

---

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGIA VEGETAL)**

---

**INTERAÇÃO LIANA-ÁRVORE EM VEGETAÇÕES COM PADRÕES SAZONAIS  
CONTRASTANTES**

**Betânia da Cunha Vargas**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Betânia da Cunha Vargas

**INTERAÇÃO LIANA-ÁRVORE EM VEGETAÇÕES COM PADRÕES  
SAZONAIS CONTRASTANTES**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do  
Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual  
Paulista, como parte dos requisitos para  
obtenção do título de doutor em Ciências  
Biológicas (Biologia Vegetal).

Orientador (a): Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Leonor Patrícia  
Cerqueira Morellato

Co-orientador (a): Dr<sup>ª</sup>. Maria Tereza Gromboni-  
Guaratini

**Rio Claro**

**2018**

V297i Vargas, Betânia da Cunha  
Interação liana-árvores em vegetações com padrões  
sazonais contrastantes / Betânia da Cunha Vargas. -- Rio  
Claro, 2018  
133 f. : tabs., mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista  
(Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro  
Orientadora: Leonor Patrícia Cerdeira Morellato  
Coorientadora: Maria Tereza Gromboni-Guaratini

1. Revisão bibliográfica. 2. Biomassa e estoque de  
carbono. 3. Atributos funcionais foliares. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do  
Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

**CERTIFICADO DE APROVAÇÃO**

TÍTULO DA TESE: Lianas em vegetações tropicais com padrões sazonais contrastantes: propriedades espectrais foliares e biomassa

**AUTORA: BETÂNIA DA CUNHA VARGAS**

**ORIENTADORA: LEONOR PATRICIA CERDEIRA MORELLATO**

**COORIENTADORA: MARIA TEREZA GROMBONE GUARATINI**

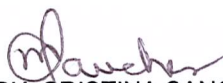
Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), pela Comissão Examinadora:



Profa. Dra. LEONOR PATRICIA CERDEIRA MORELLATO  
IB / UNESP/Rio Claro (SP)

Profa. Dra. JULIA CARAM SFAIR  
Departamento de Botânica / UFPE

Profa. Dra. LIANA OIGHENSTEIN ANDERSON  
(CEMADEN) / Centro Nacional de Monitoramento e alertas de desastres naturais



Profa. Dra. MARIA CRISTINA SANCHES  
Instituto de Biologia / Universidade Federal de Uberlândia - UFU



Prof. Dr. PEDRO HENRIQUE SANTIN BRANCALION  
Ciências Florestais / Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ) - SP

Rio Claro, 25 de outubro de 2018

## **AGRADECIMENTOS**

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro para o desenvolvimento do projeto (projetos #2013/50155-0 FAPESP-Microsoft Research, #2010/51307-0 FAPESP-VALE-FAPEMIG e #2009/54208-6 EMU).

Aos diretores e funcionários do Parque Estadual do Vassununga (Gleba Pé de Gigante), Fundação Serra do Japi pelo apoio e suporte para desenvolvimento do trabalho. Principalmente ao Sr. Lauro (Fundação Serra do Japi) que nos ajudou com equipamentos de campo e uma boa conversa após termos das atividades de coleta. Incluo também a diretora e os funcionários, em especial ao André, do Parque Estadual Porto Ferreira que disponibilizou vários dias de seu trabalho para nos ajudar a encontrar uma área adequada para desenvolvermos o trabalho. Infelizmente não foi possível, mas o funcionário foi um exemplo de dedicação e empolgação com a pesquisa científica.

À Universidade Estadual Paulista Júlio Mesquita Filho (UNESP - Campus Rio Claro, SP), à Pró-Reitoria de Pós-graduação da Universidade Estadual e ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal). Em especial ao coordenador Douglas Silva Domingues que sempre esteve disposto a solucionar as eventuais dúvidas e problemas que surgiram nos últimos anos. E a ex-coordenadora Alessandra Ike Coan que também dispôs muito de seu tempo para que tivesse um bom período enquanto aluna deste programa de pós-graduação. Agradeço ainda as funcionárias da seção técnica de pós-graduação Ivana Terezinha Brandt e Rosângela pelo bom atendimento prestado durante esse período de doutorado. A todos muito obrigado!!

Agradeço à minha orientadora Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Patrícia Morellato por ter aceitado me orientar sem conhecer a mim e ao meu trabalho. Pelas discussões e delimitações de cada parte da tese. E por incentivar à tantos alunos a tornarem bons pesquisadores. À Maria Tereza, minha co-orientadora, que também aceitou a orientação no escuro, que ajudou em exatamente tudo durante a tese e no doutorado. Desde as perguntas pecaminosas que me

faziam sair da zona de conforto, as redes de contatos e colaboração que me inseriu me unindo a um grupo de pessoas que trabalham e sorriem juntas, por escutar minhas lamentações e sempre me dar uma luz de esperança. Com certeza vocês colaboraram muito para formação da profissional que sou hoje. Palavras, frases não são suficientes para demonstrar a gratidão de trabalhar e conviver com vocês.

Agradeço aos professores e pesquisadores que fizeram parte da banca examinadora como membros titulares e suplentes pela valiosa colaboração e sugestões com o trabalho.

Aos professores Gustavo Habermann e Marco Antônio Assis com os quais fiz estágio docência e pude aprender muito o conteúdo teórico. Porém, aprendi principalmente o modelo de professores, didática e interação com alunos que vocês demonstraram ao longo das aulas.

Agradeço também ao Juliano van Mellis que me ajudou muito, muito, muito nas análises estatísticas, discussões ao longo do trabalho e colaboração em um dos capítulos. À Mirian Cilene Spasini Rinaldi (Instituto de Botânica de São Paulo) que me ensinou, orientou, desesperou, ficou até tarde comigo para fazermos as análises laboratoriais da tese. Mobilizou seus alunos (e os demais que estavam no laboratório) para me ajudar nas incontáveis digestões foliares. À aluna Solange Brandão (Instituto de Botânica de São Paulo) que parou seu experimento para me ajudar nas análises de pigmentos. Sol sem sua ajuda, paciência e as infindáveis conversas de quando abríamos à Ecologia às 06:30 da manhã e ali ficávamos trabalhando, discutindo e rindo muito durante todo o dia. Vocês tornaram realidade boa parte desta pesquisa e demonstraram a importância e como são saudáveis as parcerias, visando não só minimizar deficiências, mas também somar as qualidades de cada um. Serei eternamente grata aos novos amigos que fiz no Instituto de Botânica de São Paulo.

Agradeço à Naiara David de Souza (técnica do departamento de Botânica) pela disposição a me ajudar durante o estágio docência e todo o período do doutorado. Sem falar nas conversas em assuntos em comum que nos levava muitas horas produtivas de conhecimento. Ao ex-técnico Rafael Consomagno que esteve em praticamente todos os campos comigo, fazendo de tudo o possível e impossível para realizarmos as atividades de campo e sempre com a maior boa vontade. Até mesmo para carregar o cilindro de

nitrogênio líquido no cerrado e fazer peripécias para coletar algumas lianas. Rafa fez muita falta nos campos finais e agora para comemorar os bons frutos.

Serei muito grata ao Renan Borgiani companheiro de trabalho e estudos das lianas. As nossas lamentações, conversas, discussões, conquistas, plantas para identificar, planilhas para arrumar, pedidos para serem feitos. Ufa foram muitos os tropeços, mas hoje vejo como mudamos e melhoramos como estudantes de um grupo de plantas que nos segurava em campo até descobrirmos muito de seus mistérios intrigantes. Aos amigos de laboratório Amanda, Annia, Bia, Bruna, Bruno, Desirée Diego, Gabi, Gustavo, Irene, Léo, Paty, Renan, Rosane, Swanni, Soizig, Valê, Van que tornaram uma família, unida que sofria nos campos juntos e sorria de muito mais para não deixa que os momentos difíceis superassem a jornada de cada um. Para vocês sempre haverá um grande espaço na minha vida.

E o que dizer do quarteto familiar formado por Loris, Paty, Lê e por mim!!! Uma amizade que tenho à certeza que foi um reencontro de espíritos amigos. Vocês foram capazes de transformar dias, períodos difíceis em um longo aprendizado. Choramos, rimos, brincamos, malhamos, discutimos sobre cada coisinha mais mínima que podíamos e tenho certeza que uma raiz de cada uma de vocês está presente na minha vida.

Devo um imenso agradecimento à cidade de Rio Claro, os quatro anos que tive aqui me fizeram crescer e amadurecer muito. Nossa relação não foi tão boa no começo, mas as pessoas que você me apresentou melhorou cada minutinho que estive por aí. Estar em Rio Claro não foi apenas uma transformação profissional, mas também um crescimento pessoal e espiritual. Muito obrigada Rio Claro.

Agradeço a minha família Natália (mãe), Almir (pai), Lívio, (irmão), Káritas (irmã), Fran e Pedro (sobrinhos), Mariano (cunhado), Celina (avó), Nilton (tio) e Leide (tia). Essas pessoas depositaram em mim uma confiança que nem eu tinha, sorriam e vibravam com cada vitória, choravam e tinham esperança em cada tropeço. Fizeram o doutorado junto comigo, cada um do seu jeito, a quilômetros ou milhas de distância. Mas, nossa conexão é tão forte que eu tive sempre vocês onde quer que eu estivesse. Amo muito, muito, muito vocês e agradecer é muito pouco de tudo que fizeram por mim!!

## **Resumo**

Lianas são plantas que alocam a biomassa primordialmente para a produção de folhas em detrimento da estrutura de suporte com alta densidade de madeira. Como consequência disso, lianas precisam de outros componentes florestais, geralmente árvores, para alcançar e permanecer no dossel. Uma vez estabelecida essa interação caracteriza-se como antagônica e duradoura, sendo que as lianas são os competidores mais eficientes acima e abaixo do dossel. Isso ocorre, pois, as características foliares e radiculares garantem às lianas rápida absorção e transporte de água e nutrientes, principalmente em períodos de escassez hídrica. Este trabalho teve como objetivo avaliar a interação entre árvores e lianas ao longo de comunidades florestais neotropicais e foi dividido em três capítulos. No capítulo um, fizemos uma revisão sistemática sobre os estudos com lianas na região Neotropical (26°N-26°S). Para realizar esta revisão, pesquisamos em bancos de dados especializados, artigos que continham os termos liana\*, “climb\* plant\*”, vine\*, trepad\*, sem limitação de país, e incluímos somente artigos científicos. Os artigos foram classificados em categorias pré-estabelecidas. Esta revisão encontrou 425 artigos com lianas para a região Neotropical, sendo a maior quantidade destes focados na interação entre árvores e lianas (255) e os demais exclusivos sobre lianas (170). A maioria dos artigos derivou de pesquisas no Brasil e Panamá, em florestas úmidas e floresta sazonal, e os temas de fitossociologia e ecofisiologia prevaleceram nos trabalhos. No capítulo dois, realizamos um levantamento fitossociológico em duas áreas de cerrado e uma floresta semidecidual no estado de São Paulo e incluímos áreas sazonais e não-sazonais disponibilizadas no banco de dados de Alwyn H. Gentry. Constatamos que o modelo proposto de biomassa e acúmulo de carbono foi bem representado e que os fatores climáticos não exerceram efeito direto sobre a biomassa de lianas e nem no estoque de carbono. A biomassa de lianas tem efeito direto e significativo somente com a biomassa arbórea e abundância de lianas, e biomassa arbórea é o único fator com efeito direto e significativo para o estoque de carbono. Por fim, no terceiro capítulo avaliamos as variações sazonais das propriedades foliares e espectrais de árvores e lianas e a possibilidade de distinguir árvores de lianas no cerrado. Nossos resultados mostraram que por meio do espectro de reflectância não foi possível distinguir árvores e lianas. Enquanto que, a área foliar específica e a concentração nutricional nas folhas são fortes atributos para separar árvores e lianas. Portanto, consideramos a importância de incluir estudos em áreas sazonalmente extremas, pois nestes ambientes, assim como em cerrado, lianas podem ter padrões e respostas distintos do que previsto para florestas úmidas. Além disso, destacamos a relevância do componente arbóreo em detrimento dos fatores climáticos nas florestas neotropicais.

**Palavra-chave:** revisão, interação antagonista, lianas, estoque de carbono, características funcionais, Neotropical.

## **Abstract**

Lianas are plants that invest biomass primarily to leaf production in detriment of woody components. The consequence of this is that lianas need other forest components, usually trees, to reach and remain in the canopy. Once established, this interaction is characterized as antagonistic and lasting, as lianas are more efficient in below and aboveground. This is due to the foliar and root characteristics of lianas that are known for fast absorption and transportation of water and nutrients, especially in drought period. We carried out an ecological research, that is divided in 3 chapters, on the antagonistic interaction between trees and lianas along neotropical forests. In chapter I, we performed a review on liana studies in the Neotropical region (26°N-26°S). To do this review we searched, in specialized databases, for articles that used the terms liana \*, "climb \* plant\*", vine \*, trepad \*, without country limitation, but restricting ourselves only to scientific articles. In this process, we found 425 articles regarding lianas on the Neotropical region. Most of them were focused on the interaction between trees and lianas (255), although some talked exclusively about lianas (170). The majority of the articles came from studies in Brazil and Panama, in rainforests and seasonal forest, with dominance of phytosociology and ecophysiology themes. In Chapter 2, we performed a phytosociological survey in two cerrado and a semidecidual forest in São Paulo, where we followed a standard methodology suggested by Alwyn H. Gentry. We have also included seasonal and no seasonal areas available in this author's database. We found that the model well represented and the climatic factors had no direct effect on lianas biomass or carbon stock. Liana biomass has a direct and significant effect only with tree biomass and abundance of lianas. While tree biomass is the only factor with a direct and significant effect on the forest carbon stocks. In Chapter 3, we evaluated the seasonal variations of foliar and spectral properties of trees and lianas, and identified if it is possible to distinguish these groups in cerrado. As we concluded, the reflectance spectrum was not a good parameter to distinguish the lianas and trees. However, the specific leaf area and nutritional concentration in the leaves are strong attributes to separate trees and lianas. Therefore, we consider that studies with lianas need to be conducted in areas with extreme seasonality of precipitation. Because in these environments, like in cerrado, lianas may have different patterns from those predicted for rainforests. In addition, we highlight the relevance of the arboreal component to the detriment of the climatic factors in the Neotropical forests.

**Key-words:** review, antagonistic interaction, lianas, carbon stocks, functional traits, Neotropical.

## SUMÁRIO

<b>Introdução Geral.....</b>	<b>10-13</b>
Referências.....	14-18
<b>Capítulo I: Lianas research in the Neotropics: state of the art and future perspectives.....</b>	<b>19-59</b>
Abstract.....	21-22
Introduction.....	23-25
Criteria for the inclusion of studies, vegetation classification and research topics.....	25-26
Review on liana research in the Neotropical region.....	26-30
Liana research over time and topics addressed among the research on lianas.....	26-29
Liana research in the Neotropics: geographical distribution and vegetation types.....	29-30
Lianas: its antagonistic relation to trees and importance to biodiversity.....	30-32
Global change and the future of lianas.....	32-34
Control, management and conservation of lianas.....	34-37
Future perspectives and conclusions.....	37-38
References.....	38-53
Tables and figures.....	54-59
<b>Capítulo 2: Biomassa de lianas e estoque de carbono em florestas neotropicais.....</b>	<b>60-94</b>
Resumo.....	62
Introdução.....	62-65
Material e Métodos.....	65-69
Amostragem florística e estrutural.....	65
Áreas de estudo e banco de dados Alwyn H. Gentry.....	65-66
Biomassa e estoque de carbono.....	66-67
Variáveis ambientais.....	67
Justificativa e hipóteses do modelo hipotético.....	67-68
Análises dos dados.....	69
Resultados.....	69-70

Discussão.....	70-72
Considerações finais.....	73
Referências.....	74-84
Tabelas e figuras.....	85-89
Material suplementar.....	90-94
<b>Capítulo 3: Características foliares entre lianas e árvores em cerrado sensu stricto (Itirapina, SP).....</b>	<b>95-127</b>
Resumo.....	97
Introdução.....	98-100
Material e Métodos.....	101
Área de estudos: Itirapina - cerrado sensu stricto.....	101
Constituição dos grupos estudados e amostragem foliar.....	101-102
Espectro de reflectância foliar e análise espectral.....	102-103
Conteúdo de pigmentos: Clorofila (a, b, total) e Carotenóides.....	103
Conteúdo nutricional (fósforo e nitrogênio), área foliar específicas, massa foliar por unidade de área.....	103-104
Análises dos dados.....	104
Resultados.....	104-106
Discussão.....	106-109
Considerações finais.....	109-110
Referências.....	111-120
Tabelas e Figuras.....	121-128
<b>Considerações finais.....</b>	<b>129-132</b>
Referências.....	130-132

## Introdução Geral

Lianas (trepadeiras lenhosas) são plantas heliófilas, ou seja, demandantes de luz para o desenvolvimento e o seu estabelecimento (Stevens 1987; Gerwing et al. 2006) e que investem em crescimento rápido em altura em prejuízo de sua sustentação mecânica (Castellanos et al. 1992; van der Heijden et al. 2013). Este grupo de plantas é caracterizado como parasita estrutural por utilizar o suporte físico de outras plantas para ascenderem ao dossel da floresta, mantendo suas raízes no solo ao longo de sua vida (Schnitzer & Bongers 2002; 2011). Nesse sentido, as lianas usam outros componentes florestais, principalmente árvores, como estrutura de suporte para maximizar a obtenção de luz (Hergaty 1991; Laurance et al. 2014).

Lianas próximas filogeneticamente compartilham mecanismos de escalada semelhantes e colonizam árvores com características funcionais equivalentes (Zulqarnain et al. 2016). Contudo, o estabelecimento desse contato é marcado pela competição entre árvores e lianas, em todos os estágios de vida (Vleut & Pérez-Salicrup 2005; Toledo-Aceves 2015), por água, luz e nutrientes, sendo as lianas mais eficientes que as árvores (Schnitzer & Bongers 2002; Schnitzer & Bongers 2011; Tobin et al. 2012; Rios et al. 2014). Consequentemente, lianas podem reduzir as taxas de recrutamento, crescimento e produtividade das árvores (Schnitzer & Carson 2010; Álvarez-Casino et al. 2015). Em contrapartida, árvores podem apresentar atributos restritivos à colonização por lianas, por exemplo, casca lisa, crescimento rápido em altura, caule flexível, diâmetro menor, ramificações altas no tronco, folhas grandes e copa menos iluminadas (Putz 1984; Nabe-Nielsen 2001; Pérez-Salicrup & Meijere 2005; Reddy & Parthasarathy 2006; van der Heijden et al. 2008; Schnitzer & Carson 2010; Sfair et al. 2013). Sendo a combinação de uma ou mais estratégias a forma eficiente para limitar a ocupação dessas plantas (Sfair et al. 2016). Assim, têm-se que lianas podem alterar a dinâmica e a diversidade da comunidade arbórea, atuando então como uma força seletiva (Pérez-Salicrup et al. 2001; Phillips et al. 2005).

Lianas em conjunto com as demais trepadeiras herbáceas, são um grupo polifilético de plantas, uma vez que, durante o processo evolutivo das angiospermas, esta forma de vida surgiu várias vezes em eventos independentes (Burnham 2009). Um estudo realizado com 442 famílias de angiospermas, mostrou que 159 (36 % do total), possuem ao menos uma espécie de plantas escaladoras em sua composição (Gianoli 2015). O hábito trepador é considerado a inovação evolutiva para as angiospermas, uma vez que

táxons compostos por estas plantas apresentam maior riqueza de espécies do que seus grupos irmãos onde estas estão ausentes (Gianoli 2004; Gianoli et al. 2016).

Lianas apresentam uma diversidade de atributos ecológicos e morfológicos, tais como, modo de dispersão de semente e forma de ascender à copa. Tais plantas, de maneira geral, desenvolvem-se no interior de florestas em estádios finais de sucessão (Gentry 1991), são predominantemente anemocóricas (Morellato & Leitão-Filho 1998; Vargas et al. 2018) e têm pico de floração nas transições das estações seca e chuvosa e frutificação no final da estação seca (Croat 1975; Morellato & Leitão-Filho 1996).

Lianas têm uma distribuição ampla em diversos ecossistemas, mas é na região tropical, principalmente em formações florestais de baixa altitude, que essas plantas atingem maior riqueza, diversidade e abundância (Emmos & Gentry 1983; Gentry 1991; Schnitzer & Bongers 2002). Em florestas tropicais 50 % das árvores carregam lianas em sua estrutura (Acevedo-Rodrigues 2005), o que caracteriza as lianas como responsáveis por cerca de 2-15 % da biomassa foliar, 5 % da biomassa lenhosa, 24-30 % serapilheira (Hergaty 1991; Gerwing & Farias 2000; Hora et al. 2008) e 15-45 % da diversidade florística (Pérez-Salicrup et al. 2001; Schnitzer & Bongers, 2002; Gallagher 2015).

Lianas produzem mais folhas com menor massa foliar em relação as árvores, e elevada concentração de nitrogênio foliar, o que lhes assegura maior eficiência fotossintética (Kazda & Salzer 2000; Kazda et al. 2009), e por essa razão formam uma extensa camada de folhas sobre a copa das árvores (Hergaty & Caballé 1991; Avalos et al. 2007). Em Barro Colorado, Avalos et al. (1999) compararam as propriedades foliares de árvores e lianas, estas diferenciaram apenas quanto à transmitância, que foi significativamente menor nas folhas de lianas. Tal abordagem foi ampliada por Castro-Esau et al. (2004) e Sánchez-Azofeifa et al. (2009) que buscaram distinguir os padrões ecofisiológicos destes grupos em florestas tropicais com graus de sazonalidade contrastantes. Os resultados obtidos pelos trabalhos acima citados se opuseram ao encontrado por Avalos et al. (1999) pois revelaram que as propriedades ópticas entre estes grupos diferem somente quando são oriundas de ambientes florestais com um período seco marcante. Além disso, suas características foliares marcantes de elevada transmitância e reflectância e baixa absorvância reduzem a perda de calor, a troca gasosa e o estresse hídrico favorecendo as taxas fotossintéticas (Sánchez-Azofeifa et al. 2009). Dentro deste contexto, torna-se relevante avaliar as características e as respostas foliares de árvores e lianas em ambientes submetidos a diferentes graus de sazonalidade (Anser & Martin 2012).

O interesse por lianas nos estudos ecológicos é crescente (Schnitzer et al. 2015), tendo em vista que existem evidências que estas estão aumentando em densidade, abundância e biomassa nas florestas tropicais (Laurance et al. 2014; Schnitzer 2015) e ocasionando alterações na estrutura florestal (Schnitzer & Bongers 2011; Tymen et al. 2016). A intensidade das atividades antrópicas provocam a formação de clareiras no interior da floresta e o de bordas associadas a fragmentação, ambientes que favorecem a germinação, ocupação e super-dominância de lianas (Balch et al. 2011; Schnitzer et al. 2014). Estas plantas mecanicamente dependentes, em uma floresta úmida na Guiana Francesa, aumentaram em biomassa 60 % mais rápido que as árvores, e reduziram em 4.6 % a abundância da comunidade arbórea, enquanto incrementaram 1.8 % em sua abundância (Chave et al. 2008). Em Barro Colorado (Panamá), em um período de dez anos a proporção de copas colonizadas por lianas aumentaram de 32 % para 47 %, no qual aquelas com domínio severo por lianas atingiram 75 % do número de árvores (Ingwell et al. 2010). É documentado também em Barro Colorado, uma maior densidade de lianas (75-140 %), principalmente daquelas com diâmetro maior que 5 cm (Schnitzer et al. 2012).

As alterações do clima são um dos fatores relevantes que ocasionam as alterações na dinâmica em florestas tropicais (Phillips & Lewis 2013). O rápido aquecimento global desde meados do século 20 alterou o padrão de circulação de ar atmosférico, estabelecendo áreas com secas mais intensas (Dai 2011; Trenberth et al. 2013). Os modelos climáticos prevêem secas severas em diversas localidades depois da metade deste século, tendo por consequência a diminuição da precipitação e/ou aumento da demanda evaporativa (Dai 2013). O período de menor disponibilidade de água é oportuno para o desenvolvimento das lianas (DeWalt et al. 2010; Cai et al. 2009). Isto porque, lianas, supostamente, possuem sistema radicular que tem ampla capacidade de forrageamento, tendo acesso a água e nutrientes que geralmente estão escassos durante os períodos mais secos (Schnitzer 2005) e um sistema vascular que garante um transporte rápido e eficiente de água (Andrade et al. 2005; Rosell & Olson 2014). Com isso, durante o período de escassez de água, quando os demais componentes florestais estão em dormência de suas funcionalidades, lianas são capazes de crescer 7 vezes mais que seus competidores (Schnitzer et al. 2005). As alterações climáticas previstas, então intensificam o aumento da abundância, densidade e biomassa de lianas em florestas tropicais secas (Gentry 1991; DeWalt et al. 2010; Yorke et al. 2013). Contudo, além das lianas contribuírem pouco em biomassa lenhosa (Gentry 1991; van der Heijden et al.

2013) e acarretarem o aumento da mortalidade arbórea (Laurance et al. 2001; van der Heijden et al. 2008), estas também diminuem o estoque de carbono florestal (Durán & Gianoli 2013; Schnitzer et al. 2014). Esta redução ocorre porque os recursos deslocados para alta produção de folhas são rapidamente dispensados com alta produtividade de serapilheira, portanto, o tempo de residência do carbono em florestas dominadas por lianas é baixo (Tymen et al. 2016).

Tendo em vista a importância das lianas no cenário atual, esta tese teve como objetivo realizar uma pesquisa ecológica sobre a interação antagônica entre árvores e lianas ao longo de comunidades florestais neotropicais. Para isso, associamos base de dados climáticos, estruturais, biomassa, acúmulo de carbono e características foliares para compreender esta interação entre árvores e lianas.

No capítulo I, intitulado “**Lianas research in the Neotropics: state of the art and future perspectives**”, fizemos uma revisão sistemática sobre o estado da arte dos estudos de liana na região Neotropical de 1950 a 2016. Os trabalhos foram classificados por ano, país, tipo de vegetação e categoria de estudos. Nosso objetivo foi ampliar o interesse dos pesquisadores pelas lianas, e discutir o futuro das lianas em termos de controle, conservação e legislação para possibilitar a regulação e o manejo de estas espécies nativas que pode se tornar super-dominantes e dificultar a regeneração florestal. No capítulo II, intitulado “**Biomassa de lianas e estoque de carbono em florestas neotropicais**”, estabelecemos transectos em três unidades de conservação (dois cerrado *sensu stricto* e uma floresta estacional semidecidual) seguindo a metodologia proposta por Gentry (1982). Complementamos nossa amostragem com o banco de dados desse autor e calculamos parâmetros fitossociológicos, estruturais, biomassa e acúmulo de carbono. Com isso, determinamos os fatores climáticos e estruturais que estão relacionados direta e indiretamente com a biomassa de lianas e acúmulo de carbono florestal.

No capítulo III, intitulado “**Características foliares entre lianas e árvores em cerrado sensu stricto (Itirapina, SP)**”, analisamos as características ecofisiológicas foliares entre lianas e árvores durante as estações seca e chuvosa de um fragmento de cerrado. Buscando distinguir estes grupos estruturais por meio dos parâmetros ecofisiológicos.

## Referências

- Acevedo-Rodrigues, P. 2005. Vines and Climbing plants of Puerto Rico and the Virgin Island. Washington: National Musuem of Natural History. 483p.
- Álvarez-Casino, L.; Schnitzer, S.A.; Reid, J.P. & Powers, J. 2015. Liana competition with tropical trees varies seasonally but not with tree species identity. *Ecology* 96 (1): 39-45.
- 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.
- Avalos, G.; Mulkey, S.S. & Kitajima, K. 1999. Leaf optical properties of trees and lianas in the outer canopy of a tropical dry forest. *Biotropica* 31 (3): 517-520.
- Avalos, G.; Mulkey, S.S.; Kitajima, K. & Wright, S.J. 2007. Colonization strategies of two liana species in a tropical dry forest canopy. *Biotropica* 39, 393–399.
- Asner, G.P. & Martin, R.E. 2012. Contrasting leaf chemical traits in tropical lianas and trees: implications for future forest composition. *Ecology Letters* (15): 1001-1007.
- Balch, J.K.; Nepstad, D.C.; Curran, L.M.; Brando, P.M.; Portela, O.; Guilherme, P.; Reuning-Scherer, J.D. & Carvalho, O. 2011. Size, species, and fire behavior predict tree and liana mortality from experimental burns in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 261: 68–77.
- Burnham, R.J. 2009. An overview of the fossil record of climbers: bejucos, sogas, trepadeiras, lianas, cipós and vines. *Revista Brasileira de Paleontologia* 12 (2): 149-160.
- Cai, Z.; Schnitzer, S.A. & Bongers, F. 2009. Seasonal differences in leaf-level physiology give lianas a competitive advantages over trees in a tropical seasonal forest. *Physiological Ecology* 161: 25-33.
- Castellanos, A.E.; Durán, R.; Guzman, S.; Briones, O. & Faria, M. 1992. Three-Dimensional space utilization of lianas: A Methodology. *Biotropica* 24 (3): 396-401.
- Castro-Esau, K. L., Sánchez-Azofeifa, G. A., & Caelli, T. 2004. Discrimination of lianas and trees with leaf-level hyperspectral data. *Remote Sensing of Environment* 90 (2004): 353–372.
- Chave, J.; Olivier, J.; Bongers, B.; Châtelet, P.; Forget, P.M.; van der Meer, P.; Norden, N.; Riéra, B. & Charles-Dominique, P. 2008. Above-ground biomass and productivity in a rain forest of eastern South America. *Journal of Tropical Ecology* 24: 355-366.
- Croat, T.B. 1975. Phenological behavior of habit classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone) *Biotropica* 7: 270-277.
- Dai, A. 2011. Drought under global warming: a review. *WIREs Climatic Change* 2: 45-65.

Dai, A. 2013. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climatic Change* 3: 53-58.

DeWalt, S.J.; Schnitzer, S.A.; Chave, J.; Bongers, F.; Burnham, R.J.; Cai, Z.; Chuyong, G.; Clarck, D.B.; Ewaango, C.E.N.; Gerwing, J.J.; Gortaire, E.; Hart, T.; Ibarra-Manríques, G.; Ickes, K.; Kenfack, D.; Macía, M.J.; Makana, J.; Martínez-Ramos, M.; Mascaro, J.; Moses, S.; Muller-Landau, H.C.; Parren, M.P.E.; Parthasarathy, N.; Pérez-Salicrup, D.R.; Putz, F.E.; Romero-Saltos, H. & Thomas, D. 2010. Annual rainfall and seasonality predict pan-tropical patterns of liana density and basal area. *Biotropica* 42: 309-317.

Durán, S.M. & Gianoli, E. 2013. Carbon stocks in tropical forests decrease with liana density. *Biology Letters* 9: 1-4.

Emmons, L.H. & Gentry, A.H. 1983. Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensile-tailed vertebrates. *The American Naturalist* 12, 513-524.

Gallagher, R.V. 2015. Climbing plants diversity in Australia: taxonomy, biogeography and functional traits. In: Schnitzer, S.A.; Bongers, F.; Burnham, R.J. & Putz, F.E. *Ecology of lianas*, Wiley Blackwell, Oxford. P.p. 104-115.

Gentry, A.H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz, F.E. and Mooney, H.A. (eds.). *The biology of vines*. Cambridge, Cambridge University Press. Pp. 3-49.

Gerwing, J.J. & Farias, D.L. 2000. Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of total aboveground biomass for an eastern Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 327-335.

Gerwing, J.J.; Schnitzer, S.A.; Burnham, R.J.; Bongers, F.; Chave, J.; Dewalt, S.J.; Ewaango, C.E.N.; Foster, R.; Kenfack, D.; Martinez-Ramos, M.; Parren, M.; Parthasarathy, N.; Perez-Salicrup, D.R.; Putz, F.E. & Thomas, D.W. 2006. A standard protocol for lianas censuses. *Biotropica* 38: 256-261.

Gianoli, E. 2004. Evolution of a climbing habit promotes diversification in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 271: 2011-2015.

Gianoli, E. 2015. Evolutionary implications of the climbing habit in plants. In: Schnitzer, S.A.; Bongers, F.; Burnham, R.J. & Putz, F.E. *Ecology of lianas*, Wiley Blackwell, Oxford. P.p. 239-250.

Gianoli, E.; Torres-Diaz, C.; Ruiz, E., Salgado-Luarte, C.; Molina-Montenegro, M.A.; Saldaña, A. & Rios, R.S. 2016. Woody climbers show greater population genetic differentiation than trees: Insights into the link between ecological traits and diversification. *Evolution* 70 (12): 2736-2745.

Hergaty, E.E. 1991. Vine-host interactions. In: Putz, F.E. & Mooney, H.A. *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 357-375.

Hergaty, E.E.; Caballé, G. 1991. Distribution and abundance of vines in forest communities. In: Putz, F.E. & Mooney, H.A. The biology of vines. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 313-355.

Hora, R.C. Primavesi, O. & Soares, J.J. 2008. Contribuição das folhas de lianas na produção de serrapilheira em um fragmento de floresta estacional semidecidual em São Carlos, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 31 (2): 277-285.

Ingwell, L.L.; Wright, S.J.; Becklund, K.K.; Hubbell, S.P. & Schnitzer, S.A. 2010. The impact of lianas on 10 years of tree growth and mortality on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Ecology* 98: 879–887.

Kazda, M. & Salzer, J. 2000. Leaves of lianas and self-supporting plants differ in mass per unit area and nitrogen concentration. *Plant Biology* 2: 268-271.

Kazda, M.; Miladera, J.C. & Salzer, J. 2009. Optimisation of spatial allocation patterns in lianas compared to trees used for support. *Trees* 23: 295-304.

Laurence, W.F.; Pérez-Salicrup, D.; Dalemônica, P.; Fearnside, P.M.; D'angelo, S.; Jerzolinski, A.; Pohl, L.; Levejoy, T.E. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology*: 82 (1): 105-116.

Laurance, W.F.; Andrade, A.S.; Magrath, A.; Camargo, J.L.; Valsko, J.J.; Campbell, M.; Fearnside, P.M.; Edwards, W.; Lovejoy, T.E. & Laurance, S. 2014. Long-term changes in liana abundance and forest dynamic in undisturbed Amazonian forests. *Ecology* 95 (6): 1604-1611.

Morellato, P.C. & Leitão-Filho, H.F. 1996. Reproductive phenology of climbers in Southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28: 180-191.

Morellato, L.P. & Leitão-Filho, H.F. 1998. Levantamento florístico da comunidade de trepadeiras em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. *Boletim do Museu Nacional* 103: 1-15.

Nabe-Nielsen, J. 2001. Diversity and distribution of lianas in a Neotropical rain forest, Yasuní National Park, Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 17 (1): 1-19.

Pérez-Salicrup, D.R.; Sork, V.L. & Putz, F.E. 2001. Lianas and trees in a Lianas Forest of Amazonian Bolivia. *Biotropica* 33: 34-47.

Pérez-Salicrup, D.R. & Meijere, W. 2005. Number of lianas per tree and number of trees climbed by lianas at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 37 (1): 153-156.

Phillips, O.L.; Martínez, R.V.; Mendoza, A.M.; Baker, T.R. & Vargas, P.N. 2005. Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology* 86 (5): 1250-1258.

Phillips, O. & Lewis, S. 2013. Recent changes in tropical forest biomass and dynamics. *Forests and Global Change* 4: 77–108.

- Putz, F.E. 1984. How trees avoid and shed lianas. *Biotropica* 16 (1):19-23.
- Reddy, M.S. & Parthasarathy, N. 2006. Liana diversity and distribution on host trees in four inland tropical dry evergreen forests on host trees in four inland tropical dry evergreen forests of peninsular India. *Tropical Ecology* 47: 109-123.
- Rios, R.S.; Salgado-Luarte, C. & Gianoli, E. 2014. Species divergence and phylogenetic variation of ecophysiological traits in lianas and trees. *PloS One* 9 (6): 3-10.
- 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.
- Sánchez-Azofeifa, G.A.; Castro, K.; Wrigh, S.J.; Gamon, J.; Kalacska, M.; Rivard, B.; Schnitzer, S.A. & Feng, J.L. 2009. Differences in leaf traits, leaf internal structure, and spectral reflectance between two communities of lianas and trees: Implications for remote sensing in tropical environments. *Remote Sensing of Environment* 113: 2076–2088.
- Schnitzer, S.A & Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution* 17 (5): 223-230.
- Schnitzer, S.A. 2005. A mechanism explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *American Society of Naturalists* 166 (2): 262-276.
- Schnitzer, S.A.; Kuzee, M. & Bongers, F. 2005. Disentangling above-and belowground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology* 93, 1115–1125.
- Schnitzer, S.A. & Carson, W.P. 2010. Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecology Letters* 13: 849–857.
- 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.; Mangan, S.A.; Dalling, J.W., Baldeck, C.A.; Hubbell, S.P.; Ledo, A.; Muller-Landau, H.; Tobin, M.F.; Aguilar, S.; Brassfield, D.; Hernandez, A.; Lao, S.; Perez, R., Valdes, O. & Yorke, S.R. 2012. Liana abundance, diversity, and distribution on Barro Colorado Island, Panama. *PLoS One* 7 (12): 1-16.
- Schnitzer, S.A.; van der Heijden, G.; Mascaró, J. & Carson, W.P. 2014. Lianas in gaps reduce carbon accumulation in a tropical forest. *Ecology* 95 (1): 3008-3017.
- Schnitzer, S.A. 2015. Increasing liana abundance in Neotropical forests: causes and consequences. In: Schnitzer, S.A.; Bongers, F.; Burnham, R.J. & Putz, F.E. *Ecology of lianas*, Wiley Blackwell, Oxford. P.p. 451-464.
- Schnitzer, S.A., Putz, F.E., Bongers, F. & Kroening, K. 2015. The past, present and potential future of liana ecology. In: Schnitzer, S.A., Bongers, F., Burnham, R.J. & Putz, F.E. *Ecology of lianas*, Wiley Blackwell, Oxford. P.p.: 1-9.

- Sfair, J.C.; Ribeiro, B.R.; Pimneta, E.P.; Gonçalves, T. & Ramos, F.N. 2013. A importância da luz na ocupação de árvores por lianas. *Rodriguésia* 64 (2): 255-261.
- Sfair, J.C.; Rochele, A.L.C.; Rezende, A.A.; Melis, J.V.; Burnham, R.J.; Weiser, V.L.B. & Martins, F.R. 2016. Liana avoidance strategies in trees: combined attributes increase efficiency. *Tropical Ecology* 57 (3): 559-566.
- Stevens, G.C. 1987. Lianas as structural parasites: The *Bursera simaruba* example. *Ecology* 68, 77-81.
- Tobin, M.F.; Wright, A.J.; Mangan, S.A. & Schnitzer, S.A. 2012. Lianas have a greater competitive effect than trees of similar biomass on tropical canopy trees. *Ecosphere* 3 (2): 1-11.
- Toledo-Aceves, T. 2015. Above- and belowground competition between lianas and trees. In: Schnitzer, S.A.; Bongers, F.; Burnham, R.J. & Putz, F.E. *Ecology of lianas*, Wiley Blackwell, Oxford. P.p. 149-163.
- Trenberth, K.E.; Dail, A.; van der Schrier, G.; Jones, P.D.; Barichivich, J.; Briffa, K.R. & Sheffield, J. 2014. Global warming and changes in drought. *Nature Climatic Change* 4: 17-22.
- Tymen, B.; Réjou-Méchain, Dalling, J.W., Fauset, S.; Feldpausch, T.R.; Norden, N.; Phillips, O.L.; Turner, B.L.; Viers, J. & Chave, J. 2016. Evidence for arrested succession in a liana-infested Amazonian forest. *Journal of Ecology* 104: 149-159.
- van der Heijden, G.M.F.; Healey, J.R. & Phillips, O.L. 2008. Infestation of trees by lianas in a tropical forest in Amazonian Peru. *Journal of Vegetation Science* 19: 747-756.
- van der Heijden, G.H.; Schnitzer, S.A.; Powers, J.S. & Phillips, O.L. 2013. Lianas impacts on carbon cycling, storage and sequestration in Tropical forests. *Biotropica* 45 (6): 682-692.
- Vargas, B.C; Oliveira, A.P.C.; Udulutsch, R.G.; Marcusso, G.M.; Sabino, G.P.; Melo, P.H.A.; Grilo, R.M.M; Kamimura, V.A. & Assis, M.A. 2018. Climbing plants pf Porto Ferreira State Park, southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 18 (2): 1-9.
- Vleut, I. & Pérez-Salicrup, D.R. 2005. Lianas and their supporting plants in the understorey at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 21 (5): 577-580.
- Yorke, S.R.; Schnitzer, S.A.; Mascaro, J.; Lechter, S.G. & Carson, W.P. 2013. Increasing liana abundance and basal area in a tropical forest: the contribution of long-distance clonal colonization. *Biotropica* 45 (3): 317-324.
- Zulqarnain, I.A.S.; Melis, J.V.; Sfair, J.C.; Martins, F.R. & Ullah, F. 2016. Phylogenetic interactions among lianas in a southeastern Brazilian semideciduous tropical forest. *South African Journal of Botany* 103: 108-125.

