



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS
CURSO DOUTORADO

ELLEN CRISTINA DANTAS DE CARVALHO

A ARQUITETURA HIDRÁULICA EXPLICA A OCORRÊNCIA E A ABUNDÂNCIA DE
LIANAS EM AMBIENTES SEMIÁRIDOS?

FORTALEZA

2014

ELLEN CRISTINA DANTAS DE CARVALHO

A ARQUITETURA HIDRÁULICA EXPLICA A OCORRÊNCIA E A ABUNDÂNCIA DE
LIANAS EM AMBIENTES SEMIÁRIDOS?

Tese submetida à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais.

Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais

Orientadora: Profa. Dra. Francisca Soares de Araújo

Coorientadores: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins
– Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira – UNICAMP

FORTALEZA

2014

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca de Ciências e Tecnologia

-
- C322a Carvalho, Ellen Cristina Dantas de.
A arquitetura hidráulica explica a ocorrência e a abundância de lianas em ambientes semiáridos? / Ellen Cristina Dantas de Carvalho. – 2014.
74 f. : il., enc. ; 30 cm.
- Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2014.
Área de Concentração: Ecologia e Recursos Naturais.
Orientação: Profa. Dra. Francisca Soares de Araújo.
Coorientação: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins.
Coorientação: Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira
1. Xilema. 2. Plantas - Resistência. 3. Região semiárida. I. Título.

ELLEN CRISTINA DANTAS DE CARVALHO

A ARQUITETURA HIDRÁULICA EXPLICA A OCORRÊNCIA E A ABUNDÂNCIA DE
LIANAS EM AMBIENTES SEMIÁRIDOS?

Tese submetida à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Avaliado em ____/____/____.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Francisca Soares de Araújo (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará – UFC
Departamento de Biologia

Prof. Dr. Everardo Valadares Sá Barreto Sampaio (Membro externo)
Prof. Titular – Departamento de Energia Nuclear
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Profa. Dra. Jullyana Cristina Magalhães Silva Moura Sobczak (Membro externo)
Profa. Adjunta – Instituto de Desenvolvimento Rural
Universidade da Integração Internacional da Lusofonia Afro-Brasileira – UniLAB

Profa. Dra. Eunice Maia de Andrade (Membro interno)
Profa. Associada – Departamento de Engenharia Agrícola/UFC

Prof. Dr. Sebastião Medeiros Filho (Membro interno)
Prof. Associado – Departamento de Fitotecnia/UFC

*À minha família, por acreditar e apoiar
nas minhas escolhas, na realização dos
meus sonhos... E por trabalharem muito
para que eu pudesse realizá-los.*

Dedico

À minha avó, mãe e amiga Muleca,

Ofereço

In Memoriam

*Do meu avô, pai e padrinho, Evaldo Amorim...
que sempre apressado demais, partiu antes que
eu pudesse dizer adeus!!!*

AGRADECIMENTOS

O desenvolvimento e a conclusão deste trabalho não teriam sido possíveis sem a colaboração de várias pessoas!

Agradeço à Deus pelo dom da vida.

À Universidade Federal do Ceará (UFC) e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, pelo curso de qualidade e pela infraestrutura que permitiu a realização deste trabalho;

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da UFC, pelas disciplinas ministradas;

Aos secretários do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da UFC, Paulo Emerson, Rondinelley Chagas, Ednete Jucá e Jéssica Oliveira pelos serviços de apoio prestados aos alunos;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de doutorado e da taxa de bancada;

Aos gestores da Reserva Natural Serra das Almas, por permitir a realização das coletas de dados no interior da Reserva e pelo apoio logístico. Aos funcionários da Reserva, pelo auxílio prestativo e pela amizade (Ronaldo, Átila, Renato e Marcos);

A minha orientadora, Dra. Francisca Soares Araújo, por todo o apoio durante o desenvolvimento da pesquisa. Sou grata, principalmente, por me fazer pensar além desta pesquisa e por me incluir em outros projetos, indispensáveis à minha formação ao longo desses cinco anos;

Aos meus coorientadores, os Drs. Fernando Martins, Rafael Oliveira e Arlete Aparecida, contribuíram com ideias e discussão dos resultados ao longo do desenvolvimento da pesquisa;

Ao técnico em laboratório, Robson de Jesus Mendes, por todos os ensinamentos, principalmente sobre as técnicas em anatomia vegetal. Pela sua dedicação e estímulo ao longo de toda a jornada no Laboratório de Morfologia e Anatomia Vegetal;

Aos membros da banca, os doutores Everardo Sampaio, Sebastião Medeiros, Eunice Andrade e Jullyana Sobczak, pela disponibilidade e pelas sugestões e críticas que só acrescentaram qualidade ao meu trabalho;

Aos colegas do Laboratório de Fitogeografia, Bruno Menezes, Fabiann Lucena, Camila Domingues, Clemir Candeia e Fernanda Kelly, pela amizade, pela ajuda nos trabalhos no campo;

Em especial, agradeço a Bruno Cruz, pela paciência, companheirismo e dedicação ao longo desses anos, pelas discussões e trocas produtivas de ideias. E a Lílian Flores, pela amizade e companheirismo, pela paciência e convivência diária.

Aos auxiliares de campo, Sr. Aureliano, Adriano e Paulo Filho, pelo apoio na coleta de dados e pelos ensinamentos populares, essenciais ao conhecimento científico e muitas vezes poucos valorizados;

Por fim, agradeço imensamente a minha família que me apoiou durante todo o curso, nos momentos de alegria e de desânimo. Agradeço aos meus avós, Florizé e Evaldo Amorim, por todo o suporte financeiro e emocional! Agradeço aos meus pais, Fleuriza e Herivelto Carvalho, pela paciência e amor dedicados! Aos meus irmãos, Hewerton e Alisson, pelo encorajamento e carinho em todos os momentos em que pensei desistir!

A todos vocês, o meu muito obrigada!

RESUMO GERAL

O sucesso de lianas em florestas tropicais sazonalmente secas é explicado por uma vantagem competitiva em relação às demais formas de crescimento. Lianas possuem sistema hidráulico eficiente, com vasos largos e compridos, e raízes profundas que conseguem absorver água das camadas mais profundas do solo, garantindo a fixação de carbono e a manutenção de altas taxas de crescimento durante o período seco. Em ambientes semiáridos, a ocorrência e a abundância de lianas são menores, podendo ser considerado o extremo seco de distribuição dessa forma de crescimento. Nós acreditamos que o sistema hidráulico eficiente de lianas é bastante vulnerável a cavitação induzida por seca em ambientes áridos e semiáridos, o que diminuiria a capacidade competitiva. Entretanto, evidências empíricas que suportem essa ideia são marcadamente escassas. Nosso principal objetivo foi analisar se as características morfofisiológicas do sistema hidráulico, a dinâmica foliar e as relações hídricas foliares podem explicar a ocorrência e a abundância de lianas em ambientes semiáridos. No capítulo 1, analisamos a arquitetura hidráulica do xilema ao longo do contínuo raiz-caule-ramos de três lianas congêneres que ocorrem com abundâncias contrastantes em duas áreas semiáridas com diferenças nas características estruturais dos solos e no déficit de pressão de vapor do ar (VPD_{ar}). Mensuramos a densidade da madeira (DM), área da secção transversal ocupada por parênquima (A_P), fibras (A_F) e vasos (A_V), densidade de vasos (N), diâmetro médio (d) e máximo ($d_{máx}$) dos vasos, diâmetro das pontoações das paredes dos vasos (d_{pit}), densidade de pontoações (N_{pit}), diâmetro hidráulico (Dh) e condutividade hidráulica potencial (Kp) em ramos, caule e raiz. Evidenciamos que as lianas apresentaram duas zonas de segurança hidráulica, uma nas raízes e outra nos ramos, diferindo do usualmente descrito para árvores cuja segurança hidráulica é crescente das raízes aos ramos. Nossos resultados indicaram que a diminuição da Kp e o aumento da segurança hidráulica nos ramos e raízes demonstraram haver convergência funcional entre as três espécies. No capítulo 2, comparamos a profundidade do sistema radicular, a dinâmica foliar, o potencial hídrico foliar sazonal (Ψ_{leaf}) e a resistência à cavitação (P_{50}) entre as espécies, principais características que são utilizadas para explicar o padrão de distribuição e abundância de lianas. Os nossos resultados são contrastantes com o comumente descrito para lianas. Em síntese, evidenciamos que, todas as espécies, apresentaram raízes superficiais, alta variação no potencial hídrico foliar na madrugada ($\Psi_{predawn}$) entre os períodos chuvosos e seco, deciduidade foliar em resposta ao estresse hídrico do solo e ao VPD_{ar} e maior resistência à seca (P_{50}). A maior resistência à cavitação e a deciduidade foliar aumentam a resistência à seca nas lianas, porém limitam a fixação de carbono ao período chuvoso. Uma vez que suas raízes são superficiais, e a deciduidade foliar impede o ganho de carbono e o crescimento durante o período seco, principal vantagem competitiva em relação às árvores em outros ambientes sazonais, a abundância de lianas deve ser menor.

Palavras-chave: xilema, densidade da madeira, condutividade hidráulica potencial, resistência à seca, deciduidade foliar, vulnerabilidade à cavitação.

ABSTRACT

The success of lianas in seasonally dry tropical forests is explained by a competitive advantage over other growth forms. Lianas have efficient hydraulic system, with wide and long vessels, and deep roots that can absorb water from the deeper layers of the soil, ensuring carbon fixation and maintenance of high growth rates during the dry season. In semiarid environments, the occurrence and abundance of lianas are smaller and can be considered the dry extreme distribution of this growth form. We believe the efficient hydraulic system of lianas is quite vulnerable to cavitation induced-drought in arid and semiarid environments, which would decrease the competitiveness. However, empirical evidence to support this idea are remarkably scarce. Our main goal was to analyze if the physical and physiological characteristics of the hydraulic system, leaf dynamics and leaf water relations, may explain the occurrence and abundance of lianas in semiarid environments. In Chapter 1, we analyzed the hydraulic architecture of xylem along the continuum root-stem-branches three congener's lianas occurring with contrasting abundances in two semiarid areas with differences in the structural characteristics of the soil and vapor pressure deficit of the air (VPD_{air}). We measured the wood density (WD), the cross-sectional area occupied by parenchyma (A_P), fiber (A_F) and vessels (A_V), vessel density (N), average vessel diameter (d) and maximum (d_{max}), pit diameter in the vessel walls (d_{pit}), pits density (N_{pit}), the hydraulic diameter (Dh) and potentially hydraulic conductivity (Kp) in branches, stems and roots. We show that lianas presented two hydraulic safety zones, one in the roots and the other in the branches, different from usually described for trees with a hydraulic safety is growing from the roots to the branches. Our results indicated that the decrease in Kp and an increase in the safety of the hydraulic branches and roots demonstrated a functional convergence of the three species. In Chapter 2, we compared root system depth, leaf dynamics, seasonal leaf water potential (Ψ_{leaf}), and cavitation resistance (P_{50}) between species, key features that are used to explain the pattern of distribution and abundance of lianas. Our results are contrasting with the commonly described for lianas. In summary, we observed that all species had shallow roots, high variation in leaf water potential at dawn ($\Psi_{predawn}$) between the rainy and dry seasons, leaf deciduousness in response to soil water stress and VPD_{air} and greater drought resistance (P_{50}). The greatest resistance to cavitation and leaf deciduousness increase resistance to drought in lianas, but limit carbon fixation to the rainy season. Once your roots are shallow, and leaf deciduousness prevents carbon gain and growth during the dry season, the main competitive advantage over other trees in seasonal environments, the abundance of lianas should be less.

Keywords: xylem, wood density, potential hydraulic conductivity, drought resistance, leaf fall, vulnerability to cavitation.

LISTA DE FIGURAS

pág.

Introdução geral

Figura 1. Localização da área de estudo, Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra das Almas, entre os estados do Ceará e Piauí, semiárido do Brasil. À direita, a distribuição dos tipos de vegetação que a reserva abrange. O trabalho foi desenvolvido nas vegetações de Caatinga e Carrasco. (*Figura cedida por Vasconcelos et al. (2010)*)..... 17

Figura 2. Diagramas climáticos de Walter e Lieth [a] Média histórica entre os anos de 1963-2013 para a área de *caatinga* e [b] Média histórica entre os anos de 2000-2012 para a área de *carrasco* presentes na RPPN Serra das Almas, estado do Ceará, Nordeste do Brasil. **Fonte:** FUNCEME, Posto Ibiapaba: Savana Espinhosa Seca “*caatinga*”; e Estação Meteorológica da Reserva, Buriti dos Montes: Arbustaria Seca Densa “*carrasco*”. Ambiente R, pacote climatol (R Development Core Team 2010)..... 18

Capítulo 1. Arquitetura hidráulica de lianas sob clima semiárido: eficiência ou segurança?

Figura 1. Distribuição de frequências dos vasos em cada classe diamétrica no ramo (a), caule (b) e raiz (c). Porcentagem de condutividade hidráulica potencial (K_p) por classe diamétrica no ramo (d), caule (e) e raiz (f) das espécies *Fridericia caudigera*, *Fridericia dispar* e *Fridericia chica*..... 34

Figura 2. Pontoações das paredes dos vasos no gênero *Fridericia*. *Fridericia caudigera* encontrada na *caatinga*: (a) ramo, (d) caule, e (g) raiz; *Fridericia dispar* encontrada no *carrasco*: (b) ramo, (e) caule, e (h) raiz; e *Fridericia chica* também encontrada no *carrasco*: (c) ramo, (f) caule, e (i) raiz. Setas pretas indicam áreas de variação cambial em cada espécie. Barras de escala = 5 μm 35

Figura 3. Relações entre condutividade hidráulica potencial (K_p) e medidas dos vasos. (a) diâmetro hidráulico (D_h); (b) densidade dos vasos (N); e (c) área da secção transversal ocupada por vasos para *Fridericia caudigera*, *Fridericia dispar* e *Fridericia chica*. São apresentadas regressões polinomiais, correlação de Spearman (ρ) e níveis de significância $P < 0,01$ (**) e $P < 0.001$ (***)...... 37

Figura 4. Relações entre a densidade da madeira e os tecidos anatômicos que compõem o xilema em *Fridericia caudigera*, *Fridericia dispar*, e *Fridericia chica*. (a) Área da secção transversal ocupada por vasos, (b) Área da secção transversal ocupada por fibras (c) Área da secção transversal ocupada por parênquima. São apresentadas regressões lineares, correlação de Pearson (r) e níveis de significância: $P < 0.05$ (*), $P < 0.01$ (**), e não significativo (ns)..... 37

Figura 5. Variações cambiais (Crescimento secundário anômalo) em lianas do gênero *Fridericia*. (a) *Fridericia caudigera* encontrada na *caatinga*; (b) *Fridericia dispar* e (c) *Fridericia chica* encontradas no *carrasco*. Setas brancas indicam áreas de variação cambial em cada espécie. Barras de escala = 200 μm 38

Capítulo 2. Por que a abundância de lianas é baixa em ambientes semiáridos?

- Figura 1.** Disponibilidade de água para planta (mm) no [a] Leptosol entre 0-30 cm de profundidade; e [b] Arenosol em três profundidades: 0-50; 50-100; 100-150 cm, em relação à precipitação mensal (mm) de cada sítio de estudo..... 58
- Figura 2.** Sistemas subterrâneos de [a] *Fridericia caudigera* que ocorre no sítio com Leptosol; [b] *Fridericia dispar* e [c] *Fridericia chica* que coocorrem sob Arenosol..... 59
- Figura 3.** Valores médios mensais de cobertura de copa (% , n=10), VPD do ar (kPa) e Precipitação mensal total (mm), de Junho de 2011 até Maio de 2013. [a] *Fridericia caudigera* que ocorre no sítio com Leptosol; e [b] *F. dispar* e *F. chica* que coocorrem no sítio com Arenosol..... 60
- Figura 4.** Padrões diários de potencial hídrico foliar (Ψ_{leaf} , a, b, c) e condutância estomática (g, c, d, e) em relação ao déficit de pressão de vapor do ar (VPD_{ar}) durante o período chuvoso de 2012, para três espécies congêneres de lianas. *Fridericia caudigera* que ocorre no Leptosol e *F. dispar* e *F. chica* que coocorrem no Arenosol..... 61
- Figura 5.** Potencial hídrico foliar [a] durante a madrugada ($\Psi_{predawn}$) e [b] ao meio dia (Ψ_{midday}) nos períodos chuvoso e seco. No gráfico [a], letras distintas demonstram diferenças significativas no $\Psi_{predawn}$ entre os períodos chuvoso e seco para cada espécie ($p < 0.05$). No gráfico [b], letras distintas demonstram diferenças significativas no Ψ_{midday} entre os períodos chuvoso e seco para cada espécie ($p < 0.05$)..... 62
- Figura 6.** Curvas de vulnerabilidade à cavitação induzidas por seca em lianas do gênero *Fridericia*: *F. caudigera* que ocorre na vegetação de *caatinga*, no Leptosol; *F. dispar* e *F. chica* que coocorrem na vegetação de *carrasco*, no Arenosol. Cada ponto representa uma medida e a perda de condutividade hidráulica em porcentagem (PLC) foi plotada em função do potencial hídrico foliar. As linhas verticais indicam o potencial hídrico em que ocorreu a perda de 50% de condutividade hidráulica (P_{50})..... 64

LISTA DE TABELAS

	pág.
<i>Capítulo 1.</i> Arquitetura hidráulica de lianas sob clima semiárido: eficiência ou segurança?	
Tabela 1. Características do xilema de lianas congêneres ocorrentes em ambiente semiárido. DM = densidade da madeira, A _P = área de secção transversal ocupada por parênquima (%), A _F = área de secção transversal ocupada por fibras (%), A _V = área de secção transversal ocupada por vasos (%), d = diâmetro médio do vaso, d _{máx} = diâmetro máximo, N = densidade de vasos por mm ² , K _p = condutividade hidráulica potencial, d _{pit} = diâmetro das pontoações, N _{pit} = densidade das pontoações (os valores são médios ± desvio padrão).....	32
<i>Capítulo 2.</i> Por que a abundância de lianas é baixa em ambientes semiáridos?	
Tabela 1. Parâmetros químicos mensurados de alíquotas de solo em diferentes profundidades no Leptosol e no Arenosol da Reserva Natural Serra das Almas, Ceará, Brasil. MO: Matéria orgânica; N: Nitrogênio; P: Fósforo; Al ³⁺ : Alumínio.....	52

LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

Abreviatura e Símbolos	Unidade	Descrição
DM	g.cm^{-3}	Densidade da madeira
A_P	%	Área da secção transversal ocupada por parênquima
A_F	%	Área da secção transversal ocupada por fibras
A_V	%	Área da secção transversal ocupada por vasos
N	mm^2	Densidade de vasos
$d_{\text{máx}}$	μm	Diâmetro máximo dos vasos
d	μm	Diâmetro médio dos vasos
Dh	μm	Diâmetro hidráulico dos vasos
d_{pit}	μm	Diâmetro das pontoações das paredes dos vasos
N_{pit}	mm^2	Densidade das pontoações nas paredes dos vasos
Kp	$\text{Kg m MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$	Condutividade hidráulica potencial
ρ_w	kg m^{-3}	Densidade da água
η	Pa.s	Viscosidade da água
VPD_{ar}	kPa	Déficit de pressão de vapor do ar
g_s	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Condutância estomática
Ψ_{leaf}	MPa	Potencial hídrico foliar
Ψ_{predawn}	MPa	Potencial hídrico foliar na madrugada
Ψ_{midday}	MPa	Potencial hídrico foliar ao meio dia
K_{ramo}	$\text{mg mm kPa}^{-1} \text{s}^{-1}$	Condutividade hidráulica do ramo
K_{inicial}	$\text{mg mm kPa}^{-1} \text{s}^{-1}$	Condutividade hidráulica inicial
$K_{\text{máxima}}$	$\text{mg mm kPa}^{-1} \text{s}^{-1}$	Condutividade hidráulica máxima
PLC	%	Perda de condutividade hidráulica
P_{50}	%	Perda de 50% de condutividade hidráulica
$\Psi_{\text{mínimo}}$	MPa	Potencial hídrico mínimo
θ	$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$	Umidade do solo
PAW	mm	Água do solo disponível para planta
VWC_{meas}	mm	Quantidade de água mensurada em um dado dia
VWC_{min}	mm	Menor valor de quantidade de água registrado ao longo do período de estudo
VWC	$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$	Conteúdo de água do solo
$e_s(T_{\text{max}})$	kPa	Pressão de vapor de saturação atmosférica máxima
$e_s(T_{\text{med}})$	kPa	Pressão de vapor de saturação atmosférica média
$e_s(T_{\text{min}})$	kPa	Pressão de vapor de saturação atmosférica mínima
e_s	kPa	Pressão de vapor de saturação atmosférica
e_a	kPa	Pressão de vapor de saturação atmosférica atual
UR_{med}	%	Umidade relativa do ar média

SUMÁRIO

	pág.
Introdução geral	12
Capítulo 1. Arquitetura hidráulica de lianas sob clima semiárido: eficiência ou segurança?	25
<i>Introdução</i>	26
<i>Materiais e Métodos</i>	28
<i>Resultados</i>	31
<i>Discussão</i>	39
<i>Conclusões</i>	42
<i>Referências</i>	42
Capítulo 2. Por que a abundância de lianas é baixa em ambientes semiáridos?	45
<i>Introdução</i>	48
<i>Materiais e Métodos</i>	50
<i>Resultados</i>	57
<i>Discussão</i>	64
<i>Referências</i>	68
Considerações finais	72

Introdução geral

Compreender os padrões de distribuição e abundância dos organismos em escalas global, regional e local, além dos mecanismos responsáveis por tais padrões, continua sendo um dos principais objetivos da Ecologia (Whittaker et al. 2001; Engelbrecht et al. 2007; Schnitzer & Bongers 2011; Stein et al. 2014). Na região tropical, a precipitação anual e a sazonalidade são os fatores que mais influenciam a distribuição de espécies vegetais (Gentry 1995; Clinebell et al. 1995; Antonelli & Sanmartín 2011). A maioria dos organismos aumenta em abundância com o aumento da precipitação média anual e a diminuição da sazonalidade (Mittelbach et al. 2007). Curiosamente, as trepadeiras lenhosas (lianas) apresentam padrão de distribuição e abundância inverso aos demais grupos de plantas. Schnitzer (2005), utilizando um conjunto de dados que incluiu 66 florestas tropicais, demonstrou que as lianas aumentam em abundância com a diminuição da precipitação média anual e o aumento da sazonalidade.

A explicação mecanicista para o padrão de distribuição e abundância de lianas consiste na presença de um sistema hidráulico eficiente e raízes profundas, que acessam estoques de águas profundas do solo e garantem altas produções fotossintéticas e taxas de crescimento, principalmente durante o período seco (Schnitzer 2005; Zhu & Cao 2009; Johnson et al. 2013). Essas características proporcionam uma vantagem competitiva das lianas em relação às demais formas de crescimento (Cai et al. 2009; Schnitzer & Bongers 2011). De acordo com Schnitzer (2005), o benefício de manter altas taxas de crescimento durante o período seco, permite às lianas aumentar em abundância em florestas sazonais quando comparadas às florestas assazonais, uma vez que essa vantagem competitiva seria ausente.

As lianas são componentes importantes de florestas tropicais (Gerwing 2004; Wright et al. 2004) que adicionam complexidade arquitetural (DeWalt & Chave 2004), e representam cerca de 25% das espécies de plantas lenhosas (Schnitzer & Bongers 2002; Schnitzer 2005). Elas apresentam crescimento em altura dependente da sustentação mecânica fornecida por árvores para atingir o dossel da floresta (Putz & Windsor 1987; Schnitzer & Bongers 2002) e, por essa razão, investem o mínimo na produção de tecidos de sustentação. Quando comparadas às árvores, as lianas possuem caules estreitos, rápido crescimento em altura, alta produção de folhas e

sistemas radiculares profundos (Ewers & Fisher 1991; Condom et al. 1992; Schnitzer 2005). Essas características favorecem a absorção de água e nutrientes do solo e o ganho de carbono pela fotossíntese, aumentando sua capacidade competitiva em relação às demais formas de crescimento (Condom et al. 1992; Zhu & Cao 2009).

