



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA
E CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS**



**PADRÕES MORFOANATÔMICOS E NUTRICIONAIS DE
DUAS ESPÉCIES (Vochysiaceae) ACUMULADORAS DE
ALUMÍNIO EM SAVANAS ROCHOSAS**

Felipe Ferreira Naves

2021

Felipe Ferreira Naves

**PADRÕES MORFOANATÔMICOS E NUTRICIONAIS DE
DUAS ESPÉCIES (Vochysiaceae) ACUMULADORAS DE
ALUMÍNIO EM SAVANAS ROCHOSAS**

Dissertação apresentada à Universidade
Federal de Uberlândia, como parte das
exigências para obtenção do título de Mestre
em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais

Orientador

Prof. Dr. Marcelo Henrique Ongaro Pinheiro

UBERLÂNDIA - MG

Agosto - 2021

Ficha Catalográfica Online do Sistema de Bibliotecas da UFU
com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

N323 2021	<p>Naves, Felipe Ferreira, 1997- Padrões morfoanatômicos e nutricionais de duas espécies (Vochysiaceae) acumuladoras de alumínio em savanas rochosas [recurso eletrônico] / Felipe Ferreira Naves. - 2021.</p> <p>Orientador: Marcelo Henrique Ongaro Pinheiro. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Modo de acesso: Internet. Disponível em: http://doi.org/10.14393/ufu.di.2021.391 Inclui bibliografia. Inclui ilustrações.</p> <p>1. Ecologia. I. Pinheiro, Marcelo Henrique Ongaro , 1963-, (Orient.). II. Universidade Federal de Uberlândia. Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.</p> <p>CDU: 574</p>
--------------	--

Bibliotecários responsáveis pela estrutura de acordo com o AACR2:

Gizele Cristine Nunes do Couto - CRB6/2091

Felipe Ferreira Naves

**PADRÕES MORFOANATÔMICOS E NUTRICIONAIS DE
DUAS ESPÉCIES (Vochysiaceae) ACUMULADORAS DE
ALUMÍNIO EM SAVANAS ROCHOSAS**

Dissertação apresentada à Universidade
Federal de Uberlândia, como parte das
exigências para obtenção do título de Mestre
em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais

Aprovado em 31 de agosto de 2021.

Prof. Dr. Rafael Soares de Arruda – Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT)

Prof. Dr. Frederico Augusto Guimarães Guilherme – Universidade Federal de Jataí (UFJ)

Prof. Dr. Marcelo Henrique Ongaro Pinheiro
Universidade Federal de Uberlândia
(Orientador)

UBERLÂNDIA - MG
Agosto - 2021



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

Av. Pará, 1720, Bloco 2D, Sala 26 - Bairro Umuarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320
 Telefone: (34) 3225-8641 - www.ppgeco.ib.ufu.br - ecologia@umuarama.ufu.br



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Ecologia e Conservação de Recursos Naturais				
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico, número 312, COPEC				
Data:	trinta e um de agosto de dois mil e vinte e um	Hora de início:	19:30	Hora de encerramento:	22:05
Matrícula do Discente:	11912ECR003				
Nome do Discente:	Felipe Ferreira Naves				
Título do Trabalho:	Padrões morfoanatômicos e nutricionais de duas espécies (Vochysiaceae) acumuladoras de alumínio em savanas rochosas				
Área de concentração:	Ecologia				
Linha de pesquisa:	Ecologia vegetal				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Ecofisiologia de Plantas do Cerrado				

Reuniu-se por webconferência a Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais assim composta pelos doutores: Rafael Soares de Arruda - UFMT, Frederico Augusto Guimarães Guilherme - UFJ e Marcelo Henrique Ongaro Pinheiro - UFU, orientador do candidato.

Iniciando os trabalhos o presidente da mesa, Dr. Marcelo Henrique Ongaro Pinheiro, apresentou a Comissão Examinadora e o candidato, agradeceu a presença do público, e concedeu ao Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(às) examinadores(as), que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o(a) candidato(a):

Aprovado.

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre.

O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Marcelo Henrique Ongaro Pinheiro, Professor(a) do Magistério Superior**, em 02/09/2021, às 08:22, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Rafael Soares de Arruda, Usuário Externo**, em 02/09/2021, às 13:50, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Frederico Augusto Guimarães Guilherme, Usuário Externo**, em 02/09/2021, às 14:00, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira, Coordenador(a)**, em 08/09/2021, às 16:13, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **2948476** e o código CRC **9277BB7C**.

Dedico esse trabalho às pessoas que mais amo,
meus pais, Julio e Nadir, e meus irmãos, Tulio
e Ana Livia.

AGRADECIMENTOS

Agradeço imensamente meus familiares, que acreditaram em mim e sempre apoiaram a minha educação.

À minha namorada, Ana Clara, que esteve presente nos meus momentos de dificuldade, me compreendeu e apontou caminhos, sempre me inspirando a evoluir como ser humano.

Ao meu orientador, Prof. Marcelo H.O. Pinheiro, que me acolheu em seu grupo de pesquisa desde o início da minha vida acadêmica, em 2015, e se dispôs a passar seus conhecimentos, com muita disposição, paciência e descontração. Agradeço pelas oportunidades que me ofereceu durante esses anos, especialmente o privilégio de trabalhar com o Cerrado e poder contribuir para sua conservação.

Ao Prof. Denis C. Oliveira, por disponibilizar o LADEVI (Laboratório de Anatomia e Desenvolvimento Vegetal) para as análises anatômicas e contribuir com orientações importantes para o desenvolvimento deste trabalho.

Ao coordenador do PPG em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, Prof. Paulo Eugênio A. M. Oliveira, que não mediu esforços para viabilizar minha permanência no programa e conseguir verbas para essa pesquisa. Agradeço também a secretária do PPG, Juliana, que contribui para solucionar minhas dúvidas e problemas burocráticos sempre com muita rapidez e paciência.

Aos meus amigos de turma, pelas ideias compartilhadas e momentos de descontração. Agradeço em especial meus amigos Matheus e Rodrigo, que acompanharam de perto minha trajetória na pós-graduação e me motivaram durante o desenvolvimento dessa pesquisa.

Aos meus amigos Alexandre, João, Julia e Fernanda, que compartilharam comigo momentos de felicidade e frustração, e me ajudaram indiretamente a ter êxito nos desafios que enfeitei ao longo da pós-graduação.

Agradeço meus amigos do LABEC (Laboratório de Botânica e Ecologia no Domínio Cerrado) pela ajuda nas atividades de campo e laboratório, especialmente os alunos Elina, Camila, Maria Lídia, Amanda, Calebe, Henrique, Beatriz, Ana Vitória, Karen e a técnica de laboratório, Kênia.

À Faculdade de Engenharia Química-UFU, que disponibilizou o Laboratório Multiusuário de Microscopia Eletrônica de Varredura (LAMEV) para as análises micromorfológicas. Agradeço também o técnico de laboratório, Rafael, que me auxiliou nas análises no Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV).

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

ÍNDICE

RESUMO	ix
ABSTRACT.....	x
INTRODUÇÃO GERAL	1
CAPÍTULO 1: Variações anatômicas de duas espécies acumuladoras de alumínio (Vochysiaceae) em savanas rochosas	7
RESUMO	7
1 INTRODUÇÃO	8
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	11
2.1 Área de estudo e material botânico	11
2.2 Características edáficas	14
2.3 Análises anatômicas	14
2.4 Histometria e Índice de plasticidade	15
2.5 Análise de dados	15
3 RESULTADOS.....	16
3.1 Características edáficas	16
3.2 Análises anatômicas	17
3.3 Índice de plasticidade	24
3.4 Análise de espectroscopia por energia dispersiva de raios x (EDS)	24
4 DISCUSSÃO	30
5 REFERÊNCIAS.....	34
CAPÍTULO 2: Efeitos de Neossolos calcário e arenítico nas morfologias e composições químicas foliares em duas espécies (Vochysiaceae) acumuladoras de alumínio	41
RESUMO	41
1 INTRODUÇÃO	42
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	44
2.1 Área de estudo e material botânico	44
2.2 Características edáficas	45
2.3 Amostragens e análises morfométricas e químicas foliares	45
2.4 Análise de dados	46
3 RESULTADOS.....	47
3.1 Características edáficas	47
3.2 Assimetria flutuante (AF) e Área Foliar Específica (SLA).....	47
3.3 Composição química foliar.....	48
3.4 Correlação entre AF, SLA e composição química foliar	50
4 DISCUSSÃO	50
5 REFERÊNCIAS.....	54
ANEXO 1	60
ANEXO 2	64
CONCLUSÕES GERAIS.....	66
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS COMPLEMENTARES	67

LISTA DE SÍMBOLOS

MEV	Microscopia Eletrônica de Varredura
EDS	Espectroscopia por energia dispersiva de raios x
AF	Assimetria Flutuante
SLA	Área Foliar Específica
V%	Saturação por bases
FAA50	Formalina, Ácido acético, Álcool etílico 50%
RDPI	Índice de plasticidade baseado em distâncias relativas
PCA	Análise de Componentes Principais
EI	Espaço Intercelular
Ep.a	Epiderme adaxial
Ep.b	Epiderme abaxial
CL	Colênquima
ES	Esclerênquima
Est	Estômatos
Fl	Floema
Hi	Hipoderme
Lum.a	Lúmen adaxial da epiderme
Lum.b	Lúmen abaxial da epiderme
LX	Lúmen do xilema
Me	Mesofilo
PCX	Parede Celular do Xilema
PL	Parênquima Lacunoso
PP	Parênquima Paliçádico
Xi	Xilema

RESUMO

Naves, Felipe F. 2021. Padrões morfoanatômicos e nutricionais de duas espécies (Vochysiaceae) acumuladoras de alumínio em savanas rochosas. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia-MG. 67p.

Água e nutrientes são fatores determinantes no desenvolvimento de espécies lenhosas em savanas Neotropicais. Em ambientes rochosos do Cerrado, os solos são rasos e normalmente derivados de rochas altamente intemperizadas, como o arenito, resultando em alta acidez, baixa disponibilidade de nutrientes, alta saturação de alumínio (Al) e déficit hídrico no solo. As condições extremas das savanas rochosas exigem adaptações morfoanatômicas conservadoras de recursos hídricos e nutricionais, fazendo com que as espécies apresentem características xeromórficas. Além disso, para lidar com as altas concentrações de Al edáfico, algumas espécies desenvolveram mecanismos de tolerância interna ao Al, sendo capazes de acumular esse metal em altas concentrações nas folhas ($>1000 \text{ mg kg}^{-1}$). De modo singular, algumas savanas rochosas podem ocorrer também em solos sobre afloramentos de rochas calcárias, caracterizados pela alta disponibilidade de nutrientes e déficit hídrico acentuado. A partir disso, buscamos compreender como solos contrastantes, *i.g.* Neossolos calcário e arenítico, modulam a expressão fenotípica e absorção de nutrientes e Al das espécies Al-acumuladoras *Callisthene fasciculata* Mart. e *Qualea parviflora* Mart. Para tanto, quantificamos características anatômicas (*e.g.* epiderme, mesofilo, tecidos vasculares), Área Foliar Específica (SLA), Assimetria Flutuante (AF) e concentrações de nutrientes (macro e micro) e Al de ambas as espécies nos dois tipos edáficos. Utilizando Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV) com espectroscopia por energia dispersiva de raios x (EDS), avaliamos também a deposição de Al e nutrientes nos diferentes tecidos foliares. Mostramos neste estudo que o Neossolo calcário influencia em maior investimento tecidual das características que evitam a perda de água na folha, principalmente quanto à epiderme, nas duas espécies. Avaliando os padrões de deposição e concentração de Al foliar vimos que este metal é acumulado independente das concentrações edáficas de Al, principalmente nos tecidos da lâmina foliar. As folhas de *C. fasciculata* apresentaram concentrações Al foliares maiores em Neossolo calcário, onde a saturação de Al é menor, e a espécie *Q. parviflora* não apresentou diferenças nas concentrações de Al foliares entre os tipos de solo. Além disso, vimos que a AF é um indicador ecológico pouco sensível às variações edáficas nas duas espécies estudadas, enquanto a SLA pode indicar diferentes estratégias ecológicas entre as populações de *C. fasciculata*, em resposta ao aumento na disponibilidade de nutrientes, de modo que, em Neossolo calcário, essa espécie aumente sua capacidade fotossintética e, consequentemente, assimilação de carbono e produtividade. Por outro lado, a variação na disponibilidade de nutrientes entre os Neossolos calcário e arenítico não refletiu em mudanças na SLA para *Q. parviflora*, mostrando que essa espécie apresenta estratégia conservadora de recursos hídricos e nutricionais nos dois tipos edáficos.

Palavras-chave: Anatomia ecológica; Assimetria bilateral; Esclerofilia; Traço funcional; Pau Terra

ABSTRACT

Naves, Felipe F. 2021. Morphoanatomical and nutritional patterns of two aluminum-accumulating species (Vochysiaceae) in rocky savannas. Master's Thesis in Ecology and Conservation of Natural Resources. Federal University of Uberlândia. Uberlândia-MG. 67p.

The water and nutrients are determining factors in the development of woody species in Neotropical savannas. In rocky Cerrado environments, soils are shallow and usually derived from highly weathered rocks, such as sandstone, resulting in high acidity, low nutrient availability, high aluminum (Al) saturation, and soil water deficit. The extreme conditions of rocky savannas require morphoanatomical adaptations to conserve water and nutrient resources, resulting in species exhibiting xeromorphic traits. In addition, some species have evolved internal Al tolerance mechanisms to cope with high edaphic Al concentrations and are able to accumulate this metal in high concentrations in the leaves ($>1000 \text{ mg kg}^{-1}$). Uniquely, some rock savannas may also occur on soils over limestone outcrops, characterized by high nutrient availability and marked water deficit. From this, we sought to understand how contrasting soils, *i.g.* calcareous and sandy Neosols, modulate the phenotypic expression and nutrient and Al uptake of the Al-accumulator species *Callisthene fasciculata* Mart. and *Qualea parviflora* Mart. Therefore, we quantified anatomical features (*e.g.* epidermis, mesophyll, vascular tissues), Specific Leaf Area (SLA), Fluctuating Asymmetry (FA), and nutrient (macro and micro) and Al concentrations of both species in the two edaphic types. Using Scanning Electron Microscope (SEM) with energy dispersive X-ray spectroscopy (EDS), we also evaluated the deposition of Al and nutrients in the different leaf tissues. In this study, we show that the calcareous Neosol influences greater tissue investment of the traits that prevent water loss in the leaf, mainly regarding the epidermis, in both species. Evaluating the deposition patterns and Al concentration in the leaves, we found that this metal is accumulated mainly in the leaf lamina tissues, independently of the edaphic Al concentrations. The leaves of *C. fasciculata* showed higher foliar Al concentrations in calcareous Neosol, where Al saturation is lower, and the species *Q. parviflora* showed no differences in foliar Al concentrations among soil types. Furthermore, we found that FA is an ecological indicator that is not very sensitive to edaphic variation in the two species studied, while SLA may indicate different ecological strategies of *C. fasciculata* populations, in response to increased nutrient availability, so that, in calcareous Neosols, this species increases its photosynthetic capacity and, consequently, carbon assimilation and productivity. On the other hand, the variation in nutrient availability between calcareous and sandy Neosols did not reflect in changes in the SLA of *Q. parviflora*, indicating that this species presents a conservative strategy of water and nutrient resources in both edaphic types.

Keywords: Bilateral asymmetry; Ecological anatomy; Functional trait; Pau Terra; Sclerophylly

INTRODUÇÃO GERAL

O desenvolvimento e resiliência de espécies vegetais em savanas Neotropicais estão relacionados com as condições de disponibilidade de água e nutrientes, além dos regimes de fogo (Bueno et al. 2018; Pennington et al. 2006). No Cerrado, as relações entre esses fatores variam dentro de um gradiente edáfico marcado, predominantemente, por latossolos distróficos e pobres em nutrientes, mas que não aparentam limitações constantes para disponibilidade hídrica (Oliveira-Filho e Ratter 2002). No entanto, em ambientes rochosos do Cerrado, as limitações de água e nutrientes são extremas, e a capacidade das espécies vegetarem nesses ambientes dependem de uma série de adaptações morfoanatômicas e fisiológicas (Moura et al. 2011; Porembski 2007; Schaefer et al. 2016).

As folhas são estruturas vegetais altamente plásticas (Gratani 2014) e representam um modelo comumente utilizado para avaliar a resposta das plantas às condições de disponibilidade hídrica e nutricional do solo (Ariano e Silva 2016; Bedetti et al. 2011; Costa et al. 2021; Rossatto et al. 2015; Simioni et al. 2017). Em ambientes onde esses recursos são escassos, como nas savanas rochosas, as plantas apresentam estratégias que evitam a perda de água e nutrientes, resultando em folhas esclerófilas, com alto desenvolvimento das paredes celulares, fibras, epiderme e outros elementos (Turner, 1994). O investimento estrutural nos tecidos foliares pode refletir, portanto, em menor área foliar por unidade de massa seca (SLA), significando, para a folha, menor captação de luz e capacidade fotossintética, e maior longevidade e eficiência no uso de recursos (Maracahipes et al. 2018). Contudo, ambientes estressantes limitam as respostas fenotípicas foliares, podendo resultar em folhas assimétricas, que demonstram instabilidade no desenvolvimento da planta (Graham et al. 2010). Assim, avaliar as características morfológicas e anatômicas foliares nos fornece informações relevantes de como uma espécie vegetal se adapta a diferentes tipos de habitats.

Além da baixa disponibilidade de nutrientes, os solos do Cerrado são marcados pela alta acidez e alta saturação de alumínio (Al) (Haridasan 2008). Para sobreviver nesses ambientes, algumas plantas desenvolveram mecanismos de tolerância interna ao Al (Brunner e Sperisen 2013), podendo acumular Al nas folhas em altas concentrações, ultrapassando 1000 mg kg⁻¹ (Jansen et al. 2002). No entanto, o papel do Al para as plantas Al-acumuladoras ainda é discutido, já que, para a maioria das espécies vegetais, esse elemento representa alta toxicidade (Panda e Baluška 2015). Estudos que utilizaram

técnicas histoquímicas e análises de espectroscopia por energia dispersiva de raios x mostraram diferentes padrões de deposição do Al nos tecidos foliares da lâmina e nervura foliar em espécies lenhosas do Cerrado, sendo presente em tecidos de baixa atividade metabólica, como a epiderme, tecidos fotossintéticos parenquimáticos e nos elementos condutores do xilema, indicando papel estrutural e fisiológico do Al (Andrade et al. 2011; Bressan et al. 2016; Guilherme Pereira et al. 2018; Malta et al. 2016; Nogueira et al. 2019; Oliveira et al. 2019). Desta forma, novos estudos precisam ser realizados a fim de esclarecer os padrões de deposição do Al nas folhas e sua função para as plantas do Cerrado.

Plantas acumuladoras de Al estão relacionadas filogeneticamente, sendo registradas principalmente nas famílias de plantas lenhosas tropicais Melastomataceae, Rubiaceae, Proteaceae e Vochysiaceae (Haridasan 2008; Jansen et al. 2002; Jansen et al. 2004; Poschenrieder et al. 2015). Apesar da proximidade filogenética, algumas plantas Al-acumuladoras possuem reações distintas a variações dos componentes edáficos. As espécies *Callisthene fasciculata* Mart. e *Qualea parviflora* Mart. (Vochysiaceae) são bons exemplos de comportamento contrastante, presente entre as espécies acumuladoras de Al no Cerrado. Dessa forma, enquanto *C. fasciculata* possui comportamento calcícola (Souza et al. 2020), ocorrendo preferencialmente em solos mesotróficos (Haridasan 2008; Haridasan e Araújo 1988; Ratter et al. 2006), *Q. parviflora* ocorre preferencialmente em fitofisionomias sobre solos distróficos (Ribeiro e Walter 2008).

Neste contexto, este estudo objetivou avaliar como as espécies acumuladoras de Al *C. fasciculata* e *Q. parviflora* se desenvolvem em dois tipos edáficos contrastantes presentes em savanas rochosas. A partir das relações que cada espécie possui com o componente edáfico, buscamos entender como variações na disponibilidade de água e nutrientes no solo modulam as expressões fenotípicas nessas espécies e interferem na absorção de nutrientes e Al. Para isso, utilizamos como modelo de estudo os cerrados encontrados sobre afloramentos rochosos de calcário e arenito no município de Ituiutaba (MG). Os solos derivados de calcário são ricos em nutrientes (Alves et al. 2018) e apresentam déficit hídrico acentuado (Lugo et al. 2006), enquanto que solos areníticos possuem características edáficas típicas das encontradas no bioma Cerrado, concentrando poucos macronutrientes no solo, alta disponibilidade dos Al e óxidos de Fe (Motta et al. 2002).

A dissertação foi dividida em dois capítulos que abordaram, sobre diferentes perspectivas, adaptações das espécies *C. fasciculata* e *Q. parviflora* aos solos calcário e arenítico. No primeiro capítulo, abordamos a plasticidade fenotípica de características anatômicas foliares entre os tipos de solo, e os padrões de deposição de Al e outros nutrientes nos diferentes tecidos foliares. No segundo capítulo mostramos, a partir de características morfológicas funcionais, como os solos calcário e arenítico refletem diferentes estratégias ecológicas e qualidades nutricionais nas espécies acumuladoras de Al *C. fasciculata* e *Q. parviflora*.

