15 indivíduos com suporte e 15 isolados em um sítio de monitoramento permanente no município de Jaguaruana-Ceará. Os indivíduos selecionados, foram medidos quanto à altura (H) e diâmetro basal (D). Foram separadas cinco folhas e três peças de caule para análises de área foliar (LA) e densidade da madeira (WD). As plantas coletadas foram fracionadas em amostras de caule, folhas e frutos e a biomassa de cada órgão foi pesada após a secagem. Com as folhas previamente selecionadas foram feitas medidas de LA, área foliar específica (SLA) e razão de área foliar (LAR). Não foram encontradas alterações nos padrões de alocação de caule e folha entre as formas de crescimento. Todavia, a relação entre fração de biomassa de frutos e biomassa aérea total (ABG) variou entre as formas, indivíduos isolados em menor tamanho apresentam maior biomassa de frutos do que aqueles utilizando suporte, essas diferenças desaparecem nos tamanhos maiores. WD, SLA e LAR também não

diferiram entre plantas com a forma de liana ou arbusto, indicando que os custos de produção desses órgãos não diferem entre as formas de crescimento. Por outro lado, os indivíduos com suporte (liana) obtiveram maiores H e AGB do que plantas isoladas de mesmo diâmetro. Tal resultado tem importantes implicações na competição intraespecífica por recursos e regulação intrapopulacional. Concluímos que os padrões de alocação intraespecíficos não acompanharam a variação na forma de crescimento. Contudo, os maiores tamanhos (altura e biomassa) alcançados na presença de suporte podem ser uma característica que contribui para o desempenho competitivo e sucesso de invasão.

Palavras-chave: Padrões de alocação. Alocação de Biomassa. Alometria. Espécie invasora.

ABSTRACT

Invasive lianas can negatively affect native species, through mechanical damage, competition for light and space. The adaptive significance of this growth form has been evidenced through interspecific comparative studies between this lianas and other growth forms (trees and shrubs). By using other plants as mechanical support, lianas are able to reduce the biomass allocation of the supporting organs, directing the allocation of this energy to expand the leaf area, lengthen the stem and produce more reproductive organs, in addition to having lower construction costs of stems and leaves. However, a better understanding of the ability to grow as lianas in individuals which are also able to support themselves can provide important information about this growth plasticity. Thus, we seek to understand the adaptive meaning of growth plasticity in invasive species by verifying the hypothesis that the intraspecific variation in the form of growth (shrub or liana) is accompanied by changes in the patterns of biomass allocation in different organs, optimizing other functions due to less demand for support. For this, we studied the species *Cryptostegia madagascariensis* Bojer Ex Decne, an invader in the northeast region of Brazil that occurs as isolated shrubs in open areas and as lianas when populations attain high densities with support availability. Fifteen individuals with support and 15 isolated were collected at a permanent monitoring site in the municipality of Jaguaruana, Ceará, Brazil. The selected individuals were measured for height (H) and basal diameter (D). Five leaves and three stem pieces were separated for analysis of leaf area (LA) and wood density (WD). The collected plants were fractionated in stem, leaves and fruits and the biomass of each fraction was weighed after drying. With the leaves previously collected, measurements of LA, specific leaf area (SLA) and leaf area ratio (LAR) were made. No changes were found in the patterns of biomass allocation of stem and leaf between growth forms. However, the relationship of fruit fraction to above ground biomass (ABG) varied between forms: isolated individuals in a smaller size have higher fruit biomass, but this difference was lost at larger sizes. WD, SLA and LAR also did not differ between liana and shrubs, indicating similar construction costs for these organs between growth forms. Despite these similarities, individuals with support (liana) showed higher H and AGB than isolated ones with the same basal diameter. This result indicates changes in the allometric relationships of H and AGB between supported and

isolated individuals, which may have implications for intraspecific competition for resources and intrapopulation regulation. We concluded that the intraspecific allocation patterns did not follow the variation in the form of growth. However, the larger sizes (height and biomass) achieved in the presence of support can be a characteristic that contributes to the competitive performance and invasion success.

Keywords: Allocation Patterns. Biomassa Allocation. Allometry. Invasive species.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	MATERIAL E MÉTODOS	15
2.1	Espécie estudada	15
2.2	Área de estudos	16
2.3	Procedimentos de campo	16
2.4	Procedimentos de laboratório e análises de dados	17
2.5	Análises estatísticas	18
3	RESULTADOS.....	20
4	DISCUSSÃO	25
5	CONCLUSÃO.....	28
	REFERÊNCIAS.....	29

1 INTRODUÇÃO

As lianas invasoras são uma importante ameaça à biodiversidade pois contam com adaptações típicas tanto de plantas invasoras bem sucedidas (MACK et al., 2010) quanto relativas ao sucesso do crescimento na forma de liana (LEICHT-YOUNG; PAVLOVIC, 2015). Essas adaptações são capazes de conferir maior desempenho de crescimento e sobrevivência, contribuindo para uma capacidade competitiva superior nas comunidades invadidas (HARRIS; GALLAGHER, 2011).

O significado adaptativo da forma de crescimento das lianas tem sido demonstrado através de estudos comparativos entre estas plantas e outras formas de crescimento coexistentes (árvores e arbustos). Por utilizar outras plantas como suporte mecânico, as lianas apresentam uma redução na alocação de biomassa para funções de sustentação, investindo essa energia “economizada” na alocação preferencial de biomassa para o alongamento do caule, expansão da área foliar e esforço reprodutivo (DARWIN, 1865; SCHNITZER; BONGERS; 2002; ICHIHASHI; TATENO, 2015). Além das diferenças na alocação proporcional de biomassa para cada tipo de órgão, as lianas possuem menores custos de construção de caules (menor densidade da madeira) e folhas (menos biomassa por área foliar) (PUTZ; 1983; OSUNKOYA et al., 2010; WYKA, et al., 2013), o que contribui para uma maior eficiência na realização das funções desses órgãos. Além disso, diferenças nos padrões de alocação indicam que lianas têm biomassa total maior que arbustos (KANEKO; HOMA, 2006). Essas adaptações permitem que as lianas explorem um espaço mais amplo que espécies capazes de se auto sustentar, uma vez que conseguem alcançar maiores níveis de biomassa (GERWING; FARIAS, 2000; WYKA et al., 2013) e altura (ICHIHASHI; TATENO, 2015) em diâmetros menores. Uma consequência dessas diferenças é que por conseguirem construir maiores áreas foliares e atingir maiores tamanhos com menor investimento de biomassa, as lianas podem ter maior eficiência de obtenção de recursos, o que possibilita uma vantagem competitiva.

Esse tipo de vantagem tem sido documentado em espécies de lianas invasoras no que diz respeito a estratégias de captura de luz e sua relação com alocação de biomassa (FRENCH et al., 2017a). De modo que, espécies invasoras podem apresentar maior biomassa e alterações nos padrões de alocação (SCHWEITZER; LARSON, 1999), sendo mais eficientes no uso de luz e apresentando

menores custos de construção foliar (OSUNKOYA et al., 2010). Essas vantagens contribuem para a capacidade de afetar negativamente árvores através de danos mecânicos, competição por luz, espaço e nutrientes (RICHARDS, 1952; CLARK; CLARK, 1990; SCHNITZER; KUZEE; BONGERS, 2005), reduzindo as taxas de recrutamento, regeneração, diversidade e crescimento de plantas suporte (CLARK; CLARK, 1990; SCHNITZER; CARSON, 2010; INGWELL et al., 2010).