Embora as lianas sejam uma importante forma de crescimento em florestas tropicais, pouca atenção tem recebido em ambientes áridos e semiáridos (Putz & Windsor 1987; Schnitzer 2005; Masrahi 2013). Teoricamente, a abundância de lianas é baixa nas florestas que ocorrem nesses ambientes (Schnitzer 2005). Entretanto, mesmo com todo conjunto de evidências fornecido por Schnitzer (2005) que permite testar hipóteses acerca da relação entre características morfofisiológicas e a abundância de lianas (ver Cai et al. 2009; Zhu e Cao 2009; van der Sande et al. 2013; Johnson et al. 2013), estudos utilizando esse tipo de abordagem para ambientes áridos e semiáridos ainda são escassos. Principalmente, estudos que analisem a resistência à seca em lianas e os possíveis mecanismos que limitam a sua ocorrência e abundância nesses ambientes.

Em ambientes semiáridos, a disponibilidade de água no solo é o maior fator limitante ao crescimento de plantas, distribuição e abundância de espécies e funcionamento dos ecossistemas (Reynolds et al. 2004; Engelbrecht et al. 2007; McDowell et al. 2008; Poorter & Markesteijn 2008; Comita & Engelbrecht 2009). De acordo com Chaves et al. (2002), a disponibilidade de água é considerada um fator seletivo de espécies em ambientes sazonalmente secos por afetar processos fisiológicos e ecológicos, como o transporte de água e as trocas gasosas. Assim, a ocorrência e o estabelecimento de uma espécie em ambientes áridos e semiáridos dependem das suas adaptações à seca (Poorter & Markesteijn 2008).

A resistência à seca é a capacidade que os indivíduos possuem de sobreviver à dessecação durante o período seco, minimizando suas taxas de crescimento e o *fitness* (Engelbrecht & Kursar 2003). As estratégias para lidar com a dessecação ao longo do período seco são de tolerância e evitação (Markesteijn & Poorter 2009). A tolerância à seca consiste na manutenção do funcionamento da planta durante o período seco, mantendo a condutividade hidráulica, resistência do xilema à cavitação, manutenção das trocas gasosas, e sobrevivência celular em baixos conteúdos de água e potencial hídrico foliar (Tyree et al. 2003). Por outro lado, a evitação à seca ocorre pelo aumento à acessibilidade de água profunda, pelo desenvolvimento de sistemas radiculares profundos (Slot & Poorter 2007) e/ou pelo aumento na conservação da água, como

por exemplo, a deciduidade foliar ao longo do período de déficit hídrico (Borchert 1994). Assim, as estratégias de resistência à seca são diferenciadas por meio de características morfológicas, fisiológicas e ecológicas de cada espécie (Markesteijn & Poorter 2009).

A arquitetura hidráulica consiste no conjunto de parênquima, fibras e elementos de vasos ou traqueídes, que conduz água através do contínuo solo-planta-atmosfera de forma passiva, movida pela diferença de potencial hídrico entre o solo e a atmosfera (Hacke & Sperry 2001). A eficiência da condutividade hidráulica do xilema é inversamente relacionada à resistência à cavitação (Baas et al. 2004; McCulloh & Sperry 2005; Sperry et al. 2008). A eficiência hidráulica é expressa pela condutividade específica (K_s , em $\text{mg mm kPa}^{-1} \text{s}^{-1}$). Enquanto a segurança consiste na resistência do sistema hidráulico ao embolismo, expressado pelo potencial hídrico (em MPa) em que ocorre 50% de perda de condutividade hidráulica, denominado P_{50} (Tyree et al. 1994).

A arquitetura hidráulica de lianas é bastante peculiar e apresenta características estruturais ligadas ao hábito escalador (Carlquist 2001). As variações cambiais representam uma característica anatômica chave para lianas (Carlquist 2001; Pace et al. 2009). Ao longo do crescimento secundário do xilema, o câmbio apresenta descontinuidades em sua atividade, produzindo um tecido que mistura porções com paredes celulares mais delgadas e porções com paredes celulares mais espessas (Pace et al. 2009). Essa atividade anômala do câmbio é responsável pelo aumento da flexibilidade do caule em lianas (Rowe et al. 2004; Isnard & Silk 2009), necessário para que o caule possa torcer sem danificar o xilema (Carlquist 2001).

Ao longo de sua história evolutiva, as lianas diminuíram os tecidos de suporte e aumentaram os tecidos de condutividade e armazenamento de água e nutrientes (Angyalossy et al. 2012). Assim, no xilema de lianas, é comum a presença de vasos longos largos, grandes quantidades de parênquima e pequenas proporções de fibras longas (Carlquist 1985; Brandes & Barros 2008; Angyalossy et al. 2012; Carlquist 2012). Além disso, lianas possuem caules estreitos, o que proporciona uma área de xilema muito menor do que as árvores que lhes dão suporte (Ewers & Fisher 1991). De acordo com Carlquist (1985), Ewers et al. (1990) e Lima et al. (2010), as lianas compensam essa reduzida área de xilema produzindo vasos longos e largos, o que comumente gera alta eficiência no transporte de água (Gutiérrez et al. 2009; Jiménez-Castillo & Lisk 2013). Essas características aumentam a eficiência hidráulica e a flexibilidade do caule,

diminuem os riscos de danos mecânicos e aceleram a recuperação de danos no sistema condutor (Brandes & Barros 2008).

A alta eficiência hidráulica em lianas gera um sistema hidráulico muito vulnerável à cavitação (Ewers et al. 1990; Zhu & Cao 2009; van der Sande et al. 2013). Lianas são extremamente sensíveis ao estresse hídrico do solo e, portanto, pouco resistentes à seca (Clearwater & Clark 2003; Andrade et al. 2005; Johnson et al. 2013). Assim, em ambientes semiáridos, o sistema vascular eficiente e pouco resistente à seca de lianas (van der Sande et al. 2013; Johnson et al. 2013), que é beneficiado em solos com alguma disponibilidade hídrica, pode tornar-se altamente vulnerável à cavitação devido ao estresse hídrico sazonal do solo, o que poderia aumentar a mortalidade e diminuir a abundância de lianas.

Se a abundância de lianas é determinada por ajustes entre as características morfofisiológicas e o ambiente, podemos esperar que variações na disponibilidade de recursos entre ambientes gerem diferenças significativas entre espécies congêneres (maior proximidade filogenética). Nesta tese, estudamos a arquitetura hidráulica, as relações hídricas foliares e a dinâmica foliar de lianas congêneres que ocorrem em ambientes semiáridos com diferenças nas características estruturais do solo e no volume de precipitação, além disso identificar características morfológicas, fisiológicas e ecológicas relacionadas à resistência à seca. Nosso objetivo principal foi analisar se as características do sistema hidráulico de lianas poderiam determinar a abundância de lianas em ambientes semiáridos. As seguintes questões foram propostas:

1. Lianas que ocorrem em ambientes semiáridos apresentam características anatômicas do xilema voltadas à eficiência ou à segurança hidráulica?
2. Como a disponibilidade de água no solo pode influenciar a área de copa e as relações hídricas foliares em lianas?
3. Quais os mecanismos que podem restringir a abundância de lianas em ambientes semiáridos?
4. O que explica as variações na abundância de lianas em ambientes semiáridos considerando uma escala regional?

As questões de pesquisa foram abordadas e discutidas nos capítulos seguintes. No capítulo 1, avaliamos se as características anatômicas do xilema comumente descritas para lianas são semelhantes em espécies que ocorrem em ambientes semiáridos. Analisamos a arquitetura hidráulica ao longo do contínuo raiz-caule-ramo em três espécies de lianas congêneres que ocorrem em duas áreas semiáridas com disponibilidade hídrica do solo distinta. Esperávamos saber se quanto mais restrita a disponibilidade hídrica do solo maior seriam as evidências anatômicas para aumento da segurança hidráulica do xilema à cavitação e aos embolismos.

No capítulo 2, analisamos os mecanismos propostos na literatura para explicação do padrão de abundância de lianas em ambientes sazonalmente secos. Mensuramos a profundidade do sistema radicular e a resistência à cavitação (P_{50}). Além disso, avaliamos o comportamento diário do potencial hídrico e da condutância estomática em relação ao déficit de pressão de vapor do ar (VPD_{ar}). Por fim, verificamos a dinâmica foliar em relação ao volume de precipitação, à disponibilidade hídrica do solo e ao VPD_{ar} ao longo do ano. Pretendíamos identificar os possíveis mecanismos que restringem a abundância de lianas em ambientes semiáridos.

Caracterização das áreas

Nossa pesquisa foi desenvolvida na Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra das Almas (05°15' a 05°00' S e 40°15' a 41°00' W, Figura 1), com área de 6.146 hectares ao longo de um gradiente altitudinal. Está localizada na porção sul do Planalto da Ibiapaba, abrangendo os municípios de Crateús no Ceará e Buriti dos Montes no Piauí, ambos localizados no semiárido nordestino brasileiro (Figura 1).

A geomorfologia da área compreende duas unidades: o complexo embasamento cristalino, com relevo plano a suavemente ondulado e baixa altitude (400 m aproximadamente), e a bacia sedimentar do Meio Norte em sua borda oriental, que compreende o planalto da Ibiapaba, com altitudes entre 500 e 700 m (Souza 1988). Esta disposição fornece a formação de um gradiente altitudinal de umidade, que juntamente com as características da pedosfera, proporcionam a ocorrência de três fitofisionomias: Savana Espinhosa Seca (*caatinga*), Arbustaria Seca (*carrasco*) e Floresta Seca (*mata seca*; Figura 1) (Araújo et al. 2011). Seleccionamos espécies congêneres de lianas que ocorrem nas vegetações de *carrasco* e *caatinga*, por constituírem os extremos altitudinais (Figura 1). As áreas diferem consideravelmente em estrutura, diversidade e composição de espécies (Araújo & Martins 1999; Araújo et al. 2011;

Costa & Araújo 2012; Vasconcelos et al. 2010), além de marcadas diferenças nas características estruturais e tipos de solos (Araújo & Martins 1999).

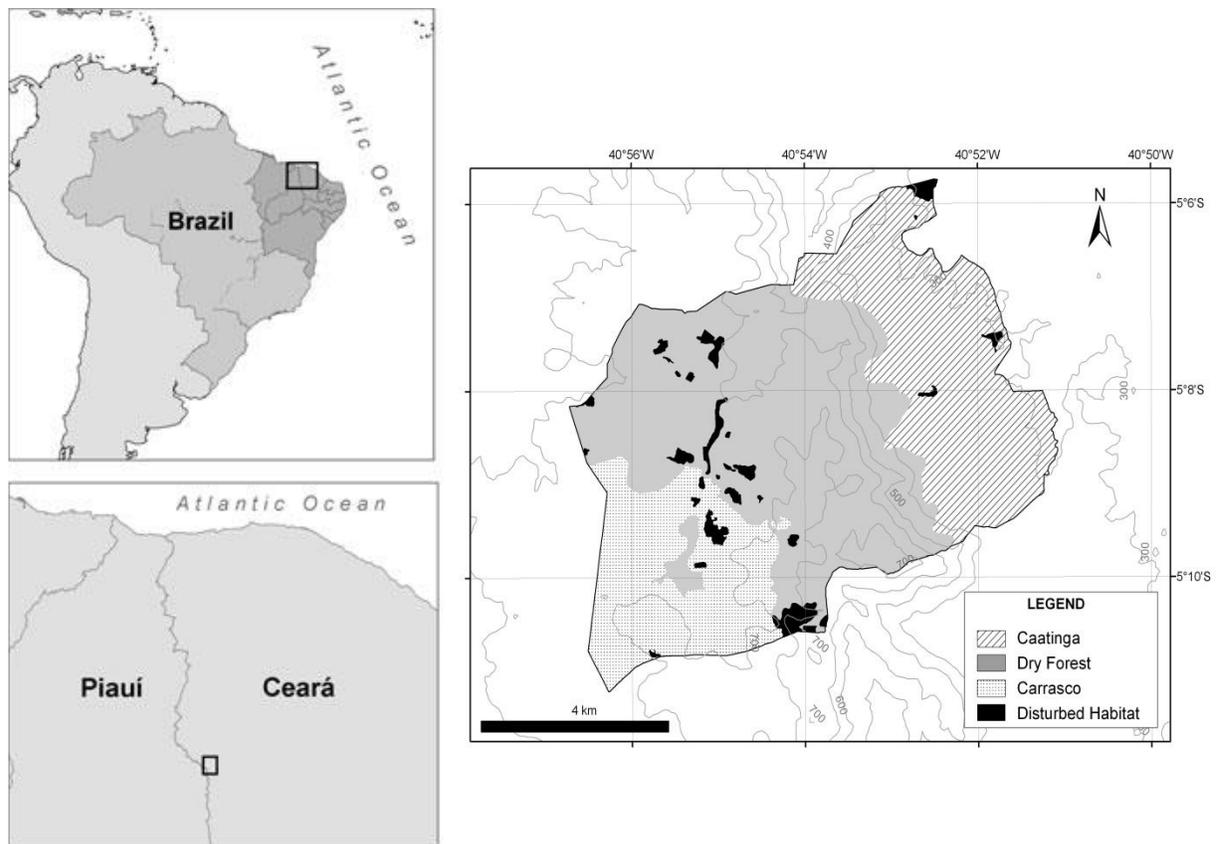


Figura 1. Localização da área de estudo, Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra das Almas, entre os estados do Ceará e Piauí, semiárido do Brasil. À direita, a distribuição dos tipos de vegetação que a reserva abrange. O trabalho foi desenvolvido nas vegetações de Caatinga e Carrasco. (Figura cedida por Vasconcelos et al. (2010)).

A *caatinga* ocorre em depressões Inter montanas sobre o complexo embasamento cristalino, geralmente com altitudes inferiores a 400 m, apresentando solos do tipo Leptosols, pedregosos e com alta quantidade de argila (FAO 2006). A precipitação média anual está em torno de 630 mm, com temperatura média de 27°C (FUCEME 2013, dados históricos de 1982-2013; Figura 2a). O *carrasco* ocorre sobre uma elevação em torno de 700 m e apresenta solos do tipo Arenosols (Areias Quartzosas profundas), com alta drenagem que favorece a formação de lençol freático (Souza et al. 1979). A precipitação média anual e de 1055 mm e a temperatura média em torno de 28°C (Estação meteorológica da Reserva Serra das Almas; dados históricos de 2000-2012) (Figura 2b).

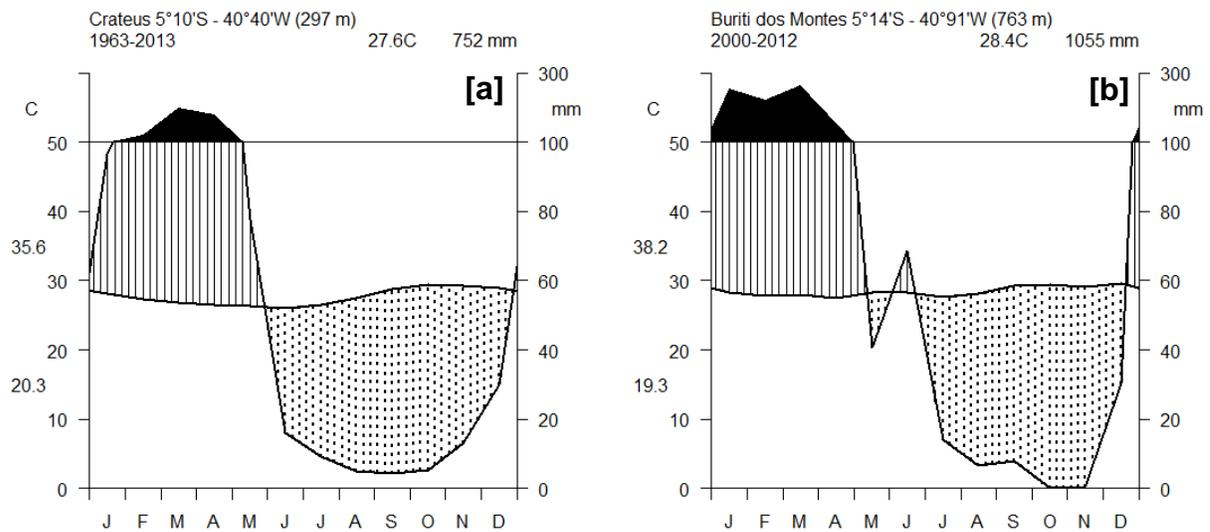


Figura 2. Diagramas climáticos de Walter e Lieth [a] Média histórica entre os anos de 1963-2013 para a área de *caatinga* e [b] Média histórica entre os anos de 2000-2012 para a área de *carrasco* presentes na RPPN Serra das Almas, estado do Ceará, Nordeste do Brasil. **Fonte:** FUNCEME, Posto Ibiapaba: Savana Espinhosa Seca “*caatinga*”; e Estação Meteorológica da Reserva, Buriti dos Montes: Arbustaria Seca Densa “*carrasco*”. Ambiente R, pacote Climatol (R Development Core Team 2010).

Caracterização das espécies analisadas

Conforme Janzen (1980), a maioria das lianas pertence as famílias Apocynaceae, Aristolochiaceae, Asclepiadaceae, Bignoniaceae, Convolvulaceae, Dioscoreaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Sapindaceae, Vitaceae, Asteraceae, Malpighiaceae, Hyppocratheaceae e Dilleniaceae. Dentre estas famílias, Bignoniaceae, principalmente a tribo Bignoneae, detêm o maior número de espécies de lianas nos ecossistemas florestais tropicais (Lohmann 2006). A distribuição é predominantemente neotropical sendo o Brasil o maior centro de diversidade de Bignoniaceae (Gentry 1980).

Para nosso estudo, devido a não ocorrência de espécies comuns entre as áreas de estudo, foram selecionadas três espécies de lianas congêneres da família Bignoniaceae, tribo Bignoneae, gênero *Fridericia*. No *carrasco*, *Fridericia chica* (Bonpl.) L. G. Lohmann e *Fridericia dispar* (Bureau ex. K. Schum) L. G. Lohmann; e na *caatinga* *Fridericia caudigera* (S. Moore) L. G. Lohmann. Entre espécies congêneres ou intimamente aparentadas é comum observar grande similaridade ecológica, fenotípica e funcional. Segundo Ackerly (2003), espécies que

compartilham ancestral comum demonstram que ocorreram poucas mudanças ao longo do tempo evolutivo, ou que ocorreu evolução paralela quando as espécies não dividem o mesmo ancestral. Conforme Wiens & Graham (2005), espécies estritamente relacionadas tendem a ocupar habitats semelhantes e a utilizar os recursos ambientais de forma similar, sendo este mecanismo conhecido como conservação filogenética de nicho (conservantismo filogenético).

A seleção de espécies do gênero *Fridericia* para este estudo ocorreu devido ser o gênero mais abundante da tribo Bignonieae com, aproximadamente, 100 espécies (Gentry 1973). Além disso, segundo Silva & Queiroz (2001), a maioria das espécies do gênero *Fridericia*, é representada por lianas de grande heterogeneidade morfológica e ampla distribuição espacial, sendo encontradas desde ambientes semiáridos, como a caatinga, até formações florestais de ambientes úmidos.

As lianas da tribo *Bignonieae* apresentam variação cambial (crescimento secundário anômalo), caracterizado pela formação de cunhas de floema interrompendo o xilema, que representa importante instrumento na identificação de gêneros e de suas relações dentro da tribo (Pace et al. 2009). A importância funcional da variação cambial em lianas está relacionada ao habito escalador e a proteção dos tecidos condutores, xilema e floema.

Referências

- Andrade L.J.; Meinzer F.C.; Goldstein G.; Schnitzer S.A. (2005). Water uptake and transport in lianas and co-occurring trees of a seasonally dry tropical forest. *Trees* 19: 282-289.
- Angyalossy V.; Angeles G.; Pace M.R.; Lima A.C.; Dias-Leme C.L.; Lohmann L.G.; Madrego-Vega C. (2012). An overview of the anatomy, development and evolution of vascular system of lianas. *Plant Ecology & Diversity* 5: 167-182.
- Antonelli A.; Sanmartín I. (2011). Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60: 403-414.
- Araújo F.S.; Martins R.F. (1999). Fisionomia e organização da vegetação do carrasco no planalto da Ibiapaba, estado do Ceará. *Acta Botanica Brasilica* 13: 1-14.
- Araújo F.S.; Costa R.C.; Lima J.R.; Vasconcelos S.F.; Girão L.C.; Sobrinho M.S.; Bruno M.M.A.; Souza S.S.G.; Nunes E.P.; Figueiredo M.A.; Lima-Verde L.W.; Loiola M.I.B. (2011). Floristics and life-forms along a topographic gradient, central-western Ceará, Brazil. *Rodriguésia* 62: 341-366.

- Ackerly D.D. (2003). Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Science* 164: 165-184.
- Baas P.; Ewers F.W.; Davis S.D.; Wheeler E.A. (2004). Evolution of xylem physiology. In: The evolution of plant physiology (eds Hemsley, A.R. e Poole, I.). Elsevier Academic Press, London, San Deigo, pp. 273–295.
- Borchert R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437-1449.
- Brandes A.F.N.; Barros C.F. (2008). Anatomia do lenho de oito espécies de lianas da família Leguminosae ocorrentes na Floresta Atlântica. *Acta Botanica Brasilica* 22: 465-480.
- 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.
- 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.
- Carlquist S. (2001). Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. 2nd ed. Berlin (Germany): Springer Verlag.
- Carlquist S. (2012). How wood evolves: a new synthesis. *Botany* 90: 901-940.
- Chaves M.M.; Pereira J.S.; Maroco J.; Rodrigues M.L.; Ricardo C.P.P.; Osório M.L.; Carvalho I.; Faria T.; Pinheiro C. (2002). How plants cope with stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany* 89: 907-916.
- Clearwater M.J.; Clark C.J. (2003). *In vivo* magnetic resonance imaging of xylem vessel contents in wood lianas. *Plant, Cell and Environment* 26: 1205-1214.
- Clinebell R.R.; Phillips O.L.; Gentry A.H.; Stark N.; Zuuring H. (1995). Prediction of Neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* 4: 56-90.
- Comita L.S.; Engelbrecht B.M.J. (2009). Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. *Ecology* 90: 2755-2765.
- Costa R.C.; Araújo F.S. (2012). Physiognomy and structure of a caatinga with *Cordia oncocalyx* (Boraginaceae), a new type of community in Andrade-Lima's classification of caatingas. *Rodriguésia* 63: 269-276.
- DeWalt S.J.; Chave, J. (2004). Structure and biomass of four lowland Neotropical forests. *Biotropica* 36: 7-19.

- Engelbrecht B.M.J.; Kursar T.A. (2003). Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* 136: 383-393.
- Engelbrecht B.M.J.; Comita L.S.; Condit R.; Kursar T.A.; Tyree M.T.; Turner B.L.; Hubbell S.P. (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447: 80-82.
- Ewers F.W.; Fisher J.B.; Chiu S.T. (1989). Water transport in the liana *Bauhinia fassoglensis* (Fabaceae). *Plant Physiology* 91: 1625-1631.
- Ewers F.W.; Fisher J.B.; Chiu S.-T. (1990). A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia* 84: 544-552.
- Ewers F.W.; Fisher J.B. (1991). Why vines have narrow stems: Histological trends in *Bauhinia* (Fabaceae). *Oecologia* 88: 233-237.
- FAO, Food and Agriculture Organization. IUSS Working Group WRB. (2007). World Reference Base for Soil Resources 2006. *World Soil Resources Reports*. N° 103. FAO, Rome.
- FUNCEME. *Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos*. Available in: < <http://www.funceme.br> > Acesso em: 10 out. 2013.
- Gentry A.H. (1995). Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests. Pages 146-194 in Bullock S.H.; Mooney H.A.; Medina E., eds. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gentry A.H. (1973). Flora do Panamá: Bignoniaceae. *Annual of the Missouri Botanical Garden* 60: 781-977.
- Gentry A.H. (1980). Bignoniaceae Part I – Tribes Crescentieae and Tourretieae. *Flora Neotropica Monograph* 5: 1-30.
- Gerwing J.J. (2004). Life history diversity among six species of canopy lianas in an old-growth forest of the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 190: 57-72.
- Gutiérrez M.; Miguel-Chávez R.S.; Terrazas T. (2009). Xylem conductivity and anatomical traits in diverse lianas and small tree species from a tropical forest of southwest Mexico. *International Journal of Botany* 5: 279-286.
- Hacke U.G.; Sperry, J.S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4: 97-115.
- Isnard S.; Silk W. (2009). Moving with climbing plants from Charles Darwin's time into the 21st century. *American Journal of Botany* 96: 1205-1221.