REFERÊNCIAS

- Alves VN, Torres JLR, Lana RMQ, Pinheiro MHO (2018) Nutrient cycling between soil and leaf litter in the Cerrado (Brazilian savanna) on eutrophic and dystrophic Neosols. *Acta Bot Brasilica* 32:169–179. <https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0369>
- Andrade LRM, Barros LMG, Echevarria GF, et al (2011) Al-hyperaccumulator Vochysiaceae from the Brazilian Cerrado store aluminum in their chloroplasts without apparent damage. *Environ Exp Bot* 70:37–42. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.05.013>
- Ariano APR, Silva IVD (2016) Leaf anatomy of *Qualea parviflora* (Vochysiaceae) in three phytophysiognomies of the Mato Grosso State, Brazil. *Acta Amazonica* 46:119–126. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201504173>
- Bedetti CS, Aguiar DB, Jannuzzi MC, et al (2011) Abiotic factors modulate phenotypic plasticity in an apomictic shrub [*Miconia albicans* (SW.) Triana] along a soil fertility gradient in a Neotropical savanna. *Aust J Bot* 59:274–282. <https://doi.org/10.1071/BT10275>
- Bressan ACG, Coan AI, Habermann G (2016) X-ray spectra in SEM and staining with chrome azurol S show Al deposits in leaf tissues of Al-accumulating and non-accumulating plants from the cerrado. *Plant Soil* 404:293–306. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2841-1>
- Brunner I, Sperisen C (2013) Aluminum exclusion and aluminum tolerance in woody plants. *Front Plant Sci* 4:a172. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00172>
- Bueno ML, Dexter KG, Pennington RT, et al (2018) The environmental triangle of the Cerrado domain: ecological factors driving shifts in tree species composition between forests and savannas. *J Ecol* 106:2109–2120. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12969>
- Costa LS, De Moura CO, Bucci SJ, et al (2021) Nutrient enrichment changes water transport structures of savanna woody plants. *Environ Res Lett* 16:055021. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abe6c5>

- Graham JH, Raz S; Hel-Or H; Nevo E (2010) Fluctuating Asymmetry: Methods, Theory, and Applications. *Symmetry* 2:466-540. <https://doi.org/10.3390/sym2020466>
- Gratani L (2014) Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Adv Bot* 2014:1–17. <https://doi.org/10.1155/2014/208747>
- Guilherme Pereira C, Clode PL, Oliveira RS, Lambers H (2018) Eudicots from severely phosphorus-impooverished environments preferentially allocate phosphorus to their mesophyll. *New Phytol* 218:959–973. <https://doi.org/10.1111/nph.15043>
- Haridasan M (2008) Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian J Plant Physiol* 20:183–195. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202008000300003>
- Haridasan M, Araújo GM (1988) Aluminium-accumulating species in two forest communities in the cerrado region of central Brazil. *For Ecol Manage* 24:15–26. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(88\)90021-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(88)90021-7)
- Jansen S, Broadley MR, Robbrecht E, Smets E (2002) Aluminum hyperaccumulation in angiosperms: A review of its phylogenetic significance. *Bot Rev* 68:235–269. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0235:AHIAAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0235:AHIAAR]2.0.CO;2)
- Jansen S, Watanabe T, Caris P, et al (2004) The distribution and phylogeny of aluminium accumulating plants in the ericales. *Plant Biol* 6:498–505. <https://doi.org/10.1055/s-2004-820980>
- Lugo AE, Medina E, Trejo-Torres JC, Helmer E (2006) Botanical and ecological basis for the resilience of antillean dry forests. In: Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA (eds) *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Diversity, Biogeography, and Conservation*. CRC Press, Taylor & Francis, Boca Raton, pp. 359–381. <https://doi.org/10.1201/9781420004496>
- Malta PG, Arcanjo-Silva S, Ribeiro C, et al (2016) *Rudgea viburnoides* (Rubiaceae) overcomes the low soil fertility of the Brazilian Cerrado and hyperaccumulates aluminum in cell walls and chloroplasts. *Plant Soil* 408:369–384. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2926-x>
- Maracahipes L, Carlucci MB, Lenza E, et al (2018) How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 34:17–25. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.006>
- Motta PEF, Curi N, Franzmeier DP (2016) 2. Relation of Soils and Geomorphic Surfaces in the Brazilian Cerrado. *The Cerrados of Brazil* 13–32. <https://doi.org/10.7312/oliv12042-003>
- Moura IO, Ribeiro KT, Takahasi A (2011) Amostragem da vegetação em ambientes rochosos. *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos*. Editora UFV, Viçosa, pp. 255–294

- Nogueira MA, Bressan ACG, Pinheiro MHO, Habermann G (2019) Aluminum-accumulating Vochysiaceae species growing on a calcareous soil in Brazil. *Plant Soil* 437:313–326. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03978-2>
- Oliveira AP, Dusi DMA, Walter BMT, et al (2019) Avaliação de espécies do Cerrado quanto à tolerância ao alumínio. *Embrapa – Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento* 355:26. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.10264.96008>
- Oliveira-Filho AT, Ratter J (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In Oliveira PS, Marquis TJ (eds) *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna*, Columbia University Press, New York, pp. 91–120
- Panda SK, Baluška F (2015) Aluminum stress adaptation in plants. Switzerland. Springer International Publishing
- Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA (2006) An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. *Neotropical savannas and seasonally dry forests* 1-29. <https://doi.org/10.1201/9781420004496.ch1>
- Porembski S (2007) Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. *Rev Bras Bot* 30:579–586. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042007000400004>
- Poschenrieder C, Tolrà R, Hajiboland R, et al (2015) Mechanisms of Hyper-resistance and Hyper-tolerance to Aluminum in Plants. 81–98. https://doi.org/10.1007/978-3-319-19968-9_5
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF (2006) Biodiversity patterns of the woody vegetation of the Brazilian Cerrados (chapter 2). In: Pennington T, Ratter JA (eds) *Neotropical savannas and seasonally dry forests*, Boca Raton, Florida, pp 31–66
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do bioma cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds) *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, pp 151–212
- Rossatto DR, Kolb RM, Franco AC (2015) Leaf anatomy is associated with the type of growth form in Neotropical savanna plants. *Botany* 93:507–518. <https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0001>
- Schaefer CE, Corrêa GR, Candido HG, et al (2016) The Physical Environment of Rupestrian Grasslands (Campos Rupestres) in Brazil: Geological, Geomorphological and Pedological Characteristics, and Interplays (chapter 2). In: Fernandes G (ed) *Ecology and Conservation of Mountaintop grasslands in Brazil*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_2
- Simioni PF, Eisenlohr P V, Pessoa MJG, Silva IV (2017) Elucidating adaptive strategies from leaf anatomy: do Amazonian savannas present xeromorphic characteristics? *Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants* 226:38–46. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.11.004>

- Souza MC, Williams TCR, Poschenrieder C, et al (2020) Calcicole behaviour of *Callisthene fasciculata* Mart., an Al-accumulating species from the Brazilian Cerrado. *Plant Biol* 22:30–37. <https://doi.org/10.1111/plb.13036>
- Turner IM (1994) Sclerophylly: primarily protective? *Functional ecology* 8:669-675. <https://doi.org/10.2307/2390225>

CAPÍTULO 1: Variações anatômicas de duas espécies (Vochysiaceae) acumuladoras de alumínio em savanas rochosas

RESUMO

Espécies que ocupam ambientes rochosos do Cerrado precisam lidar com as limitações edáficas nutricionais e hídricas. Para isso, desenvolveram uma série de características anatômicas xeromórficas que evitam perdas de recursos, especialmente água. A partir disso, buscamos compreender como as características anatômicas foliares das espécies acumuladoras de alumínio (Al) *Callisthene fasciculata* Mart. e *Qualea parviflora* Mart. variam entre dois solos contrastantes, apresentando afloramento rochoso calcário e arenítico.

Métodos Utilizamos técnicas histológicas e análises em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), com espectroscopia por energia dispersiva de raios x (EDS), para verificar padrões estruturais anatômicos foliares, além da deposição de Al e nutrientes nos diferentes tecidos da lâmina e nervura foliar.

Resultados Encontramos mudanças na estrutura anatômica foliar entre os tipos de solo, sendo a espécie *Q. parviflora* foi mais sensível a variações edáficas, enquanto a espécie *C. fasciculata* obteve poucas diferenças anatômicas entre as áreas. Ambas as espécies apresentaram maior investimento tecidual em solo calcário, principalmente quanto à epiderme. Além disso, não encontramos diferenças nos padrões de deposição de Al entre as áreas, sendo acumulado principalmente nos tecidos da lâmina foliar (epiderme, parênquima) para as duas espécies.

Conclusão Mostramos neste estudo que o solo calcário exige maior investimento tecidual evitando perda de água e aumentando eficiência no uso da água, e que a deposição de Al em espécies acumuladoras independe de variações do componente edáfico.

Palavras-chave: Adaptação; Análise micromorfológica; Condições ambientais; Déficit hídrico; Plasticidade fenotípica

1 INTRODUÇÃO

A heterogeneidade ambiental pode provocar diferentes respostas nos organismos, fazendo com que um único genótipo expresse diferentes fenótipos (Sultan 2000). Esse fenômeno, denominado plasticidade fenotípica, é extremamente importante para organismos sésseis como as plantas, possibilitando à mesma espécie ocupar ambientes contrastantes (Gratani 2014). Em ecossistemas savânicos, as plantas são submetidas a uma série de fatores seletivos, como seca sazonal e baixa disponibilidade de nutrientes. Em resposta, as plantas desenvolveram um conjunto de adaptações, incluindo características fenológicas, fisiológicas e morfológicas que evitam a perda de recursos hídricos e nutricionais (Hutley e Setterfield 2019; Medina et al. 1996).

No Cerrado, as características edáficas variam de forma muito heterogênea, permitindo a ocorrência de gradiente fisionômico vegetacional que vai desde formações campestres até o cerradão, que possui características florestais (Oliveira-Filho e Ratter 2002). Em sua maior parte, os solos no Cerrado são bem drenados e caracterizados pela condição distrófica, com baixa disponibilidade de nutrientes, alta saturação de alumínio (Al%) e acidez. Solos eutróficos, com alta disponibilidade de macronutrientes, podem ser encontrados com menor frequência, em geral, nas formações florestais, *e.g.* florestas estacionais e cerradão (Haridasan 2008). De modo singular no Cerrado, o cerrado rupestre ocorre em solos rasos e bem drenados, comumente sobre afloramentos rochosos de arenito e quartzito, resultando em escassez edáfica de água e nutrientes (Moura et al. 2011; Ribeiro e Walter 2008). Desta forma, os fatores hídricos do solo são determinantes na composição e estrutura de fitofisionomias savânicas no Cerrado (Assis et al. 2011), e a sobrevivência das espécies nesses ambientes está relacionada, portanto, à maior eficiência na obtenção e uso da água (Hoffmann et al. 2005).

Para lidar com as condições de déficit hídrico e nutricional, as espécies do Cerrado desenvolveram uma série de adaptações, incluindo características morfoanatômicas foliares xeromórficas. As plantas lenhosas do Cerrado geralmente apresentam folhas com revestimento espesso, presença de muitos tricomas, cutículas bem desenvolvidas, acúmulo de células esclerificadas circundando os tecidos vasculares e folhas hipoestomáticas (Bieras e Sajo 2009; Rossatto et al. 2015). A variação nas condições hídricas e nutricionais no gradiente edáfico pode, portanto, influenciar mudanças de características anatômicas nas plantas do Cerrado. O aumento da disponibilidade de nutrientes no solo, por sua vez, é capaz de influenciar alterações em estruturas vasculares

e mudar a organização do mesófilo, otimizando o transporte e armazenamento de água (Costa et al 2021).

Adaptações morfofisiológicas também foram desenvolvidas nas espécies que ocorrem no Cerrado em resposta ao seu solo ácido e distrófico, e com altas concentrações de alumínio (Al) (Franco 2002). Apesar da toxicidade do Al^{3+} para a maioria das plantas, as espécies vegetais do Cerrado possuem diferentes estratégias para suportar altos teores edáficos desse elemento químico. Algumas espécies liberam substâncias quelantes para desintoxicação de Al, impedindo de ser absorvido no simplasto das raízes, enquanto outras plantas possuem mecanismo de tolerância interna e conseguem absorver e transportar o Al na forma de complexos orgânicos (Brunner e Sperisen 2013; Kochian et al. 2015; Watanabe e Osaki 2002). Plantas com mecanismos de tolerância interna ao Al são capazes de manter concentrações de Al foliares em níveis superiores a 1000 mg kg^{-1} , denominadas como hiperacumuladoras de Al (Jansen et al. 2002). No Cerrado, as plantas Al-hiperacumuladoras são extremamente adaptadas ao solo distrófico, e muitas não suportam solos ricos em cálcio, e.g. *Miconia albicans* (Sw) Triana, *Vochysia thyrsoidea* Mart. e *Vochysia tucanorum* Mart. (Haridasan 1988; Haridasan 2008; Souza et al. 2017). No entanto, nem todas as Al-hiperacumuladoras do Cerrado possuem comportamento estritamente calcífugo, por exemplo, *Callisthene fasciculata* Mart. Essa espécie ocorre preferencialmente em solos ricos em Ca e com baixa saturação de Al (Haridasan e Araújo 1988; Ratter et al. 2006; Souza et al. 2020).

Atualmente se discute qual o padrão de acumulação do Al nos tecidos de plantas do Cerrado, e se o Al desempenha algum papel fisiológico e estrutural (Andrade et al. 2011). Em um estudo com espécies da família Vochysiaceae hiperacumuladoras de Al, Andrade et al. (2011) mostraram que as folhas dessas espécies apresentam diferentes padrões de acumulação nas células do mesófilo, cloroplastos e parede celular da epiderme. A presença de Al nos cloroplastos foi encontrada também em *Rudgea viburnoides* (Cham.) Benth (Malta et al. 2016), suscitando a hipótese de que o Al teria um papel fisiológico nessas plantas. Cury et al. (2020) estudaram a espécie alumínio-acumuladora *Qualea grandiflora* Mart., e encontraram evidências de que o Al participa de vias metabólicas das raízes, relacionadas à síntese de lignina e parede celular. Outros estudos, por sua vez, corroboraram o papel estrutural do Al, registrando sua presença em estruturas foliares com baixa atividade metabólica (Bressan et al. 2016; Nogueira et al. 2019).

Recentemente foi relatada a presença de cerrado *sensu stricto* em solo rochoso por afloramento do mineral calcita (Alves et al. 2018). Essa condição edáfica incomum para formações savânicas do Cerrado levantou questionamentos sobre possíveis reações morfofisiológicas de espécie acumuladoras de Al, como as da família Vochysiaceae, que ocorrem em cerrado *sensu stricto* calcário. Para tanto, estudos foram realizados para verificar padrões nutricionais e de acúmulo de Al nas espécies, *e.g.* *Q. grandiflora* e *V. tucanorum*, vegetando em solo eutrófico do cerrado calcário (Nogueira et al. 2019; Souza et al. 2017; Souza et al. 2020). Em cerrado calcário são encontradas também as Vochysiaceae acumuladoras de Al *C. fasciculata* e *Q. parviflora*, que possuem preferências distintas quanto ao habitat de ocorrência. *Callisthene fasciculata* é frequentemente encontrada, como comentado, em cerradões (Ribeiro e Walter 2008), e ocorre preferencialmente em solos caracterizados pela condição mesotrófica (Ratter et al. 2006). *Qualea parviflora*, por sua vez, é amplamente distribuída no bioma Cerrado (Ratter et al. 2006), ocorrendo preferencialmente em cerrados *sensu stricto* típicos, onde os solos são normalmente distróficos (Ribeiro e Walter 2008).

A partir disso, investigamos neste estudo como espécies savânicas acumuladoras de Al, *i.e.* *C. fasciculata* e *Q. parviflora*, provenientes de cerrados *sensu stricto* rochosos calcário e arenítico, manifestam padrões anatômicos foliares. Para tanto, testamos as seguintes questões: (i) Populações das espécies *C. fasciculata* e *Q. parviflora*, que são acumuladoras de Al e frequentes em solos mesotróficos ou distróficos, respectivamente, podem apresentar diferenças estruturais foliares quando vegetam em Neossolos Calcário e Arenítico? (ii) Quais características são mais plásticas entre os dois tipos de solo para essas espécies? (iii) Qual o padrão de acúmulo de Al e outros elementos químicos, nos diferentes tecidos foliares dessas espécies nos dois solos?

A disponibilidade de água e nutrientes em ambientes rupestres pode ser afetada pela profundidade dos solos e a natureza da rocha. Desta forma, solos sob influência de rochas calcárias possibilitam o aumento da disponibilidade de macronutrientes em relação ao solo arenítico (Alves et al. 2018). Além disso, podem reduzir a capacidade de retenção hídrica do solo (Lugo et al. 2006), mais ainda que solos rasos pela presença de rochas areníticas, por razão da rocha calcária ser percolada pela água com maior facilidade (Read e Lawrence 2006). Essas diferenças podem afetar, conseqüentemente, o desenvolvimento das espécies que ocorrem nesses ambientes (Costa et al 2021). A partir disso, trabalharemos com a hipótese de que as características morfoanatômicas, que minimizem

a perda de água, são maiores no Neossolo calcário, ocasionando maior plasticidade em ambas as espécies.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo e material botânico

O estudo foi realizado em dois fragmentos de cerrado *sensu stricto* no município de Ituiutaba, estado de Minas Gerais, sudeste do Brasil (Fig.1). O clima é do tipo *Aw* - tropical com verão chuvoso e inverno seco (Alvares et al. 2014). As áreas estão situadas no mesmo morro testemunho, entre 610 m (Neossolo calcário) e 706 m (Neossolo arenítico) de elevação, e aproximadamente 700 metros de distância entre as duas áreas (19° 3.425'S, 49° 26.422'W e 19° 3.611'S, 49° 26.131'W) (Fig. 1). Em ambos os fragmentos há solos rasos, classificados como Neossolos, ocorrendo sobre afloramentos rochosos. A composição mineral da rocha entre as áreas é distinta, onde uma ocorre em afloramento rochoso de calcário (Fig. 2A) e na outra ocorre afloramento de arenito (Fig. 2B) (Alves et al. 2018). Além disso, salienta-se que não havia sinais de perturbação como troncos queimados, árvores cortadas, e praticamente trânsito algum na trilha de acesso às áreas de estudo.

A vegetação dos fragmentos foi classificada como cerrado *sensu stricto*, com predominância do estrato arbustivo-arbóreo (Fig. 2C), especialmente no cerrado calcário. Ademais, observações de campo indicaram que a vegetação do cerrado *sensu stricto* sobre Neossolo calcário seria mais sensível a seca sazonal, apresentando comportamento acentuadamente decíduo, em comparação ao solo arenítico. Dentre as espécies mais abundantes nos fragmentos podemos observar as acumuladoras de Al *Callisthene fasciculata* Mart. (Fig. 2D) e *Qualea parviflora* Mart. (Fig. 2E). Essas foram selecionadas para este estudo, pois há populações de ambas as espécies ocupando tanto o Neossolo calcário como o Neossolo arenítico. Além disso, apesar das duas Vochysiaceae serem acumuladoras de Al, possuem habitats de preferência diferentes, visto que a espécie *C. fasciculata* é abundante em solos mesotróficos e *Q. parviflora* frequente em solos distróficos (Ratter et al. 2006; Ribeiro e Walter 2008). Para este estudo selecionamos 20 indivíduos adultos de cada espécie, sendo 10 em cada área, totalizando 40 indivíduos, com altura \geq a 3 metros (Fig. 1).

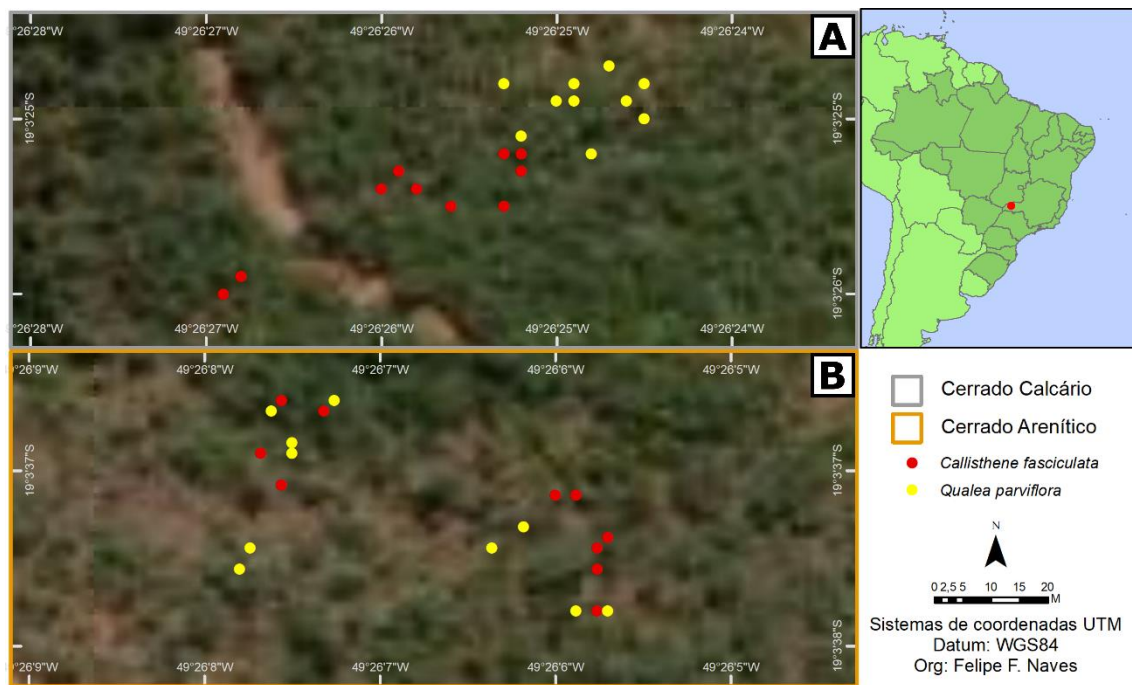


Figura 1. Mapa indicando a localização das áreas de estudo. Pontos indicam os indivíduos de *C. fasciculata* e *Q. parviflora* amostrados nas áreas de Neossolo calcário (A) e arenítico (B).

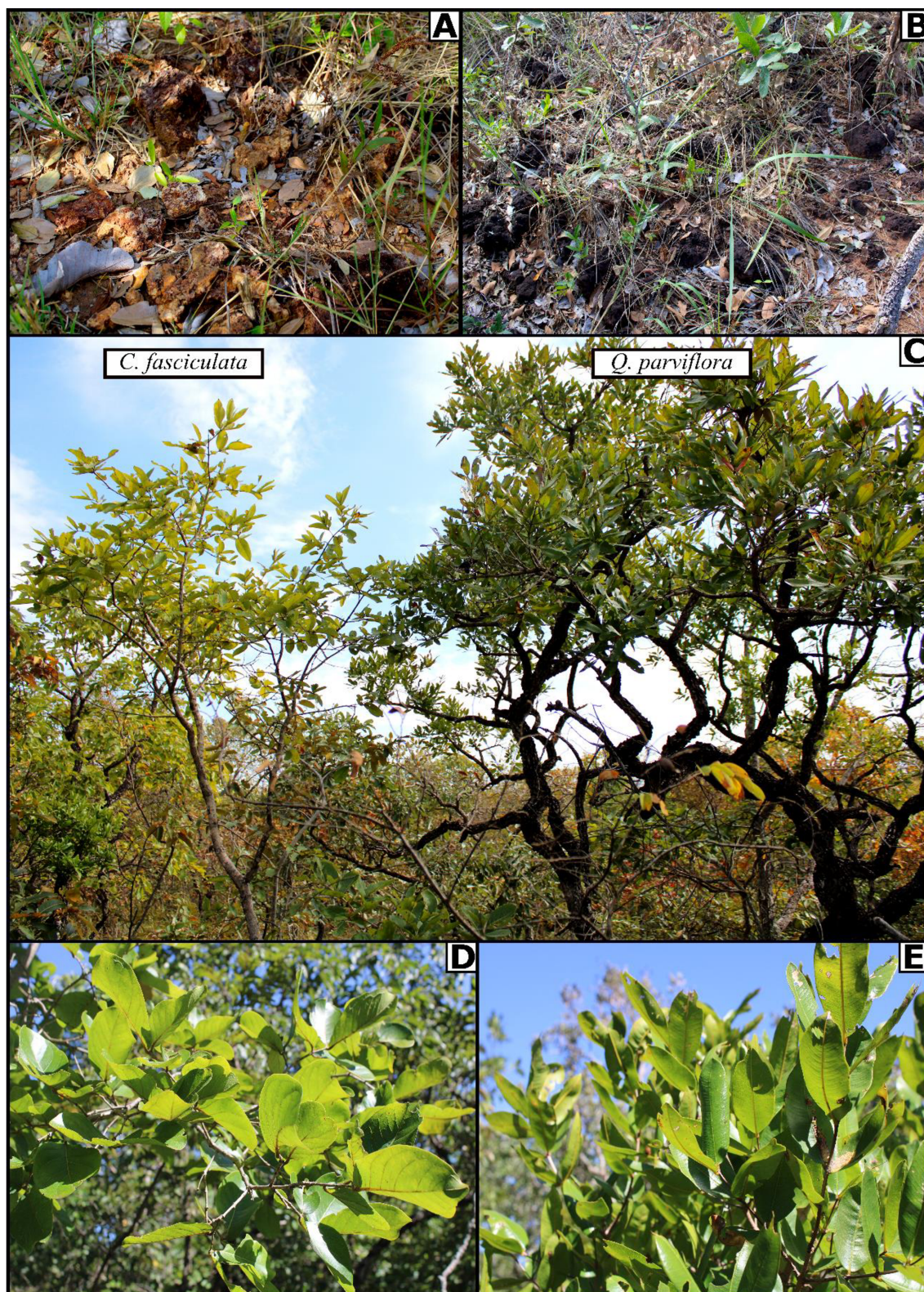


Figura 2. Afloramento rochoso de calcário (A) e arenito (B). Indivíduos arbóreos das espécies *C. fasciculata* e *Q. parviflora* vegetando em cerrado *sensu stricto* sobre Neossolo arenítico (C). Detalhes das folhas de *C. fasciculata* (D) e *Q. parviflora* (E).

2.2 Características edáficas

Variáveis físicas e químicas do solo foram medidas para caracterização edáfica dos fragmentos. Em cada área coletamos quatro amostras compostas de solo, homogeneizadas a partir de 15 subamostras próximas aos indivíduos selecionados. As amostras foram encaminhadas ao Laboratório de Análise de Solos (LABAS), do Instituto de Ciências Agrárias da UFU (ICIAG - Universidade Federal de Uberlândia), onde foram obtidos os valores dos macronutrientes, pH e matéria orgânica, seguindo os protocolos descritos por Raij et al. (2001). Cada amostra também foi analisada quanto à porcentagem de argila, silte e areia, adotando os procedimentos da EMBRAPA (1997). A partir dos resultados obtidos, calculamos a saturação por bases (V%), conforme EMBRAPA (2006).

