

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

**Efeito da disponibilidade de recursos do ambiente na variabilidade intraespecífica do
cipó *Banisteriopsis caapi***

MIRZA LAGO BEZERRA

MANAUS, AMAZONAS
JULHO, 2020

MIRZA LAGO BEZERRA

Efeito da disponibilidade de recursos do ambiente na variabilidade intraespecífica do cipó *Banisteriopsis caapi*

Orientadora: Dra. Juliana Schietti de Almeida

Coorientador: Dr. Charles Roland Clement

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais.

MANAUS, AMAZONAS

JULHO, 2020

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

DEFESA PÚBLICA DISSERTAÇÃO / PPG-CFT - INPA


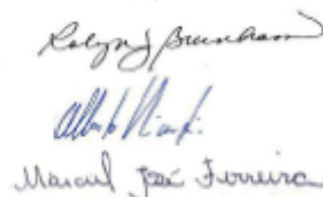
Ata da Defesa Pública da Dissertação de Mestrado de **MIRZA LAGO BEZERRA** aluno (a) do Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS, realizada no dia 22 de julho de 2020.

Aos vinte e dois dias do mês de julho de 2020, às 9h, por videoconferência, realizou-se a Defesa Pública da Dissertação de Mestrado intitulada: "Efeito da disponibilidade de recursos do ambiente na variabilidade intraespecífica do cipó *Banisteriopsis caapi*" em conformidade com o Artigo 68 do Regimento Interno do PPG-CFT e Artigo 52 do Regimento Geral da Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTIC-INPA) como parte final de seu trabalho para a obtenção do título de MESTRE EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS, área de concentração em *Silvicultura Tropical*. A Banca Examinadora foi constituída pelos seguintes professores doutores: **ROBYN JEANETTE BURNHAM** (University of Michigan), **MARCIEL JOSÉ FERREIRA** (UFAM) e **ALBERTO VICENTINI** (INPA). O (a) Presidente da Banca Examinadora, Dr (a) **Juliana Schietti de Almeida** (Orientadora / UFAM), deu início à sessão convidando os senhores membros e o (a) Mestrando (a) a tomarem seus lugares e informou sobre os procedimentos a serem observados para o prosseguimento do exame. A palavra foi, então, facultada ao (à) Mestrando (a) que apresentou uma síntese do seu estudo e respondeu às perguntas formuladas pelos membros da Banca Examinadora. Depois da apresentação e arguição, a referida Banca Examinadora se reuniu e decidiu por


unanimidade aprovar a defesa da dissertação.

A sessão foi encerrada às 12:00hs e, para constar eu, Ana Serra Campos, Secretária do PPG-CFT lavrei a presente Ata, que depois de lida e aprovada foi assinada pelo Presidente e membros da Banca Examinadora.

Dr (a) ROBYN JEANETTE BURNHAM	<input checked="" type="checkbox"/>	Aprovado (a)	<input type="checkbox"/>	Reprovado (a)
Dr (a) MARCIEL JOSÉ FERREIRA	<input checked="" type="checkbox"/>	Aprovado (a)	<input type="checkbox"/>	Reprovado (a)
Dr (a) ALBERTO VICENTINI	<input checked="" type="checkbox"/>	Aprovado (a)	<input type="checkbox"/>	Reprovado (a)



Dra. **Juliana Schietti de Almeida**
Presidente da Banca / Orientadora



Niro Higuchi
Coordenador do PPG-CFT
INPA/MCTIC-PR
PO. 242/2017

FICHA CATALOGRÁFICA

©SEDAB/INPA - Ficha Catalográfica Automática gerada com dados fornecidos pelo(a) autor(a)
Bibliotecário responsável: Jorge Luiz Cativo Alauzo - CRB11/908

B574e Bezerra, Mirza Lago
Efeito da disponibilidade de recursos do ambiente na variabilidade intraespecífica do cipó *Banisteriopsis caapi* / Mirza Lago Bezerra; orientadora Juliana Schietti de Almeida; coorientador Charles Roland Clement. -- Manaus: [s.l], 2020.
77 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós Graduação em Ciências de Florestas Tropicais) -- Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2020.

1. Variabilidade Intraespecífica de cipó. 2. Características funcionais. 3. Amazônia Ocidental. 4. Mariri. 5. Ayahuasca. I. Almeida, Juliana Schietti de, orient. II. Clement, Charles Roland, coorient. III. Título.

CDD: 333.75

SINOPSE

A variação intraespecífica de características morfológicas e químicas associadas à taxa de crescimento potencial e defesa contra herbívoros na espécie de cipó *Banisteriopsis caapi* no centro e oeste da Amazônia foi muito associada à variação da disponibilidade de recursos, especialmente água e nutrientes do solo. Em ambiente com maior fertilidade e menor disponibilidade de água e luz as plantas apresentaram características associadas ao crescimento rápido, à maior regulação de eficiência de uso da água, ao aumento no investimento em defesas móveis e induzidas e à redução no investimento em defesas constitutivas ou pouco móveis.

Palavras-chave: características funcionais, taxa de crescimento potencial, defesa contra herbívoros, Mariri, Ayahuasca.

DEDICATÓRIA

Dedico à minha família, meu esteuo e minha força para que eu pudesse conquistar mais essa vitória, que não é só minha.

AGRADECIMENTOS

Expresso aqui a minha gratidão à Divina Natureza, por estar presente me acolhendo e me nutrindo, em todo tempo e em todo lugar. Pela grande e tão bela luz que se apresenta a cada amanhecer, que me renova, me traz alegria, me clareia e me orienta. Por me trazer força e esperança para persistir e seguir em frente vencendo cada dificuldade e pela providência nos momentos mais precisos, me mostrando que nunca estou sozinha.

À minha orientadora, Juliana Schietti, pela oportunidade de desenvolver esse trabalho com você, pela dedicação, paciência, confiança e orientações. Gratidão especial pela amizade, carinho e exemplo tão bonito de boa vontade, serenidade e profissionalismo.

Ao meu coorientador, Charles Clement, por me dar a oportunidade tão gratificante de aprender não apenas com o seu conhecimento, mas também com o seu jeito amigável de ser. Sua atenção e boa vontade em resolver “agora” tudo que for possível é um grande exemplo que guardo comigo.

Ao PPG-CFT do INPA pela oportunidade de me desenvolver profissionalmente, à CAPES pela bolsa de estudo concedida, à FAPEAM pelo auxílio financeiro concedido por meio do POSGRAD, e ao PDBFF e CENBAM pelo apoio logístico.

Ao Centro Espírita Beneficente União do Vegetal (CEBUDV), e à sua Vice-diretoria de Pesquisa Científica do Departamento de Plantio e Meio Ambiente, pela oportunidade e confiança. Pela prontidão e por todo suporte financeiro e logístico dado em todos os momentos para o desenvolvimento desta pesquisa.

Ao Laboratório de Ecologia Vegetal do INPA, em especial à professora Flavia R. C. Costa, pelas importantes orientações e considerações para melhoria deste trabalho e por todo apoio logístico para realização das coletas de campo.

Ao Laboratório de Silvicultura da Universidade Federal do Amazonas (UFAM), em especial ao professor Dr. Marciel Ferreira e os alunos do laboratório pela boa vontade em auxiliar no desenvolvimento deste trabalho, pelas orientações e por todo apoio dado para a condução das análises de pigmentos foliares e por disponibilizar o espaço do laboratório para as extrações de alcaloides.

Ao Laboratório de Cromatografia e Espectrometria de Massas da Central Analítica da UFAM, em especial ao técnico responsável, Felipe Moura Araújo da Silva, pelo apoio e orientação no desenvolvimento das extrações de alcaloides.

Ao Laboratório de Botânica Agroflorestal da UFAM, em especial à professora Dra. Maria Sílvia Mendonça e ao técnico responsável Manoel Roberto Pereira Viana pelo apoio e orientações para confecção das lâminas de anatomia foliar. Ao Laboratório Temático de Microscopia e Nanotecnologia do INPA, em especial ao técnico responsável, Lucas Castanhola Dias, pela disponibilidade de equipamentos para análise das lâminas de anatomia foliar.

Ao Laboratório Temático de Solos e Plantas do INPA, em especial ao Jonas de Oliveira Moraes Filho e ao Raimundo Nonato de Araújo Filho, pelo apoio para as análises de conteúdo de polifenóis e de nutriente foliar.

Ao Laboratório de Botânica e Ecologia Vegetal, em especial ao professor Dr. Marcos Silveira, e ao Laboratório de Genética Molecular e de Microrganismos, em especial ao professor Dr. Antônio Gilson Gomes Mesquita, ambos da Universidade Federal do Acre (UFAC), pelo apoio logístico para execução das coletas de campo realizadas no Acre.

À Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA Acre, pelo apoio para desenvolvimento das análises de amostras de solos, em andamento, por meio do acordo de cooperação técnica entre esta instituição e o CEBUDV.

Ao amigo querido, José Beethoven Figueiredo, por acreditar, incentivar e confiar em minha capacidade para o desenvolvimento deste trabalho, mesmo quando nem eu mesma acreditava. Grata pela amizade, carinho, zelo e orientações.

A cada irmão e irmã, de Manaus, Tefé, Ouro Preto do Oeste, Rio Branco, Extrema, Acrelândia, Plácido de Castro, Capixaba, Novo Encanto, Tarauacá, Cruzeiro do Sul, Boa Vista e Rorainópolis que doaram um pouco de si, do seu tempo e do seu esforço para auxiliar no desenvolvimento deste trabalho. São tantas pessoas que não me cabe citar cada um, mas expresso especial gratidão a cada membro das equipes de coleta de campo e processamento laboratorial pós campo, cujo nomes encontram-se listados em anexo neste documento, que se dedicou com tanto zelo para me auxiliar nessa missão. A alegria, boa vontade e entusiasmo dos senhores por muitas vezes foi o que me fortaleceu, revigorou e deu ânimo para que eu tivesse condição de fazer o que precisava ser feito.

Ao Valdir Souza e Silva Junior, pelo trabalho de identificação das exsiccatas e pela oportunidade de aprender um pouco dessa arte.

À Arleise Cristina S. Serrão, Cris, “minha” pibic querida, pelo esforço em me auxiliar e fazer tudo que foi preciso da melhor maneira possível. Grata pela amizade tão especial, carinho e dedicação.

Aos amigos do Laboratório de Biodiversidade e Ecologia Funcional e a toda a Família Vegetal, por serem para mim um exemplo tão bonito de que, mesmo em ambiente profissional, podemos ter amigos que são como uma verdadeira família que nos apoia e fortalece. Grata por cada momento que vocês dedicaram e dedicam para me ensinar, me auxiliar e me fazer mais feliz. Carrego cada um de vocês com um sentimento de carinho e gratidão em meu coração.

À minha família, por todo apoio emocional, espiritual e material, por todo amor que me nutre e dá sentido ao meu viver. Ao meu pai, minha inspiração e incentivo, à minha mãe, meu exemplo de luta e dedicação, gratidão por serem minha força, meu amor, minha alegria, meu amparo e meu exemplo de vida. Aos meus irmãos, Marcelo, Samyr, Lissia, Ariel e Rayam pelo carinho, admiração e amizade que me fortalece e traz alegria. Ao meu companheiro, Lucas, pela compreensão e paciência nos momentos de dificuldade, pelo zelo, carinho e esforço incessante em me trazer mais alegria, harmonia e equilíbrio.

Aos meus amigos tão queridos, que fazem florescer a alegria e a esperança em meu coração. Aos que estão distantes fisicamente, mas sempre presente me trazendo fortalecimento e amor. Aos que estão pertinho fisicamente e colorem meus dias com os sorrisos e a boa convivência. Cada um de vocês são especialmente importantes no brilho do meu viver.

A todos que de alguma forma contribuíram para mais uma vitória, mais um degrau no meu desenvolvimento pessoal e profissional, meu sincero sentimento de gratidão.

*“E aprendi que se depende sempre de tanta, muita, diferente gente
Toda pessoa sempre é as marcas das lições diárias de outras tantas pessoas
É tão bonito quando a gente entende que a gente é tanta gente onde quer que a gente vá
É tão bonito quando a gente sente que nunca está sozinho por mais que pense estar
É tão bonito quando a gente pisa firme nessas linhas que estão nas palmas de nossas mãos
É tão bonito quando a gente vai à vida nos caminhos onde bate bem mais forte o coração”*

Trecho da música Caminhos do Coração, de Gonzaguinha

RESUMO

A espécie de cipó *Banisteriopsis caapi* (Spruce ex Gisebach) Morton, Malpighiaceae, apresenta grande variação em suas características morfológicas e químicas que pode estar associada a diferentes investimentos das plantas em crescimento e defesa. Nós investigamos como a variação na disponibilidade de recursos no ambiente influencia a variação intraespecífica de características morfofisiológicas em plantas de *B. caapi*. Em 12 localidades na Amazônia ocidental, medimos 26 características morfofisiológicas de folha e madeira em 53 plantas adultas (1-5 plantas/localidade). Em cada localidade estimamos a disponibilidade de água, luz e nutrientes por meio do déficit hídrico máximo climatológico (MCWD), radiação incidente (IR) e soma de bases trocáveis (SB), respectivamente. Fizemos uma análise de componentes principais (PCA) com as características medidas e o primeiro eixo da PCA explicou ~ 45 % da variação das características morfofisiológicas e mostrou um espectro de investimentos em aquisição de recursos associado com estratégias de defesa. Variações no espectro de aquisição de recursos e defesa foram associadas aos gradientes de recursos, especialmente por SB e MCWD. Em ambientes com menor SB, maior MCWD (menor déficit hídrico) e maior IR as plantas apresentaram características associadas ao crescimento lento e defesa química pouco móvel. Já em ambientes com maior SB, menor MCWD (maior déficit hídrico) e menor IR as plantas apresentaram características associadas ao crescimento rápido, maior regulação na perda de água, e defesas móveis e induzidas. Nossos resultados mostraram que a variação em características morfológicas e químicas em *B. caapi* está associada a condições ambientais variando em escala regional. O conhecimento dessas relações contribui para predições de como o cipó *B. caapi* poderá responder às mudanças no clima e para a condução de estratégias de manejo e conservação desta espécie.

Palavras chave: Ayahuasca, Mariri, características funcionais, defesa contra herbívoros, taxa de crescimento potencial.

ABSTRACT

The vine species *Banisteriopsis caapi* (Spruce ex Gisebach) Morton, Malpighiaceae, is extremely variable in its morphological and chemical characteristics, which could be due to a tradeoff between resource allocation for growth or defense. We investigated how environmental resource availability may influence intraspecific variation of morphophysiological characteristics of *B. caapi*. In 12 locations in the western Amazon, 26 leaf and wood morphophysiological characteristics were measured in 53 adult plants (1-5 plants/site). Water, light and nutrient availability were estimated for each site through maximum climatological water deficit (MCWD), incident radiation (IR) and the sum of exchangeable bases (SB), respectively. We ran a principal component analysis (PCA) with the measured traits. PCA axis 1 explained ~ 45 % of morphophysiological characteristics' variation, revealing a spectrum of investments in resource acquisition associated with defense strategies. Variations in this spectrum were associated with the resource gradient, especially with SB and MCWD. On the one hand, in areas with low SB, relatively higher MCWD (low water deficit) and high IR the plants presented traits associated with slow growth and less mobile chemical defenses. On the other hand, in areas with high SB, relatively low MCWD (higher water deficit) and low IR the plants presented traits associated with fast growth, higher water-loss regulation and mobile and induced defenses. The variation in morphological and chemical characteristics of *B. caapi* is associated with environmental conditions that vary regionally. The knowledge of these relationships contributes to predictions of how *B. caapi* vine may respond to climate change and to management and conservation strategies for this species.

Keywords: Ayahuasca, Mariri, functional traits, defense against herbivores, potential growth rate.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	xiii
LISTA DE FIGURAS	xiv
APRESENTAÇÃO	1
OBJETIVOS	4
CAPÍTULO 1	5
RESUMO	7
INTRODUÇÃO	8
MATERIAL E MÉTODOS	12
RESULTADOS	19
DISCUSSÃO	24
CONCLUSÃO	29
AGRADECIMENTOS	30
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	31
MATERIAL SUPLEMENTAR	47
ANEXO	51

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** – Características morfofisiológicas usadas para caracterizar os 53 indivíduos de *Banisteriopsis caapi* amostrados em 12 localidades no centro-oeste da Amazônia brasileira e suas respectivas abreviações e unidades de medida. 17
- Tabela 2** - Valores médio, desvio padrão (SD), coeficiente de variação (CV), e valores mínimo (min) e máximo (max) das características morfofisiológicas dos 53 indivíduos de *B. caapi* amostrados em 12 localidades no centro-oeste da Amazônia brasileira. As mesmas estatísticas estão apresentadas para as variáveis ambientais indicadoras de disponibilidade de recursos estimadas para as mesmas localidades. 19
- Tabela 3** - Resultados dos modelos lineares mistos para variabilidade das características morfofisiológicas associadas ao primeiro eixo da PCA (PC1) em função das variáveis ambientais padronizadas (MCWD: Média do déficit hídrico climatológico máximo acumulado; IR: Média mensal da radiação incidente; e SB: Soma de Bases) 22

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Registros de ocorrência de *Banisteriopsis caapi* (Fonte: GBIF.org 2020)..... 3
- Figura 2 -** Distribuição dos 12 locais de coleta de *B. caapi* ao longo da região centro-oeste da Amazônia..... 13
- Figura 3 -** Análise de componentes principais (dois primeiros eixos) das características morfofisiológicas dos 53 indivíduos de *B. caapi* amostrados em 12 localidades no centro-oeste da Amazônia. 20
- Figura 4 -** Parciais do modelo de variação das características morfofisiológicas da folha e madeira de *B. caapi* associadas ao primeiro eixo da PCA (PC1) em função das variáveis preditoras padronizadas, (a) média mensal da radiação incidente – IR e (b) média anual do déficit hídrico máximo acumulado – MCWD. 23
- Figura 5 -** Parciais do modelo de variação das características morfofisiológicas da folha e madeira de *B. caapi* associadas ao primeiro eixo da PCA (PC1) em função da soma de bases (SB) padronizada. 23

APRESENTAÇÃO

Compreender os fatores que afetam os processos ecológicos e evolutivos que moldam a biodiversidade pode contribuir para entender e prever a distribuição de plantas em função da variação ambiental (Brenes-Arguedas et al. 2009; Valladares et al. 2014). A variabilidade de características existente entre e dentro das espécies tem um papel importante no desempenho de cada indivíduo em seu ambiente (Coley 1983a; Endara e Coley 2011; Anderson et al. 2014). Tal variabilidade pode ser observada em níveis fenológicos, morfológicos e fisiológicos nas plantas, constituindo assim características funcionais que retratam suas estratégias ecológicas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013) e que afetam sua capacidade de defesa e aquisição de recursos, refletindo direta ou indiretamente em seu estabelecimento, crescimento, sobrevivência e reprodução (Violle et al. 2007; Rüger et al. 2012). A disponibilidade de recursos, como água, luz e nutrientes, é uma potencial fonte de variação das características de crescimento e defesa das plantas, pois existe uma demanda conflitante (i.e., trade-off) entre investimentos feitos pelas plantas em crescimento ou defesa (Coley et al. 1985; Paoli e Curran 2007; Cai et al. 2008; Araya et al. 2011).