Janzen D.H. (1980) *Ecologia vegetal nos trópicos*. São Paulo: Epu/ Edusp, 79p. (Temas de Biologia, 7).

Jiménez-Castillo M.; Lusk C.H. (2013). Vascular performance of wood plants in a temperate rain forest: lianas suffer higher levels of freeze-thaw embolism than associated trees. *Functional Ecology* 27: 403-412.

Johnson D.M.; Domec J.C.; Woodruff D.R. McCulloh K.A. Meinzer F.C. (2013). Contrasting hydraulic strategies in two tropical lianas and their host trees. *American Journal of Botany* 100: 374-383.

Markestijn L.; Poorter L. (2009). Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical trees species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology* 97: 311-325.

McCulloh K. A.; Sperry J.S. (2005). Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. *Tree Physiology* 25: 257-267.

McDowell N.; Pockman W.T.; Allen C.D.; Breshears D.D.; Coob N.; Kolb T.; Plaut J.; Sperry J.; West A.; Williams D.G.; Yepez E.A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178: 719-739.

Mittelbach G.G; Schemske D.W.; Cornell H.V.; Allen A.P.; Brown J.M.; Bush M.B.; Harrison S.P.; Hurlbert A.H.; Knowlton N.; Lessions H.A.; McCain C.M.; McCune A.R.; McDade L.A.; McPeck M.A.; Near T.J.; Price T.D.; Ricklefs R.E.; Roy K.; Sax D.F.; Schluter D.; Sobel J.M.; Turelli M. (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10: 315-331.

Pace M.R.; Lohmann L.G.; Angyalossy V. (2009).The rise and evolution of the cambial variant in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Evolution & Development* 11: 465-479.

Poorter L.; Markestijn L. (2008). Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 40: 321-331.

Reynolds J.F.; Kemp P.R.; Ogle K.; Fernández R.J. (2004). Modifying the “pulse-reserve” paradigm for deserts of North America: Precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia* 141: 194-210.

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.

van der Sande M.T.; Poorter L.; Schnitzer S.A.; Markestijn 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.

- Schnitzer S.A.; Bongers F. (2002). The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 223-230.
- Schnitzer S.A.; Bongers F. (2011). Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters* 14: 397-406.
- Schnitzer S.A. (2005). A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *The American Naturalist* 166: 262-276.
- Silva M.M.S.; Queiroz L.P. (2001). *Arrabidaea harleyi*, nova espécie de Bignoniaceae do Brasil. *Sitientibus série Ciências Biológicas* 1: 47-49.
- Slot M; Poorter L. (2007). Diversity of tropical tree seedling responses to drought. *Biotropica* 39: 683-690.
- Souza M. J. N; Lima F. A. M.; Paiva J. B. (1979). Compartimentação topográfica do estado do Ceará. *Ciência Agrônômica* 9: 77-86.
- Souza M. J. N. (1988). Contribuição ao estudo das unidades morfo-estruturais do estado do Ceará. *Revista de Geologia* 1: 73-91.
- Sperry J.S.; Meinzer F.C.; McCulloh K.A. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment* 31: 632-645.
- Stein A.; Gerstner K.; Kreft H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17: 866-880.
- Tyree M.T.; Davis S.D.; Cochard H. (1994). Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *International Association of Wood Anatomists Journal* 15: 335-360.
- Tyree M.T.; Engelbrecht B.J.; Vargas G.; Kursar T.A. (2003) Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology* 132: 1439-1447.
- Vasconcelos S.F.; Araújo F.S.; Lopes A.V. (2010). Phenology and dispersal modes of wood species in the Carrasco, a tropical deciduous shrubland in the Brazilian semiarid. *Biodiversity and Conservation* 19: 2263-2289.
- Whittaker R.J.; Willis K.J.; Field R. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470.
- Wiens J.J.; Graham C.H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 519-539.

Wright S.J.; Calderón O.; Hernández A.; Paton S. (2004). Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. *Ecology* 85: 484-489.

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.

ARQUITETURA HIDRÁULICA DE LIANAS SOB CLIMA SEMIÁRIDO: EFICIÊNCIA OU SEGURANÇA?[†]

Resumo: Características anatômicas do xilema podem fornecer *insights* sobre os mecanismos que afetam a distribuição de plantas vasculares ao longo de gradientes ambientais. Nesse estudo, objetivamos investigar a hipótese de que lianas que ocorrem em ambientes semiáridos possuem características que maximizam a resistência à cavitação do xilema induzida por estresse hídrico ao longo do contínuo raiz-caule-ramos. Para reunir informações sobre a arquitetura hidráulica das lianas, analisamos várias características anatômicas da madeira: área ocupada por parênquima (A_P), fibras (A_F) e vasos (A_V); diâmetro médio dos vasos (d); densidade da madeira (DM); diâmetro das pontoações das paredes dos vasos (d_{pit}); densidade de pontoações (N_{pit}) e condutividade hidráulica potencial (K_p) em ramos, caule e raízes de três espécies congêneres de lianas que ocorrem em dois tipos de vegetação no semiárido brasileiro. Identificamos que lianas em ambientes semiáridos possuem um número de características do xilema que podem aumentar a resistência à cavitação induzida por seca, incluindo: 1) vasos com pequenos diâmetros, baixa K_p e alta segurança hidráulica nas raízes e nos ramos; 2) dimorfismo de vasos, garantindo tanto eficiência quanto segurança hidráulica; e 3) pontoações com pequenos diâmetros (potencialmente associado com a diminuição da área da membrana das pontoações dos vasos). Este conjunto de características podem fornecer *insight* sobre os mecanismos que permitem a ocorrência de lianas em ambientes semiáridos.

Palavras-chave: xilema, anatomia da madeira, diâmetro do vaso, densidade da madeira, condutividade hidráulica potencial.

Abstract: Xylem anatomical characters can provide insights about the mechanisms affecting the distribution of vascular plants across environmental gradients. Our goal was to investigate the hypothesis that lianas occurring in semiarid environments have characteristics that maximize the xylem resistance to tension-induced cavitation along the root-stem-branch continuum. To provide insight about the possible mechanisms that allow lianas to occur in semiarid environments, we analyzed several wood anatomical traits: area occupied by the parenchyma (A_P), fibers (A_F), and vessels (A_V); average vessel diameter (d); wood density (WD); pit diameter in the vessel wall (d_{pit}); pit density (N_{pit}) and potential hydraulic conductivity (K_p) in branches, stem, and roots of three congeneric species of lianas that occur in two vegetation types of the Brazilian semiarid. We found that lianas in these semiarid environments possess a number of xylem traits that may allow resistance to tension-induced cavitation, including: 1) Lower vessel diameter, lower K_p and

[†] O artigo segue as normas do periódico Acta Botanica Brasílica

higher hydraulic safety in roots and branches; 2) Dimorphic vessels, ensuring both efficiency as safety hydraulic; and 3) small diameter of pits (potentially associated with a decrease in the membrane area of the vessel pits). This suite of traits might provide insights about the mechanisms that allow lianas to occur in semiarid environments.

Keywords: xylem, wood anatomy, vessel diameter, wood density, potential hydraulic conductivity.

1. Introdução

A arquitetura hidráulica de plantas pode ser definida como o conjunto de parênquima, fibras e elementos de vasos ou traqueídes, que conduz água através do contínuo solo-planta-atmosfera de forma passiva, movida pela diferença de potencial hídrico entre o solo e a atmosfera (Hacke & Sperry 2001). Diferenças no arranjo espacial e nas proporções desses tecidos podem apresentar diferentes consequências para absorção e uso de água pela planta (Tyree & Ewers 1991). Assim, a análise da arquitetura hidráulica pode indicar como o xilema responde às variações na disponibilidade hídrica do ambiente (Tyree & Ewers 1991; Bucci et al. 2004, 2008).

Várias características anatômicas e morfológicas do xilema podem ser utilizadas para inferir sobre a segurança e a eficiência hidráulica das plantas (Poorter et al. 2010; Jacobsen et al. 2012). A densidade da madeira (DM) pode influenciar a condutividade hidráulica (Bucci et al. 2004), a resistência aos embolismos induzidos por seca e a capacidade de estocar água no xilema (Pratt et al. 2007; Jacobsen et al. 2008; Chave et al. 2009; Zanne et al. 2010). Diferenças na DM podem ser determinadas por variações nas dimensões e proporções dos vasos, das fibras e do parênquima (Poorter et al. 2010; McCulloh et al. 2012). Comumente, espécies com alta DM possuem vasos estreitos, alta proporção de fibras e baixa quantidade de parênquima (Zanne et al. 2010). Essas características diminuem a condutividade hidráulica, porém aumentam a resistência do xilema contra embolismos, quando comparadas com espécies de menor DM (Choat et al. 2005; McCulloh et al. 2011).

Além disso, características anatômicas das pontoações das paredes dos vasos são importantes para resistência ao embolismos induzido por seca (Hacke et al. 2006). As pontoações são conexões que permitem o fluxo de água entre vasos e células não condutoras adjacentes, porém impedem a entrada de ar nos vasos funcionais (Hacke & Sperry 2001). De acordo com a “air-seeding hypothesis”, a cavitação ocorre quando o ar fora dos vasos funcionais é aspirado

para dentro através das pontoações das paredes dos vasos (Zimmermann 1983). Hacke et al. (2006) demonstraram, para várias espécies e formas de crescimento, que o aumento na resistência à cavitação induzida por seca foi fortemente relacionado com a diminuição da área de pontoação da membrana dos vasos.

Em lianas, o xilema apresenta adaptações relacionadas ao hábito escalador. Tais adaptações são evidenciadas nas variações cambiais que são comuns em lianas (Carlquist 1985). Sua arquitetura apresenta características anatômicas que propiciam maior eficiência hidráulica (McCulloh & Sperry 2005). De acordo com Brandes & Barros (2008), é comum a presença de vasos largos, grande proporção de parênquima e baixa quantidade de fibras em lianas. Vasos largos conferem às lianas condutividade hidráulica maior que nas demais formas de crescimento (Gartner et al. 1990; Ewers et al. 1997). A reduzida quantidade de fibras aumenta a flexibilidade do caule (Carlquist 1985; Brandes & Barros 2008; Carlquist 2012) e diminui os riscos de danos mecânicos no xilema (Carlquist 2012), enquanto a alta quantidade de parênquima pode aumentar a capacidade de estocar água no caule (Brandes & Barros 2008; Martínez-Cabrera et al. 2009).

Em ambientes semiáridos, as variações na disponibilidade hídrica geram maiores riscos de formação de embolismos e à cavitação dos vasos condutores e podem, potencialmente, impedir o estabelecimento de espécies sensíveis à seca (Sperry & Hacke 2002). Ao contrário do descrito para lianas, árvores e arbustos que ocorrem em ambientes sazonalmente secos apresentam adaptações na arquitetura hidráulica, tais como: vasos curtos e estreitos, alta proporção de fibras e madeiras com alta densidade (Hacke & Sperry 2001; Hacke et al. 2006; Mitchell et al. 2008). Essas adaptações aumentam a resistência à cavitação, porém, reduzem a condutividade hidráulica (Hacke & Sperry 2001; Hacke et al. 2006; Mitchell et al. 2008).

Clearwater & Clark (2003) demonstraram que lianas são muito sensíveis à diminuição na disponibilidade de água no solo e observaram altos níveis de embolismos do xilema induzidos por estresse hídrico. Entretanto, poucos trabalhos têm demonstrado as características anatômicas do sistema hidráulico de lianas (Brandes & Barros 2008; Pace et al. 2009), e principalmente, como elas podem favorecer a ocorrência de lianas em ambientes sazonalmente secos (Angyalossy et al. 2012). Além disso, os estudos de arquitetura hidráulica do xilema têm sido, frequentemente, limitados ao caule ou aos ramos (Carlquist 1989; Choat et al. 2005; Poorter et al. 2010; Gea-Ilzquierdo et al. 2012), e o contínuo do corpo vegetativo permanece pouco esclarecido.

Nosso objetivo foi investigar a hipótese de que lianas que ocorrem em ambientes semiáridos possuem características anatômicas do xilema que maximizam a resistência do xilema à cavitação induzida por seca ao longo do contínuo raiz-caule-ramos. Para compreender os possíveis mecanismos e estratégias que afetam o funcionamento hidráulico ao longo da planta inteira, analisamos a arquitetura hidráulica de três espécies congêneres de lianas que ocorrem em dois tipos de vegetação ocorrentes na zona tropical semiárida brasileira. Medimos características anatômicas do xilema que se relacionam com a eficiência e segurança no transporte de água: a densidade da madeira (DM), a área de secção transversal ocupada por parênquima (A_P), fibras (A_F) e vasos (A_V), a densidade de vasos (N), o diâmetro máximo dos vasos ($d_{m\acute{a}x}$), o diâmetro médio dos vasos (d), o diâmetro hidráulico dos vasos (Dh), o diâmetro (d_{pit}) e a densidade de pontoações (N_{pit}) e a condutividade hidráulica potencial (Kp), em ramos, caule e raiz. Variações nas características anatômicas do xilema podem gerar diferenças no desempenho hidráulico das espécies (McCulloh et al. 2010), e fornecer indícios sobre os mecanismos que permitem a ocorrência de lianas em ambientes semiáridos.

2. Materiais e Métodos

2.1 Área de estudo e espécies focais

Coletamos espécies de lianas presentes em dois tipos de vegetação decídua, denominados regionalmente de *caatinga* e *carrasco*. Ambos os tipos de vegetação ocorrem sob clima semiárido e apresentam variações na riqueza e na abundância de lianas (Araújo & Martins 1999; Araújo et al. 2011). As áreas estão inseridas na Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra das Almas (5° 7'0 01"S e 40° 52'22 0,79" W), região centro-oeste do estado do Ceará, localizado na região semiárida do Nordeste brasileiro.

A caatinga, savana decídua espinhosa, ocorre em terrenos do complexo embasamento cristalino, em altitudes de 300 a 400m (Costa & Araújo 2012). A temperatura média anual é cerca de 27° C e a precipitação média anual em torno de 698 mm, sendo 84% concentradas entre os meses de janeiro-abril (Costa & Araújo 2012). O solo é do tipo Leptosols (FAO 2006), que corresponde a solos argilosos, rasos e pedregosos. Já o carrasco, arbustaria decídua densa, ocorre em altitude mais elevada (700 – 900 m), sobre Arenosols (FAO 2006), que correspondem a solos arenosos, profundos e pobres em nutrientes (Araújo & Martins 1999; Vasconcelos et al. 2010). A

precipitação média anual varia de 668 a 1289 mm, também concentradas nos meses janeiro-abril e temperatura média anual de 26° C (Vasconcelos et al. 2010).

Como não registramos a presença de espécies de lianas em comuns nos dois tipos de vegetação, selecionamos três espécies congêneres, pertencentes à família Bignoniaceae, tribo Bignonieae, gênero *Fridericia*. No carrasco selecionamos as espécies *Fridericia chica* (Bonpl.) L. G. Lohmann e *Fridericia dispar* (Bureau ex K. Schum.) L. G. Lohmann. Na caatinga, registramos apenas *Fridericia caudigera* (S. Moore) L. G. Lohmann. Selecionamos para a análise espécies aparentadas porque, conforme Wiens and Graham (2005), espécies estritamente relacionadas tendem a ocupar habitats semelhantes e a utilizar os recursos ambientais de forma similar, mecanismo conhecido como conservação filogenética de nicho (conservantismo filogenético). Diante disso, consideramos adequadas para analisarmos o funcionamento hidráulico através da anatomia da madeira.

2.2 Arquitetura hidráulica, densidade da madeira e condutividade potencial

Selecionamos indivíduos adultos de lianas com aproximadamente 6 m de altura e diâmetro do caule entre 9 e 12 cm (ao nível do solo). Coletamos amostras de ramo, do caule a 2m de altura do solo e de raízes superficiais a 1 m de comprimento, em cinco indivíduos de cada espécie, para medidas anatômicas. Todo o material foi fixado em FAA 50% e transportado ao laboratório. Dos mesmos indivíduos, coletamos discos amostrais do caule para mensurar a densidade da madeira (DM). A DM foi determinada pela razão entre o peso seco e o volume de água (g.cm^{-3}) conforme protocolo de Barbosa & Fearnside (2004).

Para as medidas anatômicas, seccionamos as amostras de caule em micrótomo de deslize e as secções com 20 micrômetros de espessura, e clarificamos em hipoclorito de sódio a 2%, lavados em água destilada e corados com azul de astra 1% e safranina 1% (Gerlach 1984). Em seguida, desidratamos as secções em série etílicas crescentes e montamos lâminas histológicas com resina sintética. Para as amostras de ramos e raízes, desidratamos em série etílica crescente e emblocamos em historesina Leica. Obtivemos secções, com oito micrômetros de espessura, em micrótomo rotatório Leica 2065, coramos com azul de toluidina e fucsina (Junqueira 1990) e montamos as lâminas com resina sintética.

Analisamos as lâminas em microscópio Leica DM 4000B Led com sistema de captura de imagens. Para padronizar as medidas entre espécies selecionamos cinco anéis de crescimento, de fora para dentro, e nessa área medimos o diâmetro/área de cada vaso e as áreas ocupadas por parênquima, fibras e vasos, utilizando o software *Image J* 1.44 (<http://imagej.nih.gov/ij/>).

Para análises das pontoações das paredes dos vasos, seccionamos longitudinalmente amostras de xilema dos ramos, caule e das raízes de cinco indivíduos por espécie. Desidratamos as secções em série etílicas crescentes e secamos em estufa a 37 °C. Montamos as secções em *stubs* de alumínio e metalizamos com platina usando o aparato Emitech. As amostras foram analisadas em Microscópio Eletrônico de Varredura Digital (Zeiss DSM 940 com sistema de captura digital de imagem). Para cada órgão analisado (ramos, caule e raízes), mensuramos a densidade (N_{pit}) e o diâmetro das pontoações (d_{pit}) em cinco vasos por órgão/indivíduo, utilizando o software *Image J* 1.44 (<http://imagej.nih.gov/ij/>).

A condutividade hidráulica potencial (Kp) foi calculada de acordo com a lei de Hagen-Poiseuille (Poorter et al. 2010):

$$Kp = (\pi\rho w/128\eta) \times N \times D_h^4$$

onde: Kp é a condutividade potencial específica (em $Kg\ m\ MPa^{-1}\ s^{-1}$), ρw é a densidade da água a 20°C (998.2 $kg\ m^{-3}$), η é a viscosidade da água à 20°C ($1.002 \times 10^{-3}\ Pa.s$), N é a densidade de vasos e D_h é o diâmetro hidráulico dos vasos em metros. O D_h de cada vaso foi calculado devido ao formato dos vasos não ser um círculo perfeito. O D_h foi calculado pela fórmula:

$$D_h = \left[(1/n) \sum_{i=1}^n d^4 \right]^{1/4}$$

onde: n é o número de vasos e d o diâmetro dos vasos.

Por fim, avaliamos as variações cambiais das lianas estudadas de acordo com a classificação para *Bignoniaceae* proposta por Pace et al. (2009).

Realizamos as análises estatísticas nos programas PAST versão 1.79 (Hammer et al. 2001) e R versão 2.15.1 (<http://www.r-project.org/>). Verificamos a normalidade dos dados pelo teste de Shapiro-Wilk. Quando necessário, os dados foram transformados em \log_{10} para

normalização. Analisamos os dados de diâmetro dos vasos (d) e condutividade hidráulica potencial (Kp) pelo teste de Fisher ($p < 0.05$), devido às amostras possuírem tamanhos diferentes. Analisamos os dados de densidade de madeira (DM), densidade de vasos (N), diâmetro das pontoações (d_{pit}) e densidade de pontoações (N_{pit}) por ANOVA one-way ($p < 0.05$). Fizemos análises de regressão linear e correlação de Pearson entre os dados de DM e as áreas da secção transversal ocupadas por parênquima (A_p), fibras (A_f) e vasos (A_v). Relacionamos a Kp com o diâmetro hidráulico (Dh), A_v , e N por meio de regressão polinomial e correlação de Spearman's.

3. Resultados

Observamos uma ampla variação nos diâmetros dos vasos (d) em todas as espécies de lianas. Além disso, vasos com grandes e pequenos diâmetros (dimorfismo de vasos) estiveram presente nos ramos, caule e raízes de cada espécie. Raízes e ramos apresentaram vasos mais estreitos do que o caule (Tab. 1). Apenas *F. chica* não apresentou diferenças entre os diâmetros dos vasos das raízes e do caule ($p = 0.08$). O diâmetro máximo dos vasos ($d_{m\acute{a}x}$), foi maior (maior que 200 μm) nos caules, e não excederam a largura de 130 μm nos ramos e raízes (Tab. 1). A distribuição diamétrica dos vasos foi similar em todas as espécies (Fig. 1a, b, c). Os ramos e as raízes apresentaram vasos estreitos e com maior concentração nas primeiras classes de diâmetro (Fig. 1a, c). Vasos largos foram observados no caule, mesmo assim, a maior concentração de vasos também foi observada nas classes de menores diâmetros (Fig. 1b).

Tabela 1. Características do xilema de lianas congêneres ocorrentes em ambiente semiárido. DM = densidade da madeira, A_P = área de secção transversal ocupada por parênquima (%), A_F = área de secção transversal ocupada por fibras (%), A_V = área de secção transversal ocupada por vasos (%), d = diâmetro médio do vaso, d_{máx} = diâmetro máximo, N = densidade de vasos por mm², K_p = condutividade hidráulica potencial, d_{pit} = diâmetro das pontoações, N_{pit} = densidade das pontoações (os valores são médios ± desvio padrão).

Caatinga										
<i>Fridericia caudigera</i>										
	DM (g cm ⁻³)	A _P (%)	A _F (%)	A _V (%)	d _{máx} (μm)	d (μm)	N (mm ⁻²)	K _p (Kg m MPa ⁻¹ s ⁻¹)	d _{pit} (μm)	N _{pit} (mm ⁻²)
Ramo	-	47.8	39.4	12.6	98.9	47.6± 1.6	60.9 ± 9.5	16.1 ± 3.3	1.6 ± 0.1	21730.9 ± 1371.6
Caule	0.5098	51.2	28.2	20.4	235.5	63.3± 2.9	44.4 ± 4.2	96.0 ± 31.0	1.4 ± 0.4	18421.7 ± 1284.2
Raiz	-	61.2	18.3	20.3	123.1	42.2± 1.8	123.8 ± 34.6	37.7 ± 17.1	1.6 ± 0.1	21351.1 ± 1435.3
Carrasco										
<i>Fridericia dispar</i>										
Ramo	-	44.8	45.9	9.1	78.7	34.7± 0.5	88.1 ± 22.9	5.2 ± 1.6	1.2 ± 0.2	29261.1 ± 1878.4
Caule	0.4933	49.3	23.7	26.8	201.2	64.0± 1.1	69.8 ± 4.4	77.5 ± 18.6	1.5 ± 0.2	16361.9 ± 547.1
Raiz	-	58.7	21.9	19.3	127.2	60.0 ± 1.5	63.5 ± 6.8	38.1 ± 10.4	1.2 ± 0.2	21930.1 ± 738.7
<i>Fridericia chica</i>										
Ramo	-	40.9	52.4	7.4	104.0	36.9 ± 0.9	60.8 ± 12.7	6.79 ± 2.7	1.1 ± 0.2	26887.1 ± 1728.4
Caule	0.5248	43.9	36.9	19.1	232.0	43.8± 0.8	113.5 ± 13.6	52.4 ± 37.7	1.6 ± 0.08	16563.4 ± 669.2
Raiz	-	57.7	33.0	9.1	96.0	41.3± 0.8	64.2 ± 9.5	7.0 ± 1.9	1.1 ± 0.2	27005.4 ± 2084.7

A densidade dos vasos (N) em *F. caudigera* foi maior nas raízes e nos ramos e menor no caule (Tab. 1). *Fridericia dipsar* apresentou menor N nas raízes e no caule e maior densidade nos ramos. Em *F. chica*, a densidade de vasos foi maior no caule e menor nas raízes e ramos (Tab. 1). Entre as espécies, os ramos ($F = 0.9463$; $p = 0.4153$) e as raízes ($F = 3.291$; $p = 0.0758$) não diferiram quanto à densidade de vasos. *Fridericia chica* apresentou maior densidade de vasos (Tab. 1), diferenciando-se de *F. caudigera* ($F = 7.988$; $p = 0.0004$) e de *F. dispar* ($F = 5.056$; $p = 0.01$). Entre *F. caudigera* e *F. dispar* não encontramos diferenças no N do caule ($F = 2.932$; $p = 0.13$).