As evidências sintetizadas acima, sobre o significado adaptativo da forma de crescimento das lianas nativas e invasoras, foram baseadas em estudos comparativos entre vegetais de diferentes espécies e formas de crescimento, demonstrando as soluções de linhagens de plantas trepadeiras para o problema de obter recursos em diferentes tipos de ambientes. Todavia, a compreensão de possíveis diferenças intraespecíficas podem fornecer informações importantes acerca do significado da adoção do hábito de crescimento de liana por espécies cujos indivíduos também são capazes de se autosustentar. Enquanto há uma quantidade razoável de estudos baseados em comparações interespecíficas, como revisado acima, poucos buscaram identificar se espécies com plasticidade na adoção de formas de crescimento apresentariam padrões semelhantes, se beneficiando da adoção da forma de crescimento de liana.

Uma maior plasticidade fenotípica em traços funcionais de espécies de plantas invasoras quando comparadas a nativas é um padrão recorrente que pode ter relação com o sucesso nos ecossistemas invadidos (FUNK, 2007; DAVIDSON; JENNIONS; NICOTRA, 2011). A plasticidade permitiria vantagens de aptidão em diferentes níveis de disponibilidade de recursos (SCHWEITZER; LARSON, 1999; CAI; POORTER; BONGERS, 2008). A expressão de diferentes formas de crescimento pode ser um tipo de plasticidade que conferiria aos indivíduos de plantas invasoras a capacidade de mudar seus padrões de alocação, proporcionando boa aptidão tanto em situações de adensamento da vegetação, nas quais a forma de liana seria expressa, quanto em áreas abertas, onde cresceriam como árvores ou arbustos autossustentantes (SPECTOR; PUTZ, 2006).

No entanto, os padrões de variação intraespecífica na forma de crescimento de árvores ou arbustos também capazes de crescer como lianas foi pouco explorada em estudos anteriores. A maioria dos trabalhos tratou da plasticidade de padrões de alocação entre lianas juvenis e adultas (SELAYA; ANTEN, 2008 e

trabalhos revisados em WYKA et al., 2013) ou entre plântulas utilizando ou não um suporte (SAKAI; SUZUKI, 1999). Esse tipo de estudo não deixa claro como a plasticidade de forma está relacionada a mudanças de alocação e investimento de biomassa em diferentes órgãos e como isso poderia afetar a eficiência de diferentes funções dessas plantas ao longo da ontogenia. Apenas dois estudos (SPECTOR; PUTZ, 2006; WYKA et al., 2019) incluíram plantas em fases mais maduras, e apenas um deles com uma espécie invasora. WYKA et al. (2019) encontraram que o efeito da presença de suportes sobre os padrões de alocação de biomassa de três espécies de lianas nativas foi dependente da espécie, com apenas uma espécie respondendo ao uso de suporte de forma similar aos padrões observados nas comparações entre árvores/arbustos vs lianas. No único estudo com uma espécie invasora, o suporte proporcionou uma maior altura às plantas com crescimento em forma de liana (SPECTOR; PUTZ, 2006). No entanto, este estudo não documentou diferenças nos padrões de alocação e custo de produção de diferentes órgãos, embora a ausência de diferença entre as formas arbórea e liana na densidade da madeira sugiram que não difiram entre formas de crescimento.

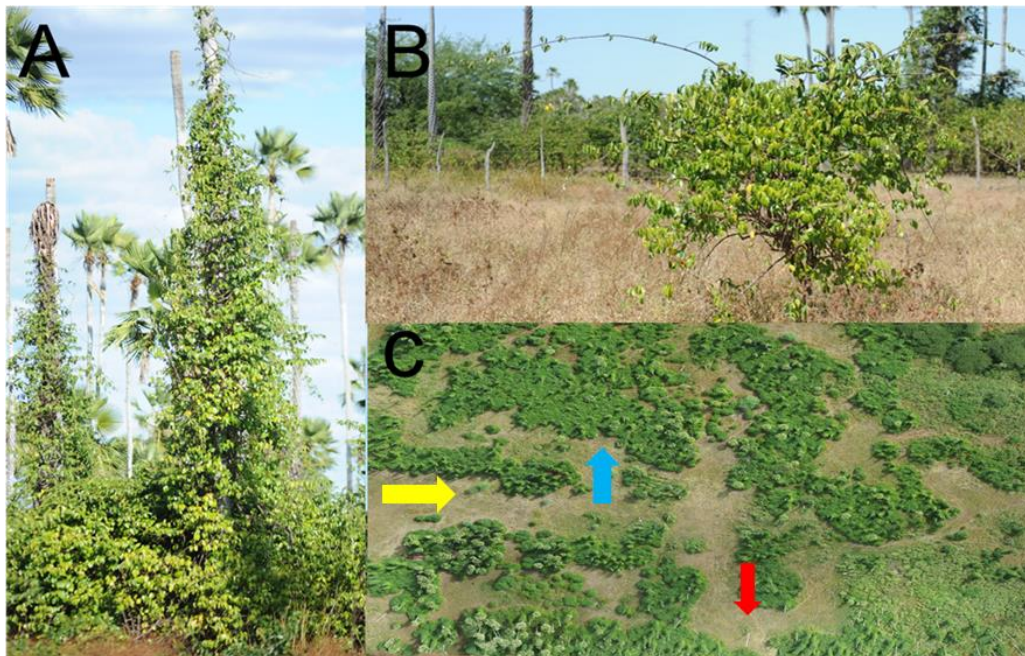
Neste estudo buscamos compreender o significado adaptativo da plasticidade de forma em espécies invasoras verificando a hipótese de que a variação intraespecífica de forma de crescimento (arbusto para liana) de plantas invasoras é acompanhada de mudanças nos padrões de alocação e investimento (custos de produção) de biomassa em diferentes órgãos no sentido de aumentar a eficiência de outras funções devido à menor demanda de suporte. Para isso, estudamos uma espécie invasora na região nordeste do Brasil que ocorre em pelo menos duas formas: arbustos isolados crescendo em áreas abertas e lianas em situações de adensamento com disponibilidade de suporte. Se a hipótese for correta, as plantas adotando a forma de liana reduzem a alocação relativa de biomassa para sustentação e os custos de construção de caules. Essa economia estaria relacionada ao aumento do investimento e de eficiência de outras funções como interceptação de luz, reprodução e ganho de altura fazendo com que haja maior alocação de biomassa para folhas e órgãos reprodutivos e menor custo de construção de folhas. Como consequência as plantas que assumem a forma de liana possuiriam maiores alturas e biomassa para um mesmo tamanho e maior eficiência de construção de área foliar.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Espécie estudada