## **Capítulo 1**

# **LIANAS RESEARCH IN THE NEOTROPICS: STATE OF THE ART AND FUTURE PERSPECTIVES**

## **Lianas research in the Neotropics: state of the art and future perspectives**

Betânia Cunha Vargas<sup>1,2</sup>, Maria Tereza Gromboni-Guarantini<sup>3</sup>, Leonor Patricia Cerdeira Morellato<sup>1</sup>

1. UNESP - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Laboratório de Fenologia, Rio Claro, São Paulo, Brasil.
2. UNESP - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Rio Claro, São Paulo, Brasil.
3. Instituto de Botânica, Núcleo de Pesquisa em Ecologia, São Paulo, São Paulo, Brasil.

## **Abstract**

Lianas are key components of species composition, structure and dynamics of tropical forests. Current global warming scenario, however, are favoring increases in the abundance and density of lianas in tropical forests, affecting tree growth and fertility, and in the number of tree injuries, which increases tree mortality over time. Here we present a review of studies on Neotropical lianas aiming to (i) establish the current state of ecological research, identifying knowledge gaps and determining new directions and perspectives for future studies; (ii) offer baseline knowledge to support the control, management and conservation of lianas and (iii) boost the interest of researchers towards lianas and their intricate relation with trees. We systematically reviewed the literature on lianas (woody climbers) since 1950 through the databases Web of Science, Google Scholar and Scielo using the terms *liana\**, “*climb\* plant\**”, *vine\**, *trepad\**. We organized the literature by country, vegetation type, topic addressed and whether the study focused exclusively on lianas or lianas and trees. We surveyed 425 studies in the Neotropical region: 255 focused on the interaction between lianas and trees and 170 exclusively on lianas. Studies bloomed in the 90’s, but mostly after 2000, and were carried out mainly in rainforests (194 – 42%) and seasonal forests (120- 26%), the majority in the Brazilian Amazon (162- 38%) and BCI-Panamá (74- 17%), respectively. Our review demonstrates the importance of lianas in seasonal forests and the lack of studies in seasonally dry tropical forests, woody savannas and especially extremely dry vegetations as the Caatinga. The main topics addressed were: phytosociology (104- 19% studies), ecophysiology (59- 11%), biomass (48- 9%), control and management (46- 9%), floristics (41- 8%), functional traits (42- 7%), phenology (39- 7%) and plant-animal interactions (33- 6%), and more recently global change (23- 4%), phylogeny (15- 3%), and recent technologies (14- 2%). Regardless of their remarkable importance in the Neotropics and worldwide, and their contribution for diversity, biomass and carbon flux, lianas are rarely used in global vegetation models and have been overlooked in restoration and management studies. We must consider the relevance of lianas in maintaining diversity and microclimate, and as resources for native animals, such as pollinators, herbivores and seed dispersers, as well as for traditional human communities. Research on ecophysiology and functional spectral traits, and the control, restoration and management of lianas are among the key areas of study in the Anthropocene.

**Keywords:** biomass; liana; climate change; ecological restoration; management; tropical forest

## 1. Introduction

Climbing plants have been of interest to naturalists since the 17<sup>th</sup> century. Plumier (1693), Molh (1827), Palm (1827), Darwin (1865), Beal (1870), and Schenk (1892) were the first to describe habit-related features of climbing plants, such as using other plants as support and the variety of morphological mechanisms used to reach tree crowns and thus occupy forest canopies. Climbing plants grow fast in height but invest little in support relying on other plants to reach the forest canopy (Gentry 1991). However, climbers remain rooted to the soil during their entire life cycle (Putz and Chai, 1987), which has earned them the designation of structural parasites (Steven 1987; Phillips et al., 2002, Tobin et al., 2012). Climbing plants are classified into woody climbers (lianas), which show secondary growth, and herbaceous climbers (Gentry, 1991, Gerwing et al., 2006). According to Hergaty (1991), climbing mechanisms comprise: use of tendrils, including stem and leaf tendrils, twining using stems, branches or petioles and petiolules, scandent, which can be assisted by hooks and thorns, and the use of adventitious roots. These mechanisms are related to characteristics of the supporting plant, such as stem diameter, bark thickness and roughness, and height (Malizia and Grau, 2006, Campanello et al., 2007b).

Climbing plants are common across many climate and plant communities, but reach the highest abundance, diversity and species richness in tropical forests (Emmons and Gentry, 1983, Pérez-Salicrup et al., 2001b). However, in the tropics, the contribution of lianas (woody climbers) to both community structure and composition is greater in relation to herbaceous climbers or vines (Putz, 1984b, Phillips et al., 2005, Durigon et al., 2014). The importance of lianas (woody climbers) to the structure and dynamics of tropical environments is noteworthy in the amount of food resources they offer to animals, including fleshy leaves, flowers and fruits, mostly during periods when tree resources are scarce (Morellato and Leitão-Filho, 1996, Chaves et al., 2015). Lianas (woody climbers) also play a role facilitating animal displacement (Nabe-Nielsen, 2001) across forest canopy and maintaining the microclimate of seasonal forests during the dry season, period in which many trees are leafless (Reston and Nepstad, 2001, Campanello et al., 2007a). However, lianas' most outstanding feature is related to its increasing abundance in areas of early forest succession, forest gaps, edges and fragments (Phillips et al., 2002, Schnitzer et al., 2014, Barry et al., 2015). The unprecedented state of fragmentation of natural environments has created micro-environmental conditions with increased light

availability, which is suitable for the establishment and rapid development of lianas (Schnitzer and Carson, 2010, Yorke et al., 2013). As a consequence, liana abundance in disturbed and fragmented areas in the tropics has increased (Schnitzler et al., 2012, Magnano et al., 2016), causing negative impacts on the community. In such areas lianas may be considered as a potentially harmful super-dominant species, which requires management actions (Pivello et al. 2018)

The current global warming scenario, with increased atmospheric CO<sub>2</sub> and temperatures, and concurrent increases in the duration of the dry season in many regions, has favored the performance of lianas in tropical forests (Wright et al., 2004, Schnitzer, 2015). Lianas have been increasing in abundance, basal area and/or biomass in several tropical forest sites (Schnitzer et al., 2012, Philips and Lewis, 2014) and have already been considered as an indicator of global change effects in such ecosystems (Phillips et al., 2002, Pan et al., 2011). As a result, trees sustaining lianas are affected, for example, by stems break and injury, favoring the attack of herbivores and pathogens (Putz, 1991, van der Heijden and Phillips, 2009). Those damages may lead to tree mortality, biomass reduction and, consequently, a decline in CO<sub>2</sub> storage (Schnitzer et al., 2014, van der Heijden et al., 2015). The dominance of lianas in the canopy of tropical forests can also affect light availability in the understory (Avalos et al., 1999, 2007), seedling establishment, development and recruitment (Campanello et al., 2007b, Schnitzer and Carson et al., 2010, DeWalt et al., 2015), sap flow velocity (Tobin et al., 2012), canopy height (Pérez-Salicrup, 2001b, Tymen et al. 2016), and overall tree fecundity (Kainer et al., 2006, Grogan and Landis, 2009).

Nevertheless, the effects of lianas in tropical tree communities are not uniform (Schnitzer et al., 2016). Liana abundance, density, biomass, and basal area are usually positively related to dry season duration and severity and negatively related to mean annual precipitation (Gentry, 1991, Schnitzer, 2005, DeWalt et al., 2010). However, Laurance et al. (2014) detected an increase in liana density in the Amazonian rainforest that was not related to precipitation variation but rather to increasing tree turnover, mortality and recruitment. Conversely, Marvin et al. (2015) did not find significant differences between trees and lianas in relation to CO<sub>2</sub> increase and fertilization, both in the dry and rainy seasons. Therefore, including lianas in vegetation models and improving the quality of data regarding this plant group is crucial to better understand tropical forest dynamics and forecast the possible changes of ecosystems worldwide (Durán et al., 2015, Schnitzer et al., 2016).

Here we present a review of studies on the biology of lianas in the Neotropical region aiming to (i) establish the current state of ecological research regarding lianas, identify the knowledge gaps and determine new directions and perspectives for future studies, (ii) offer baseline knowledge to support the control, management and conservation of lianas and (iii) boost the interest of researchers towards lianas and their intricate relation with trees. We systematically reviewed the literature on lianas (woody climbers) regarding studies conducted in the Neotropics (26° N – 26° S) since 1950. We organized the literature by country, vegetation type, topic addressed by the study and whether it focused exclusively on lianas or on the relationship between lianas and trees. We drew some considerations about lianas, their importance and relevance to vegetation worldwide, and the key areas of study in the Anthropocene.

## **2. Criteria for the inclusion of studies, vegetation classification and research topics**

In this systematic review, we searched through the databases of Web of Science using the terms *liana\**, *“climb\* plant\*”*, *vine\**, *trepad\** with no limitation by country or year. We also searched the online data banks of Google Scholar and Scielo using the same terms. From all studies surveyed, we selected only those conducted in the Neotropical region (26°N - 26°S) between 1950 and 2018 (august). Additionally, we excluded all studies that addressed agricultural and cultivated species.

Each paper surveyed was classified by country, vegetation type, topic and whether it focused exclusively on lianas or on the relationship between trees and lianas. To assign a vegetation category to each of our study site, we adopted the nine vegetation types used by Mendoza et al. (2017), based on the ecoregions of Olson et al. (2001), as follows: rainforests, seasonal forests, tropical dry forests, cerrado woodlands, desert and xeric shrublands, open grassy savannas, temperate evergreen forests, montane formations and seasonally flooded forests. We added the ecotone type when the study site was located in transition zones (between ecoregions). We classified the sites into the “wide distribution” category when a study used databases involving several countries in the Neotropics, and into the “no vegetation” category when the vegetation type of the study was not disclosed (Table 1). If a study included more than one country or vegetation formation we considered each site as an independent dataset (e.g. Mendoza et al., 2017), even when the vegetation types showed the same geographical coordinates.

We established 15 topics that could have been addressed in a given study: taxonomy, phylogeny, floristics, ontogeny and development, anatomy, phytosociology, biomass, control and management, functional traits (habit, seed dispersal, climbing mode, morphology of supporting trees), ecophysiology (structure, chemistry and physiology of leaf and canopy, and spectral reflectance), phenology, ethnobotany, plant-animal interaction, new technologies (satellite data), and global change. Each study could be classified in one or more topics.

### **3. Review on liana research in the Neotropical region**

#### **3.1. Liana research over time and topics addressed among the research on lianas**

We found 1060 articles using the search criterion described above. We identified 425 studies that were carried out in the Neotropical region, of which most (255- 60%) focused on the interaction between lianas and trees and 170 (40%) focused exclusively on lianas (Table S.1, supplementary-digital), and are here described over time (Fig. 1). The main topics addressed among these studies surveyed were: phytosociology (104-19% studies), ecophysiology (59-11%), biomass (48-9%), control and management (46-9%), and functional traits (42-8%) (Table 1). Such descriptive studies are followed by ecological research on floristic (41-8%), phenology (39-7%), and plant-animal interactions (33-6%) (Table 1).

Up to the early 90s, research on lianas showed only a slight increase over time, however, after 2000 the number of studies addressing lianas increased exponentially (Fig. 1). Scholander et al. (1957) carried out the first study with lianas in the Neotropics, which focused on the physiology of *Tetracera* sp. (Dilleniaceae) in Barro Colorado Island. However, it was only in the 1970s that new studies on the ecology of lianas in the Neotropics were published: Janzen (1971) addressed strategies to avoid seed predation of *Dioclea* sp. and the classic study by Gentry (1974) on the phenology of Central American Bignoniaceae. Up to the early 1990s, lianas were nearly neglected and understudied by the scientific community, except by the pioneer work of Gentry (1985, 1987, 1991, 1992) and the studies by Putz (1980), Putz (1984b), Putz and Chai (1987) and Boom and Mori (1982), describing the mechanisms in which trees avoid lianas. In fact, the 1990s mark the flourishing of papers regarding lianas, which began with the seminal book by Putz and Mooney (1991) “The biology of vines”. A very rich and diversified literature was published during the 90s, including papers that addressed

ethnobotany and the importance of lianas for traditional communities (Arenas and Gilbert, 1987, Gentry, 1992, Phillips and Gentry, 1993, Paz y Niño et al. 1995), and papers describing the contrasting and complementary phenology patterns between lianas and trees (Morellato and Leitão-Filho, 1996) and their role as food resource to the fauna (Chiarello, 1998, Galleti et al., 1994, Wallace et al. 1998).

During the 2000s, the number of studies increased by more than three folds, establishing lianas as a key field of study in the Neotropics (Fig. 1). The exponential growth in scientific papers with lianas observed in our survey is similar to that shown by Schnitzer et al. (2015). The number of publications involving liana ecology increased more than publications involving the ecology of other groups (Schnitzer et al., 2015, Mendoza et al., 2017). Among the topics (Table 1), research focusing on the interaction between trees and lianas followed the same proportion of topics as for the total summary. While we found that studies focusing exclusively on lianas are rather basic research and combine most of the research on phytosociology and taxonomy (29-14%, each), anatomy (21-10%), floristic (19- 9%), ecophysiology (17- 8%), functional traits, phylogeny and phenology (12-4%, each), and biomass and plant-animal interaction (11- 5% each).

The phytosociology studies, mostly describing the importance of lianas as a structural component of tropical communities (Ibarra-Marínquez and Martínez-Ramos, 2002, Phillips et al., 2002, Burnham, 2004, Gerwing, 2004; Franci et al., 2016). The studies have focused too mainly on liana dynamics in gaps and forest areas of different successional stages and have demonstrated how well these plants grow in such environments (Gerwing and Uhl, 2002; Madeira et al., 2009; Yorke et al., 2013, Barry et al. 2015). It was during 2000s that Schnitzer (2005) discussed the importance of the dry season for the development of lianas, and Schnitzer et al. (2006) proposed an allometric equation to calculate liana biomass after demonstrating how different types of diameter measurements affect liana biomass, basal area and abundance estimates. Subsequently, the first studies proposing general guidelines and protocols to standardize the methods employed with lianas (Gerwing et al., 2006, Schnitzer et al., 2008).

The studies with ecophysiology was also relevant, with many studies focusing on how lianas are affected by light and water availability (Sanches and Válio, 2002, Reston and Nepstad, 2004). For instance, Molina-Freaner et al. (2004) observed a decrease in leaf parameters (total and specific leaf area) with a decrease in precipitation and an increase in water stress and described how such factors could limit the local distribution of lianas. Ecophysiological studies provided evidence, in terms of leaf-level traits (leaf

area index, nutrient content and leaf dry mass) of the competitive advantages lianas have over trees (Selaya and Anten, 2008, Deurwaerder et al. 2018). Through these leaf distinctions, remote sensing studies start to map and monitor forest areas dominated by lianas, producing large-scale biomass estimates and revealing changes on forest structure across landscapes and biomes (Kalácska et al., 2007, Foster et al., 2008, Ledo et al., 2016, Marvin et al., 2016, Tymen et al., 2016). New technologies with terrestrial laser scanner and hyperspectral images, detected structural changes related to lianas dominance (Sánchez-Azofeifa et al. 2017; Moorthy et al. 2018). Such new sets of data allow the identification of areas that need liana management and control, potentially enhancing the local experiences (e.g. César et al., 2016).

Research has shown that lianas have become increasingly important in forest ecosystems (Schnitzer et al., 2012, Laurance et al., 2014b), occupying forest canopy (Ingwell et al., 2010, van der Heijden et al., 2010, Campanello et al., 2012) and producing structural and economic damage to trees (Nascimento et al., 2013, Staudhammer et al., 2013). Likewise, studies began to evaluate the effect of experimentally removing lianas as a mean to manage forest remnants (Schnitzer et al., 2010, César et al., 2016), evaluate phenological parameters and reproductive advantages, such as production of fruits and seeds for species of economic potential (Kainer et al., 2006, Fonseca et al., 2009, Grogan and Landis, 2009), the fast regeneration rates of lianas, even after removal (Campanello et al., 2012), and how the increase of liana abundance (Nascimento et al., 2013, Laurance et al., 2014b) and biomass (Laurance et al., 2001, Tobin et al., 2012, van der Heijden et al., 2015) affect community structure throughout time. Questions concerning how climate change will affect forests and fragments and liana dominance also began to be raised by researchers (Durán et al., 2015, van der Heijden et al., 2015, Collins et al., 2016). Likewise, quantify the overall negative effects of lianas on forest structure, tree biomass and carbon storage in forested ecosystems (Durán et al., 2015, Zelarayán et al., 2015).

All taxonomic studies focused exclusively on lianas, and include both reviews (Nee 2007, Pool, 2009, Trethowan et al., 2015) and new species descriptions (Camargo and Tozzi, 2014, Aguirre-Morales et al., 2016). Most of the taxonomic studies (14) were on a single family, the Bignoniaceae (Hauk, 1997, Pool 2007, Udulutsch et al., 2009, Zuntini and Lohmann, 2014, Fonseca et al., 2016), stressing the relevance of this group of lianas (Gentry, 1991, Santos et al., 2009). Bignoniaceae is among the richest families in lianas in Neotropical (Gentry 1995). In addition, the largest tribe in this family, Bignonieae, is predominate by lianas (Lohmann 2006). Worth mentioning the studies that

described lianas floral pattern (Alcantara et al. 2013) and the association between molecular analysis and palynology to identify liana species (Milward-Azevedo et al. 2014). Anatomical studies were practically exclusive with lianas and have focused on secondary growth and cambial activity, mainly of species from the most representative families, such as Sapindaceae and Bignoniaceae (Tamaio et al., 2011, Angyalossy et al., 2012, Pace et al., 2015), including dendroecology and dendrochronology of lianas, and the importance of rainfall on liana growth rates (Lima et al., 2010, Brandes et al., 2011). Floristic also was important to lianas, those combining floristics with functional traits (habit, dispersal mode and climbing mechanisms) were frequent and have resulted in important identification keys (Araújo and Alves, 2010, Villagra and Roumaniuc Neto, 2011).

### **3.2. Liana research in the Neotropics: geographical distribution and vegetation types**

Our review showed that research on lianas has been conducted in 20 countries, mainly in Central America (particularly Panama, Costa Rica), South America (especially in Brazil and other Amazon countries such as Bolivia, Ecuador, Peru, and the Guianas) and Mexico (North America, Fig. 2;3). Most studies were carried out in Brazil (162- 38%), Panama (74- 17%), and Mexico (45- 10%), or were placed into the wide distribution category (35- 8%, Fig. 2). The studies in Brazil are mainly in the Amazon forest and the Atlantic forest from southeastern Brazil (Fig. 3). The Panamanian studies were predominantly conducted at Barro Colorado Island. In contrast with liana research in Brazil, the Panamanian studies have long-term data (frequency, density, dynamics and biomass) from permanent plots (Wright et al., 2004, Barry et al., 2015, Ledo et al., 2016). In the wide distribution category, most studies focused exclusively on lianas (Fig. 2), including phylogenetic and taxonomic reviews, some addressing exclusively the Bignoniaceae family (Hauk, 1997, Pool, 2009, Alcantara et al., 2013).

Our survey detected a dominance of studies conducted in rainforests (194- 42%) and seasonal forests (120- 26%), both included into the moist broadleaf forest biome according to Olson et al. (2001, Fig. 3, Table 2) and occupying the largest area within the Neotropical region. Although the rainforest is the vegetation type where most tropical research, including those on lianas, have been conducted up to today, we observed a

significant amount of studies conducted in vegetations types that undergo some degree of climate seasonality with a marked dry season: seasonal forests (120), tropical dry forests (30- 6%) and cerrado woodlands (11- 2%) (Table 1). Both seasonality and a lower total annual precipitation have been pointed out as key climatic factors favoring high liana abundance and basal area in tropical forests (Gentry, 1991, Schnitzer, 2005). However, severe dry seasons, as occurs in the Brazilian semiarid (Caatinga dry forest and xeric shrublands), restricts liana distribution and abundance. Other climatic factors limiting liana abundance are altitude and minimum temperatures, as they limit water conduction in the xylem, eventually leading to embolism, and thus restrict the occurrence of woody lianas in high elevations (Alves et al., 2011). Therefore, although lianas have wide and long vessel elements that ensure efficient water transport, these characteristics also make lianas vulnerable to cold temperatures and water stress (Hu et al., 2010).

#### **4. Lianas: its antagonistic relation to trees and importance to biodiversity**

Lianas face the trade-off between investing little in secondary growth, lacking thereby self-support, and investing in rapid growth in height, to reach the forest overstory where light availability is abundant (Castellanos et al., 1992, van der Heijden et al., 2013). Given this trade-off and the fact that these plants need abundant sunlight, lianas need the structural support of trees and can be defined as structural parasites (Ingwell et al., 2010, Tang et al., 2012, Stewart and Schnitzer, 2017). This dependency on trees may occur as seedlings or in later stages of their life cycles (Vleut and Pérez-Salicrup, 2005, Avalos and Mulkey, 2014). Lianas reach the canopy efficiently mostly through specialized organs, such as tendrils and adventitious roots (Hergaty, 1991, Putz and Holbrook, 1991). However, the effect of lianas on tree communities is not uniform given that trees show diverse ecological and morphological strategies, such as rapid growth in height, height, bark diameter, thickness and roughness, stem flexibility, to avoid or reduce liana colonization (Putz, 1980, van der Heijden et al., 2010, Garbin et al., 2014), thus restraining the competitive interaction between lianas and trees (Sfair et al., 2016). Alternatively, lianas may neutralize such mechanisms by using other climbers as support (facilitated colonization) or by using neighboring plants to reach the canopy (Putz, 1984b, van der Heijden et al., 2008, Yorke et al., 2013).

Once the interaction liana-tree is established, competition for resources (water, light and nutrients) begins, where lianas are usually more efficient (Schnitzer and

Bongers, 2002, Schnitzer and Bongers, 2011, Tobin et al., 2012), especially in seasonally dry forests. Schnitzer (2005) suggests that lianas have a root and vascular system that is highly efficient in water transport and nutrient uptake, even in periods of water shortage, and Rosell and Olson (2014) observed that lianas have a higher density of vessels than self-supporting plants. Therefore, during periods when many plant growth forms exhibit some degree of dormancy, ceasing or reducing their metabolic activity, lianas continue photosynthetically active, assimilating carbon, and producing and maintaining their leaves and reproductive structures. Thus, lianas can be aggressive competitors that forage efficiently for resources, expanding and dominating the forest canopy during drier periods (Schnitze et al., 2005).

Nonetheless, lianas lose their competitive advantage in forests where the dry season is too severe (Carvalho et al., 2016), given their roots become more superficial with limiting water availability (Andrade et al., 2005, Johnson et al., 2013; De Deurwaerder et al. 2018). Additionally, lianas do not tolerate water stress and the high vapor pressure deficit (Schnitzer et al., 2005), shedding its leaves at the beginning of the dry season to avoid water stress and damages to the xylem (Carvalho et al., 2016). Moreover, climbing species from Vitaceae and Cucurbitaceae family (important in arid and semi-arid ecosystems) use the Crassulacean acid metabolism (CAM) pathway when submitted to water stress in order to improve water use efficiency (Rundel and Franklin, 1991).

Competition for resources between trees and lianas is highest at canopy levels. Once lianas reach tree crowns, they form a layer of leaves, intercepting light before liana-supporting trees (Avalos et al., 1999, 2007, Castro-Esau et al., 2004). Thus, canopy spectral signatures may be altered in areas dominated by lianas (Castro-Esau et al. 2004, Sánchez-Azofeifa and Castro-Esau, 2006). This is particularly noticeable in seasonally dry forests as liana leaves, in contrast to tree leaves, are narrower, containing more aerenchym, water, nitrogen and phosphorous, and low concentrations of photosynthetic pigments (Sánchez-Azofeifa and Castro-Esau, 2006, Sánchez-Azofeifa et al., 2009a). These leaf traits, coupled with its higher specific leaf area and water use efficiency, give lianas a higher capacity to allocate resources and promote higher photosynthetic rates in relation to trees. On the other hand, trees show resource conservation strategies in order to avoid water stress and survive periods of leaf shedding and reduced growth (Pooter and De Jong's, 1999, Cai et al., 2009, Sánchez-Azofeifa et al., 2009a, Ball et al., 2015). Moreover, although liana leaves are less tolerant to the dry season than tree leaves, lianas

maintain cell turgidity through osmotic control even in dry conditions, enabling plant growth (Márechaux et al., 2017).

Lianas are important floristic, functional and structural components of tropical forests (Gentry, 1991, Morellato and Leitão-Filho, 1996). Lianas contribute greatly to carbon and nitrogen dynamics in these ecosystems as the litter layer contains around 24-30% of liana leaves and, in a smaller proportion, flowers, fruits, seeds and stems (Hergaty, 1991, Hora, 2008). Liana phenology is complementary to tree phenology, becoming an alternative food source during periods of resource scarcity for animals (Morellato and Leitão-Filho, 1996, Dunn et al., 2012). For instance, lianas may account for nearly 30% of a monkey's diet (Galetti and Pedroni, 1994, Souza-Alves et al., 2011) and be the main food source for bees (Odegaard et al., 2000).

Regarding the contribution to plant species diversity, lianas appeared multiple times throughout the evolution of angiosperms and are present in nearly 159 botanical families (Gentry, 1991). The life form is considered a key innovation given that clades containing lianas are more diverse in relation to those where lianas are absent (Gianoli, 2004, Gianoli et al., 2016). Thus, lianas represent 18-25% of the taxonomic diversity in tropical forests (Gentry, 1991, Schnitzer and Bongers, 2002, Schnitzer et al., 2012) and may represent up to 44% of the diversity in the Amazonian forests (Pérez-Salicrup et al., 2001b).

## **5. Global change and the future of lianas**

The climate change forecast predicts an average global surface temperature increase between 1 to 4 °C by 2100 (IPCC, 2013). In tropical forests, such temperature raise may result in longer and more intense dry seasons (Joetzjer et al., 2013) and irregular or extreme rainfall regimes (Cusack et al., 2016). The dry season has been pointed out as a key factor driving liana abundance, basal area, density and biomass (Gentry, 1991, Schnitzer, 2005, DeWalt et al., 2010, Sfair et al., 2016). Therefore, climate change may favor lianas in detriment of trees, especially in seasonally dry forests (Yorke et al., 2013, Schnitzer et al., 2014, Durán et al., 2015, Maréchaux et al., 2017). Collins et al. (2016) compared roots of lianas and trees and concluded that the association with mycorrhiza is less frequent in lianas than in trees. The authors state that the increasing temperatures due to climate change may accelerate nutrient mineralization in the soil, thus the advantages

bestowed to trees from the association with mycorrhiza (nutrient uptake, capability to avoid water loss and pathogens) would become insignificant, benefiting lianas.

Aside from changes in temperature, climate change research has demonstrated the increase of atmospheric CO<sub>2</sub> (Cramer et al., 2001, Eissenhauer et al., 2011). Eamus (1991) observed that an increase in CO<sub>2</sub>, coupled with elevated temperatures, reduce stomatal conductance and plants can obtain more carbon with less water loss. Additionally, elevated CO<sub>2</sub> leads to increments in photosynthetic rates resulting in plant growth (Eamus, 1991) and, therefore, promotes a positive response from both trees and lianas (Phillips and Gentry, 1994). However, resource acquisition in lianas is extremely efficient given their leaf characteristics (high nitrogen and phosphorous concentrations, low carbon concentration, low tissue density) and root systems (deep roots and efficient water and nutrient transport) (Sánchez-Azofeifa and Castro-Esau, 2006, Sánchez-Azofeifa et al., 2009a, Collins et al., 2016). Thus, climate change favors higher photosynthetic rates in lianas in relation to trees (Granados and Körner, 2002, Wrigth et al., 2004, Phillips et al., 2004), which leads to higher growth, fecundity and recruitment rates in lianas (Phillips et al., 2002, Hättenschwiler and Köner, 2003, Mohan et al., 2006, Yorke et al., 2013) and increases their biomass contribution in forests (Granados and Köner, 2002, Phillips et al., 2002, van der Heijden et al., 2015).

Liana leaf and root systems alter water and nutrient availability in the soil, increase litter production and accelerate decomposition, thus altering biogeochemical cycles (Sayer et al., 2011, Collins et al., 2016). Lianas also promote structural changes in forest communities reducing forest carbon stocks by 35 to 50% (Durán and Gianoli, 2013, van der Heijden et al., 2015) as lianas increase tree mortality (Ingwell et al., 2010) and reduce tree fecundity (Kainer et al., 2006, Staudhammer et al., 2013) and biomass (van der Heijden et al., 2009, Tobin et al., 2012, Phillips and Lewis, 2014, van der Heijden et al., 2015). Additionally, climate change increases treefall gaps, which also favors lianas (Clark et al., 2010, Schnitzer et al., 2014).

In contrast, Schnitzer (2015) states that the direct effect of elevated CO<sub>2</sub> in the antagonistic relationship between trees and lianas is debatable due to the lack of experimental studies that evaluate leaf traits associated with size, age and species identity of both trees and lianas. Moreover, Marvin et al. (2015) simulated the effect of CO<sub>2</sub> concentrations in seedlings of trees and lianas in both rainy and dry conditions and did not observe significant physiological differences favoring lianas in relation to trees. They conclude that raising CO<sub>2</sub> is not the main mechanism related to the increase of lianas in

tropical forests. The elevation of CO<sub>2</sub> coupled with the severity of the dry season (Schnitzer, 2005, Cai et al., 2009, Tobin et al., 2012), the increase in temperature (Anser and Martin, 2012) and in nutrient availability in the soil (Schnitzer et al., 2011) are likely driving the dominance of lianas in tropical forests.

## **6. Control, management and conservation of lianas**

We have highlighted the effect of climate change as a factor favoring lianas in tropical forests. However, human-related activities such as agriculture, anthropogenic fires and fragmentation may also be associated to the super-dominance lianas (Balch et al., 2011, Schnitzer, 2015). Between 1980-2010 Latin American forest had deforestation greater than global average (Armenteras et al. 2017). In Brazil, between 1970 and 2015, lost 768, 938 Km<sup>2</sup> of forest area (Burton 2017). This has led to disturbed environments, such as edges and gaps, where light availability and temperatures are higher, favoring the recruitment and establishment of species typical of early successional stages, including lianas (Schnitzer and Carson, 2001, Schnitzer and Carson, 2010). Such conditions favor liana abundance, density and distribution (Malizia et al., 2010, Schnitzer et al., 2014). Clonal reproduction (Schnitzer et al., 2012, Yorke et al., 2013) also allows lianas to rapidly and efficiently colonize gaps and disturbed areas (Dalling et al., 2012, Ledo and Schnitzer, 2014). Lianas associated to forest canopies can regenerate quickly after treefalls, rooting and developing new stems from ramets (Putz, 1984a, Schnitzer and Bongers, 2011). Therefore, increasing disturbances caused by changes in rainfall, atmospheric CO<sub>2</sub> concentration or in the duration and severity of the dry season can stimulate lianas to colonize such altered environments through clonal reproduction, which may explain the increased liana abundance and biomass in tropical forests (Schnitzer and Bongers, 2011, Yorke et al., 2013).

Fires are frequently used to clear forest areas for agriculture, reducing biomass and preventing recruitment of new trees (Balck et al., 2011, Devisscher et al. 2016). According to Nelson (1994), fire plays an important role in the dominance of lianas in the Brazilian Amazon forest. Pinard (1999) and Gerwing (2002) agree and have observed an increase in liana recruitment after fires, which limits the regeneration of the tree component.

Lianas can be a hazard for both logging and silviculture practices as they can damage barks and stems of species of economic interest (Putz, 1991, Kainer et al., 2007,

Grogan and Landis, 2009). Thus, removing lianas is an alternative to reduce their competitive effects, benefitting the tree community. Although lianas super-dominance impacts the community structure and diversity, no legislation regulates the management of native super-dominant species (Pivello et al. 2018). Reid et al. (2015) observed that cutting lianas can alter soil humidity according to soil depth: in shallow soils, liana removal increases soil humidity by 6.5 % during drier periods, while in deeper soils, liana removal can increase soil humidity up to 25 %. While monitoring the response of adult individuals of *Senna multijuga* after the removal of lianas, Pérez-Salicrup and Barker (2000) observed that lianas limit tree growth by reducing the amount of water available. Removing lianas from trees can increase tree sap velocity by 60% (Álvarez-Casino et al., 2015) and tree fruiting probability by up to 25% (Fonseca et al., 2009). For instance, *Bertholletia excelsa* trees not associated to lianas produce more fruits and heavier nuts than liana-infested trees (Kainer et al., 2007). Likewise, biomass, basal area, canopy openings and seedling growth show a significant increase when lianas are removed (Venturoli et al., 2015, César et al., 2016).

The detrimental effects of lianas on trees is widely recognized, thus managing and monitoring liana growth is needed. New technologies, such as satellite derived information and remote sensing monitoring, have been used to detect areas where lianas prevail (Li et al, 2011, Marvin et al., 2016). Lianas can be detected by an increase in the normalized difference vegetation index (NDVI) and in the photosynthetic vegetation index (PV) in areas where timber harvesting occurs as they are marked by a great number of gaps (Broadment et al., 2006).

The greater spectral chlorophyll indices from liana leaves in relation to tree leaves is another parameter that makes distinguishing them possible (Castro-Esau et al. 2004, Sánchez-Azofeifa and Castro-Esau, 2006, Sánchez-Azofeifa et al., 2009b). The LIDAR dataset (a cloud of laser echoes originating from ground and vegetation), the high-resolution color-infrared videography (high-resolution videography) and the hyperspectral imagery from EO-1 Hyperion (sensor hyperspectral aboard the EO-1 satellite) have been employed to detect and monitor lianas (Foster et al., 2008, Tymen et al., 2016). Areas dominated by lianas appear in hyperspectral imagery as closed areas with a higher brightness and greenness index in comparison to canopies lacking lianas (Kalácska et al., 2007, Foster et al., 2008, Tymen et al., 2016). This occurs because lianas modify canopy architecture as they form a continuous and extensive layer of leaves on top of trees, thus reducing shaded areas (Avalos et al., 1999, 2007, Kalácska et al., 2007).

Alternatively, tree leaves usually do not form a horizontal angle and their orientation shifts throughout the day (Gamon et al., 2005).

On the other hand, the ecological and ecophysiological characteristics that allows lianas to dominate tropical forests are the same traits that make lianas suitable for forest restoration. In a recent review, Campbell et al. (2015) show that the fast growth and high leaf productivity of lianas may reduce the establishment of shade intolerant plants, minimize the time for canopy closure, and contribute to the formation of wildlife corridors, facilitating animal displacement and reducing the financial cost of ecological restorations (Pérez-Salicrup et al., 2001a). Lianas may also efficiently close fragment edges that are being restored, thus avoiding damages caused by winds, reducing the proliferation of weeds and the incidence of fires (Santiago et al. 2010, Balch et al., 2011). Liana leaves have high nutrient concentrations and are major contributors to litter production, their leaves decompose quickly and return a great amount of nutrients to the soil, which helps maintain soil microfauna and reduces the risk of erosion (Chalker-Scott, 2007, Tang et al., 2012).

Lianas are also an important non-timber forest product (NTFP), being a significant economic source for traditional communities (Bezecry, 2005, Guadagnin and Gravato, 2013). For instance, stems of lianas may be used to produce handicraft pieces (Gentry 1992, Tamaio 2011) and stems and fruits of *Odontocarya asarifolia* (Menispermaceae) are widely consumed in the diet of indigenous families of the Chaco region in South America (Arenas and Gilbert 1987). Gentry (1992) highlights the importance of species of Bignoniaceae for human populations in South and Central America, where lianas have been used as ornamental (*Podranea ricasoliana*, *Pyrostegia venusta*), as spices (species of *Mansoa*- scent resembles garlic and *Tynanthus* sp.- sweet scent that resembles clove), to manufacture sieves and filters (species of *Fridericia* sp.), in construction, as dyes for handicraft pieces and body paintings (*Fridericia chica*, *Cybistax antisyphilitica*) and during religious rituals (*Bignonia aequinocialis*, *Cuspidaria inaequalis*). Gentry (1992) also points out that around 27 genera of lianas have some medicinal property, such as clove, garlic and almond scented species that are used as insect repellents and in the treatment of conjunctivitis, hepatitis, tuberculosis, rheumatism and fever (stems of *Stizophyllum* sp.); additionally, some species may be used as hallucinogens (*Bignonia noctura*, *Bignonia hyacinthina*) or as tools for fishing (*Adenocalymma allamandiflorum*) and hunting crabs (*Dolichandra quadrivalvis*). *Tynanthus fasciculatus* (Bignoniaceae) is a source of drinking water and may be used as an antihelminthic and as ornamental (Lopes

et al. 2008). *Davilla nitida* (Dilleniaceae) is used to manufacture fishing lines and as a source of water to treat eye and stomach infections, while *Dioclea* sp. (Fabaceae) is antiophidic but is also applied on bug bites (DeWalt et al., 1999).

Therefore, aside from being important for forest composition and diversity, lianas are also extremely relevant for traditional communities, where they are used in a variety of daily activities. Additionally, the sale of manufactured goods made with liana stems generates an income of around USD 1926/year for these communities (Guadagnin and Gravato, 2013).

## **7. Future perspectives and conclusions**

This review shows that liana neotropical studies are concentrated in moist forests, particularly in Brazil (across Amazon and Atlantic forests) and Panama (Barro Colorado Island). Tropical dry forests are still understudied although they show favorable climatic conditions for the establishment and development of lianas. The best studied tropical dry forests are in Mexico, however, of the 45 studies surveyed in Mexico, only twelve were in tropical dry forests. Studies in environments as the Brazilian dry caatinga and the seasonally flooded forests are still scarce (Table 1). Cavalho et al. (2016) points out that understanding how lianas establish and develop in extreme environments (under severe dry seasons) may uncover different responses from what is known from moist environments. We also suggest diversifying the research, targeting species from other liana-rich families, such as Apocynaceae (Sales et al., 2006), Cucurbitaceae (Nee, 2007, Gomes-Costa et al., 2015), Passifloraceae (Cervi and Linsingen, 2008) and Fabaceae (Carmargo and Tozzi, 2014).

Lianas are increasing in density, abundance and basal area with consequences to carbon stocks, tree survival, recruitment and growth, and detrimental effects on the productivity of species of economic interest. Remote sensing techniques have improved the identification of areas that urgently need liana control and management (Marvin et al., 2016). Even though lianas affect forest carbon stocks, they are rarely included in tropical forest studies that address that issue (Durán and Gianoli, 2013, Durán et al., 2015). Therefore, it is extremely important to consider lianas in global vegetation models to ensure accurate predictions of future changes on carbon stocks and carbon cycles (Schnitzer 2016).

Management and restoration actions targeting only tree communities are inadequate given lianas' importance for tropical forests structure and function, increasing diversity, maintaining the microclimate and providing resources for animals during periods of scarcity. Lianas are also important for traditional communities, being used with multiple purposes: nutritional, cultural, structural and pharmaceutical, generating income when handicraft pieces using liana stems are commercialized. Therefore, promoting adequate conservation and management actions ensures forest maintenance, but also respects traditional uses as many populations still use the forest as their main resource source.

