



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA,
CONSERVAÇÃO E BIODIVERSIDADE



ELINA ERNESTO LANGA JOÃO

**RESPOSTAS ECOFISIOLOGICAS DE COMUNIDADES VEGETAIS EM ÁREAS DE
CERRADO RUPESTRE A VARIAÇÕES ESPAÇO-TEMPORAIS E SAZONAIS**

UBERLÂNDIA – MG

2023

ELINA ERNESTO LANGA JOÃO

**RESPOSTAS ECOFISIOLOGICAS DE COMUNIDADES VEGETAIS EM ÁREAS DE
CERRADO RUPESTRE A VARIAÇÕES ESPAÇO-TEMPORAIS E SAZONAIS**

Tese de Doutorado apresentada no Programa de Pós-Graduação, no Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia, como requisito final para obtenção do título de Doutor em Ecologia, Conservação e Biodiversidade

Área de concentração: Ecologia Vegetal

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Henrique Ongaro Pinheiro

UBERLÂNDIA – MG

2023

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

J62
2023

João, Elina Ernesto Langa, 1972-
Respostas ecofisiológicas de comunidades vegetais em
áreas de cerrado rupestre a variações espaço-temporais e
sazonais [recurso eletrônico] / Elina Ernesto Langa
João. - 2023.

Orientador: Marcelo Henrique Ongaro Pinheiro.
Tese (Doutorado) - 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.te.2023.23>

Inclui bibliografia.

Inclui ilustrações.

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.

CDU: 574

Bibliotecários responsáveis pela estrutura de acordo com o AACR2:
Gizele Cristine Nunes do Couto - CRB6/2091
Nelson Marcos Ferreira - CRB6/3074



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e
Biodiversidade

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



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Ecologia, Conservação e Biodiversidade				
Defesa de:	Tese, número 85, PPGECB				
Data:	quatorze de fevereiro de dois mil e vinte e três	Hora de início:	14:00	Hora de encerramento:	18:02
Matrícula do Discente:	11913ECR001				
Nome do Discente:	Elina Ernesto Langa João				
Título do Trabalho:	Respostas ecofisiológicas de comunidades vegetais em áreas de cerrado rupestre a variações espaço-temporais e sazonais				
Área de concentração:	Ecologia				
Linha de pesquisa:	Ecologia vegetal				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Ecofisiologia de Plantas do Cerrado				

Reuniu-se por videoconferência a Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade assim composta pelos doutores: Ana Silvia Franco Pinheiro Moreira - INBIO/UFU; Frederico Augusto Guimarães Guilherme - UFJ; Vinícius Coelho Kuster - UFJ; Marcel Giovanni Costa França - UFMG e Marcelo Henrique Ongaro Pinheiro - ICENP/UFU, orientador da candidata.

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

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

Aprovada.

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

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 15/02/2023, às 10:11, 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 15/02/2023, às 11:44, 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 **Vinícius Coelho Kuster, Usuário Externo**, em 15/02/2023, às 14:24, 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 **Ana Silvia Franco Pinheiro Moreira, Professor(a) do Magistério Superior**, em 15/02/2023, às 18:57, 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 **Marcel Giovanni Costa Franca, Usuário Externo**, em 27/02/2023, às 09:50, 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 **4199234** e o código CRC **42EFFB93**.

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho as pessoas que mais amo, meus pais Hírdina Xadrecá Langa (†) e Ernesto Govine Langa (†), ao meu esposo Afonso Filipe João, aos meus filhos Eldino Afonso Filipe João e Amelina Afonso João. Ao meu irmão Xadrecá Ernesto Langa e Fina Langa, irmãs Atália Ernesto Langa e Pedro Henriques Langa, Celeste Ernesto Langa (†) e Francisco José Mazive (†), Amélia Ernesto Langa e Armindo Comissário Nhangave (†), Delfina Ernesto Langa (†), Rosalina Ernesto Langa (†), Maria Ernesto Langa, Olinda Ernesto Langa e Fernando. Aos meus sobrinhos Zenalda Pedro Langa, Ornélia Pedro Langa e Eugênio Manhiça, Valdemar Armindo Nhangave e Liana Bernardo, Olácio Pedro Langa, Izildo Francisco Mazive, Alberto Luís Joaquim, Ana Cristina Neves, Marcos Henriques Langa e Atália Mambo por estarem presentes e apoio ilimitado ao longo do percurso acadêmico. Dedico também a todos os meus cunhados, cunhadas, sobrinhos e sobrinhas pelo carinho. Aos professores, Marcelo Henrique Ongaro Pinheiro e Denis Coelho Oliveira pelos ensinamentos, orientação, esperança no momento de insegurança, compreensão e paciência.