Crypostostegia madagascariensis Bojer ex Decne (Apocynaceae), é um arbusto que comumente desenvolve a forma de crescimento de liana. É nativa da ilha de Madagascar e geralmente ocorre na parte ocidental, podendo ser encontrada também na região sudoeste (KLACKENBERG, 2001). É uma espécie invasora no Brasil e em outras regiões do mundo, ocorrendo em florestas secas, savanas, áreas perturbadas e principalmente próximas a rios ou regiões alagadas (KLACKENBERG, 2001; SILVA; BARRETO; PEREIRA, 2008). No domínio nativo, o período de floração geralmente vai de julho a maio, enquanto no Brasil ocorre principalmente em novembro e dezembro, podendo também ser vista durante todo o ano (KLACKENBERG, 2001; VIEIRA et al., 2004). De forma similar, a frutificação ocorre principalmente em janeiro e fevereiro, mas os frutos também, podem ser vistos ao longo de todo o ano (KLACKENBERG, 2001; VIEIRA et al., 2004). Contudo, na área de estudo (ver abaixo), o período de floração ocorre durante o período chuvoso entre os meses de janeiro e junho e o período de frutificação no final do período chuvoso no final de julho e período seco ocorre o amadurecimento e dispersão entre agosto e dezembro (observação do autor). O sucesso desta espécie invasora é comumente associado à plasticidade no crescimento, podendo crescer como arbusto em áreas abertas ou utilizar-se de outras espécies como suporte em situações de adensamento (Figura 1). Além disso, em ambientes com diferentes disponibilidades de luz, esta espécie pode apresentar alterações nos padrões alocação de biomassa e forma de crescimento (SOUSA et al., 2013; BRITO et al., 2015). A espécie também é capaz de tolerar ambientes salinos (SOUSA et al., 2013) e alagáveis, como várzeas de rios próximo aos estuários. A espécie provavelmente foi introduzida no Brasil com finalidades ornamentais, principalmente devido as flores lilás (SILVA et al., 2017). Sua ocorrência está associada principalmente a ocorrência da palmeira *Copernicia prunifera* (Miller) H. E. MOORE, Arecaceae (Figura 1), espécie nativa da região nordeste do Brasil com importante papel econômico (FIEC, 2019) e que é comumente utilizada como suporte sendo sombreada e levada a morte pela invasora (BRITO et al., 2015). De modo similar, outras espécies nativas também podem ser utilizadas como suporte, o que torna *C. madagascariensis* uma ameaça a biodiversidade das áreas invadidas (SILVA; BARRETO; PEREIRA, 2008).

Figura 1: A: *C. madagascariensis* crescendo como liana, escalando *C. prunifera*. B: indivíduo de *C. madagascariensis* na forma isolada, crescendo como arbusto. C: foto tirada com drone do sítio de monitoramento onde foram realizadas as coletas dos indivíduos, pode-se observar na imagem adensamentos da espécie invasora utilizando a Carnaúba como suporte (seta azul), indivíduos isolados (seta amarela) e Carnaúbas (seta vermelha).



Fonte: Elaborada pelo autor.

2.2 Área de estudos.

A pesquisa foi desenvolvida em um sítio de monitoramento permanente desta espécie invasora no âmbito do projeto “Controle Biológico da Unha-do-Diabo Para a Proteção e Resgate dos Carnaubais no Ceará” cujo objetivo é o controle biológico da espécie invasora (SEIER et al., 2019). O sítio fica localizado no interior do Estado do Ceará, no município de Jaguaruana (4° 49' 20.8" S e 37° 52' 5.3" W). O clima é tropical quente semiárido, com temperatura média mensal na faixa de 26 a 28° C. O período chuvoso ocorre entre os meses de janeiro a abril com precipitação média anual de 752.6 mm. A vegetação característica tem a carnaúba como espécie predominante e infestação de *C. madagascariensis* (observação pessoal) com solos aluviais, cambissolos (IPECE, 2006).

2.3 Procedimentos de campo.

Foram selecionados indivíduos uniformemente distribuídos em uma amplitude de diâmetros basais de 26,0 a 96,12 mm. Essa amplitude corresponde à

amplitude de tamanhos em que as plantas de *C. madagascariensis* foram previamente observadas utilizando outras plantas como suporte (unpublished data). Os indivíduos foram coletados destrutivamente com auxílio de motosserra. Foi removida toda a parte aérea de 15 indivíduos que utilizavam *C. prunifera* como suporte e 15 indivíduos isolados, sem suporte. Antes do corte, os indivíduos selecionados, foram identificados com etiquetas, medidos quanto à altura (H) e diâmetro basal (D).

Após a remoção, coletamos três amostras de caule da base de caules paralelos de indivíduos ramificados ou de segmentos consecutivos em plantas sem ramificações na base. Em seguida, coletamos cinco folhas totalmente desenvolvidas e sem sinais de danos causados por herbívoros ou patógenos (PEREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013) para medidas posteriores de área foliar (LA) e área foliar específica (SLA). As amostras de caules e folhas foram armazenadas em sacos herméticos umidificados em recipiente refrigerado e levadas ao laboratório (PEREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). O material restante de cada planta foi armazenado em sacos e transportado para o laboratório.

2.4 Procedimentos de laboratório e análises de dados.

No laboratório as plantas foram fracionadas em caule, folha e fruto para secagem e medidas de biomassa. As amostras de caule, folhas e frutos foram secas em estufa ventilada durante 72 horas em uma temperatura de 70°C (PEREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Após a secagem, a biomassa seca de cada órgão foi medida em balança de precisão de até três casas decimais para biomassa de folhas (B_{folha}) e frutos (B_{fruto}) e de até 2 casas decimais para caule (B_{caule}). A biomassa aérea total (AGB) de cada indivíduo foi definida pela soma das frações de biomassa de cada órgão (Tabela 1).

As cinco folhas previamente coletadas de cada indivíduo foram fotografadas com escala de referência mantendo os pecíolos e as imagens digitais foram utilizadas para o cálculo de LA utilizando o aplicativo Easy Leaf Area Free (EASLON; BLOOM, 2014). Em seguida, cada folha foi secada conforme descrito acima e sua massa seca foi medida. Determinamos a área foliar específica (SLA, tabela 1) de cada folha como a razão entre LA e massa foliar. O valor médio de SLA das cinco folhas coletadas de cada planta foi adotado como descritor de SLA por

indivíduo. Por fim, foi calculada a área foliar total ($AGB_{folha} \times SLA$, tabela 1) e a razão de área foliar (LA_{total}/AGB , $cm^2 g^{-1}$) para cada indivíduo (SELAYA; ANTEN, 2008; PEREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

Para determinação da densidade da madeira, extraímos, por secção transversal, uma peça de 1,0 cm de espessura em cada uma das três amostras de caule coletadas no campo. A casca de cada peça foi removida e em seguida foram colocadas em água destilada até atingirem a saturação, verificada em pesagens sequenciais. O tempo necessário para atingir a saturação variou de sete a 19 dias. Após a saturação, medimos a massa saturada e o volume (V , cm^3) utilizando Béquer com água destilada e balança de precisão de três casas decimais (TRUGILHO et al., 1990). Após as pesagens, as peças de caule foram colocadas para secar em estufa ventilada por um período de 72 horas a $70^\circ C$ (PEREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013) e medidas quanto a massa seca em balança de precisão após a secagem. Calculamos a densidade da madeira (WD) através da divisão de massa seca por V (TRUGILHO et al., 1990). Utilizamos a média das amostras de caule de cada indivíduo como estimativa individual de WD .