### **Acknowledgements**

Our research was supported by FAPESP, the São Paulo Research Foundation (grants #2013/50155-0 FAPESP-Microsoft Research, #2010/51307-0 FAPESP-VALE-FAPEMIG and grant #2009/54208-6 EMU). BCV received a doctoral fellowship and additional financial support from CAPES. LPCM receives a Research Productivity Fellowship from CNPq, the National Council for Scientific and Technological Development. We have also benefited from funds from CAPES-PROAP (Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel). We are also grateful to Talita Zupo for English review.

### **8. References**

- Aguirre-Morales, A.C., M.M. Bonilla-Morales, & C.M. Caetano. 2016. *Passiflora franciscoi*, a new species of *Passiflora* subgenus *Astrophea* (*Passiflora*) from Colombia. *Phytotaxa* 252: 56-62.
- Alcantara, S., F.B. de Oliveira, & L.G. Lohmann. 2013. Phenotypic integration in flowers of neotropical lianas: Diversification of form with stasis of underlying patterns. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 2283–2296.
- Álvarez-Casino, L., S.A. Schnitzer, J.P. Reid, & J.S. Powers. 2015. Liana competition with tropical trees varies seasonally but not with tree species identity. *Ecology* 96: 39-45.
- Alves, L.F., M.A. Assis, J. van Melis, A.L.S. Barros, S.A. Vieira, F.R. Martins, L.A. Martinelli, & C.A. Joly. 2011. Variation in liana abundance and biomass along an elevational gradient in the tropical Atlantic Forest (Brazil). *Ecological Research* 27: 323–332.

- Andrade, J.L., F.C. Meinzer, G. Goldstein, & S.A. Schnitzer. 2005. Water uptake and transport in lianas and co-occurring trees of a seasonally dry tropical forest. *Trees - Structure and Function* 19: 282–289.
- Angyalossy, V., G. Angeles, M.R. Pace, A.C. Loma, C.L. Dias-Leme, L.G. Lohmann, & C. Madero-Veja. 2012. An overview on the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. *Plant Ecology and Diversity* 1: 1-16.
- Araújo, D., & M. Alves. 2010. Climbing plants of a fragmented area of lowland Atlantic Forest, Igarassu, Pernambuco (northeastern Brazil). *Phytotaxa* 8: 1–24.
- Arenas, P. 1987. The ethnobotany of *Odontocarya asarifolia* (Menispermaceae), an Edible Plant from the Chaco. *Economic Botany* 41 (3): 361–369.
- Armenteras, D., J.M. Espelta, N. Rodríguez, & J. Renata. 2017. Deforestation dynamics and drivers in different forest types in Latin America: Three decades of studies (1980–2010). *Global Environmental Change* 46: 139-147.
- Asner, G.P., & R.E. Martin. 2012. Contrasting leaf chemical traits in tropical lianas and trees: implications for future forest composition. *Ecology Letters* 15: 1001–1007.
- Avalos, G., S.S. Mulkey, & K. Kitajima. 1999. Leaf optical properties of trees and lianas in the outer canopy of a tropical dry forest. *Biotropica* 31: 517–520.
- Avalos, G., S.S. Mulkey, & G. Avalos. 2014. Photosynthetic and morphological acclimation of seedlings of tropical lianas to changes in the light environment. *American Journal of Botany* 101: 2068–2078.
- Ball, A., A. Sanchez-Azofeifa, C. Portillo-Quintero, B. Rivard, S. Castro-Contreras, & G. Fernandes. 2015. Patterns of leaf biochemical and structural properties of cerrado life forms: Implications for remote sensing. *PlosOne*, 1-15.
- Balch, J.K., D.C. Nepstad, L.M. Curran, P.M. Brando, O. Portela, P. Guilherme, J.D. Reuning-Scherer, & O. Carvalho. 2011. Size, species, and fire behavior predict tree and liana mortality from experimental burns in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 261: 68–77.
- Barry, K.E., S.A. Schnitzer, M. van Breugel & J.S. Hall. 2015. Rapid liana colonization along a secondary forest chronosequence. *Biotropica* 47 (6): 672–680.
- Beal, W.J., 1870. Climbing plants. *The American Naturalist* 4: 405-419.
- Boom, B.M. & S.A. Mori. 1982. Falsification of two hypotheses buttresses from tropical trees possessing buttresses and smooth bark. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 109 (4): 447–450.
- Brandes, A.F.N., C.S. Lisi, & C.F. Barros. 2011. Dendrochronology of lianas of the Leguminosae family from the Atlantic Forest, Brazil. *Trees - Structure and Function* 25: 133–144.

- Broadbent, E.N., D.J. Zarin, G.P. Asner, M. Peña-Claros, A. Cooper, & R. Littell. 2006. Recovery of forest structure and spectral properties after selective logging in lowland Bolivia. *Ecological Applications* 16: 1148-1163.
- Burnham, R.J. 2004. Alpha and beta diversity of Lianas in Yasuní, Ecuador. *Forest Ecology and Management* 190: 43–55.
- Burton, A. 2017. Dispatches. *Frontiers in Ecology and the Environment* 15: 4–8.
- Cai, Z.Q., S.A. Schnitzer, & F. Bongers. 2009. Seasonal differences in leaf-level physiology give lianas a competitive advantage over trees in a tropical seasonal forest. *Oecologia* 161: 25–33.
- Camargo, R.A., & A.M.G.A. Tozzi. 2014. A new species of *Deguelia* (Leguminosae, Papilionoideae) from the Brazilian Amazon Basin. *Phytotaxa* 184: 160.
- Campanello, P.I., J.F. Garibaldi, M.G. Gatti, & G. Goldstein. 2007a. Lianas in a subtropical Atlantic Forest: Host preference and tree growth. *Forest Ecology and Management* 242: 250–259.
- Campanello, P.I., M. Genoveva Gatti, A. Ares, L. Montti, & G. Goldstein. 2007b. Tree regeneration and microclimate in a liana and bamboo-dominated semideciduous Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management* 252: 108–117.
- Campanello, P.I., M. Villagra, J.F. Garibaldi, L.J. Ritter, J.J. Araujo, & G. Goldstein. 2012. Liana abundance, tree crown infestation, and tree regeneration ten years after liana cutting in a subtropical forest. *Forest Ecology and Management* 284: 213–22.
- Campbell, M.J., W. Edwards, E. Odell, D. Mohandass, & W.F. Laurance. 2015. Can lianas assist in rainforest restoration? *Tropical Conservation Science* 8: 257–273.
- Castellanos, A.E., R. Durán, S. Guzman, O. Briones, & M. Faria. 1992. Three-Dimensional space utilization of lianas: A Methodology. *Biotropica* 24: 396-401.
- Carvalho, E.C.D., F.R. Martins, R.S. Oliveira, A.A. Soares, & F.S. Araújo. 2016. Why is liana abundance low in semiarid climates? *Austral Ecology* 41: 559–571.
- Castro-Esau, K.L., G.A. Sánchez-Azofeifa, & T. Caelli. 2004. Discrimination of lianas and trees with leaf-level hyperspectral data. *Remote Sensing of Environment* 90: 353–372.
- Cervi, A.C., & L. Linsingen. 2008. Sinopse taxonômica das Passifloraceae Juss. no complexo de cerrado (savana) no estado do Paraná - Brasil. *Iheringia, Série Botânica* 63: 145–157.
- César, R.G., K.D. Holl, V.J. Girão, F.N.A. Mello, E. Vidal, M.C. Alves & P.H.S. Brancalion. 2016. Evaluating climber cutting as a strategy to restore degraded tropical forests. *Biological Conservation* 201: 309–313.
- Chalker-Scott, L. 2007. Impact of mulches on landscape plants and the environment-a

- review. *Journal of Environmental and Horticulture* 25:239-249.
- Chaves, O.M., V. Arroyo-Rodríguez, M. Martínez-Ramos, & K.E. Stoner. 2015. Primate extirpation from rainforest fragments does not appear to influence seedling recruitment. *American Journal of Primatology* 77: 468–478.
- Chiarello, A.G., 1998. Diet of the Atlantic forest maned sloth *Bradypus torquatus* (Xenarthra: Bradypodidae). *Journal of Zoology* 246 (1): 11–19.
- Cervi, A.C., & L.V. Linsingen, 2008. Sinopse taxonômica das Passifloraceae Juss. no complexo de cerrado (savana) no estado do Paraná - Brasil. *Iheringia, Série Botânica* 63: 145–157.
- Chiarello, A.G. 1998. Diet of the Atlantic forest maned sloth *Bradypus torquatus* (Xenarthra: Bradypodidae). *Journal of Zoology* 246: 11–19.
- Clark, D.B., D.A. Clark, & S.F. Oberbauer. 2010. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology* 16: 747–759.
- Collins, C.G., S.J. Wright, & N. Wurzburger. 2016. Root and leaf traits reflect distinct resource acquisition strategies in tropical lianas and trees. *Oecologia* 180: 1037–1047.
- Cramer, W., A. Bondeau, F.I. Woodward, I.C. Prentice, R.A. Betts, V. Brovkin, P.M. Cox, V. Fisher, J.A. Foley, A.D. Friend, C. Kucharik, M.R. Lomas, N. Ramankutty, S. Sitch, B. Smith, A. White, & C. Young-Molling. 2001. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO<sub>2</sub> and climate change: Results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology* 7: 357–373.
- Cusack, D.F., J. Karpman, D. Ashdown, Q. Cao, M. Ciochina, S. Halterman, S. Lydon, & A. Neupane. 2016. Global change effects on humid tropical forests: Evidence for biogeochemical and biodiversity shifts at an ecosystem scale. *Reviews of Geophysics* 54: 523–610.
- Dalling, J.W., S.A. Schnitzer, C. Baldeck, K.E. Harms, R. John, S.A. Mangan, E. Lobo, J.B. Yavitt, & S.P. Hubbell. 2012. Resource-based habitat associations in a neotropical liana community. *Journal of Ecology* 100: 1174–1182.
- Darwin, C., 1865. On the movements and habits of climbing plants. *Journal Linnean Society*. London 9: 33-34.
- Devisscher, T., Y. Malhi, V.D. Rojas Landívar, & I. Oliveras. 2016. Understanding ecological transitions under recurrent wildfire: A case study in the seasonally dry tropical forests of the Chiquitania, Bolivia. *Forest Ecology and Management* 360: 273–286.
- Deurwaerder, H., P. Hervé-Fernández, C. Stahl, B. Burban, P. Petronelli, B. Hoffman, D. Bonal, P. Boeckx, & H. Verbeeck. 2018. Liana and tree below-ground water competition—evidence for water resource partitioning during the dry season. *Tree Physiology* 38:1071-1083.

- Dewalt, S.J., G. Bourdy, L.R.C. Michel, & C. Quenevo. 1999. Ethnobotany of the Tacana: quantitative inventories of two permanent plots of northwestern Bolivia. *Economic Botany* 53: 237-260.
- DeWalt, S.J., S.A. Schinitzer, J. Chave, F. Bongers, R.J. Burnham, Z. Cai, G. Chuyong, D.B. Clark, C.E.N. Ewaango, J.J. Gerwing, E. Gortaire, T. Hart, G. Ibarra-Manríques, K. Ickes, D. Kenfack, M.J. Macía, J. Makana, M. Martínez-Ramos, J. Mascaro, S. Moses, H.C. Muller-Landau, M.P.E. Parren, N. Parthasarathy, D.R. Pérez-Salicrup, F.E. Putz, H. Romero-Saltos, & D. Thomas. 2010. Annual Rainfall and Seasonality Predict Pan-tropical Patterns of Liana Density and Basal Area. *Wildl. Conserv.* 42, 309-317.
- DeWalt, S.J., B.N. Taylor, & K. Ickes. 2015. Density-dependent survival in seedlings differs among woody life-forms in tropical wet forests of a Caribbean Island. *Biotropica* 47: 310–319.
- Dunn, J.C., N. Asensio, V. Arroyo-Rodríguez, S. Schnitzer, & J. Cristóbal-Azkarate. 2012. The Ranging Costs of a Fallback Food: Liana Consumption Supplements Diet but Increases Foraging Effort in Howler Monkeys. *Biotropica* 44: 705–714.
- Durán, S.M., & Gianoli, E. 2013. Carbon stocks in tropical forests decrease with liana density. *Global Change Biology* 9: 1-4.
- Durán, S.M., G.A. Sánchez-Azofeifa, R.S. Rios, & E. Gianoli. 2015. The relative importance of climate, stand variables and liana abundance for carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 24: 939–949.
- Durigon, J., S.T.S. Miotto, & E. Gianoli. 2014. Distribution and traits of climbing plants in subtropical and temperate South America. *Journal of Vegetation Science* 25: 1484–1492.
- Eamus, D., 1991. The interaction of rising CO<sub>2</sub> and temperature with water use efficiency. *Plant, Cell Environ.* 14: 843-852.
- Eisenhauer, N., S. Cesarz, R. Koller, K. Worm, & P.B. Reich. 2012. Global change belowground: Impacts of elevated CO<sub>2</sub>, nitrogen, and summer drought on soil food webs and biodiversity. *Global Change Biology* 18: 435–447.
- Emmons, L.H. & A.H., Gentry, 1983. Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensile tailed vertebrates. *The American Naturalist* 121: 513-524.
- Fonseca, M.G., E. Vidal, & F.A.M. Santos. 2009. Intraspecific variation in the fruiting of an amazonian timber tree: Implications for management. *Biotropica* 41: 179–185.
- Fonseca, L.H.M., A.R. Zuntini, & L.G. Lohmann. 2016. Two new species of *Adenocalymma* (Bignoniaceae, Bignoniaceae) from the Atlantic Forest of Brazil. *Phytotaxa* 284: 263.
- Foster, J.R., P.A. Townsend, & C.E. Zganjar. 2008. Spatial and temporal patterns of gap dominance by low-canopy lianas detected using EO-1 Hyperion and Landsat Thematic Mapper. *Remote Sensing of Environment* 112: 2104–2117.

- Franci, L.C., J. Nabe-Nielsen, J.C. Svenning & F.R. Martins. Short-term spatial variation in the demography of a common Neotropical liana is shaped by tree community structure and light availability. *Plant Ecology* 217 (10): 1273-1290.
- Galetti, M., F. Pedroni, & L.P.C. Morellato. 1994. Diet of the Brown Howler Monkey *Alouatta-Fusca* in a Forest Fragment in Southeastern Brazil. *Mammalia* 58: 111–118.
- Gamon, J. A., K. Kitajima, S.S. Mulkey, L. Serrano, & S.J Wright, S. J. 2005. Diverse optical and photosynthetic properties in a neotropical dry forest during the dry season: Implications for remote estimation of photosynthesis. *Biotropica*, 37, 547–560.
- Garbin, M.L., A. Sánchez-Tapia, T.T. Carrijo, J.B.B. Sansevero, & F.R. Scarano. 2014. Functional traits behind the association between climbers and subordinate woody species. *Journal of Vegetation Science* 25: 715–723.
- Guadagnin, D.L., & Gravato, I.C. 2013. Ethnobotany, availability, and use of lianas by the Kaingang people in suburban forests in southern Brazil. *Economic Botany* 67: 350–362.
- Gehring, C., S. Park & M. Denich. 2004. Liana allometric biomass equations for Amazonian primary and secondary forest. *Forest Ecology and Management* 195: 69–83.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6 (1): 64–68.
- Gentry, A.H., 1985. An ecotaxonomic survey of panamanian lianas. Pp.29-42. In: *Historia natural de Panama*. Arcy, W.G.D., M. Correa (eds). Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Gentry, A.H. & C. Dodson. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a contribution tropical rain forest. *Biotropica* 19 (2): 149–156.
- Gentry, A.H., 1991. Pp. 3-49. The distribution and evolution of climbing plants, In: *The biology of vines*. Putz, F.E., Mooney, H.A. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Gentry, A.H. 1992. A synopsis of Bignoniaceae ethnobotany and economic botany. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 53–64.
- Gentry, A.H., 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. Pp. 146-194. In: *Seasonally dry tropical forest*. Bullock, S.H., & H.A. Mooney, H.A. Stanford University, California.
- Gerwing, J.J. 2002. Degradation of forests through logging and fire in the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 157: 131-141.
- Gerwing, J.J. & E. Vidal. 2002. Changes in liana abundance and species diversity eight years after liana cutting and logging in an eastern Amazonian forest. *Conservation*

Biology 16 (2): 544–548.

- 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.
- Gerwing, J.J., S.A., Schnitzer, R.J., Burnham, F., Bongers, J., Chave, S.J., Dewalt, C.E.N., Ewango, R., Foster, D., Kenfack, M., Martinez-Ramos, M., Parren, N., Parthasarathy, D.R., Perez-Salicrup & F.E., Putz, Thomas, D.W. 2006. A standard protocol for lianas censuses. *Biotropica* 38, 256-261.
- Gerwing, J.J., & C. Uhl. 2002. Pre-Logging liana cutting reduces liana regeneration in logging gaps in the Eastern Brazilian Amazon. *Conservation Biology* 12 (6): 1642–1651.
- Gianoli, E. 2004. Evolution of a climbing habit promotes diversification in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: 2011–2015.
- Gianoli, E., C. Torres-Díaz, E. Ruiz, C. Salgado-Luarte, M.A. Molina-Montenegro, A. Saldaña, & R.S. Ríos. 2016. Woody climbers show greater population genetic differentiation than trees: Insights into the link between ecological traits and diversification. *Evolution* 70: 2736–2745.
- Gomes-Costa, G.A., M.H. Nee, & M.R. Devbarbosa. 2015. Two new species of *Gurania* (Cucurbitaceae) from South America. *Phytotaxa* 208: 296–300.
- Granados, J., & C. Körner. 2002. In deep shade, elevated CO<sub>2</sub> increases the vigor of tropical climbing plants. *Global Change Biology* 8: 1109–1117.
- Grogan, J., & R. Matthew Landis. 2009. Growth history and crown vine coverage are principal factors influencing growth and mortality rates of big-leaf mahogany *Swietenia macrophylla* in Brazil. *Journal of Applied Ecology* 46: 1283–1291.
- Guadagnin, D.L., & I.C. Gravato. 2013. Ethnobotany, availability, and use of lianas by the Kaingang people in suburban forests in southern Brazil. *Economic Botany* 67: 350–362.
- Hauk, W.D. 1997. A review of the genus *Cydista* (Bignoniaceae). *Annals Missouri Botanical Garden* 84: 815-840.
- Hergaty, E.E., 1991. Pp. 357-375. Vine-host interactions. In: *The biology of vines*. Putz, F.E., & H.A. Mooney (eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- Hora, R.C., O. Primavesi, & J.J. Soares. 2008. Contribuição das folhas de lianas na produção de serapilheira em um fragmento de floresta estacional semidecidual em São Carlos, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 277-285.
- Hu, L., M. Li, & Z. Li. 2010. Geographical and environmental gradients of lianas and vines in China. *Global Ecology and Biogeography* 19: 554–561.
- Ibarra-Manríquez, G. & M. Martínez-Ramos. 2002. Landscape variation of liana

- communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* 160 (1): 91–112.
- Ingwell, L.L., S. Joseph Wright, K.K. Becklund, S.P. Hubbell, & S.A. Schnitzer. 2010. The impact of lianas on 10 years of tree growth and mortality on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Ecology* 98: 879–887.
- Janzen, D.H. 1971. Escape of juvenile *Dioclea megacarpa* (Leguminosae) vines from predators in a deciduous tropical forest. *The American Naturalist* 105 (942): 97–112.
- Joetzjer, E., H. Douville, C. Delire, P. Ciais, B. Decharme, & S. Tyteca. 2013. Hydrologic benchmarking of meteorological drought indices at interannual to climate change timescales: A case study over the Amazon and Mississippi river basins. *Hydrology and Earth System Sciences* 17: 4885–4895.
- Johnson, D.M., J.C. Domec, D.R. Woodruff, K.A. McCulloh, & F.C. Meinzer. 2013. Contrasting hydraulic strategies in two tropical lianas and their host trees. *American Journal of Botany* 100: 374–383.
- Kainer, K.A., L.H.O. Wadt, D.A.P. Gomes-Silva, & M. Capanu. 2006. Liana loads and their association with *Bertholletia excelsa* fruit and nut production, diameter growth and crown attributes. *Journal of Tropical Ecology* 22: 147–154.
- Kainer, K.A., L.H.O. Wadt, & C.L. Staudhammer. 2007. Explaining variation in Brazil nut fruit production. *Forest Ecology and Management* 250: 244–255.
- Kalacska, M., S. Bohlman, G.A. Sanchez-Azofeifa, K. Castro-Esau, & T. Caelli. 2007. Hyperspectral discrimination of tropical dry forest lianas and trees: Comparative data reduction approaches at the leaf and canopy levels. *Remote Sensing of Environment* 109: 406–415.
- Laurence, W.F., D. Pérez-Salicrup, P. Dalemônica, P.M. Fearnside, S. D'angelo, A. Jerozolinski, L. Pohl, & Lovejoy, T.E. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology*: 82 (1) 105–116.
- Laurance, W.F., A.S. Andrade, A. Magrach, J.L.C. Camargo, J.J. Valsko, M. Campbell, P.M. Fearnside, W. Edwards, T.E. Lovejoy & S.G. Laurance. 2014. Long-term changes in liana abundance and forest dynamics in undisturbed Amazonian forests. *Ecology* 95: 1604–1611.
- Ladwing, L.M., & S.J. Meiners. 2015. The role of lianas in temperate tree communities Pp. 188–2002. In: *Ecology of lianas*. Schnitzer, S.A., F. Bongers, R.J. Burnham, F.E. Putz (eds), Wiley Blackwell, Oxford.
- Ledo, A., J.B. Illian, S.A. Schnitzer, S.J. Wright, J.W. Dalling, & D.F.R.P. Burslem. 2016. Lianas and soil nutrients predict fine-scale distribution of above-ground biomass in a tropical moist forest. *Journal of Ecology* 104: 1819–1828.
- Ledo, A., & S.A. Schnitzer. 2014. Disturbance and clonal reproduction determine liana distribution and maintain liana diversity in a tropical forest. *Ecology* 95: 2169–2178.

- Lohmann, L.G. 2006. Untangling the phylogeny of neotropical lianas (Bignoniaceae, Bignoniaceae). *American Journal of Botany* 93(2): 304–318.
- Lopes, M.M.M., Carvalho-Okano, R.M., Souza, A.L., Paiva, H.N., 1998. Crescimento de mudas de cipó-cravo (*Tynanthus fasciculatus* Miers), uma liana com potencial medicinal. *Revista Árvore* 32, 211-216.
- Li, G., D. Lu, E. Moran, & S. Hetrick. 2011. Land-cover classification in a moist tropical region of Brazil with Landsat Thematic Mapper Imagery. *International Journal of Remote Sensing* 32: 8207-8230.
- Lima, A.C., M.R. Pace, & V. Angyalossy. 2010. Seasonality and growth rings in lianas of Bignoniaceae. *Trees - Structure and Function* 24: 1045–1060.
- Madeira, B.G., M.M. Espírito-Santo, S. D'Ângelo Neto, Y.R.F. Nunes, G. Arturo Sánchez Azofeifa, G. Wilson Fernandes & M. Quesada. 2009. Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Forest Ecology: Recent Advances in Plant Ecology* 2: 291–304.
- Malizia, A., & H.R. Grau. 2006. Liana-host tree associations in a subtropical montane forest of north-western Argentina. *Journal of Tropical Ecology* 22: 331–339.
- Malizia, A., H.R. Grau, & J.W. Lichstein. 2010. Soil phosphorus and disturbance influence liana communities in a subtropical montane forest. *Journal of Vegetation Science* 21: 551–560.
- Maréchaux, I., M.K. Bartlett, A. Iribar, L. Sack & J. Chave. 2017. Stronger seasonal adjustment in leaf turgor loss point in lianas than trees in an Amazonian forest. *Biology Letters* 13: 20160819.
- Marvin, D.C., K. Winter, R.J. Burnham & S.A. Schnitzer. 2015. No evidence that elevated CO<sub>2</sub> gives tropical lianas an advantage over tropical trees. *Global Change Biology* 21: 2055–2069.
- Marvin, D.C., G.P. Asner & S.A. Schnitzer. 2016. Liana canopy cover mapped throughout a tropical forest with high-fidelity imaging spectroscopy. *Remote Sensing of Environment* 176: 98–106.
- Mendoza, I., C.A. Peres, & L.P.C. Morellato. 2017. Continental-scale patterns and climatic drivers of fruiting phenology: A quantitative Neotropical review. *Global and Planetary Change* 148: 227–241.
- Milward-de-Azevedo M.A., F.C. Souza, V. Gonçalves-Esteves, & L.S. Kinoshita. 2014. Palinotaxonomy of passiflora section Xerogona (Passifloraceae). *Phytotaxa* 159: 1-10.
- Molina-Freaner, F., R. Castillo-Gómez, C. Tinoco-Ojanguren & A.E. Castellanos. 2004. Vine species diversity across environmental gradients in northwestern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13 (10): 1853–1874.

- Morellato, L.C.P., & H.L. Leitao-Filho. 1996. Reproductive phenology of climbers in southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28: 180-191.
- Moorthy, S.M.K., K. Calders, M.P. Brugnara, S.A. Schnitzer & H. Verbeeck. 2018. Terrestrial laser scanning to detect liana impact on forest structure. *Remote Sensing* 10: 810.
- Nabe-Nielsen, J., 2001. Diversity and distribution of lianas in a Neotropical rain forest, Yasuní National Park, Ecuador. *Journal Tropical of Ecology* 17: 1-19.
- Nascimento, M.T., L.C. da Silva Carvalho, R.I. Barbosa, & D.M. Villela. 2013. Variation in floristic composition, demography and above-ground biomass over a 20-year period in an Amazonian monodominant forest. *Plant Ecology and Diversity* 7: 293–
- Nee, M. 2007. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Cucurbitaceae. *Rodriguésia* 58: 703–707.
- Nelson, B.W. 1994. Natural Forest disturbance and changes in the Brazilian Amazon. *Remote Sensing Review* 10: 105-125.
- Odegaard, F. 2000. The relative importance of trees versus lianas as hosts for phytophagous beetles (Coleoptera) in tropical forests. *Journal of Biogeography* 27: 283–296.
- Olson, D.M., E. Dinerstein, E.D. Wikramanayake, N.D. Burgess, G.V.N. Powell, E.C. Underwood, J.A. D'Amico, I. Itoua, H.E. Strand, J.C. Morrison, C.J. Loucks, T.F. Allnutt, T.H. Ricketts, Y. Kura, J.F. Lamoreux, W.W. Wettengel, P. Hedao, & K.R. Kassem. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience* 51: 933.
- Pace, M.R., S. Alcantara, L.G. Lohmann, & V. Angyalossy. 2015. Secondary phloem diversity and evolution in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Annals of Botany* 116: 333–358.
- Palm, L. H. 1827. *Über das Winden der Pflanzen*. C. Richter, Tübingen.
- Pan Y., R.A. Birdsey, J. R. Fang Houghton, P.E. Kauppi, W.A. Kurz & O.L. Phillips. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333: 988–993.
- Paz y Niño, G., H. Balslev, & R. Valencia. 1995. Useful lianas of the Siona-Secoya Indians from Amazonian Ecuador. *Economic Botany* 49 (3): 269-275.
- Pérez-Salicrup, D.R., & M.G. Barker. 2000. Effect of liana cutting on water potential and growth of adult *Senna multijuga* (Caesalpinioideae) trees in a Bolivian tropical forest. *Oecologia* 124: 469–475.
- Pérez-Salicrup, D.R., A. Claros, R. Guzman, J.C. Licona, F. Ledezma, M.A. Pinard, & Putz, F.E. 2001a. Cost and efficiency of cutting lianas in a lowland liana forest of Bolivia. *Biotropica* 33: 324–329.

- Perez-Salicrup, D.R., V.L. Sork, & F.E. Putz. 2001b. Lianas and Trees in a Liana Forest of Amazonian Bolivia. *Biotropica* 33: 34–47.
- Phillips, O., & A.H. Gentry. 1994. The useful plants of Tambopata, Peru: II. Additional hypothesis testing in quantitative ethnobotany. *Economic Botany* 47: 33–43.
- Phillips, O.L., R. Vésquez Martínez, L. Arroyo, T.R. Baker, T. Killeen, S.L. Lewis, Y. Malhi, A. Monteagudo Mendoza, D. Neill, P. Núñez Vargas, M. Alexiades, C. Cerón, A. Di Flore, T. Erwin, A. Jardim, W. Palacios, M. Saldias, & B. Vinceti. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* 418: 770–774.
- Phillips, O.L., R.V. Martinez, A.M. Mendoza, T.R. Baker, P.N. Vargas, R. V. Martínez, A.M. Mendoza, T.R. Baker, P.N. Vargas, R. Vásquez Martínez, A. Monteagudo Mendoza, T.R. Baker, & P. Núñez Vargas. 2005. Large Lianas as Hyperdynamic Elements of the Tropical Forest Canopy. *Ecology* 86: 1250–1258.
- Phillips, O.L. & S.M., Lewis, 2014. Pp. 77-108. Recent changes in tropical forest biomass and dynamics. In: *Forests and Global Change*. Coomes, D.A., D.F.R.P., Burslem, W.D., Simonson, (eds.). Cambridge.
- Pinard, M.A., F.E. Putz, & J.C. Licona. 1999. Tree mortality and vine proliferation following a wildfire in a subhumid tropical forest in eastern Bolivia. *Forest Ecology and Management* 116: 247–252.
- Pivello, R.V., M.V. Vieira, M.T. Grombone-Guaratini, & D.M.S. Matos. 2018. Thinking about super-dominant populations of native species - Examples from Brazil. *Perspectives in Ecology and Conservation* 16: 74-82.
- Plumier, R.P.C., 1693. *Description des Plantes de l'Amérique, avec leurs figures*. L'Imprimerie Royale, Paris.
- Pool, A. 2007. A review of the Genus *Pithecoctenium* (Bignoniaceae). *Boletim da Sociedade Broteriana* 45: 791–820.
- Pool, A. 2009. A Review of the Genus *Distictella* (Bignoniaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96: 286–323.
- Pooter, H., & R. De Jong. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist* 143: 163–176.
- Putz, F.E., 1980. Lianas vs trees. *Biotropica* 12: 224-225.
- Putz, F.E., 1984a. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecology* 65 (6): 1713-1724.
- Putz, F.E. 1984b. How Trees Avoid and Shed Lianas. *Biotropica* 16: 19-23.
- Putz, F.E. & Chai, P. 1987. Ecological studies of lianas in Lambir National Park, Sarawak. *Journal of Ecology* 75: 523-531.

- Putz, F.E., 1991. Silvicultural effects of liana. Pp. 493-501. In: *The Biology of Vines*. Putz, F.E., & H.A. Mooney (eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Putz, F.E. & N.M. Holbrook. 1991. *The Biology of Vines*. Cambridge University Press, Cambridge. 542p.
- Reid, J.P., S.A. Schnitzer, & J.S. Powers. 2015. Short and long-term soil moisture effects of liana removal in a seasonally moist tropical forest. *PLoS ONE* 10: 1–12.
- Restom, T.G., & D.C. Nepstad. 2001. Contribution of vines to the evapotranspiration of a secondary forest in eastern Amazonia. *Plant and Soil* 236: 155–163.
- Restom, T.G. & D.C. Nepstad. 2004. Seedling growth dynamics of a deeply rooting liana in a secondary forest in eastern Amazonia. *Forest Ecology and Management* 190: 109–118.
- Rosell, J.A., & M.E. Olson. 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.
- Rundell, P.W., & Franklin, T. 1991. Vines in arid and semi-arid ecosystems. Pp. 357-376. In: *The biology of vines*. Putz, F.E., & H.A. Mooney (eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Sales, M.F., L.S. Kinoshita, R.D.M. Medeiros, & D. Irma. 2006. Eight new species of *Mandevilla* Lindley (Apocynaceae, Apocynoideae) from Brazil. *Novon* 16, 112–128.
- Sanches, M.C. & Válio, I.F.M. 2002. Seedling growth of climbing species from a southeast Brazilian tropical forest. *Plant Ecology* 154 (1): 51-59.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., & K. Castro-Esau. 2006. Canopy observations on the hyperspectral properties of a community of tropical dry forest lianas and their host trees. *International Journal of Remote Sensing* 27: 2101-2109.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., K. Castro, S.J. Wright, J. Gamon, M. Kalacska, B. Rivard, S.A. Schnitzer, & J.L. Feng. 2009a. Differences in leaf traits, leaf internal structure, and spectral reflectance between two communities of lianas and trees: Implications for remote sensing in tropical environments. *Remote Sensing of Environment* 113: 2076–2088.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., M. Kalácska, M.M. do Espírito-Santo, G.W. Fernandes, & S. Schnitzer. 2009b. Tropical dry forest succession and the contribution of lianas to wood area index (WAI). *Forest Ecology and Management* 258: 941–948.
- Santiago, L.S. 2010. Can growth form classification predict litter nutrient dynamics and decomposition rates in lowland wet forest? *Biotropica* 42: 72–79.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., J.A. Guzmán-Quesada, M. Veja-Araya, C. Campos-Vargas, S.M. Durán, N. D'Souza, T. Gianoli, C. Portillo-Quintero & I. Sharp. 2017. Can terrestrial laser scanners (TLSs) and hemispherical photographs predict tropical dry forest succession with liana abundance? *Biogeosciences* 14 (4): 977–988.

- Santos, K., L.S. Kinoshita, & A.A. Rezende, A.A. 2009. Species composition of climbers in seasonal semideciduous forest fragments of Southeastern Brazil. *Biota Neotropical* 9 (4): 175–188.
- Sayer, E.J., M.S. Heard, H.K. Grant, T.R. Marthews, & E.V.J. Tanner. 2011. Soil carbon release enhanced by increased tropical forest litterfall. *Nature Climate Change* 1: 304–307.
- Schnitzer, S.A., & W.P. Carson. 2001. Treefall Gaps and the Maintenance of Species Diversity in a Tropical Forest. *Ecology* 82: 913.
- Schnitzer, S.A., & F. Bongers. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 223–230.
- Schnitzer, S.A. 2005. A Mechanistic Explanation for Global Patterns of Liana Abundance and Distribution. *The American Naturalist* 166: 262–276.
- Schnitzer, S.A., M.E. Kuzee, & F. Bongers. 2005. Disentangling above- and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology* 93: 1115–1125.
- Schnitzer, S.A., S.J. DeWalt & J. Chave. 2006. Censusing and measuring lianas: A quantitative comparison of the common methods. *Biotropica* 38 (5): 581–591.
- Schnitzer, S.A., S. Rutishauser & S. Aguilar. 2008. Supplemental protocol for liana censuses. *Forest Ecology and Management* 255: 1044–1049.
- Schnitzer, S.A., & W.P. Carson. 2010. Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecology Letters* 13: 849–857.
- Schnitzer, S.A., & F. Bongers. 2011. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: Emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters* 14: 397–406.
- Schnitzer, S.A., S.A. Mangan, J.W. Dalling, C.A. Baldeck, S.P. Hubbell, A. Ledo, H. Muller-Landau, M.F. Tobin, S. Aguilar, D. Brassfield, A. Hernandez, S. Lao, R. Perez, O. Valdes, & S.R. Yorke. 2012. Liana abundance, diversity, and distribution on Barro Colorado Island, Panama. *PLoS ONE* 7 (12): e52114. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052114>.
- Schnitzer, S.A., G. Van Der Heijden, J. Mascaro, & W.P. Carson. 2014. Lianas in gaps reduce carbon accumulation in a tropical forest. *Ecology* 95: 3008–3017.
- Schnitzer, S.A., 2015. Pp.: 451–464. Increasing liana abundance in Neotropical forests: causes and consequences. In: *Ecology of lianas*. Schnitzer, S.A., F., Bongers, R.J., Burnham, F.E. Putz (eds). Wiley Blackwell, Oxford.
- Schnitzer, S.A., F.E. Putz, F. Bongers & K. Kroening. 2015b. Pp.: 1–9. The past, present and potential future of liana ecology. In: *Ecology of liana*. Schnitzer, S.A., F. Bongers, R.J. Burnham & F.E. Putz (eds) Wiley Blackwell, Oxford.
- Schnitzer, S.A., G.M.F. van der Heijden, & J.S. Powers. 2016. Reply to Verbeeck and

- Kearsley: Addressing the challenges of including lianas in global vegetation models. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: E5–E6.
- Schnitzler, A., C. Arnold, J.P. Fiard, & P. Joseph. 2012. Post-Hurricane Responses of Climbers in a Tropical Mountain Rain Forest of Martinique. *Folia Geobotanica* 47: 277–291.
- Scholander, P.F., B. Ruud, & H. Leivestad. 1957. The rise of sap in a tropical liana. *Plant physiology* 32 (1): 1-6.
- Schenck, H., 1892. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen im Besonderom de in Brasillien einheimischem arten. Beiträge zur Biologie der Lianen. In: A.F.W. Schimper (ed.). *Botanische Mittheilungen aus den Tropen*. Gustav Fisher, Jena, 4 (1): 1-271.
- Selaya, N.G. & N.P.R. Anten, 2008. Differences in biomass allocation, light interception and mechanical stability between lianas and trees in early secondary tropical forest. *Functional Ecology* 22 (1): 30-39.
- Sfair, J.C., A.L.C. Rochelle, A.A. Rezende, J. Van Melis, R.J. Burnham, V. de L. Weiser, & F.R. Martins. 2016. Liana avoidance strategies in trees: Combined attributes increase efficiency. *Tropical Ecology* 57: 559–566.
- Souza-Alves, J.P., I.P. Fontes, R.R.D. Chagas, & S.F. Ferrari. 2011. Seasonal versatility in the feeding ecology of a group of titis (*Callicebus coimbrai*) in the northern Brazilian Atlantic Forest. *American Journal of Primatology* 73: 1199–1209.
- Staudhammer, C.L., L.H.O. Wadt, & K.A. Kainer. 2013. Tradeoffs in basal area growth and reproduction shift over the lifetime of a long-lived tropical species. *Oecologia* 173: 45–57.
- Stevens, G.C. 1987. Lianas as structural parasites: The *Bursera Simaruba* Example. *Ecology* 68: 77–81.
- Stewart, T.E., & Schnitzer, S.A. 2017. Blurred lines between competition and parasitism. *Biotropica* 49: 433-438.
- Tamaio, N. 2011. Caracaterização anatômica da madeira de lianas de Sapindaceae utilizadas comercialmente em São Paulo-SP. *Cerne* 17 (4): 533-540.
- Tamaio, N., M.F. Neves, A.F.N. Brandes, & R.C. Vieira. 2011. Quantitative analyses establish the central vascular cylinder as the standard for wood-anatomy studies in lianas having compound stems (Paullinieae: Sapindaceae). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 206: 987–996.
- Tang, Y., R.L. Kitching, & M. Cao. 2012. Lianas as structural parasites: A re-evaluation. *Chinese Science Bulletin* 57: 307–312.
- Tobin, M.F., A.J. Wright, S.A. Mangan, & S.A. Schnitzer. 2012. Lianas have a greater competitive effect than trees of similar biomass on tropical canopy trees. *Ecosphere* 3 (2): 1-11.