AGRADECIMENTO

O meu agradecimento vai primeiramente para as agências de fomento, Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico do Brasil (CNPq), pelo apoio financeiro. Vai para Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Biologia através do meu Orientador Prof. Doutor Marcelo Henrique Ongaro Pinheiro, pela forma sábia, descontraída e inteligente de orientação e pela sua presença social. Ao Prof. Doutor Denis Coelho Oliveira por disponibilizar equipamento do LADEVI (Laboratório de Anatomia e Desenvolvimento Vegetal) para as análises fotossintéticas e contribuição com orientações para a efetivação deste trabalho.

A coordenação do PPG em Ecologia, Conservação e Biodiversidade, Prof. Paulo Eugênio A. M. Oliveira, a Profa. Ana Sílvia F. P. Moreira e a Juliana P. Fernandes, não só pela eficiência nas soluções acadêmicas na coordenação, mas também pela humildade em tudo. Agradeço a secretária do PPG, Juliana Pinheiro, que sempre esteve disposta para solucionar meus problemas relacionados com academia com eficiência, paciência e humildade.

Agradeço a minha turma da disciplina da Ecologia de Campo, a todos os professores que me orientaram com paciência, com destaque ao Prof. Jamir Prado-Júnior, que não mediu esforço em me ajudar para alcançar o objetivo da disciplina. Um agradecimento destacado para os colegas Norberto Monizes e Luma que juntos nos apoiaram nas atividades do campo, também a equipa do parque ICMBio pelo apoio nos trabalhos. Agradecimento especial para Filipe Naves e Rogério Gonçalves, equipa da pesquisa e amizade que desenvolvemos.

Agradeço meus amigos do LABEC (Laboratório de Botânica e Ecologia no Domínio Cerrado) pela ajuda nas atividades de campo, especialmente os alunos Filipe, Calebe, Karen, Danila, Beatriz, Ana Clara, Vinicius. Ao meu esposo Afonso Filipe João e filhos Eldino e Amelina, Maitabassa, por me ajudarem a alcançar este Marco (Ebeneizer), agradeço a Laudelina Teodoro, minha mãe brasileira de coração. Aos professores Rodrigo A. A. Muñoz e Raquel Muñoz e Waldomiro B. Neto pela amizade. Aos meus conterrâneos e amigos, José Dique e a esposa, Edna e Ivo, Agness e Admar, Artimisa e Baltazar, Madalena (†) e Alface, Milagre e esposa, a todos que participaram e contribuíram de alguma maneira para a realização deste trabalho, meus sinceros agradecimentos.

EPÍGRAFE

Juntos pela ciência sustentável alicerçada em conservação de biodiversidade, *i.e.*, feita com
humildade, amor e justiça.

Por: Elina Ernesto Langa_João

RESUMO

O crescimento, o desenvolvimento e a produtividade das savanas, como em outras formações vegetais, são condicionados pela disponibilidade nutricional, sazonalidade hídrica e maior exposição à incidência da radiação solar. Nos ambientes rupestres do Cerrado ou savânicos, além dos solos serem pobres em nutrientes, rasos e rochosos, as espécies vegetais tem de lidar com alta saturação por alumínio (Al^{3+}), algumas evitando a sua absorção e outras criando mecanismos de tolerância interna, podendo acumular mais que $1000\text{ mgkg}^{-1}Al$ nos seus tecidos vegetais. Normalmente, a maioria das espécies acumuladoras de Al ocorre em solos distróficos, como aqueles sob influência arenítica. Mas também, podem ocorrer em solos meso-eutróficos, como os rupestres encontrados em afloramentos de calcáreo, caracterizados por altos teores nutricionais, mas também por elevados déficits hídricos sazonais. Neste contexto, buscamos compreender como os Neossolos calcáreo e arenítico modulam, sazonalmente, aspectos ecofisiológicos de duas Vochysiaceae acumuladoras de Al, *i.e.* *Qualea parviflora* Mart. e *Callisthene fasciculata* Mart., com preferências edáficas distintas. Através das técnicas de sensoriamento remoto, avaliamos fenologia foliar de comunidades arbustivo-arbóreas de dois cerrados rupestres, ocupando afloramentos calcáreo (CC) e arenítico (CA). Mostramos que a fenologia do CC, no final do período chuvoso, foi caracterizada por maior crescimento foliar. Enquanto que no final do período seco, no mesmo ambiente, houve variação na senescência ou queda foliar em curto e longo prazo, diferentemente do CA, que variou a longo prazo. Foi possível mostrar também que a fenologia do CC é mais afetada pelo déficit hídrico, em relação ao CA, e que, a temperatura é o fator que mais explica padrões fenológicos dos dois cerrados rupestres estudados por nós. Quanto ao estado hídrico das mesmas comunidades savânicas, em média, o CC apresentou maiores valores de umidade foliar (UF), em relação ao do CA, nos finais dos períodos seco e chuvoso. Entretanto, o CA registrou maior UF entre 2011 a 2021, no período seco. Adicionalmente, mostramos que a temperatura foi o principal fator climático modulador da UF ao longo do tempo, variando com a variação da temperatura e da precipitação. Quanto à ecofisiologia das duas espécies mencionadas acima, primeiro observamos que os macronutrientes do solo não refletiram na química foliar, exceto nas concentrações do P para ambas as espécies. Observamos que *Q. parviflora* foi submetida a condições mais estressantes do déficit hídrico no solo arenítico, principalmente no período seco, porém, o fotossistema II (PSII) foi mais ativo nesse mesmo solo no período chuvoso. Ao passo que, *C. fasciculata* confirmou a intolerância ao déficit hídrico no solo calcáreo pelo baixo rendimento quântico, mas apresentou maior atividade do PSII na seca. Mostramos que as taxas fotossintéticas responderam à sazonalidade hídrica e ao tipo de solo, quando *Q. parviflora* apresentou maior desempenho fotossintético em solo arenítico nas chuvas, sendo regulado na seca. Enquanto que *C. fasciculata* foi menos tolerante ao déficit hídrico no solo calcáreo, mas foi mais eficiente na regulação fotossintética nesse mesmo solo. Por fim, constatamos que cada espécie tem sua própria plasticidade fisiológica para lidar com os períodos de seca em solos eutróficos e distróficos.