2.5 Análises estatísticas

Cada planta coletada foi adotada como unidade amostral para todas as análises. Para testar se há diferenças entre as formas de crescimento nos padrões relativos de alocação de biomassa de cada órgão utilizamos ANCOVA. Foram adotadas AGB (covariável) e forma (planta isolada vs. planta com suporte) como variáveis explanatórias e a proporção de AGB destinada a cada órgão (biomassa de cada órgão/ AGB) como variável resposta. Realizamos ANCOVAs separadas para caule, folha e fruto.

Para testar diferenças entre as formas de crescimento nos custos de produção de caules e folhas, utilizamos as medidas WD e SLA como descritores, respectivamente. As diferenças foram verificadas através de t comparando as médias de cada variável entre formas de crescimento de indivíduos isolados e com suporte.

Para verificar se a plasticidade permite que os indivíduos expressando a forma de liana alcancem maiores AGB e H para um dado diâmetro, testamos diferenças nas alterações alométricas dessas variáveis entre as formas através de ANCOVA. Nesses modelos, consideramos AGB ou H como variáveis resposta, forma

de crescimento como variável explanatória categórica e D como co variável explanatória.

Por fim, para verificar se a diferença de formas proporcionava uma maior eficiência de construção de área foliar nas plantas que adotaram a forma de liana, utilizamos LAR como variável resposta e testamos diferenças entre formas através de ANCOVA adotando como variáveis explanatórias as formas de crescimento e AGB (co variável).

Todas as variáveis contínuas utilizadas nas ANCOVAs foram transformadas (\log_{10}) a fim de linearizar e homogenizar as variâncias da relação entre as variáveis resposta e explanatória. Em alguns casos, excluimos da análise não mais do que dois pontos discrepantes (“outliers”) para garantir a qualidade do ajuste dos modelos. O procedimento de ajuste consistiu na simplificação dos modelos completos através da remoção dos termos não significantes até obter o modelo final (CRAWLEY, 2007). Nas ANCOVAs a rejeição da hipótese nula de igualdade de interceptos e inclinações ($p < 0.05$) foi considerada como evidência das alterações alométricas e nos padrões de alocação de biomassa e eficiência entre as formas com suporte e isoladas. As variáveis que foram utilizadas no estudo estão indicadas na Tabela 1.

Tabela 1. Descrição, abreviações e unidades de medida das variáveis utilizadas nas análises estatísticas para padrões de alocação de biomassa, custos de construção, relações alométricas e eficiência de construção de área foliar em *C. madagascariensis* Legenda: NA= não se aplica.

Variáveis	Definição	Unidade de medida
Forma de crescimento	Indivíduos com suporte ou indivíduos isolados.	NA
AGB	Biomassa área total. $AGB = B_{caule} + B_{folha} + B_{fruto}$.	Quilograma (kg)
%Caule	Alocação relativa para caule. B_{caule}/AGB	NA

Continua...

Tabela 1 (Conclusão). Descrição, abreviações e unidades de medida das variáveis utilizadas nas análises estatísticas para padrões de alocação de biomassa, custos de construção, relações alométricas e eficiência de construção de área foliar em *C. madagascariensis* Legenda: NA= não se aplica.

Variáveis	Definição	Unidade de medida
%Folha	Alocação relativa para folha. B_{folha}/AGB	NA
%Fruto	Alocação relativa para fruto. B_{fruto}/AGB	NA
LA	Área foliar	cm ²
WD	Densidade da madeira. WD= massa/v	G cm ⁻³
SLA	Área foliar específica. SLA= LA/massa foliar	Cm ² g ⁻¹
LAR	Eficiência de construção de área foliar. LAR= LA _{total} /AGB	Cm ² g ⁻¹
H	Altura da folha mais alta medida em relação ao solo	Metro (m)
D	Diâmetro basal medido a uma altura de 0.2 m do solo	Milimetro (mm)

Fonte: elaborada pelo autor.

3 RESULTADOS

A alocação relativa de biomassa para o caule não diferiu entre as formas de crescimento (Tabela 2, 3). Além disso, a inclinação comum calculada não foi diferente de zero, indicando que a proporção de biomassa aérea alocada para o caule não varia conforme o tamanho das plantas (Tabela 2). Estimamos uma alocação média de 82 % (dp=0.06385582) da biomassa aérea para a fração caule, independentemente da forma de crescimento. Também não houve diferenças entre formas de crescimento nos padrões de alocação para folhas pois apresentaram

inclinações e interceptos semelhantes (Tabela 2, 3). Diferente de %Caule, as frações de biomassa foliar apresentaram relação significativa e inversa com AGB (Tabela 2).

Tabela 2. Significância dos efeitos incluídos nas análises de covariância dos modelos com interação, sem interação e simplificado entre as frações de biomassa de caule (%caule), folha(%folha), fruto (%fruto) x Biomassa aérea total (AGB) e forma entre indivíduos com suporte e isolados de *C. madagascariensis*. O efeito “inclinação” indica a significância da interação entre AGB e forma. O efeito “interceptos” mostra a significância da variável forma quando a interação AGB x forma foi excluída do modelo. “Inclinação” comum indica a significância para este efeito no modelo sem interação.

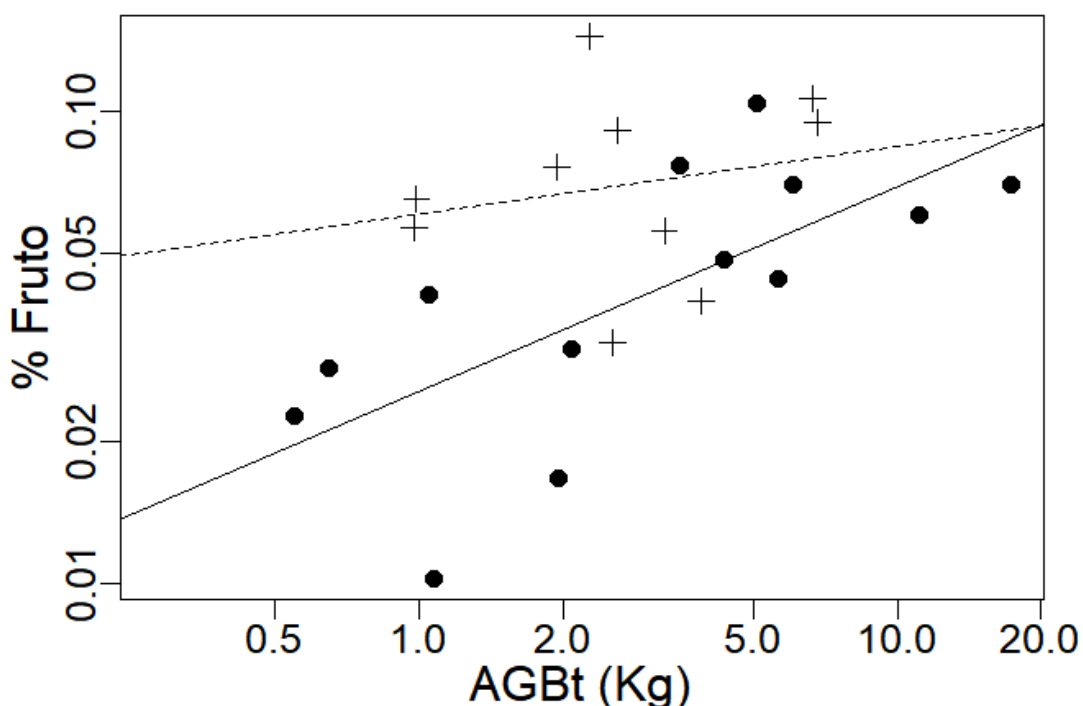
Resposta	Parâmetro	gl	F	P
%Caule	Inclinação (interação)	1-25	2.3629	0.1368
	Interceptos (forma)	1-27	0.2358	0.6312
	Inclinação comum	1-27	0.6582	0.4243
%Folha	Inclinação (interação)	1-26	0.1501	0.701551
	Interceptos (forma)	1-27	1.5595	0.222463
	Inclinação comum	1-28	10.181	0.003486
%Fruto	Inclinação (interação)	1-21	1.4287	0.24530
	Interceptos (forma)	1-20	7.8700	0.010927
	Inclinação comum	1-20	9.2941	0.006341