O entendimento de variações intraespecíficas em espécies muito utilizadas por humanos pode contribuir para seu manejo e conservação. O cipó *Banisteriopsis caapi* (Spruce ex Gisebach) Morton possui valor socioambiental e é conhecido popularmente como “Mariri”, “Jagube”, “Ayahuasca”, “Yage”, “Caapi” entre outros (Naranjo 1979; Gates 1982). Este cipó é utilizado, junto com folhas de *Psychotria* spp. (Chacrona), para preparo do chá conhecido como “Hoasca”, “Ayahuasca” ou “Vegetal”, amplamente utilizado em rituais indígenas na Amazônia e nos Andes desde o período pré-colombiano (Naranjo 1979; McKenna et al. 1998; Labate e Araújo 2002). No Brasil, também é utilizado por religiões ayahuasqueiras tradicionais, como o Centro Espírita Beneficente União do Vegetal, o Santo Daime e a Barquinha (MacRae 2004). Além do uso religioso, o chá também tem sido utilizado para tratar alcoolismo (Schwarz et al. 2003), possui efeitos antidepressivos (Osório et al. 2015; Sanches et al. 2016; Morales-García et al 2017), e também tem sido testado e utilizado para tratamento de doenças neurodegenerativas como a doença de Parkinson (Sanchez-Ramos 1991; Serrano-Dueñas et al. 2001; Wang et. al 2010).

Banisteriopsis caapi pertence à família Malpighiaceae, que possui aproximadamente 77 gêneros com 1300 espécies de árvores, arbustos e lianas de ocorrência pantropical, predominantemente distribuídas dentro dos Neotrópicos (Davis e Anderson 2010). Atualmente, o gênero *Banisteriopsis* é considerado um dos mais complexos, pois algumas de suas espécies são muito similares entre si e muito variáveis intraespecificamente (Gates 1982). A espécie *B. caapi* apresenta grande variação no tamanho e na coloração das estruturas florais, no número e tamanho de nectários extraflorais, na consistência, forma e tamanho foliar, e em sua morfologia caular (Gates 1982; Corrêa 1994). Além disto, apresenta expressiva variabilidade em sua composição química, sobretudo, na quantidade de alcaloides do grupo das β -carbolinas (harmina, harmalina e tetrahidraharmina), que são metabólitos secundários componentes do princípio ativo responsável pelo efeito enteógeno do chá (Callaway 2002).

Ainda existem incertezas quanto à classificação taxonômica de *Banisteriopsis caapi* devido tanto à grande variação existente dentro desta espécie, quanto à complexidade do gênero *Banisteriopsis* e a subamostragem (especialmente na Amazônia) de algumas espécies nos trabalhos de revisão deste gênero (Gates 1982, Cameron et al. 2001, Davis e Anderson 2010). Um trabalho em preparação sobre a caracterização genética de *B. caapi* mostrou que, mesmo que as sequências nucleares tenham gerado um elevado índice de diversidade genética sugerindo a existência de diferentes linhagens dentro da espécie, as sequências do cloroplasto não apresentaram suficiente polimorfismo para discriminação de linhagens (comunicação pessoal de Thalita Luz, 2019). A similaridade das sequências do cloroplasto pode ser um indicativo de que as variações encontradas dentro desta espécie, tanto em sua morfologia quanto nas sequências nucleares, ainda não são suficientes para dividi-la em espécies diferentes (Patwardhan et al. 2014), permanecendo assim, até o presente momento, o pressuposto de que *B. caapi* é uma única espécie.

É difícil saber onde *B. caapi* é originalmente nativo, devido ao seu amplo e antigo cultivo na Amazônia brasileira e no Peru, Equador e Colômbia (Gates, 1982). A espécie ocorre na Amazônia desde o rio Orinoco na Venezuela, até a Bolívia, em regiões andinas próximas a Quito e até no litoral do Equador (Gates 1982; Naranjo 1979). Entretanto, devido ao contínuo cultivo desta espécie, atualmente ela pode ser encontrada em regiões muito além do que já foi descrito anteriormente, alcançando toda a região tropical nas Américas (Figura 1).

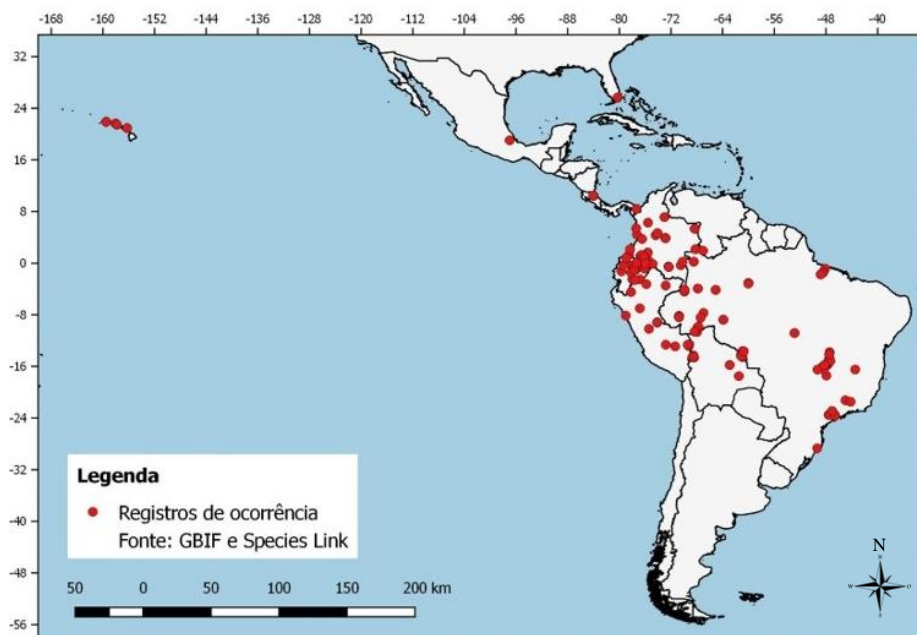


Figura 1: Registros de ocorrência de *Banisteriopsis caapi* (GBIF e Species Link, acessados em março de 2020)

O Centro Espírita Beneficente União do Vegetal (CEBUDV) tem sido um dos responsáveis pelo cultivo de *B. caapi* em todo o Brasil e em outros países das Américas. Esta sociedade tem como objetivo essencial a preservação das espécies utilizadas no preparo do chá e a autossuficiência em sua produção (CEBUDV 2020). Diante deste compromisso, o CEBUDV tem dedicado esforços para embasar cientificamente e promover o cultivo de Mariri e Chacrona nos diversos locais onde elas são utilizadas, reduzindo a exploração destas plantas em ambiente florestal nativo. Frente ao aumento do desmatamento na Amazônia e à exploração inadequada destas espécies, o CEBUDV se antevê investindo no projeto “Banco de Matrizes em Rede” que tem como objetivo a conservação da diversidade genética destas espécies *in situ* (CEBUDV 2019). Diante deste contexto, avaliar a variabilidade de *B. caapi* e os fatores que influenciam esta variabilidade pode contribuir para o aprimoramento e desenvolvimento de estratégias de manejo e conservação da espécie, além de auxiliar no entendimento do comportamento da espécie frente às mudanças climáticas.

OBJETIVOS

O principal objetivo deste estudo foi investigar como a disponibilidade de recursos no ambiente influencia a variabilidade intraespecífica de características morfofisiológicas na espécie de cipó *Banisteriopsis caapi* em localidades da Amazônia ocidental.

- 1- Investigar como as características morfofisiológicas associadas à taxa de crescimento potencial variam de acordo com a disponibilidade de água, luz e nutrientes.
- 2- Investigar como as características morfofisiológicas associadas à defesa variam de acordo com a disponibilidade de água, luz e nutrientes.
- 3- Avaliar como as características morfofisiológicas associadas à taxa de crescimento potencial e à defesa se correlacionam ao longo do gradiente de disponibilidade de recursos.

CAPÍTULO 1

Bezerra, M. L.; Serrão, A. C. S.; Tameirão, L. B. S.; Silva, F. M. A.; Clement, C. R.; Schiatti, J. Variação intraespecífica do cipó *Banisteriopsis caapi* ao longo de um gradiente de disponibilidade de recursos na Amazônia ocidental. Manuscrito formatado para *Acta Amazônica*

Variação intraespecífica do cipó *Banisteriopsis caapi* ao longo de um gradiente de disponibilidade de recursos na Amazônia ocidental

Mirza Lago BEZERRA^{1*}, Arleise Cristina S. SERRÃO², Lucas Barbosa S. TAMEIRÃO³, Felipe M. A. da SILVA⁴, Charles R. CLEMENT⁵ e Juliana SCHIETTI^{4,1}

¹ Programa de Pós-graduação em Ciências de Florestas Tropicais, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (PPG-CFT/INPA), Manaus, Brasil

² Universidade do Estado do Amazonas (UEA), Manaus, Brasil

³ Programa de Pós-graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (PPG-ECO/INPA), Manaus, Brasil

⁴ Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Manaus, Brasil

⁵ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Brasil

* Autora correspondente: mirzabezerra92@gmail.com

RESUMO

A espécie de cipó *Banisteriopsis caapi* (Spruce ex Gisebach) Morton, Malpighiaceae, apresenta grande variação em suas características morfológicas e químicas que pode estar associada a diferentes investimentos das plantas em crescimento e defesa. Nós investigamos como a variação na disponibilidade de recursos no ambiente influencia a variação intraespecífica de características morfofisiológicas em plantas de *B. caapi*. Em 12 localidades na Amazônia ocidental, medimos 26 características morfofisiológicas de folha e madeira em 53 plantas adultas (1-5 plantas/localidade). Em cada localidade estimamos a disponibilidade de água, luz e nutrientes por meio do déficit hídrico máximo climatológico (MCWD), radiação incidente (IR) e soma de bases trocáveis (SB), respectivamente. Fizemos uma análise de componentes principais (PCA) com as características medidas e o primeiro eixo da PCA explicou ~ 45 % da variação das características morfofisiológicas e mostrou um espectro de investimentos em aquisição de recursos associado com estratégias de defesa. Variações no espectro de aquisição de recursos e defesa foram associadas aos gradientes de recursos, especialmente por SB e MCWD. Em ambientes com menor SB, maior MCWD (menor déficit hídrico) e maior IR as plantas apresentaram características associadas ao crescimento lento e defesa química pouco móvel. Já em ambientes com maior SB, menor MCWD (maior déficit hídrico) e menor IR as plantas apresentaram características associadas ao crescimento rápido, maior regulação na perda de água, e defesas móveis e induzidas. Nossos resultados mostraram que a variação em características morfológicas e químicas em *B. caapi* está associada a condições ambientais variando em escala regional. O conhecimento dessas relações contribui para predições de como o cipó *B. caapi* poderá responder às mudanças no clima e para a condução de estratégias de manejo e conservação desta espécie.

Palavras chave: Ayahuasca, Mariri, características funcionais, defesa contra herbívoros, taxa de crescimento potencial.

INTRODUÇÃO

Compreender a capacidade das espécies de se adaptar às mudanças ambientais tem sido cada vez mais importante, visto que as atuais e futuras mudanças no clima podem influenciar a disponibilidade de recursos para as plantas, colocando muitas espécies em risco (Brenes-Arguedas et al. 2009; Nicotra et al. 2010; Garcia et al. 2014; Valladares et al. 2014; Wadgyamar et al. 2019). A capacidade das plantas de lidar com as mudanças na disponibilidade de recursos, como água, luz e nutrientes, no ambiente está associada com a variação intraespecífica (Bjorklund et al. 2009; Matesanz e Valladares 2014; Henn et al. 2018). A variação fenotípica existente entre e dentro de um conjunto de populações de uma espécie, aqui denominada variação intraespecífica, envolve tanto variabilidade genética (dada pela evolução de adaptações locais das populações) como plasticidade fenotípica (dada pela capacidade do genótipo de ajustar a expressão do fenótipo de acordo com as condições ambientais) (Baythavong 2011; Matesanz et al. 2012). A variação de algumas características morfofisiológicas das plantas pode afetar a sua capacidade de defesa e aquisição de recursos, constituindo assim características funcionais que refletem direta ou indiretamente no estabelecimento, crescimento, sobrevivência e reprodução, tanto em árvores quanto em lianas (Violle et al. 2007; Cai et al. 2009; Rüger et al. 2012; Wyka et al. 2013). Entretanto, o entendimento de como a disponibilidade de recursos no ambiente influencia a variação intraespecífica do investimento em crescimento e defesa ainda não é bem consolidado (ver revisão de Hahn e Maron 2016).

No contexto de resposta das plantas às mudanças climáticas, as lianas têm chamado atenção devido ao seu aumento em abundância e dominância, muitas vezes relacionadas com o maior déficit hídrico em florestas da Amazônia e América Central (Phillips et al. 2002; Wright et al. 2004; Laurance et al. 2014). Um dos motivos que pode explicar a crescente abundância de lianas em condições de déficit hídrico é a sua arquitetura hidráulica, que pode lhe permitir maior eficiência no transporte e uso da água (Schnitzer 2005; Ewers et al. 2015; Campanello et al. 2016). A eficiência no transporte é especialmente favorecida pela amplitude de variação do diâmetro dos vasos do xilema (Rosell e Olson 2014; Apgaua et al. 2017), que parecem conferir ao mesmo tempo maior segurança na condutividade hidráulica (vasos finos) e maior fluxo de seiva (vasos grossos) em comparação com as árvores (Ewers 1985; Gutiérrez et al. 2009; Ichihashi et al. 2017). Outra estratégia que pode favorecer a eficiência no uso da água em lianas sob condições de déficit hídrico é o investimento em estômatos pequenos que

permitem abertura e fechamento mais rápido, funcionando como uma válvula de segurança, controlando a perda de água de maneira eficiente (Hetherington e Woodward 2003; Campanello et al. 2016) e maximizando a assimilação de carbono (Chen et al 2015). Outro fator que pode explicar o aumento na abundância de lianas é o aumento da entrada de luz na floresta, que é associado à estrutura de dossel mais aberta, em função de regimes de distúrbio natural ou antrópico mais frequentes, com formação de clareiras ou bordas (Laurance et al. 2001; Schnitzer e Bongers 2002; Schnitzer 2005; Laurance et al. 2014). A abundância de lianas também parece estar associada a maior disponibilidade de nutrientes no solo em florestas tropicais e subtropicais (Putz e Chai 1987; DeWalt et al. 2006; Malizia et al. 2010).

Em espécies com ampla distribuição geográfica e que geralmente são expostas a uma grande variação na disponibilidade de água, luz e nutrientes, espera-se encontrar características funcionais adaptadas às condições locais (Lázaro-Nogal et al. 2015; Ramírez-Valiente et al. 2017; Souza et al. 2018). Em condições de estresse hídrico, por exemplo, espera-se estratégias para lidar com falta de água, como redução da área foliar específica (SLA) para reduzir a superfície de perda deste recurso (Reich et al. 2003; Ramírez-Valiente et al. 2017) ou maior densidade de venação para melhorar a eficiência no transporte hídrico (Uhl e Mosbrugger 1999). A baixa disponibilidade de luz pode favorecer estratégias para captação e absorção de luz, como o aumento da SLA e do conteúdo de clorofila total, e a redução da relação clorofila a/b e carotenoides (Evans e Poorter 2001; Gregoriou et al. 2007; Chen et al. 2017; Martin et al. 2020). Por outro lado, a elevada disponibilidade de luz pode levar ao maior investimento em polifenóis como estratégia de fotoproteção (Ballaré 2014; Maderek et al. 2017). Já ambientes com maior fertilidade do solo podem apresentar plantas que investem em crescimento mais rápido e tecidos mais baratos, com maiores SLA e conteúdo de nutrientes por massa foliares, e menor densidade da madeira WD, conteúdo de matéria seca e razão carbono/nitrogênio foliar (Patiño et al. 2008; Hu et al. 2015; Lynn e Fridley 2019; Fyllas et al. 2020). A maior fertilidade também pode favorecer investimentos em estruturas e compostos de defesa que dependem da disponibilidade de alguns nutrientes, como número de nectários extraflorais (Lima et al. 2018) e a produção de alcaloides (Coley et al. 1985). Por outro lado, a menor fertilidade pode levar à maior produção de compostos de defesa carbonados, que não dependem tanto da disponibilidade de nutrientes do solo, como os polifenóis (Sampredro et al. 2011; Nybakken et al. 2018).

Algumas das características funcionais listadas acima podem se correlacionar ao longo do gradiente de disponibilidade de recursos, representando um espectro de variação nos investimentos em aquisição ou conservação de recursos, que influenciam o crescimento das plantas (Wright et al. 2004; Reich et al. 2007; Chave et al. 2009; Baraloto et al. 2010). De um lado do espectro, o “rápido”, há um maior investimento em características associadas à aquisição de recursos e em tecidos relativamente baratos e de vida curta (maiores SLA e conteúdos foliares de nitrogênio, fósforo e potássio), que proporcionam maior capacidade fotossintética e, assim, maiores taxas de crescimento potencial. Do outro lado do espectro, o "lento", há investimento em características associadas à conservação dos recursos e em tecidos mais custosos e de vida longa (maiores densidade da madeira e do ramo, conteúdo de matéria seca foliar, razão de carbono e nitrogênio foliar, espessura e dureza foliar), que proporcionam um retorno mais lento em termos de crescimento, e estão associados à maior sobrevivência da planta (Diaz et al. 2016; Reich et al. 2014). De uma maneira geral, plantas distribuídas ao longo de gradientes de recursos devem apresentar estratégias mais próximas do tipo "lenta" quando a disponibilidade de recursos é baixa e estratégias mais próximas do tipo "rápida" quando a disponibilidade de recursos é alta.

Estratégias de defesa contra inimigos naturais não estão explicitamente consideradas no espectro econômico de aquisição e conservação de recursos nas plantas. Porém, existe um padrão bem consolidado na literatura para previsão da variação das características de crescimento e defesa entre espécies de acordo com a disponibilidade de recursos, que mostra a existência de um compromisso (i.e., *trade-off*) entre investimentos feitos pelas plantas em crescimento ou em defesa (Coley et al. 1985; Stamp 2003; Fine et al. 2004; Zandt 2007). Neste caso, considera-se que espécies com menores taxas de crescimento potencial investem mais em defesas estruturais e constitutivas, aquelas que ocorrem independente da pressão por herbivoria (e.g., polifenóis). Em contraste, espécies que investem em maiores taxas de crescimento reduzem o investimento em características constitutivas e tendem a investir em defesas móveis ou induzidas, nas quais o aumento na quantidade pode ocorrer em resposta a algum dano (e.g., alcaloides) (Coley et al. 1985; Coley 1988; Agrawal e Karban 1999; Vergés et al. 2008). Apesar de ter sido algumas vezes confirmado (Yamawo et al. 2012; Nybakken et al. 2018; Lynn e Fridley 2019; Hernán et al. 2019), esse padrão ainda é questionado para explicar a variabilidade intraespecífica, pois o *trade-off* entre crescimento e defesa nem sempre é encontrado dentro das espécies (Hahn e Maron 2016).