Todas as espécies apresentaram pontoações intervasculares, areoladas, alternadas e não guarnecidas (Fig. 2). O diâmetro das pontoações (d_{pit}) em *F. caudigera* foi semelhante nos ramos, nas raízes e no caule ($F = 2.489$; $p = 0.19$; Tab. 1). Em *F. dispar* e *F. chica*, o d_{pit} foi maior no caule em relação aos ramos e raízes ($F = 14.09$; $p < 0.0001$; $F = 38.53$; $p < 0.0001$, respectivamente; Tab. 1). Tanto *F. dispar* quanto *F. chica* não apresentaram diferenças no d_{pit} entre ramos e raízes ($F = 1.396$; $p = 0.58$; $F = 1.644$; $p = 0.47$, respectivamente). Entre as espécies, *F. caudigera* apresentou maiores valores de d_{pit} nos ramos e nas raízes (Tab. 1), diferenciando-se de *F. dispar* ($F = 5.057$; $p < 0.0001$; $F = 6.999$; $p < 0.0001$) e *F. chica* ($F = 6.082$; $p < 0.0001$; $F = 8.714$; $p < 0.0001$). No caule, *F. caudigera* apresentou valores de d_{pit} menores do que *F. dispar* e *F. chica* ($F = 6.527$; $p < 0.0001$; $F = 9.389$; $p < 0.0001$, respectivamente; Tab. 1). Não encontramos diferenças nos valores de d_{pit} nos ramos ($F = 1.025$; $p = 0.74$), no caule ($F = 2.863$; $p = 0.11$) e nas raízes ($F = 1.715$; $p = 0.44$) entre *F. dispar* e *F. chica*.

A densidade de pontoações nas paredes dos vasos (N_{pit}) em *F. caudigera* não diferiu entre os ramos, caule e as raízes ($F = 2.952$; $p = 0.06$, Tab. 1). A N_{pit} diferiu entre todos os órgãos analisados em *F. dispar* ($F = 23.7$; $p < 0.0001$), apresentando maior N_{pit} nos ramos e menor N_{pit} no caule (Tab. 1). Para *F. chica*, a N_{pit} foi maior nos ramos e nas raízes em relação ao caule (Tab. 1). Nesta espécie, a N_{pit} foi diferente entre os ramos e o caule ($F = 9.666$; $p < 0.0001$) e as raízes e o caule ($F = 7.192$; $p < 0.0001$). Entretanto, os ramos e as raízes não apresentaram diferenças na N_{pit} em *F. chica* ($F = 2.472$; $p < 0.0001$).

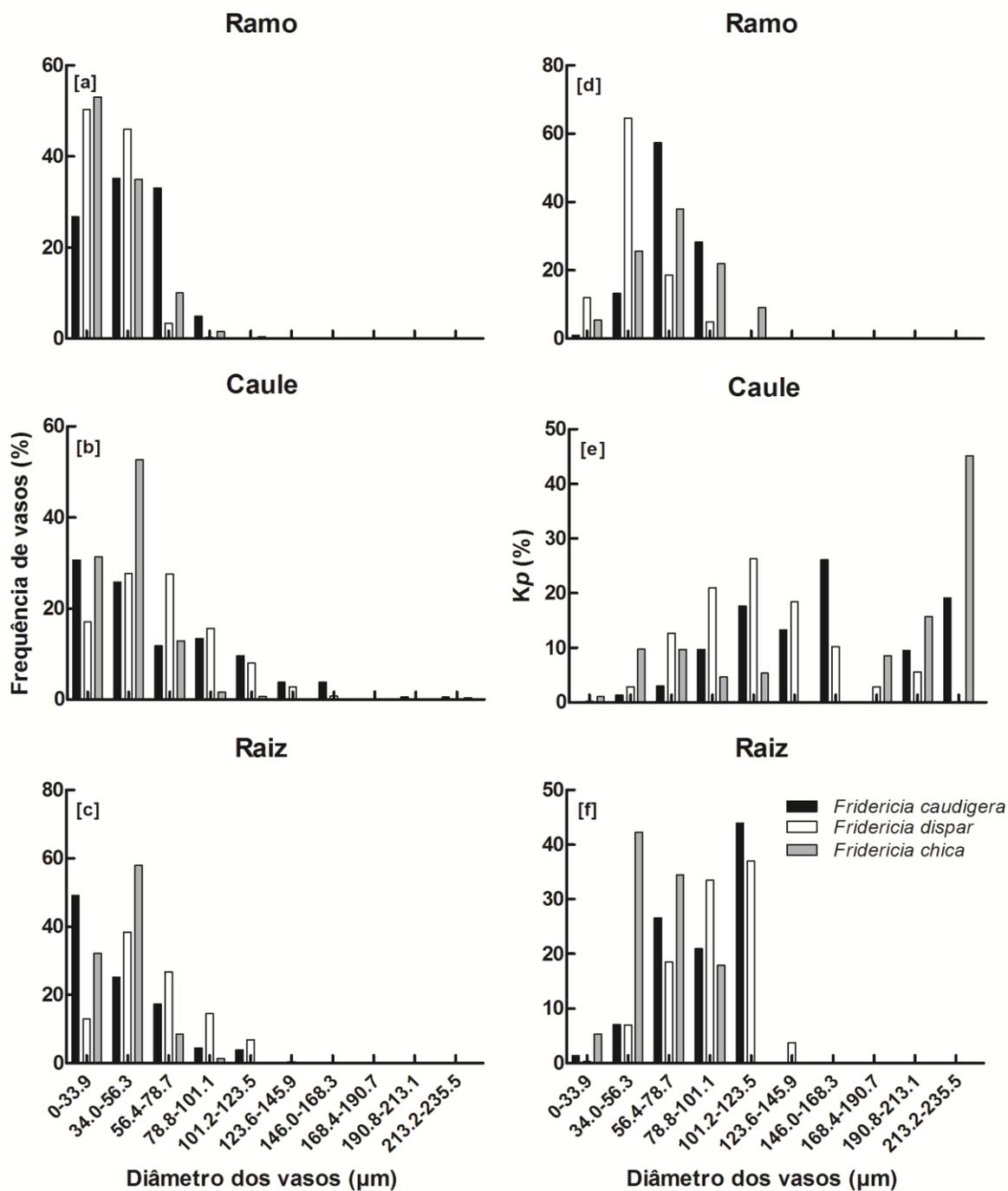


Fig. 1. Distribuição de frequências dos vasos em classes diamétricas, no ramo (a), caule (b) e raiz (c). Porcentagem de condutividade hidráulica potencial (K_p) por classe diamétrica em ramo (d), caule (e), raiz (f) das espécies *Fridericia caudigera*, *Fridericia dispar* e *Fridericia chica*.

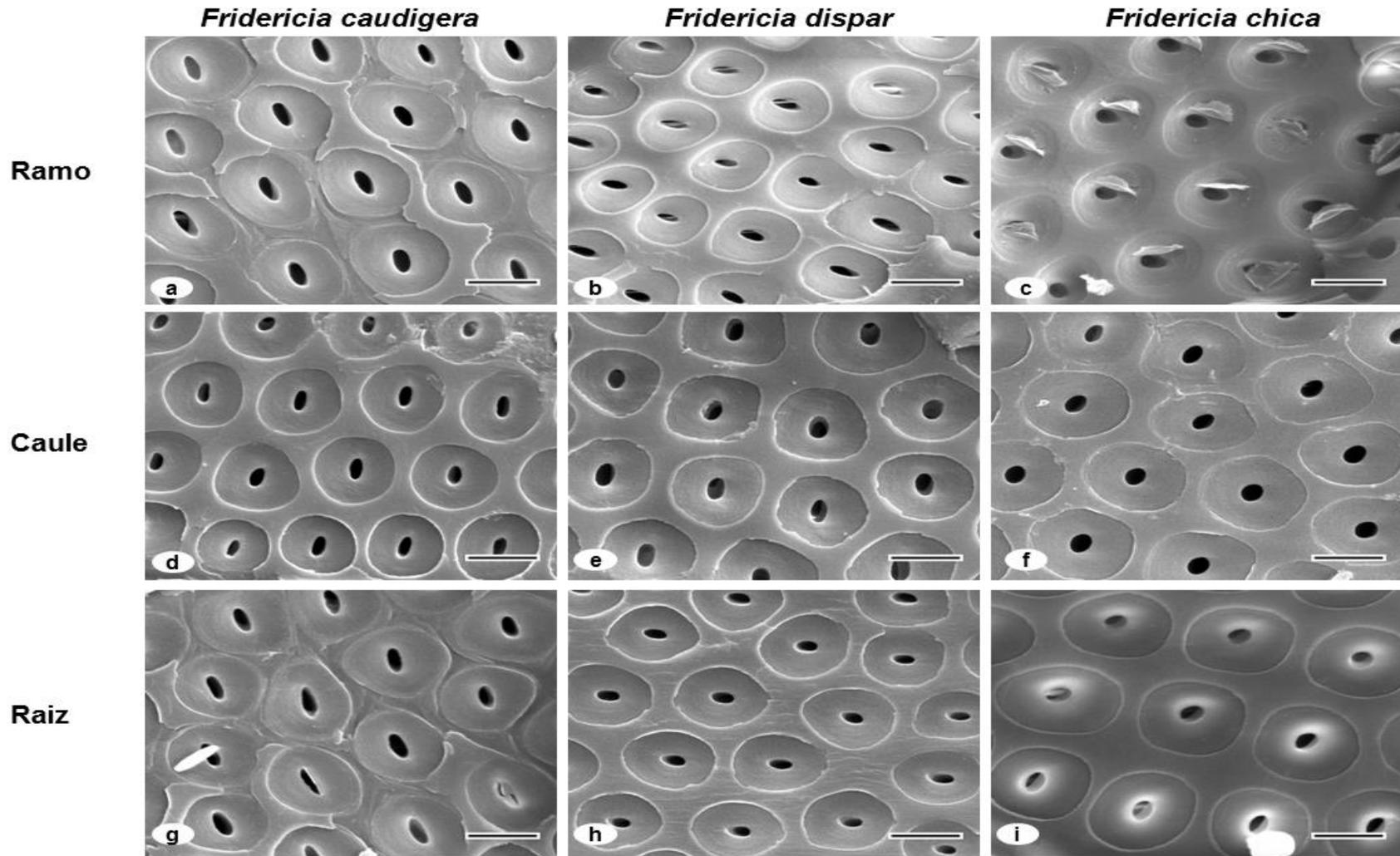


Fig. 2. Pontoações das paredes dos vasos no gênero *Fridericia*. *Fridericia caudigera* encontrada na *caatinga*: (a) ramo, (d) caule, e (g) raiz; *Fridericia dispar* encontrada no *carrasco*: (b) ramo, (e) caule, e (h) raiz; e *Fridericia chica* também encontrada no *carrasco*: (c) ramo, (f) caule, e (i) raiz. Barras de escala = 5 μ m.

A condutividade hidráulica potencial (Kp) apresentou relação inversa com a distribuição diamétrica (Fig. 1d, e, f). A ocorrência de muitos vasos nas classes menores de diâmetros indica baixos valores de Kp , enquanto a ocorrência de poucos vasos nas classes de maiores diâmetros indica altos valores de Kp (Fig. 1d, e, f). Em todas as espécies, a Kp ao longo da planta apresentou correlações positivas com o diâmetro hidráulico (D_h) ($r^2 = 0.88$; $\rho = + 0.93$) e a A_v ($r^2 = 0.79$; $\rho = + 0.92$) (Fig. 3a, b). O D_h e a A_v foram diretamente relacionados com a Kp . Como a A_v relaciona-se diretamente com o diâmetro dos vasos, podemos considerar uma variável dependente e, portanto, apresentando o mesmo comportamento que D_h em relação à Kp . Devido ao dimorfismo de vasos nas lianas (vasos largos e estreitos ocorrendo juntos), não encontramos uma relação linear entre o D_h e a Kp (Fig. 3a). Também verificamos correlação positiva entre a Kp e a N ($r^2 = 0.04$; $\rho = + 0.27$), porém com baixo poder de explicação (Fig. 3c).

Todas as espécies apresentaram baixa Kp nos ramos e raízes e maior Kp nos caules (Tab. 1). As diferenças de segurança hidráulica entre raízes, caule e ramos ficaram destacadas quando analisamos os valores de Kp (Tab. 1). Mesmo quando não apresentaram diferenças estatísticas entre d e N , pequenas diferenças nos diâmetros dos vasos geram grandes variações na Kp . Isso ocorre por que a condutividade de um vaso é equivalente à quarta potência do seu diâmetro (Lei de Hagen-Poiseuille). Dessa forma, vasos menores nas raízes e nos ramos diminuíram marcadamente a Kp em relação ao caule (Tab. 1).

A densidade da madeira (DM) não diferiu entre as espécies ($F = 2.531$; $p = 0.09832$, Tab. 1). Encontramos correlação negativa entre DM e área de secção transversal ocupada por vasos (A_v) ($r^2 = 0.36$; $r = - 0.60$; Fig. 4a) e correlação positiva entre DM e área de secção transversal ocupada por fibras (A_f) ($r^2 = 0.28$; $r = + 0.53$; Fig. 4b) para todas as espécies. Não encontramos correlações entre DM e área de secção transversal ocupada por parênquima (A_p) ($r^2 = 3E-05$; $r = 0.0$; Fig. 4c).

Quanto à distribuição dos tipos de tecidos que compõem o xilema nos ramos, caule e raízes de cada espécie, as raízes apresentaram maior proporção de parênquima (Tab. 1). Enquanto no caule há maior proporção de área ocupada por vasos e nos ramos ocorrem maiores proporções de fibras (Tab. 1).

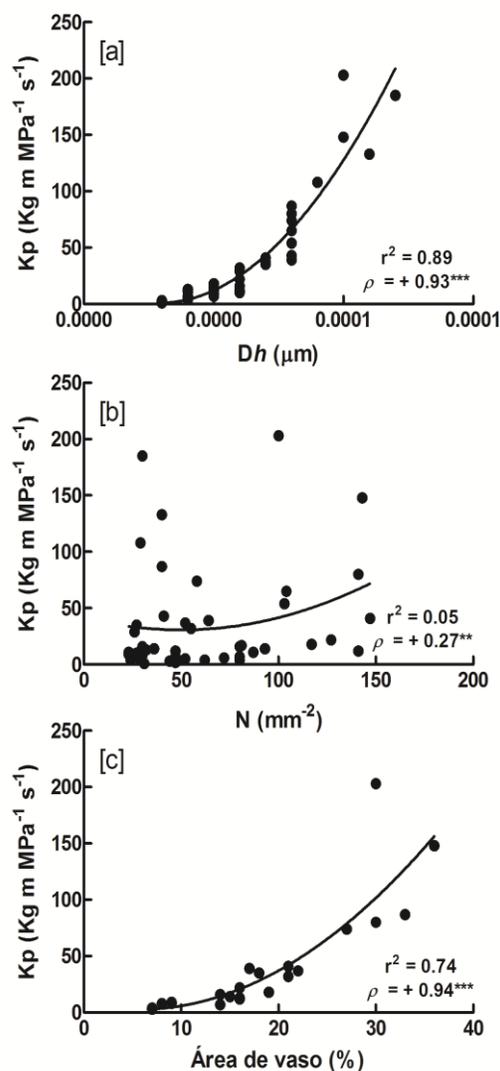


Fig. 3. Relações entre condutividade hidráulica potencial (K_p) e medidas dos vasos. (a) diâmetro hidráulico (D_h); (b) densidade dos vasos (N); e (c) área da secção transversal ocupada por vasos em *Fridericia caudigera*, *Fridericia dispar* e *Fridericia chica*. São apresentadas regressões polinomiais, correlação de Spearman (ρ) e níveis de significância $P < 0,01$ (**) e $P < 0,001$ (***)

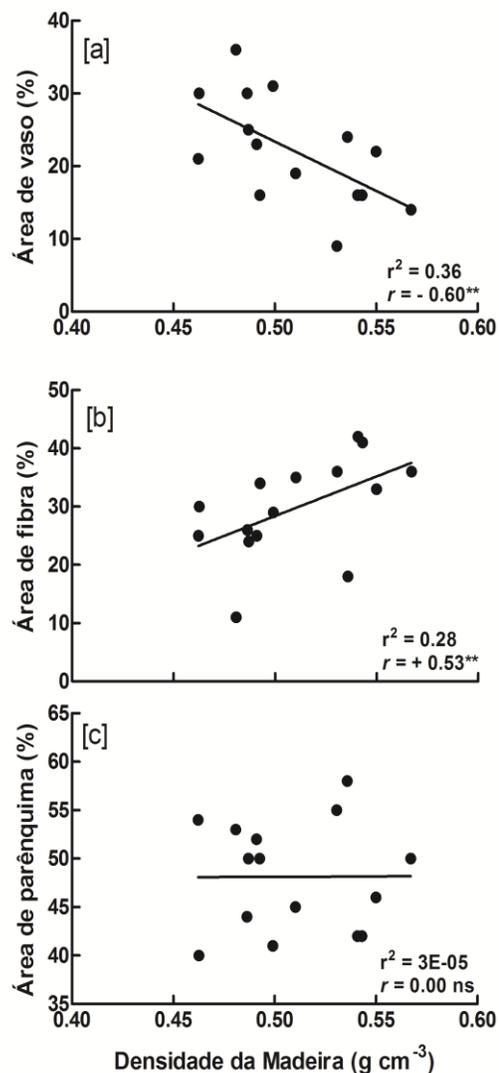


Fig. 4. Relações entre a densidade da madeira e os tecidos anatômicos que compõem o xilema em *Fridericia caudigera*, *Fridericia dispar*, e *Fridericia chica*. (a) Área da secção transversal ocupada por vasos, (b) Área da secção transversal ocupada por fibras e (c) Área da secção transversal ocupada por parênquima. São apresentadas regressões lineares, correlação de Pearson (r) e níveis de significância: $P < 0,05$ (*), $P < 0,01$ (**), e não significativo (ns).

Fridericia caudigera e *F. dispar* apresentaram cunhas profundas de floema incluso no xilema secundário e áreas de xilema entre as cunhas formando um câmbio disjunto (Fig. 5a, b). *Fridericia chica* apresentou cunhas de floemas tênues (Fig. 5c). Verificamos que são formados arcos rasos resultante de uma atividade limitada nas áreas de variação cambial.

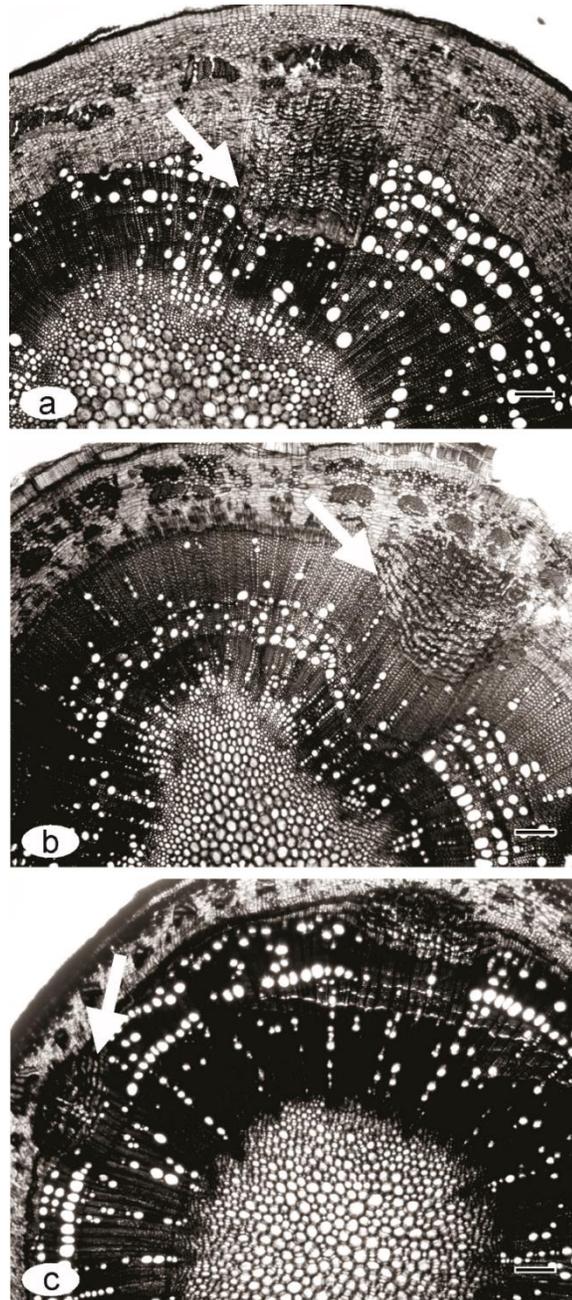


Fig. 5. Variações cambiais (crescimento secundário anômalo) em lianas do gênero *Fridericia*. (a) *Fridericia caudigera* encontrada na *caatinga*, (b) *Fridericia dispar* e (c) *Fridericia chica* encontradas no *carrasco*: Setas brancas indicam áreas de variação cambial em cada espécie. Barras de escala = 200 μ m.

4. Discussão

O diâmetro médio dos vasos em partes distais (ramos e raízes) das três espécies de lianas foram mais estreitos do que nos caules, o que sugere maior segurança hidráulica nos ramos e raízes. O afunilamento dos vasos (*conduit tapering*) parece ser universal nos sistemas hidráulicos e as plantas, frequentemente, demonstram uma diminuição na segurança hidráulica dos ramos ao caule (Anfodillo et al. 2006; McCulloh et al. 2012). Entretanto, o arranjo na densidade e diâmetro dos vasos que encontramos nas raízes, caules e ramos das lianas estudadas são diferentes dos de outros hábitos de crescimento. Observamos que os atributos do xilema das lianas propiciam uma baixa K_p e aumentam a segurança hidráulica nos ramos e nas raízes. Vasos estreitos foram associados com uma grande quantidade de parênquima nas raízes, um tecido que é comumente envolvido no armazenamento de água e carboidratos, e na osmorregulação, o que aumenta a margem de segurança contra a formação de embolismo durante o período seco (Carlquist 1985). Nos ramos, vasos estreitos foram associados com uma alta proporção de fibras, o que aumenta a força mecânica do xilema (Hacke et al. 2001). Esses resultados sugerem que um conjunto de características anatômicas pode gerar maior segurança no transporte de água nas raízes de lianas que ocorrem em áreas semiáridas, permitindo que as plantas suportem baixos potenciais hídricos dos solos durante os períodos secos.

Embora os vasos das lianas analisadas não possuam pontoações guarnecidas (ou protegidas), os diâmetros das pontoações (variando entre 1.1 e 1.6 μm) foram muito menores do que os encontrados por Brandes & Barros (2008), que variaram entre 5 e 10 μm em lianas que ocorrem em ambientes mais úmidos. De acordo com Carlquist (1988) e Metcalfe & Chalk (1989), pontoações com diâmetros menores que 5 μm são extremamente pequenas. Além disso, nós evidenciamos que a diminuição no diâmetro da pontoação determina um aumento na densidade (N_{pit}). Por um lado, o aumento de N_{pit} pode implicar em uma menor resistência à cavitação, uma vez que a ocorrência de poros grandes na membrana das pontoações pode aumentar com a área total de pontoações por vaso (Wheeler et al., 2005). Por outro lado, os poros da membrana, com frequência, são de tamanhos similares entre as espécies e são os raros poros largos da membrana que determinam o nível de segurança contra cavitação (Choat et al. 2003). Assim, os pequenos diâmetros das pontoações intervaseculares encontrados nas espécies analisadas podem limitar a área da membrana das pontoações e diminuir a possibilidade de ocorrência de grandes poros na membrana. Assumimos que os vasos estreitos com pontoações

extremamente pequenas, principalmente nos ramos e raízes das lianas neste estudo, são fortes indicadores de maior segurança hidráulica. Como as lianas são muito sensíveis à diminuição do conteúdo de água do solo (ver Clearwater & Clark 2003) e ao estresse hídrico atmosférico, o aumento da resistência à cavitação, nas raízes e nos ramos, de lianas crescendo em ambientes semiáridos deve estar associada à maior pressão no xilema necessária para absorção e transporte de água, sem que ocorram falhas hidráulicas drásticas.