Fonte: Elaborada pelo autor.

Por outro lado, as frações de fruto apresentaram diferenças entre formas nas relações com AGB (Tabela 2, 3). Embora ambas as formas tenham apresentado aumento de %Fruto com o incremento de AGB, diferiram nas inclinações e interceptos dessas relações (Tabela 2) de modo que indivíduos isolados tenham apresentado maiores frações de fruto nos menores valores de AGB (Figura 2). Essa diferença desaparece à medida em maiores tamanhos (Figura 2).

Os custos para construção de folhas e caule não diferiram entre indivíduos com suporte e isolados, pois não houve diferenças em SLA ($t=0.7985$; $P=0.4357$) e WD ($t=1.87$ e $P=0.07$) entre as duas formas de crescimento (SLA: $\bar{x}_{iso}=0.0078 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ $sd=0.0009 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ $\bar{x}_{sup}=0.0082 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ $sd=0.0018 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$; WD: $\bar{x}_{iso}=0.45 \text{ g cm}^{-3}$ $sd=0.018 \text{ g cm}^{-3}$; $\bar{x}_{sup}=0.44 \text{ g cm}^{-3}$ $sd=0.017 \text{ g cm}^{-3}$).

Figura 2. Diferenças na alocação relativa de biomassa aérea (AGB) para frutos (%frutos) entre indivíduos com suporte e isolados de *C. madagascariensis*, onde o símbolo de cruz e a linha pontilhada indicam as plantas isoladas ($\log_{10}(\%Fruto_{isoladas})= A+B*\log_{10}(AGB)$), o símbolo de pontos e linha contínua se referem aos os indivíduos com suporte ($\log_{10}(\%Fruto_{suporte})= A+B*\log_{10}(AGB)$).



Fonte: elaborada pelo autor.

Tabela 3. Resultados do teste de significância e qualidade do ajuste dos modelos finais obtidos após a exclusão de efeitos não significantes nas análises de covariância relativos à alocação relativa para caule (%caule), folha (%folha) e fruto (%fruto) em indivíduos com suporte e isolados de *C. madagascariensis*. São indicados na tabela os graus de liberdade (Gl), valor do teste F, P e coeficiente de determinação (R^2) do modelo final.

Resposta	Modelo final	gl	F	P	R^2
%Caule	%Caule=AGB	1-27	0.6582	0.4243	-
%Folha	%Folha= AGB + forma	1-28	10.18	0.003486	0.2405
%Fruto	%Fruto= AGB + forma	2-20	8.582	0.002037	0.408

Fonte: Elaborada pelo autor.

Diferentemente dos padrões relativos de alocação de biomassa, houve diferenças entre as formas nas relações alométricas de H e AGB com D (Tabela 4, 5). Embora as formas de crescimento não tenham diferido nas taxas de incremento de H e AGB com D, os interceptos dessas relações diferiram entre as formas de modo que os indivíduos com suporte sempre apresentaram maiores alturas (Figura 3A) e biomassas (Figura 3B) em comparação a indivíduos isolados.

Tabela 4. Significância dos efeitos incluídos nas análises de covariância dos modelos com interação, sem interação e simplificado entre biomassa seca total (AGB), altura (H), x D e forma em indivíduos com suporte e isolados de *C. madagascariensis*. O efeito “inclinação” indica a significância da interação entre AGB e forma e H e forma. O efeito “interceptos” mostra a significância da variável forma quando a interação AGB x forma ou H e forma foram excluídas do modelo. “Inclinação” comum indica a significância para este efeito no modelo sem interação.

Resposta	Parâmetro	gl	F	P
AGB	Inclinação (Interação)	1-24	0.4946	0.4887
	Interceptos (forma)	1-25	53.503	0.00156x10 ⁻⁴
	Inclinação comum	1-25	359.749	0.002353x10 ⁻¹³
H	Inclinação (Interação)	1-26	0.4575	0.5048
	Interceptos (forma)	1-26	340.2674	2x10 ^{-16*}
	Inclinação comum	1-26	2.4684	0.1282

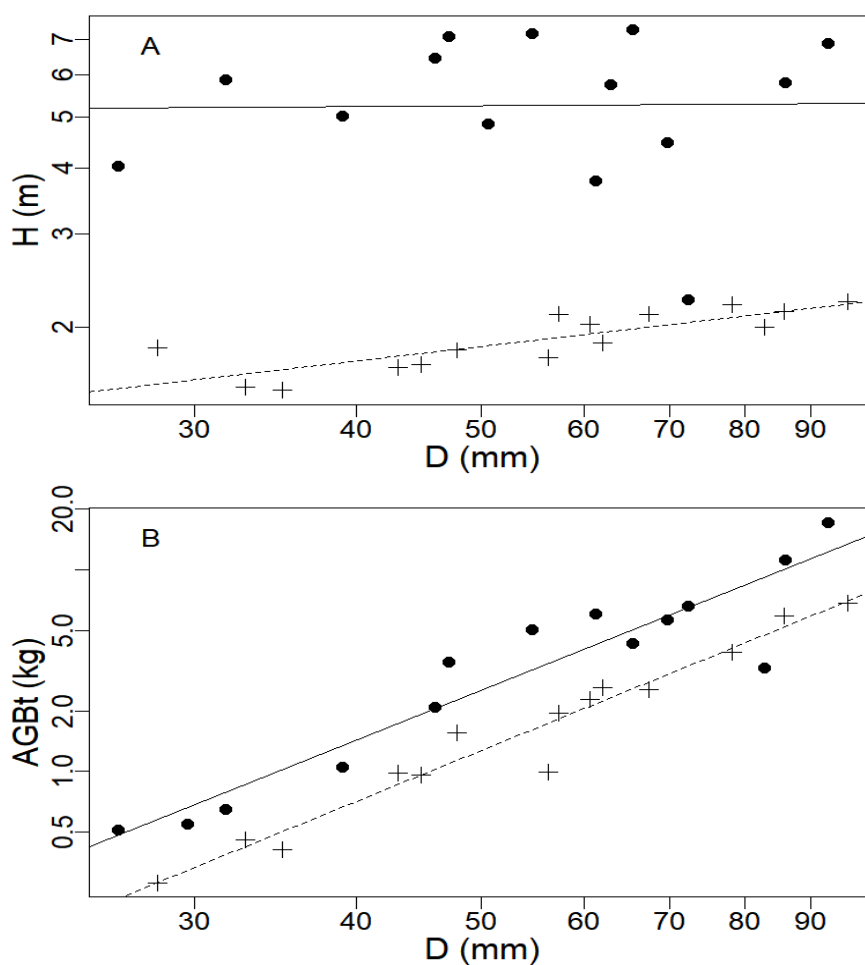
Fonte: Elaborada pelo autor.