2.3 Análises anatômicas

Para analisar as características anatômicas, coletamos em cada indivíduo duas folhas expandidas, totalmente expostas à luz e intactas, ou seja, sem danos. As folhas foram fixadas em FAA50 (formalina, ácido acético, álcool etílico 50%, 1:1:18 v/v) e seccionadas transversalmente à mão livre, com lâmina de barbear, no terço médio da folha. As secções passaram por um processo de diafanização utilizando hipoclorito de sódio 50% para facilitar a visualização dos tecidos foliares, e foram submetidas a coloração com azul de astra e safranina, 9:1 (v/v) (Kraus e Arduin 1997). A partir da mesma amostragem selecionamos uma folha de cada indivíduo e fizemos impressões epidérmicas das faces adaxial e abaxial, utilizando adesivo instantâneo universal éster de cianoacrilato (Super-Bonder). Em seguida, os fragmentos foram montados em lâminas histológicas e observadas em microscópio óptico (Leica DM 1000). Por fim, as lâminas foram fotografadas através de uma câmera digital (Leica ICC50 W) acoplada ao microscópio, utilizando o software LAS-EZ (versão 2.1.0).

Adicionalmente, coletamos uma amostra de folha de cada população e realizamos uma análise em microscopia eletrônica de varredura. Para esse procedimento, as amostras foram fixadas em FAA50 e desidratadas em série etílica (50%, 70%, 80%, 90%, 100%), mantendo 15min em cada etapa. Posteriormente o material foi seco em secador de ponto crítico de CO₂ (Leica EM CPD300), colado em stubs e metalizado a ouro (30nm) em um pulverizador de mesa (Leica EM SCD050). As amostras foram observadas em microscópio eletrônico de varredura (MEV EVO 10 Zeiss), com espectroscopia por energia dispersiva de raios x (EDS 51-ADD0048), e analisadas pelo software INCA Energy (versão 5.05, Oxford), a fim de se obter caracterização química qualitativa dos

tecidos foliares. A análise em MEV e preparação do material foram realizadas no Laboratório Multiusuário de Microscopia Eletrônica de Varredura (LAMEV), da Faculdade de Engenharia Química-UFU.

2.4 Histometria e Índice de plasticidade

As imagens obtidas nas análises anatômicas foram utilizadas para medir as seguintes características: (1) área do xilema, (2) área do floema, (3) área do esclerênquima, (4) espessura do mesofilo, (5) espessura da cutícula (adaxial e abaxial), (6) espessura da epiderme (adaxial e abaxial), (7) espessura da hipoderme, (8) espessura do parênquima paliçádico, (9) espessura do parênquima lacunoso, (10) espaço intercelular do parênquima lacunoso, (11) diâmetro do lúmen do xilema e epiderme (adaxial e abaxial), (12) espessura da parede celular do xilema, (13) densidade de estômatos (abaxial). Para calcular a densidade de estômatos, delimitamos um polígono de 1 mm² e contabilizamos todos os estômatos dentro da área de seleção. Todas as medições foram realizadas no software ImageJ (Schneider et al. 2012).

Utilizamos os dados histométricos para medir a magnitude das diferenças entre as áreas de estudo, e verificar quais características foliares apresentam maior plasticidade. Para tanto, calculamos o Índice de Plasticidade baseado em Distâncias Relativas (RDPI), proposto por Valladares et al. (2006). O índice foi calculado através da seguinte fórmula:

$$RDPI = \sum (d_{ij} - i'j' / (x_{i'j'} + x_{ij})) / n$$

Onde i e i' representam os níveis do tratamento (solo calcário e arenítico), j e j' são as observações de cada folha, x representa a característica anatômica que está sendo analisada e n é o número de distancias relativas calculadas. O RDPI varia de 0 (sem plasticidade) a 1 (plasticidade máxima) e descreve a distância fenotípica entre os dois tipos de solo para cada variável anatômica.

2.5 Análise de dados

A fim de verificar as diferenças físico-químicas edáficas e anatômicas entre as áreas aplicamos o teste t de Student, e o teste não paramétrico de Mann-Whitney para as amostras que não atenderam as premissas de normalidade e homogeneidade de variâncias. Realizamos uma análise de componentes principais (PCA) através de uma matriz de correlação para agrupar padrões anatômicos entre as unidades amostrais, e testamos por meio de uma análise de variância (ANOVA) se os componentes principais 1 e 2 separam

os indivíduos entre as áreas. Para conduzir a PCA, os outliers multivariados foram retirados da análise e cada espécie foi analisada separadamente. Por fim, realizamos uma ANOVA para testar diferenças no índice de plasticidade (RDPI) entre as variáveis anatômicas, e aplicamos o teste post hoc de Tukey para comparações múltiplas ($\alpha = 0,05$). Para conduzir a ANOVA, os dados de RDPI foram submetidos a uma transformação pela raiz quadrada para atender os pressupostos de normalidade e homoscedasticidade dos resíduos. Todas as análises estatísticas foram realizadas no ambiente do R Core Team (2020).

3 RESULTADOS

3.1 Características edáficas

As análises granulométricas e químicas do solo indicaram que as porcentagens de argila, silte e areia são semelhantes entre as duas áreas, enquanto as características químicas apresentaram diferenças significativas, exceto o K (Tabela 1).

Tabela 1. Características físicas e químicas nos solos calcário e arenítico e resultados dos testes t de Student e U de Mann-Whitney. Média \pm erro padrão são apresentados para o teste t de Student. Valores mínimos, mediana e máximo são apresentados para o teste U de Mann-Whitney. H+Al=acidez potencial; MO=materia orgânica; CTC=capacidade de troca catiônica; V=saturação por bases; gl=graus de liberdade.

		Solo calcário	Solo arenítico	t(gl=6)	U(gl=1)	p
g kg ⁻¹	Areia grossa	485,75 \pm 33,80	340,25 \pm 133,87	-1,05	-	0,33
	Areia fina	310,50 \pm 36,57	433,50 \pm 137,25	0,87	-	0,42
	Silte	52,00 \pm 18,58	67,00 \pm 15,51	0,62	-	0,56
	Argila	151,75 \pm 16,64	159,00 \pm 22,72	0,26	-	0,81
cmolc dm ⁻³	pH	5,80 < 6,25 < 6,40	5,40 < 5,40 < 5,60	-	5,60	< 0,05
	P	1,10 < 2,35 < 2,90	0,70 < 0,80 < 0,90	-	5,46	< 0,05
	K	0,36 \pm 0,02	0,28 \pm 0,03	-2,14	-	0,07
	Ca	5,55 \pm 1,02	1,93 \pm 0,31	-3,40	-	< 0,05
	Mg	2,38 \pm 0,34	1,50 \pm 0,12	-2,44	-	< 0,05
	Al	0	0,58 \pm 0,09	-	-	-
	H+Al	2,50 \pm 0,14	3,40 \pm 0,12	4,81	-	< 0,01
	CTC	8,28 \pm 1,36	4,23 \pm 0,51	-2,79	-	< 0,05
	MO	4,40 < 7,05 < 7,90	3,50 < 3,80 < 4,20	-	5,33	< 0,05
%	V	75,25 \pm 4,80	51,75 \pm 2,53	-4,33	-	< 0,005

3.2 Análises anatômicas

Foi observado que todos os indivíduos possuíam mesófilos dorsiventrais, parênquimas lacunosos desenvolvidos, presença de cutículas nas superfícies adaxial e abaxial das lâminas foliares (Fig. 3C, 3D, 3G, 3H), cristais em forma de drusa nos tecidos parenquimáticos, sistema vascular rodeados por células esclerificadas (Fig. 3A, 3B, 3E, 3F) e folhas hipoestomáticas (Fig. 4). Somente na espécie *Q. parviflora* a hipoderme estava presente (Fig. 3G, 3H), sendo encontrada com camadas múltiplas em alguns indivíduos crescendo em Neossolo calcário (Fig. 3G). Nas folhas de *C. fasciculata* encontramos tricomas tectores unisseriados (Fig. 4) e, em solo calcário, os indivíduos amostrados apresentaram uma camada de células esclerificadas no córtex da nervura central (Fig. 3A).

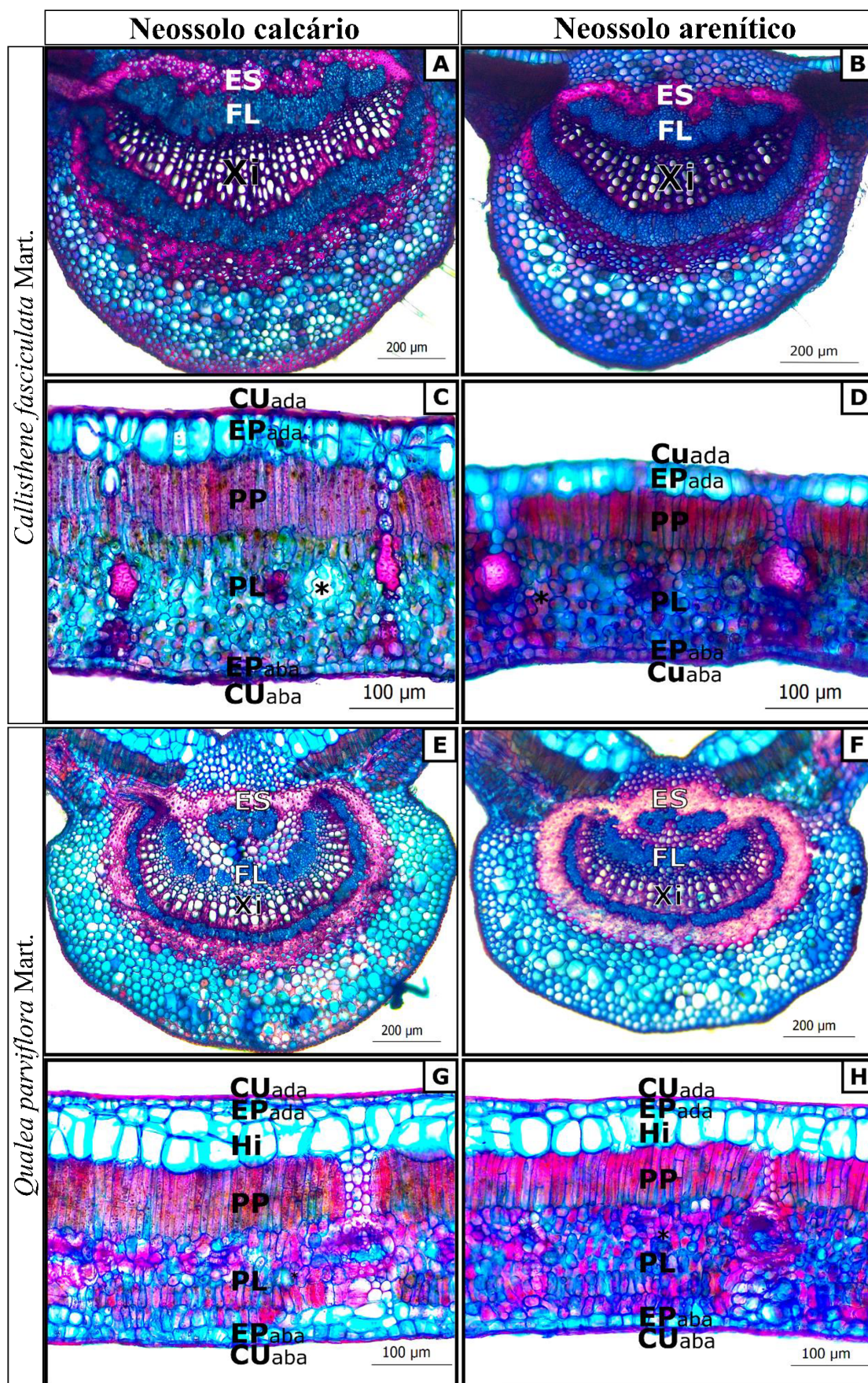


Figura 3. Anatomia foliar de *C. fasciculata* (A, B, C e D) e *Q. parviflora* (E, F, G e H). Nervura central (A, B, E e F), e lâmina foliar (C, D, G e H) dos indivíduos vegetando em solo calcário (A, C, E e G) e arenítico (B, D, F e H). ES=esclerênquima; FL=floema; Xi=xilema; CU_{ada}=cutícula adaxial; CU_{aba}=cutícula abaxial; EP_{ada}=epiderme adaxial; EP_{aba}=epiderme abaxial; Hi=hipoderme; PP=parênquima paliçádico; PL=parênquima lacunoso; *=espaço intercelular.

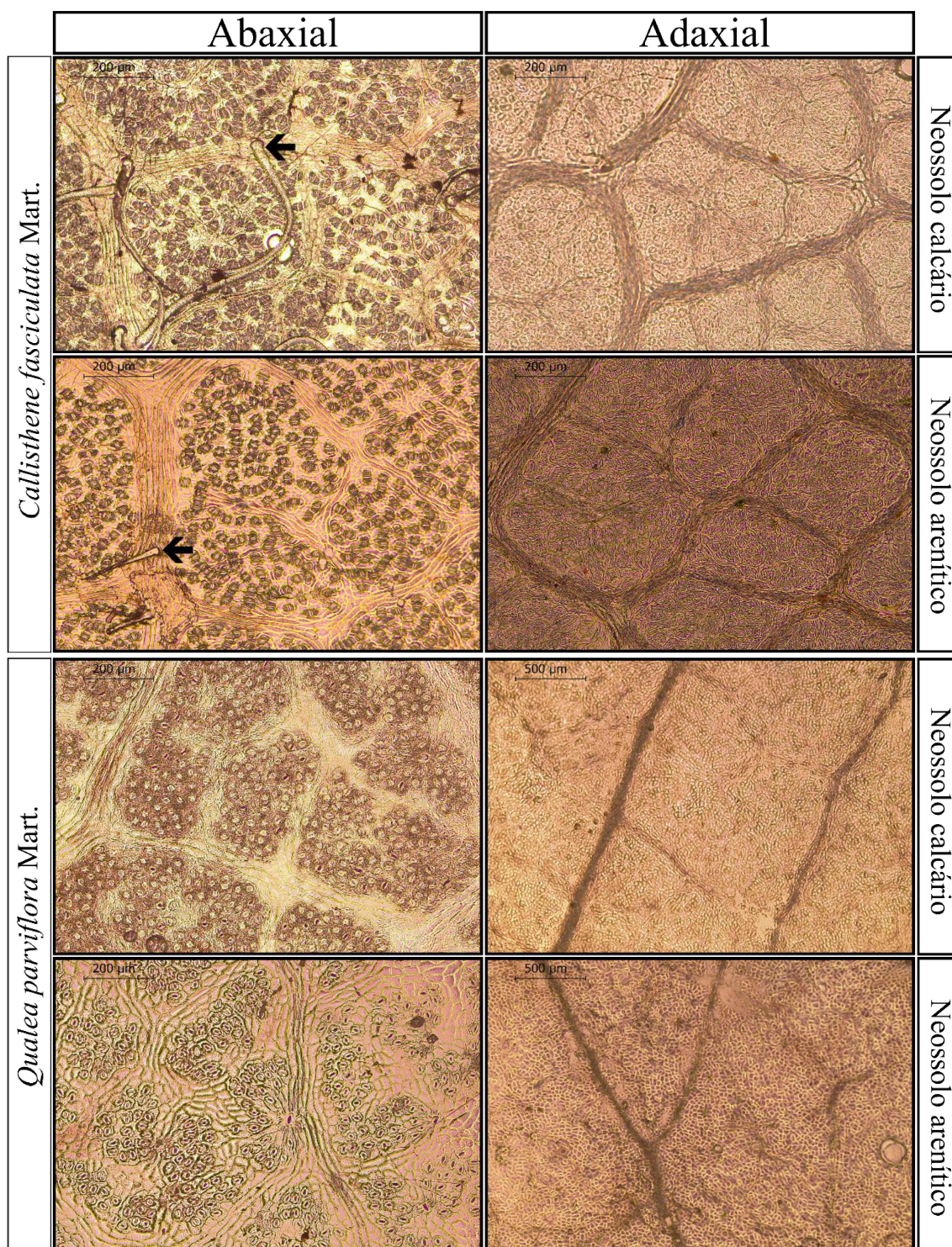


Figura 4. Superfícies abaxial e adaxial das folhas de *C. fasciculata* e *Q. parviflora* em Neossolos calcário e arenítico. Setas indicam tricomas tectores unisseriados.

A PCA referente à espécie *C. fasciculata* mostrou que os componentes principais de maior variância foram os CPs 1 e 2, dos quais 49,2% da variância total puderam ser explicadas: eixo 1 explicou 31,7%, e o eixo 2 17,5%. Todas as variáveis foram correlacionadas positivamente com o eixo 1, exceto o espaço intercelular (EI) (Fig. 5A; Tabela S1). A ANOVA indicou que não há diferenças entre as áreas de acordo com os componentes de ordenação 1 ($F_{1,37}=2,03$; $p=0,16$) e 2 ($F_{1,37}=1,14$; $p=0,29$). Para a espécie *Q. parviflora*, a PCA separou os indivíduos entre as áreas de acordo com os eixos 1 ($F_{1,35}=8,21$; $p\leq 0,01$) e 2 ($F_{1,35}=5,35$; $p\leq 0,05$), que foram responsáveis por 57,7% da variância: eixo 1 explicou 45,9%, e o eixo 2 11,8%. O CP1 obteve correlação negativa com todas as variáveis, exceto a hipoderme (Hi) (Fig. 5B; Tabela S1). As disposições das elipses de confiança mostram as semelhanças anatômicas foliares de *C. fasciculata* entre os Neossolos calcário e arenítico (Fig. 5A), e as diferentes estratégias anatômicas foliares na espécie *Q. parviflora* entre os dois tipos de solo (Fig. 5B).

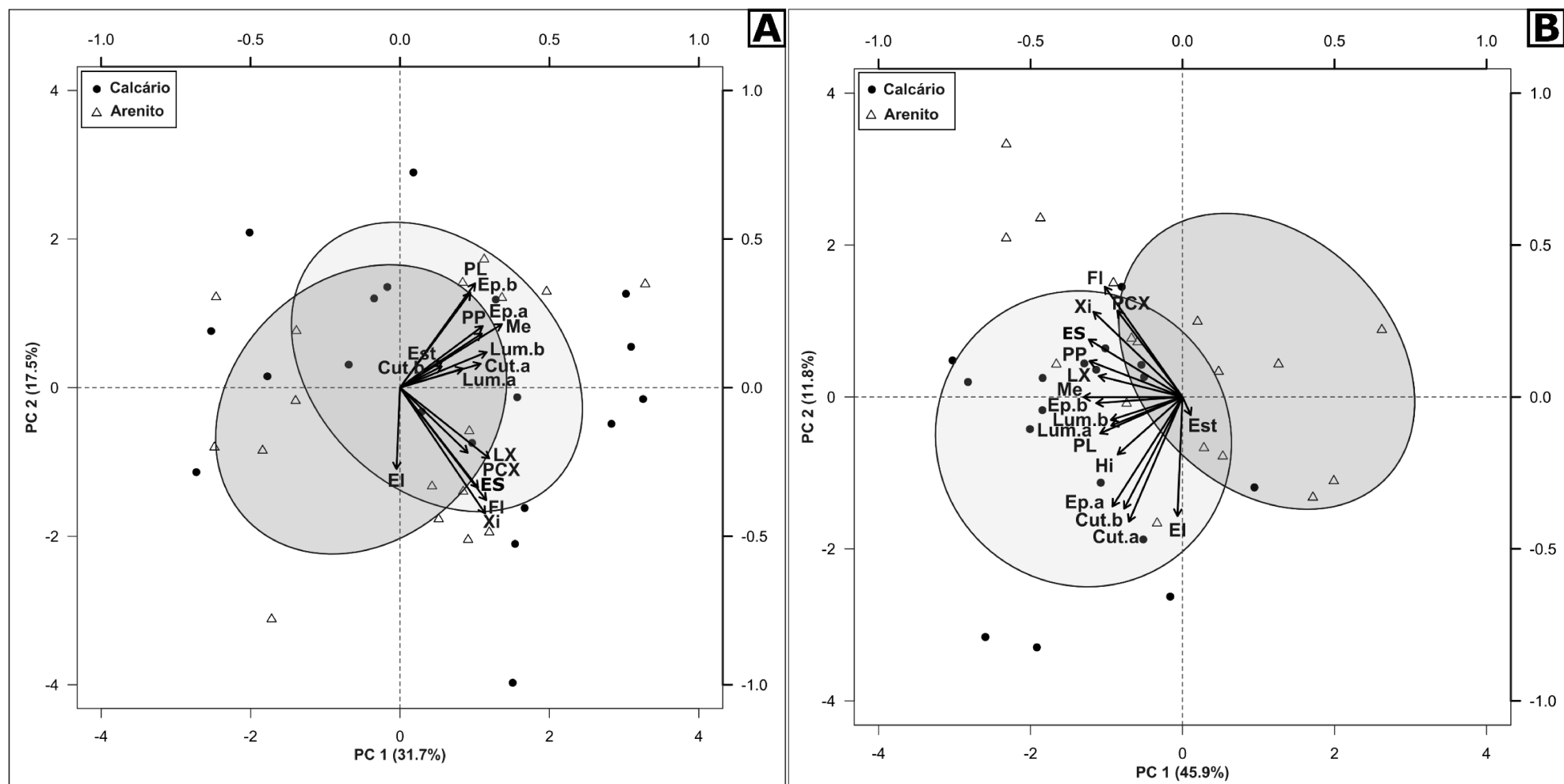


Figura 5. Diagrama da análise de componentes principais (PCA) mostrando os eixos de maior variância e sua correlação com as características anatômicas dos indivíduos de *C. fasciculata* (A) e *Q. parviflora* (B) nos Neossolos calcário (pontos) e arenítico (triângulos). Elipses de confiança de 85% foram adicionados no entorno dos centroides de cada tipo de solo. Cut.a=espessura da cutícula adaxial; Cut.b=espessura da cutícula abaxial; EI=espaço intercelular; Ep.a=espessura da epiderme adaxial; Ep.b=espessura da epiderme abaxial; ES= área do esclerênquima; Est=densidade de estômatos; FI=área do floema; Hi=espessura da hipoderme; Lum.a=diâmetro do lúmen adaxial da epiderme; Lum.b=diâmetro do lúmen abaxial da epiderme; LX= diâmetro do lúmen do xilema; Me=espessura do mesofilo; PCX=espessura da parede celular do xilema; PL=espessura do parênquima lacunoso; PP=espessura do parênquima paliçádico; Xi=área do xilema.

Em geral, as espécies *C. fasciculata* e *Q. parviflora* ampliaram algumas de suas características anatômicas foliares em Neossolo calcário. Nesse solo, a população de *C. fasciculata* apresentou maior espessura no tecido da epiderme (adaxial e abaxial), juntamente com uma cutícula adaxial mais espessa e maior diâmetro do lúmen adaxial da epiderme (Fig. 6; Tabela S2). A espécie *Q. parviflora*, por sua vez, respondeu ao Neossolo calcário de forma semelhante, aumentando as espessuras da epiderme (adaxial e abaxial), hipoderme e cutícula (adaxial e abaxial), além de um aumento no diâmetro do lúmen abaxial da epiderme. Na nervura central, os tecidos vasculares (xilema e floema) e o lúmen do xilema mostraram diferenças entre os tipos de solo, apresentando valores maiores nas folhas de *Q. parviflora* em Neossolo calcário (Fig. 6; Tabela S3). As demais características anatômicas não refletiram as diferenças entre os solos.