- Trethowan, L.A., R.P. Clark, & B.A. Mackinder. 2015. A synopsis of the neotropical genus *Schnella* (Cercideae: Caesalpinioideae: Leguminosae) including 12 new combinations. *Phytotaxa* 204: 237–252.
- Tymen, B., M. Réjou-Méchain, J.W. Dalling, S. Fauset, T.R. Feldpausch, N. Norden, O.L. Phillips, B.L. Turner, J. Viers & J. Chave. 2016. Evidence for arrested succession in a liana-infested Amazonian forest. *Journal of Ecology* 104: 149–159.
- Udulutsch, R.G., M.A. De Assis, & P. Dias. 2009. *Adenocalymma calcareum* sp. nov. (Bignoniaceae) from Brazilian Amazonia and a key to the amazonian species of the genus. *Nordic Journal of Botany* 27: 449–453.
- van der Heijden, G.M.F. & O.L. Phillips. 2009. Liana infestation impacts tree growth in a lowland tropical moist Forest. *Biogeosciences* 6: 2217–2226.
- van der Heijden, G.M.F., T.R. Feldpausch, A. de la F. Herrero, N.K. van der Velden, & O.L. Phillips. 2010. Calibrating the liana crown occupancy index in Amazonian forests. *Forest Ecology and Management* 260: 549–555.
- van der Heijden, G.M.F., J.S. Powers, & S.A. Schnitzer. 2015. Lianas reduce carbon accumulation and storage in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 13267–13271.
- Venturoli, F., F.A. Carvalho, C.M.S. Neto, D.C. Moraes, T.O. Martins, & D.M. Souza. 2015. Forest Management in the Cerrado biome: an option to conserve and to profit. *Scientia Forestalis* 43: 617–626.
- Villagra, B.L.P., & S.R. Neto. 2011. Plantas trepadeiras do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga. *Hoehnea* 38: 325–384.
- Vleut, I., & D.R. Pérez-Salicrup. 2005. Lianas and their supporting plants in the understorey at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 21: 577–580.
- Wallace, R.B., R.I.E. Painter & A.B. Taber. 1998. Primate diversity, habitat preferences, and population density estimates in Noel Kempff Mercado National Park, Santa Cruz Department, Bolivia. *American Journal of Primatology* 46: 197–211.
- Wright, S.J., O. Calderón, A. Hernández, & S. Paton. 2004. Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. 85: 484–489.
- Yorke, S.R., S.A. Schnitzer, J. Mascaro, S.G. Letcher, & W.P. Carson. 2013. Increasing liana abundance and basal area in a tropical forest: The contribution of long-distance clonal colonization. *Biotropica* 45 (3): 317–324.
- Zelarayán, M.L.C., D. Celentano, E.C. Oliveira, S.P. Triana, D.N. Sodré, K.H.M. Muchavisoy, & G.X. Rousseau. 2015. Impacto da degradação sobre o estoque total de carbono de florestas ripárias na Amazônia Oriental, Brasil. *Acta Amazonica* 45 (3): 271–282.

Zuntini, A., & L. Lohmann. 2014. Synopsis of *Martinella* Baill. (Bignoniaceae, Bignoniaceae), with the description of a new species from the Atlantic Forest of Brazil. *PhytoKeys* 37: 15–24.

## 9. Tables and Figures

### 9.1 Tables

**Table 1:** Classification by theme of the research of the papers surveyed on lianas in the Neotropical region.

<b>Themes of research</b>	<b>Trees and lianas</b>	<b>Lianas</b>	<b>Total</b>
Phytosociology	75	29	104
Ecophysiology	42	17	59
Biomass	37	11	48
Control and management	38	8	46
Functional traits	30	12	42
Floristic	22	19	41
Phenology	27	12	39
Plant-animal interaction	22	11	33
Taxonomy	0	29	29
Global change	21	2	23
Anatomy	4	21	25
Phylogeny	3	12	15
News technologies	11	3	14
Ethnobotany	3	7	10
Ontogeny and development	0	9	9
Shared themes	74	45	119

**Table 2:** Number of liana studies surveyed for the Neotropics, according to the vegetation type and description \*Vegetation classification and description adapted from Mendoza et al. (2017) after Olson et al. (2001), and ecoregions proposed by Olson et al. (2001).

<b>Vegetation classification*</b>	<b>Description*</b>	<b>Ecoregions*</b>	<b>Trees and lianas</b>	<b>Lianas</b>	<b>Total</b>
Rain forest	Lowland forests of the Amazon Basin; Brazilian Atlantic forest, restinga forest; lowland moist forests of Central America, Caribe and Mexico; Chocó region of Colombia and Ecuador.	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests	126	68	194
Seasonal forest	Central America seasonal forests; semideciduous forests of Brazil.	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests	80	40	120
Tropical dry forest	Woody dry forests along the Pacific side of Mexico and Central America, coastal Ecuador and adjacent Peru, Chiquitania area of eastern Bolivia, calcareous associated forests in Jamaica, Brazil and other areas; interior forests of Pernambuco.	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests	23	7	29
Cerrado woodland	Cerrado sensu stricto and cerrado of Brazil	Tropical and subtropical grasslands, savannas, and shrublands	7	4	11
Montane formations	Cloud forests of the Andes, Central America, and South of Mexico; rupestrian fields (campos rupestres) of Brazil	Montane Grasslands and Shrublands; Tropical and subtropical grasslands, savannas, and shrublands;	2	3	5
Seasonally flooded forests	Seasonally flooded forests associated with rivers and swamps, distributed in different biomes; mangroves; varzea and igapo forests of	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests Deserts and Xeric Shrublands; Flooded Grasslands and Savannas; Mangroves; Tropical and subtropical grasslands, savannas, and shrublands;	3	1	4

Open grassy savanna	the Amazon Basin and Orinoco River. Cerrado grassland (campo sujo) and open grassy savannas of the Llanos of Colombia and Venezuela, grassy areas of Pantanal of Brazil.	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests Tropical and subtropical grasslands, savannas, and shrublands; Tropical and Subtropical Dry Broadleaf Forests	1	1	2
Desert and xeric Shrublands	Caatinga of NE Brazil, Llanos of Venezuela, Gran Sabana in the Guayana region.	Deserts and Xeric Shrublands	0	2	2
Temperate evergreen forests	Araucarian forests of Southern Brazil and pine-oak forests of Southern Mexico and Central America.	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests	1	0	1
Ecotone	Transition between rain forest and cerrado woodland	-----	1	3	40
No vegetation category	-----	-----	11	40	51

---

## 9.2 Figures

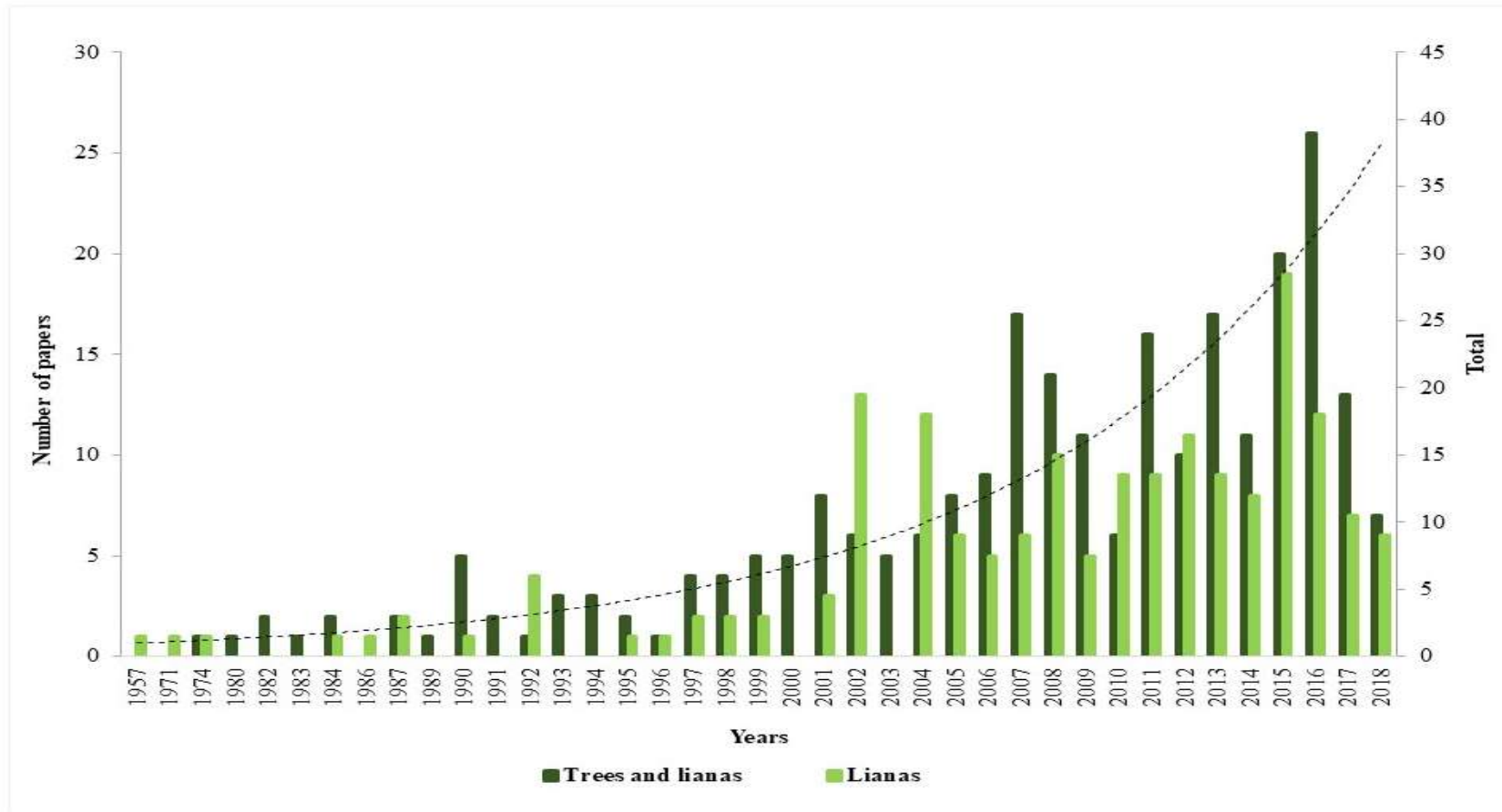


Fig. 1: Distribution of the number of papers published on Neotropical lianas over time, obtained after a survey in the Web of Science, Google Scholar and Scielo data bases using the terms liana\*, climb\* plant\*, vine\*, trepad\* from 1900 to 2016. Light green bars indicate research papers focused just on lianas and dark green bars papers comparing lianas and trees. Dashed line indicates the total number of papers surveyed per year in Neotropical region, showing an exponential increased in the 21<sup>st</sup> century.

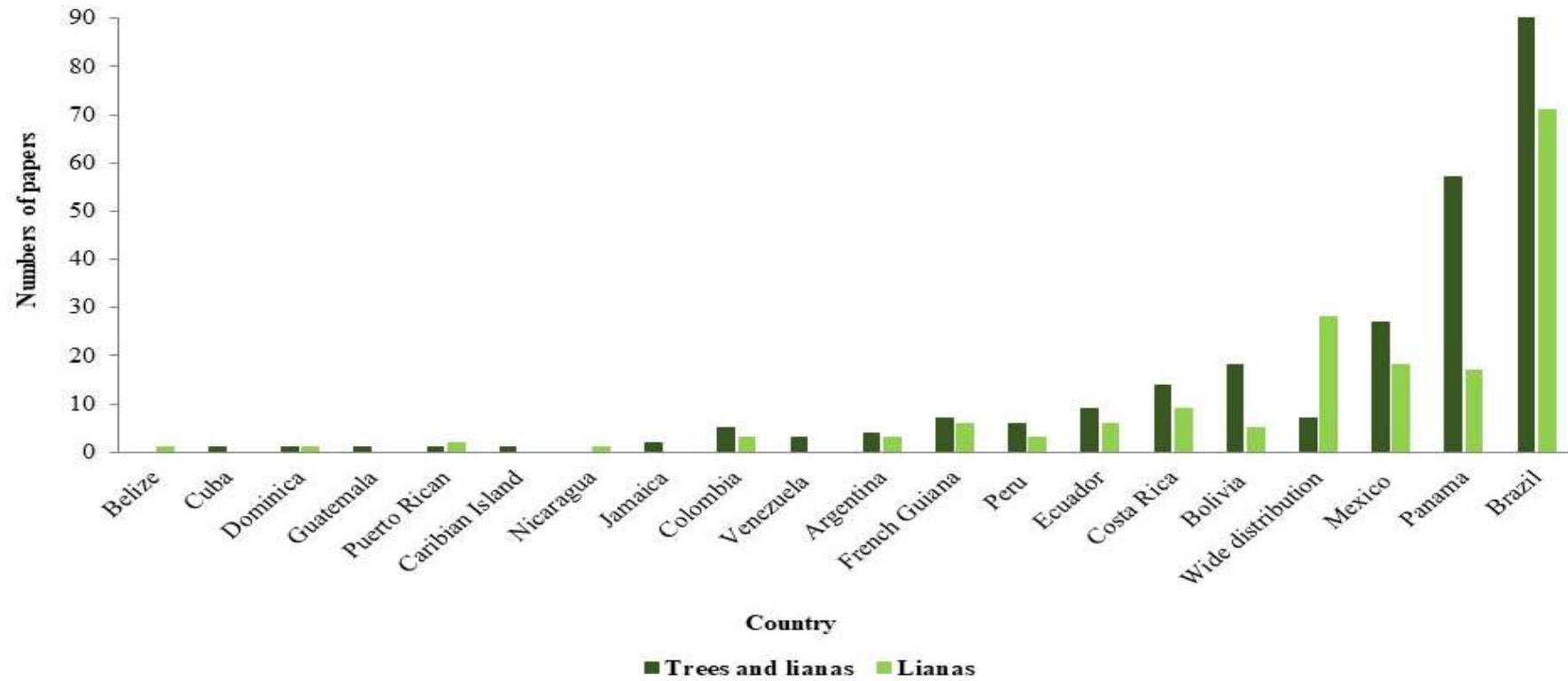


Fig. 2. Literature produced on Neotropical region by country from 1957 to 2016. Light green bars indicate research papers focused just on lianas and dark green bars papers comparing lianas and trees.

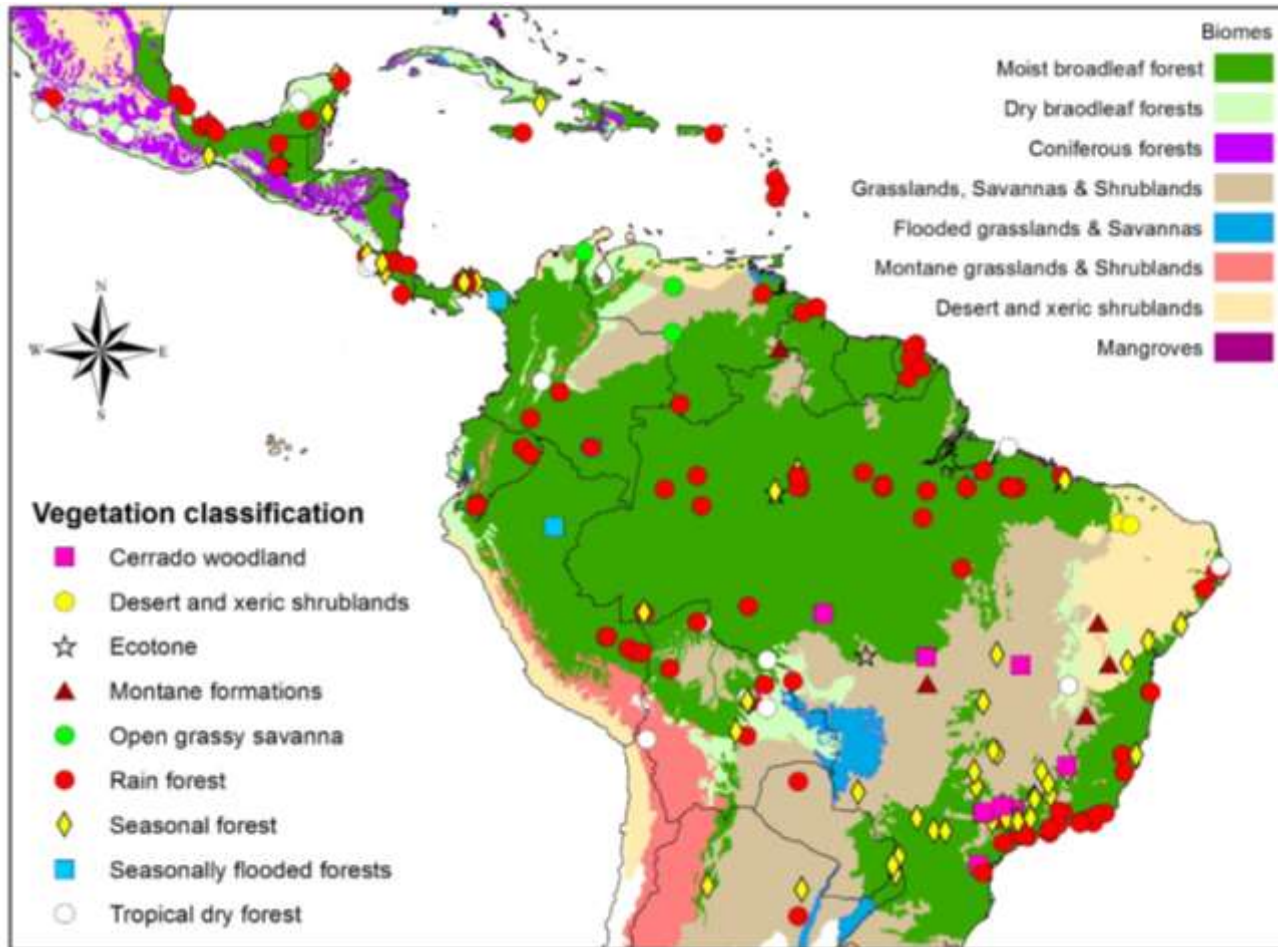


Fig. 3: Geographical distribution of the studies on lianas across the Neotropical region.  
Biomes according to Olson et al. (2011) and vegetation classification follows Mendoza et al. (2017) after Olson et al. (2011)

## **Capítulo 2**

# **BIOMASSA DE LIANAS E ESTOQUE DE CARBONO EM FLORESTAS NEOTROPICAIS**

## **Biomassa de lianas e estoque de carbono em florestas neotropicais**

Betânia da Cunha Vargas<sup>1,2</sup>, Renan Borgiani<sup>1,2</sup>; Juliano van Melis<sup>3</sup>, Leonor Patrícia Cerdeira Morellato<sup>1</sup>, Maria Tereza Gromboni-Guaratini<sup>4</sup>

1. UNESP - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Laboratório de Fenologia, Rio Claro, São Paulo, Brasil.
2. UNESP - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Rio Claro, São Paulo, Brasil.
3. Faculdade de Ciências da Saúde de São Paulo, São Paulo, Brasil.
4. Instituto de Botânica, Núcleo de Pesquisa em Ecologia, São Paulo, São Paulo, Brasil.

## **Resumo**

Lianas são escaladoras estruturais deslocam seus recursos para o crescimento rápido em altura em detrimento de componentes lenhosos que garantem sua sustentação. A abundância e riqueza desse grupo é maior nos trópicos do que outras regiões do globo. Baseado na eficiência do sistemas radicular e vascular muitos trabalhos relacionam a maior abundância de lianas com fatores climáticos, tais como a precipitação e sazonalidade marcante. Atualmente o aumento da abundância de lianas está associado à fragmentação florestal e às mudanças climáticas, o que pode acarretar em alteração da dinâmica florestal e do estoque de carbono. Este trabalho teve como objetivo avaliar como os fatores climáticos e estruturais estão relacionados com a biomassa de lianas e o estoque de carbono nas florestas neotropicais. Para isso hipotetizamos: (1) as variáveis climáticas, representadas pelo estresse ambiental, tem efeito direto e indireto sobre a biomassa de lianas e acúmulo de carbono; (2) a biomassa de lianas está relacionada diretamente e positivamente com a abundância de lianas e correlaciona com a biomassa arbórea; (3) o estoque de carbono recebe efeito direto e positivo da biomassa arbórea, enquanto tem efeito direto e negativo da biomassa de lianas. Avaliamos duas áreas de cerrado e uma floresta estacional semidecidual. Complementamos nossos dados incluindo áreas sazonais e não-sazonais presentes no banco de dados de A.H. Gentry. Calculamos a biomassa de lianas, biomassa arbórea, estoque de carbono e a variável estresse ambiental. Por meio da técnica estatística piecewiseSEM detectamos os efeitos diretos e indiretos das variáveis envolvidas no modelo. O modelo estatístico proposto teve um bom ajuste e representação dos fatores relacionados com a biomassa de lianas e estoque de carbono florestal. O estresse ambiental teve somente um efeito indireto e não significativo sobre as variáveis. A biomassa de lianas teve como preditores diretos e significativos a abundância de lianas e a biomassa arbórea. A biomassa de lianas teve uma contribuição irrelevante para o estoque de carbono. Nossos resultados corroboram a literatura que descreve a estrutura de suporte como fator predominante para o estabelecimento de lianas, em detrimento das variáveis climáticas. Lianas podem alterar a dinâmica, a composição e reduzir o sequestro de carbono nas florestas neotropicais, aumentando a concentração de gases relacionados com o efeito estufa e reduzindo a biodiversidade global.

**Palavras-chave:** biomassa de lianas, estoque de carbono, estresse ambiental, piecewiseSEM.

## 1. Introdução

Lianas (trepadeiras lenhosas) são descritas como escaladoras estruturais (Phillips et al. 2002; Ingwell et al. 2010; Tobin et al. 2012), no entanto, são capazes de crescer até certa altura quando árvores estão ausentes (Stewart & Schnitzer 2017). Lianas ocorrem em praticamente qualquer tipo de clima e comunidade vegetal, apresentando maior abundância e riqueza nos trópicos (Emmons & Gentry 1983), onde representam cerca de 18 a 28 % da diversidade de plantas vasculares (Schnitzer & Bongers 2002). Na bacia Amazônica lianas representam cerca de 44% da diversidade florística (Pérez-Salicrup et al. 2001).

Lianas são fonte de recursos alimentares para animais e atuam na manutenção das copas das árvores favorecendo o acesso aos animais arborícolas (Dunn et al. 2012; Arroyo-Rodríguez et al. 2015; Lambert & Halsey 2015). Contudo, estabelecem uma relação antagonista com sua estrutura de suporte (Engel et al. 1998; Laurence et al. 2001), pois competem de forma mais eficiente, além de alocarem seus recursos para formação de uma extensa camada foliar que sobrepõe e sombreia a copa das árvores (Sánchez-Azofeifa et al. 2009; Campbell et al. 2018). Com isso, reduzem e limitam as taxas de crescimento, recrutamento e produtividade arbórea (Kainer et al. 2006; Schnitzer & Carson 2010; Alvarez-Casino et al. 2015; César et al. 2016; Venegas-González et al. 2017).

Lianas também estabelecem uma forte correlação com fatores climáticos, tais como a precipitação e duração da estação seca. Gentry (1991; 1995) propôs que o mecanismo que controla a abundância de lianas é diferente das demais sinúsias da comunidade. Ou seja, em ambientes com sazonalidade marcante de precipitação há uma maior abundância de lianas. Pesquisas subsequentes suportaram esta hipótese de Gentry: em florestas sazonalmente secas a abundância de lianas é duas vezes maior que em florestas úmidas, mesmo que estas tenham alta densidade de lianas (van der Heijden & Phillips 2008a; Pérez-Salicrup et al. 2001). DeWalt et al. (2010) também destacam que a densidade e área basal de lianas aumentam com estações secas mais longas, em contraste, diminuem com o aumento da precipitação. Sistemas radiculares profundos e sistema vascular eficiente propiciam que lianas absorvam e transportem água e nutrientes com mais efetividade que as árvores (Schnitzer 2005), especialmente durante a estação seca (Schnitzer et al. 2005; Cai et al. 2009; van der Heijden et al. 2013). Associado a isto, a propensão a embolia, induzida pelo congelamento nos sistemas vasculares das lianas

(Ewers et al. 1990), poderia justificar a baixa densidade de lianas com aumento de altitude e latitude (van der Heijden & Phillips 2008b).

Por outro lado, não foram encontradas correlações entre a precipitação anual e o comprimento da estação seca com a densidade e área basal de lianas (van der Heijden & Phillips 2008b). Ainda, Laurance et al. (2014) demonstram não haver aumento da abundância de lianas ao longo de 24 anos em florestas Amazônicas. Contudo, estes autores não encontraram relação significativa com as variáveis climáticas (precipitação total, precipitação durante a estação seca, precipitação durante a estação úmida, coeficiente de variação mensal da precipitação e o número de meses secos).

Recentemente, pesquisas tem indicado aumento na abundância e biomassa de lianas em função tanto das mudanças climáticas globais que propiciam alterações singulares na temperatura e no regime de precipitação (IPCC 2013; Lee et al. 2011; Cusak et al. 2016). Estes estudos preveem aumento na intensidade e duração da estação seca (Joetzjer et al. 2013; Anderson-Teixeira et al. 2014) e dos distúrbios como a fragmentação que favorecem o estabelecimento de lianas (Laurance et al. 1997; Phillips et al. 2002; 2005; Schnitzer & Bongers 2011; Laurance et al. 2014).

Neste cenário, simulações preveem a redução da biomassa e estoque de carbono florestal (Phillips et al. 2002; Durán & Gianoli 2013; van der Heijden & Phillips 2015; Durán et al. 2015), ocasionando perda da produtividade, baixas taxas de crescimento e aumento da mortalidade arbórea (Putz 1991; Kainer et al. 2007; Tobin et al. 2012). Embora as lianas elevem sua produtividade foliar em cerca de 40% e formem uma camada foliar que diminuí a capacitação de luz pelas árvores, lianas representam menos de 5 % da biomassa total das florestas (Ewers et al. 1990; Hergaty & Caballé 1991; Avalos et al. 1999; Castro-Esau et al. 2004).

Apesar do evidente o aumento em abundância, biomassa e densidade das lianas nas florestas tropicais não existe um consenso em como os fatores climáticos (sazonalidade de precipitação, temperatura, evapotranspiração) e estruturais (abundância, densidade, biomassa arbórea) influenciam a biomassa de lianas e o estoque de carbono em florestas tropicais. Dentro deste contexto, o objetivo deste estudo foi avaliar como os fatores climáticos e estruturais estão relacionados com a biomassa de lianas e o estoque de carbono nas florestas neotropicais. Nossas hipóteses foram: (1) as variáveis climáticas, representadas pelo estresse ambiental tem efeito direto e indireto sobre a biomassa de lianas e acúmulo de carbono; (2) a biomassa de lianas está relacionada diretamente e positivamente com a abundância de lianas e correlaciona com a biomassa arbórea; (3) o

estoque de carbono recebe efeito direto e positivo da biomassa arbórea, enquanto tem efeito direto e negativo da biomassa de lianas.

## **2. Material e Métodos**

### **2.1. Amostragem florística e estrutural**

Para a caracterização da composição das áreas realizamos levantamento expedito utilizando o método de Gentry “Padrões Globais de Diversidade de Plantas” (Gentry 1982; Phillips & Müller 2002). Para esta metodologia, em cada área estabelecemos 10 transectos de 2 x 50 m (distantes 20 m um do outro) distribuídos em zig-zag, sendo a área total amostrada de 0.1 ha. Todos os indivíduos lenhosos (árvores e lianas) com DAP  $\geq$  2.5 cm foram plaqueados, identificados e coletados. Incluímos também todas as lianas com DAP  $\geq$  1.0 cm para adequarmos nossas análises ao sugerido pelos protocolos de Gerwing et al. (2006) e Schnitzer et al. (2008).

### **2.2. Áreas de estudo e banco de dados Alwyn H. Gentry**

Para compor o banco de dados do presente estudo, realizamos levantamentos em duas áreas de cerrado (Itirapina e Pé de Gigante) e uma área de floresta estacional semidecidual (Serra do Japi; Material suplementar 1), em que aplicamos o método de amostragem de Gentry.

Para testar as hipóteses propostas, somamos aos nossos dados de coleta, informação de áreas presentes no Gentry data set (<http://www.mobot.org/MOBOT/Research/gentry/transect.shtml>). Este banco de dados é constituído 266 áreas, onde 65 ocorrem na região neotropical. Dentre as áreas neotropicais, sorteamos 27 áreas para completar um total de 30 florestas analisadas no presente estudo. Como a sazonalidade de precipitação é um dos fatores relacionados com o desenvolvimento de lianas (Schnitzer et al. 2005; DeWalt et al. 2010), usamos como critério para sazonalidade a presença de meses consecutivos com precipitação  $\leq$  60 mm (Clinebell et al. 1995). Sendo assim, o banco de dados aqui estudado foi constituído por 15 áreas com sazonalidade de precipitação (pelo menos 2 meses de precipitação  $\leq$  60 mm) e 15 áreas permanentemente úmidas.

Por meio do voucher de cada indivíduo do banco de dados Gentry, atualizamos a nomenclatura e identificação de cada espécie. Para famílias usamos a APG IV (2016) e para as espécies validamos a nomenclatura por meio dos sites The Plant List (<http://www.theplantlist.org/1/>), The International Plant Names Index (<http://www.ipni.org/ipni/plantnamesearchpage.do>) e Flora do Brasil (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/listaBrasil/PrincipalUC/PrincipalUC.do>).

### 2.3. Biomassa e estoque de carbono

Para o cálculo da biomassa de lianas ( $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) usamos a equação alométrica desenvolvida por Schnitzer et al. (2006) para florestas tropicais e validada para o cerrado por Carvalho et al. (2013). Tal equação utiliza o diâmetro do caule por ser este o melhor preditor de biomassa. A equação está descrita abaixo:

$$(a) \quad \ln(\text{LAGB}) = -\exp [1.484 + 2.657 \cdot \ln(\text{DBH})]$$

Sendo: LAGB a biomassa viva de lianas acima do solo; DBH: diâmetro medido à altura do peito.

Para estimar a biomassa arbórea (Kg) usamos as fórmulas sugeridas por Chave et al. (2015). Quando havia o dado de altura (áreas amostradas neste estudo) usamos a equação:

$$(b) \quad \text{AGB} = 0.0673 * (\rho D^2 H)^{0.976}$$

Sendo AGB: biomassa acima do solo;  $\rho$ : densidade da madeira; D: diâmetro à altura do peito; H: altura.

No entanto, as áreas presentes no “The Alwyn H. Gentry Forest Transect Data Set” não disponibilizam altura. Portanto, nestes casos a equação sugerida por Chave et al. (2015) aplica uma variável E que indica o estresse ambiental, em que a relação altura e diâmetro arbóreo depende desta variável climática. Esta variável aumenta com a sazonalidade da temperatura (TS) e com o déficit hídrico (CWD), que indica o tempo em que a planta esteve exposta ao estresse hídrico e de temperatura (Chave et al. 2015). A dependência da sazonalidade de precipitação (PS) para variável E parece ser menos expressiva, sendo mais relevante em regimes de chuva de monções (Nemani et al. 2003).

Por meio da altitude e latitude de cada localidade é possível obter o valor desta variável E na página eletrônica: [http://chave.ups-tlse.fr/pantropical\\_allometry.htm](http://chave.ups-tlse.fr/pantropical_allometry.htm). Para densidade da madeira consultamos Chave et al. (2006) e Zanne et al. (2009), quando não havia a densidade da espécie nestas listas usamos a densidade da madeira para gênero ou família (Chave et al. 2009).

$$(c) \quad E = (0.178 \times TS - 0.938 \times CWD - 6.61 \times PS) 10^{-3}$$

Sendo: E: estresse ambiental; TS: sazonalidade da temperatura; CWD: déficit hídrico climatológico máximo; PS: sazonalidade da precipitação.

$$(d) \quad AGB = \exp[-1.803 - 0.976E + 0.976 \cdot \ln(\rho) + 2.673 \cdot \ln(D) - 0.0299[\ln(D)]^2]$$

Sendo: E: stress ambiental;  $\rho$ : densidade da madeira; D: diâmetro à altura do peito.

O cálculo do estoque de carbono acima do solo ( $Mg.C.ha^{-1}$ ) usamos a equação de Huges et al. (1999), e este valor é dado para cada transecto. Portanto, no dado AGB (biomassa acima do solo) somamos da biomassa arbórea e a biomassa de lianas para cada área estudada.

$$(e) \quad AGC = AGB_{total} \times 0.47$$

Sendo: AGC: estoque de carbono acima do solo.

## 2.4. Variáveis ambientais

Os dados climáticos foram extraídos da plataforma WorldClim- Global Climate Data (<http://www.worldclim.org/>) numa resolução espacial de 2.5 minutos por meio do programa Diva-GIS 7.5 (<http://www.diva-gis.org>). Sendo que, obtivemos temperatura mínima, máxima e média, precipitação e as variáveis bioclimáticas. Estas são derivadas de valores de temperatura e precipitação mensal, gerando variáveis de magnitude mais biológicas (Fick & Hijmans 2017).

## 2.5. Justificativa e hipóteses do modelo hipotético

No modelo hipotético originalmente proposto incluímos a densidade da madeira com um efeito sobre a biomassa arbórea (Material Suplementar 2, Fig. S2.1). A densidade

da madeira é considerada um importante preditor da biomassa arbórea, principalmente quando há uma ampla gama de tipos vegetacionais (Baker et al. 2004; Chave et al. 2005; 2015). Contudo, esta correlação entre biomassa arbórea e densidade da madeira não foi observada em nossos dados (Material Suplementar 3, Fig. S3.1); resultado semelhante foi descrito para uma floresta tropical em Borneo (Slik et al. 2010). Isso porque a densidade da madeira pode estar relacionada com fatores ambientais e ter uma variação regional, principalmente relacionada com o déficit hídrico (Baker et al. 2004). Por este motivo, a variável densidade da madeira foi removida do modelo hipotético aqui analisado (Fig 2a).

Neste trabalho, propusemos que o estresse ambiental teria efeito oposto sobre a abundância de lianas (efeito positivo) e arbórea (efeito negativo). Esta proposição foi baseada na hipótese de que os fatores ambientais que mantêm a dinâmica da comunidade de lianas atuam de forma oposta ou não são os mesmos que governam a comunidade arbórea (Gentry 1991; DeWalt et al. 2010; Schnitzer & Bongers 2011).

Tendo em vista que a interação entre árvores e lianas é marcada pela competição por recursos (Putz 1984; Clark & Clark 1990; Schnitzer 2005; van der Heijden et al. 2013), assumimos no modelo que a abundância de lianas afeta negativamente a biomassa arbórea. Em contrapartida, sugerimos que há uma correlação entre as biomassas arbórea e de lianas devido a dependência das lianas para com as árvores como sua estrutura de suporte, sendo que queda ou morte deste componente pode ser um prejuízo para manter as lianas no dossel (Castellanos 1992; Zhu & Cao 2010).

Para avaliar, o estoque de carbono hipotetizamos que as lianas reduzem diretamente esta variável, porque lianas investem pouco em estrutura de suporte (Putz 1983; Cai et al. 2007). Além disso, as lianas têm um ciclo rápido de brotamento e senescência foliar, com isso há um curto período de residência de carbono (Phillips et al. 2005; van der Heijden et al. 2013). Por outro lado, árvores destinam parte considerável de seus recursos para garantir sua auto-sustentação e, portanto, contribuem consideravelmente para o estoque de carbono florestal (Chave et al. 2005; Kirby & Potvin 2007). Por fim, em florestas tropicais o estoque de carbono pode ser limitado em condições de elevadas temperaturas, devido ao pico da produtividade primária ser atingido a 25 °C e declinar a partir de temperaturas mais altas, em virtude do custo de manutenção ecofisiológico (Larjavaara & Muller-Landau 2012). Propusemos também em nosso modelo que o estresse ambiental tem um efeito direto no estoque de carbono florestal porque, segundo Durán et al. (2015), em florestas secas a demanda evaporativa, precipitação e temperatura também podem limitar o estoque de carbono.

## 2.6. Análise dos dados

Para testar a relação das variáveis preditoras e resposta, formulamos um modelo hipotético (Fig. 2a), no qual testamos pela técnica estatística piecewiseSEM. SEM (structural equation modeling), uma poderosa ferramenta estatística que analisa a estrutura do modelo proposto conectando as variáveis que estão correlacionadas e identificando efeitos diretos e indiretos de uma variável preditora (Shibley 2004). SEM pode ser avaliado por meio do teste de qui-quadrado, comparando as matrizes de covariância estimada com a observada (Grace 2006). Com isso, as variáveis devem ser independentes, ter distribuição normal e é necessário um número mínimo de observações para a realização do SEM (Grace 2006). Por outro lado, o piecewiseSEM analisa em separado cada parte do diagrama em modelos lineares, podendo ser generalizados (Shibley 2009; Lefcheck 2016). Assim, os modelos individuais podem ser aplicados a um conjunto menor de dados, incorporar dados de distribuição aleatória e sem normalidade (Shibley 2000; Lefcheck & Duffy 2015). O piecewiseSEM não produz uma matriz de covariância global válida, por isso precisa de ajuste de demais testes, em geral o teste de Shibley de separação direta, no qual, gera uma estatística Fisher C (Lefcheck & Duffy 2015; Lefcheck 2016).

A comparação dos modelos é realizada pela observação dos valores de  $p$ , onde maiores valores inferem que o modelo hipotético não pode ser rejeitado devido à grande probabilidade de erro tipo I (modelo ser rejeitado mas na realidade ele está correto) e o valor de C de Fisher. As análises foram realizadas por meio do software estatístico R versão 3.5.1 R Core Team (2018), usando o pacote piecewiseSEM (Lefcheck & Freckleton 2016).

## 3. Resultados

O banco de dados original contava com 30 áreas neotropicais com diferentes graus de sazonalidade (Tab. 1). Porém, as análises exploratórias indicaram três áreas como outliers (Material suplementar 3; Fig. S3.2), sendo elas Linhares (Brasil-sazonal), Perseverança (Bolívia-sazonal) e Mishiana (Peru-não sazonal) que foram filtradas das análises de piecewiseSEM, resultando em um banco de dados com 27 áreas (13 sazonais e 14 permanentemente úmidas).

O ajuste dos dados do modelo para biomassa de lianas (Fisher.c = 11.84;  $p = 0.619$ ; AIC = 45.84), indica que este é um modelo aceito e é bem representado para explicar os fatores relacionados com a biomassa de lianas e estoque de carbono florestal. As variáveis estruturais florestais biomassa arbórea (estimativa: 0.435) e abundância de lianas (estimativa: 0.567) foram preditores significativos para biomassa de lianas (Fig. 2b). Para o estoque de carbono, a biomassa arbórea foi a variável estrutural com maior relevância (estimativa: 0.985), enquanto que a biomassa de lianas teve um efeito discreto (estimativa: 0.034).

O estresse ambiental não teve efeito significativo em nenhum dos parâmetros relacionados à árvores e lianas, tão pouco sobre o estoque de carbono. Esta variável ambiental tem um efeito indireto sobre a biomassa de lianas e estoque de carbono florestal, por meio das variáveis estruturais florestais. Quando o estresse ambiental é retirado do modelo (Fisher.c = 5.601;  $p = 0.469$ ; AIC = 27.6; Fig. 3), este mantém as relações estruturais de árvores e lianas, e destas com o estoque de carbono.

#### **4. Discussão**

Nossos resultados mostraram que a biomassa arbórea e abundância de lianas foram os únicos preditores efetivos da biomassa de lianas com influência positiva, direta e significativa. A biomassa arbórea foi o preditor direto, positivo e significativo do estoque de carbono. Ao contrário do que hipotetizamos, para o conjunto de dados analisados e usando o modelo proposto, não foi possível verificar efeito significativo dos fatores ambientais, sintetizados na variável estresse ambiental, sobre a biomassa de lianas, estoque de carbono florestal, e sobre os parâmetros estruturais arbóreos e de lianas.

Nossos resultados mostram que a abundância de lianas é um pressuposto para biomassa de lianas, corroborando com dados de demais florestas tropicais (Gerwing et al. 2000; Laurance et al. 2001; Alves et al. 2011), onde o efeito direto e positivo geralmente está relacionado com áreas dominadas por lianas (Dalling et al. 2012, Ledo & Schnitzer 2014). Por meio da propagação vegetativa, as lianas colonizam rapidamente ambientes amplamente iluminados com indivíduos de pequenos diâmetros que são capazes de alcançar o dossel e serem ecologicamente importantes para a dinâmica florestal (Schnitzer et al. 2008; Schnitzer et al. 2012; Piovesan et al. 2018).

O modelo aqui proposto, também destaca a inerente dependência de lianas com as árvores, por meio da correlação positiva significativa e direta da biomassa destes grupos,

sendo que, a disponibilidade de estrutura de suporte está intrinsecamente relacionada com o crescimento e estabelecimento de lianas (Isnard & Silk 2009; Yang et al. 2018). A dependência das lianas em relação às árvores está relacionada com a forte correlação de lianas com o diâmetro arbóreo, principalmente com árvores de diâmetro  $\geq 10$  cm (Phillips et al. 2005; Carrasco-Urra & Gianoli 2009; Leicht-Young et al. 2010; Poulsen et al. 2016) e idade da estrutura de suporte (Campanello et al. 2007). Árvores mais velhas com diâmetro maior podem ser mais altas, com copas mais iluminadas e um longo período de exposição às lianas (DeWalt et al. 2000; Sfair et al. 2013; Yang et al. 2018), com isso, carregam mais lianas em sua estrutura (Clark & Clark 1990; Pérez-Salicrup & Sork 2001; Neishein & Okland 2007; Leicht-Young et al. 2010). Lianas precisam de árvores grandes e com biomassa suficiente para sustentar grande proporção de sua biomassa foliar (Phillips et al. 2005; Campanello et al. 2007).