Tabela 5. Resultados do teste de significância e qualidade do ajuste dos modelos finais obtidos após a exclusão de efeitos não significantes nas análises de covariância relativos às alterações alométricas de biomassa seca total (AGB), altura (H) em indivíduos com suporte e isolados de *C. madagascariensis*. Indicando os graus de liberdade (gl), valor do teste F, P e coeficiente de determinação (R^2) do modelo final

Resposta	Modelo final	gl	F	P	R^2
AGB	AGB= D + forma	2-25	206.6	0.002836x10 ⁻¹³	0.9384
H	H=D + forma	2-26	171.4	0.00165x10 ⁻¹²	0.9241

Fonte: Elaborada pelo autor.

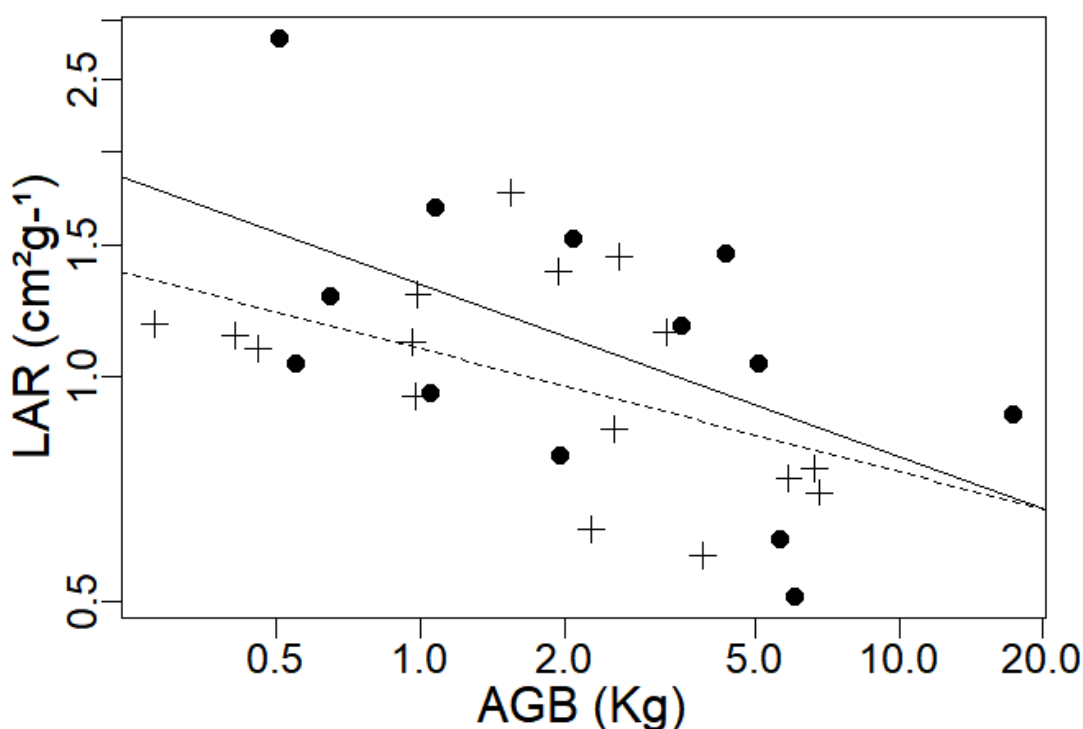
Figura 3. Diferenças entre formas de crescimento de *C. madagascariensis* na alometria da altura e biomassa. A: relação alométrica de altura (H) x diâmetro basal (D); B: relação alométrica da biomassa aérea (AGB) x diâmetro (D). Os pontos de cada forma e as inclinações da reta são referentes ao modelo final de ambas análises de relação alométrica, onde, os pontos pretos e a linha contínua representam indivíduos com suporte ($\log_{10}(H_{\text{suporte}})=A+B*\log_{10}(D)$ e $\log_{10}(AGB_{\text{suporte}})=A+B*\log_{10}(D)$), já os pontos em formato de cruz e a linha pontilhada representam os indivíduos isolados ($\log_{10}(H_{\text{isolada}})=A+B*\log_{10}(D)$ e $\log_{10}(AGB_{\text{isolada}})=A+B*\log_{10}(D)$).



Fonte: elaborada pelo autor.

O uso do suporte não alterou a eficiência de construção de área foliar pois não houve diferenças entre formas de crescimento nas inclinações e interceptos das relações entre LAR e AGB (ANCOVA, inclinação: $F=0.2804$, $gl= 1-25$, $P=0.601124$; intercepto: $F=1.4829$, $gl= 1-26$, $P=0.23426$). O modelo final ($F(1,27) = 9.173$, $R^2=0.22$, $P=0.005$) manteve inclinação e intercepto comuns para as duas formas de crescimento, com LAR diminuindo com AGB (Figura 4).

Figura 4. Variação de LAR em relação a AGB em indivíduos com suporte e isolados de *C. madagascariensis*, onde a inclinação é comum para ambas as formas de crescimento, de modo que, LAR diminui com o incremento de AGB. Os pontos pretos e a linha contínua representam indivíduos com suporte ($\log_{10}(LAR_{\text{suporte}}) = A+B \cdot \log_{10}(AGB)$), já os pontos em formato de cruz e a linha pontilhada representam os indivíduos isolados ($\log_{10}(LAR_{\text{isoladas}}) = A+B \cdot \log_{10}(AGB)$).



Fonte: elaborada pelo autor.

4 DISCUSSÃO

Diferente da hipótese inicial deste estudo, encontramos que a variação intraespecífica na forma de crescimento não parece estar relacionada com plasticidade na alocação de biomassa para diferentes órgãos aéreos, investimentos específicos em cada órgão, tampouco com eficiência de construção de área foliar.

Esse achado tanto diferiu das expectativas deste estudo quanto do que foi observado em estudos de variação interespecíficos anteriores (SELAYA; ANTEN, 2008; WYKA et al., 2019).

Crescer como liana poderia ainda possibilitar um crescimento mais rápido do que na forma isolada autossustentante através de alterações no custo de construção foliar e na eficiência construção de área foliar como encontrado por Cai et al. (2007) comparando estratégias de crescimento entre árvores e lianas do mesmo gênero. Porém, indivíduos com suporte e isolados apresentaram semelhanças nos custos de construção de folha e na eficiência de construção de área foliar. Todavia, encontramos que indivíduos que se comportam como lianas têm influência positiva do suporte conseguindo atingir maiores alturas e tamanho (AGB), o que tem implicações relevantes como discutido a seguir.