Palavras-Chave: Desempenho quântico potencial; nutrientes foliares; teor de água na folha; variabilidade climática; savanas Neotropicais.

ABSTRACT

The growth, development and contribution of savannas, as in other vegetation's formations, are conditioned by nutritional availability, water seasonality and greater exposure to the incidence of solar radiation, mainly in the rocky environment. In the Cerrado, in rocky environments, plant species have to deal with poor macronutrients, shallow and high aluminum saturation (Al³⁺) soils. Some species preventing its absorption and others creating aluminum mechanisms internal tolerance, and being able to accumulate more than 1000 mgkg⁻¹Al in their plant tissues. Usually, most Al-accumulating species occur in dystrophic soils, such as those under sanditic influence, but they can also occur in meso-eutrophic soils, such as the rupicolous ones found in limestone outcrops, characterized by high nutritional contents, but also by high seasonal water deficits. In this context, we seek to understand how limestone and sandstone Neosols seasonally modulate photosynthetic activities and leaf water states in two Al-accumulating Vochysiaceae, *i.e.* *Qualea parviflora* Mart. and *Callisthene fasciculata* Mart., with different preferences. In addition, we also studied, through remote sensing techniques, the leaf phenology of shrub-tree communities in two rocky cerrados occupying limestone (CC) and sandstone (CA) outcrops. In this study, we showed that CC phenology, in the rainy season, was characterized by greater leaf growth. While in the dry season, in the same cerrado, there was variation in senescence in the short and long term, unlike the CA, which varied in the long term. It was also possible to show that the phenology of the CC is more affected by the water deficit, in relation to the CA, and that temperature is the factor that most explains the phenological patterns of the two rocky cerrados studied by us. As for the water status of the two savannah communities, on average, the CC showed higher values of leaf moisture (UF), in relation to the CA, in both seasons. However, CA registered the highest UF between 2011 and 2021, in the dry season. Additionally, we show that temperature was the main climate factor that modulates UF, varying with temperature and precipitation variation. As for the ecophysiology of the two species mentioned above, we first observed that the edaphic conditions did not reflect on the leaf chemistry, except on the P concentrations for both species. We observed that *Q. parviflora* was submitted to more stressful conditions in sandstone soil, mainly in the dry season, however, PSII was more active in this same soil in the rainy season. On the other hand, *C. fasciculata* confirmed intolerance to water deficit in calcareous soil due to its low quantum yield, but showed greater photosystem II activity in the dry season. We showed that photosynthetic rates responded to water seasonality and soil type, when *Q. parviflora* showed greater photosynthetic performance in sandstone soil in the rains, being regulated in the dry season. While *C. fasciculata* was less tolerant to water deficit in calcareous soil, but was more efficient in photosynthetic regulation in that same soil. Finally, it was possible to verify that each species has its own physiological plasticity to deal with periods of drought in eutrophic and dystrophic soils.