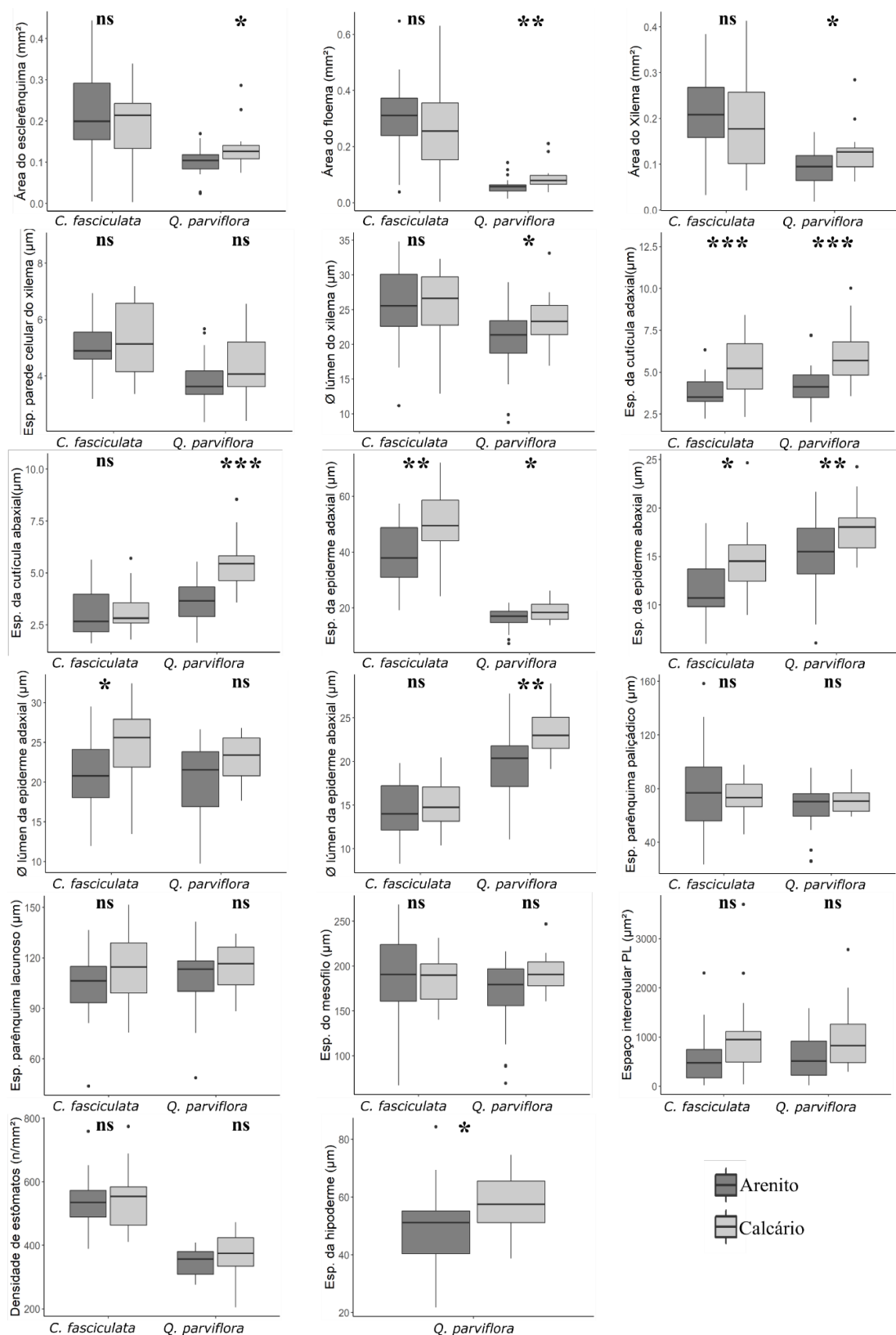


Figura 6. Variações anatômicas entre as populações de *C. fasciculata* e *Q. parviflora* em Neossolos arenítico e calcário. Boxplots mostrando os valores mínimos, máximos, 1º e 3º quartil, mediana e outliers (•). Ø=diâmetro; esp=espessura; PL=parênquima lacunoso. ns = não significativo, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ e *** $p < 0.001$.

3.3 Índice de plasticidade

As características analisadas apresentaram diferentes valores de RDPI, considerando a distância fenotípica entre as populações ocorrentes em solo calcário e arenítico das espécies *C. fasciculata* ($F_{15,304}=7,26$; $p<0,001$) e *Q. parviflora* ($F_{16,323}=4,10$; $p<0,001$). As características foliares de maior plasticidade em *C. fasciculata* foram os tecidos presentes na nervura central, como o esclerênquima, floema e xilema, juntamente com o espaço intercelular. Para *Q. parviflora*, o espaço intercelular se destacou como a variável de maior plasticidade, enquanto o restante das características anatômicas obteve pouca variação de RDPI (Tabela 2).

Tabela 2. Valores (média e erro padrão) do Índice de Plasticidade baseado em Distâncias Relativas (RDPI) das características anatômicas entre os Neossolos calcário e arenítico. Letras diferentes mostram significância estatística entre as variáveis de acordo com o teste de Tukey ($\alpha = 0,05$). Ø=diâmetro.

Variável anatômica	<i>C. fasciculata</i>	<i>Q. parviflora</i>
Área do esclerênquima	0,32 ± 0,06 a	0,22 ± 0,06 ab
Área do floema	0,32 ± 0,06 a	0,31 ± 0,06 ab
Área do xilema	0,24 ± 0,05 a	0,27 ± 0,05 ab
Densidade de estômatos	0,07 ± 0,01 c	0,11 ± 0,02 b
Espaço intercelular	0,52 ± 0,06 a	0,38 ± 0,06 a
Espessura da cutícula abaxial	0,21 ± 0,03 b	0,21 ± 0,03 ab
Espessura da cutícula adaxial	0,22 ± 0,04 b	0,19 ± 0,04 ab
Espessura da epiderme abaxial	0,15 ± 0,02 bc	0,14 ± 0,03 b
Espessura da epiderme adaxial	0,21 ± 0,03 b	0,13 ± 0,02 b
Espessura da hipoderme	-	0,15 ± 0,02 ab
Espessura da parede celular do xilema	0,11 ± 0,02 bc	0,16 ± 0,03 ab
Espessura do Mesofilo	0,12 ± 0,02 bc	0,13 ± 0,03 b
Espessura do parênquima lacunoso	0,13 ± 0,02 bc	0,11 ± 0,02 b
Espessura do parênquima paliçádico	0,16 ± 0,02 b	0,13 ± 0,04 b
Ø Lúmen abaxial da epiderme	0,11 ± 0,02 bc	0,14 ± 0,02 b
Ø Lúmen adaxial da epiderme	0,16 ± 0,02 b	0,13 ± 0,02 b
Ø Lúmen do xilema	0,11 ± 0,02 bc	0,12 ± 0,03 b

3.4 Análise de espectroscopia por energia dispersiva de raios x (EDS)

De acordo com a análise de EDS (Tabela S4), o Al estava presente predominantemente nos tecidos da lâmina foliar da espécie *C. fasciculata* (Fig. 7G, 7H, 7I, 8G, 8H, 8I). Nos tecidos vasculares o Al ocorreu abaixo do limite de detecção para essa espécie em Neossolo calcário (Fig. 7E, 7F), e em Neossolo arenítico estava presente apenas no floema (Fig. 8E, 8F). Na região do esclerênquima e colênquima o Al também não foi detectado (Fig. 7C, 7D, 8C, 8D). Além do Al, outros elementos foram encontrados

na epiderme da espécie *C. fasciculata*, tais como o Na, Fe, Si, K, Ca e Mg. O Na e Mg estavam presentes na epiderme de todas as folhas (Fig. 7G, 8G), e os elementos Fe, Si e K, somente na folha do Neossolo calcário (Fig. 7G). A EDS também detectou K e Mg no colênquima das folhas em Neossolo calcário (Fig. 7C). O Ca foi detectado em todos os tecidos, exceto no xilema e esclerênquima da espécie *C. fasciculata* (Fig. 7 e 8).

Na espécie *Q. parviflora*, a EDS detectou Al em todos os tecidos da lâmina foliar nas duas áreas, incluindo o mesofilo, a epiderme e hipoderme (Fig. 9G, 9H, 9I, 9J, 10G, 10H, 10I, 10J). Na nervura central o Al estava presente no floema e colênquima das folhas em Neossolos calcário e arenítico (Fig. 9C, 9F, 10C, 10F). Foi detectado sódio (Na) na epiderme em todas as folhas (Fig. 9G, 10G), na hipoderme em Neossolo calcário (Fig. 9H) e no parênquima lacunoso em Neossolo arenítico (Fig. 10J). A EDS também detectou Zn na hipoderme da folha em Neossolo arenítico (Fig. 10H) e Mg na epiderme em Neossolo calcário (Fig. 9G). O padrão de deposição do Ca nas folhas da espécie *Q. parviflora* foi semelhante ao da *C. fasciculata* (Fig. 9 e 10). No entanto, em Neossolo calcário, o Ca também foi detectado no xilema (Fig. 9E), e estava abaixo do limite de detecção no esclerênquima (Fig. 9D).

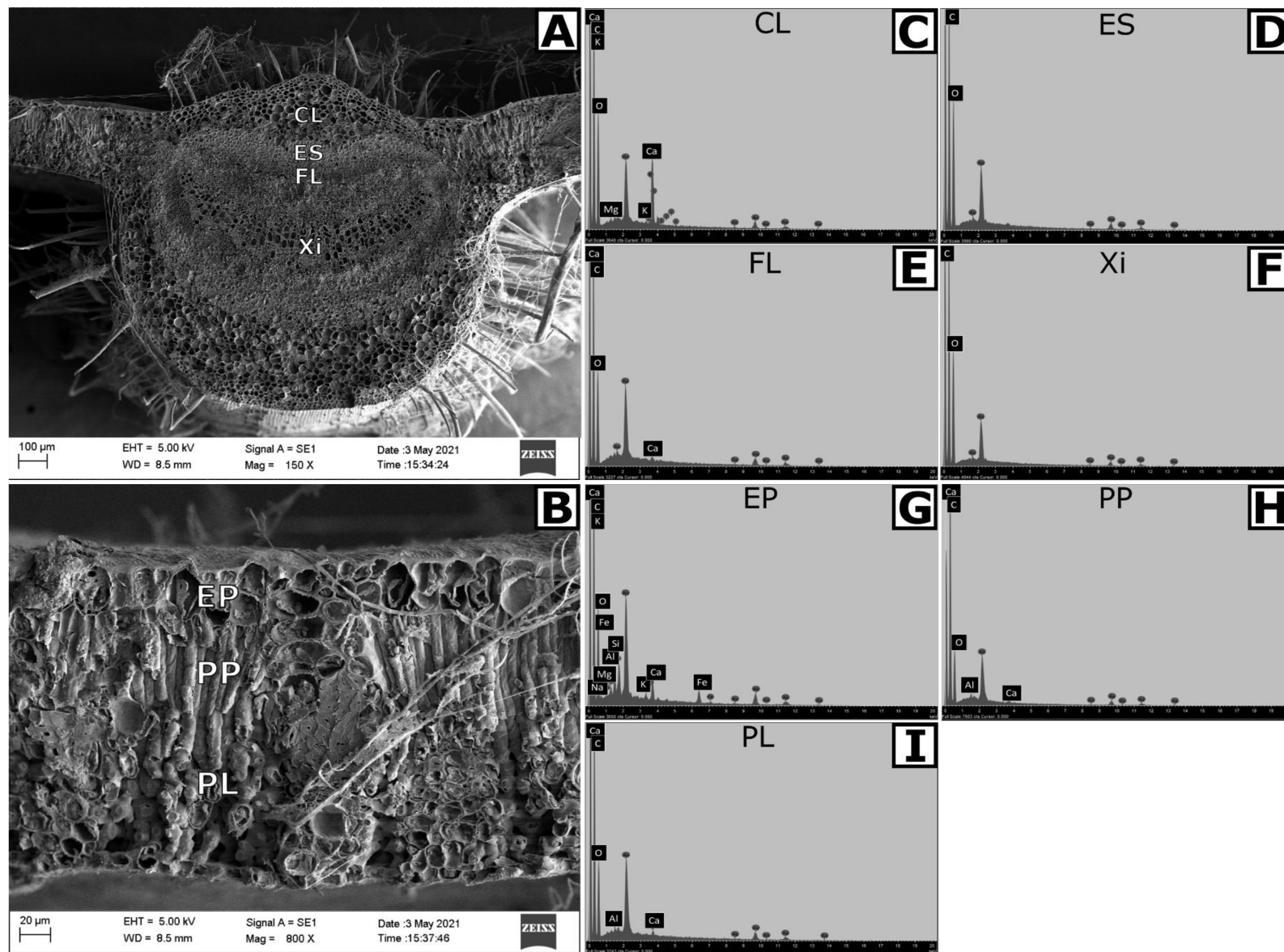


Figura 7. Microscopia eletrônica de varredura (MEV) mostrando a nervura central (A) e lâmina foliar (B) das folhas de *C. fasciculata* crescendo em Neossolo calcário. Análise de espectroscopia por energia dispersiva de raios x (EDS) em diferentes tecidos foliares (C:I) mostrando a intensidade de cada elemento químico detectado. CL = colênquima; ES = esclerênquima; FL = floema; Xi = xilema; EP = epiderme; PP = parênquima paliçádico; PL = parênquima lacunoso.

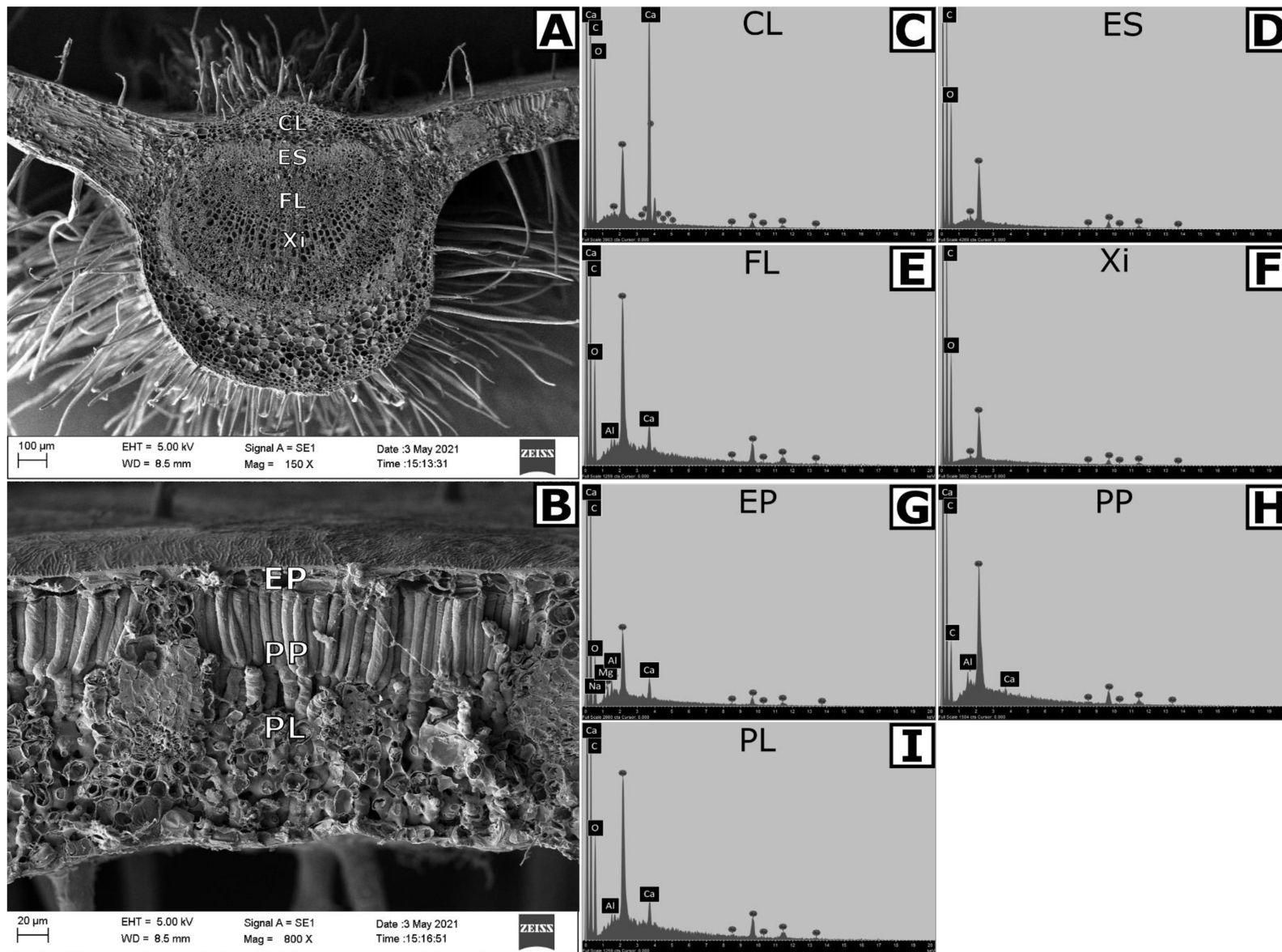


Figura 8. Microscopia eletrônica de varredura (MEV) mostrando a nervura central (A) e lâmina foliar (B) das folhas de *C. fasciculata* crescendo em Neossolo arenítico. Análise de espectroscopia por energia dispersiva de raios x (EDS) em diferentes tecidos foliares (C:I) mostrando a intensidade de cada elemento químico detectado. CL = colênquima; ES = esclerênquima; FL = floema; Xi = xilema; EP = epiderme; PP = parênquima paliçádico; PL = parênquima lacunoso.

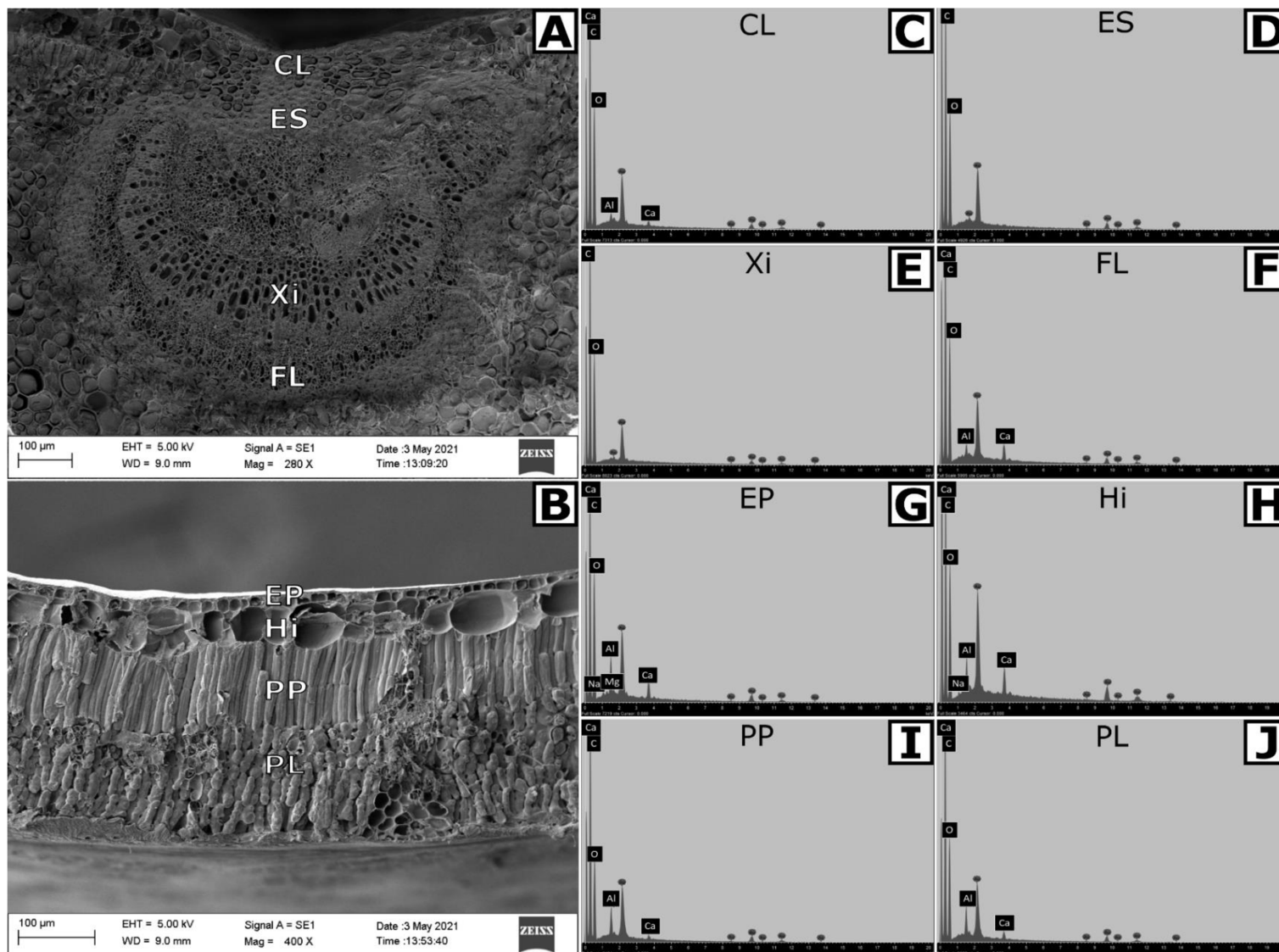


Figura 9. Microscopia eletrônica de varredura (MEV) mostrando a nervura central (A) e lâmina foliar (B) das folhas de *Q. parviflora* crescendo em Neossolo calcário. Análise de espectroscopia por energia dispersiva de raios x (EDS) em diferentes tecidos foliares (C:J) mostrando a intensidade de cada elemento químico detectado. CL = colênquima; ES = esclerênquima; FL = floema; Xi = xilema; EP = epiderme; Hi = hipoderme; PP = parênquima paliçádico; PL = parênquima lacunoso.

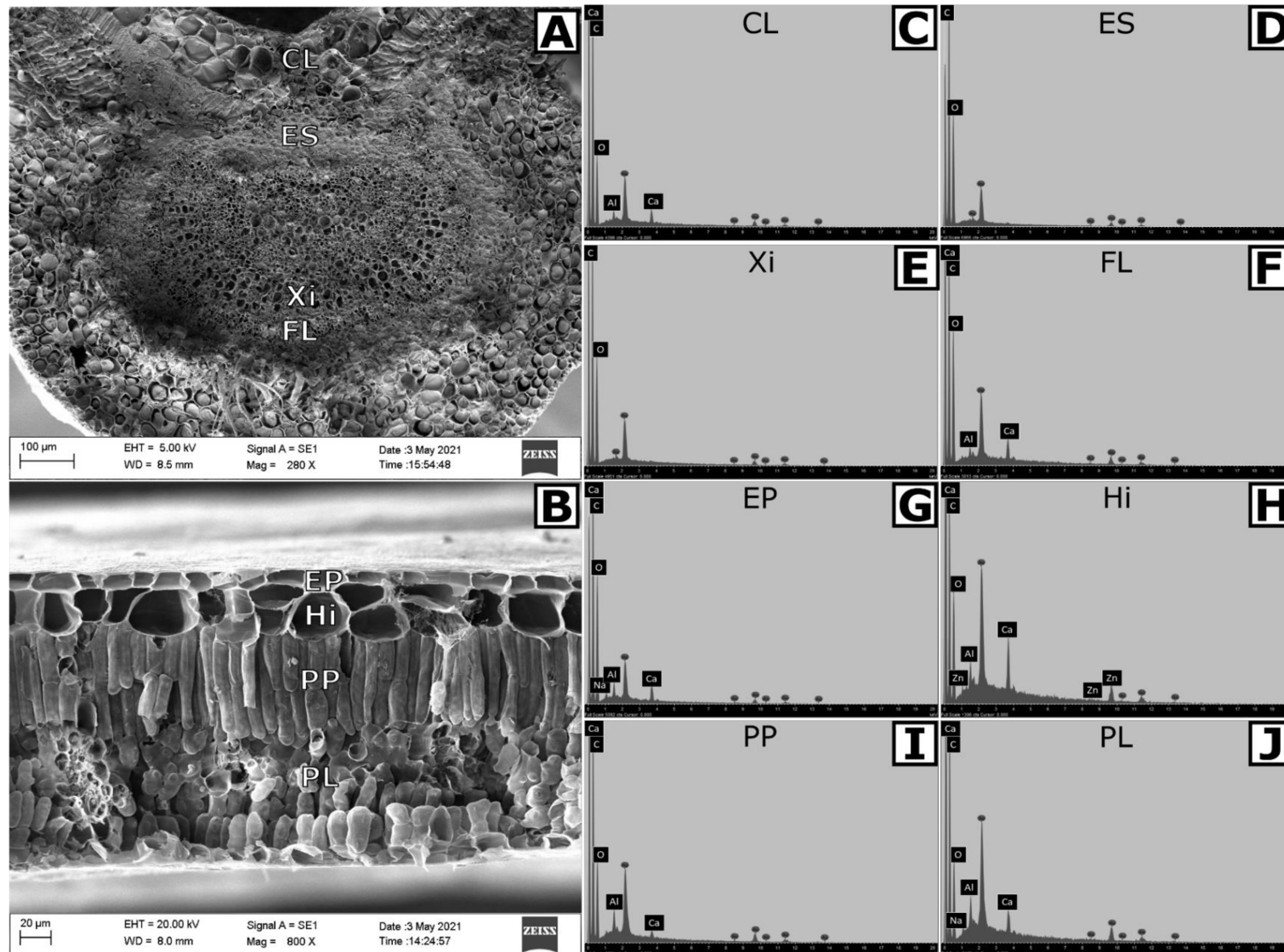


Figura 10. Microscopia eletrônica de varredura (MEV) mostrando a nervura central (A) e lâmina foliar (B) das folhas de *Q. parviflora* crescendo em Neossolo arenítico. Análise de espectroscopia por energia dispersiva de raios x (EDS) em diferentes tecidos foliares (C:J) mostrando a intensidade de cada elemento químico detectado. CL=colênquima; ES: esclerênquima; FL = floema; Xi = xilema; EP = epiderme; Hi = hipoderme; PP = parênquima paliçádico; PL = parênquima lacunoso.