O entendimento da variação intraespecífica pode ter maior relevância em espécies muito utilizadas por humanos, pois pode contribuir para seu manejo e conservação. A espécie de cipó *Banisteriopsis caapi* (Spruce ex Gisebach) Morton é utilizada para preparar um chá, conhecido como Ayahuasca ou Hoasca, amplamente utilizado em rituais indígenas na Amazônia e nos Andes desde o período pré-colombiano (Naranjo 1979; McKenna et al. 1998; Labate e Araújo 2002). Atualmente o chá é utilizado em cerimônias religiosas espiritualistas em mais de 10 países (Luz 2002; CEBUDV 2020), e tem sido amplamente estudado e utilizado em tratamentos de depressão e doenças neurodegenerativas (Sanchez-Ramos 1991; Serrano-Dueñas et al. 2001; Wang et al. 2010; Osório et al. 2015; Sanches et al. 2016; Morales-García et al. 2017). O cipó *B. caapi* apresenta grande variação em diversas características morfofisiológicas, como o número e tamanho de nectários extraflorais, a consistência, forma e tamanho foliar, e em sua morfologia caular (Gates 1982; Corrêa 1994). Além disto, apresenta expressiva variabilidade em sua composição química, sobretudo na quantidade de alcaloides, composto do metabolismo secundário da planta que é o principal princípio ativo causador do efeito enteógeno do chá (Callaway 2002).

O cipó *B. caapi* ocorre em praticamente toda a Amazônia (Rivier e Lingren 1972; Naranjo 1979; Mamede 2015), mas é difícil saber onde é originalmente nativo, devido ao seu amplo e antigo cultivo (Gates, 1982; Schultes et al. 1992). O processo de seleção e manejo de determinadas plantas de acordo com o interesse humano caracteriza o processo de domesticação (Clement 1999). Populações domesticadas apresentam características genéticas e fenotípicas (denominada síndrome de domesticação) divergentes de populações silvestres (Harlan 1992; Pickersgill 2007; Miller e Gross 2011). *B. caapi* é provavelmente uma espécie "semi-domesticada", pois, apesar de ser historicamente associada a áreas com indícios de cultivo indígena (Schultes et al. 1992), considera-se que a espécie tem capacidade de sobreviver sem o manejo humano, ao contrário das espécies domesticadas que dependem deste manejo para sobreviver (Clement 1999). A domesticação pode modificar padrões de variação, tanto das características de interesse aos humanos, quanto de características que não os interessam e que podem estar associadas à adaptação ambiental (Milla et al. 2015; Pedrosa et al. 2018). Espécies semi-domesticadas provavelmente sobrevivem sem o manejo humano porque as características que não interessam aos humanos não foram expressivamente modificadas. As características avaliadas em nosso estudo (exceto conteúdo de alcaloides) a

priori não interessam aos humanos e, devido a isto, elas provavelmente não sofrem modificação por seleção humana consciente.

Apesar da importância sociocultural e medicinal de *B. caapi*, ainda não foram realizados estudos a respeito da ecologia desta espécie, e o desenvolvimento de estudos que buscam entender a sua variabilidade por esta ótica são de crucial importância para compreender como ela se comporta em diferentes condições ambientais. Portanto, neste estudo investigamos como a disponibilidade de recursos no ambiente influencia a variação intraespecífica de características morfofisiológicas na espécie de cipó *Banisteriopsis caapi* em localidades da Amazônia ocidental. Especificamente, buscamos entender como características associadas à taxa de crescimento potencial e à defesa contra herbivoria variam ao longo de um gradiente de disponibilidade de água, luz e nutrientes no solo. Esperamos que (1) haja um aumento no investimento em características associadas à maior taxa de crescimento potencial à medida que aumenta a disponibilidade de recursos no ambiente, e (2) com o aumento da disponibilidade de recursos, os indivíduos aumentam o investimento em defesas móveis e induzidas e reduzem o investimento em defesas pouco móveis ou constitutivas, de forma que (3) o aumento no investimento em características associadas à maior taxa de crescimento potencial estaria correlacionado com o aumento no investimento em defesas móveis e induzidas e diminuição no investimento em defesas pouco móveis ou constitutivas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na Amazônia ocidental brasileira (Figura 2). A região amostrada possui parte das variações de fertilidade do solo e precipitação que ocorrem na Amazônia. Existe um gradiente nordeste-sudoeste de fertilidade do solo, sendo o sudoeste mais fértil (Quesada et al. 2010; Zuquim 2017). Há também um gradiente de precipitação noroeste-sudeste em que sudeste é mais seco e sazonal (Sombroek 2001). A precipitação anual média entre os locais amostrados, variou entre 1278,13 (Vale do Paraíso, RO) e 2447,06 mm/ano (Castanha, em Tefé, AM); e o comprimento da estação seca (número de meses com precipitação < 100 mm) variou de 2 a 6 meses (Figura S1).

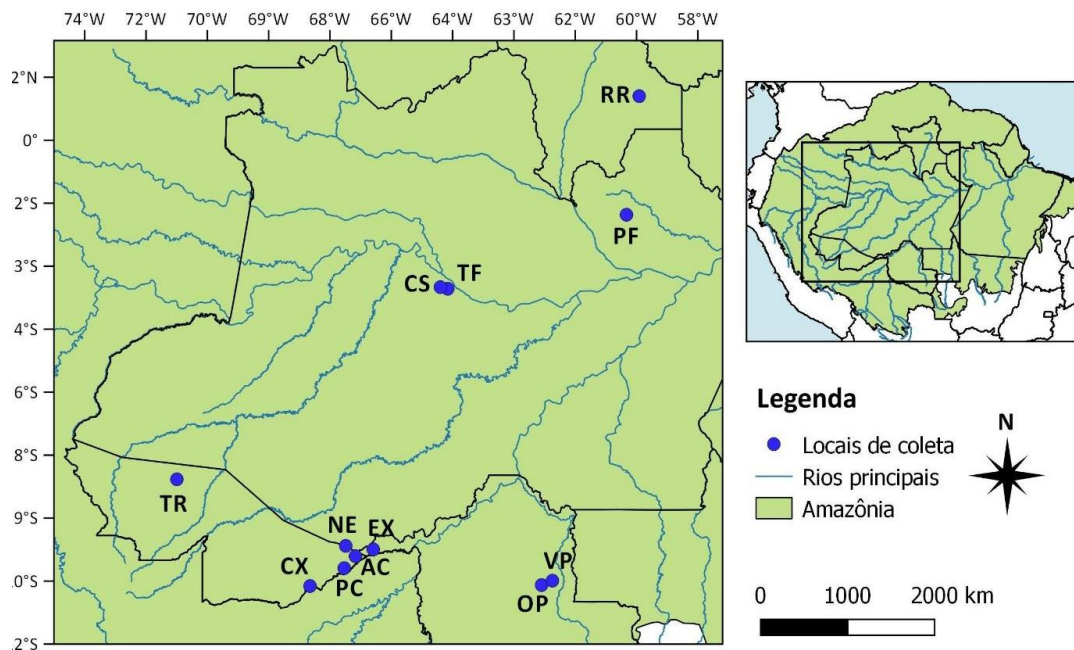


Figura 2 - Distribuição dos 12 locais de coleta de *B. caapi* ao longo da região centro-oeste da Amazônia. Siglas referentes às regiões de coleta: RR - São João da Baliza (Roraima); PF - Presidente Figueiredo (Amazonas); TF - Tefé (Amazonas); CS - Castanha (local de coleta próximo à Tefé - Amazonas); NE - Novo Encanto (local de coleta próximo à Lábrea - Amazonas); VP - Vale do Paraíso (Rondônia); OP - Ouro Preto do Oeste (Rondônia); EX - Extrema (Rondônia); AC - Acrelândia (Acre); PC - Plácido de Castro (Acre); CX - Capixaba (Acre); TR - Tarauacá (Acre).

Delineamento amostral

As coletas foram realizadas entre os meses de maio e setembro de 2019 em 12 localidades de floresta madura distribuídas nos estados do Acre, Amazonas, Rondônia e Roraima (Figura 2). A distância mínima entre as localidades foi de 18 quilômetros. Todas as localidades têm populações de *B. caapi* não manejadas recentemente. Áreas de plantio conhecido não foram selecionadas para este estudo.

Na maioria dos locais de coleta (8) foram amostradas 5 plantas adultas; em 3 locais foram amostradas 4 plantas e em um local (Tarauacá, Acre) foi coletada apenas uma planta, pois as outras encontradas nesta localidade estavam sem folhas ou com folhas muito jovens no momento da coleta (em julho/2019). No total, 53 plantas foram amostradas.

Coleta de dados

Variáveis de Disponibilidade de Recursos

Dada a ausência de dados locais de monitoramento de pluviosidade, radiação solar incidente e fertilidade do solo, estimamos a disponibilidade de água, luz e nutrientes com base em dados de sensoriamento remoto e dados públicos mapeados para toda bacia Amazônica.

Para caracterização do gradiente de disponibilidade de água em cada local, utilizamos como proxy a média do déficit hídrico máximo acumulado anualmente (MCWD), Equação 1.

$$\text{MCWD} = \sum \text{WD}_{m/a}$$

Em que $\text{WD}_{m/a}$ é igual ao déficit hídrico mensal, considerando-se que meses com precipitação abaixo de 100 mm estão em déficit hídrico ($\text{WD}_{m/a} = \text{precipitação mensal} - 100$ mm) (Brunig, 1969; Malhi e Whright 2004). Os valores de déficit hídrico em meses consecutivos são somados no ano para obter o déficit hídrico máximo acumulado (MCWD). Os valores de MCWD são negativos e, portanto, quanto mais negativo o valor de MCWD, maior é o déficit hídrico para plantas durante uma parte do ano. O estresse hídrico, caracterizado pelo MCWD, afeta negativamente a sobrevivência de árvores (Phillips et al. 2009), a capacidade fotossintética e produtividade da floresta (Yang et al. 2018). Por influenciar mais fortemente a distribuição da vegetação tropical e funcionamento da floresta, tem se mostrado um índice mais relevante do que a precipitação anual média (Zelazowski et al. 2011; Ouédraogo et al. 2016). Calculamos o MCWD de cada localidade conforme Aragão et al. (2018). Para isto obtivemos dados de precipitação mensal para o período 1998-2019 da Tropical Rainfall Measuring Mission (TRMM) 3B43 versão 7, disponíveis na plataforma Giovanni da NASA (Acker e Leptoukh 2007). A partir do MCWD de cada ano, calculamos o MCWD médio anual de toda a série histórica disponível (22 anos), pois o uso de uma série temporal mais longa reduz a variabilidade interanual, deixando as diferenças entre locais mais evidentes.

Para caracterizar a disponibilidade de luz (aqui denominada radiação incidente - IR), utilizamos como proxy as médias mensais do fluxo radiante de ondas curtas (100 - 500 nm) obtidos do produto de dados de superfície CERES EBAF Edition 4.0 (Kato et al. 2018) de 2000 a 2019. A irradiância de ondas curtas é um excelente substituto para a radiação fotossinteticamente ativa de baixa intensidade ($r = 0,99$; Papaioannou et al. 1993). Com as médias mensais de IR de cada ano, calculamos o IR médio mensal de toda a série histórica disponível (20 anos), para evidenciar as diferenças desta variável entre locais.

Para caracterização da disponibilidade de nutrientes no solo, a partir da geolocalização de cada planta, extraímos valores estimados da soma de bases (SB) disponível em um mapa digital produzido para toda a Amazônia por Zuquim et al. (2017; 2019). A SB é a soma da concentração de cátions trocáveis do solo (K, Mg, Ca). Este mapa, com resolução de $\sim 11 \times 11$ km/pixel, foi desenvolvido por meio da combinação de medidas de campo de vários bancos de dados com as estimativas indiretas da concentração de cátions trocáveis com base na ocorrência de espécies de plantas indicadoras (Zuquim et al. 2019).

Características Morfofisiológicas

Vinte e seis características morfofisiológicas (24 foliares e duas da madeira) foram analisadas em cada indivíduo (Tabela 1). A maioria das folhas nesta espécie de cipó se encontram sobre a copa das florestas e, portanto, para as características foliares foram coletadas folhas maduras completamente expostas ao sol. Para características da madeira (incluindo a casca), foram cortadas amostras de 4 cm de comprimento em ramos com aproximadamente 2 cm de diâmetro.

Três folhas frescas foram escaneadas e processadas usando o programa ImageJ (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>) para obtenção da área foliar (cm^2), enquanto a espessura da folha (LT) foi medida com um micrômetro. Para obtenção do peso fresco (g), as folhas foram pesadas com uma balança de precisão (0.001 g), e posteriormente foram secas em estufa a 65°C durante 72 horas para obtenção de peso seco (g). A partir destes dados foram calculados o conteúdo de água foliar (LWC), o conteúdo de matéria seca foliar (LDMC) e a área foliar específica (SLA) sem pecíolo, conforme Pérez-Harguindeguy et al. (2013).

Os conteúdos foliares de nutrientes, polifenóis e alcaloides foram determinados com base na massa pulverizada de amostras secas em estufa até peso constante. As concentrações P, K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Fe^{2+} , Zn^{2+} e Mn^{2+} foram determinadas a partir da digestão nitro-perclórica via úmida 3:1; a quantificação do P foi realizada por colorimetria e os outros nutrientes por espectrometria de absorção atômica (Silva 2009). Para determinar as concentrações de C e N e a razão C/N, foi usado um analisador de combustão Elementar Vario Max CN. A quantificação da fração de polifenóis solúveis totais foi feita pelo método Folin-Denis (Folin e Denis 1915). A quantificação da fração alcaloídica foliar foi realizada via extração em meio básico com diclorometano (CH_2Cl_2), adaptado do método descrito por Soares et al. (2015) (Quadro S1). As análises de conteúdo foliar de nutrientes e polifenóis foram realizadas pelo

Laboratório Temático de Solos e Plantas do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. A extração da fração alcaloídica foi realizada sob orientação do Laboratório de Cromatografia e Espectrometria de Massas da Central Analítica da Universidade Federal do Amazonas.

Os cálculos para determinar as concentrações de carotenoides, clorofila *a* e clorofila *b* foram feitos com apoio do Laboratório de Silvicultura da Universidade Federal do Amazonas, a partir do processo de extração em acetona (10 ml de acetona a 80 % com 0,05 g de MgCO₃ por 0,1 g de folha fresca), filtragem e leitura de absorvância em três comprimentos de onda (480, 645 e 663 nm) utilizando Biochrom Libra S50 UV / Vis (Lichtenthaler e Wellburn 1983; Hendry e Price 1993). A partir das concentrações de clorofila *a* /cm² e clorofila *b* /cm² foram feitos os cálculos da razão clorofila *a/b* e clorofila total/cm².

As medidas anatômicas foram realizadas utilizando fragmentos da porção mediana de três amostras de folhas de cada planta. Para determinação do comprimento do poro estomático (Stleng) e da densidade estomática (Stdens), procedemos a dissociação da epiderme (Franklin 1945; modificado por Kraus e Arduin 1997), coloração com 1 % de safranina e posterior montagem de lâminas. As lâminas foram fotografadas em microscópio óptico (Leica DM500, Leica Microsystems, Wetzlar, Alemanha) com ampliação de 200x e as imagens foram processadas utilizando o programa ImageJ (<https://imagej.nih.gov/ij/>). Para determinação do comprimento da veia por unidade de área, a "densidade de veias" (Vndens), procedemos a despigmentação das amostras (Arnott 1959) e posterior coloração com 1 % de fuccina. As amostras coradas foram fotografadas em um estereomicroscópio Leica e analisadas por meio programa leafGUI (Price et al. 2011).

O número de nectários extraflorais (EFNs) não foi influenciado pela área foliar ($r = 0,03$) (Figura S2). Portanto, para determinação do EFNs por folha foi calculada a média do número de nectários de três folhas maduras para cada indivíduo. Em cada uma destas três folhas também foi realizado o teste para determinação da força para perfurar (FTP), conforme Pérez-Harguindeguy et al. (2013).

A densidade específica do ramo (SWD) é a razão entre o peso seco e o volume fresco do ramo com casca. O conteúdo de matéria seca do ramo (WDMC) é razão entre o peso seco e o peso fresco do ramo com casca. O volume fresco de cada amostra foi obtido por deslocamento de água, o peso seco foi obtido após secagem em estufa a 105 °C por 72 horas.

Tabela 1 – Características morfofisiológicas usadas para caracterizar os 53 indivíduos de *Banisteriopsis caapi* amostrados em 12 localidades no centro-oeste da Amazônia brasileira e suas respectivas abreviações e unidades de medida.

Características foliares (sigla)	Unidade	Função relacionada
Área foliar específica (SLA)	cm ² /g	Interceptação de luz, taxa de crescimento potencial ^{9, 10, 11, 13, 20}
Conteúdo de água foliar (LWC)	mg/mm ²	Acúmulo (reserva) foliar de água ^{3, 4, 5, 20}
Conteúdo de matéria seca foliar (LDMC)	mg/g	Densidade foliar, resistência física e maior longevidade foliar ^{15, 20}
Espessura foliar (LT)	mm	Proteção e resistência contra danos físicos (bióticos e abióticos) ^{10, 15, 20}
Conteúdo de K ⁺ foliar (K)	g/kg	Regulação do potencial osmótico celular, ativador de enzimas ligadas à fotossíntese ²²
Conteúdo de P foliar (P)	g/kg	Componente de compostos ligados à fotossíntese e ao metabolismo energético ^{11, 20, 22}
Conteúdo de Ca ²⁺ foliar (Ca)	g/kg	Componente estrutural da parede celular e sinalizador para respostas ambientais ²²
Conteúdo de Mg ²⁺ foliar (Mg)	g/kg	Ativação de enzimas envolvidas na fotossíntese; constituinte da clorofila ²²
Conteúdo de Fe ²⁺ foliar (Fe)	mg/kg	Envolvido na transferência de elétrons no processo fotossintético ²²
Conteúdo de Mn ²⁺ foliar (Mn)	mg/kg	Ativador de diversas enzimas; participa da reação fotossintética ²²
Conteúdo de Zn ²⁺ foliar (Zn)	mg/kg	Requerido para muitas enzimas e para biossíntese da clorofila ²²
Conteúdo de C foliar (C)	%	Componente estrutural e energético ²²
Conteúdo de N foliar (N)	%	Componente de compostos envolvidos na fotossíntese, aminoácidos e ácidos nucleicos ^{4, 5, 11, 20, 21, 22}
Razão C:N (CN)	-	Conservação de recursos ²⁵
Razão clorofila A/B (chlAB)	-	Absorção de luz e aclimação à disponibilidade de luz ^{9, 22}
Conteúdo de Clorofila total (chl _{tot})	µg/cm ²	Absorção de luz ^{9, 22}
Conteúdo de carotenoides (carot)	µg/cm ²	Absorção de luz e fotoproteção ²²
Densidade específica do ramo com casca (SWD)	g/cm ³	Estabilidade física, ganho de C, potencial de crescimento ^{14, 16, 19, 20, 21}
Conteúdo de matéria seca do ramo com casca (WDMC)	mg/g	Estabilidade física, ganho de C, potencial de crescimento ²⁰
Densidade estomática (Stdens)	estômatos/mm ²	Eficiência de uso da água, taxa de assimilação de CO ₂ , taxa fotossintética ⁸
Comprimento estomático (Stleng)	µm	Eficiência de uso da água, taxa de assimilação de CO ₂ , taxa fotossintética
Densidade de venação (Vndens)	veias/mm ²	Condutividade hidráulica e taxa fotossintética ^{12, 15, 20}
Força para furar (FTP)	N/mm	Proteção e resistência contra danos físicos (bióticos e abióticos) ^{3, 4, 6, 20}
Número de nectários extraflorais por folha (EFN)	n/folha	Defesa indireta, via atração de insetos defensores; e induzida por herbivoria ^{1, 7, 18}
Fração de polifenóis totais (plph)	%	Defesa química pouco móvel ou constitutiva e fotoproteção ^{3, 5, 24, 25, 27}
Fração de alcaloides totais (alka)	%	Defesa química móvel ^{2, 5, 17, 23, 24, 26}

1- Bentley 1977; **2-** Levin e York 1978; **3-** Coley 1983b; **4-** Coley 1987; **5-** Coley e Barone 1996; **6-** Wright e Vincent 1996; **7-** Oliveira e Pie 1998; **8-** Kundu e Tigerstedt 1999; **9-** Evans e Poorter 2001; **10-** Diaz et al. 2004; **11-** Wright et al. 2004; **12-** Brodribb et al. 2007; **13-** Violle et al. 2007; **14-** Poorter et al. 2008 e Chave et al. 2009; **15-** Kitajima e Poorter 2010; **16-** Poorter et al. 2010; **17-** Zeng et al. 2010; **18-** Alves-Silva 2011 e Heil 2011; **19-** Ruger et al. 2012; **20-** Pérez-Harguindeguy et al. 2013; **21-** Diaz et al. 2016; **22-** Taiz et al. 2017; **23-** Almadiy et al. 2018; **24-** Zaynab et al. 2018; **25-** Nascimento et al. 2019; **26-** Rharrabe et al. 2020; **27 -** Tayal et al. 2020.