Mesmo não ocorrendo diferenças na densidade da madeira (DM) do caule, o fato das três espécies diferirem nos demais atributos demonstra que a DM, por si só, não deve ser um bom indicador do status hídrico e da segurança hidráulica em lianas. Comumente, variações na DM são associadas com o ganho de resistência do xilema contra embolismos e com a redução da condutividade hidráulica (Hacke et al. 2001). Entretanto, nossos resultados demonstraram que a DM não possuiu relação com a variação na condutividade hidráulica potencial, e possivelmente, com a segurança hidráulica da planta.

A correlação positiva entre a DM e a área da seção transversal ocupada por fibras (A_F) e a correlação negativa com a área da seção transversal ocupada por vasos (A_V) parecem ser padrões para plantas lenhosas (ver Martinez-Cabrera et al. 2009; Poorter et al. 2010; Zanne et al. 2010). Quanto maior a A_V , maior será a porosidade do xilema, por consequência, menor será a DM (McCulloh et al. 2012). Verificamos que o aumento na porosidade da madeira do caule, evidenciado pela densidade de vasos (N) e o diâmetro médio dos vasos (d), foram distintos entre as espécies, porém, sempre conduziram ao aumento da K_p em relação aos ramos e raízes.

Todas as espécies apresentaram distribuição diamétrica dos vasos do xilema similar ao frequentemente descrito para lianas (por ex: Carlquist 1985; Gutiérrez et al. 2009; Rosell & Olson 2014). Poucos vasos largos são responsáveis por elevadas K_p , sendo estes vasos encontrados apenas nas porções de caule. A predominância de vasos estreitos, mais de 70% do total de vasos presentes nas classes menores de diâmetros, nos ramos e nas raízes das espécies analisadas confere menores K_p , porém, aumenta a segurança hidráulica, conforme relatado por Gutiérrez et al. (2009) e Abrantes et al. (2013). Embora as lianas possuam a capacidade de conduzir grandes volumes de água (Carlquist 1985; Carlquist 2012), a alta porcentagem de vasos estreitos indica que também há segurança hidráulica. Essas características foram mais evidentes

nas raízes que são responsáveis pela absorção de água diretamente do solo, e nos ramos que conduzem água diretamente às folhas.

A densidade dos vasos (N) demonstrou ser uma estratégia secundária para a condutividade hidráulica potencial (K_p). A baixa correlação encontrada é explicada pelo fraco *trade-off* entre diâmetro e densidade dos vasos nas espécies analisadas. Áreas proporcionais com vasos de diâmetros semelhantes apresentaram densidades distintas. Esse comportamento diferencia-se do que usualmente é descrito para espécies lenhosas por autores como, Gartner et al. (1990), Poorter et al. (2010) e McCulloh et al. (2012). Nós atribuímos a fraca correlação entre N e K_p das espécies analisadas ao dimorfismo dos vasos em lianas descrito por Carlquist (1985). Os vasos em lianas tendem a ser muito largos ou muito estreitos (Carlquist 1985; Lima et al. 2010; Carlquist 2012; Rosell & Olson 2014), ao contrário da distribuição normal esperada para uma população de células (Carlquist 1985). Em suma, a presença de vasos largos associados com vasos estreitos, garante tanto eficiência quanto segurança na condutividade hidráulica em lianas (Gutiérrez et al. 2009).

Os tipos distintos de variações cambiais registrados em *F. chica* e *F. dispar*, que coocorrem no *carrasco*, geraram diferenças nos diâmetros, nas densidades dos vasos, na condutividade hidráulica e, conseqüentemente, na forma de utilização da água. Essas diferenças podem favorecer a coocorrência de *F. chica* e *F. dispar*, porque, conforme explicam McCulloh et al. (2012), ao analisarem duas espécies coocorrentes, as diferenças na arquitetura hidráulica diminuíram a competição interespecífica e favoreceram a coexistência. Embora *F. chica* tenha apresentado cunhas de floema pouco profundas e vasos mais estreitos que as demais espécies, essas características não são adaptativas ao local. Segundo Pace et al. (2009) e Lohmann et al. (2013) as espécies mais recentes da tribo *Bignoniaceae* apresentam cunhas profundas, como evidenciamos em *F. dispar* e *F. caudigera*. Entretanto, *F. chica* é cerca de 10 milhões de anos mais recente e a presença de cunhas rasas representa uma volta às características mais primitivas do grupo.

Embora *F. caudigera* e *F. dispar* estejam espacialmente segregadas, a primeira ocorrendo na *caatinga* e a segunda no *carrasco*, a ocorrência de variação cambial semelhante entre elas demonstra haver maior proximidade filogenética, conforme relatado por Pace et al. (2009) e Lohmann et al. (2013). Mesmo espacialmente segregadas, a semelhança no padrão de variação

cambial demonstra que essas duas espécies conservam as características anatômicas do xilema. Essa conservação pode indicar que a distribuição geográfica e a abundância dessas duas populações não estão associadas somente a filtros de dispersão, mas principalmente à capacidade de utilizar os recursos disponíveis em cada ambiente.

5. Conclusões

Em síntese, as lianas em ambientes semiáridos possuem um conjunto de características do xilema que podem permitir maior resistência à cavitação induzida por seca ao longo do contínuo raiz-caule-ramos, incluindo: 1) vasos com pequenos diâmetros, baixa K_p e alta segurança hidráulica nas raízes e nos ramos; 2) dimorfismo de vasos, garantindo tanto eficiência quanto segurança hidráulica; e 3) pontoações com pequenos diâmetros, cerca de cinco vezes menores do que as pontoações de lianas que ocorrem em florestas úmidas. As características anatômicas de lianas são indicativas de que o seu funcionamento hidráulico diverge do registrado para outras formas de crescimento, em que a segurança hidráulica diminui progressivamente das raízes para os ramos. Vasos estreitos foram associados com uma grande quantidade de parênquima nas raízes, um tecido que pode apresentar um papel na osmorregulação e na capacidade de armazenar água; enquanto vasos estreitos associados com uma alta proporção de fibras, podem aumentar a força mecânica do xilema nos ramos. Esses atributos do xilema geram uma baixa K_p e uma maior segurança hidráulica nas raízes e nos ramos, permitindo a absorção e condução de água sob baixos potenciais hídricos do solo durante o período seco.

Referências

- Abrantes, J.; Campelo, F.; García-Gonzalez, I. & Nabais, C. 2013. Environmental control of vessel traits in *Quercus ilex* under Mediterranean climate: relating xylem anatomy to function. **Trees** **27**: 655–662.
- Anfodillo, T.; Carraro, V.; Carrer, M.; Fior, C. & Rossi, S. 2006. Convergent tapering of xylem conduits in different woody species. **New Phytologist** **169**: 279-290.
- Angyalossy, V.; Angeles, G.; Pace, M.R.; Lima, A.C.; Dias-Leme, C.L.; Lohmann, L.G. & Madero-Veja, C. 2012. An overview of the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. **Plant Ecology & Evolution** **5**: 167-182.
- Araújo, F.S. & Martins, R.F. 1999. Fisionomia e organização da vegetação do carrasco no planalto da Ibiapaba, estado do Ceará. **Acta Botanica Brasilica** **13**: 1-14.

- Araújo, F.S.; Costa, R.C.; Lima, J.R.; Vasconcelos, S.F.; Girão, L.C.; Sobrinho, M.S.; Bruno, M.M.A.; Souza, S.S.G.; Nunes, E.P.; Figueiredo, M.A.; Lima-Verde, L.W. & Loiola, M.I.B. 2011. Floristics and life-forms along a topographic gradient, central-western Ceará, Brazil. **Rodriguésia** **62**: 341-366.
- Barbosa, R.I. & Fearnside, P.M. 2004. Wood density of trees in open savannas of the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management** **199**:115-123.
- Brandes, A.F.N. & Barros, C.F. 2008. Anatomia do lenho de oito espécies de lianas da família Leguminosae ocorrentes na Floresta Atlântica. **Acta Botanica Brasilica** **22**: 465-480.
- Bucci, S.J.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Scholz, F.G.; Franco, A. C. & Bustamante, M. 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savana trees: from leaf to whole plant. **Tree Physiology** **24**: 891-899.
- Bucci, S.J.; Scholz, F.G.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Franco, A.C.; Zhang, Y. & Hao, G.Y. 2008. Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. **Brazilian Journal of Plant Physiology** **20**: 233-245.
- Carlquist, S. 1985. Observations on functional wood histology of vines and lianas: vessel dimorphism, tracheids, vasicentric tracheids, narrow vessel, and parenchyma. **ALISO** **11**:139-157.
- Carlquist, S. 1989. Wood anatomy of *Tasmanni*: Summary of wood anatomy of Winteraceae. **ALISO** **12**: 257-275.
- Carlquist, S. 1988. **Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledons wood**, Springer Verlag, Berlin.
- Carlquist, S. 2012. How wood evolves: a new synthesis. **Botany** **90**: 901-940.
- Chave, J.; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S.L.; Swenson, N.G. & Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters** **12**: 351-366.
- Choat, B.; Ball, M.; Luly, J. & Holtum, J. 2003. Pit membrane porosity and water stress-induced cavitation in four co-existing dry rainforest tree species. **Plant Physiology** **131**: 41-48.
- Choat, B.; Ball, M.C.; Luly, J.G. & Holtum, J.A.M. 2005. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. **Trees** **19**: 305-311.
- Clearwater, M. & Clark C.J. 2003. In vivo magnetic resonance imaging of xylem vessel contents in wood lianas. **Plant, Cell and Environment** **26**: 1206-1214.

- Costa, R.C. & Araújo, F.S. 2012. Physiognomy and structure of a caatinga with *Cordia oncocalyx* (Boraginaceae), a new type of community in Andrade-Lima's classification of caatingas. **Rodriguésia** **63**: 269-276.
- Ewers, F.W.; Cochard, H. & Tyree, M.T. 1997. A survey of root pressures in vines of a tropical lowland forest. **Oecologia** **110**: 191-196.
- FAO, Food and Agriculture Organization. IUSS Working Group WRB. 2007. World Reference Base for Soil Resources 2006. **World Soil Resources Reports**. N° 103. FAO, Rome.
- Gartner, B.L.; Bullock, S.H.; Mooney, H.A.; Brown, V. & Whitbeck, J.L. 1990. Water transport properties of vine and tree stems in a tropical deciduous forest. **American Journal of Botany** **77**: 742-749.
- Gea-Izquierdo, G.; Fonti, P.; Cherubini, P.; Martín-Benito, D.; Chaar, H. & Cañellas, I. 2012. Xylem hydraulic adjustment and growth response of *Quercus canariensis* Willd. to climatic variability. **Tree Physiology** **23**: 401-413.
- Gerlach, D. 1984. **Botanische Mikrotechnik**: Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Gutiérrez, M.; Miguel-Chávez, R.S. & Terrazas, T. 2009. Xylem conductivity and anatomical traits in diverse lianas and small tree species from a tropical forest of southwest Mexico. **International Journal of Botany** **5**: 279-286.
- Hammer, O.; Harper, D.A. & Rian, P.D. 2001. Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Version 2.17. **Palaeontologia Electronica** **4**: 9pp. Available: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hacke, U.G. & Sperry, J.S. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** **4**: 97-115.
- Hacke, U.G.; Sperry, J.S.; Pockman, W.T.; Davis, S.D. & McCulloh, K.A. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia** **126**: 457– 461.
- Hacke, U.G.; Sperry, J.S.; Wheeler, J.K. & Castro, L. 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. **Tree Physiology** **26**: 689-701.
- Jacobsen, A.L.; Pratt, R.B.; Davis, S.D. & Ewers, F.W. 2008. Comparative community physiology: nonconvergence in water relations among three semi-arid shrub communities. **New Phytologist** **180**: 100-113.
- Jacobsen, A.L.; Pratt, R.B.; Tobin, M.F.; Hacke, U.G. & Ewers, F.W. 2012. A global analysis of xylem vessel length in woody plants. **American Journal of Botany** **99**: 1583-1591.

- Jansen, S.; Baas, P.; Gasson, P.; Lens, F. & Smets, E. 2004. Variation in xylem structure from tropics to trunda: evidence from vestured pits. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA** **101**: 8833-8837.
- Junqueira, C.U. 1990. O uso de cortes finos de tecidos na medicina e biologia. **Meios e Métodos** **66**: 167-171.
- Lima, A.C.; Pace, M.R. & Angyalossy, V. 2010. Seasonality and growth rings in lianas of the Bignoniaceae. **Trees** **24**: 1045-1060.
- Lohmann, L.G.; Bell, C.D.; Cali6, M.F. & Winkworth, R.C. 2013. Pattern and timing of biogeographical history in the Neotropical tribe Bignonieae (Bignoniaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society** **171**: 154–170.
- Martínez-Cabrera, H.I.; Jones, C.S.; Espino, S. & Schenk, H.J. 2009 Wood anatomy and wood density in shrubs: responses to varying aridity along transcontinental transects. **American Journal of Botany** **96**: 1388–1398.
- McCulloh, K.A. & Sperry, J.S. 2005. Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. **Tree Physiology** **25**: 257-267.
- McCulloh K.A.; Sperry J.S.; Lachenbruch B.; Meinzer F.C.; Reich P.B. & Voelker S. 2010. Moving water well: comparing hydraulic efficiency in twigs and trunks of coniferous, ring-porous and diffuse-porous saplings from temperate and tropical forests. **New Phytologist** **186**: 439-450.
- McCulloh, K.A.; Meinzer, F.C.; Sperry, J.S.; Lachenbruch, B.; Voelker, S.L.; Woodruff, D.R. & Domec, J.C. 2011. Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density. **Oecologia** **167**: 27-37.
- McCulloh, K.A.; Johnson, D.M.; Meinzer, F.C.; Voelker, S.L.; Lachenbruch, B. & Domec, J.C. 2012. Hydraulic architecture of two species differing in wood density: opposing strategies in co-occurring tropical pioneer trees. **Plant, Cell and Environment** **35**: 116–125.
- Metcalf, C.R. & Chalk, L. 1989. **Anatomy of the Dicotyledons: Wood structure and conclusion of the general introduction**. Oxford University Press, New York.
- Mitchell, P.J.; Veneklaas, E.J.; Lambers, H. & Burgess, S.S.O. 2008. Using multiple trait associations to define hydraulic functional types in plant communities of south-western Australia. **Oecologia** **158**: 385-397.
- Pace, M.R.; Lohmann, L.G. & Angyalossy, V. 2009. The rise and evolution of the cambial variant in Bignonieae (Bignoniaceae). **Evolution & Development** **11**: 465-479.

- Poorter, L.; McDonald, I.; Alarcón, A.; Fichtler, E.; Licona, J.C.; Pefia-Claros, M.; Sterck, F. Villegas, Z. & Sass-Klaassen, U. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist** **185**: 481-492.
- Pratt, R.B.; Jacobsen, A.L.; Golgotiu, K.A.; Sperry, J.S.; Ewers, F.W. & Davis, S.D. 2007. Life history type and water stress tolerance in nine California chaparral species (Rhamnaceae). **Ecological Monographs** **77**: 239-253.
- Rosell, J.A. & Olson, M.E. 2014. Do lianas really have wide vessels? Vessel diameter-stem length scaling in non-self-supporting plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** **16**: 288-295.
- Sperry, J.S. & Hacke, U.G. 2002. Desert shrub water relations with respect to soil characteristics and plant functional type. **Functional Ecology** **16**: 367-378.
- Tyree, M.T. & Ewers, F.W. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. **New Phytologist** **119**: 345-360.
- Vasconcelos, S.F.; Araújo, F.S. & Lopes, A.V. 2010. Phenology and dispersal modes of wood species in the Carrasco, a tropical deciduous shrubland in the Brazilian semiarid. **Biodiversity and Conservation** **19**: 2263-2289.
- Wheeler, J.K.; Sperry J.S.; Hacke, U.G. & Hoang N. 2005. Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. **Plant, Cell and Environment** **28**: 800-812.
- Wiens, J.J. & Graham, C.H. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. **Annual Reviews Ecology, Evolution and Systematic** **36**: 519-539
- Zanne, A.E.; Westoby, M.; Falster, D.S.; Ackerly, D.D.; Loarie, S.R.; Arnold, S.E.J, Coomes, D.A. 2010. Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. **American Journal of Botany** **97**: 207-215.
- Zimmermann, M.H. 1983. **Xylem structure and the ascent on sap**. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

POR QUE A ABUNDÂNCIA DE LIANAS É BAIXA EM CLIMA SEMIÁRIDO?‡

Resumo: Lianas são abundantes em florestas tropicais sazonais, onde evitam o estresse hídrico sazonal através do acesso às reservas de água profundas do solo. Embora sejam favorecidas em ambientes sazonais, a ocorrência e a abundância de lianas são baixas em ambientes semiáridos. Nós hipotetizamos que, em ambientes semiáridos, lianas não tolerariam o alto estresse hídrico do solo e do ar durante o período seco, que aumentam os riscos de embolismos. Comparamos a profundidade do sistema radicular, a dinâmica foliar, o potencial hídrico foliar sazonal (Ψ_{leaf}) e a resistência à cavitação (P_{50}) em lianas congêneres que ocorrem com abundâncias contrastantes em duas áreas semiáridas com diferenças nas características estruturais dos solos e no déficit de pressão de vapor do ar (VPD_{ar}). Independente da textura e da profundidade do solo, a disponibilidade de água foi restrita ao período chuvoso. As raízes foram superficiais, não ultrapassaram 35 cm de profundidade. O potencial hídrico foliar da madrugada (Ψ_{predawn}) foi menor no início do período seco em comparação ao período chuvoso, indicando déficit hídrico e corroborando com a superficialidade do sistema radicular. Todas as espécies apresentaram deciduidade foliar no início do período seco em resposta ao estresse hídrico do solo e ao VPD_{ar} . O P_{50} variou entre -18 e -2.49 MPa, indicando que as lianas que ocorrem em ambientes semiáridos possuem maior resistência à seca do que o comumente descrito. Em síntese, as lianas que ocorrem em ambientes semiáridos possuem maior resistência à cavitação e limitam a fixação de carbono ao período chuvoso devido à deciduidade foliar no início do período seco. Assim, a abundância de lianas pode ser menor em ambientes semiáridos quando comparados a outros ambientes sazonalmente secos, uma vez que suas raízes são superficiais, e a deciduidade foliar impede o ganho de carbono e o crescimento durante o período seco, principal vantagem competitiva em outros ambientes sazonais.

Palavras-chave: Vulnerabilidade à cavitação, resistência à seca, potencial hídrico foliar, deciduidade foliar, sistema radicular.

Abstract: Lianas are abundant in seasonal tropical forests, where they avoid seasonal water stress through access to deep-water reserves in the soil. Although lianas are favored in seasonal environments, their occurrence and abundance are low in semi-arid environments. We hypothesized that lianas do not tolerate the high water stress in the soil and air during the dry season in semi-arid environments, which would increase the risk of embolism. We compared root system depth, leaf dynamics, seasonal leaf water potential (Ψ_{leaf}), and cavitation resistance (P_{50}) between congeneric lianas that occur at different abundances in two semi-arid areas that differ in

‡ O manuscrito segue as normas do Periódico Austral Ecology

soil characteristics and air vapor pressure deficit (VPD_{air}). Regardless of soil texture and depth, water availability was restricted to the rainy season. The roots were superficial, not surpassing 35 cm in depth. The predawn leaf water potential ($\Psi_{predawn}$) was lower in the beginning of the dry season than in the rainy season, which suggests water deficit and corroborates the hypothesis of a superficial root system. All species showed leaf fall in the early dry season in response to water stress in the soil and air vapor pressure deficit (VPD_{air}). P_{50} varied from -18 to -2.49 MPa, which indicates that the lianas of semi-arid environments have higher resistance to drought than previously thought. In short, lianas that occur in semi-arid environments have higher resistance to cavitation and limit carbon fixation to the rainy season due to leaf fall in the early dry season. Hence, liana abundance is lower in semi-arid environments than in other seasonally dry environments, as their roots are superficial, and leaf fall hinders carbon gain and growth during the dry season, which is the main competitive advantage in other seasonal environments.

Keywords: Vulnerability to cavitation, drought resistance, leaf water potential, leaf fall, root system.

INTRODUÇÃO

Explicações mecanicistas sobre a distribuição e a abundância de lianas têm evidenciado que o aumento na sazonalidade e a diminuição da precipitação favorecem essa forma de crescimento (Schnitzer 2005; Swaine & Grace 2007; DeWalt *et al.* 2010; Schnitzer & Bongers 2011). Lianas seriam mais abundantes em climas com estacionalidade pluvial porque teriam raízes profundas e sistema vascular eficiente (Schnitzer 2005), sendo capazes de fixar altas quantidades de carbono mesmo durante o período seco (Cai *et al.* 2009). Esses caracteres possibilitariam às lianas serem mais competitivas, que outras formas de crescimento, durante o período de baixa precipitação ou déficit hídrico (Cai *et al.* 2009; Zhu & Cao 2009).

Embora a abundância seja correlacionada positivamente com o aumento da sazonalidade, Schnitzer (2005) ressaltou que em florestas muito secas, com precipitação média anual menor que 800 mm a abundância de lianas diminui. Nesses ambientes, Schnitzer (2005) especulou que as lianas não toleram o estresse hídrico do solo e o déficit de pressão de vapor do ar. Embora esse padrão seja consistente (ver DeWalt *et al.* 2010; Schnitzer & Bongers 2011), alguns trabalhos demonstraram que a abundância média de lianas em florestas muito secas foi similar à encontrada em florestas sazonais com precipitação anual entre 1000 e 1900 mm (Phillips & Miller 2002; Gentry 1991).

A consistência dessa explicação mecanicista sobre o padrão de distribuição e abundância de lianas tem sido pouco testada (ver Andrade *et al.* 2005; Cai *et al.* 2009; Johnson *et al.* 2013).

Usualmente, os trabalhos têm investigado a existência de diferenças na resistência à seca e na fixação de carbono entre lianas e árvores para explicar a abundância de lianas em florestas sazonalmente secas (Zhu & Cao 2009; van der Sande *et al.* 2013). Alguns trabalhos demonstraram que as lianas não têm sistema radicular profundo e que a eficiência hidráulica é similar à de espécies arbóreas (Andrade *et al.* 2005; Johnson *et al.* 2013). Assim, os mecanismos que poderiam restringir a distribuição e a abundância de lianas em ambientes muito secos permanecem controversos e pouco esclarecidos.

O estabelecimento e a sobrevivência de plantas em ambientes sazonalmente secos relacionam-se com mecanismos específicos de resistência à seca (Poorter & Markesteijn 2008). Existem duas principais estratégias para lidar com a seca sazonal: tolerância e evitação. Espécies tolerantes à seca, geralmente possuem mecanismos que reduzem a perda de água, como a baixa condutância estomática (Maherali *et al.* 2006) e sistema hidráulico resistente à cavitação (Choat *et al.* 2005). Espécies que evitam a seca, por exemplo, podem apresentar deciduidade foliar (Borchert 1994; Worbes *et al.* 2013) ou sistemas radiculares profundos (Andrade *et al.* 2005; Markesteijn & Poorter 2009). A dinâmica foliar constitui um fator básico nos estudos sobre resistência à seca (Borchert 1994; Worbes *et al.* 2013) e, conforme Poorter & Markesteijn (2008), a deciduidade é uma estratégia bem sucedida de sobrevivência, pois diminui a transpiração e os riscos de falhas hidráulicas no xilema. Além disso, sistemas radiculares profundos podem aumentar a capacidade de absorção de água das camadas mais profundas do solo (Markesteijn & Poorter 2009), mantendo o potencial hídrico foliar menos negativo e diminuindo a pressão no xilema. Portanto, para explicar a ocorrência e a abundância de lianas em ambientes muito secos a integração entre a dinâmica foliar, a profundidade do sistema radicular, a resistência à cavitação e as relações hídricas pode ser importante.

Em regiões semiáridas, particularmente na zona tropical semiárida brasileira (SAT), Schnell (1961) destacou a reduzida abundância de lianas. A fisionomia da vegetação que cobre a maior parte da região semiárida do Brasil é denominada de *caatinga*, é uma Dry Thorny Woodland, ocorrendo em áreas com solos rasos e argilosos, com altitude entre 300 e 500 m e precipitação anual média de 700 mm (Araújo *et al.* 2011). Entretanto, há outros tipos de vegetação, tais como Dry Schubland sobre Arenosol profundos neste mesmo domínio climáticos, no qual lianas são abundantes (ex. Oliveira *et al.* 1997; Araújo & Martins 1999; Lemos & Rodal 2002). Nessas áreas, a precipitação anual média é superior a 1000 mm, os solos são arenosos e

profundos e a altitude em torno de 700 m (Araújo *et al.* 2011). Essa variação regional na abundância de lianas torna o semiárido brasileiro um ambiente propício para investigarmos quais as características morfológicas e fisiológicas que podem restringir a ocorrência de lianas em ambientes sazonalmente secos.