4 DISCUSSÃO

O estudo mostrou que *C. fasciculata* e *Q. parviflora* apresentaram características xeromórficas nos cerrados rupestres sobre afloramento rochosos de calcário e arenito. Além disso, nossos resultados corroboraram a hipótese de que o Neossolo calcário intensifica as respostas morfoanatômicas de prevenção a perdas d'água, alterando a estrutura foliar das duas espécies estudadas. Para *Q. parviflora*, as características anatômicas foliares mensuradas foram importantes na estratégia de adaptação a ambos Neossolos, enquanto que *C. fasciculata* apresentou poucas mudanças na estrutura anatômica foliar entre as áreas.

A capacidade plástica da espécie *Q. parviflora* em responder às variações edáficas entre os Neossolos calcário e arenítico na maior parte das características anatômicas pode ter contribuído para sua ampla distribuição em ambientes contrastantes no bioma Cerrado (Ratter et al. 2006), mesmo demonstrando preferência por solos distróficos (Costa et al. 2021). Por outro lado, a espécie calcícola *C. fasciculata*, frequente em solos mesotróficos (Ratter et al. 2006), apresentou baixa plasticidade morfoanatômica foliar, mesmo em Neossolo arenítico. E sua capacidade de tolerar o solo arenítico pode estar relacionada a outras características fisiológicas adaptativas ainda desconhecidas, que atuam em ambientes estressantes. Neste caso, o investimento em estruturas anatômicas foliares pode envolver um alto custo energético a ser sustentado pela planta (Gratani 2013).

Nas duas espécies analisadas houve o aumento da espessura da epiderme, cutícula e diâmetro do lúmen da epiderme em Neossolo calcário, além da hipoderme para *Q. parviflora*. Esse padrão anatômico é uma resposta a ambientes xéricos, também foi relatado em outros trabalhos realizados com espécies savânicas no Brasil (Bieras e Sajo 2009; Ferreira et al. 2015; Rossatto e Kolb 2010; Simioni et al. 2017). Tais características anatômicas do mesofilo funcionam como barreira física e garantem menor permeabilidade e, portanto, maior resistência a perdas de água para a atmosfera (Goodwin e Jenks 2005; Schuster et al. 2017). Além disso, a cutícula protege a folha da alta radiação solar presente em ambientes savânicos, atuando na refletância de raios UV (Holmes e Keiller 2002).

As variações edáficas entre os Neossolos calcário e arenítico não refletiram em diferenças nas espessuras do mesofilo e tecidos parenquimáticos das espécies *C. fasciculata* e *Q. parviflora*. As mudanças estruturais nesses tecidos, geralmente,

respondem a variações de luminosidade (Valladares e Niinemets 2008), e estão ligadas a eficiência fotossintética (Tholen et al. 2012). Considerando que todos os indivíduos selecionados para este estudo estão totalmente expostos a luz e sem efeito de sombreamento, é compreensível que não haja diferenças estruturais do mesofilo entre as populações de solo calcário e arenítico. Entretanto, todos os indivíduos apresentaram características típicas de folhas de sol, contendo um parênquima paliçádico desenvolvido (Pallardy, 2008), cobrindo em média 41% do mesofilo na espécie *C. fasciculata*, e 38% na espécie *Q. parviflora*.

Apesar das duas espécies não apresentarem diferenças estruturais no mesofilo entre as áreas estudadas, o espaço intercelular do parênquima lacunoso foi a característica mais plástica para as duas espécies. Reduzir os espaços intracelulares é uma adaptação das plantas em ambientes xéricos (Fahn e Cutler 1992, Kirkham 2014), pois pode evitar perdas excessivas de água pela transpiração. Porém, a diminuição do apoplasto pode dificultar a difusão de CO₂ no mesofilo para os cloroplastos, interferindo com a fotossíntese (Pallardy 2008; Palhares Neto et al. 2020). Portanto, as altas distâncias fenotípicas do espaço intercelular, entre os indivíduos de *C. fasciculata* e *Q. parviflora*, em Neossolo calcário e arenítico, podem ser explicadas pela necessidade das plantas em regularem suas taxas de transpiração e assimilação de CO₂.

Neste estudo encontramos folhas hipoestomáticas e com densidades estomáticas semelhantes entre as áreas para as duas espécies. Geralmente, folhas com estômatos menores e densos aumentam a condutância estomática, e permitem uma resposta rápida a variações de disponibilidade de água e irradiância solar (Henry et al. 2019; Pearce et al. 2006). No entanto, em espécies do Cerrado, a resposta dos estômatos às variações edáficas é maior no poro estomático (Costa et al. 2021), e a densidade de estômatos pode não estar relacionada ao aumento na condutância estomática (Rossatto et al. 2009). Portanto, é possível que as diferenças edáficas entre os Neossolos calcário e arenítico determinem o tamanho dos estômatos, e não a densidade estomática. Além disso, folhas hipoestomáticas representam uma característica anatômica predominante em folhas do Cerrado (Bieras e Sajo 2009), e podem evitar a perda de água pela face adaxial foliar, que recebe maior incidência luminosa.

Conforme já mencionado, a escassez de água no solo pode diminuir a taxa fotossintética da folha. Em consequência, a condutividade de assimilados da fotossíntese diminui e pode afetar a estrutura anatômica do floema (Salmon et al. 2019).

Normalmente, o estresse por déficit hídrico acarreta a diminuição do turgor celular do floema e do diâmetro dos elementos crivados (Dannoura et al. 2019; Sevanto 2014). Mas em espécies adaptadas a condições de menor disponibilidade de água, as células condutoras do floema podem aumentar em diâmetro e densidade (Sevanto et al. 2018). Neste estudo, *Q. parviflora* aumentou a área do floema nas folhas em Neossolo calcário, pelo aumento dos elementos do floema, o que pode significar para a planta maior capacidade fotossintética (Adams et al. 2013), sendo esta uma importante característica adaptativa a condições de seca. Além disso, a área do xilema, assim como o diâmetro dos vasos do xilema foram maiores em Neossolo calcário para *Q. parviflora*. Tais características adaptativas aumentam a condutância hidráulica da planta (Costa et al. 2021), contribuindo para o desenvolvimento dessa espécie em condições de seca. A presença de células esclerificadas no entorno dos tecidos vasculares, das duas espécies estudadas, também são importantes adaptações ao déficit hídrico, conferindo resistência mecânica tecidos vasculares (Sevanto 2018).

A presença de sódio (Na) na epiderme de todas as folhas, e na hipoderme de *Q. parviflora* em Neossolo calcário, demonstrada pela análise de EDS, pode indicar também adaptação ao déficit hídrico. O Na é capaz de substituir funções metabólicas desempenhadas pelo K, tais como a controle osmótico das células vegetais, regulação do turgor celular e movimento estomático. A ação do Na em células estomáticas pode melhorar a eficiência do uso da água, controlando com maior rapidez a abertura e fechamento de estômatos e diminuindo a transpiração foliar (Gattward et al. 2012; Hampe e Marschner 1982; Kronzucker et al. 2013; Nieves-Cordones et al. 2016; Rodríguez-Navarro e Rubio 2006; Subbarao et al. 2010). Assim, a presença de Na nas células da epiderme e hipoderme pode contribuir para que *C. fasciculata* e *Q. parviflora* suportem melhor a seca em solos com baixa disponibilidade de água e distróficos, onde a disponibilidade de K é escassa. Por sua vez, Mg também foi encontrado na epiderme das folhas de *C. fasciculata* e *Q. parviflora*, assim como na espécie de chá acumuladora de Al *Camellia sinensis* (L.) Kuntze (Pongrac et al. 2020), mas nenhuma função exercida pelo Mg no tecido da epiderme foi determinada.

Nosso estudo demonstrou que as espécies *C. fasciculata* e *Q. parviflora* podem acumular Al mesmo em solos com baixas saturação desse elemento químico, como o observado no Neossolo calcário. A partir dessa constatação, presumimos que possa ser possível para algumas voquisiáceas, tanto para espécies comuns a cerrados típicos, que

apresentam solos distróficos, como a *Q. parviflora*, assim como para espécies melhor adaptadas a solos mesotróficos, como a *C. fasciculata*, independem os teores edáficos do Al para que seja acumulado nos tecidos foliares.

Geralmente, a deposição de Al nas folhas, em plantas acumuladoras, é maior na epiderme (Andrade et al. 2011, Guilherme Pereira et al. 2018). No entanto, nossos resultados não são robustos o suficiente para afirmar diferenças quantitativas na deposição de Al entre os tecidos foliares, mesmo que apresente picos altos de Al na epiderme em todas as folhas. Além do Al, os metais Zn e Fe também foram detectados na epiderme. O acúmulo desses elementos em tecidos aclorofilados pode significar uma estratégia para evitar maior toxicidade e interferência em processos fotossintéticos (Leitenmaier e Küpper 2013).

A deposição de Al nas folhas de *C. fasciculata* foi relatada pela primeira vez neste estudo, sendo maior nos tecidos da lâmina foliar (epiderme, parênquima paliçádico e parênquima lacunoso), mas também foi encontrado no floema dessa espécie em Neossolo arenítico. O padrão de acúmulo de Al em *Q. parviflora* está de acordo com Nogueira *et al* (2019), que encontraram Al em todos os tecidos, exceto no xilema e esclerênquima, a partir de análises de EDS. No entanto, difere do padrão relatado por outros estudos que utilizaram técnicas histoquímicas para detecção de Al, como as usadas por Haridasan et al. (1986). Esses autores não encontraram Al nos tecidos parenquimáticos do mesófilo usando corante aluminion. Da mesma forma, Oliveira et al. (2019), ao utilizarem ensaios histoquímicos com hematoxilina em *Q. parviflora*, detectaram Al em todos os tecidos exceto no xilema.

Como Al pode ser tóxico, até mesmo para plantas acumuladoras, essas espécies, para evitarem a toxicidade desse metal, Al é absorvido via xilema, principalmente na forma de complexos orgânicos de Al-citrato, Al-malato e Al-oxalato (Brunner e Sperisen 2013; Watanabe e Osak 2002). Após absorção, o Al pode ser transportado através do floema (Zeng et al. 2013), conforme indicou a análise de EDS de nosso estudo, que também detectou esse metal no floema para a espécie *Q. parviflora*. Esse mesmo padrão também foi encontrado em outros estudos com plantas do Cerrado acumuladoras de Al (Bressan et al. 2016; Haridasan et al. 1986; Malta et al. 2016; Nogueira et al. 2019; Oliveira et al. 2019). Sabe-se que o Al também pode se ligar a substâncias inorgânicas, como o silício (Si), como um mecanismo de prevenção da toxicidade desse metal (Bressan et al. 2016; Malta et al. 2016; Watanabe et al. 1997). Em nosso estudo foi

possível constatar que o Al estava associado ao Si em células epidérmicas foliares dos indivíduos de *C. fasciculata* amostrados em Neossolo calcário.

O Ca é um nutriente que possui papel estrutural fundamental para a constituição da parede e membranas celulares, além de atuar em redes de sinalização intracelulares relacionadas ao estresse das plantas (Thor 2019). Neste estudo o Ca estava presente em todos os tecidos foliares, exceto no xilema e esclerênquima. Foi encontrado mesmo nas folhas das duas espécies estudadas amostradas no Neossolo arenítico, que apresenta baixas concentrações edáficas de desse nutriente. Padrão semelhante foi encontrado na deposição de Al, sugerindo também papel estrutural do Al em tecidos não lignificados, tais como a epiderme, hipoderme e mesofilo (Nogueira et al. 2019).

Neste estudo mostramos que o enriquecimento de nutrientes e diminuição da saturação de Al no solo, influenciado por rochas de calcário (calcita), pode alterar a estrutura anatômica foliar das espécies *C. fasciculata* e *Q. parviflora*, principalmente quanto a características relacionadas a epiderme, mas não interfere na capacidade de acumular Al e deposição nos tecidos foliares. Também observamos que entre os Neossolos calcário e arenítico há baixa plasticidade fenotípica das características anatômicas foliares, o que nos leva a concluir que as adaptações foliares xeromórficas e mecanismo de tolerância interna ao Al resultaram, principalmente, de mecanismos desenvolvidos por essas duas espécies a partir de seus históricos evolutivos, em resposta a solos distróficos do Cerrado.

5 REFERÊNCIAS

- Adams WW, Cohu CM, Muller O, Demmig-Adams B (2013) Foliar phloem infrastructure in support of photosynthesis. *Front Plant Sci* 4:a194. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00194>
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, et al (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22:711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Alves VN, Torres JLR, Lana RMQ, Pinheiro MHO (2018) Nutrient cycling between soil and leaf litter in the Cerrado (Brazilian savanna) on eutrophic and dystrophic Neosols. *Acta Bot Brasilica* 32:169–179. <https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0369>
- Andrade LRM, Barros LMG, Echevarria GF, et al (2011) Al-hyperaccumulator Vochysiaceae from the Brazilian Cerrado store aluminum in their chloroplasts without apparent damage. *Environ Exp Bot* 70:37–42. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.05.013>

- Assis ACC, Coelho RM, Pinheiro ES, Durigan G (2011) Water availability determines physiognomic gradient in an area of low-fertility soils under Cerrado vegetation. *Plant Ecol* 212:1135–1147. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9893-8>
- Bieras AC, Sajo MDG (2009) Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. *Trees - Struct Funct* 23:451–471. <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0295-7>
- Bressan ACG, Coan AI, Habermann G (2016) X-ray spectra in SEM and staining with chrome azurol S show Al deposits in leaf tissues of Al-accumulating and non-accumulating plants from the cerrado. *Plant Soil* 404:293–306. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2841-1>
- Brunner I, Sperisen C (2013) Aluminum exclusion and aluminum tolerance in woody plants. *Front Plant Sci* 4:a172. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00172>
- Costa LS, Moura CO, Bucci SJ, et al (2021) Nutrient enrichment changes water transport structures of savanna woody plants. *Environ Res Lett* 16:055021. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abe6c5>
- Cury NF, Silva RCC, Andre MSF, et al (2020) Root proteome and metabolome reveal a high nutritional dependency of aluminium in *Qualea grandiflora* Mart. (Vochysiaceae). *Plant Soil* 446:125–143. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04323-3>
- Dannoura M, Epron D, Desalme D, et al (2019) The impact of prolonged drought on phloem anatomy and phloem transport in young beech trees. *Tree Physiol* 39:201–210. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy070>
- EMBRAPA (1997) Manual de métodos de análise de solo. Fundação EMBRAPA, Rio de Janeiro
- EMBRAPA (2006) Sistema brasileiro de classificação de solos. Centro Nacional de Pesquisa de Solos, Rio de Janeiro
- Fahn A, Cutler, DF (1992) Xerophytes. Gebrüder Borntraeger, Berlin
- Ferreira CS, do Carmo WS, Graciano-Ribeiro D, et al (2015) Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima. *Acta Amaz* 45:337–346. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201500363>
- Franco A (2002) 10. Ecophysiology of Woody Plants. In: Oliveira P, Marquis R (eds) *The Cerrados of Brazil*. West Sussex: Columbia University Press, New York Chichester, pp 178-198. <https://doi.org/10.7312/oliv12042-009>
- Gattward JN, Almeida AAF, Souza JO, et al (2012) Sodium-potassium synergism in *Theobroma cacao*: Stimulation of photosynthesis, water-use efficiency and mineral nutrition. *Physiol Plant* 146:350–362. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01621.x>

- Goodwin SM, Jenks M (2005) Plant cuticle function as a barrier to water loss. In: Jenks M, Hasegawa PM (eds) *Plant Abiotic Stress*. Blackwell Publishing, Oxford, pp 14–36
- Gratani L (2014) Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Adv Bot* 2014:1–17. <https://doi.org/10.1155/2014/208747>
- Guilherme Pereira C, Clode PL, Oliveira RS, Lambers H (2018) Eudicots from severely phosphorus-impooverished environments preferentially allocate phosphorus to their mesophyll. *New Phytol* 218:959–973. <https://doi.org/10.1111/nph.15043>
- Hampe T, Marschner H (1982) Effect of sodium on morphology, water relations and net photosynthesis in sugar beet leaves. *Z Pflanzenphysiol* 108:151–162. [https://doi.org/10.1016/S0044-328X\(82\)80066-4](https://doi.org/10.1016/S0044-328X(82)80066-4)
- Haridasan M (1988) Performance of *Miconia albicans* (sw.) Triana, an aluminum-accumulating species, in acidic and calcareous soils. *Commun Soil Sci Plant Anal* 19:1091–1103. <https://doi.org/10.1080/00103628809367997>
- Haridasan M (2008) Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian J Plant Physiol* 20:183–195. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202008000300003>
- Haridasan M, Araújo GM (1988) Aluminium-accumulating species in two forest communities in the Cerrado region of central Brazil. *For Ecol Manage* 24:15–26. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(88\)90021-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(88)90021-7)
- Haridasan M, Paviani TI, Schiavini I (1986) Localization of aluminium in the leaves of some aluminium-accumulating species. *Plant Soil* 94:435–437. <https://doi.org/10.1007/BF02374336>
- Henry C, John GP, Pan R, et al (2019) A stomatal safety-efficiency trade-off constrains responses to leaf dehydration. *Nat. Commun.* 10:3398. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11006-1>
- Hoffmann WA, Franco AC, Moreira MZ, Haridasan M (2005) Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Funct Ecol* 19:932–940. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01045.x>
- Holmes MG, Keiller DR (2002) Effects of pubescence and waxes on the reflectance of leaves in the ultraviolet and photosynthetic wavebands: A comparison of a range of species. *Plant, Cell Environ* 25:85–93. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00779.x>
- Hutley LB, Setterfield SA (2019) Savanna. In Fath BD (ed) *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, Oxford, pp 623–633. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11148-0>
- Jansen S, Broadley MR, Robbrecht E, Smets E (2002) Aluminum hyperaccumulation in angiosperms: a review of its phylogenetic significance. *Bot Rev* 68:235–269. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0235:AHIAAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0235:AHIAAR]2.0.CO;2)

- Kirkham MB (2005) Leaf Anatomy and Leaf Elasticity. *Princ Soil Plant Water Relations* 357–378. <https://doi.org/10.1016/b978-012409751-3/50021-9>
- Kochian LV, Piñeros MA, Liu J, Magalhaes J V (2015) Plant adaptation to acid soils: The molecular basis for crop aluminum resistance. *Annu Rev Plant Biol* 66:571–598. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114822>
- Kraus JE, Arduin, M (1997) *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Edur, Rio de Janeiro
- Kronzucker HJ, Coskun D, Schulze LM, et al (2013) Sodium as nutrient and toxicant. *Plant Soil* 369:1–23. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1801-2>
- Leitenmaier B, Küpper H (2013) Compartmentation and complexation of metals in hyperaccumulator plants. *Front Plant Sci* 4:1–13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00374>
- Lugo AE, Medina E, Trejo-Torres JC, Helmer E (2006) Botanical and ecological basis for the resilience of antillean dry forests. In: Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA (eds) *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Diversity, Biogeography, and Conservation*. CRC Press, Taylor & Francis, Boca Raton, pp. 359–381. <https://doi.org/10.1201/9781420004496>
- Malta PG, Arcanjo-Silva S, Ribeiro C, et al (2016) *Rudgea viburnoides* (Rubiaceae) overcomes the low soil fertility of the Brazilian Cerrado and hyperaccumulates aluminum in cell walls and chloroplasts. *Plant Soil* 408:369–384. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2926-x>
- Medina E, Silva JF, Solbrig OT (1996). *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes: A Global Perspective*. Springer, Berlin.
- Moura IO, Ribeiro KT, Takahasi A (2011) Amostragem da vegetação em ambientes rochosos. *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos*. Editora UFV, Viçosa, pp. 255–294
- Nieves-Cordones M, Shiblawi FR, Sentenac H (2016) Roles and transport of sodium and potassium in plants. In: Sigel A, Sigel H, Sigel R (eds) *The alkali metal ions: Their role for life*. Springer, Cham, pp. 291–324
- Nogueira MA, Bressan ACG, Pinheiro MHO, Habermann G (2019) Aluminum-accumulating Vochysiaceae species growing on a calcareous soil in Brazil. *Plant Soil* 437:313–326. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03978-2>
- Oliveira AP, Dusi DMA, Walter BMT, et al (2019) Avaliação de espécies do Cerrado quanto à tolerância ao alumínio. *Embrapa – Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento* 355:26. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.10264.96008>
- Oliveira-Filho AT, Ratter J (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: Oliveira PS, Marquis TJ (eds) *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna*, Columbia University Press, New York, pp. 91–120

- Palhares Neto L, de Souza LM, de Moraes MB, et al (2020) Morphophysiological and Biochemical Responses of *Lippia grata* Schauer (Verbenaceae) to Water Deficit. *J Plant Growth Regul* 39:26–40. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-09961-6>
- Pallardy SG (2008) Physiology of woody plants. Academic Press, San Diego
- Pearce DW, Millard S, Bray DF, Rood SB (2006) Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiol* 26:211–218. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.2.211>
- Pongrac P, Tolrà R, Hajiboland R, et al (2020) Contrasting allocation of magnesium, calcium and manganese in leaves of tea (*Camellia sinensis* (L.) Kuntze) plants may explain their different extraction efficiency into tea. *Food Chem Toxicol* 135:. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2019.110974>
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>
- Raij B, Andrade JC, Cantarella H, Quaggio JA (2001) Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais. IAC, Campinas
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF (2006) Biodiversity patterns of the woody vegetation of the Brazilian Cerrados (chapter 2). In: Penington T, Ratter JA (ed) Neotropical savannas and seasonally dry forests, Boca Raton, Florida, pp 31–66
- Read L, Lawrence D (2006) Interactions between water availability and nutrient cycling in dry tropical forests. *Dryland Ecohydrology*, 217–232. https://doi.org/10.1007/978-3-030-23269-6_17
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do bioma cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds) Cerrado: ecologia e flora. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, pp 151–212
- Rodríguez-Navarro A, Rubio F (2006) High-affinity potassium and sodium transport systems in plants. *J Exp Bot* 57:1149–1160. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj068>
- Rossatto DR, Hoffmann WA, Franco AC (2009) Características estomáticas de pares congêneros de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil central. *Acta Bot Brasilica* 23:499–508. <https://doi.org/10.1590/s0102-33062009000200021>
- Rossatto DR, Kolb RM (2010) *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. *Acta Bot Brasilica* 24:605–612. <https://doi.org/10.1590/s0102-33062010000300002>
- Rossatto DR, Kolb RM, Franco AC (2015) Leaf anatomy is associated with the type of growth form in Neotropical savanna plants. *Botany* 93:507–518. <https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0001>