Keywords: Potential quantum performance; leaf nutrients; leaf water content; climatic variability; Neotropical savannas.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Ilustração das duas áreas do estudo, em cerrado rupestre sobre afloramentos calcáreo e arenítico.	3
Figura 2 - Localização das áreas de estudo no município de Iuiutaba, estado de Minas Gerais, Sudeste do Brasil.	12
Figura 3 - Diagrama climático do período entre 2015/2019. O preenchimento azul sólido indica o período úmido com precipitação mensal maior que 100 mm ($P > 100$ mm), linha vertical azul indica o período úmido com precipitação mensal menor que 100 mm ($P < 100$ mm), pontilhados vermelhos indica período seco. Valores da temperatura a preto à esquerda representam média máxima diária do mês mais quente - 27,9 °C, e média mínima diária do mês mais frio - 19,6 °C.	13
Figura 4 - Vegetação do cerrado <i>stricto sensu</i> sobre Neossolo calcáreo (A) e Neossolo arenítico (B). Também as folhas das espécies <i>C. fasciculata</i> (C) e <i>Q. parviflora</i> (D).	14
Figura 5 - Variações fotoquímicas da <i>Q. parviflora</i> em Neossolos calcáreo e arenítico nos períodos seco e chuvoso. Estação-período, Fo- fluorescência basal do PSII adaptado ao escuro, Fm-fluorescência máxima do PSII, Fv-fluorescência variável, Fp-máxima fluorescência resultante da redução rápida das plastoquinonas, Fv/Fm-rendimento quântico potencial do PSII, $(F'm - F')/F'm$ -capacidade operacional do PSII, qP_Ln-coeficiente da dissipação fotoquímica durante a luz, qP_Lss-coeficiente da dissipação fotoquímica na luz no estado estacionário, NPQ-dissipação não fotoquímica no estado estacionário, Rfd-declínio da razão da fluorescência. Boxplots ilustram os valores mínimos, máximos, mediana, 1º e 3º quartil e valores extremos (.), diferença significativa (letras diferentes), diferença não significativa (letras iguais) à $\alpha = 5\%$ de probabilidade.	20
Figura 6 – Variações fotoquímicas da <i>C. fasciculata</i> em Neossolos calcáreo e arenítico nos períodos seco e chuvoso. Estação-período, Fo- fluorescência basal do PSII adaptado ao escuro, Fm-fluorescência máxima do PSII, Fv-fluorescência variável, Fp-máxima fluorescência resultante da redução rápida das plastoquinonas, Fv/Fm-rendimento quântico potencial do PSII, $(F'm - F')/F'm$ -capacidade operacional do PSII, qP_Ln-coeficiente da dissipação fotoquímica durante a luz, qP_Lss-coeficiente da dissipação fotoquímica na luz no estado estacionário, NPQ-dissipação não fotoquímica no estado estacionário, Rfd-declínio da razão da fluorescência. Boxplots ilustram os valores mínimos, máximos, mediana, 1º e 3º quartil e valores extremos (.), diferença significativa (letras diferentes), diferença não significativa (letras iguais) à $\alpha = 5\%$ de probabilidade.	21

Figura 7- Ilustração da vegetação de duas áreas do cerrado rupestre, sob afloramentos calcáreo e arenítico.	39
Figura 8 – Diagrama de análise de componentes principais (PCA). PC1 e PC2-eixos de maior variância; NDWI-índice da umidade foliar por diferença normalizada; P-precipitação, T-temperatura, chuvas e seca-período; elipses de confiança à 90% de probabilidade.	41
Figura 9 – Variação sazonal interanual de NDWI nos cerrados calcáreo e arenítico. As duas cores comparam o NDWI nos dois tipos de solo, num determinado ano, em cada período. NDWI-índice de umidade por diferença normalizado.	43
Figura 10 – Correlações sazonais entre umidade na superfície foliar em CC e CA, nos períodos chuvoso e seco. NDWI_Chuvvas e NDWI_Seca-índice da umidade por diferença normalizada; P_Chuvvas, P_Seca, T_Chuvvas e T_Seca-precipitação e temperatura nos períodos chuvoso e seco; rho-índice da correlação de Spearman; ns-não significativa; p=0,02-*; p=0,005-**, $\alpha \leq 5\%$	45
Figura 11 - Fluxo conceitual baseado na variação semelhante do comportamento médio do NDWI-índice de umidade por diferença normalizada, UF-umidade foliar em determinadas condições climáticas, nos períodos chuvoso (A) e seco (B). CC-cerrado calcáreo, CA-cerrado arenítico. Ceta vermelha- valor elevado de um determinado parâmetro num intervalo de tempo, ceta azul- valor baixo de um determinado parâmetro, ceta para baixo-magnitude de parâmetro de influência ou resultante, e ceta para cima- magnitude de parâmetro não observada.	48
Figura 12 – Ilustração da vegetação das duas áreas do cerrado rupestre, crescendo em afloramentos de calcáreo e arenítico.	61
Figura 13 - Diagramaclimático do período entre 1984/2019. O preenchimento azul sólido indica o período úmido com precipitação mensal maior que 100 mm ($P > 100$ mm), linha vertical azul indica o período úmido com precipitação mensal menor que 100 mm ($P < 100$ mm), pontilhados vermelhos indica período seco. Os dois valores de temperatura a preto são temperaturas médias máxima diária do mês mais quente - 30,8 °C, e mínima diária do mês mais frio -14,3 °C.....	62
Figura 14 – Perfis temporais de dados brutos padronizados de NDVI e Temperatura, dos cerrados rupestres. CCC e CCS-cerrado calcáreo nos períodos chuvoso e seco, CAC e CAS-cerrado arenítico nos períodos chuvoso e seco, TC e TS-temperatura nos períodos chuvoso e seco.....	66
Figura 15 – Perfis temporais de dados brutos padronizados de NDVI e precipitação, dos cerrados rupestres. CCC e CCS-cerrado calcáreo nos períodos chuvoso e seco, CAC e CAS-	