Análise de dados

Para investigar como as características associadas à taxa de crescimento potencial e à defesa estão correlacionadas, realizamos uma análise de componentes principais (PCA), baseado nos valores das características morfofisiológicas de cada uma das 53 plantas. Para investigar como o gradiente de disponibilidade de água, luz e nutrientes influencia na variação de características associadas à taxa de crescimento potencial e à defesa, utilizamos modelos lineares mistos. Nos modelos o MCWD, o IR e a SB foram as variáveis preditoras e o eixo da PCA que explicou a maior parte da variação fenotípica de *B. caapi* (PC1) foi a variável dependente (e.g., $PC1 \sim MCWD + IR + 1|local$). As variáveis preditoras dos modelos foram padronizadas devido à diferença de amplitude e magnitude existente entre elas. A padronização das variáveis preditoras foi realizada subtraindo em cada valor a média da variável e dividindo pelo seu desvio padrão. A variável randômica "local" foi incluída nos modelos para representar as variações ambientais não medidas entre o que presumimos ser diferentes populações. Desta forma, avaliamos o efeito das variáveis ambientais sobre as características individuais considerando a dependência espacial das plantas dentro da mesma localidade (população). A SB não foi incluída no mesmo modelo que MCWD e IR, porque apresentou correlação de 0,85 ($p < 0,001$) com MCWD e -0,28 ($p < 0,05$) com IR (Figura S3). As análises estatísticas foram realizadas no software R 3.5.2 (R Core Team 2019), utilizando os pacotes vegan (Oksanen et al. 2015) e nlme4 (Pinheiro et al. 2019).

RESULTADOS

Variação das características morfofisiológicas e do gradiente de recursos

A amplitude da variação intraespecífica de cada característica morfofisiológica avaliada foi diferente (Tabela 2). O conteúdo foliar de C (C), a razão clorofila *a/b* (chlAB) e o LDMC foram as características que menos variaram, enquanto o conteúdo de alcaloides totais (alka) e o conteúdo de Mn⁺² variaram mais. A radiação incidente média mensal apresentou a menor variação ao longo do gradiente ambiental amostrado, enquanto a soma de bases apresentou a maior variação entre locais (Tabela 2).

Tabela 2 - Valores médio, desvio padrão (SD), coeficiente de variação (CV), e valores mínimo (min) e máximo (max) das características morfofisiológicas das 53 plantas de *B. caapi* amostradas em 12 localidades no centro-oeste da Amazônia brasileira. As mesmas estatísticas estão apresentadas para as variáveis ambientais indicadoras de disponibilidade de recursos estimadas para as mesmas localidades. Abreviações e unidades das características morfofisiológicas estão na Tabela 1.

Variáveis	média	SD	CV (%)	min	max
Características morfofisiológicas					
SLA	139.52	33.68	24.14	73.26	244.79
Ca ²	20.38	10.86	53.26	3.60	42.40
Mg ²	4.29	0.95	22.08	2.00	5.52
K	11.92	4.99	41.90	4.60	22.10
P	1.07	0.26	24.24	0.54	1.58
Fe ²	88.79	28.72	32.35	55.00	225.90
Zn ²	30.32	14.30	47.18	11.20	77.70
Mn ²	1313.64	1240.43	94.43	62.30	4957.90
Vndens	14.34	3.08	21.48	7.46	22.09
Stdens	487.18	169.72	34.84	210.51	827.14
Stleng	6.34	0.75	11.87	5.25	8.52
carot	0.0152	0.0069	45.17	0.0050	0.0348
chl _{tot}	0.0450	0.0172	38.33	0.0048	0.0838
chlAB	2.7138	0.2369	8.73	1.7768	3.2032
LWC	0.12	0.03	20.46	0.08	0.18
LDMC	384.80	36.11	9.39	305.24	468.02
SWD	0.49	0.10	19.94	0.36	0.85
WDMC	0.47	0.06	12.42	0.37	0.61
N	3.15	0.60	18.93	2.10	4.19
C	46.09	3.06	6.64	41.44	51.82

Tabela 2 - Extensão

Variáveis	média	SD	CV (%)	min	max
Características morfofisiológicas					
CN	15.34	4.01	26.17	10.52	24.68
EFN	5.42	1.32	24.44	2.67	8.67
alka	0.50	0.31	62.46	0.04	0.95
plph	20.39	9.33	45.75	5.97	39.78
FTP	0.09	0.02	22.34	0.05	0.13
LT	0.23	0.05	22.03	0.14	0.38
Variáveis ambientais					
IR	196.94	4.05	2.06	189.67	207.25
MCWD	-176.56	85.55	48.46	-297.61	-45.15
SB	0.90	0.58	64.62	0.17	1.85

Correlações entre características morfofisiológicas

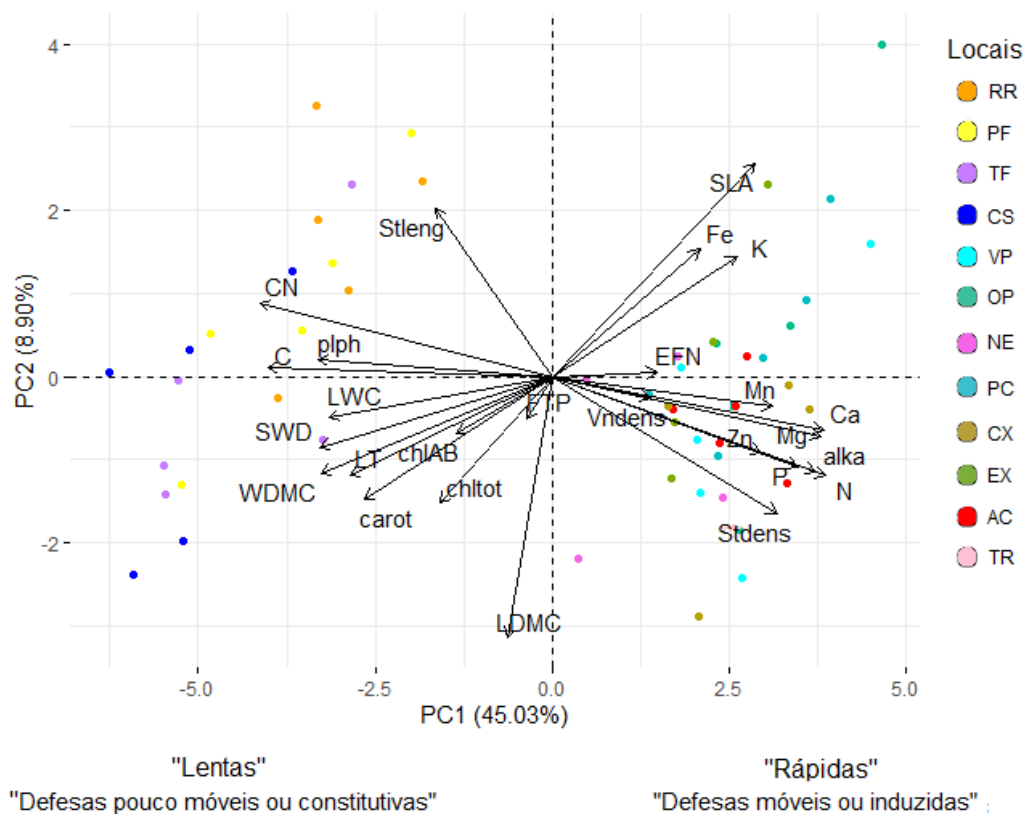


Figura 3 - Análise de componentes principais (dois primeiros eixos) das características morfofisiológicas das 53 plantas de *B. caapi* amostradas em 12 localidades no centro-oeste da Amazônia. Para abreviações e unidades das características morfofisiológicas, consultar Tabela 1 e para abreviações de locais de coleta, consultar Figura 2. Ao longo do eixo PC1 as setas indicam valores de características associadas aos extremos de investimentos; de um lado conservação de recursos ("lentas") e defesa química pouco móvel ou constitutiva e do outro lado aquisição de recursos ("rápidas") e defesas móveis ou constitutivas.

Os dois primeiros eixos da PCA explicaram 53,9 % da variação total das características morfofisiológicas das 53 plantas de *B. caapi* amostradas (Figura 3). O primeiro eixo principal (PC1), que concentra a maior parte das características avaliadas neste estudo, explicou 45,0 % da variância total, enquanto o segundo eixo (PC2) explicou 8,9 % da variância total.

O PC1 é associado a um conjunto de características que representa um eixo contínuo de estratégias de aquisição e alocação de recursos, que podemos chamar “rápidas – lentas” (Wright et al. 2004; Chave et al. 2009; Reich et al. 2014; Diaz et al. 2016). De um lado do contínuo (negativo na PC1), há maior investimento em características que são associadas a taxas de crescimento potencial menor ou “lentas” (maiores valores de WDMC, SWD, C/N, C, LT), além de apresentar maiores valores de LWC, Stleng, carot, chltot e chlAB, e maior investimento em defesa pouco móvel (plph). Do outro lado (positivo na PC1), há maior investimento em características que são associadas a maior taxa de crescimento potencial ou “rápidas” (maiores valores de N, Ca²⁺, Mg²⁺, P, K, Mn²⁺, Zn²⁺ e Fe²⁺ e SLA), além de apresentar maior Stdens, Vndens e maior investimento em defesas químicas móveis (alka) e induzidas (EFNs). O PC2 é positivamente associado com SLA e Stleng e negativamente com LDMC, chltot e FTP. O SLA, chltot e Stleng tiveram correlações similares com os dois primeiros eixos da PCA. O PC1 teve correlação com a maioria das características e explicou a maior parte da variação fenotípica observada em *B. caapi*. Os valores de correlação entre os eixos da PCA e as características morfofisiológicas avaliadas estão na Tabela S1.

Efeito da disponibilidade de recursos

O modelo que inclui MCWD e IR explicou 91,6 % da variação das características morfofisiológicas associadas à PC1 e 81,5 % desta variação foi explicada pelas variáveis preditoras fixas (Tabela 3). Os valores de coeficientes padronizados (β) indicam uma contribuição relativa maior de MCWD ($\beta = -2,971$) do que de IR ($\beta = -0,806$). Em locais com MCWD mais negativo, maior déficit hídrico, as plantas possuem características que lhes permitem maior eficiência de uso da água e que podem proporcionar rápido crescimento potencial, além de investir em defesas móveis ou induzidas, e, à medida que o MCWD fica menos negativo, menor déficit hídrico, as plantas tendem a possuir características associadas ao crescimento mais lento e em defesa constitutiva ou pouco móvel (Figura 4a). Em locais com menor IR as plantas possuem características associados ao crescimento rápido e defesas

móveis ou induzidas, além de reduzir a relação clorofila AB, e, à medida que o IR aumenta, as plantas tendem a possuir características associadas ao crescimento mais lento e em defesa constitutiva ou pouco móvel, além de aumentar o investimento em clorofila total e carotenoides (Figura 4b). Entretanto, o ajuste do modelo para IR está fortemente influenciado por cinco plantas da localidade RR onde a radiação incidente é maior.

O modelo que inclui SB como variável preditora explicou 91,4 % da variação das características morfofisiológicas associadas à PC1 e 76,0 % desta variação foi explicada pela SB ($\beta = 2,972$) (Tabela 3). Em locais com menor SB, as plantas possuem características associadas ao crescimento mais lento, defesa constitutiva ou pouco móvel, clorofila total e carotenoides, e, à medida que a SB aumenta, as plantas tendem a possuir características associadas ao rápido crescimento e defesas móveis ou induzidas (Figura 5).

Os locais que apresentaram menor SB e menor déficit hídrico, em que observamos plantas com características associadas a crescimento lento e maiores investimentos em defesas constitutivas ou pouco móveis e pigmentos fotossintéticos foram aqueles na região central e norte de nossa amostragem, no Amazonas e Roraima (CS, TF, PF e RR). Já os locais com maior SB e MCWD mais negativo, onde as plantas apresentaram características associadas ao crescimento rápido, maiores densidades estomática e de venação e maior investimento em defesas móveis ou induzidas foram na região sul de nossa amostragem, no Acre e Rondônia (CX e OP) (Figura 4a; Figura 5).

Tabela 3 - Resultados dos modelos lineares mistos para variabilidade das características morfofisiológicas associadas ao primeiro eixo da PCA (PC1) em função das variáveis ambientais padronizadas (MCWD: Média anual do déficit hídrico climatológico máximo acumulado; IR: Média mensal da radiação incidente; e SB: Soma de Bases). Coeficiente de determinação marginal (R^2 marg) corresponde aos modelos ajustados considerando somente os efeitos fixos; Coeficiente de determinação condicional (R^2 cond) corresponde aos modelos completos incluindo o efeito local; contribuição relativa dos preditores é dada pelos coeficientes padronizados dos modelos (ns – não significativo; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$).

Modelo	R^2 marg	R^2 cond	Preditoras	Coefficiente padronizado
PC1 = $\alpha + \beta_1*(MCWD) + \beta_2*(IR) + (1 local)$	0.8146	0.9156	constante	0.0507 ^{ns}
			MCWD	-2.9706***
			IR	-0.8062*
PC1 = $\alpha + \beta_1*(SB) + (1 local)$	0.7598	0.9144	constante	0.0051 ^{ns}
			SB	2.9716***

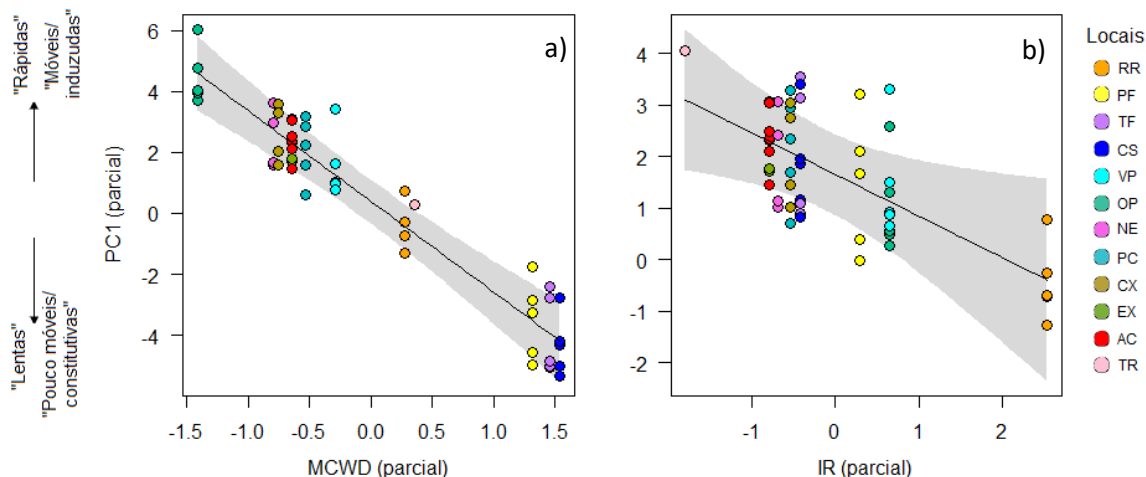


Figura 4 - Parciais do modelo de variação das características morfofisiológicas da folha e madeira de *B. caapi* associadas ao primeiro eixo da PCA (PC1) em função das variáveis predictoras padronizadas, (a) média anual do déficit hídrico máximo acumulado – MCWD e (b) média mensal da radiação incidente – IR. Ao longo do PC1 os valores de um conjunto de características tendem a mudar de maiores investimentos em características associadas ao crescimento mais lento e em defesa química pouco móvel ou constitutiva, do lado negativo da PC, para maiores investimentos em características que propiciam crescimento mais rápido e em defesas móveis ou induzidas, do lado positivo da PC (“Lentas” - “Pouco móveis/ constitutivas” \longleftrightarrow “Rápidas” - “Móveis/ induzidas”). Cada ponto representa uma planta e as cores identificam os locais. Para abreviações de locais de coleta, consultar Figura 2.

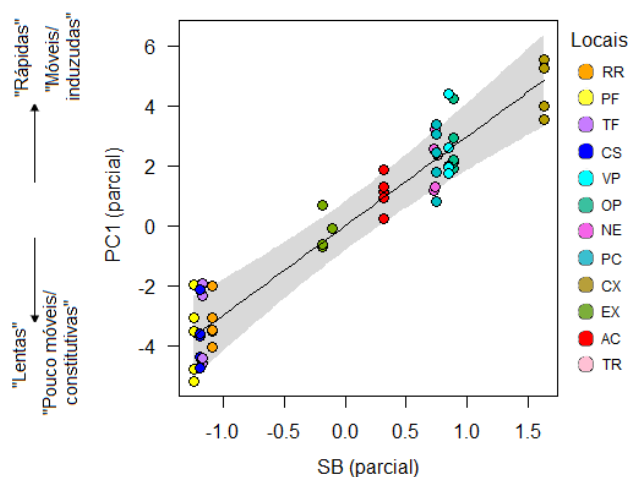


Figura 5 - Parciais do modelo de variação das características morfofisiológicas da folha e madeira de *B. caapi* associadas ao primeiro eixo da PCA (PC1) em função da soma de bases (SB) padronizada. Ao longo do PC1 os valores de um conjunto de características tendem a mudar de maiores investimentos em características associadas ao crescimento mais lento e em defesa química pouco móvel ou constitutiva, do lado negativo da PC, para maiores investimentos em características que propiciam crescimento mais rápido e em defesas móveis ou induzidas, do lado positivo da PC (“Lentas” - “Pouco móveis/ constitutivas” \longleftrightarrow “Rápidas” - “Móveis/ induzidas”). Cada ponto representa uma planta e as cores identificam os locais. Para abreviações de locais de coleta, consultar Figura 2.