Lianas são capazes de minimizar o espessamento do caule e alocar recursos para folhas (ICHIHASHI; TATENO, 2015). A capacidade de crescer como uma liana não conferiu mudanças na alocação relativa de caule em indivíduos desta espécie invasora, além disso, a variação na forma de crescimento observada não ocorre devido a alterações em propriedades mecânicas do caule. De forma similar, a pimenta brasileira (*Schinus terebinthifolius*) uma planta invasora em salinas na Flórida/USA, apresenta propriedade biomecânica parecida, sendo capaz assumir diferentes formas de crescimento em diferentes situações de adensamento sem alterar propriedades biomecânicas (SPECTOR; PUTZ, 2006). Indicando que a manutenção dos padrões de alocação de biomassa pode ser restrição genética de *C. madagascariensis* fazendo com que em ambas as formas de crescimento, os padrões de alocação de biomassa e o investimento em diferentes funções seja mantido, não havendo um aumento na eficiência ou no investimento em outras funções devido a mudança na forma de crescimento.

Kaneko e Homa (2006) em estudo comparativo com arbustos e liana congêneres não encontraram diferenças na alocação relativa para folha entre as formas estudadas. Porém, *C. madagascariensis* em um experimento controlado com diferentes gradientes de luz foi capaz alterar os padrões de alocação para folha (BRITO et al., 2015) e traços foliares como LA, SLA e LAR. Tais alterações são comuns em ambientes sombreados e proporcionam maior eficiência na captura de luz nesse tipo de ambiente (ZHENG et al., 2009; BRITO et al., 2015). Em comparação

com árvores, lianas que dependem de luz, têm maiores frações de folha e a competição por este recurso é favorecida pela grande construção de área foliar e maior alocação para folhas (CAI et al., 2007). Contudo, em ambientes com maiores ofertas de luz, SLA e LAR tendem a diminuir, uma vez que lianas usam sua plasticidade para investir mais em órgãos que capturam recursos limitantes principalmente luz, água e nutrientes (YUAN et al., 2016). Portanto, as similaridades nos padrões de alocação relativa para folhas, construção de folhas e LAR em ambas as formas, encontrados aqui, também podem ter relação com o tipo de ambiente onde os indivíduos coletados neste estudo cresceram, onde a luz não era, aparentemente, um recurso limitante.

Ao contrário das expectativas, indivíduos isolados alocaram mais recursos para fração de frutos do que indivíduos com suporte (FIGURA 2), nesse sentido apresentam também menores frações de folha, uma vez que em ambas as formas o investimento relativo em caule é equivalente. Mesmo com menor alocação para frutos, indivíduos com suporte têm maior biomassa por diâmetro, isso faz com que em indivíduos maiores, as frações de fruto sejam semelhantes em ambas as formas. Em comparação com arbustos, lianas apresentam maior investimento em órgãos reprodutivos em função da grande produção de biomassa (KANEKO; HOMA, 2006).

Por outro lado, as alterações alométricas observadas entre as formas de crescimento são coerentes com os resultados encontrados em outros estudos, onde indivíduos utilizando suporte também apresentaram maiores níveis de AGB e altura (SAKAI; SUZUKI, 1999; KANEKO, HOMA, 2006; WYKA et al., 2019). Atingir maiores níveis de altura e tamanho pode possibilitar que lianas sejam mais competitivas, podendo explorar espaços mais amplos e alcançar o dossel em ambientes sombreados (GERWING; FARIAS, 2000; WYKA et al., 2019). Se comportar como liana pode fornecer a esta espécie invasora a capacidade de explorar melhor a luz em situações de adensamento intrapopulacional em áreas invadidas e com disponibilidade de suporte, permitindo aos indivíduos com suporte atinjam maiores níveis de H e AGB (Figura 3). Permitindo também que escapem da competição intraespecífica e efeitos dependentes de densidade, como encontrado por Leicht-Young; Latimer e Silander (2011) onde lianas invasoras e nativas do gênero *Celastrus* tiveram maior crescimento em altura, maior capacidade de busca por suporte e luz, além de menores taxas de mortalidade em situações de adensamento populacional.

Assim, mudanças nas relações alométricas podem possibilitar que *C. madagascariensis* seja uma competidora eficiente neste tipo de ambiente, com distúrbios antrópicos, disponibilidade de suporte e ausência de inimigos naturais.

5 CONCLUSÃO

Podemos concluir que os padrões de alocação intraespecíficos não acompanharam a variação na forma de crescimento de modo semelhante ao que acontece em comparações interespecíficas entre lianas e árvore/arbustos. Desse modo, é provável que a otimização em outras funções não tenha ocorrido porque o investimento relativo em caule de indivíduos com suporte foi semelhante aos isolados. A manutenção de propriedades mecânicas do caule, indicam uma restrição genética e conseqüentemente indivíduos crescendo como lianas apresentam padrões de alocação para caule, folha e fruto similares a indivíduos isolados, não havendo otimização nas outras funções. Todavia, a variação na forma de crescimento faz com que indivíduos crescendo como lianas atinjam maiores tamanhos em altura e biomassa, o que é relevante para aliviar a competição intraespecífica e regulação dependente de densidade, realçando o potencial invasor desta espécie.

Por outro lado, a capacidade de alterar traços foliares em diferentes ofertas de luz como encontrado em BRITO et al. (2015), pode indicar que esta espécie altere os padrões de alocação para caule, folha e fruto em situações onde a luz é um recurso fortemente limitante. Estudos nesta perspectiva podem auxiliar numa melhor compreensão da plasticidade em espécies invasoras.

REFERÊNCIAS

- BRITO, Selma Freire. et al. Influence of light on the initial growth of invasive *Cryptostegia madagascariensis* Bojer in the Brazilian semiarid region. **Acta Sci. Biol. Sci.** v.37, n. 3, p. 385–392, 2015.
- CAI, Zhi-Quan. et al. Seedling growth strategies in *Bauhinia* species: comparing lianas and trees. **Annals of Botany**, v. 100, n. 4, p. 831-838, 2007.
- CAI, Zhi-Quan. et al. Effects of light and nutrients on seedlings of tropical *Bauhinia* lianas and trees. **Tree physiology**, v. 28, n. 8, p. 1277-1285, 2008.
- CLARK, David B; CLARK, Deborah A. Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 6, n. 3, p. 321–331, 1990.
- CRAWLEY, M. J. **The R book**. Sussex, UK: John Wiley & Sons (2007).
- DAVIDSON, Amy Michelle; JENNIONS, Michael; NICOTRA, Adrienne B. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. **Ecology letters**, v. 14, n. 4, p. 419-431, 2011.
- DARWIN, Charles. **On the movements and habits of climbing plants**. London: Longman, Green, Longman, Roberts & Green and Williams & Norgate.1865.
- EASLON, Hsien Ming; BLOOM, Arnold J. Easy Leaf Area: Automated digital image analysis for rapid and accurate measurement of leaf area. **Applications in plant sciences**, v. 2, n. 7, p. 1400033, 2014.
- FERREIRA DE SOUSA, Rodrigo et al. Etnoecologia e etnobotânica da palmeira carnaúba no semiárido brasileiro. **Cerne**, v. 21, n. 4, p. 587-594, 2015.
- FIEC. **Setorial em comex - cera de carnaúba**. Fortaleza, 2019.
- FUNK, Jennifer L; VITOUSEK, Peter M. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. **Nature**, v. 446, n. 7139, p. 1079-1081, 2007.
- FRENCH, Kris. et al. Invasive alien lianas have similar allometry to native lianas in temperate forests. **Biological invasions**, v. 19, n. 3, p. 1029-1037, 2017a.
- FRENCH, Kris. et al. Facilitation, competition and parasitic facilitation amongst invasive and native liana seedlings and a native tree seedling. **Neobiota**, v. 36, p. 17-38, 2017b.
- GERWING, Jeffery John; FARIAS, Damiao Lopes. Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of total aboveground biomass for an eastern Amazonian forest. **Journal of Tropical Ecology** v.16, p. 327–335, 2000.