cerrado arenítico nos períodos chuvoso e seco, PC e PS-precipitação nos períodos chuvoso e seco.....	68
Figura 16 – Espectros de potências de <i>wavelet</i> . A1-cerrado calcáreo, A2-cerrado arenítico, cores-valores de potência de energia no gradiente de níveis de <i>wavelet</i> , azul escuro-valores baixos, vermelho escuro-valores altos, linha preta- valores elevados da precipitação ou da temperatura, no eixo y lemos a periodicidade em anos dos eventos fenológicos, no eixo x lemos o tempo de ocorrência em anos, área embaçada- influência do efeito da borda (fora do cone de influência- COI), linha branca- valores do p com $\alpha \leq 5\%$	69
Figura 17 – Espectros de coerências de <i>wavelets</i> . A1-cerrado calcáreo, A2-cerrado arenítico, T- temperatura, gradiente de cores-valores de coesão equivalente ao índice de correlação do Poisson, azul escuro- $r < 0,5$, cor laranja- $0,5 < r \leq 0,7$, vermelho- $r > 0,7$, área embaçada-efeito da borda (fora do cone de influência- COI), linha preta- valores do p com $\alpha \leq 5\%$	70
Figura 18 - Espectros de coerências de <i>wavelets</i> . A1-cerrado calcáreo, A2-cerrado arenítico, P- precipitação, gradiente de cores-valores dentro da área limitada pela linha preta indicam a coesão equivalente ao índice de correlação do Poisson, azul escuro- $r < 0,5$, cor laranja- $0,5 < r \leq 0,7$, vermelho- $r > 0,7$, área embaçada-efeito da borda (fora do cone de influência- COI), linha preta- valores do p com $\alpha \leq 5\%$	71
Figura 19S – Correlações entre NDVI, temperatura e precipitação dos cerrados calcáreo e arenítico. TC e TS-temperatura nos períodos seco e chuvoso, PC e PS-precipitação nos períodos seco e chuvoso.....	85

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** – Características físico-químicas dos solos calcáreo e arenítico. O T, χ^2 e P indicam os valores de Teste t de Student, teste Kruskal-Wallis a probabilidade $\alpha=5\%$, respetivamente, graus de liberdade (gl=6). Notações: H+Al=acidez potencial; MO=matéria orgânica; SB=soma de bases, CTC=capacidade de troca catiônica; V=saturação por bases 17
- Tabela 2** - Composição química foliar das espécies *Q. parviflora* e *C. fasciculata* nos Neossolos calcáreo e arenítico. O T e P indicam os valores do teste t de Student e probabilidade de $\alpha=5\%$, respetivamente. 18
- Tabela 3S** – Médias da fotoquímica da fotossíntese das duas espécies nos solos calcáreo e arenítico. CF-*C. fasciculata*, QP- *Q. parviflora*, A1-cerrado, A2- cerrado arenítico, S-período seco e U-período chuvoso. Fo- fluorescência inicial, Fm-fluorescência máxima, Fv- fluorescência variável, Fp-fluorescência pico, Fv/Fm-rendimento quântico máximo, $(F'm - F')/F'm$ -eficiência quântica operacional do PSII no estado estacionário, Fv/Fm_Lss)- rendimento quântico da amostra aclimatada a luz no estado estacionário, qP_Ln-coeficiente da dissipação fotoquímica durante a iluminação, qP_Lss-dissipação fotoquímica no estado estacionário, NPQ-dissipação não fotoquímica, Rfd-razão do decréscimo da fluorescência .. 34
- Tabela 4** – Valores médios e desvios padrão na variação do NDWI (índice de umidade por diferença normalizada), temperatura (T) e precipitação (P) em intervalos de tempo com mesma tendência da umidade na superfície foliar, nos cerrados calcáreo (CC) e arenítico (CA). C- período chuvoso, S-período seco, cor laranja-baixo NDWI, verde-intermediário NDWI, azul-precipitação e temperatura moderada, vermelho-valores altos, negrito-valores extremos 44
- Tabela 5S** – Valores médios padronizados e desvio padrão da variação do NDVI temperaturas nos períodos seco e chuvoso (TC e TS) e precipitação nos períodos seco e chuvoso (PC e PS), em intervalos de tempo com variação sazonal similar. cerrado calcáreo nos períodos seco e chuvoso (CCC e CCS) e cerrado arenítico nos períodos seco e chuvoso (CAC e CAS). Cor verde-maior valor de NDVI em relação ao anterior, vermelho-menores valores de NDVI, de temperatura e de anos quentes, azul-maiores valores pluviométricos e menores de temperatura, cor de laranja-menores valores pluviométricos, negrito-valores mais elevados e intervalo de tempo com maiores NDVIs..... 84