A correlação positiva entre biomassa arbórea e de lianas representada no modelo aqui estudado, não corrobora os dados da literatura (Caballé & Martin 2001; Alves et al. 2011; Laurance et al. 2014). Devido à intensa competição estabelecida com as árvores, lianas tem forte correlação negativa com a biomassa arbórea (Chave et al. 2001; Laurance et al. 2001), podendo reduzir a biomassa arbórea em até 22 % (Lai et al. 2017). Isso porque a colonização por lianas aumenta a mortalidade e danos em árvores de grande porte (Putz 1984a; Laurance et al. 2001; van der Heijden et al. 2008a). Contudo, a ação de lianas sobre árvores não é homogênea (Putz 1984a), e alguns grupos arbóreos apresentam características morfológicas e ecológicas (casca lisa ou esfoliante, folhas grandes, crescimento rápido em altura, flexibilidade do caule) para evitar ou excluir totalmente a colonização por lianas (Putz & Chai 1987; Sfair et al. 2016). Sendo assim, lianas favorecem a proliferação de árvores com crescimento rápido, menor densidade de madeira (cerca de 18 % menor) e menor contribuição em biomassa, reduzindo o carbono armazenado pelas florestas (van der Heijden et al. 2008a; Leicht-Young et al. 2010; van der Heijden et al. 2013). Portanto, o aumento da biomassa de lianas favorece a permanência da floresta em um estágio inicial ou intermediário de sucessão e pode influenciar e alterar o estoque de carbono florestal (Nascimento & Laurance 2004; Schnitzer et al. 2012; van der Heijden et al. 2015a; 2015b; César et al. 2016).

No modelo testado por este estudo, lianas tiveram um efeito direto ínfimo no estoque de carbono florestal. Lianas contribuem para o ciclo de carbono, principalmente com a produtividade de serrapilheira (Mata et al. 2012; Toscan et al. 2014). No entanto, lianas investem pouco em estrutura lenhosa (Putz 1983; Gentry 1991; Hergaty & Cabellé

1991) e auxiliam em 3 a 8 % para biomassa florestal (Laurance et al. 1997; van der Heijden et al. 2013; Durán & Gianoli 2013). Apesar de ser claro que lianas estão aumentando nas florestas tropicais, isto não compensa a perda em biomassa dos componentes arbóreos (Nascimento & Laurance 2004; van der Heijden & Phillips 2009; Durán & Gianoli 2013; Lai et al. 2017).

O estresse ambiental não teve efeito significativo sobre a abundância arbórea e de lianas, contrapondo a hipótese de que a sazonalidade de precipitação favorece diretamente as lianas (Gentry 1991; Schnitzer & Bongers 2002; Schnitzer 2005; Schnitzer & Bongers 2011), enquanto reduz a densidade e abundância dos demais componentes florestais (Gentry 1995; Clinebell et al. 1995). Estudos realizados em florestas tropicais do sudeste africano (Balfour & Bond 1993; Poulsen et al. 2016), em florestas neotropicais (van der Heijden et al. 2008b), florestas temperadas no Chile (Carrasco-Urra & Gianoli 2009) e floresta amazônica brasileira (Laurance et al. 2014) também demonstram a irrelevância dos fatores climáticos para a abundância, riqueza, densidade, área basal e biomassa de lianas (Clark & Clark 1990; Phillips et al. 2002).

O modelo proposto neste estudo demonstrou que o clima tem um efeito inexpressivo e indireto, e a biomassa arbórea é o principal preditor do estoque de carbono florestal. O estresse ambiental, usado no presente estudo como a variável ambiental, é a síntese da demanda de evapotranspiração, temperatura e precipitação. Durán et al. (2015) apontam que estas variáveis climáticas que constituíram o estresse ambiental podem ter efeito direto e negativo no estoque de carbono, principalmente em florestas secas. Contudo, no presente estudo, confirmamos que o clima não tem correlação direta com o estoque de carbono, assim como outros estudos realizados em florestas tropicais (Keith et al. 2009; Stegen et al. 2011). O principal fator para determinar o estoque de carbono florestal é a relação que o componente arbóreo estabelece com as lianas (Durán & Gianoli 2013; Durán et al. 2015). Isso porque as lianas têm correlação positiva com árvores de grande porte que contribuem com 90 % do estoque de carbono florestal. Contudo, os efeitos deletérios das lianas na sua estrutura de suporte, podem reduzir em até 50 % o estoque de carbono destas árvores (Durán & Gianoli 2013). Quando lianas são removidas das árvores de grande porte a biomassa arbórea tem um acréscimo de 76 % (van der Heijden et al. 2015b), contribuindo diretamente para aumento do estoque de carbono florestal (van der Heijden et al. 2009; Schnitzer et al. 2014). Portanto, a relação antagonista entre árvores e lianas altera a dinâmica das florestas neotropicais (Schnitzer & Bongers 2011; Stewart & Schnitzer 2017).

## 5. Considerações finais

Os resultados deste trabalho ratificam que os fatores climáticos, apesar de comumente serem relacionados aos parâmetros de crescimento e biomassa das lianas, têm na verdade um efeito indireto e menor sobre este grupo. Por outro lado, o componente arbóreo tem uma relação direta e significativa tanto sobre a comunidade de lianas, como no estoque de carbono. As lianas contribuem pouco para o estoque de carbono florestal devido à prevalência do desenvolvimento foliar e de novos ramos vegetativos, além do crescimento lento em diâmetro (Putz 1990; Castro-Esau et al. 2004; Schnitzer et al. 2014). Contudo, seu efeito acarretando mortalidade das árvores suporte causa mudanças na composição e na estrutura de florestas neotropicais, além de alterar a concentração de gases relacionados com o efeito estufa (Schnitzer et al. 2012).

Com isto, destacamos a importância de incluir as lianas nos modelos de previsões de mudanças vegetacionais e do estoque de carbono (Schnitzer et al. 2016). Sugerimos a inclusão nestes modelos os fatores edáficos que muitas vezes são negligenciados (Durán et al. 2015), pois a abundância de lianas está associada com solos mais férteis (DeWalt et al. 2006), principalmente com a disponibilidade de fósforo (Laurance et al. 2001; Malizia et al. 2010). Ademais, lianas tem contribuição relevante para a composição da serrapilheira e a ciclagem rápida de nutrientes (Tang et al. 2012). Portanto, a avaliação conjunta dos fatores climáticos, edáficos e estruturais proporcionarão uma avaliação mais completa da dinâmica das relações diretas e indiretas destes três fatores sobre a biomassa de lianas e estoque de carbono.

## Agradecimentos

Agradecemos ao suporte financeiro da FAPESP, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (projetos #2013/50155-0 FAPESP-Microsoft Research, #2010/51307-0 FAPESP-VALE-FAPEMIG e #2009/54208-6 EMU). BCV e RB receberam bolsa de doutorado e mestrado, respectivamente, concedida pela CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior). LPCM recebe bolsa de produtividade do CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico). Agradecemos aos responsáveis pelas áreas de conservação aqui estudadas (Parque Estadual do Vassununga, Fundação Serra do Japi, Fazenda Botelho) por terem concedido infraestrutura e suporte logístico à pesquisa. Também agradecemos ao

Missouri Botanical Garden por disponibilizar o banco de dados de A. H. Gentry. Á A. H. Gentry pela enorme contribuição à Ciência, em especial aos estudos com lianas. Além de agradecer à ajuda de campo e laboratório Patrícia Tieme de Paula Leite e Rafael Camargo Consomagno.

## 6. Referências

- Alberton, B., Almeida, J., Helm, R., Torres, R.S., Menzel, A., Morellato, L.P.C. 2014. Using phenological cameras to track the green up in a cerrado savanna and its on-the-ground validation. *Ecological Information* 19: 62-70.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M. & Sparovek, G. 2014. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22 (6): 711-728.
- Anderson-Teixeira, K.J., Davies, S.J., Bennett, A.C., Gonzalez-Akre, E.B., Muller-Landau, H.C., Wright, S.J., Salim, K.A., Zambrano, A.M.A., Alonso, A., Balter, J.L., Basset, Y., Bourg, N.A., Brodbent, E.N., Brockelman, W.Y., Bunyavejchewin, S., Burslem, D.F.R.P., Cao, M., Cardenas, D., Chuyong, G., Clay, K., Cordell, S., Dattaraja, H.S., Deng, X., Detto, M., Du, X., Duque, A., Erikson, D.L., Ewango, C.E.N., Fisher, G.A., Fletcher, C., Foster, R.B., Giardina, C.P., Gilbert, G.S., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Hao, Z., Hargrove, W.W., Hart, T.B., Hau, B.C.H., He, F., Hoffman, F.M., Howe, R.W., Hubbell, S.P., Inan-Narahari, F.M., Jansen, P.A., Jiang, M., Johnson, D.J., Kanzaki, M., Kassim, A.R., Kenfack, D., Kibet, S., K., M.F., Korte, L., Kral, K., Kurmar, S., Larson, A.J., Li, Y., Li, X., Liu, S., Lum, S.K.Y., Lutz, J.A., Ma, K., Maddalena, D.M., Makana, J.R., Malhi, Y., Marthews, T., Serudin, R.M., McMahon, S.M., McShea, W.J., Memiaghe, H., Mi, X., Mizuno, T., Morecroft, M., Myers, J.A., Novotny, V., Oliveira, A.O., Ong, P.S., Owing, D.A., Ostertag, R., Ouden, J.D., Parker, G.G., Phillips, R.P., Sack, L., Sainge, M.N., Sang, W., Sri-Ngernyuan, K.K., Sukumar, R., Sum, Sungpalee, W., Suresh, H.H.S., Tan, S., Thomas, S.C., Thomas, D.W., Thompson, J., Turner, B.L., Uriarte, M., Valencia, R., Vallejo, M.I., Vicentini, A., Vrska, T., Wang, X., Wang, X., Weblein, G., Wolf, A., Xu, H., Yap, S. & Zimmerman, J. 2014. CTFIS-ForestGEOP: a worldwide network monitoring forest in an era of global change. *Global Change Biology* 21 (2): 528-549.
- APG. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181 (1): 1-20.
- Arroyo-Rodríguez, V., Asensio, N., Dunn, J.C., Cristóbal-Azkara, J. & Gonzalez-Zamora, A. 2015. Use of lianas by primates: more than a food source. In: Schnitzer, S.A., Bongers, F., Burnham, R.J. & Putz, F.E (eds). *Ecology of lianas*, Wiley Blackwell, Oxford. P.p.: 407-426.
- Avalos, G., Mulkey, S.S. & Kitajima, K. 1999. Leaf optical properties of trees and lianas in the outer canopy of a tropical dry forest. *Biotropica* 31 (3): 517-520.
- Avalos, G., Mulkey, S.S. & Avalos, G. 2014. Photosynthetic and morphological

- acclimation of seedlings of tropical lianas to changes in the light environment. *American Journal of Botany* 101 (12): 2088-2096.
- Baker, T.R., Phillips, O.L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore A., Erwin, T., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Lloyd, J., Monteagudos, A., Neil, D.A., Patiño. S., Pitman, N.C.A., Silva, J.N.M. & Martínez, R.V. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest plots. *Global Change Biology* 10: 545–562.
- Batalha, M.A., Mantovani, W. & Mesquita Júnior, H.N. 2001. Vegetation structure in cerrado physiognomies in south-eastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 61 (3): 475-483.
- Balfour, D.A. & Bond. W.J. 1993. Factors limiting climber distribution and abundance in a southern African forest. *Journal Ecology* 81 (1): 93-100.
- Caballé, G. & Martin, A. 2011. Thirteen years of change in trees and lianas in a Gabonese rainforest. *Plant Ecology* 152: 167-173.
- Cai, Z.; Poorter, L.; CAO, K. & Bongers, D.F. 2007. Seedling growth strategies in *Bauhinia* species: Comparing lianas and trees. *Annals of Botany* 100: 831–838.
- Cai, Z., Schnitzer, S.A. & Bongers, F. 2009. Seasonal differences in leaf-level physiology give lianas a competitive advantages over trees in a tropical seasonal forest. *Physiological Ecology* 161 (1): 25-33.
- Campanello, P.I., Garibaldi, J.F., Gatti, M.G. & Goldstein, G. 2007. Lianas in a subtropical Atlantic Forest: Host preference and tree growth. *Forest Ecology and Management* 242: 250–259.
- Campbell, M.S., Edwards, W., Magrath, A., Alamgir, M., Porolak, G., Mohandass, D. & Laurance, W.F. 2018. Edge disturbance drives liana abundance increase and alteration of liana–host tree interactions in tropical forest fragments. *Ecology and Evolution* 8 (8): 4237-4251.
- Carrasco-Urra, F. & Gianoli, E. 2009. Abundance of climbing plants in a southern temperate rain forest: host tree characteristics or light availability? *Journal of Vegetation Science* 20 (6): 1155-1162.
- Cardoso-Leite, E., Pagani, M.I., Monteiro, R.R. & Hamburger, D.S. 2005. Ecologia da paisagem: mapeamento da vegetação da Reserva Biológica da Serra do Japi, Jundiá, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 19 (2): 233-243.
- Carvalho, P.G., Melis J.V., Ascensão, B.M., Cestari, F.M., Alves, L.F. & Grombone Guaratini, M.T. 2011. Abundância e biomassa de lianas em um fragmento de floresta atlântica. *Hoehnea* 38 (2): 307-314.
- Carvalho, P.G., Melis J.V., Morellato, L.P. & Grombone Guaratini, M.T. 2013. Critérios para a amostragem de lianas: comparação e estimativa da abundância e biomassa de lianas no cerrado. *Revista Árvore* 37 (6): 1037-1043.

- Castro-Esau, K. L., Sánchez-Azofeifa, G. A., & Caelli, T. 2004. Discrimination of lianas and trees with leaf-level hyperspectral data. *Remote Sensing of Environment* 90: 353–372.
- César, R.G., Holl, K.D., Girão, V.J., Mello, F.N.A., Vidal, E., Alves, M.C. & Brancalion, P.H.S. 2016. Evaluating climber cutting as a strategy to restore degraded tropical forest. *Biological Conservation* 201: 309-313.
- Chave, J., Riera, B. & Dubois, M. 2001. Estimation of biomass in a Neotropical forest of French Guiana: spatial and temporal variability. *Journal of Tropical Ecology* 17 (1): 79–96.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S, Cairns, M.A., Chambers J.Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.P., Nelson, B.W., Ogawa, H., Puig, H. & Yamakura, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87-99.
- Chave, J., Muller-Landau, H., Baker, T.R., Easdale, T.A., Sterge, H. & Webb, C.O. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 Neotropical tree species. *Ecological Applications* 16 (6): 2356-2367.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide economics spectrum. *Ecology Letters* 12 (4): 351-366.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Pélissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriga, J.G. & Vieilledent, G. 2015. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology* 20 (10): 3177-3190.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. 1990. Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 6 (3): 321-331.
- Clinebell, R.R., Phillips, O.L., Gentry, A.H., Stark, N. & Zuuring, H. 1995. Prediction of neotropical tree and lianas species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* 4 (1): 56-90.
- Cusack, D.F., Karpman, J., Ashdown, D., Cao, Q., Ciochina, M., Halterman, S., Lydon, S. & Neupane, A. 2016. Global change effects on humid tropical forests: Evidence for biogeochemical and biodiversity shifts ecosystem-scale. *Reviews of Geophysics* 54 (3): 523-610.
- Dalling, J.W., Schnitzer, S.A., Baldeck, C., Harms, K.E., John, R., Mangan, S.A., Lobo, E., Yavitt, J.B. & Hubbell, S.P. 2012. Resource-based habitat associations in a neotropical liana community. *Journal of Ecology* 100: 1174–1182.

- DeWalt, S.J., Schnitzer, S.A. & Denslow, J.S. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal Tropical of Ecology* 16 (1): 1-19.
- DeWalt, S.J., Ickes, K., Nilus, R., Harms, K.E. & Burslem, D.F.R.P. 2006. Liana habitat associations and community structure in a Bornean lowland tropical forest. *Plant Ecology* 186 (2): 203–216.
- DeWalt, S.J., Schnitzer, S.A., Chave, J., Bonger, F., Burnham, R.J., Cai, Z., Chuyong, G., Clark, D.B., Ewaango, C.E.N., Gerwing, J.J., Gortaire, E., Hart, T., Ibarra-Manríques, G., Ickes, K., Kenfack, D., Macía, M.J., Makana, J., Martínez-Ramos, M., Mascaro, J., Moses, S., Muller-Landau, H.C., Parren, M.P.E., Parthasarathy, N., Pérez-Salicipup, D.R., Putz, F.E., Romero-Saltos, H. & Thomas, D. 2010. Annual rainfall and seasonality predict pan-tropical patterns of liana density and basal area. *Biotropica* 42 (3): 309-317.
- Dunn, J.C., Asensio, N., Arroyo-Rodríguez, V., Schnitzer, S. & Cristóbal-Azkarate, J. 2012. The ranging costs of a fallback food: Liana consumption supplements diet but increase foraging effort in howler monkeys. *Biotropica* 44 (5): 705-714.
- Durán, S.M. & Gianoli, E. 2013. Carbon stocks in tropical forests decrease with liana density. *Biology Letters* 19 (4): 1-4.
- Durán, S.M., Sánchez-Azofeifa, G.A., Rios, R.S. & Gianoli, E. 2015. The relative importance of climate, stand variables and liana abundance for carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 24 (8): 939–949.
- Emmons, L.H. & Gentry, A.H. 1983. Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensile-tailed vertebrates. *The American Naturalist* 12 (4): 513-524.
- Engel, V.L., Fonseca, R.C.B. & Oliveira, R.E. 1998. Ecologia de lianas e o manejo de fragmentos florestais. *Série Técnica Ipef* 12: 43-64.
- Ewers, F.W., Fisher, J.B. & Chiu, S.T. 1990. A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia* 84 (4): 544-552.
- Fick, S.E. & Hijmans, R.J. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37 (12): 4302-4315.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.
- Gentry, A.H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz, F.E. and Mooney, H.A. (eds.). *The biology of vines*. Cambridge, Cambridge University Press. Pp. 3-49.
- Gentry, A.H. 1995. Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests. In: Bullock, S.H., Mooney, H.A. & Medina, E (eds). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 146–194.

- Gerwing, J.J., Schnitzer, S.A., Burnham, R.J., Bongers, F., Chave, J., Dewalt, S.J., Ewango, C.E.N., Foster, R., Kenfack, D., Martinez-Ramos, M., Parren, M., Parthasarathy, N., Perez-Salicrup, D.R., Putz, F.E. & Thomas, D.W. 2006. A standard protocol for lianas censuses. *Biotropica* 38 (2): 256-261.
- Grace, J.B. 2006. *Structural Equation Modeling and Natural Systems*. Cambridge University Press, New York, NY.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Wheeler, J.K. & Castro, L. 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* 26 (6): 689–701.
- Hergaty, E.E., Caballé, G. 1991. Distribution and abundance of vines in forest communities. In: Putz, F.E. & Mooney, H.A (eds). *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 313-355.
- Hughes, R.F., Kauffman, J.B. & Jaramillo, V.J. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology* 80 (6): 1892–1907.
- Iida, Y., Kohyama, T.S., Kubo, T., Kassim, A.R., Poorter, L., Sterck, F. & Potts, M.D. 2011. Tree architecture and life history strategies across 200 co-occurring tropical tree species. *Functional Ecology* 25 (6): 1260–1268.
- Ingwell, L.L., Wright, S.J., Becklund, Hubbell, S.P. & Schnitzer, S.A. 2010. The impact of lianas on 10 years of tree growth and mortality on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Ecology* 98 (4): 879-887.
- IPCC, 2013. *Climate Change, 2013: The Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the IPCC*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Isnard, S. & Silk, W.K. 2009. Moving with climbing plants from Charles Darwin's time into the 21st century. *American Journal of Botany* 96 (7): 1205 – 1221.
- Joetzer, E., Douville, H., Ciais, P., Decharme, B. & Tyteca, S. 2013. Hydrologic benchmarking of meteorological drought indices at interannual to climate change timescales: a case study over the Amazon and Mississippi river basins. *Hydrologic and Earth System Sciences* 17 (12): 4885-4895.
- Kainer, K.A., Wadt, L.H.O. & Staudhammer, C.L. 2007. Explaining variation in Brazil nut fruit production. *Forest Ecology and Management* 250: 244-255.
- Keith, H., Mackey, B.G. & Lindenmayer, D.B. 2009. Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon-dense forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106 (28): 11635–11640.
- Kirby, K.R. & Potvin, C. 2007. Variation in carbon storage among tree species: Implications for the management of a small-scale carbon sink project. *Forest Ecology and Management* 246: 208-221.

- Köppen, W.P. 1948. *Climatologia*. Fundo de Cultura Econômica. Cidade do México, Buenos Aires. 479p.
- Lai, H.R., Hall, J.S., Turner, B. & van Brugel, M. 2017. Liana effects on biomass dynamics strengthen during secondary forest succession. *Ecology* 98 (4): 1062-1070.
- Larjavaara, M. & Muller-Landau, H.C. 2012. Temperature explains global variation in biomass among humid old-growth forests. *Global Ecology and Biogeography* 21: 998-1006.
- Laurance, W.F., Laurance, S.G., Ferreira, L.V., Merona, J.M.R., Gascon, C. & Lovejoy, T.E. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278 (5340): 1117-1118.
- Laurance, W.F., Pérez-Salicrup, D., Dalemônica, P., Fearnside, P.M., D'angelo, S., Jerzolinski, A., Pohl, L. & Lovejoy, T.E., 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82 (1): 105-116.
- Laurance, W.F., Andrade, A.S., Magrath, A., Camargo, J.L., Valsko, J.J., Campbell, M., Fearnside, P.M., Edwards, W., Lovejoy, T.E. & Laurance, S. 2014. Long-term changes in liana abundance and forest dynamic in undisturbed Amazonian forests. *Ecology* 95 (6): 1604-1611.
- Lee, J.E., Lintner, B.R., Boyce, K. & Lawrence, P.J. 2011. Land use change exacerbates tropical South American drought by sea surface temperature variability. *Geophysical Research Letters* 38 (19): 1-6.
- Ledo, A. & Schnitzer, S.A. 2014. Disturbance and clonal reproduction determine liana distribution and maintain liana diversity in a tropical forest. *Ecology* 95 (8): 2169-2178.
- Lefcheck, J.S. & Duffy, J.E. 2015. Multitrophic functional diversity predicts ecosystem functioning in experimental assemblages of estuarine consumers. *Ecology* 96 (11): 2973-2983.
- Lefcheck, J.S. 2016. Piecewise SEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution* 7 (5): 573-579.
- Lefcheck, J. S. & R. Freckleton. 2016. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution* 7:573-579.
- Leicht-Young, S., Pavlovic, N.B., Frohnapple, K.J. & Grundel, R. 2010. Liana habitat and host preferences in northern temperate forests. *Forest Ecology and Management* 260: 1467-1477.

- Malizia, A., Grau, H.R. & Lichstein, J.W. 2010. Soil phosphorus and disturbance influence liana communities in a subtropical montane forest. *Journal of Vegetation Science* 21: 551–560.
- Mata, D.I., Moreno-Casasola, P. & Madero-Veja, C. 2012. Litterfall of tropical forested wetlands of Veracruz in the coastal floodplains of the Gulf of Mexico. *Aquatic Botany* 98 (1): 1– 11.
- Morellato, L.P.C., Rodrigues, R.R., Leitão-Filho, H.F., Joly, C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e Floresta Mesófila Semidecídua na Serra do Japi, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 12 (2): 85–98.
- Nascimento, H.E.M. & Laurance, W.F. 2004. Biomass dynamics in Amazonian forest fragments. *Ecological Applications* 14 (4): 127–138.
- Nemani, R.R., Keeling, C.D., Hashimoto, H., Joly, W.M., Piper, S.C., Tucker, C.J., Myneni, R.B. & Running S.W. 2003. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science* 300 (5625): 1560–1563.
- Pansarin, E.R. & Pansarin, L.M. 2008. A família Orchidaceae na Serra do Japi, São Paulo, Brasil. *Rodriguésia* 59 (1): 99–111.
- Pérez-Salicrup, D.R., Sork, V.L. & Putz, F.E. 2001. Lianas and Trees in a Liana Forest of Amazonian Bolivia. *Biotropica* 33 (1): 34–47.
- Phillips, O & Müller, J. 2002. *Global Patterns of Plant Diversity: Alwyn H. Gentry's Forest Transect Data Set*. Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis. 319p.
- Phillips, O.L., Vásquez, M.R., Arroyo, L., Baker, T., Killeen, T., Lewis, S.L., Yandvinder, M., Mendonza, A.M., Neil, D., Vargas, P.C., Alexiades, M., Cerón, C., Di Fiore, A., Erwin, T., Jardim, A., Palacios, W., Saldias, M. & Vinceti, B. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* 418: 770–774.
- Phillips, O.L., Vásquez Martínez, R., Monteagudo Mendoza, A., Baker, T.R. & Núñez Vargas, P. 2005. Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology* 86 (5): 1250–1258.
- Pinto, H.S. 1992. Clima da Serra do Japi. *In*: Morellato, L.P.C. (ed.). *História natural da Serra do Japi*. Editora da UNICAMP, FAPESP, Campinas. Pp. 30–38.
- Piovesan, P.R.R., Camargo, J.L.C., Brunham, R.J. & Ferraz, I.D.K. 2017. Abundance of liana species in an Amazonian forest of Brazil reflects neither adventitious root nor foliar sprout production. *Journal of Tropical Ecology* 34 (4): 257–267.
- Plano de Manejo. 2008. *Municipal Biological Reserve Serra do Japi*. Secretaria Municipal de Planejamento e Meio Ambiente, Jundiá. 481p.

- Pouslen, J.R., Koerner, S.E., Miao, S.E., Medjibe, V.P., Banak, L.N. & White, L.J.T. 2016. Forest structure determines the abundance and distribution of large lianas in Gabon. *Global Ecology and Biogeography* 26 (4): 472-485.
- Putz, F.E. 1983. Liana biomass and leaf area of a "Tierra Firme" forest in the Rio Negro Basin, Venezuela. *Biotropica* 15 (3): 185-189.
- Putz, F.E. 1984a. How trees avoid and shed lianas. *Biotropica* 16 (1):19-23.
- Putz, F.E. 1984b. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecology* 65 (6): 1713-1724.
- Putz, F.E. & Chai, P. 1987. Ecological studies of lianas in Lambir National Park, Sarawak. *Journal of Ecology* 75 (2): 523-531.
- Putz, F.E. 1990. Liana stem diameter growth and mortality rates on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 22(1): 103-105.
- Putz, F.E. 1991. Silvicultural effects of lianas. In: Vines. In: Putz, F.E. and Mooney, H.A. (eds.). *The Biology of Vines*, Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 493-501.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Castro, K., Wrigh, S.J., Gamon, J., Kalácska, M., Rivard, B., Schnitzer, S.A. & Feng, J.L. 2009. Differences in leaf traits, leaf internal structure, and spectral reflectance between two communities of lianas and trees: Implications for remote sensing in tropical environments. *Remote Sensing of Environment* 113: 2076–2088.
- Schnitzer, S.A & Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution* 17 (5): 223-230.
- Schnitzer, S.A. 2005. A mechanism explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *American Society of Naturalists* 166 (2): 262-276.
- Schnitzer, S.A., Kuzee, M. & Bongers, F. 2005. Disentangling above-and belowground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology* 93 (6): 1115–1125.
- Schnitzer, S.A., DeWalt, S.J. & Chave, J. 2006. Censusing and measuring lianas: a quantitative comparison of the common method. *Biotropica* 38 (5): 581-591.
- Schnitzer, S.A., Rutishauser, S. & Salomón, A. 2008. Supplemental protocol for liana censuses. *Forest Ecology and Management* 255: 1044-1049.
- Schnitzer, S.A. & Carson, W.P. 2010. Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecology Letters* 13 (7): 849–857.
- Schnitzer, S.A. & Bongers, F. 2011. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters* 14 (4): 397-406.
- Schnitzer, S.A., Mangan, S.A., Dalling, J.W., Baldeck, C.A., Hubbell, S.P., Ledo, A., Muller-Landau, H., Tobin, M.F., Aguilar, S., Brassfield, D., Hernandez, A., Lao, S.,

- Perez, R., Valdes, O. & Yorke, S.R. 2012. Liana abundance, diversity, and distribution on Barro Colorado Island, Panama. *PLoS One* 7 (12): 1-16.
- Schnitzer, S.A., van der Heijden, G., Mascaró, J. & Carson, W.P. 2014. Lianas in gaps reduce carbon accumulation in a tropical forest. *Ecology* 95 (1): 3008-3017.
- Schnitzer, S.A. 2015. Increasing liana abundance in neotropical forests: causes and consequences. In: Schnitzer, S.A., Bongers, F., Burnham, R.J. & Putz, F.E (eds). *Ecology of lianas*. Wiley Blackwell, Oxford, pp.: 451-464.
- Schnitzer, S.A., van der Heijden, G.M.F. & Powers, J.S. 2016. Reply to Verbeeck and Kearsley: Addressing the challenges of including lianas in global vegetation models. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113 (1): E5–E6.
- Shipley, B. 2000. A new inferential test for path models based on directed acyclic graphs. *Structural Equation Modeling* 7 (2): 206–218.
- Shipley, B. 2004. *Cause and correlation in biology: a user's guide to path analysis, structural equations and causal inference*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shipley, B. 2009. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* 90 (2): 363–368.
- Sfair, J.C., Ribeiro, B.R., Pimenta, E.P., Gonçalves, T. & Ramos, F.N. 2013. A importância da luz na ocupação de árvores por lianas. *Rodriguésia* 64 (2): 255-261.
- Sfair, J.C., Rochele, A.L.C., Rezende, A.A., Melis, J.V., Burnham, R.J., Weiser, V.L.B. & Martins, F.R. 2016. Liana avoidance strategies in trees: combined attributes increase efficiency. *Tropical Ecology* 57 (3): 559-566.
- Slik, J.W., Aiba, S., Brearley, F.Q., Cannos, C., Forshed, O., Kitayama, K., Nagamasu, H., Niluss, R., Payne, J., Paoli, G., Poulsen, A.D., Raesis, N., Sheil, D., Sidiyasai, K., Suzuki, E. & van Valkenburg, J.L.C.H. 2010. Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. *Global Ecology and Biodiversity* 19: 50-60.
- Stegen, J.C., Swenson, N.G., Enquist, B.J., White, E.P., Phillips, O.L., Jørgensen, P.M., Weiser, M.D., MonteagudoMendoza, A. & Núñez Vargas, P. 2011. Variation in above-ground forest biomass across broad climatic gradients. *Global Ecology and Biogeography* 20: 744–754.
- Stevens, G.C. 1987. Lianas as structural parasites: The *Bursera simaruba* example. *Ecology* 68 (1): 77-81.
- Stewart, T.E. & Schnitzer, S.A. 2017. Blurred lines between competition and parasitism. *Biotropica* 49 (4): 433-438.
- Tang, Y., Kitching, R.L. & Cao, M. 2012. Lianas as structural parasites: A re-evaluation. *Chinese Science Bulletin* 57(4): 307–312.

- Tobin, M.F., Wright, A.J., Mangan, S.A. & Schnitzer, S.A. 2012. Lianas have a greater competitive effect than trees of similar biomass on tropical canopy trees. *Ecosphere* 3 (2): 1-11.
- Toscan, M.A.G, Temponi, L.G., Guimarães, A.T.B. & Junior, J.F.C. 2014. Litter production and seed rain in semideciduous forest fragments at different successional stages in the western part of the state of Paraná, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 28 (3): 392-403.
- van der Heijden, G.M.F., Healey, J.R. & Phillips, O.L. 2008a. Infestation of trees by lianas in a tropical forest in Amazonian Peru. *Journal of Vegetation Science* 19 (6): 747-756.
- van der Heijden, G.M.F. & Phillips, O.L. 2008b. What controls liana success in Neotropical forests? *Global Ecology and Biogeography* 17 (3): 372-383.
- van der Heijden, G.M.F. & Phillips, O.L. 2009. Liana infestation impacts tree growth in a lowland tropical moist forest. *Biogeosciences* 6: 2217–2226.
- van der Heijden, G.M., Schnitzer, S.A., Powers, J.S. & Phillips, O.L. 2013. Liana impacts on carbon cycling, storage and sequestration in Tropical forests. *Biotropica* 45 (6): 682-692.
- van der Heijden, G.M., Phillips, O.L. & Schnitzer, S.A. 2015a. Impacts of lianas on forest-level carbon storage and sequestration. In: Schnitzer, S.A., Bongers, F., Burnham, R.J. & Putz, F.E. *Ecology of lianas*, Wiley Blackwell, Oxford. P.p.: 164-174.
- van der Heijden, G.M., Powers, J.S. & Schnitzer, S.A. 2015b. Lianas reduce carbon accumulation and storage in tropical forests. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112 (43): 13267:13271.
- van Melis, J. 2008. Lianas: biomassa em florestas Neotropicais e relação riqueza e biomassa em um trecho de Floresta Ombrófila Densa Atlântica. Dissertação apresentada ao Programa de Biologia Vegetal. Universidade Estadual de Campinas. 93p.
- Venegas-González, A., Brancalion, P.H.S., Junior, A.A., Chagas, M.P., Junior, C.R.A. & Filho, M.T. 2017. What tree rings can tell us about the competition between trees and lianas? A case study based on growth, anatomy, density, and carbon accumulation. *Dendrochronologia* 42: 1-17.
- Vleut, I. & Pérez-Salicrup, D.R. 2005. Lianas and their supporting plants in the understory at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 21 (5): 577–580.
- Voigt, A.R.A., Soffiati, P., Filho, M.T., Lisi, C.S. & Boeger, M.R.T. 2010. Anatomia comparada do lenho de *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) em fisionomias de cerrado e cerrado sensu stricto. *Rodriguésia* 61 (4): 603-613.

- Yang, S., Fan, H., Li, K. & Kao, T. 2018. How the diversity, abundance, size and climbing mechanisms of woody lianas are related to biotic and abiotic factors in a subtropical secondary forest, Taiwan. *Folia Geobotanica* 53 (1): 77-88.
- Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller, R.B., Swenson, N.G., Wiemann, M.C. & Chave, J. 2009. Global wood density database. Dryad.
- Zhu, S. & Cao, K. 2010. Contrasting cost–benefit strategy between lianas and trees in a tropical seasonal rain forest in southwestern China. *Oecologia* 163 (3): 591-599.

## 7. Tabelas e Figuras

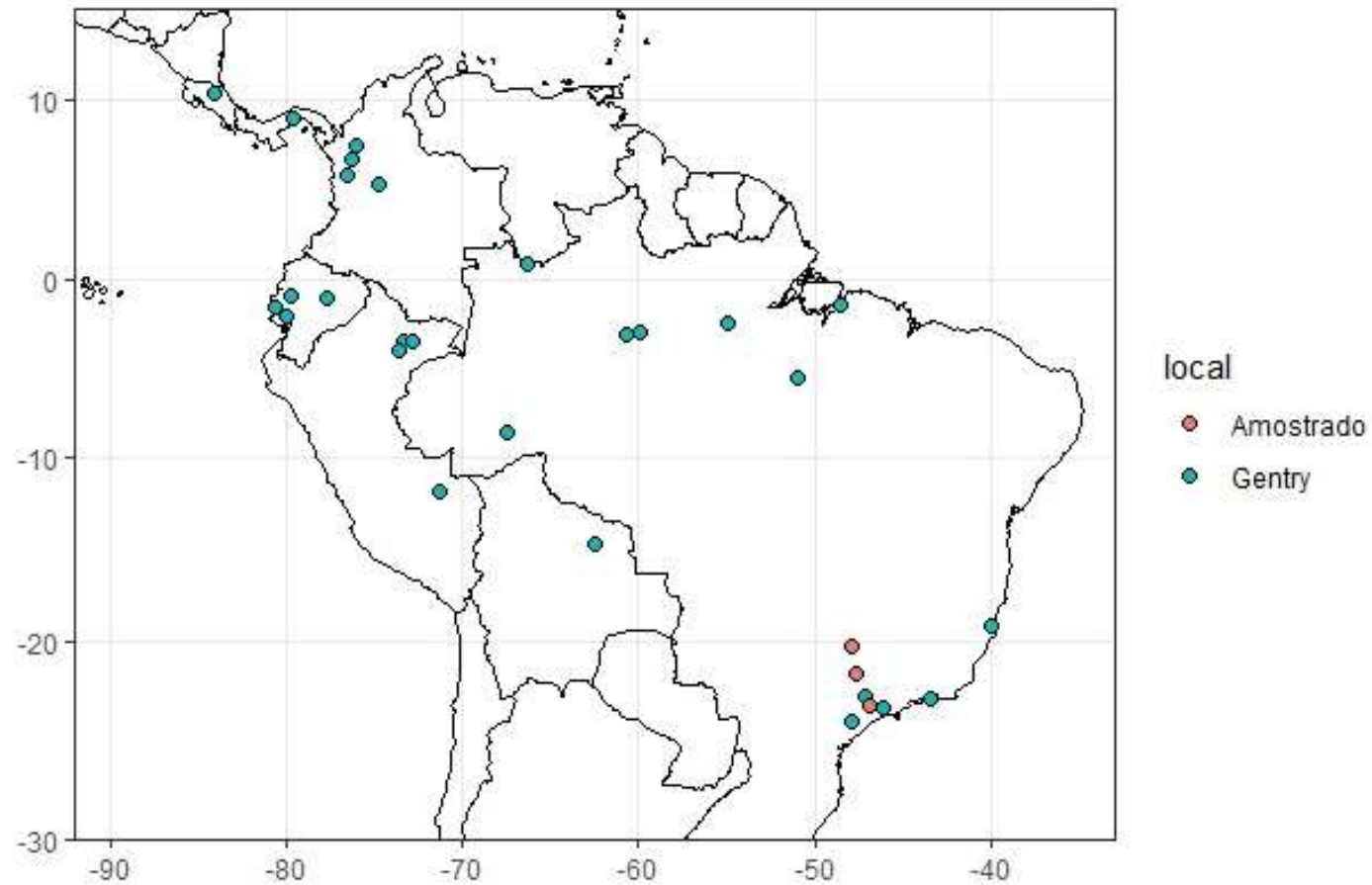
### 7.1 Tabelas

**Tab. 1:** Áreas inventariadas no presente estudo (Itirapina, Pé de Gigante e Serra do Japi) e as demais áreas incluídas do banco de dados de Alwyn H. Gentry. \*Outliers removidos das análises de piecewiseSEM.