DISCUSSÃO

A variação das características morfofisiológicas dentro da espécie de cipó *Banisteriopsis caapi* é fortemente associada à variabilidade na disponibilidade de recursos no ambiente, principalmente pela fertilidade do solo (SB) e pela disponibilidade de água (MCWD). Consistente com nossas expectativas, o investimento em características associadas à maior taxa de crescimento potencial e a defesas móveis ou induzidas (alka e NEF) está associado a ambientes com maior fertilidade do solo, enquanto o investimento em características ligadas ao crescimento mais lento e defesa química pouco móvel (plph) está associado a ambientes com menor fertilidade. Em ambientes com menor disponibilidade hídrica e menor disponibilidade de luz (IR), as plantas possuem características associadas ao crescimento rápido e a defesas móveis ou induzidas, ao contrário do esperado para plantas de maneira geral. Esse padrão inesperado está associado ao fato de que locais mais secos no oeste da Amazônia tendem a ser também locais mais férteis (Figura S3; Sombroek 2001; Quesada et al 2010). Nesses locais de maior déficit hídrico, as plantas apresentaram diferentes configurações nas estruturas anatômicas associadas à arquitetura hidráulica que diminuem a perda de água e aumentam a eficiência de seu uso nas folhas.

As correlações entre as características morfofisiológicas refletiram um contínuo de variação de estratégias de aquisição de recursos e estratégias de defesa. Por um lado, os indivíduos apresentaram características comumente associadas ao crescimento lento e maior conteúdo foliar de defesa química pouco móvel ou constitutivas. Por outro lado, à medida que as plantas apresentaram maior investimento em características comumente associadas ao crescimento rápido, houve também maior conteúdo de defesas móveis e induzidas e menor defesa química pouco móvel ou constitutiva.

Associação entre variação fenotípica de *Banisteriopsis caapi* e disponibilidade de nutrientes no solo, água e luz

Consistente com estudos anteriores, à medida que a fertilidade do solo diminuiu as plantas apresentaram características associadas a menores taxas de crescimento (maiores valores de C/N e C foliar, SWD e WDMC) (Nascimento et al. 2005; van Gelder et al. 2006; King et al. 2006; Chave et al. 2009). Além disso, maiores valores de SLA e de concentração de macro e micronutrientes nas folhas foram associados com maior fertilidade do solo

(Ordoñez et al. 2009; Li et al. 2018; Nascimento et al. 2020; Wilfahrt et al. 2020). Sabe-se que o SLA está correlacionado com aquisição de recursos e taxas de crescimento (Diaz et al. 2004; Ordoñez et al. 2009; Wright et al. 2010), e que macro e micronutrientes foliares participam de processos metabólicos e fotossintéticos influenciando positivamente nestas taxas (Reich et al. 2009; Domingues et al. 2010, Walker et al. 2014; Taiz et al. 2017). Desta forma, nossos resultados sugerem que a fertilidade do solo é um fator chave para a variação das características morfofisiológicas que estão associadas ao crescimento potencial em plantas de *B. caapi*. Estes resultados corroboram com a correlação positiva entre fertilidade do solo, biomassa e abundância de lianas em florestas tropicais e subtropicais (Putz e Chai 1987; Laurance et al. 2001; DeWalt et al. 2006; Malizia et al. 2010).

Em locais com maior déficit hídrico, os indivíduos de *B. caapi* apresentaram características anatômicas foliares que regulam a perda de água e provavelmente permitem maiores taxas de crescimento potencial em locais com solos férteis. De maneira geral, é esperado que espécies com limitação de água apresentem características associadas a taxas de crescimento mais baixas (Fortunel et al. 2014; Souza et al. 2018; Fyllas et al. 2020) e/ou redução do SLA como uma estratégia para reduzir a perda de água (Reich et al. 2003; Niinemets 2014; Hu et al. 2015; El Zeey-Belaskri e Benhassaini 2016; Ribeiro et al. 2016; Ramírez-Valiente et al. 2017). Entretanto, encontramos em condições de maior déficit hídrico plantas com características que propiciam maior taxa de crescimento potencial, como maior SLA. Provavelmente esse comportamento se deve à presença de solos mais férteis onde o clima é mais seco, associado à capacidade da espécie de apresentar diferentes configurações nas estruturas anatômicas, aumentando a densidade de veias e de estômatos e reduzindo o comprimento estomático em ambientes de maior déficit hídrico. O aumento da densidade de venação favorece o transporte de água dentro da folha (Boyce et al. 2009; Brodrribb et al. 2010), enquanto a redução do comprimento estomático e o aumento da densidade estomática permitem uma melhoria na capacidade de controle estomático, diminuindo a perda de água e favorecendo a eficiência de uso da água e a taxa de assimilação líquida de CO₂ (Limin et al. 2007; Xu e Zhou 2008; Bertolino et al. 2019). Desta forma, o aumento na eficiência de transporte e uso da água em plantas de *B. caapi* parece estar associado ao investimento em características ligadas à maior taxa de crescimento potencial na Amazônia ocidental, mesmo nas condições de maior déficit hídrico encontradas nessa região. Esta capacidade de regulação da eficiência e perda de água em lianas tem sido um dos fatores apontados para explicar sua

capacidade de desenvolvimento em florestas sazonalmente secas (Schnitzer 2005; Ledo e Schnitzer 2014).

Observamos variação nas características ligadas à captação de luz. Corroborando com estudos anteriores (Evans e Poorter 2001; Poorter et al. 2009), observamos um aumento do SLA associado com a redução da IR, o que pode refletir um maior investimento na interceptação da luz por unidade de massa foliar quando a disponibilidade de luz é menor. A redução de chlAB em áreas com menor disponibilidade de IR indica um maior investimento na captação de luz. A relação de chlAB está associada com o tamanho do complexo de captação de luz, pois a clorofila b é exclusiva deste complexo (Niinemets 2010; Hallik et al. 2012). Observamos também um aumento no conteúdo de carotenoides associado à maior radiação incidente, que pode caracterizar uma estratégia de fotoproteção (Lichtenthaler 1987; Niinemets e Valladares 2004), especialmente importante para esta espécie, visto que as folhas destas plantas ficam expostas a uma elevada irradiância sobre o dossel da floresta. Entretanto, a variação incidência de luz foi menor, quando comparado com outros recursos (tabela 2), além de apresentar uma relação fraca com o eixo de variação das características (figura 4b).

Investimentos em defesas químicas e estruturais

Ao longo do gradiente de fertilidade as plantas de *B. caapi* apresentaram diferentes combinações de características associadas ao crescimento e defesa. Quanto maior foi a fertilidade do solo mais as plantas apresentaram características associadas à maior taxa de crescimento potencial e defesas foliares móveis ou induzidas (mais alcaloides e nectários extraflorais) e menos defesa foliar constitutiva ou pouco móvel (menos polifenóis) foi encontrada. Esta mudança de investimentos em características associadas ao crescimento e defesa de acordo com a disponibilidade dos recursos do solo pode caracterizar um trade-off que é congruente com um padrão bem consolidado para explicar variação entre espécies (Coley et al. 1985; Stamp 2003; Fine et al. 2004; Zandt 2007; Nascimento et al. 2020). Apesar desse trade-off entre crescimento e defesa constitutiva ou pouco móvel nem sempre ser observado dentro de espécies (Hahn e Maron 2016), observamos um claro compromisso em *B. caapi*.

Normalmente espera-se um aumento da resistência física da folha, representada por maior LDMC, LT e FTP (Wright e Vicent 1996; Diaz et al. 2004; Caldwell et al. 2016), associada à redução da disponibilidade de recursos no ambiente (Niinemets 2001; Onoda et

al. 2011; Fyllas et al. 2020). Porém, para o cipó *B. caapi* o LDMC e a FTP não responderam aos gradientes hídrico e de fertilidade, e LDMC foi uma das características que menos variou entre as plantas amostradas (CV = 9.4 %, Tabela 2). Além disso, para esta espécie o aumento da espessura foliar (LT) está fortemente associado ao aumento do acúmulo de água nas folhas (LWC) (Figura S4b) em resposta à maior disponibilidade hídrica, e não se correlacionou com LDMC (Figura S4a) e, portanto, pode não contribuir para a defesa física contra herbívoros. Para *B. caapi*, a mudança em sua composição química em função da disponibilidade de recursos parece ser uma estratégia de defesa mais importante que a resistência física da folha. A variação no investimento de polifenóis, por exemplo, respondeu fortemente aos gradientes de fertilidade (SB) e de disponibilidade de luz (IR), visto que a baixa fertilidade pode favorecer o investimento neste tipo de defesa (Coley et al. 1985; Nybakken et al. 2018; Nascimento et al. 2020), que pode exercer dupla função (i.e., fotoproteção e defesa contra herbívoros) em ambientes com maior incidência de luz (Maderek et al. 2017; Nascimento et al. 2019; Schneider et al. 2019).

A variação na disponibilidade de recursos no ambiente pode influenciar também o nível de pressão que os herbívoros exercem sobre as plantas (Brenes-Arguedas et al. 2009), de forma que a pressão por herbívoros tende a ser maior em locais com maior disponibilidade de recursos (Pennings et al. 2009; Pellissier et al. 2014). Plantas de *B. caapi* amostrados em locais com maior SB apresentam maior conteúdo de nutrientes foliar e menor conteúdo de C e C/N, o que os torna mais palatáveis e atrativos para herbívoros. Essas plantas também apresentaram maior conteúdo de alcaloides e número de nectários extraflorais, que são defesas consideradas móveis ou induzidas. Essas características podem estar, portanto, revelando uma resposta à uma maior pressão por herbívoros, mediada pela disponibilidade de nutrientes do solo (Coley et al. 1985; Mondor et al. 2006; Mithofer e Boland 2012; Lima et al. 2018). Estes resultados evidenciam a necessidade de desenvolvimento de estudos que quantifiquem herbivoria em *B. caapi* ao longo de um gradiente ambiental, para entender de maneira mais específica os fatores que modulam a variabilidade de características de defesa móveis e induzidas.

Influência do manejo humano sobre variação fenotípica

O uso de *B. caapi* por grupos indígenas vem desde o período pré-colombiano (Naranjo 1979; Labate e Araújo 2002) e devido a este uso a espécie era, e ainda é, frequentemente

cultivada (Schultes et al. 1992). Ainda não há registos de características de síndrome de domesticação específica para *B. caapi*, mas acredita-se que seja uma espécie "semi-domesticada", pois, mesmo diante de tão antigo cultivo, ela tem capacidade de sobreviver sem o manejo humano, ao contrário das espécies domesticadas que dependem deste manejo para sobreviver (Clement 1999). Uma revisão de padrões e processos na domesticação de culturas, realizada por Meyer et al. (2012), apontou que a característica mais comum de síndrome de domesticação dos estudos avaliados foi a alteração nos metabólitos secundários. Isto pode sugerir, portanto, que a variação no conteúdo de alcaloides, por exemplo, pode sofrer efeito da domesticação ao longo do tempo e ser indicativo deste processo. A seleção humana é para aumentar a expressão das características de interesse, como os alcaloides no caso de *B. caapi*. No entanto, o efeito do ambiente também influencia na expressão das características das plantas (Plomin et al. 1977; Via e Lande 1985). A alta variação no conteúdo de alcaloide das folhas entre as localidades amostradas (CV = 62 %) sugere que, mesmo com a seleção humana histórica, o ambiente tem efeito sobre esta característica, podendo reduzir a expressão em situações de baixa fertilidade ou aumentar a expressão quando a fertilidade aumenta. Porém, ainda não conhecemos a relação entre o conteúdo de alcaloides entre folhas e caules e pode ser que o efeito de seleção para aumento da expressão de alcaloides em caules não seja observado nas folhas. Para uma compreensão mais ampla da variabilidade fenotípica e da evolução de *B. caapi* é necessário o desenvolvimento de estudos que investiguem o processo da domesticação desta espécie abordando aspectos ecológicos.

Mudanças no clima e conservação da espécie

A variação fenotípica observada em *Banisteriopsis caapi* pode representar adaptações a diferentes condições ambientais devido sua ampla distribuição. Neste contexto, as variações morfofisiológicas observadas nesta espécie sugerem que populações de *B. caapi* podem ter capacidade para sobreviver frente às mudanças de disponibilidade de água previstas diante das mudanças climáticas (Malhi et al. 2008; Marengo et al 2012). Entretanto, ainda é difícil prever como ela poderia lidar com o estresse hídrico e com a baixa fertilidade conjuntamente, visto que este tipo de condição ambiental não foi amostrado neste trabalho.

A variação das características morfofisiológicas apresentadas por *B. caapi* ao longo do gradiente de disponibilidade de recursos deste estudo pode contribuir com a condução de estratégias de manejo e conservação da espécie, porque a variação destas características pode

refletir no desempenho e no princípio ativo foliar da espécie, de acordo com as condições de disponibilidade de recursos nos ambientes manejados. Os resultados aqui encontrados também podem ajudar a direcionar a seleção de plantas adaptadas a condições mais similares às condições dos locais de cultivo ou a seleção de plantas que podem ter características desejáveis (e.g. maior conteúdo de alcaloides), a partir de indicadores ambientais (e.g. fertilidade do solo). Além disto, o conhecimento da diversidade aqui observado pode orientar a seleção de locais prioritários para investir em estratégias de conservação *in loco*.

CONCLUSÃO

A variação da disponibilidade de nutrientes, água e luz ao longo dos locais de coleta influenciaram fortemente a variação de características morfofisiológicas do cipó *Banisteriopsis caapi* na Amazônia ocidental. O gradiente de disponibilidade de recursos permitiu a identificação de um gradiente de variação nas estratégias de alocação de recursos e uma mudança no tipo de defesa contra herbivoria. Os recursos que influenciaram mais fortemente o gradiente amostrado foram os nutrientes do solo e a disponibilidade de água. Em ambientes com maior fertilidade e menor disponibilidade de água as plantas apresentaram diferentes configurações em suas estruturas anatômicas que podem favorecer a redução da perda de água e aumentar a eficiência de uso deste recurso, possibilitando investimento em estratégias associadas ao crescimento rápido em solos férteis, mesmo com o déficit hídrico. Além disto, houve uma mudança no tipo de defesa das plantas ao longo do gradiente de recursos, de forma que o investimento em defesa pouco móvel ou constitutiva (polifenóis) foi maior em ambientes com menor fertilidade, menor déficit hídrico e maior disponibilidade de luz. Por outro lado, em ambientes de maior fertilidade, maior déficit hídrico e menor disponibilidade de luz o investimento em defesas móveis e induzidas (alcaloides e EFNs) foi maior. Desta forma, o aumento no investimento em características associadas à maior taxa de crescimento potencial se correlaciona com o aumento no investimento em defesas móveis e induzidas e diminuição no investimento em defesas pouco móveis ou constitutivas. A variação das características em *Banisteriopsis caapi* em resposta às diferentes condições ambientais pode explicar a ampla ocorrência da espécie ao longo da Amazônia e em cultivos em todo o Brasil. Estas descobertas são importantes para ajudar no entendimento de como essa espécie poderá lidar com as mudanças no clima e contribuem para condução de estratégias de conservação e manejo da mesma.

Recomendamos o desenvolvimento de estudos que selecionem populações em diferentes combinações de disponibilidade de recursos, para quebrar as correlações entre esses fatores (especialmente fertilidade do solo e déficit hídrico) e proporcionar melhor entendimento do efeito específico de cada recurso e de suas interações na variabilidade de *B. caapi*. Além disso, sugerimos o desenvolvimento de estudos com experimentos em jardim comum em diferentes localidades a fim de isolar os efeitos da plasticidade fenotípica das adaptações genética locais. Dessa forma, também seria possível monitorar o crescimento efetivo dos indivíduos e sua relação com as características morfofisiológicas.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudo concedida durante os dois anos de mestrado, ao Centro Espírita Beneficente União do Vegetal (CEBUDV) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) pelo financiamento e apoio logístico. Ao Dr. José Beethoven Figueiredo pelas orientações e apoio para viabilizar o desenvolvimento desta pesquisa e coletas de campo. Ao Dr. Marciel José Ferreira da Universidade Federal do Amazonas (UFAM), pelas orientações para coleta de campo e análise de pigmentos foliares e pelo apoio laboratorial. Ao Dr. Marcos Silveira e ao Dr. Antônio Gilson Gomes Mesquita, ambos da Universidade Federal do Acre (UFAC), pelo apoio logístico para as coletas realizadas no Acre. Ao Manoel Roberto Pereira Viana (UFAM) e ao Lucas Castanhola Dias, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) pelo apoio para as análises de anatomia foliar. Ao Jonas de Oliveira Moraes Filho e ao Raimundo Nonato de Araújo Filho, ambos do INPA, pela realização das análises de conteúdo de polifenóis de nutriente foliar. Ao Valdir Souza e Silva Junior, pelo trabalho de identificação das exsiccatas. À Flavia Regina C. Costa, ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais e ao Centro de Estudos Integrados da Biodiversidade Amazônica, por todo apoio logístico.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acker, J.G.; Leptoukh, G. 2007. Online Analysis Enhances Use of NASA Earth Science Data. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 88(2): 14-17.
- Agrawal, A.A.; Karban, R. 1999. Why induced defenses may be favored over constitutive strategies in plants. In: Tollrian, R.; Harvell, C.D. (Eds.). *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press, Princeton, Nova Jérsei. p. 45-61.
- Almadiy, A.A.; Nenaah, G.E.; Shower, D.M. 2018. Facile synthesis of silver nanoparticles using harmala alkaloids and their insecticidal and growth inhibitory activities against the khapra beetle. *Journal of Pest Science*, 91(2): 727-737.
- Alves-Silva, E. 2011. Post fire resprouting of *Banisteriopsis malifolia* (Malpighiaceae) and the role of extrafloral nectaries on the associated ant fauna in a Brazilian Savanna. *Sociobiology*, 58(2):327-340.
- Anderson, J.T.; Wagner, M.R.; Rushworth, C.A.; Prasad, K.V.S.K.; Mitchell-Olds, T. 2014. The evolution of quantitative traits in complex environments. *Heredity*, 112(1): 4-12.
- Aragão, L.E.; Anderson, L.O.; Fonseca, M.G.; Rosan, T.M.; Vedovato, L.B.; Wagner, F.H.; *et al.* 2018. Os incêndios relacionados à seca do século XXI neutralizam o declínio das emissões de carbono do desmatamento na Amazônia. *Nature communications*, 9(1): 1-12.
- Araya, Y.N.; Silvertown, J.; Gowing, D. J.; McConway, K. J.; Linder H. P.; Midgley, G. 2011. A fundamental, eco-hydrological basis for niche segregation in plant communities. *New Phytologist*, 189(1): 253-258.
- Arnott, H. J. 1959. Leaf clearings. *Turtox News*, 37(8): 192-194.
- Apgaua, D. M.; Tng, D. Y.; Cernusak, L. A.; Cheesman, A. W.; Santos, R. M.; Edwards, W. J.; Laurance, S. G. 2017. Plant functional groups within a tropical forest exhibit different wood functional anatomy. *Functional Ecology*, 31(3):582-591.
- Ballaré, C. L. 2014. Light regulation of plant defense. *Annual review of plant biology*, 65:335-63.
- Baraloto, C.; Timothy Paine, C. E.; Poorter, L.; Beauchene, J.; Bonal, D.; Domenach, A. M.; *et al.* 2010. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology letters*, 13(11):1338-1347.