- Salmon Y, Dietrich L, Sevanto S, et al (2019) Drought impacts on tree phloem: From cell-level responses to ecological significance. *Tree Physiol* 39:173–191. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy153>
- Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW, et al (2012) Nih image to imagej: 25 years of image analysis. *Nat Methods*, 9:671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Schuster AC, Burghardt M, Riederer M (2017) The ecophysiology of leaf cuticular transpiration: are cuticular water permeabilities adapted to ecological conditions? *J Exp Bot* 68:5271–5279. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx321>
- Sevanto S (2014) Phloem transport and drought. *J Exp Bot* 65:1751–1759. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert467>
- Sevanto S (2018) Drought impacts on phloem transport. *Curr Opin Plant Biol* 43:76–81. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.01.002>
- Sevanto S, Ryan M, Dickman LT, et al (2018) Is desiccation tolerance and avoidance reflected in xylem and phloem anatomy of two coexisting arid-zone coniferous trees? *Plant Cell Environ* 41:1551–1564. <https://doi.org/10.1111/pce.13198>
- Simioni PF, Eisenlohr P V, Pessoa MJG, Silva IV (2017) Elucidating adaptive strategies from leaf anatomy: Do Amazonian savannas present xeromorphic characteristics? *Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants* 226:38–46. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.11.004>
- Souza MC, Habermann G, do Amaral CL, et al (2017) *Vochysia tucanorum* Mart.: an aluminum-accumulating species evidencing calcifuge behavior. *Plant Soil* 419:377–389. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3355-1>
- Souza MC, Williams TCR, Poschenrieder C, et al (2019) Calcicole behaviour of *Callisthene fasciculata* Mart., an Al-accumulating species from the Brazilian Cerrado. *Plant Biol* 22:30–37. <https://doi.org/10.1111/plb.13036>
- Subbarao GV, Ito O, Berry WL, Wheeler RM (2003) Sodium - A Functional Plant Nutrient. *CRC Crit Rev Plant Sci* 22:391–416. <https://doi.org/10.1080/07352680390243495>
- Sultan SE (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci* 5:537–542. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01797-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01797-0)
- Tholen D, Boom C, Zhu XG (2012) Opinion: Prospects for improving photosynthesis by altering leaf anatomy. *Plant Sci* 197:92–101. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.09.005>
- Thor K (2019) Calcium—nutrient and messenger. *Front Plant Sci* 10:440 <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00440>
- Valladares F, Niinemets Ü (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39:237–257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>

- Valladares F, Sanchez-Gomez D, Zavala MA (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J Ecol* 94:1103–1116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x>
- Watanabe T, Osaki M (2002) Mechanisms of adaptation to high aluminum condition in native plant species growing in acid soils: A review. *Commun Soil Sci Plant Anal* 33:1247–1260. <https://doi.org/10.1081/CSS-120003885>
- Watanabe T, Osaki M, Tadano T (1997) Aluminum-induced growth stimulation in relation to calcium, magnesium, and silicate nutrition in *Melastoma malabathricum* L. *Soil Sci Plant Nutr* 43:827–837. <https://doi.org/10.1080/00380768.1997.10414649>
- Zeng QL, Chen RF, Zhao XQ, et al (2013) Aluminum could be transported via phloem in *Camellia oleifera* Abel. *Tree Physiol* 33:96–105. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps117>

CAPÍTULO 2: Efeitos de Neossolos calcário e arenítico nas morfologias e composições químicas foliares em duas espécies (Vochysiaceae) acumuladoras de alumínio

RESUMO

Espécies do Cerrado são altamente adaptadas aos latossolos distróficos, mas podem ocorrer em solos derivados de calcário, onde há alta disponibilidade de nutrientes a baixa saturação de alumínio (Al). A partir disso, investigamos como duas espécies acumuladoras de Al, ocorrendo em solos contrastantes, manifestam suas características morfológicas e nutricionais.

Métodos Coletamos materiais botânicos dos indivíduos de *Callisthene fasciculata* Mart. e *Qualea parviflora* Mart. (Vochysiaceae) vegetando em Neossolos calcário e arenítico, e calculamos a Assimetria Flutuante (AF) e a Área Foliar Específica (SLA). Além disso, quantificamos as concentrações de nutrientes (macro e micro) e Al foliares.

Resultados Não houve diferenças significativas na AF entre os Neossolos calcário e arenítico para as duas espécies. Porém, os indivíduos de *C. fasciculata* apresentaram maiores valores de SLA em Neossolo calcário, enquanto a espécie *Q. parviflora* obteve SLA semelhante entre os tipos de solo. As variações químicas edáficas afetaram as concentrações foliares de nutrientes e de Al, que estavam correlacionados com as características morfológicas AF e SLA, especialmente os nutrientes N, P, Cu, Fe e o Al.

Conclusão Neste estudo vimos que a AF é um indicador ecológico pouco sensível às variações edáficas nas espécies estudadas, e que a SLA apresenta diferentes estratégias para lidar com a disponibilidade de nutrientes e água nos dois tipos de solo. *C. fasciculata* aumenta sua capacidade aquisitiva de recursos em Neossolo calcário, enquanto a espécie *Q. parviflora* investe na produção de uma estrutura foliar conservadora de recursos hídricos e nutricionais. Além disso, mostramos que as plantas Al-acumuladoras podem acumular Al em grandes quantidades, mesmo em solos com baixa saturação de Al.

Palavras-chave: Capacidade adaptativa; Estresse hídrico; Plantas calcífilas; Savanas rochosas

1 INTRODUÇÃO

O estabelecimento de espécies vegetais no Cerrado é limitado pela capacidade de suportar a sazonalidade climática, além da influência de solos inférteis, ácidos e com altos teores de alumínio (Al) (Franco 2002; Haridasan 2008). A disponibilidade hídrica ao longo do gradiente edáfico do Cerrado representa outra característica que pode limitar o desenvolvimento das espécies vegetais (Assis et al. 2011). Geralmente, os solos do Cerrado são profundos e bem drenados (Motta et al. 2002), mas podem ocorrer também em ambientes rupestres, onde os solos são rasos e a água é escassa, especialmente nos períodos de seca (Schaefer et al. 2016). Além disso, a origem do solo em ambientes rochosos do Cerrado, derivados principalmente de rochas quartzíticas e areníticas, implicam em baixos teores de nutrientes no solo (Benites et al. 2007; Ribeiro e Walter 2008). Desta forma, os filtros ambientais, impostos pelas condições estressantes dos cerrados rupestres, permitiram o desenvolvimento de espécies altamente adaptadas a condições ambientais influenciadas por baixas disponibilidades hídricas e nutricionais edáficas (Moura et al. 2011).

Devido a adaptações das plantas lenhosas nativas do Cerrado aos solos distróficos, algumas espécies possuem dificuldades ao se desenvolverem em solos ricos em macronutrientes e baixos teores de Al, como os solos calcários, passando a apresentar sinais de estresse, como necrose foliar e distúrbios nutricionais (Haridasan 1988, 2008; Souza et al. 2017). Para lidar com as altas concentrações edáficas de Al, as espécies desenvolveram diferentes mecanismos baseados na exclusão ou tolerância interna a esse metal (Brunner e Sperisen 2013). Algumas plantas, denominadas como acumuladoras de Al, são capazes de absorver e acumular Al nas folhas em concentrações superiores a 1000 mg kg⁻¹ (Haridasan 2008). Espécies Al-acumuladoras no Cerrado são comuns, sendo muitas delas pertencentes à família Vochysiaceae (Andrade et al. 2011; Oliveira et al. 2019), como as espécies *Callisthene fasciculata* Mart. e *Qualea parviflora* Mart.

Supreendentemente, *C. fasciculata* é uma espécie Al-acumuladora que ocorre preferencialmente em solos férteis (Haridasan e Araújo 1988; Haridasan 2008; Ratter et al. 2006) e possui comportamento calcícola (Souza et al. 2020). Por outro lado, *Q. parviflora* é uma das espécies lenhosas mais abundantes em ambientes savânicos brasileiros (Ratter et al. 2006), e está presente em diferentes fisionomias no Cerrado (Ribeiro e Walter 2008). Essa espécie, por sua vez, ocorre preferencialmente em solos distróficos, ou seja, com altas saturações de Al (Ribeiro e Walter 2008). Isso porque o

aumento na disponibilidade de macronutrientes edáficos pode interferir em características morfofisiológicas dessa espécie, diminuindo sua eficiência do uso da água e aumentando a vulnerabilidade quanto ao estresse hídrico (Costa et al. 2021). Ainda assim, *Q. parviflora* é capaz de se desenvolver em solos calcários, ou seja, solos com maior disponibilidade de macronutrientes e menores teores de Al (Nogueira et al. 2019).

Desvios de simetria em estruturas biológicas são relatados na literatura como um indicador ecológico de instabilidade no desenvolvimento em um organismo (Freeman et al. 1993; Palmer 2016). Órgãos bilaterais, como as folhas, são normalmente utilizados para encontrar padrões de assimetria indicadores de estresse em plantas, os quais respondem de forma sensível a fatores abióticos como poluição (Mabrouk et al. 2020), variações de altitude (Lobregat et al. 2018), sombreamento (Moura et al. 2017) e a composição química do solo (Cuevas-Reyes et al. 2018). Um padrão de assimetria reconhecido como indicador de estresse é Assimetria Flutuante (AF), descrita pelos desvios de simetria que resultem em uma distribuição normal gaussiana (Palmer e Strobeck 1986). No entanto, a compreensão da assimetria como bioindicador de instabilidade no desenvolvimento deve ser interpretada com cautela, pois, em alguns casos, a resposta dos organismos aos fatores estressores pode não resultar em expressões significativas de AF (Sandner e Matthies 2017; Zverev et al. 2018), e pode ser confundida com outros fatores ambientais e hereditários que não indicam ruídos no desenvolvimento do organismo (Dongen 2006; Palmer 2016).

A Área Foliar Específica (SLA) representa outra característica foliar indicadora do desenvolvimento da planta, que pode refletir diferentes estratégias adotadas pelas plantas para se ajustarem a distintas condições hídricas, nutricionais e de luminosidade do ambiente (Maracahipes et al. 2018; Pérez-Harguindeguy et al. 2016). Em solos onde há baixa disponibilidade de água e nutrientes, os valores de SLA tendem a ser menores, representando para as plantas menor capacidade de acúmulo de nutrientes na folha, e maior investimento em estruturas não fotossintéticas (Reich et al. 2003). Portanto, em ambientes savânicos, como os observados no Cerrado, onde os solos apresentam baixa disponibilidade de macronutrientes, as folhas desenvolvem menor SLA, contrastando com as folhas de plantas vegetando em solos savânicos ricos em nutrientes (Hoffmann et al. 2005). Além disso, a SLA está fortemente correlacionada com os nutrientes N e P, e, portanto, ao melhor desempenho fotossintético, ganho de carbono e maiores taxas de crescimento (Poorter et al. 2009; Reich et al. 2009).

Considerando as relações das espécies *C. fasciculata* e *Q. parviflora* com o componente edáfico do Cerrado, investigamos neste estudo como populações dessas duas espécies manifestam características morfológicas e nutricionais ao ocuparem solos contrastantes, *i.g.* solos influenciados por afloramentos rochosos de calcário e arenito. Questionamos se o padrão de AF poderia refletir a influência de diferenças edáficas, e ser um bom indicador de instabilidade no desenvolvimento das espécies estudadas. Além disso, considerando que os solos de origem calcária são ricos em macronutrientes (Alves et al. 2018), mas apresentam maior déficit hídrico por ser mais poroso e friável (Lugo et al. 2006), perguntamos também qual seria a estratégia ecológica das espécies *C. fasciculata* e *Q. parviflora* ao lidar com habitats contrastantes, através da SLA. Por fim, verificamos se as diferenças edáficas entre os solos derivados de rochas areníticas e calcárias poderiam influenciar as concentrações de macro e micronutrientes e AI nas folhas das duas espécies, e se os traços morfológicos estão correlacionados com suas características químicas foliares.

Trabalhamos com a hipótese de que *C. fasciculata*, uma espécie calcícola que apresenta preferências por solos mais ricos em nutrientes (Haridasan 2008; Haridasan e Araújo 1988; Ratter et al. 2006), apresente maiores níveis de AF em solo arenítico, ou seja, solo com menor disponibilidade de nutrientes. Enquanto *Q. parviflora*, espécie que possui maior afinidade com solos distróficos (Costa et al. 2021), obtenha maior assimetria em solo calcário. A respeito da SLA, testamos a hipótese de que as folhas em solo calcário, influenciadas pela maior disponibilidade de nutrientes, adotem estratégia de aquisição de recursos, obtendo maiores valores de SLA. Além disso, esperamos que maiores índices para AF podem ser consequência de teores menores de macronutrientes foliares, e que a SLA obtenha correlações positivas com as concentrações de nutrientes foliares, especialmente N e P.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo e material botânico

Este estudo foi realizado em Ituiutaba, cidade localizada no Triângulo Mineiro, estado de Minas Gerais, Sudeste do Brasil, em dois fragmentos de cerrado *sensu stricto* com características edáficas distintas. Ambas as áreas estão situadas na mesma unidade estratigráfica a aproximadamente 700 metros de distância entre os limites das duas áreas: uma das áreas se situada em afloramento rochoso de calcário (calcita), a 610 m de elevação (19° 3.425'S, 49° 26.422'W), e a outra sobre rocha de arenito, a 706 m (19°

3.611'S, 49° 26.131'W). Os solos encontrados nessas áreas são caracterizados pela baixa profundidade devido aos afloramentos rochosos, e foram classificados como Neossolos calcário e arenítico (Benedetti et al. 2011).

Os fragmentos dos cerrados rochosos deste estudo são compostos por um estrato arbustivo-arbóreo dominante em relação ao estrato herbáceo. Dentre as espécies que compõe as comunidades vegetais das duas áreas, ocorrem abundantemente as espécies savânicas acumuladoras de Al *Callisthene fasciculata* Mart. e *Qualea parviflora* Mart (Vochysiaceae), que foram selecionadas para este estudo. Ambas espécies possuem alturas médias similares, sendo muito frequentes no Cerrado (Ratter et al., 2006). Quanto às características foliares, *C. fasciculata* possui folhas simples e opostas dísticas, e *Q. parviflora*, por sua vez, é caracterizada por folhas simples e opostas.

2.2 Características edáficas

Variáveis físicas e químicas do solo foram medidas para caracterização edáfica dos fragmentos. Em cada área coletamos quatro amostras compostas de solo, homogeneizadas a partir de 15 subamostras próximas aos indivíduos selecionados. As amostras foram encaminhadas ao Laboratório de Análise de Solos (LABAS), do Instituto de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Uberlândia. As amostras foram analisadas quanto aos valores de macronutrientes, pH e matéria orgânica, seguindo os protocolos descritos por Raij et al. (2001). A partir dos resultados químicos obtidos, calculamos a saturação por bases (V%), conforme EMBRAPA (2006). Cada amostra também foi analisada quanto às características físicas, a partir das porcentagens de argila, silte e areia, adotando os procedimentos da EMBRAPA (1997).

2.3 Amostragens e análises morfométricas e químicas foliares

Selecionamos 20 indivíduos adultos de cada espécie com altura $\geq 3\text{m}$ em cada uma das áreas, totalizando 40 indivíduos em ambas as áreas para as duas espécies estudadas. Para cada indivíduo coletamos 20 folhas da copa, completamente expandidas e sem danos, para as medidas de Assimetria Flutuante (AF), Área Foliar Específica (SLA) e análises químicas foliares.

Após a coleta, digitalizamos as amostras foliares frescas e importamos no software ImageJ (Schneider et al. 2012) para as análises morfométricas de AF e de SLA. Para calcular o índice de AF, medimos, no terço médio do limbo foliar das espécies *C. fasciculata* (Fig. 1A) e *Q. parviflora* (Fig. 1B), a distância entre a nervura central e a

extremidade da folha no lado direito (LD) e esquerdo (LE), e através da diferença entre LD e LE determinamos a assimetria absoluta para cada folha. A fim de corrigir o efeito do tamanho da folha nos valores de assimetria, incluímos no índice a distância média (LD + LE/ 2) e calculamos o índice de AF (Palmer e Strobeck 1986) para cada indivíduo através da seguinte fórmula:

$$AF = \frac{\sum \left[\frac{|LD - LE|}{(LD + LE)/2} \right]}{N}$$

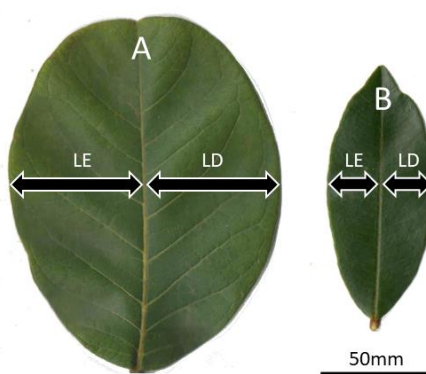


Figura 1. Folhas de *C. fasciculata* (A) e *Q. parviflora* (B). Setas indicam as distâncias medidas no lado direito (LD) e lado esquerdo (LE) da folha.

Em seguida, as amostras foliares foram submetidas ao procedimento de lavagem, seguido da secagem em estufa a 60°C por 48h, para o cálculo da SLA, que é determinado pela área da folha fresca dividida pela massa seca (Pérez-Harguindeguy et al. 2016). Por fim, as folhas secas foram moídas e encaminhadas ao Laboratório de Solo e Planta do Instituto Agronômico de Campinas (IAC), a fim de quantificar as concentrações foliares de Al, macronutrientes (N, P, K, Ca, Mg, S) e micronutrientes (B, Cu, Fe, Mn, Zn). Os valores de N foliar foram obtidos através do método de Kjeldahl após solubilização sulfúrica, enquanto os demais elementos químicos foram determinados a partir da digestão nítrico-perclórica (Carmo et al. 2000).

2.4 Análise de dados

Para classificar os desvios de simetria de uma espécie como um padrão de AF, as amostras precisam ser normalmente distribuídas. Para essa determinação, aplicamos o teste de normalidade de Lilliefors para o conjunto de dados de cada espécie e

inspecionamos visualmente, por meio de histogramas, a distribuição dos dados de assimetria (Alves-Silva et al. 2018). Verificamos a precisão das medidas de assimetria através da repetibilidade (Kozlov 2017). Assim, repetimos as medidas randomicamente em 10% das folhas e, em seguida, aplicamos o teste de correlação de Pearson entre os valores de assimetria absoluta originais e as medidas repetidas. Utilizamos o teste t de Student para verificar as diferenças entre os Neossolos calcário e arenítico, tanto para as variáveis edáficas químicas como para as granulométricas. E utilizamos o mesmo teste nas análises das características morfológicas (AF e SLA) e variáveis químicas foliares, para cada espécie amostrada nas duas áreas. Para as amostras que apresentaram violações nas premissas teóricas de normalidade e homogeneidade de variâncias, aplicamos o teste não paramétrico de Mann-Whitney (MacFarland e Yates 2016). Ao analisar as variáveis químicas foliares de *Q. parviflora*, identificamos um outlier que resultou em severos desvios de normalidade, portanto, o retiramos das análises. Por fim, analisamos a correlação entre as variáveis químicas foliares e AF por meio de testes de correlação de Pearson. Para tanto, os dados foram submetidos a transformações logarítmicas para atender o pressuposto de normalidade (Gotelli e Ellison 2006). As análises estatísticas foram realizadas no ambiente do R Core Team (2020).

3 RESULTADOS

3.1 Características edáficas

Os resultados das análises químicas e granulométricas do solo mostraram diferenças entre os Neossolos calcário e arenítico. Com exceção do K, todas as variáveis químicas apresentaram diferenças significativas entre as áreas, enquanto as características texturais do solo foram semelhantes entre as áreas (Ver Tabela 1, Capítulo 1). Os Neossolos calcário e arenítico podem ser incluídos no grupo dos Entissolos, de acordo com a classificação de solos do Departamento de Agricultura dos Estados Unidos (USDA, 1999).

3.2 Assimetria flutuante (AF) e Área Foliar Específica (SLA)

Os desvios de simetria foliar indicaram distribuições normais, de acordo com o teste de Lilliefors, para *C. fasciculata* ($D = 0,12$; $p = 0,13$) e *Q. parviflora* ($D = 0,07$; $p = 0,91$), constatando que os desvios de simetria encontrados representam um padrão de assimetria flutuante (AF), descartando a possibilidade de assimetria direcional ou antissimetria. Não obstante, as medidas repetidas de assimetria mostraram correlação significativa com os dados originais de *C. fasciculata* ($r = 0,80$; $p < 0,0001$) e *Q. parviflora*

($r = 0,82$; $p < 0,0001$), indicando poucos erros morfométricos de assimetria. Não houve diferenças na AF entre os Neossolos calcário e arenítico para *C. fasciculata* ($t_{38} = -0,86$; $p = 0,40$) e *Q. parviflora* ($t_{38} = -1,29$; $p = 0,21$) (Fig. 2). No entanto, a SLA de *C. fasciculata* foi significativamente maior em Neossolo calcário ($t_{38} = -3,60$; $p = < 0,001$), enquanto que os valores de SLA para *Q. parviflora* foram semelhantes entre as duas áreas ($t_{38} = -1,1$; $p = 0,28$) (Fig. 2).

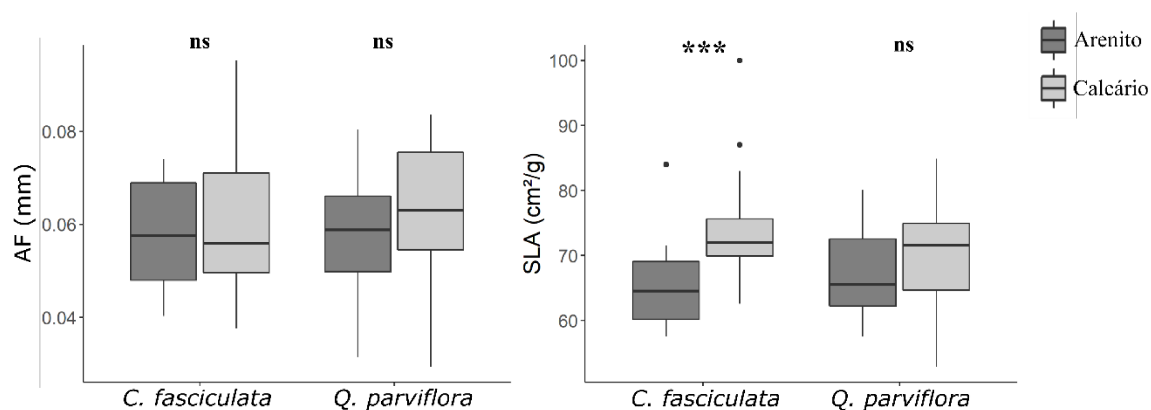


Figura 2. Variações na Assimetria Flutuante (AF) e Área Foliar Específica (SLA) das folhas de *C. fasciculata* e *Q. parviflora* nos Neossolos calcário e arenítico. ns = não significativo, *** $P < 0,001$.

3.3 Composição química foliar

A composição química das folhas de *C. fasciculata* e *Q. parviflora* refletiram a variação edáfica entre os Neossolos calcário e arenítico (Fig. 3). Para *C. fasciculata*, as concentrações de P, Cu, B e Al foram significativamente maiores em Neossolo calcário, enquanto que os metais Fe e Zn foram detectados em valores maiores nas folhas em Neossolo arenítico (Tabela S1). Já as folhas de *Q. parviflora* apresentaram teores maiores de P, K e B em Neossolo calcário, enquanto que, em Neossolo arenítico, os nutrientes S, Mn Fe foram maiores. Os macronutrientes N, Ca, Mg não refletiram as diferenças edáficas entre as duas áreas em nenhuma das espécies estudadas (Tabela S2).