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

A1	Área sob afloramentos de caocário
A2	Área sob afloramentos de arenito
Al ³⁺	Alumínio trocável
CA	Cerrado arenítico
CAC	Cerrado arenítico na estação chuvosa
CAS	Cerrado arenítico na estação seca
CC	Cerrado calcário
CCC	Cerrado calcário na estação chuvosa
CCS	Cerrado calcário na estação seca
COI	Cone de influência
FS	Fenologia por sensoriamento remoto
FFT	<i>Fast Fourier Transform</i>
Fv/Fm	Rendimento quântico potencial do PSII
Fv	Fluorescência variável
F0	Fluorescência basal do PSII adaptado ao escuro
Fm	Fluorescência máxima do PSII
Fp	Máxima fluorescência resultante da redução rápida das plastoquinonas
INMET	Instituto Nacional de Meteorologia
IAC	Laboratório de Solos e Planta do Instituto Agronômico de Campinas
LABAS	Laboratório de Análise de Solos
NIR	Infravermelho próximo
NDVI	<i>Normalized Difference Vegetation Index</i>
NDWI	<i>Normalized difference water index</i>
NPQ	Dissipação não-fotoquímica no estado estacionário
PSII	Fotossistema II
PCA	Análise de componentes principais
PC	Precipitação no período chuvoso
PS	Precipitação no período seco

qP_Lss	Coeficiente da dissipação fotoquímico na luz no estado estacionário, estima a fração de centros de reação no PSII abertos
qP_Ln	Coeficiente da dissipação fotoquímico durante a luz
RED	Vermelho
Rfd	Reclínio da razão da fluorescência na luz
S	Varição da escala no espaço
SWIR	Infravermelho de ondas curtas
SG	Filtro Savitzky-Golay
TWC	Transformada de <i>wavelet</i> contínua
TC	Temperatura no período chuvoso
TS	Temperatura no período seco
USGS	Serviço Geológico Norte-Americano
UFU	Universidade Federal de Uberlândia
UF	Umidade foliar na vegetação
Wo	Frequência adimensional
Xk	Transformada de Fourier Discreto normalizada

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL	1
Referências bibliográficas	4
1 ECOFISIOLOGIA DE DUAS VOCHYSIACEAE ACUMULADORAS DE ALUMÍNIO EM SAVANAS RUPESTRES CALCÁREO E ARENÍTICO	8
1.1 Introdução.....	9
1.2 Material e métodos	11
1.2.1 Caraterização das áreas de estudo	11
1.2.2 Material de estudo	12
1.2.3 Composição química foliar	13
1.2.4 Influência da sazonalidade hídrica sobre o desempenho fotossintético	15
1.2.5 Análise de dados.....	15
1.3 Resultados	16
1.3.1 Composição química foliar	16
1.3.2 Influência da sazonalidade hídrica sobre o desempenho fotossintético de duas espécies crescendo em diferentes tipos de solo.....	16
1.3.2.1 Variações fotoquímicas da <i>Q. parviflora</i>	16
1.3.2.2 Variações fotoquímicas da <i>C. fasciculata</i>	17
1.4 Discussão	22
1.4.1 Composição química foliar de duas espécies crescendo em dois tipos de solos.....	22
1.4.2 Influência da sazonalidade hídrica sobre o desempenho fotossintético de duas espécies crescendo em diferentes tipos de solo.....	23
1.4.2.1 Variações fotoquímicas da <i>Q. parviflora</i>	24
1.4.2.2 Variações fotoquímicas da <i>C. fasciculata</i>	25
1.5 Considerações finais.....	27
1.6 Referências bibliográficas.....	28
1.7 Material suplementar.....	34

2 VARIAÇÃO ESPAÇO TEMPORAL DO ESTADO HÍDRICO FOLIAR EM DUAS ÁREAS DA SAVANA RUPESTRE EM NEOSSOLOS CALCÁREO E ARENÍTICO . 35