- Baythavong, B.S. 2011. Linking the spatial scale of environmental variation and the evolution of phenotypic plasticity: selection favors adaptive plasticity in fine-grained environments. *The American Naturalist*, 178(1):75-87.
- Belluau, M.; Shipley, B. 2018. Linking hard and soft traits: Physiology, morphology and anatomy interact to determine habitat affinities to soil water availability in herbaceous dicots. *PLoS ONE* 13(3): e0193130.
- Bentley, B.L. 1977. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa Orellana* (Bixaceae). *The Journal of Ecology*, 65(1):27-38.
- Bertolino, L.T.; Caine, R.S.; Gray, J.E. 2019. Impact of stomatal density and morphology on water-use efficiency in a changing world. *Frontiers in plant science*, 10(225):1-10.
- Björklund, M.; Ranta, E.; Kaitala, V.; Bach, L.A.; Lundberg, P.; Stenseth, N.C. 2009. Quantitative trait evolution and environmental change. *PLoS ONE*, 4(2): e4521.
- Boyce, C.K.; Brodribb, T.J.; Feild, T.S.; Zwieniecki, M.A. 2009. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 1771-1776.
- Brenes-Arguedas, T.; Coley, P.D.; Kursar, T.A. 2009. Pests vs. drought as determinants of plant distribution along a tropical rainfall gradient. *Ecology*, 90(7): 1751-1761.
- Brodribb, T.J.; Feild, T.S.; Jordan, G.J. 2007. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant physiology*, 144(4): 1890-1898.
- Brodribb, T.J.; Feild, T.S.; Sack, L. 2010. Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. *Functional Plant Biology*, 37(6): 488-498.
- Brunig, E. F. 1969. On the seasonality of droughts in the lowlands of Sarawak (Borneo) (Über das jahreszeitliche Auftreten von Dürren im Tiefland von Sarawak (Borneo)). *Erdkunde*, 127-133.
- Cai, Z.-Q.; Poorter, L.; Han, Q.; Bongers, F. 2008. Effects of light and nutrients on seedlings of tropical *Bauhinia* lianas and trees. *Tree physiology*, 28(8): 1277-85.
- Caldwell, E.; Read, J.; Sanson, G.D. 2016. Which leaf mechanical traits correlate with insect herbivory among feeding guilds?. *Annals of botany*, 117(2): 349-361.
- Callaway, J.C. 2002. Fotoquímica e neurofarmacologia da Ayahuasca. In: Metzner, R.(org). *Ayahuasca: Alucinógenos, consciência e o espírito da natureza*. Gryphus, Rio de Janeiro. p. 226-250.

- Campanello, P.I.; Manzané, E.; Villagra, M.; Zhang, Y.J.; Panizza, A.M.; di Francescantonio, D.; *et al.* 2016. Carbon Allocation and Water Relations of Lianas Versus Trees. *In: Tropical Tree Physiology*. Vol. 6. Springer International Publishing. p. 103-124.
- CEBUDV, 2019. Centro Espírita Beneficente União do Vegetal, Mariri e Chacrona. (<https://udv.org.br/cha-hoasca/mariri-e-chacrona/>). Acesso: 02/06/2020.
- CEBUDV, 2020. Centro Espírita Beneficente União do Vegetal, Quem Somos. (<http://udv.org.br/a-uniao-do-vegetal/>). Acesso: 02/06/2020.
- Chave, J.; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S.L.; Swenson, N.G.; Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12(4): 351-366.
- Chen, Y. J.; Cao, K. F.; Schnitzer, S. A.; Fan, Z. X.; Zhang, J. L.; Bongers, F. 2015. Water-use advantage for lianas over trees in tropical seasonal forests. *New Phytologist*, 205(1):128-136.
- Chen, Y.; Chen, Y.; Guo, Q.; Zhu, G.; Wang, C.; Liu, Z. 2017. Growth, physiological responses and secondary metabolite production in *Pinellia ternata* under different light intensities. *Pak. J. Bot*, 49(5): 1709-1716.
- Clement, C.R. 1999. 1492 and the loss of amazonian crop genetic resources. The relation between domestication and human population decline. *Econ. Bot.* 53: 188-202.
- Coley, P.D. 1983a. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecological Society of America*, 64(3): 426-433.
- Coley, P.D. 1983b. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, 53(2): 209-234.
- Coley, P.D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia*, 74(4): 531-536.
- Coley, P.D.; Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1): 305-335.
- Coley, P.D.; Bryant, J.P.; Chapin, F.S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230(4728): 895-900.
- Coley, P.D. 1987. Inter-specific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist*, 106: 251-263.
- Corrêa, M.A. 1994. Etnobotânica e aspectos organográficos de *Banisteriopsis Caapi* no Contexto Ritualístico da “União do Vegetal”. *Cadernos São Camilo*, 1(1).

- Davis, C.C.; Anderson, W.R. 2010. A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany*, 97(12): 2031-2048.
- 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.
- Diaz, S.; Hodgson, J.G.; Thompson, K.; Cabido, M.; Cornelissen, J.H.; Jalili, A.; *et al.* 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of vegetation science*, 15(3): 295-304.
- Díaz, S.; Kattge, J.; Cornelissen, J.H.; Wright, I.J.; Lavorel, S.; Dray, S.; *et al.* 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585): 167-171.
- Domingues, T.F.; Meir, P.; Feldpausch, T.R.; Saiz, G.; Veenendaal, E.M.; Schrod, F.; *et al.* 2010. Co-limitation of photosynthetic capacity by nitrogen and phosphorus in West Africa woodlands. *Plant, Cell & Environment*, 33(6): 959-980.
- El Zerey-Belaskri, A.; Benhassaini, H. 2016. Morphological leaf variability in natural populations of *Pistacia atlantica* Desf. subsp. *atlantica* along climatic gradient: new features to update *Pistacia atlantica* subsp. *atlantica* key. *International journal of biometeorology*, 60(4): 577-589.
- Endara, M.J.; Coley, P.D. 2011. The resource availability hypothesis revisited: A meta-analysis. *Functional Ecology*, 25(2): 389-398.
- Evans, J.; Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, 24(8): 755-767.
- Ewers, F. W. 1985. Xylem' Structure and Water Conduction in Conifer Trees, Dicot Trees, and Lianas. *IAWA journal*, 6(4):309-317.
- Ewers, F. W.; Rosell, J. A.; Olson, M. E. 2015. Lianas as structural parasites. In: Hacke U. (Eds). *Functional and ecological xylem anatomy*. Springer, Cham. pp. 163-188.
- Fine, P.V.A.; Mesones, I.; Coley, P.D. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science*, 305(5684): 663-665.
- Folin, O.; Denis, W. 1915. A colorimetric method for the determination of phenols (and phenol derivatives) in urine. *Journal of Biological Chemistry*, 22(2): 305-308.

- Fortunel, C.; Paine, C.T.; Fine, P.V.; Kraft, N.J.; Baraloto, C. 2014. Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. *Journal of Ecology*, 102(1): 145-155.
- Frankling, G. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood - resin composites and a new macerating method for wood. *Nature*, 155(3924): 155-51.
- Fyllas, N.M.; Michelaki, C.; Galanidis, A.; Evangelou, E.; Zaragoza-Castells, J.; Dimitrakopoulos, P.G.; *et al.* 2020. Functional trait variation among and within species and plant functional types in mountainous Mediterranean forests. *Frontiers in Plant Science*, 11: 212.
- Garcia, R.A.; Cabeza, M.; Rahbek, C.; Araújo, M.B. 2014. Multiple dimensions of climate change and their implications for biodiversity. *Science*, 344(6183).
- Gates, B. Organization for Flora Neotropica: Chrysobalanaceae. *In: Flora Neotropica*. 9: 19-208.
- GBIF.org, 2020. Global Biodiversity Information Facility – GBIF: Occurrence (https://www.gbif.org/occurrence/map?taxon_key=3191340). Acesso: 01/06/2020.
- Gregoriou, K.; Pontikis, K.; Vemmos, S. 2007. Effects of reduced irradiance on leaf morphology, photosynthetic capacity, and fruit yield in olive (*Olea europaea* L.). *Photosynthetica*, 45(2): 172-181.
- Gutiérrez, 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.
- Hahn, P.G.; Maron, J.L. 2016. A Framework for predicting intraspecific variation in plant defense. *Trends in Ecology and Evolution*, 31(8): 646-656.
- Hallik, L.; Niinemets, Ü.; Kull, O. 2012. Photosynthetic acclimation to light in woody and herbaceous species: a comparison of leaf structure, pigment content and chlorophyll fluorescence characteristics measured in the field. *Plant Biol*. 14: 88-99.
- Harlan, J. R. 1992. *Crops and Man*. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America, Madison, WI, USA.
- Heil, M. 2011. Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in plant science*, 16(4): 191-200.
- Hendry, G.A.F.; Price, A.H. 1993. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. *In: Hendry, G.A.F.; Grime, J.P. (Eds). Methods in Comparative Plant Ecology*. Chapman & Hall, London. pp. 148–152.

- Henn, J.J.; Buzzard, V.; Enquist, B.J.; Halbritter, A.H.; Klanderud, K.; Maitner, B.S.; *et al.* 2018. Intraspecific trait variation and phenotypic plasticity mediate alpine plant species response to climate change. *Frontiers in Plant Science*, 9: 1548.
- Hernán, G.; Castejón, I.; Terrados, J.; Tomas, F. 2019. Herbivory and resource availability shift plant defense and herbivore feeding choice in a seagrass system. *Oecologia*, 189(3): 719-732.
- Hetherington, A.M.; Woodward, F.I. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424: 901-908.
- Hu, Y.K.; Pan, X.; Liu, G.F.; Li, W.B.; Dai, W.H.; Tang, S.L.; *et al.* 2015. Novel evidence for within-species leaf economics spectrum at multiple spatial scales. *Frontiers in Plant Science*, 6: 901.
- Ichihashi, R.; Chiu, C. W.; Komatsu, H.; Kume, T.; Shinohara, Y.; Tateishi, M.; *et al.* 2017. Contribution of lianas to community-level canopy transpiration in a warm-temperate forest. *Functional Ecology*, 31(9):1690-1699.
- Kato, S.; Rose, F.G.; Rutan, D.A.; Thorsen, T.J.; Loeb, N.G.; Doelling, D.R.; *et al.* 2018. Surface irradiances of edition 4.0 clouds and the earth's radiant energy system (CERES) energy balanced and filled (EBAF) data product. *Journal of Climate*, 31(11): 4501-4527.
- King, D.A.; Davies, S.J.; Tan, S.; Noor, N.S.M. 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94(3): 670-680.
- Kitajima, K.; Poorter, L. 2010. Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. *New Phytologist*, 186(3): 708-721.
- Kraus, J. E.; Arduin, M. 1997. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Vol.1. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Edur, Rio de Janeiro, Seropédica. 198 pp.
- Kundu, S.; Tigerstedt, P. 1999. Variation in net photosynthesis, stomatal characteristics, leaf area and whole-plant phytomass production among ten provenances of nem (Azadirachta indica). *Tree Physiol*, 19:47-52.
- Labate, B.C.; Araújo, W.S. (org). 2002. *O uso ritual da ayahuasca*. Vol. 2. Mercado das Letras, São Paulo, Campinas. 686pp.

- Laurance, W.F.; Pérez-Salicrup, D.; Delamônica, M.; Fearnside, P.M.; D'Angelo, S.; Jerozolinski, A.; Pohl, L.; Lovejoy, T.E. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 81(1): 105-116.
- Laurance, W. F.; Andrade, A. S.; Magrach, A.; Camargo, J. L. C.; Valsko, J. J.; Campbell, M. 2014. Long-term changes in liana abundance and forest dynamics in undisturbed Amazonian forests. *Ecology*, 95:1604–1611.
- Lázaro-Nogal, A.; Matesanz, S.; Godoy, A.; Pérez-Trautman, F.; Gianoli, E.; Valladares, F. 2015. Environmental heterogeneity leads to higher plasticity in dry-edge populations of a semi-arid Chilean shrub: insights into climate change responses. *Journal of Ecology*, 103(2): 338-350.
- 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.
- Levin, D.A.; York, B.M. 1978. The Toxicity of Plant Alkaloids: an Ecogeographic Perspective. *Biochemical Systematics and Ecology*, 6: 61-76.
- Li, T.; Wu, J.; Chen, H.; Ji, L.; Yu, D.; Zhou, L.; *et al.* 2018. Intraspecific functional trait variability across different spatial scales: a case study of two dominant trees in Korean pine broadleaved forest. *Plant Ecology*, 219(8): 875-886.
- Lichthentaler, H. K. 1987. Chlorophyll and carotenoids-pigments of photosynthetic biomembranes. *In: Colowick, S.P.; Kaplan, N.O. (Eds). Methods in Enzymology*, Vol. 148.
- Lichthentaler, H.K.; Wellburn, A.R. 1983. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochem. Soc. Trans.*, 11: 591-592.
- Lima, P.F.S.; Teixido, A.L.; Paiva, E.A.S. 2018. Herbivory-induced overcompensation and resource-dependent production of extrafloral nectaries in *Luffa cylindrica* (Cucurbitaceae). *Acta Oecologica*, 93: 1-6.
- Limin, Y.; Mei, H.; Guangsheng, Z.; Jiandong, L. 2007. The changes in water-use efficiency and stoma density of *Leymus chinensis* along Northeast China Transect. *Acta ecologica sinica*, 27(1): 16-23.
- Luz, P. 2002. O uso ameríndio do caapi. *In: Labate, B.C.; Araújo, W.S. (Org). O uso ritual da Ayahuasca*. Mercado das Letras, São Paulo, Campinas. p. 37-68.

- Lynn, J.S.; Fridley, J.D. 2019. Geographic patterns of plant–herbivore interactions are driven by soil fertility. *Journal of Plant Ecology*, 12(4): 653-661.
- MacRae, E. 2004. *The ritual use of ayahuasca by three Brazilian religions. Drug use and cultural contexts beyond the West*. Free Association Books, United Kingdom, London. p. 27-45.
- Maderek, E.; Zadworny, M.; Mucha, J.; Karolewski, P. 2017. Light as a regulator of structural and chemical leaf defenses against insects in two *Prunus* species. *Acta Oecologica*, 85: 18-24.
- Malhi, Y.; Wright, J. 2004. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1443): 311-329.
- Malhi, Y.; Roberts, J. T.; Betts, R. A.; Killeen, T. J.; Li, W.; Nobre, C. A. 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*, 319(5860):169-172.
- 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(3): 551-560.
- Mamede, M.C.H. 2015. Banisteriopsis in lista de espécies da flora do Brasil (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB23488>). Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Acesso: 05/07/2018.
- Martin, R.E.; Asner, G.P.; Bentley, L.P.; Shenkin, A.; Salinas, N.; Huaypar, K.Q.; *et al.* 2020. Covariance of Sun and Shade Leaf Traits Along a Tropical Forest Elevation Gradient. *Frontiers in plant science*, 10: 1810.
- Matesanz, S.; Valladares, F. 2014. Ecological and evolutionary responses of Mediterranean plants to global change. *Environmental and Experimental botany*, 103: 53-67.
- Matesanz, S.; Horgan-Kobelski, T.; Sultan, S.E. 2012. Phenotypic plasticity and population differentiation in an ongoing species invasion. *PLoS ONE* 7(9): e44955.
- McKenna, D.J.; Callaway, J.C.; Grob, C.S. 1998. The scientific investigation of Ayahuasca: a review of past and current research. *The Heffter Review of Psychedelic Research*, 1(65-77): 195-223.
- Meyer, R.S.; DuVal, A.E.; Jensen, H.R. 2012. Patterns and processes in crop domestication: an historical review and quantitative analysis of 203 global food crops. *New Phytologist*, 196(1): 29-48.

- Milla, R.; Osborne, C.P.; Turcotte, M.M.; Violle, C. 2015. Plant domestication through an ecological lens. *Trends Ecol. Evol.* 30: 463-469.
- Miller, A.J.; Gross, B.L. 2011. From forest to field: perennial fruit crop domestication. *Am. J. Bot.* 98, 1389-1414.
- Mithöfer, A.; Boland, W. 2012. Plant defense against herbivores: chemical aspects. *Annual review of plant biology*, 63; 431-450.
- Mondor, E.B.; Tremblay, M.N.; Messing, R.H. 2006. Extrafloral nectary phenotypic plasticity is damage-and resource-dependent in *Vicia faba*. *Biology Letters*, 2(4): 583-585.
- Morales-García, J.A. 2017. The alkaloids of *Banisteriopsis caapi*, the plant source of the Amazonian hallucinogen Ayahuasca, stimulate adult neurogenesis in vitro. *Scientific Reports*, 7(1): 1-13.
- Marengo, J. A.; Chou, S. C.; Kay, G.; Alves, L. M.; Pesquero, J. F.; Soares, W. R.; *et al.* 2012. Development of regional future climate change scenarios in South America using the Eta CPTEC/HadCM3 climate change projections: climatology and regional analyses for the Amazon, São Francisco and the Paraná River basins. *Climate dynamics*, 38(9-10):1829-1848.
- Naranjo, P. 1979. Hallucinogenic plant use and related indigenous belief systems in the Ecuadorian Amazon. *Journal of Ethnopharmacology*, 1(2): 121-145.
- Nascimento, H.E.; Laurance, W.F.; Condit, R.; Laurance, S.G.; D'Angelo, S.; Andrade, A.C. 2005. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. *Journal of Vegetation Science*, 16(6): 625-634.
- Nascimento, A.A.D.; Luiz, J.C.; Vega, M.R.G.; Villela, D.M.; Nascimento, M.T. 2019. Effect of Leaf Quality on Herbivory of Three Atlantic Forest Species. *Floresta e Ambiente*, 26(4).
- Nascimento, A.A.D.; Silva Carvalho, L.C.D.; Vega, M.R.; Villela, D.M.; Nascimento, M.T. 2020. Environment, not phylogeny, drives herbivory and leaf attributes in trees from two contrasting forest formations of the Brazilian Atlantic Forest. *Plant Ecology & Diversity*, 1-12.
- Nicotra, A.B.; Atkin, O.K.; Bonser, S.P.; Davidson, A.M.; Finnegan, E.J.; Mathesius, U.; *et al.* 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in plant science*, 15(12): 684-692.