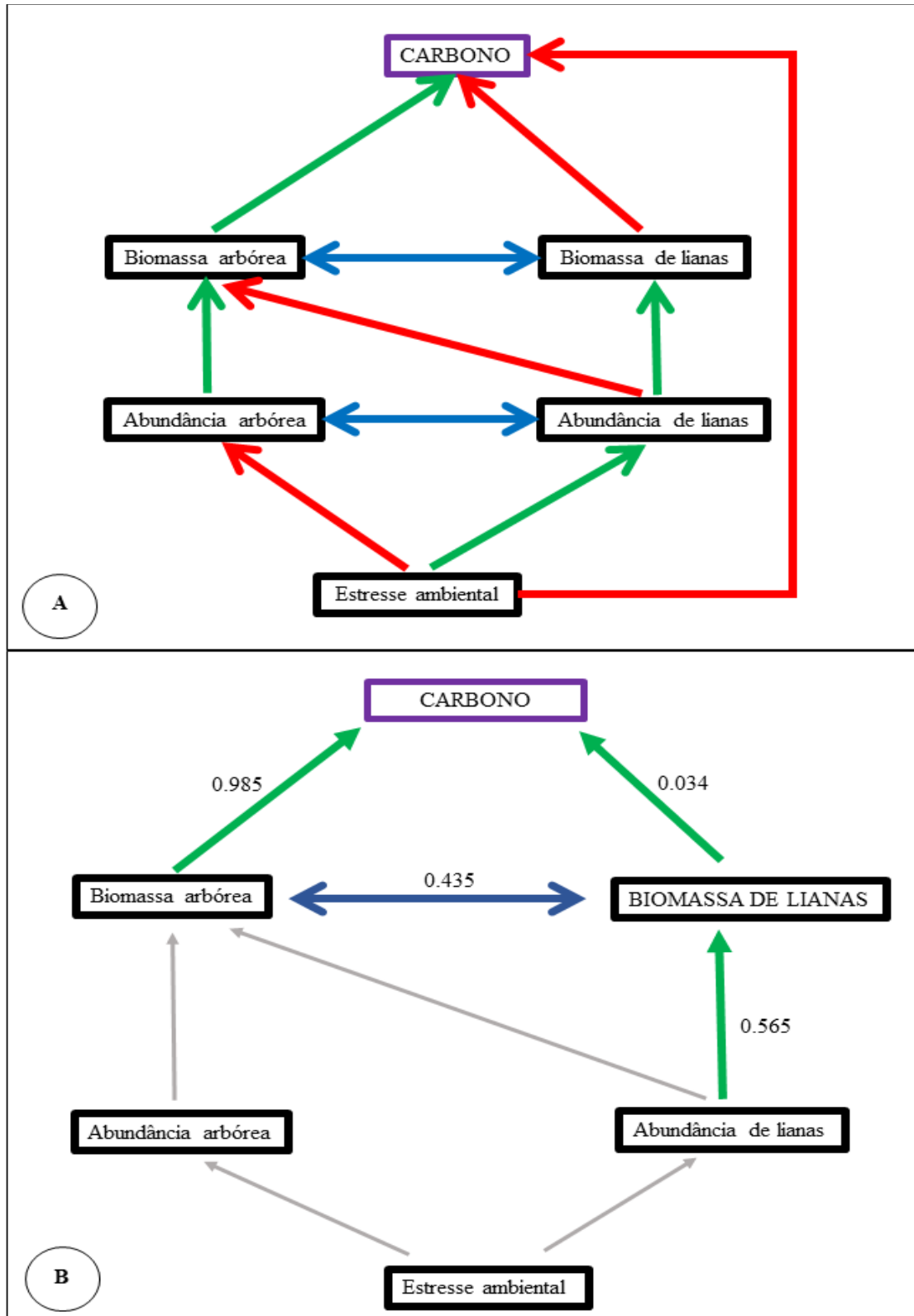
Localização	Área	Latitude	Longitude	Sazonalidade (Meses com precipitação $\leq 60$ mm)
Brasil	Belém	01 ° 28' 10" S	48° 30' 15" W	0
Brasil	Manaus	03° 05' 10" S	60° 38' 39" W	0
Brasil	Reserva Ducke	03° 00' 28" S	59° 57' 26" W	0
Colombia	Alto Cuevas	06°45'01"N	76°17'53"W	0
Colombia	Mariquita	05° 15' 10" N	74° 42'31" W	0
Colombia	Rio Manso	07° 30' 34" N	76° 04' 41" W	0
Colombia	Tutunendo	05° 46' 34" N	76° 35' 22" W	0
Costa Rica	La Selva 1	10° 25' 15" N	84° 01' 50" W	0
Equador	Jatum Sacha	01° 04' 05" S	77° 42' 17" W	0
Panamá	Curundu	08° 59' 05" N	79° 32' 58" W	0
Peru	Cocha Cashu	11° 51' 51" S	71° 19' 28" W	0
Peru	Indiana	03° 31' 17" S	73° 18' 31" W	0
Peru	Mishiana*	03° 56' 54" S	73° 36' 52" W	0
Peru	Yanamomo	03° 26' 21" S	72° 51' 08" W	0
Venezuela	Cerro Neblina	00° 51' 17" N	66° 16' 32" W	0
Brasil	Carlos Botelho	24° 08' 32" S	47° 57' 49" W	2
Brasil	Alter do Chão	02° 29' 03" S	54° 54' 58" W	3
Brasil	Camorim	22° 57'13" S	43° 26' 38" W	3
Venezuela	Bloom Ranch	08° 34' 36" S	67° 24' 42" W	3

<b>Localização</b>	<b>Área</b>	<b>Latitude</b>	<b>Longitude</b>	<b>Meses <math>\leq</math> 60 mm (duração da estação seca)</b>
Brasil	Boracéia	23° 22' 39" S	46° 07' 44" W	4
Brasil	Carajás	5° 29' 28" S	51° 00' 24" W	4
Brasil	Linhares*	19° 09' 34" S	40° 02' 11" W	4
Bolívia	Perseverança*	14° 39' 38" S	62° 29' 40" W	4
Brasil	Campinas	22° 49' 39" S	47° 06' 19" W	5
Brasil	Itirapina	20° 10' 31" S	47° 52' 26" W	5
Brasil	Pé de Gigante	21° 37' 30" S	47° 37' 30" W	6
Brasil	Serra do Japi	23° 13' 26.6" S	46° 57' 14.3" W	6
Equador	Esmeraldas	00° 58' 17" S	79° 39' 53" W	7
Equador	Capreiras	02° 07' 24" S	79° 58' 38" W	8
Equador	Perro Muerte	01° 36' 03" S	80° 40' 32" W	8

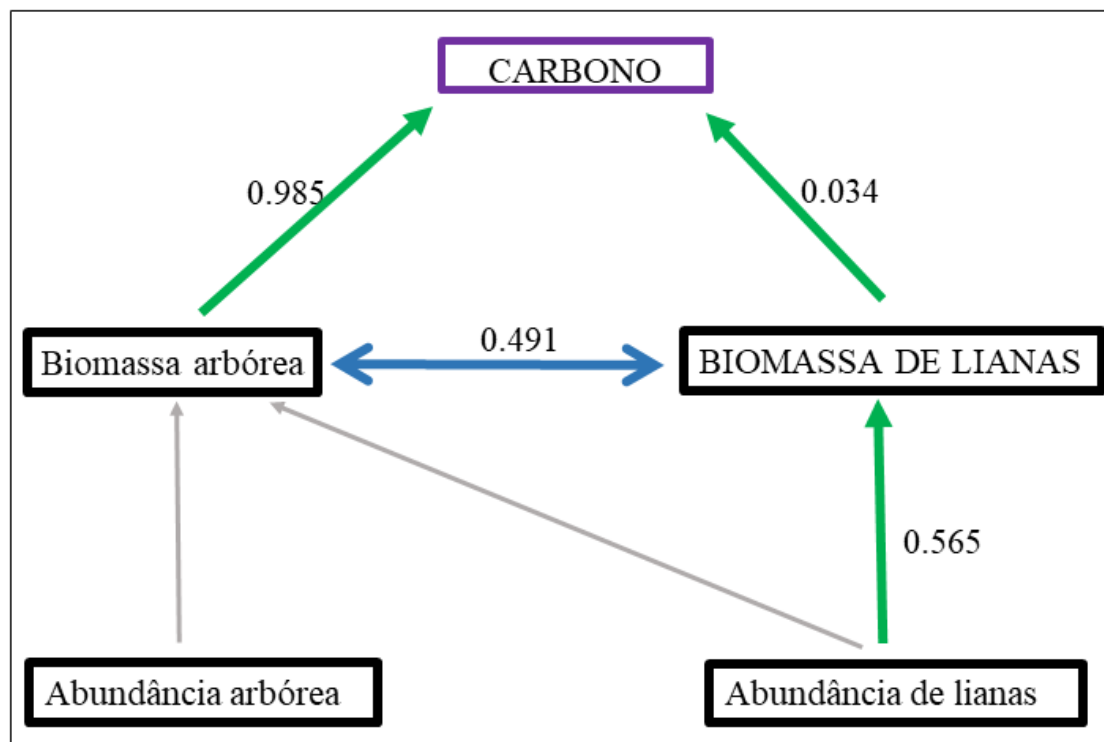
## 7.2 Figuras



**Fig. 1:** Fragmentos florestais incluídos no presente estudo. Abrangendo áreas presentes no banco de dados de Alwyn H. Gentry (círculos azuis) e as áreas de cerrado e florestas estacional semidecidual aqui amostradas (círculos vermelhos).



**Fig. 2:** (A) Diagrama modelo testado a causalidade das variáveis estruturais (abundância e biomassa arbórea, abundância de lianas) e climática (estresse ambiental) sobre a biomassa de lianas e estoque de carbono em florestas neotropicais. (B) Modelo estatístico indicando bom ajuste. Legenda: seta verde- efeito positivo e direto; seta vermelha- efeito negativo e direto; seta azul- correlação; seta cinza: efeito não significativo.



**Fig. 3:** Modelo estatístico indicando bom ajuste sem a variável climática estresse ambiental. Legenda: seta verde- efeito positivo e direto; seta azul- correlação; seta cinza: efeito não significativo.

## 8. Material suplementar

### Material Suplementar 1: Áreas de estudos aqui amostradas

#### 1. Área de estudos

Esse estudo foi realizado em dois fragmentos de cerrado e um de floresta semidecidual, com latitudes similares, no Estado de São Paulo. A área de cerrado localiza-se na fazenda São José da Conquista (20°10'31" S; 47°52'26" W) em Itirapina-SP (Fig. 1; Tab. 1). Essa área tem aproximadamente 260 ha com 770 m de elevação. O outro fragmento de cerrado, Pé de Gigante é localizado no Parque Estadual de Vassununga (21°37'30" S; 47°37'30" W) em Santa Rita do Passa Quatro (Fig. 1; Tab.1), com área de 1.225 ha e elevação de 590 a 740 m (Batalha et al. 2001). Nestas áreas o clima é do tipo Cwa (Köppen 1948; Alvares et al. 2014), com precipitação média anual de 1524 mm e 1478 mm, respectivamente. Possuem estação quente e chuvosa em outubro à março (média de 22-23.5 °C e 78 % da precipitação anual) e estação fria e seca (média 17.4 -18 °C e 16 % precipitação anual) de abril a setembro (Voigt et al. 2010; Alberton et al. 2014).

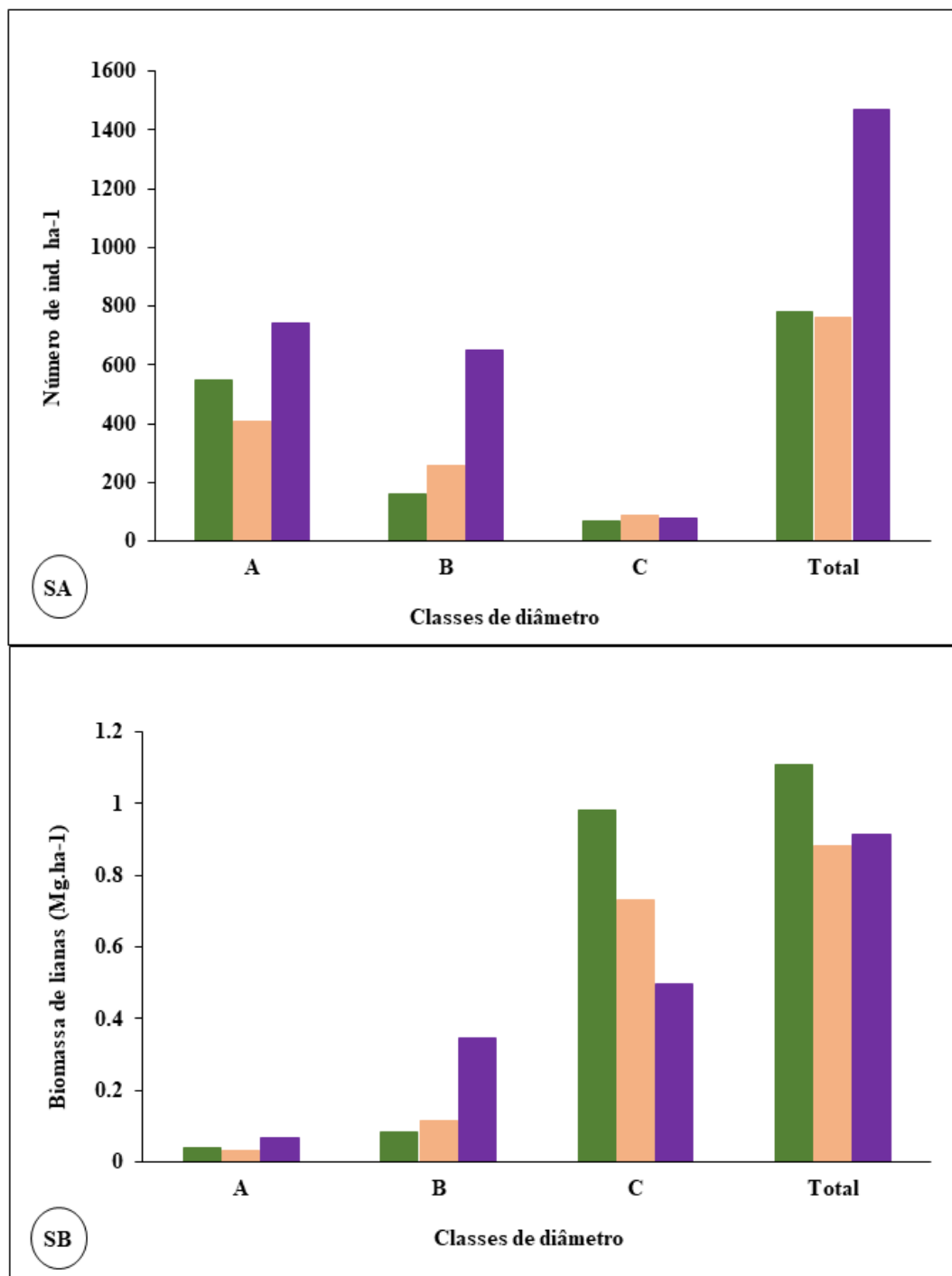
O terceiro fragmento é a Reserva Biológica da Serra do Japi (23°13'26" S; 46°57'14" W) em Jundiáí- SP, com 2,071 ha e elevação de 800-1300 m (Cardoso-Leite et al. 2005; Plano de Manejo 2008). Essa variação ao longo da altitude ocasiona em uma oscilação na média da temperatura anual entre 15.7 a 19.2 °C (Pinto 1992; Pansarin & Pansarin 2008). O clima é sazonal com verões quentes e secos com precipitações concentradas em dezembro e janeiro, por outro lado, invernos quentes e secos (Morellato et al. 1989; Pinto 1992). A Reserva é considerada um ecótono devido a ocorrência de floresta mesófila semidecidual de altitude com transição para floresta estacional semidecidual (Plano de Manejo 2008).

#### 2. Diâmetros e biomassa de lianas nas áreas de cerrado e floresta estacional aqui estudadas

No cerrado de Itirapina as lianas compõem 78 indivíduos em 0,1 ha (780 ind.ha<sup>-1</sup>) e em Pé de Gigante correspondem à 76 indivíduos (760 ind.ha<sup>-1</sup>). Já na floresta estacional semidecidual da Serra do Japi tivemos 147 indivíduos de lianas (1470 ind.ha<sup>-1</sup>). Itirapina o diâmetro de lianas variou de 1.0 a 20.8 cm, em Pé de Gigante de 1.0 a 16.82 cm e na Serra do Japi alternou de 1.0 a 23.10 cm.

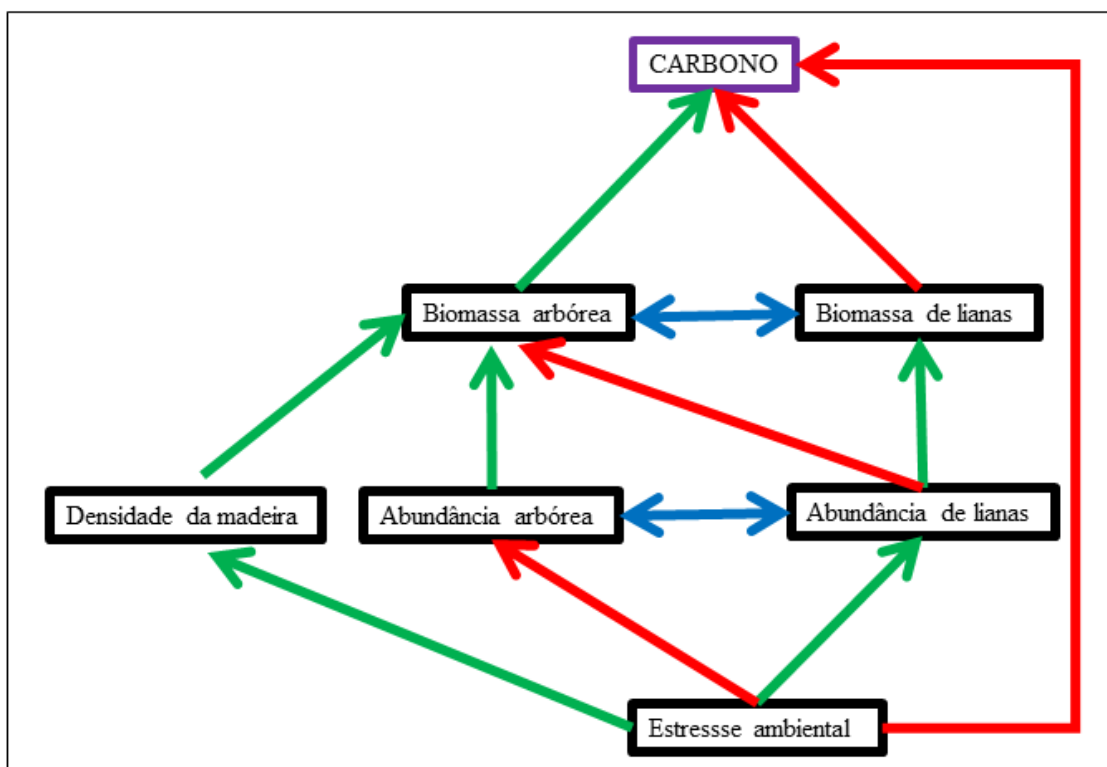
Nestas áreas, classificamos o diâmetro em classes de tamanho: A= pequeno diâmetro ( $1.0 \leq \text{DBH} < 2.5$  cm); B= diâmetro intermediário ( $2.5 \leq \text{DBH} < 5$  cm) e C= grande diâmetro ( $\text{DBH} \geq 5$  cm) (Carvalho et al. 2011; van Melis 2008). As lianas da classe A foram as mais numerosas (Itirapina: 70.5 %; Pé de Gigante: 53.4 %; Serra do Japi: 50.34 %; Fig. S1.1), enquanto que as lianas da classe C foram as menos representativas (Itirapina: 9 %; Pé de Gigante: 11.84 %; Serra do Japi: 5.44 %).

Contudo, as lianas de grande porte (classe C) foram as que mais contribuíram para biomassa (Itirapina: 88.8 %; Pé de Gigante: 83.01 %; Serra do Japi: 54.54 %; Fig. S1.1B), aquelas de diâmetro intermediário auxiliam com 7.7 % em Itirapina, 13.08 % em Pé de Gigante e 37.83 % na Serra do Japi. Por outro lado, as lianas com menor diâmetro tiveram menor participação na biomassa de lianas (Itirapina: 3.5 %; Pé de Gigante: 3.9 %; Serra do Japi: 7.63 %). As áreas tiveram biomassa de lianas semelhantes (Itirapina:  $1.12 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ; Pé de Gigante:  $0.88 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ; Serra do Japi:  $0.91 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) e sem diferenças significativas (Anova;  $F= 0.71$ ,  $p= 0.50$ ).



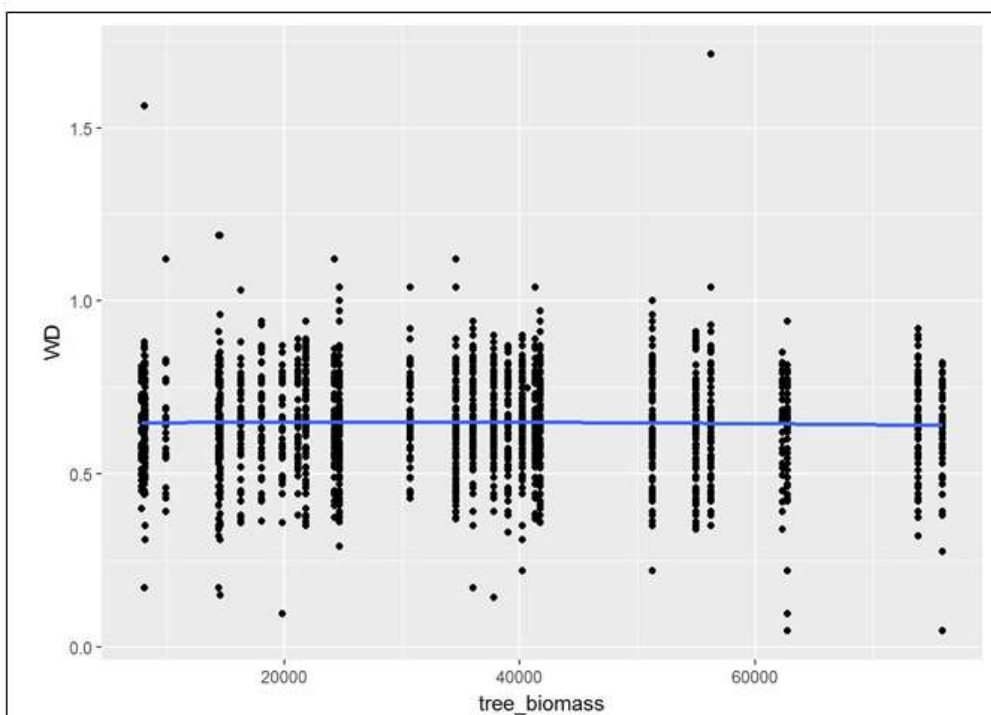
**Fig. S1.1:** Distribuição da densidade (ind.ha<sup>-1</sup>) (AS) e distribuição de biomassa (Mg.ha<sup>-1</sup>) em classes de diâmetro em Itirapina (barras verdes), Pé de Gigante (barras cor de rosa) e Serra do Japi (barras roxas). Classes de diâmetro: A= pequeno diâmetro ( $1.0 \leq \text{DBH} < 2.5$  cm); B= diâmetro intermediário ( $2.5 \leq \text{DBH} < 5$  cm) e C= grande diâmetro ( $\text{DBH} \geq 5$  cm)

## Material Suplementar 2: Modelo originalmente proposto

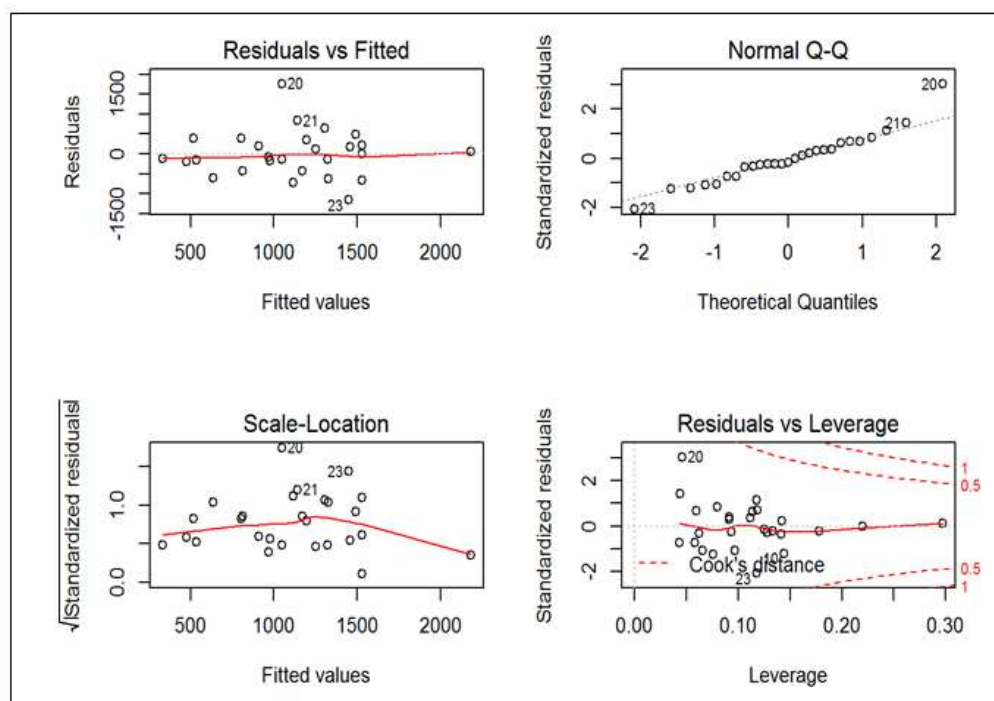


**Fig. S2.1:** Modelo hipotético originalmente proposto com a inclusão da variável. Legenda: seta verde- efeito positivo e direto; seta vermelha- efeito negativo e direto; seta azul- correlação;

### Material Suplementar 3: Análises exploratórias



**Fig. S3.1:** Correlação entre biomassa arbórea (*tree\_biomass*) e densidade da madeira (WD) para o banco de dados de fragmentos florestais neotropicais aqui estudados.



**Fig. S3.2:** Resíduos gerados pela relação da biomassa de lianas e biomassa arbórea identificando as áreas Linhares (Brasil-sazonal), Perseverança (Bolívia-sazonal) e Mishiana (Peru-não sazonal) como outliers.

### **Capítulo 3**

## **CARACTERÍSTICAS FOLIARES ENTRE LIANAS E ÁRVORES EM CERRADO SENSU STRICTO (ITIRAPINA, SP)**

**Características foliares entre lianas e árvores em cerrado sensu stricto (Itirapina, SP)**

Betânia da Cunha Vargas<sup>1,2</sup>, Maria Tereza Gromboni-Guaratini<sup>3</sup>, Leonor Patrícia Cerdeira Morellato<sup>1</sup>

1. UNESP - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Laboratório de Fenologia, Rio Claro, São Paulo, Brasil.
2. UNESP - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Rio Claro, São Paulo, Brasil.
3. Instituto de Botânica, Núcleo de Pesquisa em Ecologia, São Paulo, São Paulo, Brasil.

## Resumo

Lianas são plantas heliófilas que dependem de outras plantas, geralmente árvores, para alcançar ampla disponibilidade de luz e permanecer no dossel. A associação entre árvores e lianas é estabelecida por competição por água, luz e nutrientes realizadas de maneira mais eficiente pelas lianas. Tanto os distúrbios antrópicos como as alterações climáticas têm favorecido o aumento na abundância e biomassa de lianas. Devido às características distintas das folhas de árvores e lianas, técnicas de sensoriamento remoto podem ajudar a distinguir estes grupos e identificar áreas prioritárias para o monitoramento. Neste contexto este estudo teve o objetivo de descrever e avaliar as variações sazonais das propriedades foliares e espectrais de árvores e lianas no cerrado. Durante as estações seca e chuvosa coletamos amostras foliares de lianas, árvores forófito (estrutura de suporte das lianas) e árvores controle (árvores livres da colonização de lianas) para a tomada de medidas de reflectância, área, massa e pigmentos e conteúdo nutricional foliar. As lianas distinguem dos grupos estruturais arbóreos quanto a concentração de clorofila *b* e total, fósforo e nitrogênio e área foliar específica. A correlação entre os parâmetros estudados também depende do grupo estrutural e da estação climática. Apesar das diferenças na concentração de clorofila entre os grupos estruturais, o espectro de reflectância foi semelhante entre árvores e lianas. Diferente do que ocorre em florestas seca onde a diferença destes grupos por meio do espectro de reflectância é nítido. Tais resultados podem estar relacionados à disposição foliar entrelaçada das lianas com as folhas de sua estrutura de suporte, diferentemente do que é visto em demais áreas florestais. A disposição entrelaçada das folhas de lianas e árvores no cerrado, reduz a competição por luz entre as lianas e árvores, acarretando na semelhança do espectro foliar destes grupos. Por outro lado, confirmamos que a área foliar específica e a concentração nutricional nas folhas são fortes atributos para separar árvores e lianas.

**Palavras-chave:** Ecofisiologia, espectro de reflectância, estações climáticas, luz.

## 1. Introdução

O cerrado é a segunda vegetação brasileira mais rica em espécies (Ratter et al. 1996; Ribeiro & Valter 1998) e a savana mais diversa do mundo (Klink & Machado 2005; Walter 2008). O clima sazonal do cerrado, com estação seca marcada e alternada por estação úmida, caracteriza este ecossistema como estressante para as plantas vasculares na estação seca, onde a baixa precipitação está associada a maior demanda por evaporação (Bucci et al. 2008). A vegetação do cerrado tem sido intensamente modificada pelas atividades humanas, pela ocupação da agropecuária e o uso do fogo (Ratter et al. 1997; Scariot & Sevilha 2000).

Lianas, aqui consideradas as trepadeiras lenhosas, são plantas heliófilas que dependem de outras plantas, geralmente árvores, como suporte para alcançarem a ampla disponibilidade de luz e permanecer no dossel (Stevens 1987; Gentry 1991; Schnitzer & Bongers 2002; Ladwing & Meiners 2015). Embora as árvores apresentem características morfológicas (casca lisa e esfoliante, caule flexível) e ecológicas (crescimento rápido em altura e diâmetro) que visam evitar ou diminuir a ascensão à copa florestal (Putz 1980; Carse et al. 2000; Campanello et al. 2007; van der Heijden et al. 2009), a colonização de árvores por lianas ocorre com frequência.

Lianas podem causar às árvores danos estruturais no caule, provocar a queda de folhas e galhos, aumentar as taxas de mortalidade, reduzir a fecundidade e alterar a dinâmica florestal (Laurance et al. 2001; Garrido-Pérez et al. 2012). Por outro lado, lianas contribuem com a diversidade florística (Gentry & Dodson 1987; Gianoli 2004; Schnitzer et al. 2012; Gianoli et al. 2016), são fontes de recursos alimentares para animais (Morellato & Leitão-Filho 1996; Chiarello 1998; Souza-Alves et al. 2011; Chaves et al. 2015), colaboram com folhas, frutos e flores para serrapilheira (Putz 1983; Burnham 1994; Kalácska et al. 2005; Hora et al. 2008; Mata et al. 2012; Toscan et al. 2014), disponibilizam macro e micronutrientes pela decomposição das folhas (Vitousek et al. 1984; Salzer et al. 2006; Cai et al. 2007), mantêm a microfauna do solo (Chalker-Scott 2007; Tang et al. 2012) e contribuem para a estabilidade do microclima principalmente durante a estação seca (Reston & Nepstad 2001; Campanello et al. 2007).

Árvores e lianas estabelecem, portanto, uma relação antagonista em que geralmente as lianas são competidoras mais eficientes (Schnitzer & Bongers 2002; 2011; Tobin et al. 2012; Rios et al. 2014). Lianas competem com sua estrutura de suporte por

água, luz e nutrientes (Schnitzer et al. 2005; Andrade et al. 2005). Schnitzer (2005) aponta que as lianas possuem raízes profundas capazes de amplo forrageamento no solo, tendo acesso a água e nutrientes que geralmente estão escassos durante os períodos mais secos (Restom & Nepstad 2004; Schnitzer et al. 2005). Ademais, lianas possuem ramos do xilema longos e largos que garantem um transporte rápido e eficiente de água (Ewers et al. 1997; Rosell & Olson 2014). Estes fatores favorecem a colonização de lianas em ambientes com distúrbios, clareiras, bordas florestais e com sazonalidade marcante (Schnitzer & Carson 2001; Addo-Fordjour et al. 2013; Schnitzer et al. 2014).

Atualmente tem-se relatado um aumento na densidade, abundância, área basal e biomassa de lianas nas florestas tropicais (Phillips et al. 2002; Yorke et al. 2013; van der Heijden et al. 2015) provavelmente relacionado ao aquecimento global e às consequentes alterações no regime pluviométrico, no aumento da temperatura e na duração e intensidade da estação seca (Joetzjer et al. 2013; Cusack et al. 2016). Tais alterações suscitam a necessidade de monitoramento e manejo de áreas dominadas por lianas, principalmente aquelas com finalidade econômica (Fonseca et al. 2009; Grogan & Landis 2009; Staudhammer et al. 2013). Nesse sentido, técnicas de sensoriamento remoto têm sido aplicadas para identificar, de forma mais prática, ambientes florestais com predominância de lianas (Broadbent et al. 2006; Li et al. 2011; Marvin et al. 2016).

Árvores e lianas podem ser discriminadas pela utilização de métodos de sensoriamento remoto, uma vez que as propriedades foliares podem ser antagônicas entre estes grupos. As características funcionais descrevem como as espécies interagem em um ambiente físico contrastante usando as respostas fisiológicas, morfológicas e fenológicas (Gallegher & Leishamn 2012). Características funcionais foliares são importantes aspectos das estratégias ecológicas das plantas (Grime 1977; Wright et al. 2005) porque influenciam na transpiração, eficiência do uso e aquisição dos nutrientes, habilidade competitiva da planta e resposta ao estresse biótico e abiótico (Wyca et al. 2013).

Lianas produzem um número maior de folhas com diferenças estruturais e nutricionais em relação às árvores (Tang et al. 2012). Geralmente, as folhas de lianas têm espectro de reflectância distinto das árvores, em que as lianas apresentam maior reflectância à 550 nm devido a menor concentração de clorofila, principalmente em florestas sazonais (Castro-Esau et al. 2004; Kalácska et al. 2007; Foster et al. 2008; Sánchez-Azofeifa et al. 2009b). Lianas também apresentam um eficiente mecanismo de condutância estomática associado à disponibilidade de água foliar que permite o balanço

entre a aquisição de carbono e perda de água, garantindo sua proliferação no dossel (Castellanos 1991; Cai et al., 2009; Schnitzer & Bongers 2011; Chen et al. 2015). Além disso, lianas têm um espectro de economia foliar, onde reduzem o investimento em componentes estruturais demandantes de carbono para destinar seus recursos em elementos fotossintetizantes (Wright et al. 2004; Asner & Martin 2012; Gallegher & Leishman 2012). Lianas, portanto, usam a estratégia de rápida aquisição de recursos, em contrapartida às árvores que priorizam a conservação dos recursos (Pooter & De Jong's 1999; Wrigth et al. 2005; Sánchez-Azofeifa et al. 2009b).

Em florestas sempre úmidas árvores e lianas não apresentam estas distinções no âmbito foliar e tão pouco no dossel (Sanchez-Azofeifa & Castro-Esau 2004; 2006; Avalos et al. 2007; Sánchez-Azofeifa et al. 2009b). Contudo, árvores e lianas apresentam variações sazonais nas propriedades espectrais entre as estações seca e chuvosa (Cai et al. 2009; Hesketh & Sánchez-Azofeifa 2012). Embora os estudos sobre a relação de árvores e lianas no cerrado (Ball et al. 2015; Grisi et al. 2016) ainda sejam escassos, Ball et al. (2015) investigaram traços foliares funcionais ecofisiológicos e espectrais entre formas de vida no cerrado. Segundo este estudo, lianas diferem significativamente de arbustos e árvores em caracteres funcionais, mas mostram semelhanças no espectro de reflectância. Entretanto, Ball et al. (2015) destacam que é essencial detectar os padrões espaciais e temporais dos grupos funcionais para entender se estes apresentam respostas distintas as pressões ambientais e respostas espectrais a diferentes condições locais micro-meteorológicas e meteorológicas.

Este estudo teve como objetivo descrever e avaliar as variações sazonais das propriedades foliares e espectrais de árvores e lianas no cerrado. Buscamos entender se as respostas espectrais e ecofisiológicas diferem entre plantas que estão em interação direta (liana e seu forófito) e árvores que não apresentam este tipo de interação. Nossa hipótese é que ocorrerem diferenças sazonais na assinatura espectral de lianas e árvores (forófitos ou não) devido ao estresse imposto pela estação seca (Hesketh & Sánchez-Azofeifa 2012), e esperamos diferenças nas características funcionais entre grupos estruturais (lianas e árvores) que evitariam a competição por água, luz e nutrientes (Cai et al. 2009; Ball et al. 2015).

## **2. Material e Métodos**

### **2.1. Área de Estudo:**

A área estudada compreende um cerrado sensu stricto (Coutinho 1978) com aproximadamente 260 ha, e está a 770m de altitude (20° 10' 31.41"S 47° 52' 26.13"W) e localizada na fazenda São José da Conquista, município de Itirapina, no Estado de São Paulo. Este fragmento foi estabelecido há 30 anos e apresenta cobertura de copa descontínua com componente arbóreo dominante em torno de seis ou sete metros de altura e estrato herbáceo também descontínuo (Reys et al. 2013). Em algumas áreas a cobertura é mais fechada, com vegetação mais densa e árvores mais altas que alcançam 12 metros de altura (Reys et al. 2013).

O clima da região é do tipo Cwa (Köppen 1948) com precipitação média anual de 1524 mm e a temperatura média de 20,7 °C (Tannus et al. 2006). Esta área possui uma estação quente e chuvosa entre os meses de Outubro à Março (média de 22 °C e 78% de precipitação anual) e uma estação fria e seca (média de 18 °C e 16% precipitação anual) de Abril a Setembro (Fig. 1) (Alberton et al. 2014).

### **2.2. Constituição dos grupos estudados e amostragem foliar**

Inicialmente, realizamos uma caracterização estrutural por meio do método “Padrões Globais de Diversidade de Plantas” (Gentry 1982; Phillips & Müller 2002). Estabelecemos 10 transectos de 2x50 m (distantes 20m um do outro) distribuídos em *zig-zag*, sendo a área total amostrada de 0,1 ha. Todos os indivíduos lenhosos (árvores e lianas) com DAP (diâmetro a altura do peito)  $\geq 2,5$  cm foram plaqueados, identificados e coletados. Incluímos também todas as lianas com DAP  $\geq 1,0$  cm para adequarmos nossas análises ao sugerido pelos protocolos de Gerwing et al. (2006) e Schnitzer et al. (2008).

Por meio deste levantamento, identificamos seis espécies de lianas que ocorrem na área de cerrado estudada (Tab. 1). Observamos e anotamos as espécies arbóreas usadas como apoio (forófitos) ou não (controle- árvores livres da colonização de lianas) pelas lianas como sua estrutura de suporte. Com isso, as espécies arbóreas com maior frequência constituíram o grupo forófitos (7 espécies) e controle (9 espécies) (Tab. 1).

Para cada espécie coletamos 10 folhas (íntactas, sem injúrias e totalmente expostas ao sol) de 3 indivíduos (Cornelissen et al. 2003), durante as estações seca (junho de 2017)

e chuvosa (novembro de 2017) para a tomada de medidas de reflectância, área, massa e análises de pigmentos e conteúdo nutricional foliar. As folhas foram identificadas e colocadas imediatamente em saco plástico vedado e inseridos em uma caixa térmica com gelo. As medidas foram realizadas em no Laboratório de Espectrofotometria (Unesp-Rio Claro / SP), tendo em vista que se mantendo a umidade da unidade foliar, o tempo estimado entre a coleta e a medição não altera significativamente a reflectância foliar (Foley et al. 2006).

### **2.3. Espectro de reflectância foliar e análise espectral**

As medidas do espectro de reflectância foliar foram realizadas no mesmo dia das coletas das folhas pelo espectro-radiômetro FieldSpec 4 Standard-Res (Malvern Panalytical, Malvern, United Kingdom). Este aparelho é um instrumento preciso com faixa espectral de 350-2500 nm, incluindo infravermelho próximo (VNIR: 350 – 1000 nm; resolução 3nm) e infravermelho de ondas curtas (SWIR: 1001 – 2500 nm; resolução 10 nm) com captura de dados em 0,2 segundos por espectro. Para cada folha foram capturas medidas espectrais da face adaxial (porção mediana, distal e proximal), e os dados espectrais foram processados pelo software ViewSpecPro (Malvern Panalytical, Malvern, United Kingdom).