Nosso objetivo foi analisar se as características do sistema hidráulico e as relações hídricas foliares podem explicar a ocorrência e a abundância de lianas em ambientes semiáridos, ou seja, no extremo seco de sua distribuição. Comparamos a arquitetura hidráulica, a profundidade do sistema radicular, a dinâmica foliar e as relações hídricas diurnas e sazonais de espécies congêneres que ocorrem com abundâncias contrastantes em duas áreas semiáridas. Nós esperamos que (1) as lianas apresentem forte convergência nas características hidráulicas, mantendo um sistema hidráulico eficiente, pouco resistente à seca e raízes profundas conforme proposto por Schnitzer (2005); (2) o acesso à água profunda do solo permitirá que as lianas apresentem potenciais hídricos foliares menos negativos e maior condutância estomática, o que potencialmente pode explicar as diferenças nas abundâncias de lianas entre áreas; e (3) que a modulação da área foliar da copa seja uma importante estratégia de lidar com a seca, sendo associada ao estresse hídrico sazonal do solo e ao aumento do VPD do ar (VPD_{ar}).

MATERIAIS E MÉTODOS

Áreas e espécies de estudo

Nossa pesquisa foi desenvolvida em duas áreas tropicais sazonalmente secas, sob clima semiárido, ocorrentes na região Nordeste do Brasil. Ambas as áreas pertencem à Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra das Almas ($5^{\circ}15'00''S$ e $40^{\circ}15'00''W$), localizada na porção sul do Planalto da Ibiapaba, abrangendo os municípios de Crateús no estado do Ceará e Buriti dos Montes, no estado do Piauí.

A geomorfologia das áreas compreende duas unidades: o complexo do embasamento cristalino, com relevo plano a suavemente ondulado e baixa altitude (entre 300 e 400 m); e a borda oriental da bacia sedimentar do Meio Norte, que compreende o planalto da Ibiapaba, com altitudes entre 500 e 700 m (Souza 1988). Essas diferenças geomorfológicas, pedológicas e

altitudinais possibilitam a ocorrência de três tipos de vegetação: Dry Thorny Woodland, Dry Schubland e Dry Forest (Araújo *et al.* 2011).

Na área de baixa altitude, o solo é um Leptosol (FAO 2006) pouco profundo e com alto teor de argila (Tabela 1). A umidade e o conteúdo de água do solo são altos (Tabela 1), principalmente no período chuvoso, devido à forte retenção hídrica nas camadas com alta concentração de argila. O solo é relativamente rico em matéria orgânica, nitrogênio (N) e fósforo (P) (Tabela 1). A precipitação média anual é de 708 mm e a temperatura média de 28 °C (FUNCEME 2013 dados históricos de 1982-2013). As chuvas são concentradas nos quatro primeiros meses do ano (FUNCEME 2013). A vegetação que cobre esta área é conhecida localmente com “*caatinga*”, uma Savana Espinhosa Seca (Dry Thorny Woodland), com árvores, arbustos e um estrato herbáceo estacionalmente bem desenvolvido.

Na área de maior elevação, em torno de 700 m, o solo é do tipo Arenosol (FAO 2006), profundo, de textura arenosa (Tabela 1) e com drenagem livre. A umidade e o conteúdo de água do solo são baixos, mesmo nas camadas mais profundas, principalmente pelo baixo teor de argila (Tabela 1). O solo é pobre em nutrientes (N e P), possui baixa concentração de matéria orgânica e alto teor de alumínio (Tabela 1). A precipitação média anual é de 1,055 mm, e a temperatura média em torno de 28 °C (Estação meteorológica da Reserva Serra das Almas; dados históricos de 2000-2012). Nessa área, as chuvas também são concentradas nos quatro primeiros meses do ano. A vegetação que cobre este tipo de solo é conhecida localmente como “*carrasco*”, um tipo de Arbustaria seca fechada com árvores emergentes (Closed Dry Shrubland with emergente trees).

Tabela 1. Parâmetros químicos mensurados de alíquotas de solo em diferentes profundidades no Leptosol e no Arenosol da Reserva Natural Serra das Almas, Ceará, Brasil. MO: Matéria orgânica; N: Nitrogênio; P: Fósforo; Al³⁺: Alumínio.

Leptosol												
profundidade (cm)	Composição granulométrica (g/kg)					Umidade (g/100g)			Nutrientes			
	Areia grossa	Areia fina	Silte	Argila	Argila natural	0.033 MPa	1.5 MPa	Água útil	OM (g/kg)	N (g/kg)	P (mg/kg)	Al ³⁺ (cmol/kg)
0-3	374	332	194	100	25	16.05	9.66	6.39	41.17	2.40	17	0.15
3-17	421	346	168	64	28	8.35	3.43	4.92	12.31	10.67	17	0.20
17-26	409	307	197	87	49	10.68	4.57	6.11	7.96	0.49	17	0.30
26-34	390	171	208	231	116	18.03	10.49	7.54	8.69	0.47	2	0.60
Arenosol												
0-4	400	473	56	71	13	6.14	5.92	0.22	26.58	1.45	7	1.25
4-12	330	593	18	59	10	4.34	3.40	0.94	18.83	0.96	15	1.30
12-22	337	525	88	50	10	4.10	3.06	1.04	10.14	0.60	12	1.10
22-32	291	624	32	53	9	4.41	3.05	1.36	7.86	0.49	6	0.90
32-59	331	564	21	84	10	4.41	2.98	1.43	7.14	0.42	25	0.85
59-88	268	613	37	82	17	4.60	2.84	1.76	6.10	0.38	9	0.70
88-115	290	571	52	87	17	4.40	2.58	1.82	4.24	0.22	4	0.60
115-150 ⁺	214	646	52	88	20	4.40	2.65	1.75	3.62	0.18	2	0.50

Em cada área, demarcamos um hectare e registramos todas as espécies de lianas e o número de indivíduos por espécie. No sítio de Leptosol, registramos apenas uma espécie de liana, *Fridericia caudigera* (S. Moore) L. G. Lohmann, com 10 indivíduos/ha. No sítio de Arenosol, identificamos quatro espécies de lianas: *Fridericia dispar* (Bureau ex K. Schum.) L. G. Lohmann (587 indivíduos/ha), *Fridericia chica* (Bonpl.) L. G. Lohmann (124 indivíduos/ha), *Dioclea megacarpa* Rolfe (20 indivíduos/ha) e *Cratylia mollis* Mart. ex Benth (13 indivíduos/ha).

Para este estudo, selecionamos as espécies congêneres pertencentes à família *Bignoniaceae*, tribo *Bignonieae*, gênero *Fridericia*. Optamos por espécies aparentadas para evitar que as diferenças entre as características hidráulicas mensuradas fossem influenciadas apenas pela divergência filogenética entre as espécies (ver Chen *et al.* 2009).

Variáveis abióticas

Conteúdo de água nos solos – Em cada tipo de solo abrimos uma trincheira de 1 m² (1 m x 1 m). No Leptosol, por ser mais raso, a profundidade foi de apenas 0,35 m. Instalamos sensores dielétricos ECH₂0, modelo EC-10 (Decagon Devices, Inc.) nas profundidades de 4, 12 e 23 cm. No Arenosol a profundidade controlada foi de 1,5 m e os sensores foram instalados a 8, 26, 68 e 135 cm de profundidade. As profundidades nas quais os sensores foram instalados correspondem aos horizontes descritos em cada tipo de solo. Os dados foram gravados em Data Logger HOB0 (Onset Computer Corporation, Bourne, MA, EUA, Onset) a cada 15 minutos, no período de julho

de 2011 a maio de 2012. Para determinar a umidade do solo ($\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$) utilizamos a equação proposta por Miranda *et al.* (2007):

$$\theta = 0,0009x - 0,2778$$

em que θ é a umidade do solo em $\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$ e x é o potencial elétrico do sensor ECH₂O em mV, com $r^2 = 0,9899$.

A água disponível para planta (PAW) em cada camada do solo foi obtida pela diferença entre a quantidade de água mensurada em um dado dia (VWC_{meas}) e o menor valor registrado (VWC_{min}) no período de estudo:

$$\text{PAW} = \text{VWC}_{\text{meas}} - \text{VWC}_{\text{min}}$$

A PAW para cada camada de solo foi representada pela integração de valores de PAW em várias profundidades. No Leptosol, para a profundidade de 0-30, integramos os dados de teor de água nas profundidades de 4, 12 e 23 cm. No Arenosol, consideramos três camadas de solo: 0-50, 50-100 e 100-150 cm de profundidade. Integramos os dados de teor de água nas profundidades de 08 e 26 cm para compor a camada de 0-50 cm. Nas demais camadas, utilizamos o teor de água a 68 cm de profundidade para compor a camada de 50-100 cm e o teor de água a 135 cm para representar a camada de 100-150 cm. Converteremos os valores de PAW para conteúdo de água do solo (VWC) seguindo a equação:

$$\text{VWC} = (\text{PAW}/\text{depth}) + \text{VWC}_{\text{min}}$$

Em que *depth* representa a espessura da camada do solo associada ao valor de PAW (no Leptosol 0-30 e no Arenosol 0-50, 50-100 e 100-150 cm) expressado em mm. O VWC resultante foi um valor médio para cada profundidade analisada.

Precipitação mensal e déficit de pressão de vapor do ar (VPD_{ar}) – Em cada sítio, registramos diariamente a precipitação (mm), a umidade relativa do ar (%) e temperaturas do ar máxima (°C) e mínima (°C), por meio de estação micrometeorológica (HOBO Micro Station, Onset Computer Corporation, Bourne, MA, EUA). Com os dados de temperatura e umidade relativa do ar calculamos o déficit de pressão de vapor do ar (VPD_{ar}), com base nas equações propostas no método de Penman-Monteith parametrizado pela FAO 56. Inicialmente, calculamos a pressão de

vapor de saturação para as temperaturas máxima ($e_s(T_{max})$), média ($e_s(T_{med})$) e mínima ($e_s(T_{min})$) pela equação:

$$e_s(T_{max}) = 0,6108 * e^{\left(\frac{17,27+T_{max}}{T_{max}+237,3}\right)}$$

Sendo $e_s(T_{min})$ a pressão de vapor de saturação obtida pela temperatura mínima (kPa) obtido pela mesma equação, apenas substituindo o valor da temperatura do ar.

A pressão de vapor de saturação da atmosfera (e_s) foi calculada pela soma dos valores de $e_s(T_{max})$ e $e_s(T_{min})$ dividido por dois:

$$e_s = \frac{e_s(T_{max}) + e_s(T_{min})}{2}$$

Em seguida, calculamos a pressão de vapor atual (e_a) em kPa:

$$e_a = e_s(T_{med}) \frac{UR_{med}}{100}$$

Sendo UR_{med} a umidade relativa média do ar (%).

Com os valores de e_s e e_a calculamos o VPD_{ar} pela equação:

$$VPD_{ar} = e_s - e_a$$

Arquitetura e profundidade de raízes

Para avaliar o padrão de enraizamento e mensurar a profundidade radicular, selecionamos cinco indivíduos adultos por espécie e escavamos as raízes, no início do período seco de 2013 (junho). No Leptosol, conseguimos escavar as raízes até uma profundidade de 0,30 m sem danificar o sistema radicular. No Arenosol, a profundidade de escavação chegou a pouco mais de 0,50 m, mas não encontramos raízes em profundidades superiores a 0,35 m. Mensuramos a profundidade das raízes com uma trena. Após as escavações, coletamos as raízes e no laboratório descrevemos a morfologia e fotografamos os indivíduos.

Dinâmica foliar

Acompanhamos quinzenalmente, entre junho de 2011 e maio de 2013, 10 indivíduos de cada espécie. Quantificamos as fenofases de folha adulta e queda de folha pelo Percentual de

Intensidade de Fournier, ou Índice de Intensidade (Fournier 1974). Com esses dados verificamos a duração da cobertura de copa.

Condutância estomática (g_s) e potencial hídrico foliar (Ψ_{leaf})

As relações hídricas foliares foram determinadas no período chuvoso (março de 2012) e no início do período seco (maio 2012). Para cada espécie selecionamos cinco indivíduos e em cada um, cinco folhas adultas foram mensuradas por horário. No período chuvoso mensuramos o potencial hídrico foliar (Ψ_{leaf}) ao longo do dia, em intervalos de duas horas, entre 02h00min e 18h00min. No início do período seco, mensuramos apenas o Ψ_{leaf} da madrugada ($\Psi_{predawn}$), às 04h00min e o Ψ_{leaf} mínimo (Ψ_{midday}) ao meio dia. Esta distinção de horários entre os períodos ocorreu devido à baixa densidade de folhas ao final da estação chuvosa. O Ψ_{leaf} foi mensurado usando uma câmara de pressão de Scholander (Soil moisture - Modelo 3005 F01).

Simultaneamente ao Ψ_{leaf} , mensuramos a condutância estomática (g_s). As medidas de g_s foram feitas apenas no período chuvoso devido a falhas técnicas no IRGA – Analisador de Fotossíntese (Li-Cor LI-6400XT) no período seco. Utilizamos as condições de temperatura, concentração de CO_2 e radiação ambiental, não sendo necessário controlar as condições de medida na câmara do IRGA. Em cada horário também foram coletados dados de temperatura e umidade relativa do ar com um termohigrômetro para calcular o déficit de pressão de vapor do ar (VPD_{ar}).

Vulnerabilidade do xilema à cavitação

Construímos curvas de vulnerabilidade à cavitação dos ramos utilizando o método de secagem em bancada proposto por Sperry *et al.* (1988). Inicialmente, estimamos o maior comprimento dos vasos de cada espécie seguindo o método de injeção de ar comprimido indicado por Ewers & Fisher (1989). O comprimento dos vasos de *F. caudigera*, *F. dispar* e *F. chica* foi de 58, 63 e 26 cm, respectivamente. Devido à ocorrência de vasos longos, optamos por mensurar a condutividade hidráulica dos ramos (K_{ramo}) com a retirada das paredes terminais dos vasos. Vasos abertos possuem baixa resistência hidráulica podendo levar a superestimação da condutividade máxima (Ennajeh *et al.* 2011). Assim, utilizamos ramos com 20 cm de comprimento para todas as espécies e aplicamos uma baixa pressão (entre 3-4 kPa) para medição da K_{ramo} . A K_{ramo} foi determinada pela razão entre o fluxo de massa de água e o gradiente de pressão (Sperry *et al.* 1988).

Para as medições de condutividade hidráulica, coletamos ramos dos indivíduos durante a madrugada (entre 3h00min e 5h00mm), no período chuvoso de 2013 (março) para minimizar a cavitação. Os ramos coletados possuíam cerca de três vezes o tamanho do comprimento máximo dos vasos para cada espécie. Depois de coletados, os ramos foram conduzidos imediatamente para o laboratório e cortados embaixo de água. Os ramos foram mantidos em recipientes com água e cobertos com plástico preto durante 12 horas para reidratação completa. Em seguida, iniciamos as medições de condutividade hidráulica inicial ($K_{inicial}$) acoplando um ramo em um medidor de fluxo, conforme proposto por Sperry *et al.* (1988). Utilizamos uma solução de cloreto de potássio (KCl 10 mmol) em água destilada e filtrada (Mili-q) para manter a condutividade iônica. Após medir a $K_{inicial}$ aplicamos um *flush*, que consistiu na injeção de água nos ramos a uma pressão constante de 150 kPa durante 10 minutos, para remoção de embolismos. Posteriormente, medimos a condutividade hidráulica máxima ($K_{máxima}$) semelhante à $K_{inicial}$. A perda de condutividade hidráulica (PLC) foi calculada conforme sugerido por Pammenter and Vander Willigen (1998):

$$PLC = 100 * (K_{máxima} - K_{inicial}) / K_{máxima}$$

As curvas de vulnerabilidade à cavitação para cada espécie foram construídas por meio de uma função exponencial sigmoide, utilizando a equação proposta por Pammenter & Vander Willigen (1998):

$$PLC = 100 / (1 + \exp(a(\psi - b)))$$

Onde: Ψ corresponde ao potencial hídrico do xilema, **a** é o slope máximo da curva e **b** é a pressão do xilema onde ocorrem 50% de perda de condutividade hidráulica (P_{50}).

Determinamos a vulnerabilidade à cavitação do xilema de cada espécie pelo P_{50} conforme proposto por Choat *et al.* (2012). Além disso, calculamos as margens de segurança hidráulica para os períodos chuvoso e seco (utilizando a diferença entre o potencial hídrico mínimo ($\Psi_{mínimo}$), obtido em cada período, e o P_{50} (Meinzer *et al.* 2009). A margem de segurança hidráulica mostra a proximidade entre o funcionamento hidráulico de uma espécie e o ponto mais íngreme da sua curva de vulnerabilidade à cavitação do xilema, ou seja, o ponto de embolia potencialmente catastrófico para o sistema hidráulico da planta (Johnson *et al.* 2012).

Análises estatísticas

A dinâmica de área de copa foi analisada por meio de modelos lineares múltiplos. Inicialmente, verificamos a ocorrência de multicolinearidade entre as variáveis explicativas (precipitação mensal total, VPD_{ar} e água do disponível para planta) pelo Fator de Inflação da Variância (VIF). As variáveis que apresentaram valores de VIF acima de 10 foram consideradas colineares (ver Borcard *et al.* 2011). O conteúdo de água do solo foi altamente correlacionado com a precipitação mensal total, sendo retirado das análises subsequentes. Um modelo linear generalizado (GLM) foi usado para comparar a manutenção de folhas (cobertura de copa) entre as espécies e os ambientes estudados (ver Crawley 2005). A porcentagem de cobertura de copa foi a variável resposta e a precipitação mensal total e o VPD_{ar} foram testadas como as variáveis explicativas. Assumimos a distribuição de erro quase-Poisson devido à falta de normalidade das variáveis (ver Crawley 2005). Para cada espécie, o modelo minimamente adequado foi obtido pela remoção de termos não significativos, comparando-se os modelos por meio de ANOVA.

Verificamos as possíveis diferenças na disponibilidade de água útil para planta entre Leptosol e Arenosol através de uma two-way ANOVA, considerando o tipo de solo e o mês do ano com os fatores e o conteúdo de água como variável resposta. Para investigar as mudanças sazonais no Ψ_{leaf} realizamos uma two-way ANOVA, considerando as espécies e o período (chuvoso/seco) como fatores ($p < 0.05$). Analisamos as curvas de vulnerabilidade à cavitação das espécies comparando a soma dos quadrados dos resíduos (ASQR), para hipótese nula de que as curvas são coincidentes (ver Haddon 2001). Todas as análises foram realizadas no R (versão 3.1.0, Core Team 2013). A significância estatística (p) foi de 0,05 para todas as comparações.

RESULTADOS

A disponibilidade de água útil para as plantas foi sempre maior no Leptosol do que no Arenosol (Fig. 1 a, b), exceto no auge do período seco, entre agosto e outubro, quando a disponibilidade de água útil para as plantas foi próxima à zero nos dois tipos de solos (Fig. 1 a, b). Em ambos os tipos de solo, a disponibilidade de água ficou restrita ao período de chuvas (Fig. 1 a, b). No Arenosol, a quantidade de água útil disponível para as plantas foi maior nas camadas mais superficiais, entre 0-50 cm de profundidade (Fig. 1 b).

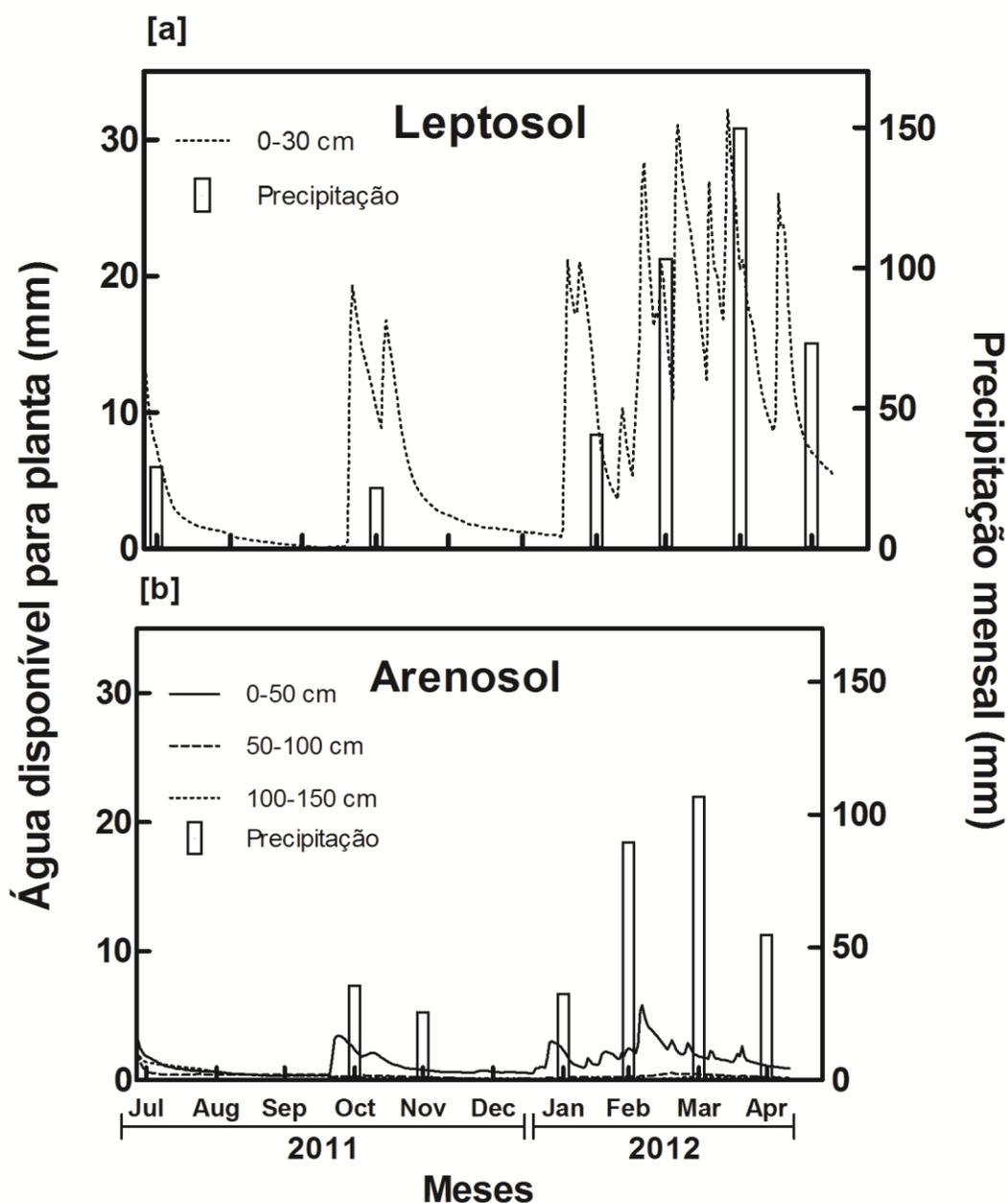


Fig. 1. Disponibilidade de água para planta (mm) no [a] Leptosol entre 0-30 cm de profundidade; e [b] Arenosol em três profundidades: 0-50; 50-100; 100-150 cm, em relação à precipitação mensal (mm) de cada sítio de estudo.

As espécies apresentaram padrões de enraizamento distintos (Fig. 2 a-c). *Fridericia caudigera*, que ocorreu no Leptosol, apresentou raízes dimórficas, com uma raiz pivotante e raízes plagiotrópicas (Fig. 2 a). Observamos que a raiz pivotante cresce em sentido ortotrópico e

atinge uma profundidade superior a 30 cm (Fig. 2 a). As raízes plagiotrópicas crescem horizontalmente e espalham-se até a profundidade de 15 cm (Fig. 2 a). As espécies que ocorrem no Arenosol não possuem raízes dimórficas, mas apenas plagiotrópicas (Fig. 2 b, c). *Fridericia dispar* apresentou raízes até 15 cm, e *F. chica* até cerca de 30 cm de profundidade do solo.