- Niinemets, Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82(2): 453-469.
- Niinemets, Ü. 2010. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecol. Res.* 25: 693–714.
- Niinemets, Ü. 2014. Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New phytologist*, 205(1): 79-96.
- Niinemets, Ü.; Valladares, F. 2004. Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints. *Plant Biology*, 6(3): 254-268.
- Nybakken, L.; Lie, M.H.; Julkunen-Tiitto, R.; Asplund, J.; Ohlson, M. 2018. Fertilization changes chemical defense in needles of mature Norway spruce (*Picea abies*). *Frontiers in plant science*, 9: 770.
- Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Friendly, M.; Kindt, R.; Legendre, P.; McGlinn, D.; *et al.* 2015. Vegan: community ecology package. (<https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>).
- Oliveira, P.S.; Pie, M.R. 1998. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. *Annais da Sociedade Entomologica Brasileira*, 27(2): 161-176.
- Onoda, Y.; Westoby, M.; Adler, P.B.; Choong, A.M.; Clissold, F.J.; Cornelissen, J.H. 2011. Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecology letters*, 14(3): 301-312.
- Ordoñez, J.C.; Van Bodegom, P.M.; Witte, J.P.M.; Wright, I.J.; Reich, P.B.; Aerts, R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2): 137-149.
- Osório, F.D.L.; Sanches, R.F.; Macedo, L.R.; Dos Santos, R.G.; Maia-de-Oliveira, J.P.; Wichert-Ana, L.; Hallak, J.E. 2015. Antidepressant effects of a single dose of ayahuasca in patients with recurrent depression: a preliminary report. *Brazilian Journal of Psychiatry*, 37(1): 13-20.
- Ouédraogo, D. Y.; Fayolle, A.; Gourlet-Fleury, S.; Mortier, F.; Freycon, V.; Fauvet, N. 2016. The determinants of tropical forest deciduousness: disentangling the effects of rainfall and geology in central Africa. *Journal of Ecology*, 104(4): 924-935.

- Paoli, G.D.; Curran, L.M. 2007. Soil nutrients limit fine litter production and tree growth in mature lowland forest of southwestern Borneo. *Ecosystems*, 10(3): 503-518.
- Papaioannou, G.; Papanikolaou, N.; Retalis, D. 1993. Relationships of photosynthetically active radiation and shortwave irradiance. *Theor. Appl. Climatol.* 48: 23–27.
- Patiño, S.; Lloyd, J.; Paiva, R.; Baker, T. R.; Quesada, C. A.; Mercado, L. M.; *et al.* 2009. Branch xylem density variations across the Amazon Basin. *Biogeosciences*, 6(4): 545-568.
- Pedrosa, H.C.; Clement, C.R.; Schiatti, J. 2018. The Domestication of the Amazon Tree Grape (*Pourouma cecropiifolia*) Under an Ecological Lens. *Front. Plant Sci.* 9: 203.
- Pellissier, L.; Roger, A.; Bilat, J.; Rasmann, S. 2014. High elevation *Plantago lanceolata* plants are less resistant to herbivory than their low elevation conspecifics: is it just temperature?. *Ecography*, 37(10): 950-959.
- Pennings, S.C.; Ho, C.K.; Salgado, C.S.; Więski, K.; Davé, N.; Kunza, A.E.; Wason, E.L. 2009. Latitudinal variation in herbivore pressure in Atlantic Coast salt marshes. *Ecology*, 90(1): 183-195.
- Pérez-Harguindeguy, N.; Diaz, S.; Gamier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; *et al.* 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61: 167-234.
- Phillips, O. L.; Vásquez Martínez, R.; Arroyo, L.; Baker, T. R.; Killeen, T.; Lewis, S. L.; *et al.* 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature*, 418: 770–774.
- Phillips, O.L.; Aragão, L.E.; Lewis, S.L.; Fisher, J.B.; Lloyd, J.; López-González, G.; *et al.* 2009. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science*, 323(5919): 1344-1347.
- Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: insights from mendelian and molecular genetics. *Ann. Bot.* 100: 925-940.
- Pinheiro, J.; Bates, D.; DebRoy, S.; Sarkar, D.; R Core Team. 2019. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-140 (<https://cran.r-project.org/package=nlme>)
- Plomin, R.; DeFries, J. C.; Loehlin, J. C. 1977. Genotype-environment interaction and correlation in the analysis of human behavior. *Psychological bulletin*, 84(2):309-322.

- Poorter, L.; Wright, S.J.; Paz, H.; Ackerly, D.D.; Condit, R.; Ibarra-Manríquez, G.; *et al.* 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89(7), 1908-1920.
- Poorter, H.; Niinemets, Ü.; Poorter, L.; Wright, I.J.; Villar, R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol.* 1823: 565–588.
- Poorter, L.; McDonald, I.; Alarcón, A.; Fichtler, E.; Licona, J.C.; Peña-Claros, M.; *et al.* 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New phytologist*, 185(2): 481-492.
- Price, C. A.; Symonova, O.; Mileyko, Y.; Hilley, T.; Weitz, J. S. 2011. Leaf extraction and analysis framework graphical user interface: segmenting and analyzing the structure of leaf veins and areoles. *Plant Physiology*, 155(1), 236-245.
- Putz, F.E.; Chai, P. 1987. Ecological studies of lianas in Lambir national park, Sarawak, Malaysia. *The Journal of Ecology*, 523-531.
- Quesada, C.A.; Lloyd, J.; Schwarz, M.; Patiño, S.; Baker, T.R.; Czimczik, C.; *et al.* 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences*, 7(5): 1515-1541.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (<https://www.r-project.org/>).
- Ramírez-Valiente, J.A.; Center, A.; Sparks, J.P.; Sparks, K.L.; Etterson, J.R.; Longwell, T.; *et al.* 2017. Population-level differentiation in growth rates and leaf traits in seedlings of the neotropical live oak *Quercus oleoides* grown under natural and manipulated precipitation regimes. *Frontiers in plant science*, 8: 585.
- Reich, P.B.; Wright, I.J.; Cavender-Bares, J.; Craine, J.M.; Oleksyn, J.; Westoby, M.; Walters, M.B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S143-S164.
- Reich, P.B.; Wright, I.J.; Lusk, C.H. 2007. Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: a global GLOPNET analysis. *Ecological Applications*, 17(7): 1982-1988.
- Reich, P.B.; Oleksyn, J.; Wright, I.J. 2009. Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: A cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia*, 160(2): 207-212.

- Reich, P.B. 2014. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2): 275-301.
- Rharrabe, K.; Jbilou, R.; Bouayad, N.; Ajaha, A.; Aarab, A. 2020. Harmaline ingestion effect on development, metabolites and midgut of the red flour beetle, *Tribolium castaneum*. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 23(1): 29-35.
- Ribeiro, P.C.; Souza, M.L.; Muller, L.A.; Ellis, V.A.; Heuertz, M.; Lemos-Filho, J.P.; Lovato, M.B. 2016. Climatic drivers of leaf traits and genetic divergence in the tree *Annona crassiflora*: a broad spatial survey in the Brazilian savannas. *Global change biology*, 22(11): 3789-3803.
- Rivier, L.; Lindgren, J.E. 1972. “Ayahuasca,” the South American hallucinogenic drink: An ethnobotanical and chemical investigation. *Economic Botany*, 26(2): 101-129.
- 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.
- Rüger, N.; Wirth, C.; Wright, S.J.; Condit, R. 2012. Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. *Ecology*, 93(12): 2626-2636.
- Sampedro, L.; Moreira, X.; Zas, R. 2011. Costs of constitutive and herbivore-induced chemical defences in pine trees emerge only under low nutrient availability. *Journal of Ecology*, 99(3): 818-827.
- Sanches, R.F.; de Lima Osório, F.; dos Santos, R.G.; Macedo, L.R.; Maia-de-Oliveira, J.P.; Wichert-Ana, L.; *et al.* 2016. Antidepressant effects of a single dose of ayahuasca in patients with recurrent depression: a SPECT study. *Journal of clinical psychopharmacology*, 36(1): 77-81.
- Sanchez-Ramos, J.R. 1991. Review: Banisterine and parkinson’s disease. *Clinical Neuropharmacology*, 14(5): 391-402.
- Schneider, G.F.; Coley, P.D.; Younkin, G.C.; Forrister, D.L.; Mills, A.G.; Kursar, T.A. 2019. Phenolics lie at the centre of functional versatility in the responses of two phytochemically diverse tropical trees to canopy thinning. *Journal of experimental botany*, 70(20): 5853-5864.
- Schnitzer, S.A. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *The American Naturalist*, 166(2): 262-276.

- Schultes, R.E.; Hofmann, A. 1992. *Plants of the gods: their sacred, healing, and hallucinogenic powers*. Vol. 2. Healing Arts Press, Lucerne. p. 124-135.
- Schwarz, M.J.; Houghton, P.J. Rose, S.; Jenner, P.; Lees, A.D. 2003. Activities of extract and constituents of *Banisteriopsis caapi* relevant to parkinsonism. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 75(3): 627-633.
- Serrano-Dueñas, M.; Cardozo-Pelaez, F.; Sánchez-Ramos, J.R. 2001. Effects of *Banisteriopsis caapi* extract on Parkinson's disease. *The Scientific Review of Alternative Medicine*, 5(3): 127-132.
- Silva, F.C. da. 2009. *Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes*. Vol. 2. Embrapa, Distrito Federal, Brasília. 627pp.
- Soares, E.R.; da Silva, F.M.; de Almeida, R.A.; de Lima, B.R.; da Silva Filho, F.A.; Barison, A.; *et al.* 2015. Direct infusion ESI-IT-MSn alkaloid profile and isolation of tetrahydroharman and other alkaloids from *Bocageopsis pleiosperma* maas (Annonaceae). *Phytochemical analysis*, 26(5): 339-345.
- Sombroek, W. 2001. Spatial and Temporal Patterns of Amazon Rainfall. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 30(7): 388-396.
- Souza, M.L.; Duarte, A.A.; Lovato, M.B.; Fagundes, M.; Valladares, F.; Lemos-Filho, J.P. 2018. Climatic factors shaping intraspecific leaf trait variation of a neotropical tree along a rainfall gradient. *PloS ONE*, 13(12): e0208512.
- Stamp, N. 2003. Out of quagmire of plant defense hypotheses. *Chicago Journals*, 78(1): 23-55.
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., & Murphy, A. 2017. *Fisiologia e desenvolvimento vegetal*. 6nd ed. Artmed Editora, Porto Alegre, 858p.
- Tayal, M.; Somavat, P.; Rodriguez, I.; Thomas, T.; Christoffersen, B.; Kariyat, R. 2020. Polyphenol-rich purple corn pericarp extract adversely impacts herbivore growth and development. *Insects*, 11(2): 98.
- Uhl, D.; Mosbrugger, V. 1999. Leaf venation density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149(1-4): 15-26.
- Valladares, F.; Matesanz, S.; Guilhaumon, F.; Araújo, M.B.; Balaguer, L.; Benito-Garzón, M.; *et al.* 2014. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology letters*, 17(11): 1351-1364.

- Van Gelder, H.A.; Poorter, L.; Sterck, F.J. 2006. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist*, 171(2): 367-378.
- Vergés, A.; Pérez, M.; Alcoverro, T.; Romero, J. 2008. Compensation and resistance to herbivory in seagrasses: induced responses to simulated consumption by fish. *Oecologia*, 155: 751-760.
- Via, S.; Lande, R. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39(3):505-522.
- Violle, C.; Navas, M.L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I.; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5): 882-892.
- Wadgyamar, S.M.; MacTavish, R.; Anderson, J.T. 2019. Evolutionary consequences of climate change. *In: Ecosystem Consequences of Soil Warming*. Academic Press. P. 29-59.
- Walker, A.P.; Beckerman, A.P.; Gu, L.; Kattge, J.; Cernusak, L.A.; Domingues, T.F.; Scales, J.C.; Wohlfahrt, G.; Wullschleger, S.D.; Woodward, F.I. 2014. The relationship of leaf photosynthetic traits - V_{cmax} and J_{max} - to leaf nitrogen, leaf phosphorus, and specific leaf area: A meta-analysis and modeling study. *Ecology and Evolution*, 4(16): 3218-3235.
- Wang, Y.H.; Wang, Y.H.; Samoylenko, V.; Tekwani, B.L.; Khan, I.A.; Miller, L.S.; Chaurasiya, N.D.; *et al.* 2010. Composition, standardization and chemical profiling of *Banisteriopsis caapi*, a plant for the treatment of neurodegenerative disorders relevant to Parkinson's disease. *Journal of Ethnopharmacology*, 128(3): 662-671.
- Wilfahrt, P.A.; Halliday, F.W.; Heckman, R.W. 2020. Initial richness, consumer pressure and soil resources jointly affect plant diversity and resource strategies during a successional field experiment. *Journal of Ecology*.
- Wright, W.; Vincent, J.F.V. 1996. Herbivory and the mechanics of fracture in plants. *Biol*, 401-413.
- Wright, I.J.; Reich, P.B.; Westoby, M.; Ackerly, D.D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; *et al.* 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985): 821-827.
- Wright, S. J.; Calderón, O.; Hernández, A.; Paton, S. 2004. Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. *Ecology*, 85(2):484-489.
- Wright, S.J.; Kitajima, K.; Kraft, N.J.; Reich, P.B.; Wright, I.J.; Bunker, D.E.; *et al.* 2010. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91(12): 3664-3674.

- Xu, Z.; Zhou, G. 2008. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of experimental botany*, 59(12): 3317-3325.
- Yamawo, A.; Katayama, N.; Suzuki, N.; Hada, Y. 2012. Plasticity in the expression of direct and indirect defence traits of young plants of *Mallotus japonicus* in relation to soil nutritional conditions. *Plant Ecology*, 213(1): 127-132.
- Yang, J.; Tian, H.; Pan, S.; Chen, G.; Zhang, B.; Dangal, S. 2018. Amazon drought and forest response: Largely reduced forest photosynthesis but slightly increased canopy greenness during the extreme drought of 2015/2016. *Global change biology*, 24(5): 1919-1934.
- Zandt, P.A.V. 2007. Plant defense, growth, and habitat: a comparative assessment of constitutive and induced resistance. *Ecology*, 88(8): 1984-1993.
- Zaynab, M.; Fatima, M.; Abbas, S.; Sharif, Y.; Umair, M.; Zafar, M. H.; Bahadar, K. 2018. Role of secondary metabolites in plant defense against pathogens. *Microbial pathogenesis*, 124: 198-202.
- Zelazowski, P.; Malhi, Y.; Huntingford, C.; Sitch, S.; Fisher, J. B. 2011. Changes in the potential distribution of humid tropical forests on a warmer planet. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 369(1934): 137-160.
- Zeng, Y.; Zhang, Y.; Weng, Q.; Hu, M.; Zhong, G. 2010. Cytotoxic and insecticidal activities of derivatives of harmine, a natural insecticidal component isolated from *Peganum harmala*. *Molecules*, 15(11): 7775-7791.
- Zuquim, G. 2017. Soil exchangeable cation concentration map of Amazonia, link to GeoTif. University of Turku, PANGAEA (<https://doi.org/10.1594/PANGAEA.879542>). In: Zuquim, G.; Stropp, J.; Moulatlet, G.M.; Van Doninck, J.; Quesada, C.A.; Figueiredo, F.O.G.; *et al.* 2019. Making the most of scarce data: Mapping soil gradients in data-poor areas using species occurrence records. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(6): 788-801.
- Zuquim, G.; Stropp, J.; Moulatlet, G.M.; Van Doninck, J.; Quesada, C.A.; Figueiredo, F.O.; *et al.* 2019. Making the most of scarce data: Mapping soil gradients in data-poor areas using species occurrence records. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(6): 788-801.

MATERIAL SUPLEMENTAR

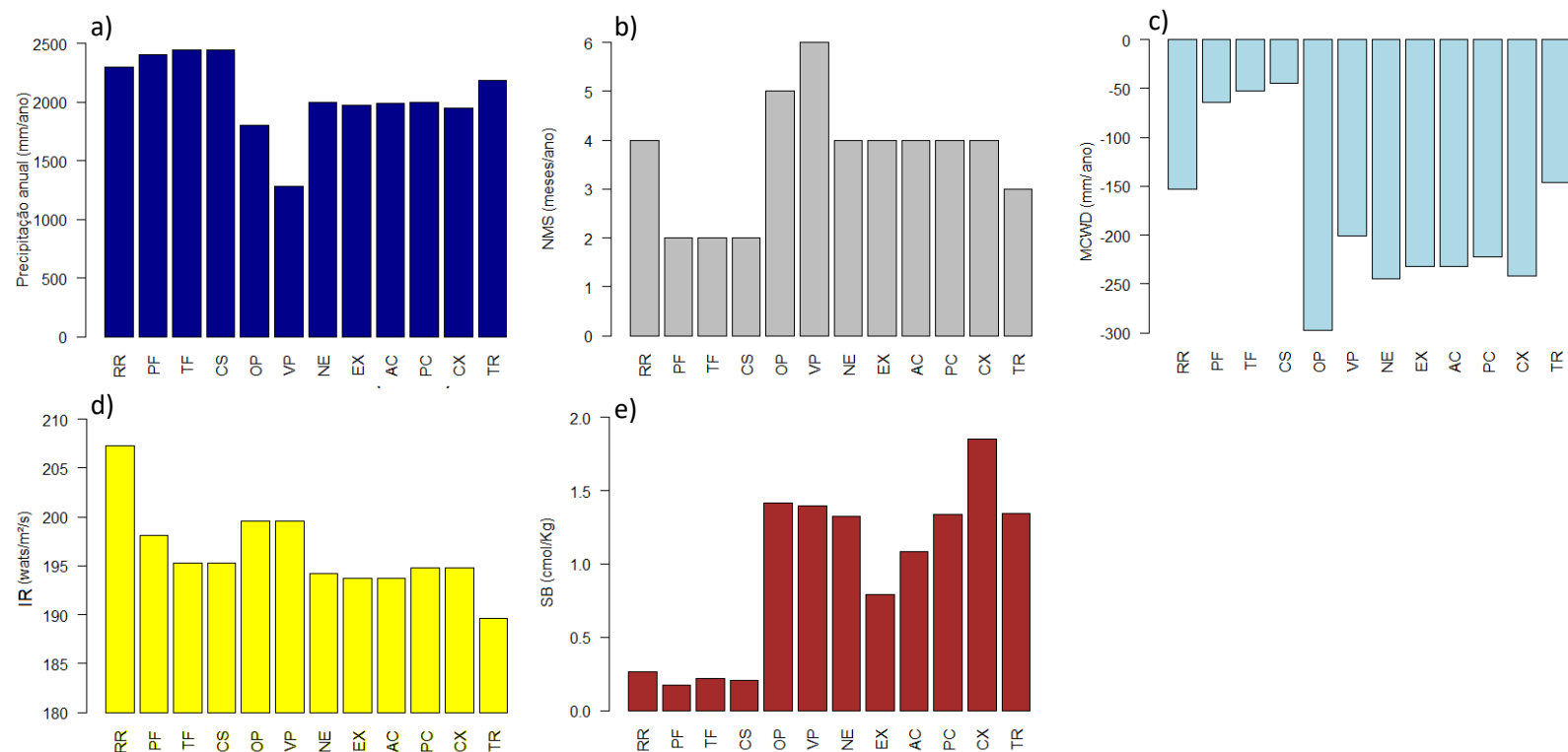


Figura S1: Médias das variáveis ambientais dos 12 locais de coleta no centro-oeste da Amazônia. a) Precipitação anual média de 22 anos; b) Média anual do número de meses secos consecutivos de 22 anos; c) Média anual do déficit hídrico máximo acumulado de 22 anos (MCWD); d) Média mensal da radiação incidente de 20 anos (IR) e; e) Soma de bases trocáveis do solo (SB). RR - São João da Baliza (Roraima); PF – Presidente Figueiredo (Amazonas); TF – Tefé (Amazonas); CS – Castanha (local de coleta próximo à Tefé - Amazonas); NE – Novo Encanto (local de coleta próximo à Lábrea - Amazonas); VP – Vale do Paraíso (Rondônia); OP – Ouro Preto do Oeste (Rondônia); EX – Extrema (Rondônia); AC – Acrelândia (Acre); PC – Plácido de Castro (Acre); CX – Capixaba (Acre); TR – Tarauacá (Acre).