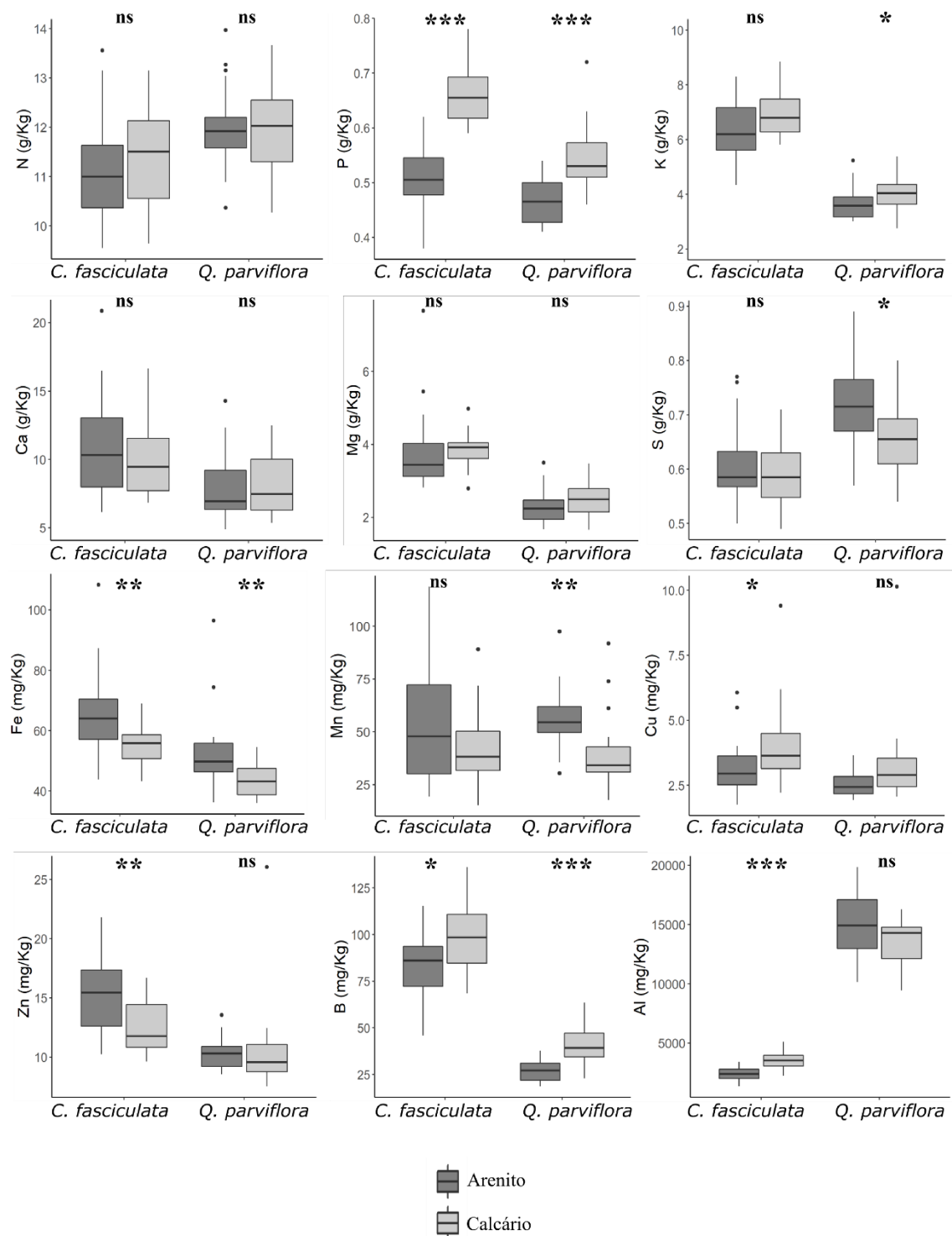


Figura 3. Variações na composição química foliar entre as populações de *C. fasciculata* e *Q. parviflora* em Neossolos arenítico e calcário. Boxplots mostrando os valores mínimos, máximos, 1º e 3º quartil, mediana e outliers (•). ns = não significativo, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ e *** $p < 0,001$.

3.4 Correlação entre AF, SLA e composição química foliar

A espécie *C. fasciculata* não obteve correlações significativas entre as variáveis químicas foliares e AF, entretanto, a SLA foi correlacionada positivamente, de forma significativa, com os nutrientes N, P e Cu, além do Al. A concentração foliar de Fe obteve correlação negativa significativa com a AF para a espécie *Q. parviflora*. Além disso, encontramos correlações positivas entre SLA e os nutrientes P e Cu para a mesma espécie (Fig. 4; Tabela S3).

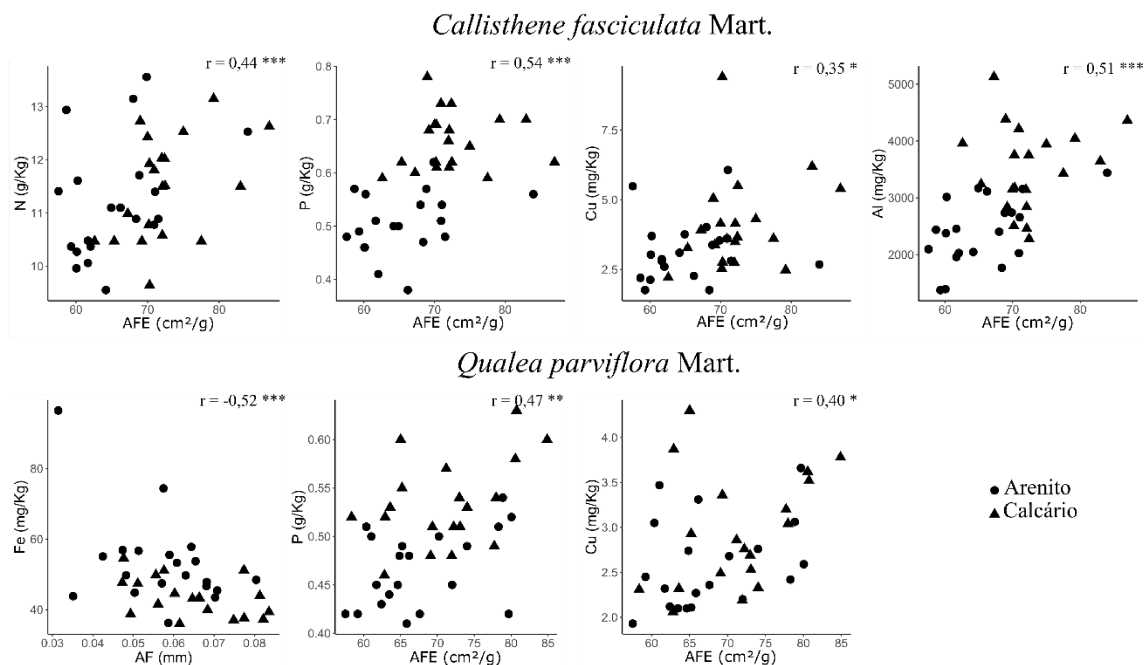


Figura 4. Gráficos de dispersão das correlações entre Assimetria Flutuante (FA), Área Foliar Específica (SLA) e os elementos químicos foliares que obtiveram coeficientes de correlação de Pearson significativos. * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ e *** $p < 0,001$.

4 DISCUSSÃO

As variações químicas edáficas entre os Neossolos calcário e arenítico influenciaram, como esperado, as composições químicas foliares das espécies *C. fasciculata* e *Q. parviflora*, contudo, apenas a primeira apresentou modificação morfológica. Os resultados encontrados mostram que a AF foi um indicador ecológico pouco sensível para identificar interferências de variações nutricionais do solo para as espécies estudadas. E o Neossolo calcário, com teores significativamente maiores para macronutrientes, não refletiu na SLA para *Q. parviflora*.

Apesar de ser utilizada frequentemente como indicador de instabilidade no desenvolvimento, a AF pode não indicar a ocorrência de estresses hídricos e nutricionais

(Black-Samuelsson e Andersson 2003; Zverev et al. 2018), mesmo quando variações nutricionais do solo são capazes de causar estresse oxidativo nas folhas de *C. fasciculata* (Souza et al. 2020), ou diminuir a eficiência no uso da água de *Q. parviflora* (Costa et al. 2021). Dessa forma, em nosso estudo, a AF não foi capaz de refletir possíveis influências dos Neossolos calcário e arenítico para as duas espécies. No entanto, a AF esteve correlacionada negativamente com as concentrações foliares de Fe em *Q. parviflora*, indicando que seu desenvolvimento pode ser limitado por baixas concentrações de Fe no solo. Esse resultado explicaria, portanto, as altas concentrações desse elemento químico nas folhas de *Q. parviflora* em Neossolo arenítico, espécie que apresenta ampla ocorrência em latossolos do Cerrado, que são caracterizados pelos elevados teores de óxido de ferro (Motta et al. 2002).

As variações de SLA nas folhas de *C. fasciculata*, entre os Neossolos calcário e arenítico, demonstram diferentes estratégias para lidar com a variação de nutrientes edáficos. Foi possível observar que em Neossolo arenítico, onde a disponibilidade de macronutrientes é baixa, o investimento na captação de recursos (luz e nutrientes) de *C. fasciculata* também diminui, apresentando menores valores de SLA e concentrações dos nutrientes P, Cu e B. Por outro lado, em Neossolo calcário, onde não há limitações nutricionais, *C. fasciculata* obteve estratégia aquisitiva de recursos, apresentando maior SLA e maiores concentrações de nutrientes. Esse comportamento, semelhante ao de espécies florestais em Neossolo calcário (Hoffmann et al. 2005; Rossatto et al. 2013), é compreensível para uma espécie savânica calcícola, que, frequentemente, pode ocorrer em cerradões, formações vegetais também conhecidas como savanas florestadas (Ribeiro e Walter 2008). Além disso, a SLA de *C. fasciculata* obteve correlações positivas e significativas com as concentrações foliares dos macronutrientes N e P. Portanto, os maiores valores de SLA para essa espécie significariam maior capacidade fotossintética e, conseqüentemente, maior assimilação de carbono e produção de biomassa (Reich et al. 2009). Entretanto, essa estratégia pode resultar em maiores taxas de transpiração e menor conservação de recursos hídricos na folha (Wright et al. 2001), o que ocasionaria elevado estresse por déficit hídrico provocado pelos solos calcários.

A esclerofilia observada em *Q. parviflora* provavelmente está relacionada com a diminuição na disponibilidade de nutrientes edáficos (Gonçalves-Alvim et al. 2006). No entanto, apesar de obter maiores concentrações foliares dos macronutrientes P e K em Neossolo calcário, *Q. parviflora* não apresentou diferenças significativas na SLA entre as

duas áreas estudadas. Além disso, encontramos correlações positivas entre SLA e P, indicando que o aumento em SLA para essa espécie resultaria em maior capacidade fotossintética e produtividade de biomassa (Maracahipes et al. 2018; Reich et al. 2009). Este resultado sugere que *Q. parviflora* desenvolveu uma estratégia conservadora de recursos (Scalon et al. 2017), independente do solo onde ocorra, podendo estar relacionado ao déficit hídrico presente não apenas no Neossolo calcário (Lugo et al. 2006). Esse fenômeno, resultaria em investimentos maiores em estruturas não fotossintéticas, relacionadas à prevenção de perdas de recursos hídricos e nutricionais, o que garantiria maior longevidade das folhas (Maracahipes et al. 2018).

A SLA ainda apresentou correlações positivas com as concentrações de Cu nas folhas das duas espécies. O aumento de Cu em folhas com maior SLA se deve ao seu papel na fotossíntese, visto que esse elemento atua como cofator enzimático em proteínas, e.g. plastocianina (Barón et al. 1995; Grotz e Guerinot, 2006). Portanto, as maiores concentrações de Cu em Neossolo calcário para *C. fasciculata*, pode estar relacionado ao fato de suas folhas apresentarem maior SLA.

As diferenças nas concentrações foliares de B, por sua vez, apenas devem refletir a disponibilidade de B no solo sob influência do calcário (Schulze et al. 2005). Quanto ao Mn, compreendemos que, reagindo da mesma forma que as solubilidades de Al e Fe se apresentam em solos ácidos, os maiores teores foliares de Mn em *Q. parviflora*, em solo arenítico, devem ter resultado do menor pH nesse solo (Haridasan 2008; Schulze et al. 2005).

Em nosso estudo encontramos maiores concentrações de Zn nas folhas de *C. fasciculata* em Neossolo arenítico. Souza et al. (2020) mostraram que o desequilíbrio entre Fe, Zn e Cu seria o responsável pela espécie *C. fasciculata* apresentar sinais de estresse em solos distróficos e, neste sentido, as concentrações de Zn foliares seriam importantes para evitar a toxicidade de Fe nessa espécie. Portanto, o aumento nas concentrações de Zn pode ser em resposta aos altos teores de Fe encontrados nas mesmas folhas.

Curiosamente, as concentrações de Al nas folhas de *C. fasciculata* foram maiores em Neossolo calcário, onde a disponibilidade de Al edáfico foi menor que no solo arenítico. Esse resultado indicou que a capacidade de acumulação de Al nas folhas de *C. fasciculata* independe da disponibilidade desse elemento no solo. Esse padrão também

foi relatado para *Q. grandiflora* Mart., que também é Al-acumuladora e frequente em solos mesotróficos (Haridasan 1987). Além disso, foi possível observar que as concentrações de Al em suas folhas estão correlacionadas positivamente com o aumento na SLA. Visto que o aumento na SLA está relacionado com maiores taxas fotossintéticas (Wright et al. 2001), este resultado corrobora estudos que sugerem papel fisiológico do Al nas plantas ao encontrar Al nos cloroplastos das folhas de *C. major* Mart., *Q. grandiflora* (Andrade et al. 2011) e *Rudgea viburnoides* (Cham.) Benth. (Malta et al. 2016), todas acumuladoras de Al. Outra explicação para o acúmulo de Al foliar, baseia-se em evidências de que esse metal pode ajudar na absorção de P na forma de complexos inorgânicos Al-P (Cury et al. 2021), o que contribuiria para o aumento da SLA.

Apesar das diferenças na acidez e saturação por bases entre os Neossolos calcário e arenítico, não houve diferenças no acúmulo dos macronutrientes N, Ca, Mg em *C. fasciculata* e *Q. parviflora*. Isso possivelmente decorre desses nutrientes competirem com o Al na rizosfera ao se ligarem aos ácidos orgânicos, como o oxalato (Poschenrieder et al. 2015), resultando, portanto, em menor assimilação desses nutrientes em espécies acumuladoras de Al (Souza et al. 2015). Além disso, o déficit hídrico no solo, presentes em ambientes rochosos, pode dificultar a difusão de íons até as raízes e limitar a absorção de nutrientes pela planta (Pugnaire et al. 1999). O S foi o único macronutriente que apresentou maiores concentrações nas folhas de *Q. parviflora* em Neossolo arenítico. Esse nutriente é absorvido pelas plantas na forma oxidada de sulfato e, em solos ácidos, pode formar complexos AlSO_4^+ que não apresentam toxicidade para a planta (Alarcón-Poblete et al. 2018).

Assim, concluímos que a AF é um indicador ecológico pouco sensível ao estresse em *C. fasciculata* e *Q. parviflora*, apesar de termos registrado maior assimetria correlacionada a menores concentrações de Fe nas folhas de *Q. parviflora*. Observamos também que o aumento na disponibilidade de nutrientes edáficos, como o encontrado no solo calcário, foi capaz de afetar a estratégia ecológica de *C. fasciculata*, resultando em maior investimento na captação de recursos e aumento da capacidade fotossintética. Contudo, a mesma variação edáfica não interferiu com a estratégia vegetativa de *Q. parviflora*, que se manteve conservadora quanto ao uso de recursos, possivelmente para evitar o estresse hídrico. Por fim, vimos que a composição química foliar foi afetada pelos solos derivados das rochas de calcário e arenito, e as concentrações de Al foliar podem ser maiores em plantas que investem mais em captação de recursos, independente do solo.

5 REFERÊNCIAS

- Alarcón-Poblete E, Inostroza-Blancheteau C, Alberdi M, et al (2018) Molecular regulation of aluminum resistance and sulfur nutrition during root growth. *Planta* 247:27–39. <https://doi.org/10.1007/s00425-017-2805-6>
- Alves VN, Torres JLR, Lana RMQ, Pinheiro MHO (2018) Nutrient cycling between soil and leaf litter in the Cerrado (Brazilian savanna) on eutrophic and dystrophic Neosols. *Acta Bot Brasilica* 32:169–179. <https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0369>
- Alves-Silva E, Santos JC, Cornelissen TG (2018) How many leaves are enough? The influence of sample size on estimates of plant developmental instability and leaf asymmetry. *Ecol Indic* 89:912–924. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.12.060>
- Andrade LRM, Barros LMG, Echevarria GF, et al (2011) Al-hyperaccumulator Vochysiaceae from the Brazilian Cerrado store aluminum in their chloroplasts without apparent damage. *Environ Exp Bot* 70:37–42. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.05.013>
- Assis ACC, Coelho RM, da Pinheiro ES, Durigan G (2011) Water availability determines physiognomic gradient in an area of low-fertility soils under Cerrado vegetation. *Plant Ecol* 212:1135–1147. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9893-8>
- Baron M, Arellano JB, Gorge JL (1995) Copper and photosystem II: A controversial relationship. *Physiol Plant* 94:174–180. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1995.940124.x>
- Benedetti MM, Curi N, Sparovek G, Carvalho Filho A, Silva SHG (2011) Updated Brazilian's georeferenced soil database: an improvement for international scientific information exchanging. In: Gungor ROE (ed) *Principles, Application and Assessment in Soil Science*. EMBRAPA Solos, Rio de Janeiro, pp 307–330
- Benites VM, Schaefer CEGR, Simas FNB, Santos HG (2007) Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. *Rev Bras Bot* 30:569–577. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042007000400003>
- Black-Samuelsson S, Andersson S (2003) The effect of nutrient stress on developmental instability in leaves of *Acer platanoides* (Aceraceae) and *Betula pendula* (Betulaceae). *American Journal of Botany* 90:1107–1112. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.8.1107>
- Brunner I, Sperisen C (2013) Aluminum exclusion and aluminum tolerance in woody plants. *Front Plant Sci* 4:a172. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00172>
- Carmo CAFS, Araújo WS, Bernardi ACC, Saldanha MFC (2000) Métodos de análise de tecidos vegetais utilizados na Embrapa solos. Embrapa Solos, Rio de Janeiro. Circular Técnica n° 6. ISSN 1517– 5146.

- Costa LS, De Moura CO, Bucci SJ, et al (2021) Nutrient enrichment changes water transport structures of savanna woody plants. *Environ Res Lett* 16:055021. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abe6c5>
- Cuevas-Reyes P, Novais Pereira GC, Gélvez-Zúñiga I, et al (2018) Effects of ferric soils on arthropod abundance and herbivory on *Tibouchina heteromalla* (Melastomataceae): Is fluctuating asymmetry a good indicator of environmental stress? *Plant Ecol* 219:69–78. <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0778-y>
- Cury NF, Silva RCC, Andre MSF, et al (2020) Root proteome and metabolome reveal a high nutritional dependency of aluminium in *Qualea grandiflora* Mart. (Vochysiaceae). *Plant Soil* 446:125–143. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04323-3>
- Dongen SV (2006). Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future. *J Evol Biol* 19:1727-1743. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01175.x>
- EMBRAPA (1997) Manual de métodos de análise de solo. Fundação EMBRAPA, Rio de Janeiro
- EMBRAPA (2006) Sistema brasileiro de classificação de solos. Centro Nacional de Pesquisa de Solos, Rio de Janeiro
- Franco A (2002) 10. Ecophysiology of Woody Plants. In: Oliveira P, Marquis R (eds) *The Cerrados of Brazil*. West Sussex: Columbia University Press, New York Chichester, pp 178-198. <https://doi.org/10.7312/oliv12042-009>
- Freeman DC, Graham JH, Emlen JM (1993) Developmental stability in plants: symmetries, stress and epigenesis. *Genetica* 89:97–119. <https://doi.org/10.1007/BF02424508>
- Gonçalves-Alvim SJ, Korndorf G, Fernandes GW (2006) Sclerophylly in *Qualea parviflora* (Vochysiaceae): Influence of herbivory, mineral nutrients, and water status. *Plant Ecol* 187:153–162. <https://doi.org/10.1007/s11258-004-3286-9>
- Gotelli NJ, Ellison AM (2016) *Princípios de estatística em ecologia*. Artmed Editora, Porto Alegre
- Grotz N, Guerinot ML (2006) Molecular aspects of Cu, Fe and Zn homeostasis in plants. *Biochim Biophys Acta - Mol Cell Res* 1763:595–608. <https://doi.org/10.1016/j.bbamcr.2006.05.014>
- Haridasan M (1987) Distribution and mineral nutrition of aluminium-accumulating species in different plant communities of the Cerrado region of Central Brazil. In: San José JJ, Montes R (eds) *La capacidade bioproductiva de sabanas*, Instituto Venezolano de Investigaciones Cientificas, Caracas, pp 309-348
- Haridasan M (1988) Performance of *Miconia albicans* (Sw.) Triana, an aluminum-accumulating species, in acidic and calcareous soils. *Commun Soil Sci Plant Anal* 19:1091–1103. <https://doi.org/10.1080/00103628809367997>

- Haridasan M (2008) Nutritional adaptations of native plants of the Cerrado biome in acid soils. *Brazilian J Plant Physiol* 20:183–195. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202008000300003>
- Haridasan M, Araújo GM (1988) Aluminium-accumulating species in two forest communities in the Cerrado region of central Brazil. *For Ecol Manage* 24:15–26. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(88\)90021-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(88)90021-7)
- Hoffmann WA, Franco AC, Moreira MZ, Haridasan M (2005) Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Funct Ecol* 19:932–940. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01045.x>
- Kozlov MV. (2017) Plant studies on fluctuating asymmetry in Russia: Mythology and methodology. *Russ J Ecol* 48:1–9. <https://doi.org/10.1134/s1067413617010106>
- Lobregat G, Perilli MLL, de Siqueira Neves F, Campos RI (2018) Fluctuating asymmetry, leaf thickness and herbivory in *Tibouchina granulosa*: an altitudinal gradient analysis. *Arthropod Plant Interact* 12:277–282. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9568-7>
- Lugo AE, Medina E, Trejo-Torres JC, Helmer E (2006) Botanical and ecological basis for the resilience of antillean dry forests. In: Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA (eds) *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Diversity, Biogeography, and Conservation*. CRC Press, Taylor & Francis, Boca Raton, pp. 359–381. <https://doi.org/10.1201/9781420004496>
- Mabrouk L, Mabrouk W, Mansour H Ben (2020) High leaf fluctuating asymmetry in two native plants growing in heavy metal-contaminated soil: the case of Metlaoui phosphate mining basin (Gafsa, Tunisia). *Environ Monit Assess* 192:406. <https://doi.org/10.1007/s10661-020-08385-0>
- MacFarland TW, Yates JM (2016) Mann–Whitney U Test. In: *Introduction to Nonparametric Statistics for the Biological Sciences Using R*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-30634-6_4
- Malta PG, Arcanjo-Silva S, Ribeiro C, et al (2016) *Rudgea viburnoides* (Rubiaceae) overcomes the low soil fertility of the Brazilian Cerrado and hyperaccumulates aluminum in cell walls and chloroplasts. *Plant Soil* 408:369–384. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2926-x>
- Maracahipes L, Carlucci MB, Lenza E, et al (2018) How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 34:17–25. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.006>
- Motta P, Curi N, Franzmeier D (2002) 2. Relation of Soils and Geomorphic Surfaces in the Brazilian Cerrado. In Oliveira P, Marquis R (ed) *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York, pp 13–32. <https://doi.org/10.7312/oliv12042-001>