HARRIS, Carla J; GALLAGHER, Rachel. Vines and Lianas. In *Encyclopedia Of Biological Invasions* (Simberloff, D. and Rejmanek, M., eds). **University of California Press**, p.608-684, 2011.

ICHIHASHI, Ryuji; TATENO, Masaki. Biomass allocation and long-term growth patterns of temperate lianas in comparison with trees. **New Phytologist**, v. 207, n. 3, p. 604-612, 2015.

IPECE. Perfil básico municipal. Fortaleza: **IPECE**, p. 5-10, 2006.

INGWELL, Laura L. et al. The impact of lianas on 10 years of tree growth and mortality on barro colorado island, panama. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 4, p. 879-887, 2010.

KANEKO Yohei; HOMMA Kosuke. Differences in the allocation patterns between liana and shrub *Hydrangea* species. **Plant Species Biology** v. 21, p. 147–153, 2006.
KLACKENBERG, Jens. Revision of the genus *Cryptostegia* R. Br. (Apocynaceae, Periplocoideae). **Adansonia**, v. 3, n. 23, p. 205-218, 2001.

KEANE, Ryan M; CRAWLEY, Michael J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. **Trends in ecology & evolution**, v. 17, n. 4, p. 164-170, 2002.

LEICHT-YOUNG, Stacey A; LATIMER, Andrew M; SILANDER JR, John. A. Lianas escape self-thinning: experimental evidence of positive density dependence in temperate lianas *Celastrus orbiculatus* and *C. scandens*. **Perspectives in plant ecology, evolution and systematics**, v. 13, n. 3, p. 163-172, 2011.

LEICHT-YOUNG, Stacey A; PAVLOVIC, Noel B. Lianas as invasive species in North America. **Ecology of lianas**, p. 427-442, 2015.

MACK, Richard N. et al. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. **Ecol appl** v. 10, n. 3, p.689–710, 2000.

OSUNKOYA, Olusegun O. et al. Leaf trait co-ordination in relation to construction cost, carbon gain and resource-use efficiency in exotic invasive and native woody vine species. **Annals of Botany**, v. 106, n. 2, p. 371-380, 2010.

PEREZ-HARGUINDEGUY, Natalia. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Aust. J. Bot**, v. 64, n. 8, p. 715-716, 2013.

PUTZ, Francis E. Liana biomass and leaf area of a tierra firme forest in the Rio Negro Basin, Venezuela. **Biotropica**, v. 15, n. 3, p. 185-189, 1983.

RICHARDS, Paul Westmacott. The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge: **Cambridge University Press**. 1952.

SAKAI Atsushi; SUZUKI Wajirou. Effect of support on the growth of a woody vine, *Wisteria floribunda* DC. (Leguminosae). **Journal of Forest Research** v. 4, n. 2, p. 183–186, 1999.

SELAYA, N. Galia; ANTEN, Niels PR. Differences in biomass allocation, light interception and mechanical stability between lianas and trees in early secondary tropical forest. **Functional Ecology**, v. 22, n. 1, p. 30-39, 2008.

SOUSA, Luan Alencar. et al. Crescimento da fito invasora *Cryptostegia madagascariensis* submetida a estresse salino. **Recife: I CONICBIO, II CONABIO, VI SIMCBIO**, v. 2, p. 11, 2013.

SEIER, Marion K. et al. Embarking on classical biological weed control in Brazil: the rust fungus *Maravalia cryptostegiae* versus *Cryptostegia madagascariensis*. In: **XV International Symposium on Biological Control of Weeds**, Engelberg, Switzerland, v.15, p, 71-73, 2019.

SILVA, Janaina L; BARRETO, Robert W; PEREIRA, Olinto L. *Pseudocercospora cryptostegiae-madagascariensis* sp. nov. On *Cryptostegia madagascariensis*, an exotic vine involved in major biological invasions in northeast Brazil. **Mycopathologia**, v. 166, n. 2, p. 87-91, 2008.

SILVA, Maria Lucia Mauricio. et al. Aspectos reprodutivos e potencial de emergência de plântulas de *Cryptostegia madagascariensis* Bojer ex Decne. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 4, p. 1297-1309, 2017.

SCHNITZER, Stefan A; BONGERS, Frans. The ecology of lianas and their role in forests. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 17, n. 5, p. 223-230, 2002.

SCHNITZER, Stefan A. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. **The American Naturalist**, v. 166, n. 2, p. 262-276, 2005.

SCHNITZER, Stefan A; CARSON, Walter P. Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. **ECOLOGY LETTERS**, v. 13, n. 7, p. 849-857, 2010.

SPECTOR, Tova, PUTZ, Francis E. Biomechanical plasticity facilitates invasion of maritime forests in the southern USA by Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*). **Biological Invasions**, v. 8, n. 2, p. 255-260, 2006.

SCHWEITZER, Jennifer A; LARSON, Katherine C. Greater morphological plasticity of exotic honeysuckle species may make them better invaders than native species. **Journal of the Torrey Botanical Society**, v. 126, n. 1, p. 15-23, 1999.

TRUGILHO, Paulo Fernando. et al. Comparação de métodos de determinação da densidade básica em madeira. **Acta amazônica**, v. 20, n. 1, p. 307-319, 1990.

VIEIRA, Milene Faria. et al. Biologia reprodutiva de *cryptostegia madagascariensis bojer ex decne.* (periplocoideae, apocynaceae), espécie ornamental e exótica no Brasil. **Bragantia** v. 63, n. 3, p. 325-334, 2004.

WYKA, TOMASZ P. et al. Phenotypic correlates of the lianescent growth form: a review. **Annals of Botany**, v. 112, n. 9, p. 1667-1681, 2013.

WYKA, TOMASZ P. et al. Species-specific responses of growth and biomass distribution to trellis availability in three temperate lianas. **Trees**, v. 33, n. 3, p. 921-932, 2019.

Yuan, Chun-ming. et al. Phenotypic plasticity of lianas in response to altered light environment. **Ecological research**, v. 31, n. 3, p. 375-384, 2016.

Zheng, Yu-Long. et al. Growth, biomass allocation, morphology, and photosynthesis of invasive *Eupatorium adenophorum* and its native congeners grown at four irradiances. **Plant Ecology**, v. 203, n. 2, p. 263-271, 2009.