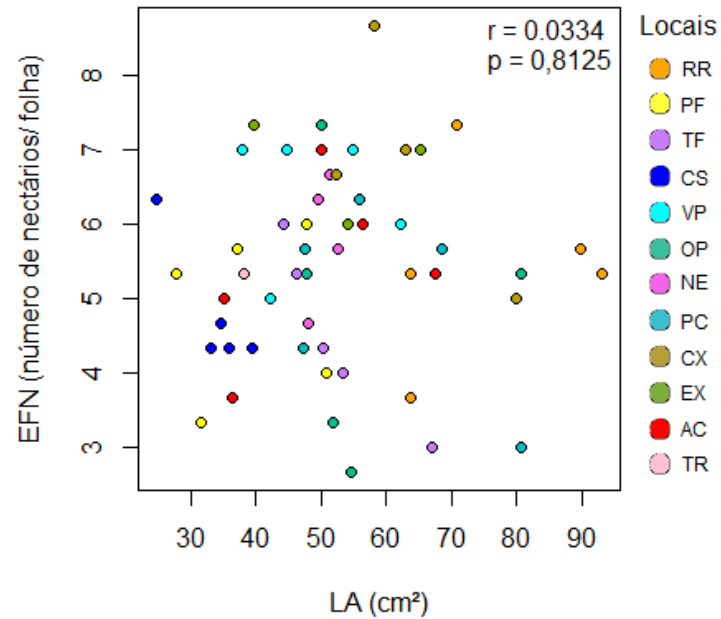


Figura S2: Correlação não significativa entre área foliar (LA – cm²) e número de nectários extraflorais por folha (EFN) dos 53 indivíduos de *B. caapi* amostrados em 12 localidades no centro-oeste da Amazônia. RR - São João da Baliza (Roraima); PF – Presidente Figueiredo (Amazonas); TF – Tefé (Amazonas); CS – Castanha (local de coleta próximo à Tefé - Amazonas); NE – Novo Encanto (local de coleta próximo à Lábrea - Amazonas); VP – Vale do Paraíso (Rondônia); OP – Ouro Preto do Oeste (Rondônia); EX – Extrema (Rondônia); AC – Acrelândia (Acre); PC – Plácido de Castro (Acre); CX – Capixaba (Acre); TR – Tarauacá (Acre).

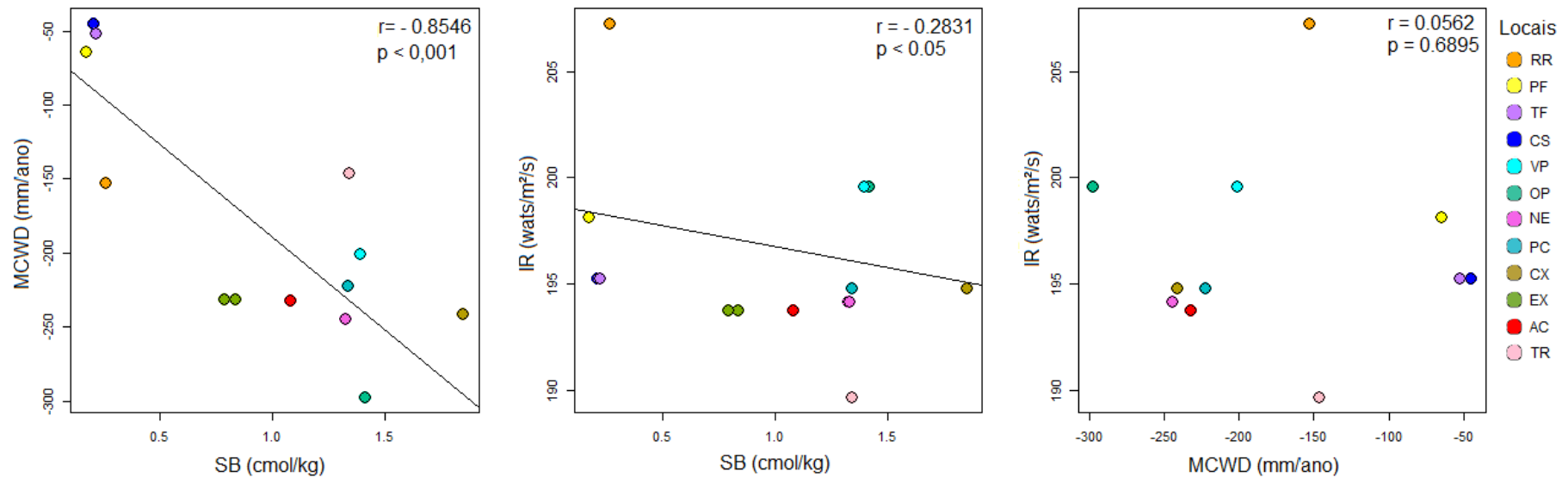


Figura S3: Correlação entre as variáveis que caracterizam disponibilidade de recursos no ambiente entre as 12 localidades amostradas no centro-oeste da Amazônia: Soma de bases trocáveis do solo (SB); Média anual do déficit hídrico máximo acumulado de 22 anos (MCWD) e Média mensal da radiação incidente de 20 anos (IR). RR - São João da Baliza (Roraima); PF – Presidente Figueiredo (Amazonas); TF – Tefé (Amazonas); CS – Castanha (local de coleta próximo à Tefé - Amazonas); NE – Novo Encanto (local de coleta próximo à Lábrea - Amazonas); VP – Vale do Paraíso (Rondônia); OP – Ouro Preto do Oeste (Rondônia); EX – Extrema (Rondônia); AC – Acrelândia (Acre); PC – Plácido de Castro (Acre); CX – Capixaba (Acre); TR – Tarauacá (Acre).

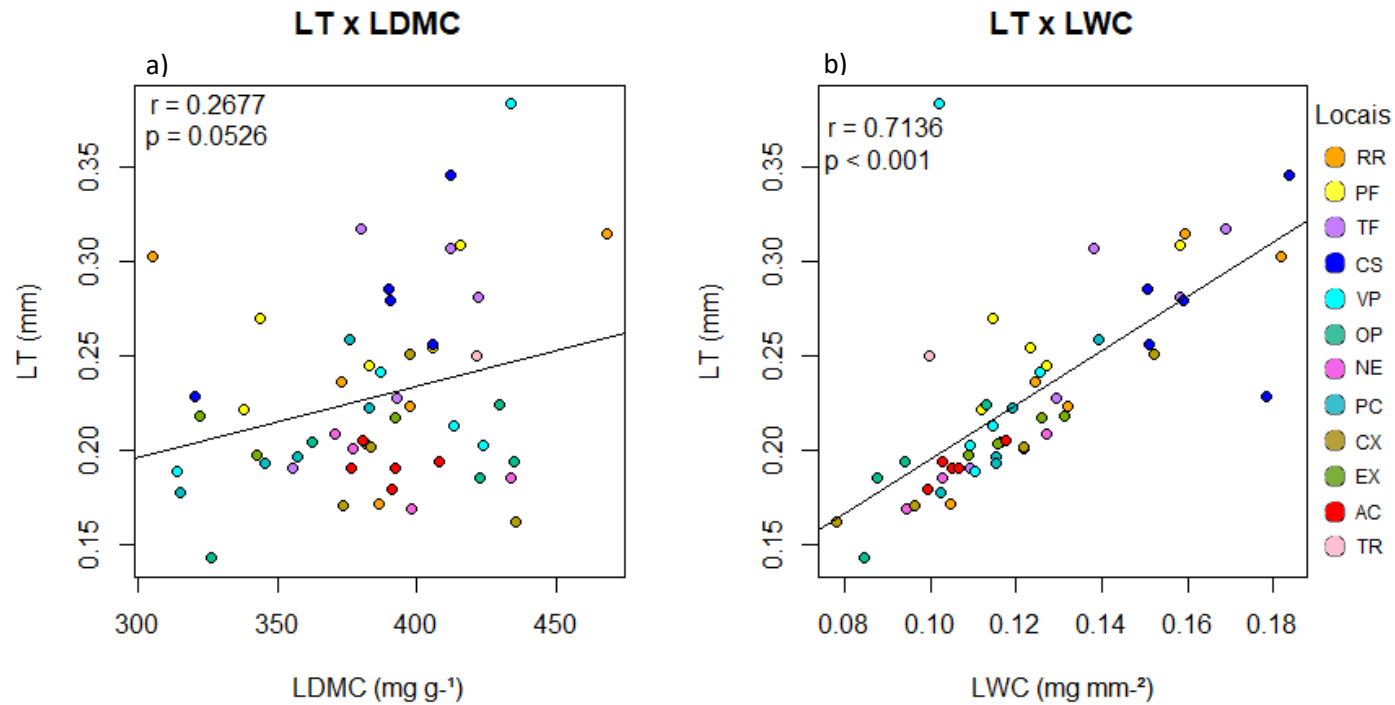


Figura S4: Correlação entre: a) espessura foliar (LT – cm^2) e conteúdo de matéria seca foliar (LDMC – mg g^{-1}) e; b) espessura foliar (LT – cm^2) e conteúdo de água foliar (LWC – mg mm^{-1}), dos 53 indivíduos de *B. caapi* amostrados em 12 localidades no centro-oeste da Amazônia. RR - São João da Baliza (Roraima); PF – Presidente Figueiredo (Amazonas); TF – Tefé (Amazonas); CS – Castanha (local de coleta próximo à Tefé - Amazonas); NE – Novo Encanto (local de coleta próximo à Lábrea - Amazonas); VP – Vale do Paraíso (Rondônia); OP – Ouro Preto do Oeste (Rondônia); EX – Extrema (Rondônia); AC – Acrelândia (Acre); PC – Plácido de Castro (Acre); CX – Capixaba (Acre); TR – Tarauacá (Acre).

Tabela S1 – Análise de componentes principais em 26 características morfofisiológicas dos 53 indivíduos de *Banisteriopsis caapi* amostrados em 12 localidades no centro-oeste da Amazônia brasileira. Os valores representam a correlação das características com os quatro primeiros eixos da PCA. Abreviações e unidades das características morfofisiológicas estão na Tabela 1.

Características Morfofisiológicas	PC1	PC2	PC3	PC4
Ca	0.88	-0.15	0.06	-0.09
Mg	0.87	-0.17	0.15	-0.07
K	0.60	0.33	-0.09	-0.42
P	0.80	-0.25	0.01	-0.19
Fe	0.48	0.35	-0.18	0.07
Zn	0.68	-0.21	-0.29	-0.35
Mn	0.72	-0.08	0.31	-0.01
alka	0.86	-0.26	-0.23	0.06
EFN	0.34	0.01	0.10	0.12
SLA	0.66	0.59	0.13	0.32
Vndens	0.32	-0.06	-0.54	0.27
Stdens	0.73	-0.38	-0.19	-0.06
LDMC	-0.15	-0.73	-0.26	-0.11
Stleng	-0.38	0.47	-0.14	-0.57
SWD	-0.76	-0.20	-0.22	0.41
WDMC	-0.75	-0.27	-0.14	0.33
LWC	-0.73	-0.11	0.10	-0.36
FTP	-0.08	-0.12	-0.41	0.07
LT	-0.66	-0.27	-0.23	-0.39
N	0.89	-0.28	0.05	0.06
C	-0.93	0.03	-0.13	0.00
CN	-0.95	0.20	-0.06	-0.03
plph	-0.76	0.05	-0.23	-0.12
carot	-0.61	-0.34	0.53	-0.09
chlAB	-0.31	-0.16	-0.04	0.00
chltot	-0.37	-0.35	0.69	0.01

Quadro S1 – Método de extração da fração alcaloídica foliar, adaptado de Soares et al. (2015).

Para cada indivíduo, três gramas de folhas secas e pulverizadas foi agitada vigorosamente por 2 min com uma mistura de solução aquosa de 30 ml de hidróxido de amônio a 10% (NH₄OH) e 30 ml de diclorometano (CH₂Cl₂). A fase orgânica extraída desta solução foi acidificada com 30 ml de solução aquosa de ácido acético a 10% (CH₃CO₂H), com o qual foi vigorosamente agitado por 2 min. A fase aquosa obtida desta solução foi tratada com NH₄OH para atingir pH 10 e a fase orgânica foi extraída sob agitação vigorosa (2 min) com CH₂Cl₂ (30 ml). A fase orgânica foi seca em capela com circulação de coluna de ar para produzir a fração alcaloídica.

Anexo 1 - Nome dos membros das equipes de coleta de campo, equipe de apoio de processamento laboratorial pós-campo e equipe de apoio logístico que não esteve em campo ou laboratório, de cada local de coleta.

SÃO JOÃO DA BALIZA (RR)



Coleta de Campo

Aloysio Pinto Menezes

Francismário Mesquita da Silva

Cleonildes Ramos da Silva

Carlito Bernardino dos Santos

Lucas Barbosa Souza Tameirão

João Ramos Leite

Raimundo Carneiro

Euci Silva Temoteo

**Apoio no processamento laboratorial
pós-campo**

Lucas Barbosa Souza Tameirão

Apoio logístico

Geraldo Fragoso

Jaime da Silva Beleza

Antônio Chaves Quincó

PRESIDENTE FIGUEIREDO (AM)**Coleta de Campo**

Evandro Jesus de Souza

Albertino Batista da Silva

Antônia Sueli Kramer da Silva

Carlos Memória da Paz

Juliano de Melo Guerra

Arleise Cristina dos Santos Serrão

Juliana Schietti de Almeida

José Raimundo Ferreira Nunes

**Apoio no processamento laboratorial
pós-campo**

Arleise Cristina dos Santos Serrão

Apoio logístico

Moacir Tadeu Biondo

Geraldo Fragoso

Jaime da Silva Beleza

TEFÉ (AM)**Coleta de Campo**

Julio Cesar de Oliveira Ferreira
 Almir Lopes de Souza
 Aildo Nascimento de Souza
 Roberto Cavalcanti Barbosa Filho
 Rodrigo Rondynelli C de Souza
 Alberto de Souza Serrão
 Adelson de Carvalho Lima
 Marcio Barbosa Lopes
 Ronnie Von de Souza Caxeixa
 Jonas do Nascimento Pinheiro
 Willein de Sousa Santos
 Gelson Santos da Rocha
 Jonilson Neres da Silva
 Rossiney Rodrigues Bruno
 Jacob Mozaniel da Costa
 Eduardo da Silva Chaves
 José Raimundo Ferreira Nunes

Apoio no processamento laboratorial pós-campo

Roberto Cavalcanti Barbosa Filho
 Alberto de Souza Serrão
 Alexandre Hercos
 Tatiana Vieira
 Uborio Rodrigues Silva
 Jonas do Nascimento Pinheiro
 Ronnie Von Queiroz da Silva
 Eliana dos Santos Mendes
 Jacob Mozaniel da Costa
 Eduardo da Silva Chave
 José Raimundo Ferreira Nunes
 Larissa Louro Barbosa
 Rita Louro Barbosa

Apoio logístico

Geraldo Fragoso
 Jaime da Silva Beleza

OURO PRETO DO OESTE e VALE DO PARAÍSO (RO)



Coleta de Campo

Glauco Antônio Alves

Epaminondas Cabral de Melo

Manoel Aldemir Fiesca

Francilio Garcia Batista

Valdevino Luis Vieira

João Henrique Bento da Silva

José Francisco da Conceição Rogério

Romário de Sena Oliveira

Artur Fernandes de Souza Alves

**Apoio no processamento laboratorial
pós-campo**

José Francisco da Conceição Rogério

Romário de Sena Oliveira

EXTREMA (RO)**Coleta de Campo**

Acelino Pereira Lopes Neto

Juscelino Pereira Lopes

José da Silva Souza

Elizeu Alves da Costa

Gabriel Alves Almeida

**Apoio no processamento laboratorial
pós-campo**

Acelino Pereira Lopes Neto

Juscelino Pereira Lopes

José da Silva Souza

Apoio logístico

Manoel Gomes da Silva

Tiago Hilário da Silva Lopes

Antônio Ferreira Gomes

TARAUACÁ (AC)



Coleta de Campo

Pedro Madeiro

Kleitton Carvalho

Ronieli Lima Farrapo

Rodinei Lima Farrapo

Kaio Farias

Elvandro Mota

Orleilton da Silva Lima

Pedro Williams da Silva

Paulo Henrique Mesquita

José Francisco da Conceição Rogério

Apoio no processamento laboratorial pós-campo

José Francisco da Conceição Rogério

Apoio logístico

Emerson Hespanhol

José Ernandes dos Santos

Juvenil Correia

Adjane Ribeiro

Gecilda de Oliveira

RODRIGUES ALVES (AC)**Coleta de Campo**

Manoel Delson Campos Filho

Manoel Gilberto de Araújo Lima

Romário de Sena Oliveira

Orlenilson de Sena Oliveira

**Apoio no processamento laboratorial
pós-campo**

Francisco Lelandio Santos da Silva

Luana Maria Pinto de Souza

Claudean Silva dos Santos

Gleisson Monteiro da Silva

Romário de Sena Oliveira

José Francisco da Conceição Rogério

Apoio logístico

Rosana de Freitas Silvério Campos

SANTA LUZIA (AC)**Coleta de Campo**

Romário de Sena Oliveira

Marcos Cabral De Souza

Rodrigo Vieira dos Santos

Claudean Silva dos Santos

Luana Maria Pinto de Souza

Victor Manoel Pereira De Andrade

Francisco Lelandio Santos da Silva

Marcos do vale Pinho

**Apoio no processamento laboratorial
pós-campo**

Luana Maria Pinto de Souza

Romário de Sena Oliveira

Victor Manoel Pereira De Andrade

Francisco Lelandio Santos da Silva

Claudean Silva dos Santos

Gleisson Monteiro da Silva

Apoio logístico

Manoel Delson Campos Filho

Rosana de Freitas Silvério Campos

ACRELÂNDIA (AC)**Coleta de Campo**

Acelino Pereira Lopes Neto

Juscelino Pereira Lopes

José da Silva Souza

Vando Silva Santos

**Apoio no processamento laboratorial
pós-campo**

Acelino Pereira Lopes Neto

Juscelino Pereira Lopes

José da Silva Souza

PLÁCIDO DE CASTRO (AC)**Coleta de Campo**

Acelino Pereira Lopes Neto

Juscelino Pereira Lopes

José da Silva Souza

Alife Nascimento Bezerra

José Marçal dos Santos

Antônio Rodrigues de Sousa

**Apoio no processamento laboratorial
pós-campo**

Acelino Pereira Lopes Neto

Juscelino Pereira Lopes

José da Silva Souza

Alife Nascimento Bezerra

CAPIXABA (AC)**Coleta de Campo**

Acelino Pereira Lopes Neto

Juscelino Pereira Lopes

José da Silva Souza

Alife Nascimento Bezerra

José Nivaldo Monteiro De Araújo

**Apoio no processamento laboratorial
pós-campo**

Acelino Pereira Lopes Neto

Juscelino Pereira Lopes

José da Silva Souza

Alife Nascimento Bezerra

NOVO ENCANTO (AC)

Coleta de Campo e Apoio no processamento laboratorial pós-campo

Acelino Pereira Lopes Neto

Juscelino Pereira Lopes

José da Silva Souza

Alife Nascimento Bezerra