A partir do espectro de reflectância calculamos os índices espectrais para o conteúdo de clorofila, carotenóides e água (Tab. 2). Para clorofila usamos a reflectância em 705 nm na razão simples modificada (mSR) e na diferença normalizada (mND). Também usamos um indicador adicional da absorção da clorofila, o pico de reflectância deste pigmento à 550 nm (Sanches-Azofeifa et al. 2009a). Para carotenóides é mais indicado que se use a razão entre carotenóides e clorofila, do que estimar o valor absoluto deste pigmento, devido a sobreposição dos picos de absorção destes pigmentos (Sims & Gamon 2002). Portanto, usamos os índices indicados na literatura: a) o Índice de reflectância fotoquímica- PRI (Gamon et al. 1992; 1997). Este índice está associado a capacidade de dissipar o excesso de radiação que não é utilizada para assimilação de carbono sem causar danos aos tecidos internos. Tal processo está relacionado com o ciclo das xantofilas, onde ocorre modificações em grupos de carotenóides (Peñuelas et al. 1995b; Gamon et al. 1997); b) o Índice de Pigmento Independente da Estrutura –SIPI: determina a relação de dependência da razão de carotenóides e clorofila a, eliminando a

influência da superfície e do mesofilo foliar (Peñuelas et al. 1995a). Incluímos também o pico da reflectância à 800 nm, pois indica a dispersão da luz no mesofilo e a estrutura interna foliar (Sanches-Azofeifa et al. 2009a). Enquanto que, para água usamos a reflectância a 970 nm, com razão simples entre a reflectância de referência onde a água não absorve (900 nm- reflectância referência) pela reflectância onde a água é absorvida (970 nm: banda de absorção de água) (Peñuelas et al. 1993; Sims & Gamon 2002).

#### **2.4. Conteúdo de pigmentos: Clorofila (a, b, total) e Carotenóides**

Quantificamos clorofila (a, b, total) e carotenóides de 22 espécies: seis lianas sete árvores usadas como forófito e nove árvores descritas como controle (não ocupadas por lianas). Para esta análise, coletamos 3 amostras de folhas de 3 indivíduos (réplica biológica). Estas foram armazenadas em eppendorf identificados e mantidos em nitrogênio líquido para transporte. Em laboratório o material foi transferido para ultra freezer à -80 °C.

Para as análises, pesamos em tubo de ensaio de vidro, 0,10 g do material coletado. Posteriormente, os frascos foram mantidos em gelo e em sala escura; e acrescentamos 10 ml de etanol 96 %. O material foi homogeneizado em Homogeneizador/Triturador 102 (25.000 rpm, Tecnal; São Paulo, Brasil), onde permaneceu em descanso por 30 minutos sendo, posteriormente, filtrado (filtro de papel; grade 91, Whatman). As absorbâncias dos estratos foram analisadas com um espectrofotômetro Genesys 10S UV-Vis (faixa de comprimento de onda 190-1100 nm; resolução menor que 1,5 nm; precisão: 1,0 nm; Thermo Fisher Scientific, Waltham, MAUSA) nos comprimentos de onda de 649 nm (clorofila a), 665 nm (clorofila b) e 470 nm (carotenóides), branco com etanol 96 %, e quantificadas segundo Lichtenthaler & Wellburn (1983).

#### **2.5. Conteúdo nutricional (fósforo e nitrogênio), área foliar específicas, massa foliar por unidade de área**

Após as medidas do espectro de reflectância, medimos a área foliar de cada indivíduo com o aparelho LI-3100C (resolução 0,1 – 1 mm<sup>2</sup>; LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA). Sendo que, entre cada amostra limpamos a esteira e calibramos o aparelho. As folhas foram armazenadas em sacos de papel identificados e levados a estufa de

circulação forçada de ar à 60 °C por 72 horas (Cornelissen et al. 2003). A área foliar específica (SLA-  $\text{cm}^2/\text{g}$ ) foi obtida por meio da razão entre a área foliar e a massa seca (obtida em balança de precisão). A massa foliar por unidade de área (LMA-  $\text{g}/\text{cm}^2$ ) foi obtida através da razão da massa seca e a área foliar.

A concentração de fósforo e nitrogênio foi obtida de acordo com o protocolo de Malavolta et al. (1997). Para o nitrogênio, as análises foram realizadas pelo Laboratório de Tecido Vegetal (Esalq- USP). Amostras de folhas foram trituradas e homogeneizadas em agitador horizontal (24 frequências/segundo durante 4 minutos; Restch MM 400 MixerMill, Haan, Alemanha). A concentração de fósforo foi obtida mediante digestão ácida (ácido nítrico e ácido clorídrico), seguida de calorimetria e medida da absorbância pelo espectrofotômetro UV-1800 (faixa de comprimento de onda 190-1100 nm; resolução: 1 nm; precisão: 0,3 nm; comprimento de onda: 420 nm; branco: calibrado com água ultrapura; Shimadzu, Kyoto, Japão). E para o nitrogênio, realizou-se uma digestão ácida (ácido sulfúrico, sais minerais e catalizadores), seguida de calorimetria e medida da absorbância pelo espectrofotômetro UV-1800 (faixa de comprimento de onda 190-1100 nm; resolução: 1 nm; precisão: 0,3 nm; comprimento de onda: 400 nm; branco: calibrado com água ultrapura; Shimadzu, Kyoto, Japão).

## 2.6. Análises estatísticas

Uma ANOVA dois fatores seguido de teste de Tukey para comparar as diferenças entre as características foliares e espectrais de árvores e lianas nas estações seca e chuvosa. E para testar as correlações usamos correlação de Spearman. A transformação de dados foi necessária somente para reflectância a 800 nm e clorofila *a*, as quais foram transformadas por meio da raiz quadrada. Todas as análises foram realizadas utilizando a plataforma estatística R-Studio (R Development Core 162 Team 2017), usando os pacotes ‘vegan’ (Oksanen et al. 201) e ‘car’ (Fox et al. 2018).

## 3. Resultados

A concentração de carotenóides, as características espectrais em relação aos índices de clorofila ( $mND_{705}$ ,  $mSR_{705}$ ,  $R_{500nm}$ ,  $R_{800nm}$ ), razão de carotenóides e clorofila (SIPI, PRI), e a massa foliar por unidade de área (LMA) não apresentaram diferenças

significativas entre os grupos estruturais em nenhuma das estações climáticas (Tab. 3). Observamos uma tendência da concentração de carotenóides ser maior (Tab. 3; Fig. 2e) e LMA ser menor (Tab. 3) em lianas em relação aos grupos arbóreos em ambas estações climáticas (Tab. 3). Apenas as concentrações de clorofila *a*, fósforo e conteúdo de água foliar (WBI) mostraram variação sazonal (Tab. 3). O espectro de reflectância dos grupos estruturais não diferiu significativamente entre estação seca e chuvosa (Fig. 3)

Na estação seca, lianas apresentaram maiores SLA e concentração de fósforo que seus forófitos (Tab. 3). Lianas tiveram concentrações significativamente maiores de clorofila *a*, total (Tab. 3; Fig. 2a; 2c), fósforo e nitrogênio do que árvores controle (Tab. 3). Contudo, não houveram diferenças significativas para a concentração de clorofila *b* e o conteúdo de água foliar (WBI) entre os grupos estruturais estudados (Tab. 3).

Durante a estação chuvosa, lianas e os grupos arbóreos mostraram maior semelhança nas respostas ecofisiológicas. Lianas diferiram do grupo de árvores forófito apenas para o conteúdo foliar de água (WBI), que foi menor em lianas (Tab. 3). Em relação ao grupo de árvores controle, lianas tiveram maiores concentrações de clorofila *b*, total e nitrogênio (Tab. 3).

Entre as estações seca e chuvosa, a clorofila *a* foi o único parâmetro que variou nos três grupos estruturais (estação climática,  $F= 150.65$ ,  $gl= 1$ ,  $p < 0.001$ ; Tab. 3; Fig. 2a), a concentração de fósforo diferiu para os grupos arbóreos (estação climática,  $F= 74.794$ ,  $gl= 1$ ,  $p < 0.001$ ; Tab. 3) e o conteúdo foliar de água (WBI) variou apenas no grupo de árvores controle (estação climática,  $F= 7.691$ ,  $gl= 1$ ,  $p= 0.001$ ; Tab. 3).

Na estação seca, lianas apresentaram correlação positiva entre área foliar específica e a concentração de nitrogênio ( $r^2= 0.29$ ,  $p= 0.025$ , Tab. 4; Fig. 4a); árvores controle tiveram correlação positiva entre área foliar e o índice  $mND_{705}$  ( $r^2= 0.192$ ,  $p= 0.022$ , Tab. 4), entre massa foliar por unidade de área (LMA) e concentração de nitrogênio ( $r^2= 0.225$ ,  $p= 0.012$ , Tab. 4).

Na estação chuvosa, a área foliar específica de lianas correlacionou-se positivamente com concentração de nitrogênio e com o índice  $ND_{705}$  ( $r^2= 0.246$ ,  $p= 0.05$ ,  $r^2=0.357$ ,  $p= 0.03$ , Tab. 4; Fig. 4b). Houve correlação positiva entre a área foliar de árvores controle e a concentração de nitrogênio *c* ( $r^2= 0.226$ ,  $p= 0.012$ , Tab. 4). Lianas e forófitos tiveram correlação positiva entre massa foliar por unidade de área (LMA) e concentração de nitrogênio ( $r^2= 0.351$ ,  $p= 0.015$ , Tab. 4) e fósforo ( $r^2= 0.214$ ,  $p= 0.034$ , Tab. 4), respectivamente. Tanto na estação seca como na chuvosa, a área foliar específica

não teve correlação com a clorofila total, carotenóides e fósforo para nenhum dos grupos estruturais (Tab. 4; Fig. 4). Assim como, a LMA e os índices mND<sub>705</sub> e mSR<sub>705</sub> não correlacionaram com os pigmentos foliares (Tab. 4).

#### 4. Discussão

##### **Árvores e lianas são diferentes quanto o espectro de reflectância e ecofisiologia foliar em cerrado?**

De maneira geral não observamos diferenças sazonais na assinatura espectral foliar que permitisse distinguir os grupos estruturais – lianas, forófitos e árvores controle - entre as estações. Entretanto, verificamos diferenças nas características foliares funcionais que ajudaram a entender os mecanismos ecológicos e as interações entre árvores e lianas no cerrado.

No cerrado estudado, os índices espectrais foram insuficientes para capturar as diferenças entre as lianas, forófitos e árvores controle, corroborando os resultados encontrados por Ball et al. (2015) em cerrado ao sul do Espinhaço, em Minas Gerais. Entretanto, nossos grupos estruturais foram separados pela concentração de clorofila. As lianas do cerrado aqui estudado tiveram maior concentração de clorofila que os grupos estruturais arbóreos (forófito e árvores controle), resultados que não corroboram com os dados obtidos para o cerrado *sensu stricto* (Ball et al. 2015) e para floresta tropical seca na China (Cai et al. 2007) que não encontraram distinção deste parâmetro entre os grupos estruturais. Tampouco, para florestas sazonais em Barro Colorado (Sánchez-Azofeifa et al. 2009a), em que as lianas tiveram menor concentração de clorofila. Em florestas sazonalmente secas, lianas formam uma camada homogênea de folhas sobre a copa das árvores (Avalos et al. 1999; 2007), acarretando intensa competição por luz. Nestes ambientes, as propriedades espectrais das folhas de lianas têm um impacto na reflectância (500 nm) da copa de árvores hospedeiras de lianas, tornando-a mais visível, possibilitando reconhecer remotamente árvores dominadas por lianas e distinguir estas formas de vida (Kalácska et al. 2005; 2007) no nível de foliar (Sánchez-Azofeifa & Castro-Esau 2006; Sánchez-Azofeifa et al. 2009a) e de dossel (Castro-Esau et al. 2004). Esta característica possibilita distinguir os grupos estruturais durante a estação seca e chuvosa (Hesketh &

Sánchez-Azofeifa 2012), mas não foi efetiva para separar esses grupos estruturais no cerrado estudado.

O conteúdo de água foliar foi similar entre árvores e lianas, diferindo somente na estação chuvosa no cerrado estudado, indicando que árvores e lianas não diferem em suas respostas ao estresse hídrico da estação seca. Lianas tem um sistema radicular profundo que garante o acesso a água em camadas profundas do solo e um sistema vascular com vasos de xilema amplos e com baixo risco de embolismo (Schnitzer 2005; van der Sander et al. 2013; Rosell & Olson 2014), proporcionando um transporte rápido e eficiente de água e nutrientes, principalmente durante os períodos de menor precipitação (Ewers et al. 1997; Pérez-Salicrup & Barker 2000; Andrade et al. 2005; Gutierrez et al. 2009; Schnitzer et al. 2014). Estas características sugerem que lianas apresentam maior conteúdo foliar de água que árvores em florestas secas (Sánchez-Azofeifa et al. 2009a). Árvores do cerrado também possuem sistema radicular profundo, explicando a similaridade entre estes grupos no cerrado. Entretanto, Ball et al. (2015) descrevem diferenças entre os dois grupos, indicando a necessidade de ampliar esses estudos nos cerrados neotropicais.

A área foliar específica (SLA), massa foliar por unidade de área (LMA) e conteúdo de nutrientes foliares (concentração de N e P) foram traços funcionais importantes para diferenciar lianas de árvores no cerrado e entre as estações. A área foliar específica é um traço funcional consistente para diferenciar árvores e lianas em cerrado (Ball et al. 2015), floresta sazonalmente seca (Castellanos et al. 1989; Sánchez-Azofeifa et al. 2009a), tropicais e temperadas (Rios et al. 2014), assim como entre estações climáticas (Cai et al. 2009; Hesketh & Sánchez-Azofeifa 2012).

Nossos resultados, apesar de não apontarem diferenças significativas, mostraram a tendência de menor massa foliar por unidade de área LMA nas lianas no cerrado (Ball et al. 2015) como observado em outras vegetações tropicais (Castellanos et al. 1989; Kazda & Salzer 2000; Cai et al. 2009; Zhu & Cao 2010). A LMA é considerada um bom atributo para distinguir lianas das árvores em cerrado (Rossatto et al. 2015). Lianas no cerrado investiriam menor quantidade de biomassa para construção da unidade foliar (Wyca et al. 2013), produzindo folhas mais finas e com menor densidade de tecidos (Wright et al. 2004; Cai et al. 2009; Sánchez-Azofeifa et al. 2009a; Rivas et al. 2016).

Lianas apresentaram maior concentração de nutrientes foliares (N e P) do que árvores no cerrado, principalmente durante a estação seca. Resultados semelhantes também foram encontrados para o período de escassez hídrica em floresta sazonal (Cai et

al. 2009), assim como em outras vegetações tropicais florestais (Salzer et al. 2006; Cai et al. 2007; Asner & Martin 2011; Wyca et al. 2013), embora essa diferença não seja significativa em florestas secas (Sánchez-Azofeifa et al. 2009a; Cai et al. 2007). A maior concentração de nutrientes em lianas do cerrado, provavelmente está relacionada com a alta concentração da proteína Rubisco que permite a retirada completa da concentração de CO<sub>2</sub> do mesófilo foliar (Wright et al. 2001; Hoffmann et al. 2005), maior taxa de fixação de carbono (Salzer et al. 2006; Santiago & Wright 2007) e capacidade de forrageamento e absorção das raízes dessas plantas (Putz 1984; Peñalosa 1984; Schnitzer 2005). Ampliando assim, a capacidade de lianas em explorar e relocar nutrientes de demais áreas do solo, provavelmente não exploradas pelas árvores (Tang et al. 2012). Portanto, esse é um forte atributo funcional para separar árvores de lianas, em especial durante o período de seca caracterizado pela baixa disponibilidade de nutrientes no solo (Sarmiento et al. 1985).

A relação entre SLA, com LMA e concentração de N e P diferenciam as estratégias de custo e benefício adotadas por lianas e os grupos arbóreos (Cai et al. 2009; Kazda et al. 2009; Zhu & Cao 2010).

Durante a estação chuvosa os grupos estruturais (lianas, forófitos e árvores sem lianas) mostraram respostas ecofisiológicas semelhantes no cerrado. Na estação seca, entretanto, árvores e lianas foram claramente distintas, principalmente em relação as árvores do grupo controle. Lianas apresentaram maior área superficial (maior SLA) que favorece a realização da fotossíntese (maior concentração de nutrientes e pigmentos) e um menor investimento em componentes demandantes de carbono (menor LMA) (Eissenstat & Yanai 1997; Asner & Martin 2012). Com isso, lianas do cerrado tem um espectro foliar destinado à aquisição de recursos (Poorter & Jong 1999; Wyka et al. 2013).

Portanto, apesar de não avaliarmos diretamente nesse estudo, o potencial em conseguir recursos com a maior eficiência do uso da água (devido ao melhor controle osmótico) e eficiência no uso de fósforo e nitrogênio, que proporcionariam assim maior capacidade fotossintética de lianas (Koerselman & Meuleman 1996; Wright et al. 2001; Hoffmann et al. 2005). A elevada taxa fotossintética e baixo custo estrutural, garantem a classificação das lianas como plantas de crescimento acelerado e rápida decomposição foliar (Poorter & Bongers 2006; Pooter et al. 2006; Wyka et al. 2013). A combinação de baixo LMA e alta concentração de nitrogênio e fósforo observado para as lianas do

cerrado, confirmam que lianas possuem um baixo custo de produção foliar, garantindo uma ciclagem rápida dos nutrientes (Hergaty 1990; Wrigth et al. 2005; Tang et al. 2012).

Lianas e árvores não diferiram quanto a reflectância a 800 nm ( $R_{800nm}$ ), relacionada à dispersão da luz no mesofilo e proporção de espaços aeríferos (Grant 1987; Danson 1995). No entanto, em cerrado lianas têm folhas mais finas, com menor proporção de mesofilo, cutícula pouca desenvolvida e com poucas células de esclereides (Rossatto et al. 2015). Portanto, tanto em cerrado como em florestas secas, lianas tem estrutura foliar com menor biomassa de tecidos e 50 % mais espaços aeríferos no parênquima (Wright et al. 2004; Cai et al. 2009; Sánchez-Azofeifa et al. 2009a), o que lhes garante maior reflectância e baixa absorbância (Foster et al. 2008; Heskett & Sánchez-Azofeifa 2012) e capacidade em dissipar calor proporcionando maior eficiência do uso da água principalmente em vegetações sazonalmente secas (Sánchez-Azofeifa et al. 2009a) ou durante a estação seca (Sánchez-Azofeifa et al. 2009a; Heskett & Sánchez-Azofeifa 2012).

## **5. Considerações finais – o Cerrado e a dinâmica competitiva de árvores e lianas**

O cerrado assim como ambientes florestais bem iluminados, a luz pode não ser o recurso limitante, e sim os fatores abaixo do solo (água e nutrientes), que determinam a competição com lianas e limita o crescimento arbóreo (Coomes & Grubb 2000; Pérez-Salicrup & Barker 2000; Schnitzer et al. 2005). Sendo assim, o presente trabalho propôs uma nova perspectiva para o uso das características foliares para distinguir árvores e lianas. Provavelmente, técnicas provindas do sensoriamento remoto por si só não são suficientes para identificar potenciais áreas para o monitoramento da abundância de lianas em cerrados e áreas com secas mais severas. Isso porque, por meio do espectro de reflectância não foi possível diferenciar os grupos estruturais de lianas e árvores (e veja Ball et al. 2015).

Os estudos conduzidos até o momento (este e Ball et al. 2015) são recentes e tratam da fisionomia dominante do cerrado, o cerrado *sensu stricto*, caracterizado por um dossel descontínuo (Coutinho 1978; Reys et al. 2013). Nessa vegetação as lianas não formam uma camada foliar sobre a copa das árvores, e para intensificar a competição por luz e sombrear a copa das árvores, as lianas precisariam emitir ramos longos o suficiente para suprir as falhas de um dossel intermitente para colonizar as demais árvores via copa (Hergaty 1991; Putz et al. 2010). Nossas observações indicam que as lianas distribuem

suas folhas entrelaçadas às folhas de sua estrutura de suporte, corroborado o descrito para algumas florestas tropicais (Castellanos et al. 1992). Apesar da disposição foliar reduzir o acesso à radiação pelas folhas das lianas, esta diminui a competição por luz com o forófito (Ichihashi & Tatenó 2011), resultando em uma assinatura espectral muito similar entre árvores e lianas no cerrado.

O conteúdo de água foliar flutua ao longo das estações climáticas dependendo da disponibilidade de água no solo e do controle estomático (Frank et al. 2007; Bucci et al. 2008). No presente estudo, não observamos diferença no índice WBI (conteúdo foliar de água) entre os grupos estruturais na estação seca. As árvores no cerrado estudado, perdem total ou parcialmente suas folhas durante a estação seca (Camargo et al. 2018), Evitando assim os danos ocasionados pelo déficit hídrico. As lianas no cerrado também não suportam o déficit hídrico e perdem folhas no mesmo período que sua estrutura de suporte (Sfair 2006). Portanto, de acordo com Sánchez-Azofeifa et al. (2009b) as lianas só tornam funcionalmente diferentes de árvores quando há limitação de luz ou água. Sendo que para o cerrado, podemos esperar que água e luz não selecionaram diferenças estruturais e especialmente espectrais entre lianas e árvores relativas a economia de água.

As lianas do cerrado estabelecem uma interação antagonista com árvores principalmente durante a estação seca, quando suas características funcionais (LMA, SLA, pigmentos e nutrientes foliares) lhes garantem melhor efetividade na assimilação de carbono (Pooter & Jong 1999; Kazda & Salzer 2000; Zhu & Cao 2010). Em ambientes sazonalmente secos como o cerrado, isto está relacionado com a competição por recursos disponíveis no solo, como água e/ou nutrientes, e a capacidade de forrageamento das raízes de lianas (Schnitzer et al. 2005).

Sugerimos que novos estudos busquem avaliar outras características ecofisiológicas (eficiência do uso da água e dos nutrientes foliares, condutância estomática, conteúdo e potencial de água foliar, taxa de respiração), condutividade hidráulica, anatomia dos vasos em raízes e adaptações morfológicas das folhas de lianas (proporção de parênquima, espaços aeríferos) para avaliarmos com maior precisão a eficiência de lianas no cerrado e suas vantagens competitivas em relação aos distúrbios antrópicos atuais.

**Agradecimentos** – Este estudo foi financiado pela da FAPESP – Fundação de Amparo à Pesquisa Estado de São Paulo (#2013\50155-0 FAPESP-Microsoft Research), e recebeu

apoio do programa CAPESP-PROAP Pós-graduação em Biologia Vegetal. BCV recebeu bolsa de doutorado da CAPES e LPCM recebe bolsa de produtividade em pesquisa do CNPq. Agradecemos o Instituto Florestal e a área privada formada pela Fazenda Botelho pela permissão e apoio para a realização dos estudos de campo. Agradecemos também pelo Instituto de Botânica de São Paulo (Ecologia) pelo apoio nas análises laboratoriais.

## 6. Referências

- Addo-Fordjour, P., Rahmad, Z.B. & Shahrul, A.M.S. 2013. Effects of human disturbance on liana community diversity and structure in a tropical rainforest, Malaysia: implication for conservation. *Journal of Plant Ecology* 6 (6): 391-399.
- Alberston, B., Almeida, J., Helm, R., Torres, R.S., Menzel, A., Morellato, L.P.C. 2014. Using phenological cameras to track the green up in a cerrado savanna and its on-the-ground validation. *Ecological Information* 19: 62-70.
- Amorim, P.K. & Batalha, M.A. 2006. Soil characteristics of a hyperseasonal cerrado compared to a seasonal cerrado and floodplain grassland: implications for plant community structure. *Brazilian Journal of Biology* 66 (2): 661-670.
- 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 (3): 282-289.
- Asner, G.P. & Martin, R.E. 2012. Contrasting leaf chemical traits in tropical lianas and trees: implications for future forest composition. *Ecology Letters* 15 (9): 1001–1007.
- Avalos, G., Mulkey, S.S. & Kitajima, K. 1999. Leaf optical properties of trees and lianas in the outer canopy of a tropical dry forest. *Biotropica* 31 (3): 517-520.
- Avalos, G., Mulkey, S.S. & Wright, S.J. 2007. Colonization strategies of two liana species in a tropical dry forest canopy. *Biotropica* 39 (3): 393-399.
- Ball, A., Sanchez-Azofeifa, A., Portilio-Quintero, C., Rivard, B., Castro-Contreras, S., Fernandes, G. 2015. Patterns of leaf biochemical and structural properties of cerrado life forms: implications for remote sensing. *PloS One* 10 (2): 1-15.
- Broadbent, E.N., Zarin, D.J., Asner, G.P., Peña-Claros, M., Cooper, A. & Littell, R. Recovery of forest structure and spectral properties after selective logging in lowland Bolivia. *Ecological Application* 16 (3): 1148-1163.
- Bucci, S.L., Scholz, F.G., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Zhang, Y. & Hao, G. 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 (3): 233-245.

- Burnham, R.J. 1994. Patterns in tropical leaf litter and implications for angiosperm paleobotany. *Review of Paleobotany and Palynology* 81 (1): 99-113.
- Cai, Z., Schnitzer, S.A. & Bongers, F. 2007. Photosynthetic differences during seasonal drought give lianas a competitive advantage over trees in a tropical seasonal rainforest. In: Cai, Z. (ed.) *Lianas and trees in tropical forests in south China*. Wageningen University, Netherlands. Pp: 43- 64.
- Cai, Z., Schnitzer, S.A. & Bongers, F. 2009. Seasonal differences in leaf-level physiology give lianas a competitive advantage over trees in a tropical seasonal forest. *Physiological Ecology* 161 (1): 25-33.
- Camargo, M.G.G., Carvalho, H.H., Alberton, B.C., Reys, P. & Morellato, L.P.C. 2018. Leafing patterns and leaf exchange strategies of a cerrado woody community. *Biotropica* 50 (3): 442-454.
- Campanello, P.I., Garibaldi, J.F., Ares, A., Montii, L. & Goldstein, G. 2007. Tree regeneration and microclimate in a liana and bamboo-dominated semideciduous Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management* 252 (1-3): 108-117.
- Carse, L.B., Fredericksen, T.S. & Licona, J.C. 2000. Liana-Tree species associations in a Bolivian dry forest. *Tropical Ecology* 41 (1): 1-10.
- Castellanos, A.E., Mooney, H.A., Bullock, S.H., Jones, C. & Robichaux, R. 1989. Leaf, Stem, and Metamer Characteristics of Vines in a Tropical Deciduous Forest in Jalisco, Mexico. *Biotropica* 21 (1): 41-49.
- Castellanos, J., Duran, R., Guzman, S. & Briones, O. 1992. Three-dimensional space utilization of lianas: A Methodology. *Biotropica* 24 (3): 396-401.
- Castro-Esau, K. L., Sánchez-Azofeifa, G. A., & Caelli, T. 2004. Discrimination of lianas and trees with leaf-level hyperspectral data. *Remote Sensing of Environment* 90: 353–372.
- Chaves, O.M., Arroyo-Rodríguez, V., Martínez-Ramos & Stoner, K.E. 2015. Primate extirpation from rainforest fragments does not appear to influence seedling recruitment. *American Journal of Primatology* 77 (4): 468-478.
- Chen, Y., Cao, K., Schnitzer, S.A., Fan, Z. Zhang, J. & Bongers, F. 2015. Water-use advantage for lianas over trees in tropical seasonal forests. *New Phytologist* 205 (1): 128-136.
- Chiarello, A.G. 1998. Diet of the Atlantic forest maned sloth *Bradypus torquatus* (Xenarthra: Bradypodidae). *Journal of Zoology* 246 (1): 11-19.
- Coomes, D.A. & Grubb, P.J. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs* 70 (2): 171– 207.
- Coutinho, L.M. 1978. O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 1: 17-23.

- Cornellissen, J.H.C., Lavorel, E., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Stegee, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cusack, D.F., Karpman, J., Ashdown, D., Cao, Q., Ciochina, M., Halterman, S., Lydon, S. & Neupane, A. 2016. Global change effects on humid tropical forests: Evidence for biogeochemical and biodiversity shifts ecosystem-scale. *Reviews of Geophysics* 54 (3): 523-610.
- Danson, F. M. 1995. Developments in the remote sensing of forest canopy structure. In F. M. Danson, & S. E. Plummer (eds.). *Advances in environmental remote sensing* Chichester, UK, Wiley. Pp. 53-69.
- Eissenstat, D.M., Wells, C.E., Yanai, R.D. & Whitbeck, J.L. 2000. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytology* 147 (1): 33–42.
- Ewers, F. W., Cochard, H. & Tyree, M.T. 1997. A survey of root pressure in vines of a tropical lowland forest. *Oecologia* 110 (2): 191-196.
- Foley, S., Rivard, B. & Sánchez-Azofeifa, G. A. 2006. Foliar spectral properties following leaf clipping and implications for handling techniques. *Remote Sensing of Environment* 103: 265–275.
- Foster, J.R., Townsend, P.A. & Zganjar, C.E. 2008. Spatial and temporal patterns of gap dominance by low-canopy lianas detected using EO-1 Hyperion and Landsat thematic mapper. *Remote Sensing of Environment* 112: 2104–2117.
- Fox, J., Weisberg, S., Price, B., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Bolker, B., Ellison, S., Firth, D., Friendly, M., Gorjanc, G., Graves, S., Heiberger, R., Laboissiere, R., Maechler, M., Monette, G., Murdoch, D., Nilsson, H., Ogle, D., Ripley, B., Venables, W., Walker, S., Winsemius, D. & Zeileis, A. 2018. Package ‘car’. An R Companion to Applied Regression, Third Edition, Sage, in press.
- Frank, P.J., Drake, P.L. & Froend, R.H. 2007. Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant Cell Environmental* 30 (1): 19-30.
- Gallegher, R.V. & Leishman, M.R. 2012. A global analysis of trait variation and evolution in climbing plants. *Journal of Biogeography* 39 (10): 1757-1771.
- Gamon J.A., Peñuelas, J. & Field, C.B. 1992 A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing Environ* 41: 35-44
- Gamon, J.A., Serrano, L. & Surfus, J.S. 1997. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. *Oecologia* 112 (4): 492-501.

- Garrido-Pérez, E.I., Drán, R. & Gerold, G. 2012. Las relaciones liana árbol: repercusiones sobre las comunidades arbóreas y sobre la evolución de los árboles. *Interciencia* 37 (3): 183-189.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.
- Gentry, A.H. & Dodson, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19 (2): 149-156.
- Gentry, A.H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz, F.E. and Mooney, H.A. (eds.). *The biology of vines*. Cambridge, Cambridge University Press. Pp. 3-49.
- Gerwing, J.J., Schnitzer, S.A., Burnham, R.J., Bongers, F., Chave, J., Dewalt, S.J., Ewango, C.E.N., Foster, R., Kenfack, D., Martinez-Ramos, M., Parren, M., Parthasarathy, N., Perez-Salicrup, D.R., Putz, F.E. & Thomas, D.W. 2006. A standard protocol for lianas censuses. *Biotropica* 38 (2): 256-261.
- Gianoli, E. 2004. Evolution of a climbing habit promotes diversification in flowering plants. *The Royal Society* 271 (1552): 2011-2015.
- Gianoli, E., Torres-Diaz, C., Ruiz, E., Salgado-Luarte, C., Molina-Montenegro, M.A., Saldaña, A. & Rios, R.S. 2016. Woody climbers show greater population genetic differentiation than trees: Insights into the link between ecological traits and diversification. *Evolution* 70 (12): 2736-2745.
- Grant, L. 1987. Difuse and specular characteristics of leaf reflectance. *Remote Sensing of Environment* 22: 309-322.
- Grisi, P.U., Imatomi, M., Pereira, V.C., Anese, S. & Gualtieri, S.C.J. 2016. Influence of *Serjania lethalis* A. St.-Hil. (Sapindaceae) leaf and stem crude extracts on diaspores and seedlings of different cultivated species. *South African Journal of Botany* 105: 97-105.
- Grogan, J. & Landis, R.M. 2009. Growth history and crown vine coverage are principal factors influencing growth and mortality rates of big-leaf mahogany *Swietenia macrophylla* in Brazil. *Journal of Applied Ecology* 46 (6): 1283-1291.
- Gutierrez, M., San Miguel-Chavez, R. & 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 (4): 279-286.
- Hegarty E. 1990. Leaf life-span and leafing phenology of lianes and associated trees during a rainforest succession. *Journal of Ecology* 78 (3): 300-312.
- Hergaty, E.E. 1991. Vine-host interactions. In: Putz, F.E. & Mooney, H.A. *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 357-375.

- Hesketh, M. & Sánchez-Azofeifa, G.A. 2012. The effect of seasonal spectral variation on species classification in the Panamanian tropical forest. *Remote Sensing of Environmental* 118: 73-82.
- Hoffmann, W.A., Franco, A.C., Moreira, M.Z. & Haridasan, M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology* 19 (6): 932-940.
- Ichihashi, R. & Tateno, M. 2011. Strategies to balance between light acquisition and the risk of falls of four temperate liana species: to overtop host canopies or not? *Journal of Ecology* 99 (4): 1071-1080.
- Joetzjer, E., Douville, H., Ciais, P., Decharme, B. & Tyteca, S. 2013. Hydrologic benchmarking of meteorological drought indices at interannual to climate change timescales: a case study over the Amazon and Mississippi river basins. *Hydrologic and Earth System Sciences* 17 (12): 4885-4895.
- Kalácska, M., Calvo-Alvarado, J.C. & Sánchez-Azofeifa, G.A. 2005. Calibration and assessment of seasonal changes in leaf area index of a dry forest in different stages of succession. *Tree Physiology* 25 (6): 733-744.
- Kalácska, M., Bohlman, S., Sanchez-Azofeifa, G.A., Castro-Esau, K. & Caelli, T. 2007. Hyperspectral discrimination of tropical dry forest lianas and trees: Comparative data reduction approaches at the leaf and canopy levels. *Remote Sensing of Environmental* 109: 406-415.
- Kazda, M. & Salzer, J. 2000. Leaves of lianas and self-supporting plants differ in mass per unit area and in nitrogen content. *Plant Biology* 2 (3): 268-271.
- Kazda, M., Miladera, J.C. & Salzer, J. 2009. Optimisation of spatial allocation patterns in lianas compared to trees used for support. *Trees* 23: 295-304.
- Klink, C.A. & Machado, R.B. 2005. A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade* 1 (1): 147-155.
- Koerselman W. & Meuleman A.F.M. 1996. The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33 (6):1441–1450.
- Köppen, W.P. 1948. *Climatologia. Fundo de Cultura Econômica. Cidade do México, Buenos Aires.* 479p.
- Laurence, W.F., Pérez-Salicrup, D., Dalemônica, P., Fearnside, P.M., D'angelo, S., Jerzolinski, A., Pohl, L. & Levejoy, T.E., 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82 (1): 105-116.
- Ladwing, L.M. & Meiners, S.J. 2015. The role of lianas in temperate tree communities. In: Schnitzer, S.A., Bongers, F., Burnham, R.J. & Putz, F.E (eds). *Ecology of lianas*, Wiley Blackwell, Oxford. P.p.: 188-2002.

- Lichtenthaler, H.K. & Wellburn, A.R. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophyll *a* and *b* of leaf extract in different solvents. *Biochemical Society Transactions* 11 (5): 591–592.
- Li, G., Lu, G., Moran, E. & Hetrick, S. 2011. Land-cover classification in a moist tropical region of Brazil with Landsat Thematic Mapper imagery. *International Journal of Remote Sensing* 32 (23): 8207-8230.
- Malavolta, E., Vitti, G.C. & Oliveira, S.A. 1997. Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações. Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato, Piracicaba. Pp. 236-246.
- Mata, D.I., Moreno-Casasola, P. & Madero-Veja, C. 2012. Litterfall of tropical forested wetlands of Veracruz in the coastal floodplains of the Gulf of Mexico. *Aquatic Botany* 98: 1– 11.
- Marvin, D.C., Asner G.P. & Schnitzer, S.A. 2016. Liana canopy mapped throughout a tropical forest with high-fidelity imaging spectroscopy. *Remote Sensing of Environment* 176: 98-106.
- Morellato, L.P.C. & Leitão-Filho, H.F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28 (2): 180-191.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E. & Wagner, H. 2018. Package 'vegan'. An R Companion to Applied Regression, Third Edition, Sage, in press.
- Peñalosa, J. 1984. Basal Branching and vegetative spread in two tropical rain forest lianas. *Biotropica* 16 (1): 1-9.
- Peñuelas, J., Filella, I., Biel, C., Serrano, L. & Savé, R. 1993. The reflectance at the 950-970 nm region as indicator of plant water status. *International Journal of Remote Sensing* 14 (10): 1887-1905.
- Peñuelas, J., Baret, F. & Filella, I. 1995a. Semi-empirical indices to assess carotenoids/chlorophyll *a* ratio from leaf spectral reflectance. *Photosynthetica* 31 (2): 221– 230.
- Peñuelas, J., Filella, I. & Gamon, J. 1995b. Assessment of photosynthetic radiation-use efficiency with spectral reflectance. *New Phytologist* 131 (3): 291-296.
- Pérez-Salicrú, D.R. & Barker, M.G. 2000. Effect of liana cutting on water potential and growth of adult *Senna multijuga* (Caesalpinioideae) trees in a Bolivian tropical forest. *Oecologia* 33 (1): 34-47.
- Phillips, O & Miller, J. 2002. Global Patterns of Plant Diversity: Alwyn H. Gentry's Forest Transect Data Set. Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis. 319p.

- Phillips, O.L., Vásquez, M.R., Arroyo, L., Baker, T., Killeen, T., Lewis, S.L., Yandvinder, M., Mendonza, A.M., Neil, D., Vargas, P.C., Alexiades, M., Cerón, C., Di Fiore, A., Erwin, T., Jardim, A., Palacios, W., Saldias, M. & Vinceti, B. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* 418: 770–774.
- Pooter, H. & Jong, R. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plans from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist* 143 (1): 163–176.
- Poorter, L. & Bongers, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87 (7): 1733-1743.
- Poorter, H., Pepin, S., Rijkers, T., De Jong, Y., Evans, J.R. & Korner, C. 2006. Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves. *Journal Experimental Botany* 57 (2): 355–371.
- Putz, F.E. 1980. Lianas vs trees. *Association for Tropical Biology and Conservation* 12 (3): 224-225.
- Putz, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecology* 65 (6): 1713-1724.
- Ratter, J.A., Bridgewater, S., Atkinson, R. & Ribeiro, J.F. 1996. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation II: comparison of the woody vegetation of 98 areas. *Edinburge Journal of Botany* 53 (2): 153–180.
- Ratter, J.A., Ribeiro, J.F. & Bridgewater, S. 1998. The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80 (3): 223–230.
- Restom, T.G. & Nepstad, D.C. 2001. Contribution of vines to the evapotranspiration of a secondary forest in eastern Amazonia. *Plant and Soil* 236 (2): 155-163.
- 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.
- Reys, P., Camargo, M.G.G., Grombone-Guaratini, M.T., Teixeira, A.D.P, Assis, M.A. & Morellato, L.P.C. 2013. Structure and floristic composition of a Cerrado sensu stricto and its relevance to ecological restoration. *Hoehnea* 40 (3): 449–464.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano, S.M., Almeida, S.P. Cerrado: ambiente e flora. Planaltina: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Brasília. Pp. 89-166.
- Rossatto, D.R., Kolb, R.M. & Franco, A. 2015. Leaf anatomy is associated with the type of growth form in Neotropical savana plants. *Botany* 93 (8): 507-518.
- 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 (6): 288–295.