2.1 Introdução.....	36
2.2 Material e métodos	38
2.2.1 Descrição das áreas de estudo	38
2.2.2 Aquisição de dados.....	39
2.2.3 Análise de dados.....	40
2.3 Resultados	41
2.3.1 Variações entre UFs' dos cerrados calcáreo e arenítico.....	41
2.3.2 Relação entre UF com as variáveis climáticas	44
2.3.2.1 Sazonalidade da UF, precipitação e temperatura	44
2.3.2.2 Correlação entre UF e variáveis climáticas.....	44
2.4 Discussão	45
2.4.1 Variações entre UFs' dos cerrados calcáreo e arenítico.....	46
2.4.2 Correlação entre UF, precipitação e temperatura.....	48
2.5 Considerações finais.....	51
2.6 Referências bibliográficas.....	51

3 INFLUÊNCIA DA VARIAÇÃO ESPAÇO TEMPORAL DA TEMPERATURA E PRECIPITAÇÃO NA FENOLOGIA DA VEGETAÇÃO EM DUAS ÁREAS DA SAVANA RUPESTRE, CALCÁREO E ARENÍTICO 58

3.1 Introdução.....	59
3.2 Material e métodos	60
3.2.1 Descrição das áreas de estudo	60
3.2.2 Aquisição e processamento de dados	61
3.2.3 Variações da FS nos cerrados calcáreo e arenítico	63
3.2.4 Análise de wavelet	63
3.2.5 Coerência de wavelet	65
3.3 Resultados	66

3.3.1	Variações da FS nos cerrados calcáreo e arenítico	66
3.3.2	Análise de wavelet	69
3.3.3	Coerência de wavelet	70
3.4	Discussão	71
3.4.1	Variações da FS e perfis temporais	71
3.4.2	Análise de wavelet	75
3.4.3	Coerência de wavelet	76
3.5	Considerações finais	77
3.6	Referências bibliográficas.....	78
3.7	Material suplementar.....	84

INTRODUÇÃO GERAL

A disponibilidade hídrica e nutricional são condições primárias para o crescimento, o desenvolvimento e a produtividade das espécies vegetais no ambiente savânico (BUENO et al., 2018; STEVENS et al., 2017; HARIDASAN, 2008). No Cerrado, essas condições variam bastante num gradiente edáfico, inclusive, no ambiente rupestre, que além dos solos desses ecossistemas serem, normalmente, ácidos e pobres em nutrientes, ou seja, solos distróficos (RIBEIRO; WALTER, 1998, 2008), também se caracterizam pela rochosidade, rasos e maior exposição à radiação solar (PEREIRA; FERNANDES, 2022; PEREIRA et al., 2018d; SCHAEFER et al., 2016). Portanto, as espécies que crescem nesses ambientes desenvolver diferentes estratégias fisiológicas e morfológicas, para lidar com múltiplos estresses (SCHAEFER et al., 2016; POREMBSKI, 2007).

Nas espécies vegetais, os tecidos foliares apresentam plasticidade que podem ser vantajosos para lidarem com ambientes estressores (HULSHOF; SPASOJEVIC, 2020). Padrões fisiológicos, relacionados a características foliares, como a capacidade fotossintética das espécies, têm sido utilizados para avaliar as respostas das plantas, quanto às disponibilidades hídrica e nutricional do solo (ARAÚJO et al., 2021^a; MIATTO; WRIGHT; BATALHA, 2016; FRANCO; LÜTTGE, 2002). Isso se deve à estreita ligação entre a umidade foliar e o estado fisiológico da planta, relacionado à sua transpiração e estresse (YUAN et al., 2019). Plantas de ambientes rupestres, portanto, desenvolvem estratégias para reduzir perdas de água em condições de escassez hídrica, dissipando o excesso de energia em forma de calor ou fluorescência, afim de garantir a integridade fotossintética (ARAÚJO et al., 2021b; BENITO GARZÓN et al., 2011).

Espécies vegetais com baixa capacidade de ajustar sua fisiologia, em condições estressantes, como déficit hídrico, podem refletir, numa baixa atividade fotossintética, devido à fotoinibição na captação da luz incidente nos complexos antenas (BRESTIC; ZIVCAK, 2013; HURD, 1974). E, estresse por variações ambientais pode influenciar nos padrões fenológicos das espécies vegetais, dessa forma, as fases fenológicas podem ser indicadoras ecológicas primárias de ocorrência de mudanças ambientais, como temperatura, precipitação, fotoperíodo, entre outros fatores ambientais, que podem causar estresses nas plantas (ARIANO et al., 2022; CAPARROS-SANTIAGO; RODRIGUEZ-GALIANO; DASH, 2021; PUDAS et al., 2008; SCARANO, 2007). Contudo, as espécies vegetais podem apresentar estratégias diferentes para lidar com estresses, como déficit hídrico, nutricional e temperatura em um ambiente

heterogêneo (HAZARIKA; BASUK LANGSTIEH; AUTHOR HAZARIKA, 2022; HULSHOF; SPASOJEVIC, 2020), o que torna algumas espécies mais bem sucedidas, em relação a outras, em uma mesma vegetação. Por essas razões, conhecer o estado hídrico e capacidade fotossintética de espécies, e fenológico de comunidades vegetais, pode fornecer informações importantes na compreensão da dinâmica de crescimento e desenvolvimento de espécies ou comunidades vegetacionais, em diferentes condições ambientais, especialmente as desfavoráveis.