- Moura IO, Ribeiro KT, Takahasi A (2011) Amostragem da vegetação em ambientes rochosos. Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos. Editora UFV, Viçosa, pp. 255–294
- Moura RF, Alves-Silva E, Del-Claro K (2017) Patterns of growth, development and herbivory of *Palicourea rigida* are affected more by sun/shade conditions than by Cerrado phytophysiology. *Acta Bot Brasilica* 31:286–294. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0446>
- Nogueira MA, Bressan ACG, Pinheiro MHO, Habermann G (2019) Aluminum-accumulating Vochysiaceae species growing on a calcareous soil in Brazil. *Plant Soil* 437:313–326. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03978-2>
- Oliveira AP, Dusi DMA, Walter BMT, et al (2019) Avaliação de espécies do Cerrado quanto à tolerância ao alumínio. *Embrapa – Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento* 355:26. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.10264.96008>
- Palmer AR (2016) What determines direction of asymmetry: Genes, environment or chance? *Phil. Trans. R. Soc. B* 371: 20150417. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0417>
- Palmer AR, Strobeck C (1986) Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual review of Ecology and Systematics* 17:391–421. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.002135>
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al (2016) Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 64:715. https://doi.org/10.1071/bt12225_co
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, et al (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol* 182:565–588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- Poschenrieder C, Tolrà R, Hajiboland R, et al (2015) Mechanisms of Hyper-resistance and Hyper-tolerance to Aluminum in Plants. 81–98. https://doi.org/10.1007/978-3-319-19968-9_5
- Pugnaire FI, Endolz LS, Pardos J (1994) Constraints by water stress on plant growth. In Pessarakli M (ed) *Handbook of Plant and Crop Stress*. Marcel Dekker, New York, pp 247–259
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>
- Raij B, Andrade JC, Cantarella H, Quaggio JA (2001) Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais. IAC, Campinas
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF (2006) Biodiversity patterns of the woody vegetation of the Brazilian Cerrados (chapter 2). In: Penington T, Ratter JA (eds) *Neotropical savannas and seasonally dry forests*, Boca Raton, Florida, pp 31–66

- Reich PB, Oleksyn J, Wright IJ (2009) Leaf phosphorus influences the photosynthesis–nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia* 160:207–212. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1291-3>
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, et al (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int J Plant Sci* 164:S143–S164. <https://doi.org/10.1086/374368>
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do bioma cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds) *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, pp 151–212
- Rossatto DR, Hoffmann WA, Silva LDCR, et al (2013) Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: Implications for forest expansion into savanna. *Trees - Struct Funct* 27:1139–1150. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0864-2>
- Sandner TM, Matthies D (2017) Fluctuating asymmetry of leaves is a poor indicator of environmental stress and genetic stress by inbreeding in *Silene vulgaris*. *Ecol Indic* 79:247–253. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.04.030>
- Scalon MC, Haridasan M, Franco AC (2017) Influence of long-term nutrient manipulation on specific leaf area and leaf nutrient concentrations in savanna woody species of contrasting leaf phenologies. *Plant Soil* 421:233–244. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3437-0>
- Schaefer CE, Corrêa GR, Candido HG, et al (2016) The Physical Environment of Rupestrian Grasslands (Campos Rupestres) in Brazil: Geological, Geomorphological and Pedological Characteristics, and Interplays. In: Fernandes G (ed) *Ecology and Conservation of Mountaintop grasslands in Brazil*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_2
- Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW, et al (2012) Nih image to imagej: 25 years of image analysis. *Nat Methods*, 9:671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Schulze ED, Beck E, Muller-Hohenstein K (2005) *Plant ecology*. Springer, Berlin Heidelberg. <https://www.springer.com/us/book/9783662562314>
- Souza MC, Bueno PCP, Morellato LPC, Habermann G (2015) Ecological strategies of al-accumulating and non-accumulating functional groups from the Cerrado sensu Stricto. *An Acad Bras Cienc* 87:813–823. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201520140222>
- Souza MC, Habermann G, do Amaral CL, et al (2017) *Vochysia tucanorum* Mart.: an aluminum-accumulating species evidencing calcifuge behavior. *Plant Soil* 419:377–389. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3355-1>
- Souza MC, Williams TCR, Poschenrieder C, et al (2020) Calcicole behaviour of *Callisthene fasciculata* Mart., an Al-accumulating species from the Brazilian Cerrado. *Plant Biol* 22:30–37. <https://doi.org/10.1111/plb.13036>

- USDA - United States Department of Agriculture (1999) Soil Taxonomy: A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys. USDA- NRCS- NSSC, Washington, D.C.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2001) Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Funct Ecol* 15:423–434. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00542.x>
- Zverev V, Lama AD, Kozlov M V. (2018) Fluctuating asymmetry of birch leaves did not increase with pollution and drought stress in a controlled experiment. *Ecol Indic* 84:283–289. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.058>

ANEXO 1

Tabela S1. Correlação entre as variáveis anatômicas e os eixos de ordenação 1 (CP1) e 2 (CP2) obtidos da análise de componentes principais (PCA) das espécies *C. fasciculata* e *Q. parviflora*.

Variáveis anatômicas	<i>C. fasciculata</i>		<i>Q. parviflora</i>	
	CP1	CP2	CP1	CP2
Área do esclerênquima	0,59	-0,56	-0,86	0,27
Área do floema	0,65	-0,63	-0,71	0,51
Área do xilema	0,64	-0,71	-0,82	0,40
Densidade de estômatos	0,32	0,15	0,08	-0,08
Espaço intercelular	-0,03	-0,46	-0,05	-0,55
Espessura da cutícula abaxial	0,31	0,12	-0,54	-0,52
Espessura da cutícula adaxial	0,61	0,13	-0,49	-0,58
Espessura da epiderme abaxial	0,53	0,53	-0,79	-0,03
Espessura da epiderme adaxial	0,62	0,30	-0,64	-0,51
Espessura da hipoderme	-	-	-0,60	-0,27
Espessura da parede celular do xilema	0,51	-0,37	-0,60	0,40
Espessura do Mesofilo	0,77	0,36	-0,91	0,00
Espessura do parênquima lacunoso	0,57	0,59	-0,76	-0,17
Espessura do parênquima paliçádico	0,62	0,35	-0,86	0,17
Ø Lúmen abaxial da epiderme	0,65	0,20	-0,66	-0,11
Ø Lúmen adaxial da epiderme	0,47	0,11	-0,66	-0,13
Ø Lúmen do xilema	0,67	-0,40	-0,77	0,10
Proporção da variância (%)	31,70	17,50	45,90	11,80
Variância (autovalores)	5,07	2,80	7,81	2,00

Tabela S2. Características anatômicas de *C. fasciculata* nos solos calcário e arenítico e resultados dos testes t de Student e U de Mann-Whitney. Média \pm erro padrão são apresentados para o teste t de Student. Valores mínimos, mediana e máximo são apresentados para o teste U de Mann-Whitney. gl=graus de liberdade; Ø= diâmetro; Esp=espessura.

	Solo calcário	Solo arenítico	t (gl=38)	U (gl=1)	p
Área do esclerênquima (mm ²)	189959,4 \pm 19859,96	215008,6 \pm 26923,56	0,75	-	0,46
Área do floema (mm ²)	272704,6 \pm 37803,53	305616,4 \pm 31599,28	0,67	-	0,51
Área do xilema (mm ²)	188368,1 \pm 21841,98	208419,9 \pm 20207,36	0,67	-	0,5
Densidade de estômatos (n/mm ²)	543,85 \pm 20,54	538 \pm 18,13	-0,21	-	0,83
Espaço intercelular (µm ²)	38,76 < 951,77 < 3694,23	21,93 < 477,61 < 2301,74	-	3,38	0,07
Esp. da cutícula abaxial (µm)	3,15 \pm 0,22	2,96 \pm 0,24	-0,59	-	0,56
Esp. da cutícula adaxial (µm)	5,29 \pm 0,35	3,74 \pm 0,23	-3,68	-	< 0,001
Esp. da epiderme abaxial (µm)	14,60 \pm 0,80	11,83 \pm 0,77	-2,5	-	< 0,05
Esp. da epiderme adaxial (µm)	50,20 \pm 2,90	39,82 \pm 2,46	-2,73	-	< 0,01
Esp. da parede celular do xilema (µm)	3,15 \pm 0,22	2,96 \pm 0,24	-0,79	-	0,43
Esp. do Mesofilo (µm)	185,68 \pm 6	192,28 \pm 11,01	0,53	-	0,6
Esp. do parênquima lacunoso (µm)	113,85 \pm 4,72	104,06 \pm 4,54	-1,49	-	0,14
Esp. do parênquima paliçádico (µm)	75,58 \pm 3,03	78,41 \pm 7,15	0,36	-	0,72
Ø Lúmen abaxial da epiderme (µm)	14,98 \pm 0,57	14,46 \pm 0,71	-0,56	-	0,58
Ø Lúmen adaxial da epiderme (µm)	24,42 \pm 1,05	21,19 \pm 1,11	-2,11	-	< 0,05
Ø Lúmen do xilema (µm)	26,02 \pm 1,10	25,41 \pm 1,33	-0,35	-	0,73

Tabela S3. Características anatômicas de *Q. parviflora* nos solos calcário e arenítico e resultados dos testes t de Student e U de Mann-Whitney. Média \pm erro padrão são apresentados para o teste t de Student. Valores mínimos, mediana e máximo são apresentados para o teste U de Mann-Whitney gl=graus de liberdade; Ø= diâmetro; Esp=espessura.

	Solo calcário	Solo arenítico	t (gl=38)	U (gl=1)	p
Área do esclerênquima (mm ²)	133441,2 \pm 10694,04	99941,91 \pm 8998,303	-2,4	-	< 0,05
Área do floema (mm ²)	37678 < 79290 < 977818	14194 < 56818 < 142876	-	7,76	< 0,01
Área do xilema (mm ²)	124982,6 \pm 11035,23	90866,66 \pm 9695,985	-2,32	-	< 0,05
Densidade de estômatos (n/mm ²)	370,85 \pm 14,63	349,1 \pm 9,33	-1,25	-	0,22
Espaço intercelular (µm ²)	5,70 < 6,71 < 7,93	3,06 < 6,24 < 7,37	-	3,59	0,06
Esp. da cutícula abaxial (µm)	6,29 \pm 0,51	4,16 \pm 0,26	-4,47	-	< 0,001
Esp. da cutícula adaxial (µm)	5,62 \pm 0,36	3,68 \pm 0,24	-3,68	-	< 0,001
Esp. da epiderme abaxial (µm)	18,02 \pm 0,58	14,93 \pm 0,90	-2,88	-	< 0,01
Esp. da epiderme adaxial (µm)	18,7 \pm 0,79	16,23 \pm 0,88	-2,1	-	< 0,05
Espessura da hipoderme (µm)	58,06 \pm 2,42	49,27 \pm 3,44	-2,09	-	< 0,05
Esp. da parede celular do xilema (µm)	5,62 \pm 0,36	3,68 \pm 0,24	-1,9	-	0,07
Esp. do Mesofilo (µm)	5,08 < 5,25 < 5,51	4,24 < 5,19 < 5,38	-	2,63	0,1
Esp. do parênquima lacunoso (µm)	160,6 < 190,5 < 246,9	69,49 < 179,29 < 216,28	-	1,55	0,21
Esp. do parênquima paliçádico (µm)	114,67 \pm 3,01	105,96 \pm 4,80	-1,18	-	0,25
Ø Lúmen abaxial da epiderme (µm)	23,3 \pm 0,58	19,73 \pm 1,03	-3,01	-	< 0,01
Ø Lúmen adaxial da epiderme (µm)	17,68 < 23,41 < 26,82	9,76 < 21,56 < 26,65	-	3,28	0,07
Ø Lúmen do xilema (µm)	23,58 \pm 0,81	20,59 \pm 1,12	-2,15	-	< 0,05

Tabela S4. Resultados da análise de espectroscopia por energia dispersiva de raios x (EDS) em diferentes tecidos foliares das espécies *C. fasciculata* e *Q. parviflora* crescendo nos Neossolos calcário e arenítico. CL = colênquima; ES = esclerênquima; FL = floema; Xi = xilema; EP = epiderme; Hi = hipoderme; PP = parênquima paliçádico; PL= parênquima lacunoso; (-) = abaixo do limite de detecção.

Elemento	Espécie	Solo	CL	ES	FL	Xi	EP	Hi	PP	PL
C	<i>C. fasciculata</i>	Calcário	53,52	57,86	62,12	59,22	58,07	-	69,46	64,82
		Arenítico	50,1	58,07	59,46	59,92	70,89	-	68,22	60,45
	<i>Q. parviflora</i>	Calcário	58,58	59,2	58,08	60,02	57,5	56,56	63,96	60,74
		Arenítico	66,43	59,73	56,78	60,12	57,68	59,47	64,49	63,84
O	<i>C. fasciculata</i>	Calcário	43,94	42,14	37,79	40,78	38,92	-	30,38	34,97
		Arenítico	45,26	41,93	40,45	40,08	27,49	-	31,26	38,72
	<i>Q. parviflora</i>	Calcário	41,14	40,8	41,6	39,98	41,32	42,16	35,4	38,58
		Arenítico	33,02	40,27	42,57	39,88	41,52	38,73	34,88	34,73
Na	<i>C. fasciculata</i>	Calcário	-	-	-	-	0,2	-	-	-
		Arenítico	-	-	-	-	0,35	-	-	-
	<i>Q. parviflora</i>	Calcário	-	-	-	-	0,12	0,14	-	-
		Arenítico	-	-	-	-	0,2	-	-	0,25
Al	<i>C. fasciculata</i>	Calcário	-	-	-	-	0,51	-	0,09	0,08
		Arenítico	-	-	0,07	-	0,33	-	0,33	0,18
	<i>Q. parviflora</i>	Calcário	0,14	-	0,08	-	0,6	0,53	0,53	0,5
		Arenítico	0,18	-	0,16	-	0,25	0,42	0,43	0,56
Fe	<i>C. fasciculata</i>	Calcário	-	-	-	-	0,86	-	-	-
		Arenítico	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Q. parviflora</i>	Calcário	-	-	-	-	-	-	-	-
		Arenítico	-	-	-	-	-	-	-	-
Zn	<i>C. fasciculata</i>	Calcário	-	-	-	-	-	-	-	-
		Arenítico	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Q. parviflora</i>	Calcário	-	-	-	-	-	-	-	-
		Arenítico	-	-	-	-	-	0,14	-	-
Si	<i>C. fasciculata</i>	Calcário	-	-	-	-	0,55	-	-	-
		Arenítico	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Q. parviflora</i>	Calcário	-	-	-	-	-	-	-	-
		Arenítico	-	-	-	-	-	-	-	-
K	<i>C. fasciculata</i>	Calcário	0,15	-	-	-	0,15	-	-	-
		Arenítico	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Q. parviflora</i>	Calcário	-	-	-	-	-	-	-	-
		Arenítico	-	-	-	-	-	-	-	-
Ca	<i>C. fasciculata</i>	Calcário	1,86	-	0,10	-	0,52	-	0,08	0,13
		Arenítico	4,21	-	0,09	-	0,63	-	0,20	0,65
	<i>Q. parviflora</i>	Calcário	0,14	-	0,24	0,25	0,38	0,62	0,10	0,18
		Arenítico	0,37	-	0,49	-	0,36	1,24	0,19	0,63
Mg	<i>C. fasciculata</i>	Calcário	0,10	-	-	-	0,22	-	-	-
		Arenítico	-	-	-	-	0,31	-	-	-
	<i>Q. parviflora</i>	Calcário	-	-	-	-	0,08	-	-	-
		Arenítico	-	-	-	-	-	-	-	-

ANEXO 2

Tabela S1. Características químicas foliares (macronutrientes, micronutrientes e alumínio (Al)) de *C. fasciculata* nos solos calcário e arenítico e resultados dos testes t de Student e U de Mann-Whitney. Média \pm erro padrão são apresentados para o teste t de Student. Valores mínimos, mediana e máximo são apresentados para o teste U de Mann-Whitney. gl=graus de liberdade.

		Solo calcário	Solo arenítico	t (gl=38)	U (gl=1)	p
g/kg	N	11,48 \pm 0,22	11,21 \pm 0,25	0,84	-	0,41
	P	0,65 \pm 0,01	0,51 \pm 0,01	8,71	-	<0,001
	K	6,99 \pm 0,21	6,34 \pm 0,25	1,99	-	0,06
	Ca	9,91 \pm 0,58	11,04 \pm 0,91	-1,04	-	0,3
	Mg	2,79 < 3,92 < 4,98	2,82 < 3,44 < 7,66	-	1,76	0,18
	S	0,59 \pm 0,01	0,61 \pm 0,02	-0,73	-	0,47
mg/kg	Fe	55,46 \pm 1,60	66,35 \pm 3,24	-3,02	-	<0,01
	Mn	42,51 \pm 4,05	53,82 \pm 6,46	-1,49	-	0,15
	Cu	2,21 < 3,64 < 9,41	1,76 < 2,95 < 6,07	-	4,12	<0,05
	Zn	12,35 \pm 0,48	15,30 \pm 0,78	-3,22	-	<0,01
	B	97,28 \pm 4,05	82,91 \pm 3,78	2,6	-	<0,05
	Al	3512,87 \pm 165,45	2420,07 \pm 131,63	5,17	-	<0,001

Tabela S2. Características químicas foliares (macronutrientes, micronutrientes e alumínio (Al)) de *Q. parviflora* nos solos calcário e arenítico e resultados dos testes t de Student e U de Mann-Whitney. Média \pm erro padrão são apresentados para o teste t de Student. Valores mínimos, mediana e máximo são apresentados para o teste U de Mann-Whitney. gl=graus de liberdade.

		Solo calcário	Solo arenítico	t (gl=37)	U (gl = 1)	p
g/kg	N	11,98 \pm 0,20	11,99 \pm 0,19	0,02	-	0,99
	P	0,53 \pm 0,01	0,47 \pm 0,01	-4,95	-	<0,001
	K	4,05 \pm 0,13	3,67 \pm 0,13	-2,1	-	<0,05
	Ca	5,36 < 7,57 < 12,49	4,88 < 6,93 < 14,28	-	0,15	0,69
	Mg	2,46 \pm 0,12	2,33 \pm 0,11	-0,84	-	0,4
	S	0,65 \pm 0,02	0,72 \pm 0,02	2,64	-	<0,05
mg/kg	Fe	36,05 < 43,17 < 54,58	36,24 < 49,76 < 96,48	-	10,44	<0,01
	Mn	39,32 \pm 4,25	56,92 \pm 3,33	3,27	-	<0,01
	Cu	2,96 \pm 0,15	2,59 \pm 0,11	-2,01	-	0,06
	Zn	9,89 \pm 0,34	10,41 \pm 0,31	1,12	-	0,27
	B	41,42 \pm 2,20	27,01 \pm 1,29	-5,73	-	<0,001
	Al	13561,29 \pm 453,51	14974,50 \pm 651,55	1,76	-	0,09

Tabela S3. Resultados dos testes de correlações de Pearson entre Assimetria Flutuante (AF), Área Foliar Específica (SLA) e os elementos químicos foliares (macronutrientes, micronutrientes e alumínio (Al)).

	<i>C. fasciculata</i>				<i>Q. parviflora</i>			
	FA		SLA		FA		SLA	
	r	p	r	p	r	p	r	p
N	0,11	0,50	0,44	<0,001	-0,28	0,09	0,23	0,17
P	0,13	0,42	0,54	<0,001	0,12	0,47	0,47	<0,01
K	-0,16	0,33	0,00	0,98	-0,05	0,76	0,30	0,07
Ca	-0,16	0,33	-0,21	0,18	-0,13	0,44	-0,30	0,06
Mg	-0,10	0,54	0,26	0,10	-0,05	0,74	-0,19	0,26
S	-0,04	0,79	0,07	0,68	-0,23	0,17	0,05	0,76
Fe	-0,10	0,52	0,04	0,79	-0,52	<0,001	0,21	0,20
Mn	0,06	0,69	-0,10	0,53	-0,2	0,22	-0,13	0,44
Cu	0,29	0,07	0,35	<0,05	0,14	0,40	0,40	<0,05
Zn	-0,21	0,20	-0,25	0,12	-0,29	0,08	0,19	0,26
B	0,19	0,23	0,27	0,09	0,29	0,08	-0,05	0,75
Al	0,27	0,09	0,51	<0,001	0,16	0,34	0,11	0,49

CONCLUSÕES GERAIS

Neste estudo concluímos que as espécies lenhosas acumuladoras de alumínio (Al) *Callisthene fasciculata* Mart. e *Qualea parviflora* Mart. (Vochysiaceae) se adaptam a variações de nutrientes e condições hídricas do solo. Mostramos que os solos, derivados de rochas calcárias, podem aumentar as respostas em estruturas que evitam perdas de água (e.g. epiderme e cutícula), mostrando que a água é um filtro ecológico forte nesse ambiente, e a capacidade de se desenvolver em solos calcários demanda características adaptativas ao déficit hídrico.

O maior investimento nos tecidos estruturais da folha em Neossolo calcário remete a uma estratégia conservadora de recursos, com o desenvolvimento de uma folha esclerófila. No entanto, a espécie *C. fasciculata* apresentou maior razão entre área foliar e massa seca (maior SLA) neste mesmo solo, indicando também que essa espécie possui estratégia aquisitiva de recursos (Maracahipes et al. 2018). Esses resultados mostram que nem sempre existe um trade-off entre produção de biomassa e conservação de recursos. Assim, apesar da alta capacidade de assimilação de carbono e biomassa, essa espécie também investe em estruturas conservadoras de água na folha (epiderme e cutícula). Essas estruturas foliares são importantes para que as plantas evitem perdas de água pela transpiração (Goodwin e Jenks 2005; Schuster et al. 2017), enquanto a planta aumenta suas taxas fotossintéticas e de crescimento (Poorter et al. 2009; Reich et al. 2003). Por outro lado, o aumento significativo em tecidos estruturais na espécie *Q. parviflora* em Neossolo calcário não resultou em diferenças na SLA.

Em nosso estudo, vimos que as espécies com traço de hiperacumulação de Al absorvem esse metal nas folhas em altas concentrações, independente dos teores de Al^{3+} no solo. Na espécie *C. fasciculata*, as concentrações de Al são, inclusive, maiores em solos com baixa saturação de Al, e os indivíduos de *Q. parviflora* acumulam Al em concentrações semelhantes entre as áreas. As análises de espectroscopia por energia dispersiva de raios x (EDS), ainda mostraram padrão semelhante na deposição de Al entre os Neossolos calcário e arenítico, mostrando que a capacidade de acumular Al dessas espécies está possivelmente relacionada aos seus respectivos históricos evolutivos em solos do Cerrado.

No contexto das mudanças climáticas, onde as plantas estarão submetidas a níveis sazonais de seca crescentes (Sankaran 2019), este estudo é importante como contribuição

para a compreensão como as espécies savânicas poderão responder às mudanças ambientais consequentes das alterações climáticas, como alterações de regimes pluviométricos. Apesar das espécies do Cerrado estarem adaptadas a seca sazonais, a resiliência de uma espécie depende de uma série de características adaptativas que as habilitam suportarem ambientes de seca extrema.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS COMPLEMENTARES

- Goodwin SM, Jenks M (2005) Plant cuticle function as a barrier to water loss. In: Jenks M, Hasegawa PM (eds) *Plant Abiotic Stress*. Blackwell Publishing, Oxford, pp 14–36
- Maracahipes L, Carlucci MB, Lenza E, et al (2018) How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 34:17–25. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.006>
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, et al (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol* 182:565–588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, et al (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int J Plant Sci* 164:S143–S164. <https://doi.org/10.1086/374368>
- Sankaran M (2019) Droughts and the ecological future of tropical savanna vegetation. *J Ecol* 107:1531–1549. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13195>
- Schuster AC, Burghardt M, Riederer M (2017) The ecophysiology of leaf cuticular transpiration: are cuticular water permeabilities adapted to ecological conditions? *J Exp Bot* 68:5271–5279. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx321>