- Salzer, J., Matezki, S. & Kazda, M. 2006. Nutritional differences and leaf acclimation of climbing plants and the associated vegetation in different types of an Andean montane rainforest. *Oecologia* 147: 417-425.
- Sánchez-Azofeifa, G.A. & Castro-Esau, K. 2006. Canopy observations on the hyperspectral properties of a community of tropical dry forest lianas and their host trees. *International Journal of Remote Sensing* 27 (10): 2101-2109.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Castro, K., Wright, S.J., Gamon, J., Kalácska, M., Rivard, B., Schnitzer, S.A. & Feng, J.L. 2009a. Differences in leaf traits, leaf internal structure, and spectral reflectance between two communities of lianas and trees: Implications for remote sensing in tropical environments. *Remote Sensing of Environment* 113: 2076–2088.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Kalácska, M., Espírito-Santo, M.M., Fernandes, G.W. & Schnitzer, S. 2009b. Tropical dry forest succession and the contribution of lianas to wood area index (WAI). *Forest Ecology and Management* 258: 941–948.
- Santiago, L.S. & Wright, S.J. 2007. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology* 21 (1): 19-27.
- Sarmiento, G., Goldstein, G. & Meinzer, F. 1985. Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. *Biological Reviews* 60 (3): 315-355.
- Scariot, A. & Sevilha, A.C. 2000. Diversidade, Estrutura e manejo de florestas decíduais e as estratégias para a conservação. In: Cavalcanti, T.B., Walter, M.T. (eds.), *Tópicos atuais em botânica: palestras convidadas do Congresso Nacional de Botânica*. Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília, DF, Brasil, pp. 183–188.
- Schnitzer, S.A & Carson, W.P. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82 (4): 913-919.
- Schnitzer, S.A & Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution* 17 (5): 223-230.
- Schnitzer, S.A. 2005. A mechanism explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *American Society of Naturalists* 166 (2): 262-276.
- Schnitzer, S.A., Kuzee, M. & Bongers, F. 2005. Disentangling above-and belowground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology* 93 (6): 1115–1125.
- Schnitzer, S.A., Rutishauser, S. & Aguilar, S. 2008. Supplemental protocol for liana censuses. *Forest Ecology and Management* 255: 1044-1049.
- Schnitzer, S.A. & Bongers, F. 2011. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters* 14 (4): 397-406.

- Schnitzer, S.A., van der Heijden, G., Mascaró, J. & Carson, W.P. 2014. Lianas in gaps reduce carbon accumulation in a tropical forest. *Ecology* 95 (1): 3008-3017.
- Sfair, J.C. 2006. Fenodinâmica de lianas e forófito em um fragmento de Itirapina (SP). Dissertação apresentada para o programa de Ecologia. Universidade Estadual de Campinas. 93p.
- Sims, D.A. & Gamon, J.A. 2002. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment* 81: 337-354.
- Souza-Alves, J.P., Fontes, I.P., Chagas, R.R.D. & Ferrari, S. 2011. Seasonal versatility in the feeding ecology of a group of Titis (*Callicebus coimbrai*) in the northern Brazilian Atlantic Forest. *American Journal of Primatology* 73 (12): 1199-1209.
- Staudhammer, C.L., Wadt, L.H.O. & Kainer, K.A. 2013. Tradeoffs in basal area growth and reproduction shift over the lifetime of a long-lived tropical species. *Oecologia* 173: 45-57.
- Stevens, G.C. 1987. Lianas as structural parasites: The *Bursera simaruba* example. *Ecology* 68 (1): 77-81.
- Tang, Y., Kitching, R.L. & Cao, M. 2012. Lianas as structural parasites: a re-evaluation. *Chinese Science Bulletin* 57 (4): 307-312.
- Tannus, J.L.S., Assis, M.A. & Morellato, L.P. 2006. Fenologia reprodutiva em campo sujo e campo úmido numa área de cerrado no sudeste do Brasil, Itirapina-SP. *Biota Neotropica* 6 (3). Disponível em: <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n3/pt/abstract?article+bn02806032006>. Acesso em: 04 de julho de 2018.
- Tobin, M.F., Wright, A.J., Mangan, S.A. & Schnitzer, S.A. 2012. Lianas have a greater competitive effect than trees of similar biomass on tropical canopy trees. *Ecosphere* 3 (2): 1-11.
- Toscan, M.A.G, Temponi, L.G., Guimarães, A.T.B. & Junior, J.F.C. 2014. Litter production and seed rain in semideciduous forest fragments at different successional stages in the western part of the state of Paraná, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 28 (3): 392-403.
- van der Sander, M.T., Pooter, L., Schnitzer, S.A. & Markesteijn, L. 2013. Are lianas more drought-tolerant than trees? A test for role of hydraulic architecture and other stem and leaf traits. *Physiological Ecology* 172 (4): 961-972.
- van der Heijden, G.M.F. & Phillips, O.L. 2009. Liana infestation impacts tree growth in a lowland tropical moist forest. *Biogeosciences* 6: 2217-2226.
- van der Heijden, G.H., Powers, J.S. & Schnitzer, S.A. 2015. Lianas reduce carbon accumulation and storage in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112 (43): 13267-13271.

- Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecological Society of America* 65 (1): 285-298.
- Yorke, S.R., Schnitzer, S.A., Mascaro, J., Lechter, S.G. & Carson, W.P. 2013. Increasing liana abundance and basal area in a tropical forest: the contribution of long-distance clonal colonization. *Biotropica* 45 (3): 317-324.
- Walter, B.M.T. 2008. O conceito de savana e seu componente Cerrado. In: Sano, S.M., Almeida, S.P. & Ribeiro, J.F. *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica, Brasília. Pp. 16-45.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Gamier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J. & Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- Wright, S.J., Calderón, O., Hernández, A. & Paton, S. 2004. Are lianas increasing in importance in tropical forest? A 17-year record from Panama. *Ecology* 85 (2): 484-489.
- Wright, I., Reich, P., Cornelissen, J., Falster, D.S., Groom, P.K., Hikosaka, K., Lee, W., Lusk, C.H., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Warton, D.I. & Westoby, M. 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology Biogeography* 14 (5): 411-421.
- Wyca, T.P., Oleksyn, J., Karolewski, P. & Schnitzer, S.A. 2013. Phenotypic correlates of the lianescent growth form: a review. *Annals of Botany* 112 (9): 1667-1681.
- Zhu, S. & Cao, K. 2010. Contrasting cost-benefit strategy between lianas and trees in a tropical seasonal rain forest in southwestern China. *Oecologia* 163 (3): 591-599.

## 7. Tabelas e Figuras

### 7.1 Tabelas

**Tab. 1:** Espécies coletadas cujas características foliares foram analisadas, provenientes do cerrado *sensu stricto* em Itirapina, SP. Formas de vida: L: lianas; F: forófito (árvores usadas por lianas como estrutura de suporte); Co: controle (árvores livres da colonização por lianas).

Família	Espécie	Forma de vida
<b>Aristolochiaceae</b>	<i>Aristolochia labiata</i> Wild.	L
<b>Bignoniaceae</b>	<i>Amphilophium elongatum</i> (Vahl) L.G.Lohmann	L
<b>Bignoniaceae</b>	<i>Pyrostegia venusta</i>	L
<b>Malpighiaceae</b>	<i>Banisteriopsis stelarioris</i> (Griseb.) B.Gates	L
<b>Sapindaceae</b>	<i>Serjania lethalis</i> A.St.-Hil	L
<b>Sapindaceae</b>	<i>Serjania reticulata</i> Cambess	L
<b>Annonaceae</b>	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	F
<b>Fabaceae</b>	<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.	F
<b>Fabaceae</b>	<i>Stryphnodendron obovatum</i> Benth.	F
<b>Lauraceae</b>	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	F
<b>Malvaceae</b>	<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	F
<b>Ochnaceae</b>	<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Engl.	F
<b>Sapotaceae</b>	<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	F
<b>Apocynaceae</b>	<i>Aspidosperma tomentosa</i> Mart.	Co
<b>Araliaceae</b>	<i>Schefflera vinosa</i> (Cham. & Schtdl.) Frodin & Fiaschi.	Co
<b>Erythroxylaceae</b>	<i>Erythroxylum suberosum</i> A.St.-Hil.	Co
<b>Malpighiaceae</b>	<i>Banisteriopsis campestris</i> (A.Juss.) Little	Co
<b>Malpighiaceae</b>	<i>Byrsonima basiloba</i> A.Juss.	Co
<b>Myristicaceae</b>	<i>Virola sebifera</i> Aubl.	Co
<b>Siparunaceae</b>	<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	Co
<b>Rubiaceae</b>	<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schtdl.) Schum.	Co
<b>Vochysiaceae</b>	<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Co

**Tab. 2:** Índices espectrais de reflectância aplicados ao espectro foliar as espécies de lianas, árvores-forófito (árvores usadas por lianas como estrutura de suporte) e árvores-controle (controle (árvores livres da colonização por lianas) do cerrado *sensu stricto* de Itirapina, SP.

<b>Estimativa</b>	<b>Índice</b>	<b>Autor</b>
Clorofila	$mSR_{705} = (R_{750} - R_{445}) / (R_{705} - R_{445})$	Sims & Gamon 2002
	$mND_{705} = (R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705} - 2 * R_{445})$	
Carotenóides/Clorofila	$PRI = (R_{531} - R_{570}) / R_{531} + R_{570}$	Gamon et al. 1992
	$SIPI = (R_{800} - R_{445}) / (R_{800} - R_{680})$	Peñuelas et al. 1995
Conteúdo de água	$WBI = R_{900} / R_{970}$	Peñuelas et al. 1993

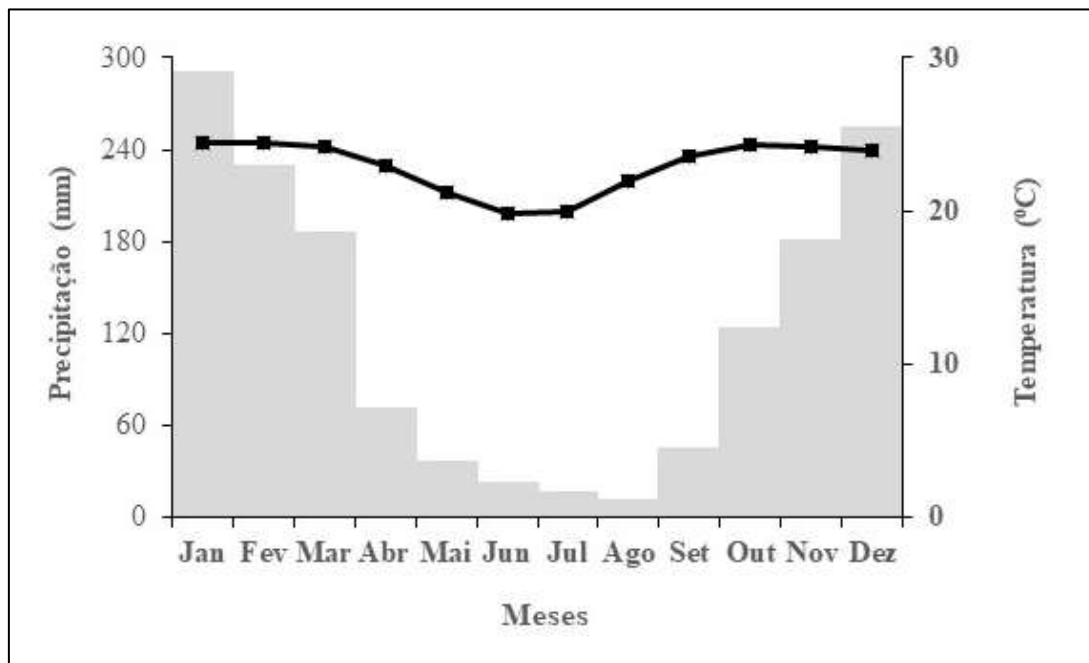
**Tab. 3:** Anova dois fatores comparando as médias das características foliares (concentração de pigmentos e nutrientes, espectro de reflectância, área foliar específica, massa foliar) entre lianas, forófitos (estrutura de suporte para lianas) e controle (árvores sem a colonização por lianas) durante as estações seca e chuvosa em área de cerrado *sensu stricto*, Itirapina-SP. Consideramos diferença significativa  $p \leq 0,05$ . Letras minúsculas (a, b, c) = diferenças significativas das médias entre aos grupos estruturais; letras maiúsculas (A, B) = diferença significativa entre as estações seca e chuvosa. **Legenda:** Clha= clorofila a; Clhb= clorofila b; Clh<sub>total</sub>= clorofila total; mND<sub>705</sub>= diferença normalizada para reflectância a 705 nm; mSR<sub>705</sub>= razão simples modificada para reflectância a 705 nm; R<sub>550nm</sub>= reflectância a 550 nm; R<sub>800nm</sub>= reflectância a 800 nm; SIPI= índice de pigmento independente da estrutura; PRI= índice de reflectância fotoquímica; WBI= conteúdo foliar de água; SLA= área foliar específica; LMA= massa foliar por unidade de área; P= concentração de fósforo; N= concentração de nitrogênio.

Características foliares	Estação Seca						Estação Chuvosa					
	Lianas		Forófito		Controle		Lianas		Forófito		Controle	
	Média	Des.Pad.	Média	Des.Pad.	Média	Des.Pad.	Média	Des.Pad.	Média	Des.Pad.	Média	Des.Pad.
<b>Clha (mg.g<sup>-1</sup>)</b>	1.230 <sup>a,A</sup>	0.194	1.031 <sup>a,c,A</sup>	0.222	0.974 <sup>b,c,A</sup>	0.239	2.096 <sup>a,B</sup>	0.650	1.740 <sup>a,B</sup>	0.320	1.544 <sup>a,B</sup>	0.257
<b>Clhb (mg.g<sup>-1</sup>)</b>	0.625 <sup>a,A</sup>	0.236	0.474 <sup>a,A</sup>	0.210	0.444 <sup>a,A</sup>	0.141	0.685 <sup>a,A</sup>	0.369	0.471 <sup>a,c,A</sup>	0.182	0.381 <sup>b,c,A</sup>	0.236
<b>Clh<sub>total</sub> (mg.g<sup>-1</sup>)</b>	2.174 <sup>a,A</sup>	0.690	1.592 <sup>a,c,A</sup>	0.717	1.452 <sup>b,c,A</sup>	0.576	2.097 <sup>a,A</sup>	0.877	1.548 <sup>a,c,A</sup>	0.510	1.226 <sup>b,c,A</sup>	0.501
<b>Carotenóide (mg.g<sup>-1</sup>)</b>	0.328 <sup>a,A</sup>	0.098	0.235 <sup>a,A</sup>	0.118	0.233 <sup>a,A</sup>	0.127	0.265 <sup>a,A</sup>	0.221	0.226 <sup>a,A</sup>	0.096	0.220 <sup>a,A</sup>	0.099
<b>mND<sub>705</sub></b>	0.558 <sup>a,A</sup>	0.223	0.589 <sup>a,A</sup>	0.052	0.579 <sup>a,A</sup>	0.092	0.56 <sup>a,A</sup>	0.101	0.608 <sup>a,A</sup>	0.052	0.594 <sup>a,A</sup>	0.058
<b>mSR<sub>705</sub></b>	4.214 <sup>a,A</sup>	1.284	3.945 <sup>a,A</sup>	0.693	3.984 <sup>a,A</sup>	1.208	3.833 <sup>a,A</sup>	1.411	4.186 <sup>a,A</sup>	0.671	4.040 <sup>a,A</sup>	0.811
<b>R<sub>550nm</sub></b>	0.097 <sup>a,A</sup>	0.027	0.106 <sup>a,A</sup>	0.023	0.096 <sup>a,A</sup>	0.018	0.113 <sup>a,A</sup>	0.032	0.1 <sup>a,A</sup>	0.013	0.11 <sup>a,A</sup>	0.023
<b>R<sub>800nm</sub></b>	0.673 <sup>a,A</sup>	0.019	0.70 <sup>a,A</sup>	0.027	0.698 <sup>a,A</sup>	0.047	0.686 <sup>a,A</sup>	0.019	0.706 <sup>a,A</sup>	0.016	0.714 <sup>a,A</sup>	0.035
<b>SIPI</b>	1.009 <sup>a,A</sup>	0.008	1.013 <sup>a,A</sup>	0.008	1.017 <sup>a,A</sup>	0.015	1.014 <sup>a,A</sup>	0.004	1.016 <sup>a,A</sup>	0.006	1.018 <sup>a,A</sup>	0.012
<b>PRI</b>	0.673 <sup>a,A</sup>	0.019	0.704 <sup>a,A</sup>	0.026	0.698 <sup>a,A</sup>	0.040	0.685 <sup>a,A</sup>	0.019	0.706 <sup>a,A</sup>	0.016	0.714 <sup>a,A</sup>	0.035
<b>WBI</b>	1.021 <sup>a,A</sup>	0.006	1.026 <sup>a,A</sup>	0.01	1.02 <sup>a,A</sup>	0.013	1.019 <sup>a,A</sup>	0.028	1.033 <sup>b,c,A</sup>	0.004	1.031 <sup>a,c,B</sup>	0.009
<b>SLA (cm<sup>2</sup>/g)</b>	162.40 <sup>a,A</sup>	98.036	66.552 <sup>b,A</sup>	13.730	84.975 <sup>b,A</sup>	35.084	121.475 <sup>a,A</sup>	71.520	91.480 <sup>a,A</sup>	46.410	95.560 <sup>a,A</sup>	36.231
<b>LMA (g/cm<sup>2</sup>)</b>	0.009 <sup>a,A</sup>	0.005	0.016 <sup>a,A</sup>	0.003	0.014 <sup>a,A</sup>	0.005	0.009 <sup>a,A</sup>	0.005	0.013 <sup>a,A</sup>	0.006	0.015 <sup>a,A</sup>	0.019
<b>P (mg.g<sup>-1</sup>)</b>	1.194 <sup>a,A</sup>	0.358	0.704 <sup>b,A</sup>	0.252	0.655 <sup>b,A</sup>	0.278	1.615 <sup>a,A</sup>	0.539	1.48 <sup>a,B</sup>	0.594	1.377 <sup>a,B</sup>	0.505
<b>N (mg.g<sup>-1</sup>)</b>	2.562 <sup>a,A</sup>	0.826	1.939 <sup>a,c,A</sup>	0.610	1.816 <sup>b,c,A</sup>	0.580	2.352 <sup>a,A</sup>	0.782	2.241 <sup>a,c,A</sup>	0.694	1.875 <sup>b,c,A</sup>	0.525

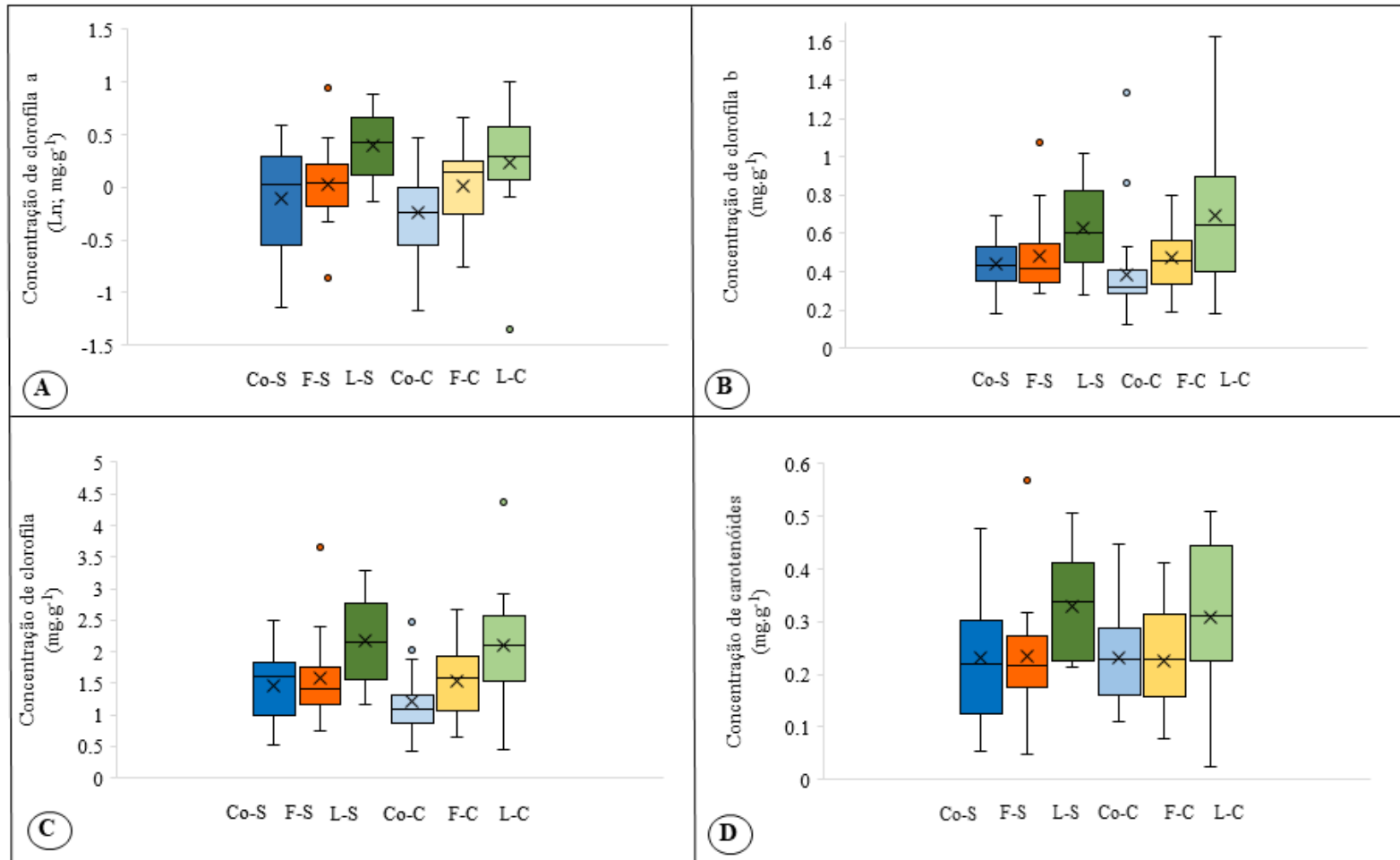
**Tab. 4:** Correlação de Spearman entre as características funcionais foliares dos grupos estruturais: lianas, árvores forófito e árvores controle (livres da colonização por lianas) durante as estações seca e chuvosa em cerrado *sensu stricto*, Itirapina-SP. Significância  $p \leq 0,05$ .

Características foliares	Estação Seca						Estação Chuvosa					
	Lianas		Forófito		Controle		Lianas		Forófito		Controle	
	r <sup>2</sup>	p	r <sup>2</sup>	p	r <sup>2</sup>	p	r <sup>2</sup>	p	r <sup>2</sup>	p	r <sup>2</sup>	p
<b>SLA x Clorofila total</b>	0.002	0.874	0.076	0.334	0.030	0.462	0.067	0.351	0.051	0.323	0.018	0.499
<b>SLA x Carotenóides</b>	0.071	0.356	0.025	0.585	0.123	0.123	0.078	0.315	0.063	0.271	0.091	0.126
<b>SLA x P</b>	0.005	0.790	0.008	0.689	0.039	0.321	0.002	0.780	0.008	0.492	0.003	0.652
<b>SLA x N</b>	<b>0.290</b>	<b>0.025</b>	0.003	0.025	0.085	0.139	<b>0.246</b>	<b>0.05</b>	0.010	0.672	<b>0.226</b>	<b>0.012</b>
<b>SLA x mND<sub>705</sub></b>	0.061	0.338	0.132	0.105	<b>0.192</b>	<b>0.022</b>	<b>0.357</b>	<b>0.030</b>	0.020	0.575	0.114	0.532
<b>LMA x Clorofila total</b>	0.241	0.088	0.154	0.164	0.013	0.627	0.005	0.797	0.001	0.339	0.002	0.839
<b>LMA x Carotenóides</b>	0.085	0.312	0.076	0.338	0.066	0.273	0.008	0.743	0.036	0.408	0.039	0.326
<b>LMA x P</b>	0.001	0.899	0.008	0.703	0.039	0.320	0.184	0.097	<b>0.214</b>	<b>0.034</b>	0.009	0.641
<b>LMA x N</b>	0.005	0.365	0.063	0.260	<b>0.225</b>	<b>0.012</b>	<b>0.351</b>	<b>0.015</b>	0.000	0.963	0.046	0.281
<b>mND<sub>705</sub> x Clorofila total</b>	0.106	0.255	0.061	0.395	0.024	0.517	0.122	0.241	0.005	0.761	0.001	0.857
<b>mSR<sub>705</sub> x Clorofila total</b>	0.001	0.911	0.055	0.420	0.014	0.616	0.053	0.451	0.009	0.706	0.000	0.931

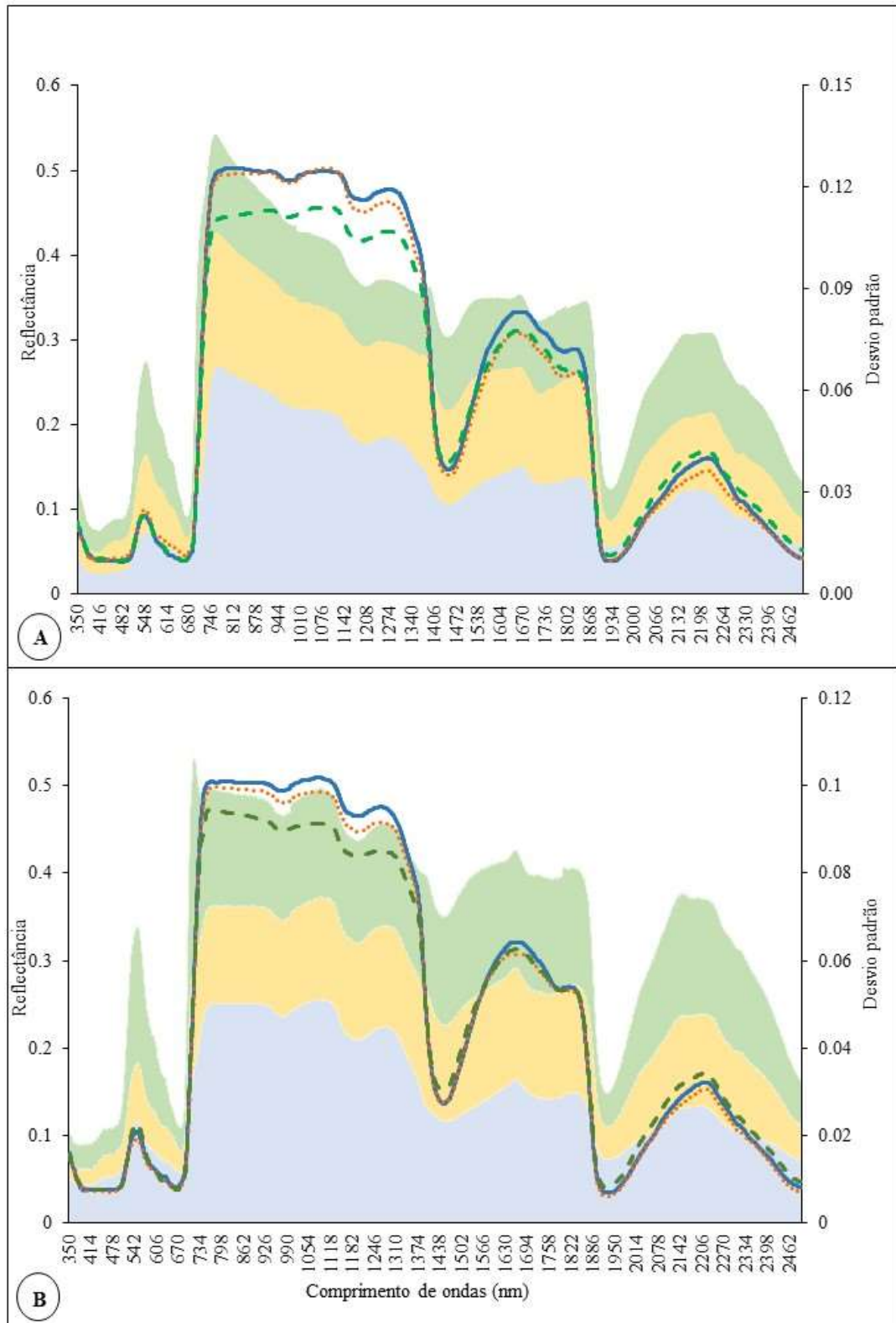
## 7.2 Figuras



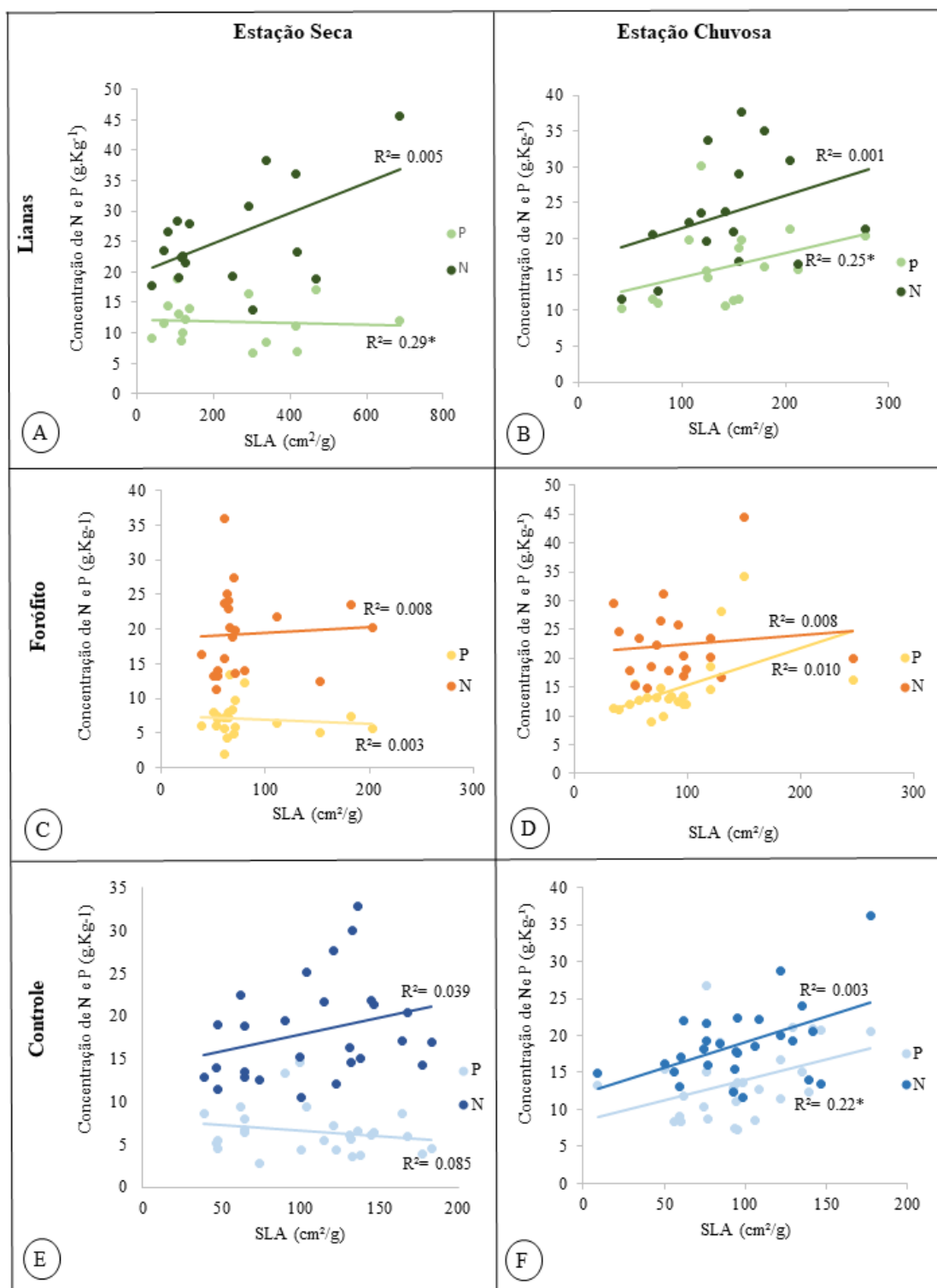
**Fig. 1:** Diagrama climático da área de cerrado sensu stricto, Itirapina (SP). Valores médios mensais de precipitação (barras cinza) e temperatura (linha preta) para o período de 1956 a 2017. Dados obtidos de múltiplas estações dos sites Hidroweb - Agência Nacional de Águas (ANA) e Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).



**Fig. 2:** Concentração de clorofila *a* (A), clorofila *b* (B), total (C) e carotenóides (D) entre os grupos controle (Co- árvores sem a colonização por lianas), forófitos (F- árvores usadas como estrutura de suporte para lianas) e lianas (L) durante as estações seca (S) e chuvosa (C) de um cerrado *sensu stricto*, Itirapina- SP.



**Fig. 3:** Espectro de reflectância entre os grupos controle (árvores sem a colonização por lianas- azul), forófitos (árvores usadas como estrutura de suporte para lianas- laranja) e lianas (verde) durante as estações seca (A) e chuvosa (B) de um cerrado *sensu stricto*, Itirapina- SP.



**Fig. 4:** Relação da área foliar específica e a concentração de fósforo (P) e nitrogênio (N) para lianas, forófito (árvores colonizadas por lianas) e controle (árvores livres de lianas), durante as estações secasse chuvosa de um cerrado *sensu stricto*, Itirapina- SP.  
\*Correlação significativa ( $p \leq 0,05$ ).

## Considerações finais

A tese desenvolvida compilou e desenvolveu dados e temas sobre ecologia de lianas nas florestas neotropicais, proporcionando novos direcionamentos para aprimorar o conhecimento e os estudos sobre lianas.

A revisão sistemática apresentada no capítulo I confirma a afirmação de que as lianas são negligenciadas das pesquisas florísticas e ecológicas, e delimitamos ao período anterior a década de 90. A partir do ano 2000 verificamos um o crescimento exponencial do interesse por estudos com lianas. Destacamos, nesta revisão, os contrapontos entre a interação de árvores e lianas, tais como, a relevância de lianas para as florestas tropicais e seus efeitos deletérios sobre a estrutura arbórea que acarretaram em uso de novas ferramentas para monitorar e manejar áreas dominadas por lianas, além de propor legislações para controle de espécies super-dominantes. Evidenciamos a importância de lianas como fonte de recursos naturais e econômicos para as comunidades tradicionais.

No capítulo 2, contribuímos para a discussão da importância do componente arbóreo para a biomassa de lianas e estoque de carbono, nas florestas tropicais, em detrimento dos fatores climáticos. Identificamos também que o efeito direto de lianas sobre o estoque de carbono é reduzido uma vez que causam danos estruturais às árvores de grande porte e aumentam a mortalidade. Com isso lianas podem ter graves efeitos sobre o estoque de carbono florestal. Além disso, confirmamos a hipótese que os fatores climáticos têm um efeito menor e indireto sobre a biomassa de lianas e estoque de carbono. Assim, sugerimos a inclusão de lianas nos modelos globais de mudanças vegetacionais, além de incluir fatores edáficos nestes modelos, pois o solo pode ter efeito direto na abundância de lianas.

No capítulo 3, destacamos que as relações ecofisiológicas e espectrais de lianas e árvores em cerrado são distintas das de florestas úmidas e sazonalmente secas. Constatamos que técnicas e índices provindos do sensoriamento cerrado são insuficientes para distinguir árvores e lianas em cerrado. Isso devido, as lianas em cerrado não formam uma camada de folhas sobre a copa das árvores, como em florestas úmidas e sazonalmente secas. Em cerrado as lianas dispõem suas folhas entrelaçadas com as das árvores, reduzindo a competição por luz entre as lianas e árvores, acarretando na semelhança do espectro foliar destes grupos. Porém, maior a área foliar específica, concentração de nitrogênio e fósforo e menor massa foliar por unidade de área são características funcionais consistentes para separar árvores e lianas em cerrado. Além disso, nossos

resultados confirmam que lianas têm um espectro de economia foliar, ou seja, demandam pouca biomassa para estrutura foliar e investem em componentes fotossintéticos para garantir a vantagem competitiva em relação às árvores.

Portanto, esta tese demonstrou a importância de incluir demais tipos de vegetações (florestas tropicais sazonalmente secas, savanas lenhosas e especialmente vegetações extremamente secas como a Caatinga) nos estudos relacionados às lianas e sua interação com árvores. Ainda apresentamos lacunas do conhecimento nessa área de estudo, podendo ser utilizado como uma ferramenta para pesquisas visando identificar novos escopos de estudos em lianas. Assim, padrões estabelecidos para esta relação podem ser reestruturados e teremos maior habilidade para monitorar e propor estratégias de controle e manejo de lianas nas florestas tropicais.

## 2. Referências

- Amorim, T.D., Nunes-Freitas, A.F. & Rosado, B.H.P. 2018. Revisiting the hypothesis for increasing liana abundance in seasonal forests: a theoretical review. *Plant Soil* 430 (1-2): 1-6.
- Ball, A., Sanchez-Azofeifa, A., Portilio-Quintero, C., Rivard, B., Castro-Contreras, S., Fernandes, G. 2015. Patterns of leaf biochemical and structural properties of cerrado life forms: implications for remote sensing. *PloS One* 10 (2): 1-15.
- Campbell, M.J., Edwards, W., Odell, E., Mohandass, D. & Laurance, W.F. 2015. Can lianas assist in rainforest restoration? *Tropical Conservation Science* 8: 257–273.
- Carvalho, E.C.D.; Martins, F.R.; Soares, A.P.; Oliveira, R.S.; Muniz, C.R. & Araújo, F.S. 2015. Hydraulic architecture of lianas in a semiarid climate: efficiency or safety? *Acta Botanica Brasilica* 29 (2): 198-206.
- Carvalho, E.C.; Martins, F.R.; Oliveira, R.S.; Soares, A.A.S. & Araújo, F.S. 2016. Why is liana abundance low in semiarid climate? *Austral Ecology* 41: 559-571.
- DeWalt, S.J., Ickes, K., Nilus, R., Harms, K.E. & Burslem, D.F.R.P. 2006. Liana habitat associations and community structure in a Bornean lowland tropical forest. *Plant Ecology* 186 (2): 203–216.
- Durigon, J., Miotto, S.T.S. & Gianoli, E. 2014. Distribution and traits of climbing plants in subtropical and temperate South America. *Journal of Vegetation Science* 25: 1484–1492.
- Gianoli, E.; Torres-Díaz, C., Ruiz, E., Salgado-Luarte, C., Molina-Montenegro, M.A., Saldaña, A. & Ríos, R.S. 2016. Woody climbers show greater population genetic differentiation than trees: Insights into the link between ecological traits and diversification. *Evolution* 70: 2736–2745.

- Garrido-Pérez, E.I.; Drán, R. & Gerold, G. 2012. Las relaciones liana árbol: repercusiones sobre las comunidades arbóreas y sobre la evolución de los árboles. *Interciencia* 37 (3): 183-189.
- Guadagnin, D.L. & Gravato, I.C. 2013. Ethnobotany, availability, and use of lianas by the Kaingang people in suburban forests in southern Brazil. *Economic Botany* 67: 350–362.
- Gentry, A.H. & Dodson, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19 (2): 149-156.
- Gentry, A.H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz, F.E. and Mooney, H.A. (eds.). *The biology of vines*. Cambridge, Cambridge University Press. Pp. 3-49.
- Gentry, A.H. 1992. A synopsis of Bignoniaceae ethnobotany and economic botany. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 53–64.
- Laurence, W.F.; Pérez-Salicrup, D.; Dalemônica, P.; Fearnside, P.M.; D'angelo, S.; Jerzolinski, A.; Pohl, L. & Levejoy, T.E. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology*: 82: 105-116.
- Marvin, D.C., Winter, K., Burnham, R.J. & Schnitzer, S.A.. 2015. No evidence that elevated CO<sub>2</sub> gives tropical lianas an advantage over tropical trees. *Global Change Biology* 21: 2055–2069.
- Marvin, D.C., Asner, G.P. & Schnitzer, S.A. 2016. Liana canopy cover mapped throughout a tropical forest with high-fidelity imaging spectroscopy. *Remote Sensing of Environment* 176: 98–106.
- Pivello, R.V., Vieira, M.V., Grombone-Guaratini, M.T. & Matos, D.M.S. 2018. Thinking about super-dominant populations of native species - Examples from Brazil. *Perspectives in Ecology and Conservation* 16: 74-82.
- Pooter, H. & R. De Jong. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist* 143: 163–176.
- Putz, F.E. & Mooney, H.A. *The biology of vines*. Cambridge, Cambridge University Press. 542p.
- 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.
- Schnitzer, S.A. 2015. Increasing liana abundance in neotropical forests: causes and consequences. In: Schnitzer, S.A., Bongers, F., Burnham, R.J. & Putz, F.E. (eds). *Ecology of lianas*. Wiley Blackwell, Oxford. Pp.: 451-464.

Wright, I., Reich, P., Cornelissen, J., Falster, D.S., Groom, P.K., Hikosaka, K., Lee, W., Lusk, C.H., Niinemets, Ü., Olekysen, J., Osada, N., Poorter, H., Warton, D.I. & Westoby, M. 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology Biogeography* 14 (5): 411–421.