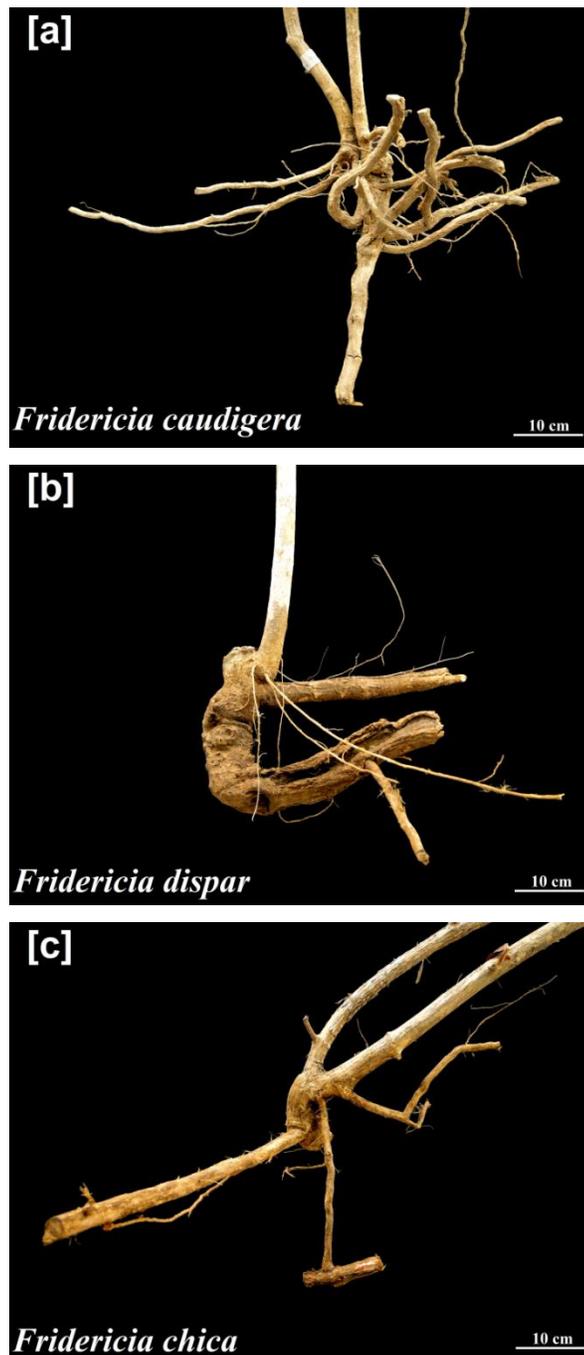


Fig. 2. Sistemas subterrâneos de [a] *Fridericia caudigera* que ocorre no sítio com Leptosol; [b] *Fridericia dispar* e [c] *Fridericia chica* que coocorrem sob Arenosol.

Independente do sítio e do tipo de solo, todas as espécies analisadas apresentaram comportamento decíduo (Fig. 3 a, b). A queda de folhas em *F. caudigera* aumentou significativamente com o aumento do VPD_{ar} (GLM: Desvio dos resíduos: 128.13, $P = 0.002$). A precipitação mensal total não teve efeito significativo na manutenção da área da copa para *F. caudigera* (GLM: Desvio dos resíduos: 24.68, $P = 0.146$). A manutenção da área da copa nas espécies que ocorrem no sítio com Arenosol foi explicada por fatores distintos. A queda de folhas em *F. dispar* aumentou expressivamente com a diminuição da precipitação (GLM: Desvio dos resíduos: 266.92, $P = 0.001$), enquanto que para *F. chica* a queda de folhas foi significativa com o aumento no VPD_{ar} (GLM: Desvio dos resíduos: 130.81, $P = 0.032$).

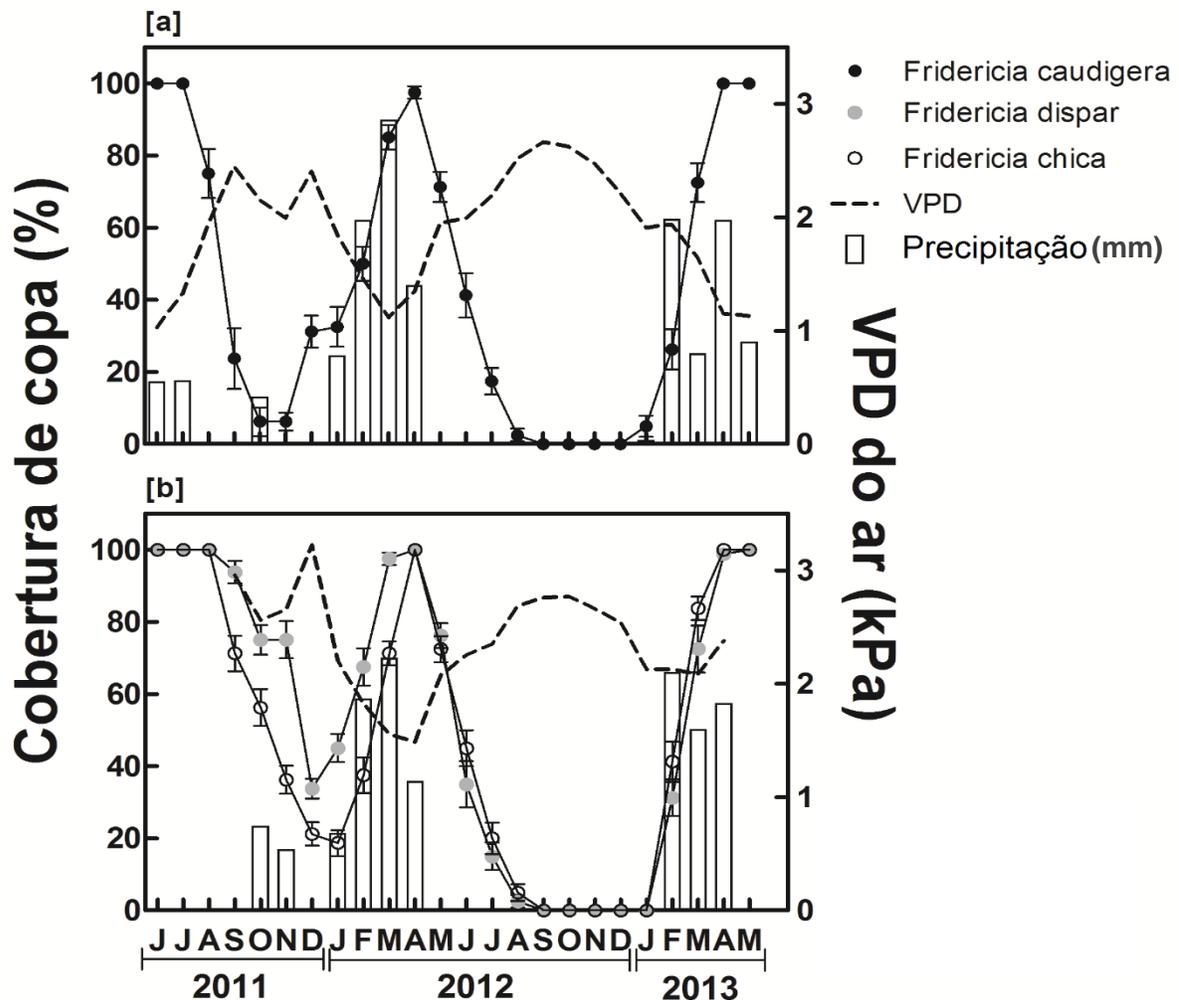


Fig. 3. Valores médios mensais de cobertura de copa (% , n=10), VPD_{ar} (kPa) e Precipitação mensal total (mm), de junho de 2011 até maio de 2013. [a] *Fridericia caudigera* que ocorre no sítio com Leptosol; e [b] *F. dispar* e *F. chica* que coocorrem no sítio com Arenosol.

Os padrões de variação no Ψ_{leaf} e na g_s , ao longo do dia, foram similares entre as espécies (Fig. 4 a-f). Os valores de Ψ_{leaf} diminuíram até o meio dia, e voltaram a aumentar no final do dia (Fig. 4 a, b, c). Todas as espécies foram capazes de manter o Ψ_{leaf} em seus valores mínimos mediante a diminuição da g_s (Fig. 4 d, e, f). Depois de um pico entre oito e dez da manhã, a g_s diminuiu rapidamente em *F. caudigera* (Fig. 4 d) e mais lentamente em *F. dispar* e *F. chica* durante o aumento do VPD_{ar} ao longo do dia (Fig. 4 e, f).

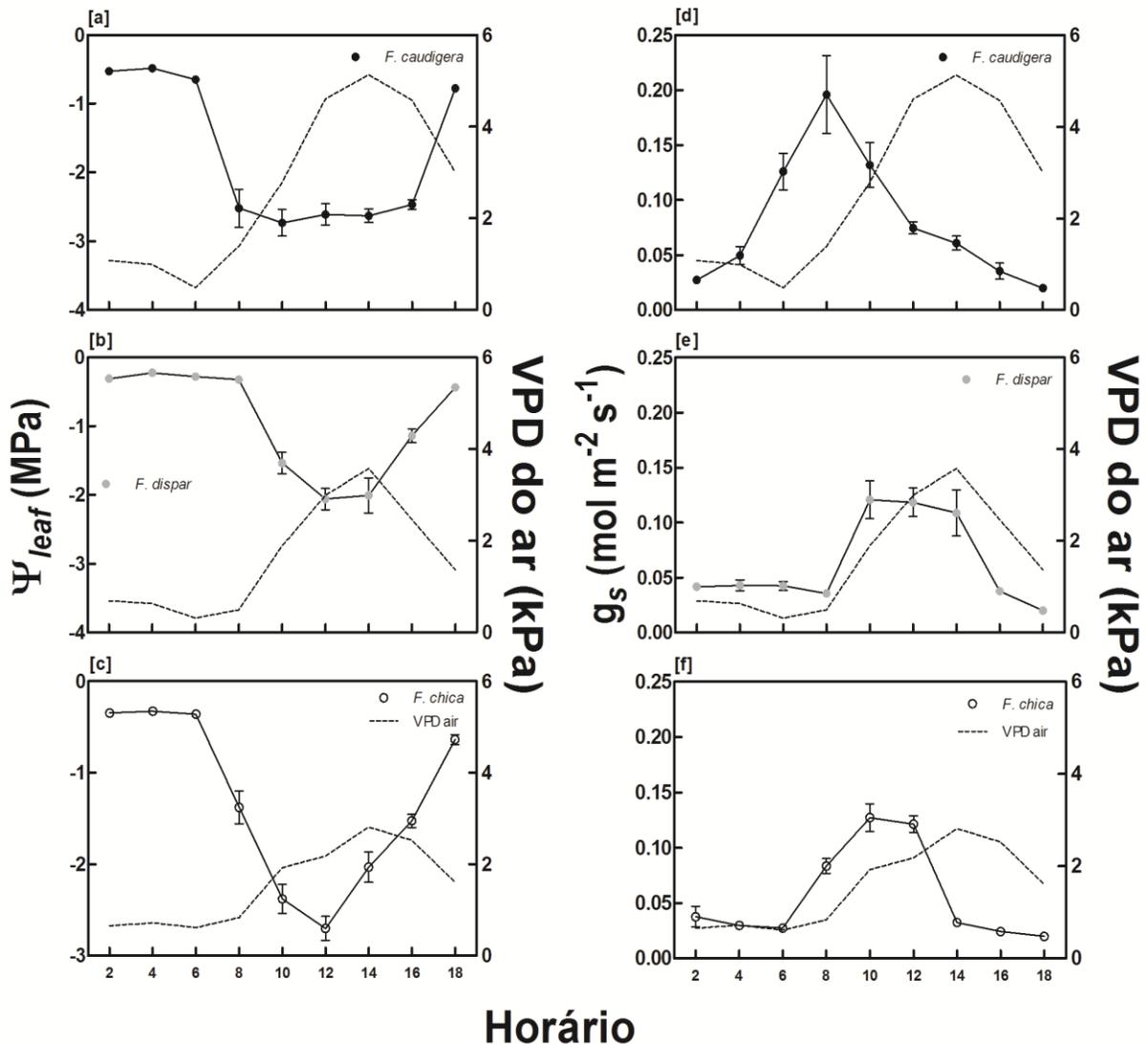


Fig. 4. Padrões diários de potencial hídrico foliar (Ψ_{leaf} , a, b, c) e condutância estomática (g_s , c, d, e) em relação ao déficit de pressão de vapor do ar (VPD_{ar}) durante o período chuvoso de 2012, para três espécies congêneres de lianas. *Fridericia caudigera* que ocorre no Leptosol e *F. dispar* e *F. chica* que coocorrem no Arenosol.

Todas as espécies que investigamos mostraram mudanças sazonais nos potenciais hídricos foliares da madrugada ($\Psi_{predawn}$) e do meio dia (Ψ_{midday} , Fig. 5 a, b). Os valores de $\Psi_{predawn}$ e Ψ_{midday} no início do período seco foram marcadamente menores do que no período chuvoso ($P_{\text{período}}$ in two-way ANOVA $p < 0.001$). No período chuvoso, todas as espécies apresentaram diferenças entre $\Psi_{predawn}$ e Ψ_{midday} ($P_{\text{predawn*midday}}$ in two-way ANOVA $p < 0.001$). No período seco, não encontramos diferenças entre o $\Psi_{predawn}$ e Ψ_{midday} em todas as espécies ($P_{\text{predawn*midday}}$ in two-way ANOVA $p > 0.05$).

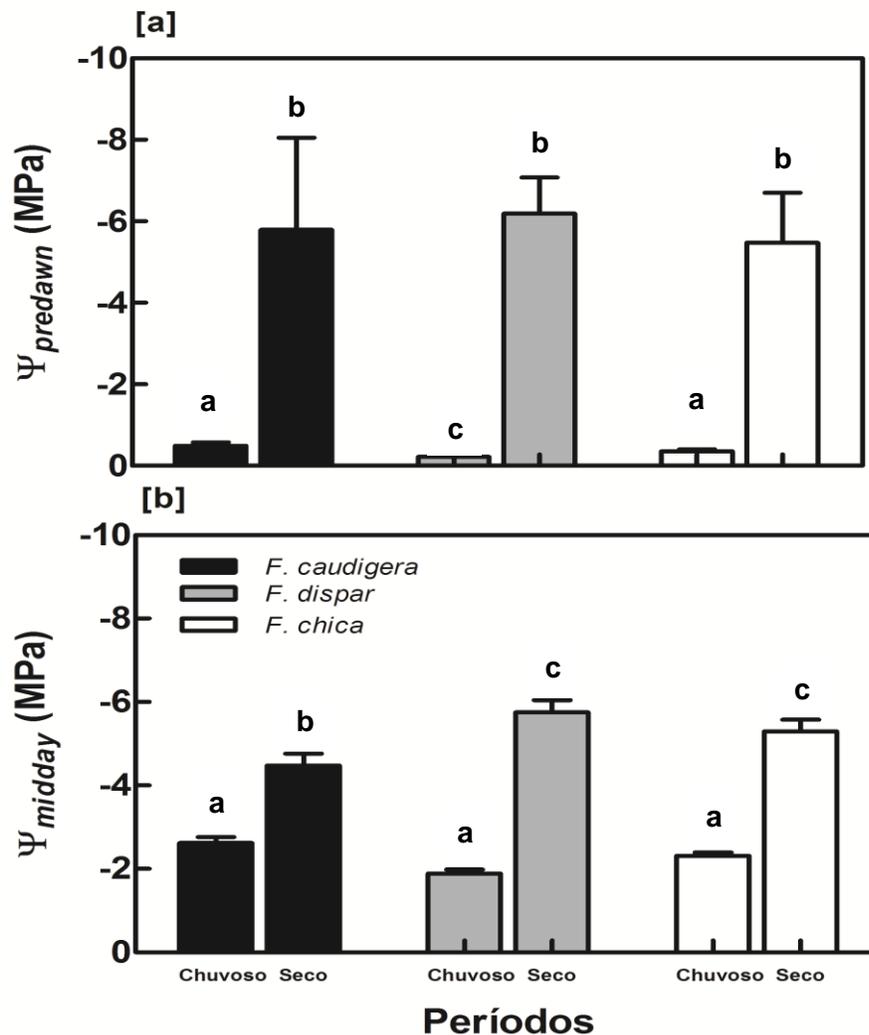


Fig. 5. Potencial hídrico foliar [a] durante a madrugada ($\Psi_{predawn}$) e [b] ao meio dia (Ψ_{midday}) nos períodos chuvoso e seco. No gráfico [a], letras distintas indicam diferenças significativas no $\Psi_{predawn}$ entre os períodos chuvoso e seco para cada espécie ($p < 0.05$). No gráfico [b], letras distintas demonstram diferenças significativas no Ψ_{midday} entre os períodos chuvoso e seco para cada espécie ($p < 0.05$).

No período chuvoso, *F. dispar* e *F. chica*, que coocorrem no Arenosol, apresentaram diferenças tanto no $\Psi_{predawn}$ ($z = -5.572$; $p < 0.001$) quanto no Ψ_{midday} ($F = 10.67$; $p < 0.01$, Fig. 5 a, b). *Fridericia chica* apresentou valores de $\Psi_{predawn}$ e Ψ_{midday} mais negativos do que *F. dispar* (Fig. 5 a, b). No período seco, *F. dispar* e *F. chica* não diferiram quanto ao $\Psi_{predawn}$ ($F = 3.392$; $p > 0.05$) nem quanto ao Ψ_{midday} ($F = 1.045$; $p > 0.05$). *Fridericia caudigera*, que ocorreu no Leptosol, apresentou $\Psi_{predawn}$ em torno de -0,5 e Ψ_{midday} de -2.6 no período chuvoso (Fig. 5 a, b). No período seco, o $\Psi_{predawn}$ foi de -5,7 e o Ψ_{midday} de -4,4 (Fig. 5 a, b).

As três espécies analisadas diferiram entre si em relação às curvas de vulnerabilidade à cavitação (ASQR, $F = 14.8722$; $p < 0,001$, Fig. 6). A curva de vulnerabilidade à cavitação apresentou maior inclinação para *F. chica* ($a = 1.107$) e menores inclinações para *F. caudigera* ($a = 1.038$) e *F. dispar* ($a = 1.037$). A espécie que apresentou maior segurança hidráulica foi *F. caudigera* que perdeu 50% da condutividade hidráulica (P_{50}) sob o potencial hídrico de -2,49 MPa, seguida por *F. chica* com P_{50} em -2,0 MPa (Fig. 6). A espécie mais vulnerável à cavitação foi *F. dispar* com P_{50} em apenas -1,8 MPa (Fig. 6). A margem de segurança hidráulica no período chuvoso ($\Psi_{\min\ chuva} - P_{50}$) foi maior em *F. caudigera* (+0.39). *Fridericia dispar* e *F. chica* não apresentaram margem de segurança hidráulica no período chuvoso, sendo os valores de zero e -0,3, respectivamente. No início do período seco, nenhuma espécie apresentou margem de segurança hidráulica ($\Psi_{\min\ seca} - P_{50}$) (*F. caudigera* -1,9; *F. dispar* -3,9 e *F. chica* -3.2).

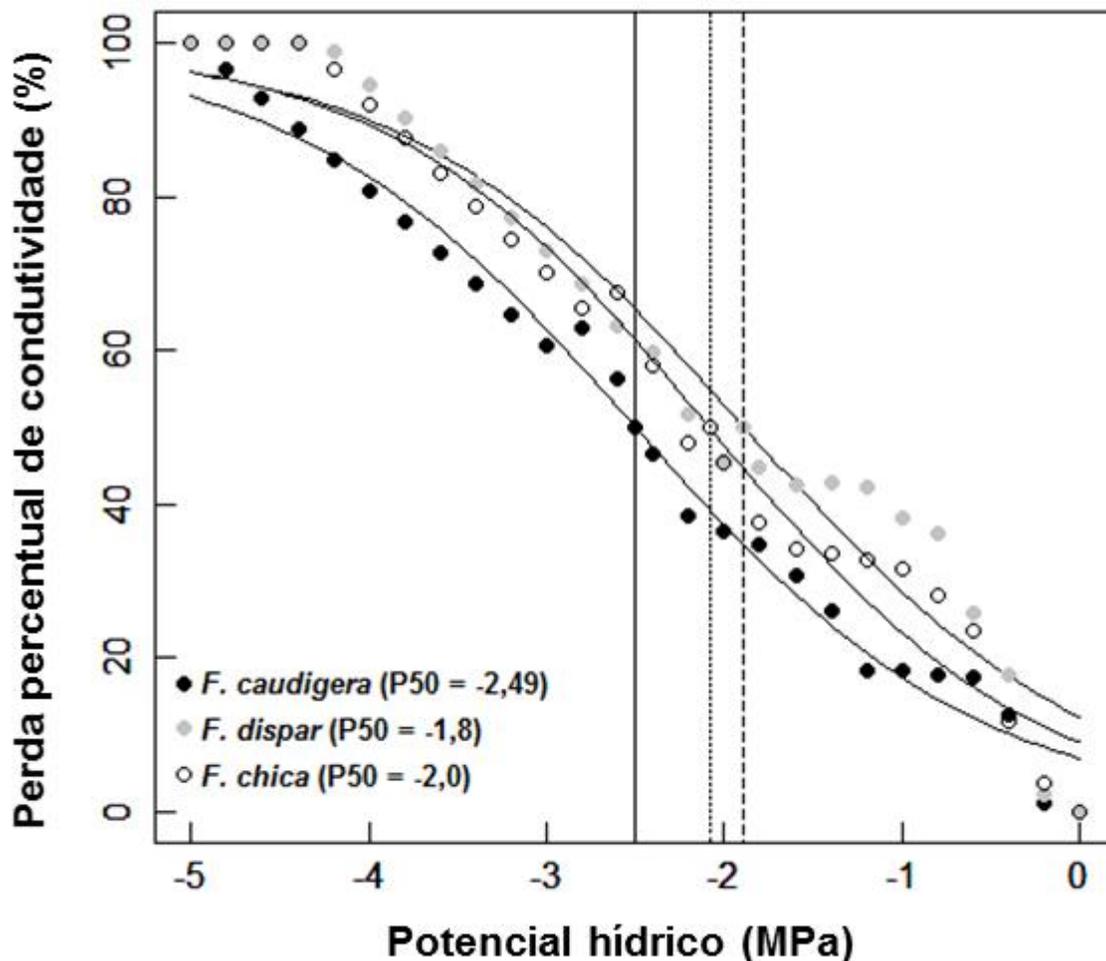


Fig. 6. Curvas de vulnerabilidade à cavitação induzidas por seca em lianas do gênero *Fridericia*: *F. caudigera* que ocorre na vegetação de *caatinga*, no Leptosol; *F. dispar* e *F. chica* que coocorrem na vegetação de *carrasco*, no Arenosol. Cada ponto representa uma medida e a perda de condutividade hidráulica em porcentagem (PLC) foi plotada em função do potencial hídrico foliar. As linhas verticais indicam o potencial hídrico em que ocorreu a perda de 50% de condutividade hidráulica (P₅₀).

DISCUSSÃO

Nossos resultados indicam que, as lianas que ocorrem em ambientes semiáridos (extremo seco de distribuição), evitam a seca e apresentam características fisiológicas e dinâmicas foliares distintas do usualmente descrito sobre lianas de ambientes sazonais (por exemplo: Cai *et al.* 2009; Zhu & Cao 2009; Johnson *et al.* 2013; van der Sande *et al.* 2013). Esses autores relataram que as lianas possuem sistema radicular profundo, alta condutividade hidráulica, mantêm a área da copa e altas taxas de fixação de carbono durante o período seco e tem baixa resistência à

cavitação. Entretanto, as lianas que analisamos apresentaram raízes superficiais, sistema hidráulico mais seguro e deciduidade foliar, diferindo do mecanismo proposto por Schnitzer (2005) para explicar a abundância de lianas em ambientes tropicais sazonalmente secos. Assim, verificamos que a modulação da área da copa, devido à diminuição da precipitação e ao aumento do VPD do ar, é uma estratégia de evitar a seca e pode ser o mecanismo que potencialmente explica a ocorrência e a abundância de lianas em ambientes semiáridos.

Constatamos que independente da profundidade e da textura do solo e do volume de precipitação, a disponibilidade de água para as plantas nos sítios estudados restringiu-se ao período chuvoso. Embora o volume de precipitação total seja maior no sítio com Arenosol, a disponibilidade de água no solo é muito menor do que no sítio com Leptosol. A textura arenosa dos Arenosols favorece a alta drenagem e limita a capacidade de armazenamento de água (FAO 2006), reduzindo a disponibilidade de água para as plantas. Por outro lado, os Leptosols apresentam alta concentração de argila, aumentando a retenção hídrica do solo (FAO 2006) e a disponibilidade de água para as plantas. Uma vez que a disponibilidade de água no solo é restrita ao período chuvoso, espécies com características fisiológicas e morfológicas que possam reduzir o risco de danos por cavitação no xilema durante o período de estresse hídrico são favorecidas (ver Choat *et al.* 2007; Zhu & Cao 2009; Lens *et al.* 2013).

Ao contrário do que esperávamos, as lianas analisadas apresentaram sistemas radiculares superficiais, indicado também pelos baixos valores de $\Psi_{predawn}$ no início do período seco (ver Zhu & Cao 2009). Com base na literatura, o sistema radicular bem desenvolvido e profundo das lianas garante acesso a reservas de águas do solo durante o período seco (Jackson *et al.* 1995; Restom & Nepstad 2004; Swaine & Grace 2007). O acesso à água profunda do solo diminuiria os riscos de danos no xilema por cavitação (ver Schnitzer 2005) e manteria baixo grau de deciduidade e alto ganho de carbono mesmo durante o período seco (Schnitzer 2005; Cai *et al.* 2009), principal vantagem competitiva das lianas em relação às árvores (Cai *et al.* 2009). No nosso estudo, a presença de raízes superficiais pode ser devido à disponibilidade de água no solo ser limitada ao período chuvoso, e ser maior nas camadas mais superficiais do solo, conforme já sugerido por Andrade *et al.* (2005) e Johnson *et al.* (2013), em estudos realizados com lianas e árvores em ambientes sazonalmente secos.

Conforme especulado por Schnitzer (2005), nós verificamos que as lianas que ocorrem em ambientes semiáridos não suportam o estresse hídrico do solo e o aumento do VPD do ar, evitando-os através da perda de folhas logo no início do período seco. Esse comportamento limita as trocas gasosas e a fixação de carbono ao período chuvoso, similar ao que já foi registrado por Choat *et al.* (2005) e Vinya *et al.* (2013), para árvores e arbustos decíduos que ocorrem em ambientes sazonais, porém, distinto do usualmente descrito para lianas (ver Cai *et al.* 2009; Zhu & Cao 2009). Além disso, nossos resultados demonstraram que as lianas analisadas possuem o sistema hidráulico mais resistente à seca, pois os valores de P_{50} foram mais negativos do que o usualmente descrito (por exemplo: Zhu & Cao 2009; Johnson *et al.* 2013; van der Sande *et al.* 2013). A presença de sistema hidráulico mais resistente à cavitação indica redução na capacidade de condutividade hidráulica (ver Choat *et al.* 2005; Hacke *et al.* 2006), limitando o ganho de carbono fotossintético devido a menor quantidade de água que chega as folhas (Zhu & Cao 2009). Desse modo, as lianas analisadas não apresentaram vantagem competitiva em relação às árvores, devido à ausência de sistemas radiculares profundos, e a perda de folhas no início do período seco que limita a fixação de carbono e o crescimento ao período chuvoso. Portanto, sugerimos que a abundância de lianas deve ser menor em ambientes semiáridos quando comparados a outros ambientes sazonalmente secos, uma vez que sua principal vantagem competitiva é ausente.

É importante ressaltar que Choat *et al.* (2010) demonstraram que a alta vulnerabilidade à cavitação em lianas, relatada em estudos anteriores, era um artefato da técnica e do material usado. Corroborando com Choat *et al.* (2010), Wheeler *et al.* (2013) forneceram evidências experimentais de que a excisão de ramos com a pressão nativa do xilema, mesmo quando feito em água, origina a formação e absorção de bolhas e, conseqüentemente, os vasos são cavitados neste momento. Wheeler *et al.* (2013) propuseram que os ciclos diurnos de cavitação e recuperação de vasos são raros na natureza, e que o xilema das plantas é muito mais resistente à cavitação do que se pensava anteriormente. Com essa nova perspectiva, acreditamos que o xilema das lianas que analisamos deve ser ainda mais resistente à cavitação do que os resultados que encontramos.

Paradoxalmente, verificamos que as lianas analisadas possuem baixa margem de segurança hidráulica no período chuvoso ($\Psi_{\text{mín chuva}} - P_{50}$), margem de segurança negativa ($\Psi_{\text{mín seca}} - P_{50}$) no início do período seco e que experimentam, diariamente, grandes quantidades de

embolismos, mesmo durante o período chuvoso. Vários autores sugerem que as lianas possuem eficientes mecanismos de recuperação de vasos embolisados ao longo do dia (ver van der Sande *et al.* 2013; Johnson *et al.* 2013). Entretanto, esses mecanismos continuam pouco compreendidos e começam a ser descartados após o estudo de Wheeler *et al.* (2013). Como nós verificamos que a g_s foi sensível ao aumento do VPD_{ar} durante o período chuvoso, acreditamos que falhas hidráulicas catastróficas em um ciclo diário devem ser evitadas pelo fechamento estomático em resposta ao aumento no VPD_{ar} , conforme já relatado por Maherali *et al.* (2006) e Zhang *et al.* (2013). Assim, o fechamento dos estômatos pode regular o potencial hídrico foliar (Ψ_{leaf}), diminuindo a pressão do xilema a um intervalo em que não ocorra a perda excessiva de condutividade (Alder *et al.* 1996). Por outro lado, considerando um ciclo sazonal, a deciduidade diminui as tensões no xilema devido à evapotranspiração foliar e reduz os riscos de cavitação induzida pelo estresse hídrico por seca, conforme demonstrado por Hacke & Sperry (2006).

A maioria dos estudos que comparam o sistema hidráulico de lianas com o de árvores mostram alta condutividade hidráulica e baixa resistência à cavitação em lianas (ver Zhu & Cao 2009; Johnson *et al.* 2013; van der Sande *et al.* 2013). Nossos resultados demonstram uma clara relação positiva entre a abundância de lianas e o P_{50} nos sítios estudados. A espécie de maior abundância *F. dispar* (587 ind./ha), que ocorre no Arenosol, apresentou menor segurança hidráulica ($P_{50} = -1.8$), enquanto *F. caudigera* (10 ind./ha), que ocorre no Leptosol, demonstrou maior segurança hidráulica ($P_{50} = -2.49$). Essa tendência é consistente com o padrão proposto por Schnitzer (2005), demonstrando que as lianas com maior eficiência hidráulica e menor resistência à seca são mais abundantes. Por um lado, isso explicaria as variações na abundância de lianas entre Arenosol e Leptosol em ambientes semiáridos, uma vez que lianas com maior eficiência hidráulica possuem maior vantagem competitiva. Entretanto, explicar a maior densidade de lianas em ambientes sazonalmente secos pela alta vulnerabilidade à cavitação do sistema hidráulico parece falho. De acordo com van der Sande *et al.* (2013), como a resistência à seca em lianas é baixa, a ocorrência e a abundância de lianas em ambientes mais secos não poderiam ser explicadas apenas por um único atributo fisiológico, como por exemplo o P_{50} . Assim, além de baixos valores de P_{50} , a modulação da área da copa pelo aumento do VPD_{ar} pode aumentar a resistência à seca, e favorecer a ocorrência e a abundância de lianas em ambientes semiáridos.

Em síntese, as lianas que ocorrem em ambientes semiáridos possuem sistema hidráulico mais resistente à seca do que o usualmente descrito. As lianas analisadas evitam a seca pela perda

de folhas devido à diminuição na disponibilidade de água no solo e ao aumento do VPD_{ar} , logo no início do período seco. Porém, esse mecanismo diminui o ganho de carbono e crescimento durante o período seco, principal vantagem competitiva em relação às árvores e isso explicaria a baixa abundância de lianas em florestas com precipitação abaixo de 800 mm. Portanto, o aumento na segurança hidráulica e a modulação da área da copa podem favorecer a ocorrência de lianas em ambientes semiáridos, porém em baixa abundância. Variações na abundância de lianas entre ambientes semiáridos parecem ser explicadas pela maior eficiência hidráulica e menor resistência à seca, evidenciando que a eficiência na absorção de água confere as espécies maior vantagem competitiva. Entretanto, para melhor compreender os mecanismos que geram diferenças nas abundâncias de lianas em ambientes semiáridos, investigações adicionais sobre a eficiência hidráulica e o ganho de carbono devem ser conduzidas.

REFERÊNCIAS

- Alder N. N., Sperry J. S. & Pockman W. T. (1996) Root and stem xylem embolism, stomatal conductance, and leaf turgor in *Acer grandidentatum* populations along a soil moisture gradient. *Oecologia* **105**, 293-301.
- Andrade L. J., Meinzer F. C., Goldstein G. *et al.* (2005) Water uptake and transport in lianas and co-occurring trees of a seasonally dry tropical forest. *Trees* **19**, 282-289.
- Araújo F. S. & Martins R. F. (1999) Fisionomia e organização da vegetação do carrasco no planalto da Ibiapaba, estado do Ceará. *Acta Botanica Brasilica* **13**, 1-14.
- Araújo F. S., Costa R. C., Lima J. R. *et al.* (2011) Floristics and life-forms along a topographic gradient, central-western Ceará, Brazil. *Rodriguésia* **62**, 341-366.
- Borcard D., Gillet F. & Legendre P. (2011) *Numerical ecology with R*. Springer, New York, USA.
- Borchert R. (1994) Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* **75**, 1437-1449.
- Cai Z. Q., Schnitzer A. S. & 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.
- Chen J. W., Zhang Q., Li X. S. *et al.* (2009) Independence of stem and leaf hydraulic traits in six Euphorbiaceae tree species with contrasting leaf phenology. *Planta* **230**, 459-468.

- Choat B., Ball M. C., Luly J. G. *et al.* (2005). Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees* **19**, 305-311.
- Choat B., Sack L. & Holbrook N. M. (2007) Diversity of hydraulic traits in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. *New Phytologist* **175**, 686-698.
- Choat B., Drayton W. M., Brodersen C. *et al.* (2010) Measurement of vulnerability to water stress-induced cavitation in grapevine: a comparison of four techniques applied to a long-veined species. *Plant, Cell & Environment* **33**, 1502-1512.
- Choat B., Jansen S., Brodribb T. J. *et al.* (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* **491**, 752-756.
- Crawley M. J. (2005) *The R book*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, England.
- DeWalt S. J., Schnitzer A. S., Chave J. *et al.* (2010) Annual rainfall and seasonality predict Pan-tropical patterns of liana density and basal area. *Biotropica* **42**, 309-317.
- Ennajeh M., Nouiri M., Khemira H. *et al.* (2011) Improvement to the air-injection technique to estimate xylem vulnerability to cavitation. *Trees* **25**, 705-710.
- Ewers F. W. & Fisher J. B. (1989) Variation in vessel length and diameter in stems of six tropical and subtropical lianas. *American Journal of Botany* **76**, 1452-1459.
- FAO, *Food and Agriculture Organization*. IUSS Working Group WRB (2007). World Reference Base for Soil Resources 2006. World Soil Resources Reports. N° 103. Fao, Rome.
- Fournier L. A. (1974) Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas em árvores. *Turrialba* **24**, 422- 423.
- FUNCEME. *Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos*. Available in: < <http://www.funceme.br> > Acesso em: 10 out. 2013.
- Gentry A. H. (1991) *The distribution and evolution of climbing plants*. Pages 3–49 in Putz F. E. & Mooney H. A. *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hacke U. G., Sperry J. S., Wheeler J. K. *et al.* (2006) Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* **26**, 689-701.
- Haddon M. (2001) *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Chapman & Hall/CRC, New York, USA.
- Johnson D. M., McCulloh K. A., Woodruff D. R. *et al.* (2012) Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: Why are conifers and angiosperms so different?. *Plant Science* **195**, 48-53.

- Johnson D. M., Domec J. C., Woodruff D. R. *et al.* (2013) Contrasting hydraulic strategies in two tropical lianas and their host trees. *American Journal of Botany* **100**, 374-383.
- Lemos J. R. & Rodal M. J. N. (2002) Fitossociologia do componente lenhoso de um trecho da vegetação de caatinga no Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **16**, 23-42.
- Lens F., Tixier A., Cochard H. *et al.* (2013) Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies. *Current Opinion in Plant Biology* **16**, 287-292.
- Maherali H., Moura C. F., Caldeira M. C. *et al.* (2006) Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. *Plant, Cell and Environment* **29**, 571-583.
- Markesteyn L. & Poorter L. (2009) Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical trees species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology* **97**, 311-325.
- Meinzer F. C., Johnson D. M., Lachenbruch B. *et al.* (2009) Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology* **23**, 922-930.
- Miranda F. R., Santana M. G. S., Souza C. C. M. *et al.* (2007) Calibration of the dielectric sensor ECH₂O in two types of soil. *Revista Ciência Agronômica* **38**, 317-321.
- Oliveira M. E. A., Sampaio E. V. S. B., Castro A. A. J. F. *et al.* (1997) Flora e fitossociologia de uma área de transição caatinga de areia-carrasco em Padre Marcos-PI. *Naturalia* **22**, 131-150.
- Pammenter N. W. & Willigen C. V. (1998) A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of the xylem to cavitation. *Tree Physiology* **18**, 589-593.
- Phillips O. L. & Miller J. S. (2002) *Global patterns of plant diversity: Alwyn H. Gentry's forest transect data set*. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Poorter L. & Markesteyn L. (2008) Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* **40**, 321-331.
- Restom T. G. & Nepstad D. C. (2004) Seedling growth dynamics of a deeply rooting liana in a secondary forest in eastern Amazonia. *Forest Ecology and Management* **190**, 109-118.
- van der Sande M. T., Poorter L., Schnitzer S. A. *et al.* (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.
- Schnell R. (1961) *Le problème des homologues phytogéographiques entre l'Afrique et l'Amérique tropicales*. Mémoires Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

- Schnitzer S. A. (2005) A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *The American Naturalist* **166**, 262-276.
- Schnitzer S. A. & Bongers F. (2011) Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters* **14**, 397-406.
- Souza M. J. N. (1988) Contribuição ao estudo das unidades morfo-estruturais do estado do Ceará. *Revista de Geologia* **1**, 73-91.
- Sperry J. S., Donnelly J. R., Tyree M. T. (1988) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment* **11**, 35-40.
- Swaine M. D & Grace J. (2007) Lianas may be favoured by low rainfall: evidence from Ghana. *Plant Ecology* **192**, 271-276.
- Vinya R., Malhi Y., Fisher J. B. *et al.* (2013) Xylem cavitation vulnerability influences tree species' habitat preferences in miombo woodlands. *Oecologia* **173**, 711-720.
- Wheeler J. K., Huggett B. A., Tofte A. N. *et al.* (2013) Cutting xylem under tension or supersaturated with gas can generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism. *Plant, Cell & Environment* **36**, 1938-1949.
- Worbes M., Blanchart S. & Fichtler E. (2013) Relations between water balance, wood traits and phenological behavior of tree species from a tropical dry forest in Costa Rica – a multifactorial study. *Tree Physiology* **33**, 527-536.
- Zhang Y. J., Meinzer F. C., Qui J. H. *et al.* (2013) Midday stomatal conductance is more related to stem rather than leaf water status in subtropical deciduous and evergreen broadleaf trees. *Plant, Cell & Environment* **36**, 149-158.
- 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.

Considerações finais

Nesta tese avaliamos um conjunto de características funcionais hidráulicas para compreender por que a ocorrência e abundância de lianas em ambientes semiáridos são baixas. Uma nova perspectiva sobre os possíveis mecanismos que reduzem a ocorrência dessa forma de crescimento em ambientes semiáridos pode ser de grande valor, principalmente dentro de um contexto de mudanças climáticas. De acordo com o IPCC (2007), são esperados diminuição do volume de precipitação anual e aumento do período seco nas regiões semiáridas do mundo. Com o aumento da aridez, as lianas podem ser as primeiras espécies a serem afetadas e excluídas, modificando a composição e a estrutura da vegetação regional. Portanto, a compreensão das características morfológicas e fisiológicas que possibilitam a ocorrência de lianas em ambientes muito secos é importante para prever possíveis alterações na comunidade de plantas desses ambientes.

Nossa compreensão sobre a arquitetura hidráulica de plantas lenhosas é, principalmente, com base em pesquisas envolvendo apenas um órgão (Ewers et al. 1990; Jacobsen et al. 2005; Chave et al. 2009; Poorter et al. 2010). No capítulo ,1 nós discutimos como as características anatômicas do xilema influenciam na eficiência e na segurança hidráulica ao longo de toda planta. Nossa principal contribuição com este estudo foi demonstrar que o sistema hidráulico das lianas analisadas difere do comumente descrito na literatura. De acordo com McCulloh et al. (2012), os diâmetros dos vasos tendem a diminuir das raízes aos ramos e esse gradiente gera mudanças no funcionamento hidráulico ao longo da planta. Desta forma, a segurança hidráulica aumenta, progressivamente, das raízes em direção aos ramos (Baas et al. 2004). Nossos resultados demonstraram que as lianas apresentam duas zonas de segurança hidráulica, uma nas raízes e outra nos ramos.

Evidenciamos que ramos e raízes apresentaram valores diferentes para cada atributo mensurado, entretanto, a análise em conjunto demonstrou similaridades funcionais. Vasos mais estreitos associados a uma grande quantidade de parênquima nas raízes, aumentam a capacidade de armazenar água, uma característica voltada à segurança hidráulica em ambientes onde a disponibilidade de água no solo varia bastante entre os períodos secos e chuvosos. Enquanto vasos estreitos associados a uma grande quantidade de fibras podem aumentar a resistência

mecânica do sistema hidráulico, permitindo a condução de água sob baixos potenciais hídricos. Essas características contribuíram para uma marcada redução da condutividade hidráulica potencial em relação ao caule, aumentando a segurança hidráulica nos ramos e nas raízes.

É importante ressaltar que análises sobre a estrutura da membrana das pontuações das paredes dos vasos em cada órgão podem gerar informações funcionais importantes. Embora nossos dados anatômicos possuam um forte poder de explicação, uma avaliação mais profunda e com técnicas mais modernas de microscopia eletrônica podem esclarecer ainda mais as estratégias hidráulicas de lianas em ambientes semiáridos.

No capítulo 2, focamos nas principais características morfológicas, fisiológicas e ecológicas descritas por Schnitzer (2005) para explicação do padrão global de distribuição e abundância de lianas. A capacidade que as lianas possuem de maximizar a fixação de carbono e crescerem durante o período seco é evidenciada em alguns estudos fenológicos, fisiológicos e de taxa de crescimento. A manutenção de folhas fotossinteticamente ativas durante o período seco é primordial à proposta da vantagem competitiva de lianas sobre as árvores (Putz & Windsor 1987; Schnitzer 2005; Schnitzer & Bongers 2011). Schnitzer (2005) demonstrou, em uma floresta no Panamá, que lianas crescem sete vezes mais rápido que árvores durante o período seco, e sugeriu que lianas sofrem menos com o estresse hídrico do solo e continuam utilizando os recursos mais eficientemente do que as árvores. Nossos resultados demonstraram que as lianas evitam a seca através da perda de folhas devido à diminuição na disponibilidade de água no solo e ao aumento do VPD_{ar} logo no início do período seco. Desta forma, para lianas que ocorrem em ambientes semiáridos, o ganho de carbono e crescimento são restritos ao período chuvoso.

Outro resultado importante do nosso estudo foi a presença de sistemas radiculares superficiais nas lianas analisadas, diferindo das raízes muito profundas comumente descritas (Schnitzer 2005). É importante ressaltar que os fatores que limitam o desenvolvimento de sistemas radiculares profundos parecem ser distintos entre os sítios. Por um lado, *Fridericia caudigera*, que ocorre no Leptosol, tem o crescimento radicular limitado pela profundidade do solo. Já *F. dispar* e *F. chica*, que coocorrem no Arenosol, não possuem raiz principal, apenas plagiótrópicas superficiais. Para as espécies que ocorrem no Arenosols nós acreditamos que o crescimento radicular em profundidade é limitado pela maior disponibilidade hídrica nas camadas mais superficiais, conforme sugerido por Andrade et al. (2005) e Johnson et al. (2013).

Além disso, o alto teor de alumínio presente no Arenosols pode ter um efeito tóxico e inibir o crescimento de raízes (Delhaize & Ryan 1995). Ainda é possível que poucas raízes profundas em *F. dispar* e *F. chica* forneçam acesso à água profunda, entretanto não foi possível detectar durante a amostragem.

A presença de sistemas radiculares profundos garante o acesso à água nas camadas mais profundas do solo. Corroborando essas expectativas, Zhu & Cao (2009) e Cai et al. (2009), demonstraram que as lianas ocorrentes em uma floresta tropical sazonal no sudoeste da China possuem potencial hídrico foliar da madrugada menos negativo, maximizam o ganho de carbono e são mais eficientes no uso da água do que árvores, particularmente durante o período seco. No nosso estudo, a presença de sistemas radiculares pouco profundos nas lianas é corroborada também pela ampla diferença nos potenciais hídricos da madrugada ($\Psi_{predawn}$) entre o período chuvoso e o início do período seco.

Também evidenciamos que as lianas que ocorrem em ambientes semiáridos possuem sistema hidráulico mais resistente à seca do que o usualmente descrito. A resistência à cavitação (P_{50}) de lianas é sempre muito baixa, com valores variando entre -0.29 a -1.84 conforme demonstrado por van der Sande et al. (2013). No nosso estudo, o P_{50} variou entre -1.8 até -2.49, sendo que a espécie com menor resistência à cavitação (*Fridericia dispar* $P_{50} = -1.8$) foi a mais abundante. Por um lado, corroboramos a explicação mecanicista de Schnitzer (2005), demonstrando que a eficiência hidráulica aumenta a abundância de lianas em ambientes sazonalmente secos. Por outro lado, nossos dados demonstram que o aumento na segurança hidráulica e a modulação da área da copa podem favorecer a ocorrência de lianas em ambientes semiáridos, porém em baixa abundância. Investigações adicionais sobre a eficiência hidráulica e o ganho de carbono em lianas devem ser conduzidas para melhor compreender os mecanismos que geram diferenças nas abundâncias de lianas entre ambientes semiáridos.

Referências

- Andrade, L.J.; Meinzer, F.C.; Goldstein, G. *et al.* (2005). Water uptake and transport in lianas and co-occurring trees of a seasonally dry tropical forest. *Trees* 19: 282-289.
- Baas, P.; Ewers, F.W.; Davis, S.D.; Wheeler, E.A. (2004). Evolution of xylem physiology. In: *The Evolution of Plant Physiology* (eds Hemsley, A.R. e Poole, I.). Elsevier Academic Press, London, San Deigo, pp. 273–295.

- Cai, Z.Q.; Schnitzer, A.S.; 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.
- Chave, J.; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S.L.; Swenson, N.G.; Zanne, A.E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351-366.
- Delhaize, E.; Ryan, P.R. (1995). Aluminum toxicity and tolerance in plants. *Plant Physiology* 107: 315-321.
- Ewers, F.W.; Fisher J.B.; Chiu S.-T. (1990). A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia* 84: 544-552.
- IPCC (2007). Climate Change 2007: The Physical Science Basis Working Group Contribution of the IPCC Forth Assessment Report. IPCC, Geneva.
- Jacobsen, A.L.; Ewers, F.W.; Pratt, R.B.; Paddock III, W.A.; Davis, S.D. (2005). Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology* 139: 546-556.
- Johnson, D.M.; Domec J.C.; Woodruff, D.R.; McCulloh, K.A.; Meinzer, F.C. (2013). Contrasting hydraulic strategies in two tropical lianas and their host trees. *American Journal of Botany* 100: 374-383.
- McCulloh, K.A.; Johnson, D.M.; Meinzer, F.C.; Voelker, S.L.; Lachenbruch, B. & Domec, J.C. (2012). Hydraulic architecture of two species differing in wood density: opposing strategies in co-occurring tropical pioneer trees. *Plant, Cell and Environment* 35: 116–125.
- Poorter, L.; McDonald, I.; Alarcón, A.; Fichtler, E.; Licona, J.C.; Pefia-Claros, M.; Sterck, F. Villegas, Z.; Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185: 481-492.
- Putz, F.E.; Windsor, D.M. (1987). Liana phenology on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 19: 334-341.
- 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.
- Schnitzer, S.A. (2005). A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *The American Naturalist* 166: 262-276.
- Schnitzer, S.A.; Bongers F. (2011). Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters* 14: 397-406.
- 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.