As plantas no Cerrado lidam com acidez e elevada saturação por alumínio trocável (Al^{3+}) do solo (HAZARIKA; BASUK LANGSTIEH; AUTHOR HAZARIKA, 2022; HARIDASAN, 2008;). E, para sobreviverem nesses ambientes, algumas espécies savânicas desenvolveram mecanismos de tolerância interna ao alumínio edáfico (Al^{3+}) (MALTA et al., 2016; WATANABE; OSAKI, 2006), a ponto de poderem acumular no tecido vegetal teores ≥ 1000 mg/kgAl (WATANABE T, 2022; JANSEN et al., 2002). No geral, o Al^{3+} influencia negativamente no crescimento e produtividade das culturas agrícolas (HAZARIKA; BASUK LANGSTIEH; AUTHOR HAZARIKA, 2022; YANG et al., 2015), porém, no ambiente do Cerrado, plantas acumuladoras crescem juntas com as que não acumulam Al^{3+} , sem danos aparentes nos seus tecidos (DE ANDRADE et al., 2011). No entanto, o papel do Al^{3+} nas espécies acumuladoras do alumínio (Al), ainda é discutido na literatura.

Apesar de avanços recentes na área da genética molecular indicarem papel positivo do Al na fotossíntese e no crescimento de algumas espécies vegetais (DE CASTRO et al., 2022; WATANABE T, 2022; NOGUEIRA et al., 2019; PEREIRA et al., 2018^a; DE ANDRADE et al., 2011), não encontramos na literatura, estudos relatando respostas fisiológicas das acumuladoras de Al ao déficit hídrico, e, nenhum estudo sobre a fenologia e estado hídrico foliar de vegetação arbustivo-arbórea em cerrado rupestre calcáreo.

No ambiente do Cerrado, incluindo rupestre, a maioria das espécies acumuladoras de Al ocorrem em solos ácidos e ditróficos (RIBEIRO; WALTER, 1998, 2008). E, poucas espécies acumuladoras de Al preferem solos mesotróficos, que se destacam pelo elevado pH e cálcio, como a *Callisthene fasciculata* Mart. (*C. fasciculata*) (DE SOUZA et al., 2020; HARIDASAN; DE ARAÚJO, 1988). Entretanto, recentemente, foi encontrado um cerrado *stricto sensu* crescendo nos afloramentos calcáreo, próximo de afloramentos arenítico, sobre Neossolo Litólico). (ALVES et al., 2018, 2021), sendo incomum sua no ambiente do Cerrado (Fig.1).

Figura 1 – Ilustração das duas áreas do estudo, em cerrado rupestre sobre afloramentos calcáreo e arenítico.



Nesse contexto, procuramos estudar as respostas ecofisiológicas sazonais de duas espécies lenhosas (Vochysiaceae) acumuladoras de Al, *C. fasciculata*. E *Qualea parviflora* Mart. (*Q. parviflora*) (HARIDASAN, 2008), vegetando em condições contrastantes em Neossolos Litólicos calcáreo (eutrófico) e arenítico (distrófico) (ALVES et al., 2018, 2021). Solos sob influência de rochas calcáreas apresentam, normalmente, baixa capacidade de retenção hídrica (LUGO; MEDINA; HELMER, 2006), enquanto aqueles sob influência arenítica se caracterizam pela baixa concentração de nutrientes e maior saturação por Al^{3+} e de acidez edáficos (FERREIRA DA MOTTA et al., 2002). Portanto, a hipótese central foi que, a vegetação nos dois cerrados rupestres apresenta respostas diferentes às variações ambientais sazonais, como temperatura e precipitação ao longo do tempo, em Neossolos calcáreo e arenítico. A tese possui três capítulos que abordam, questões mencionadas acima, através de estudos auto e sinecológicos, que discutiram aspectos ecofisiológicos das espécies *C. fasciculata* e *Q. parviflora*, em afloramentos de calcáreo e arenítico, bem como variações da fenologia e umidade foliar da vegetação, em dois cerrados rupestres, um em afloramento calcáreo e outro sob influência do arenito. No primeiro capítulo caracterizamos a fenologia sazonal interanual

das duas comunidades arbustivo-arbóreas presentes em Neossolos calcáreo e arenítico. No segundo capítulo apresentamos as capacidades hídricas foliares, sazonais interanuais, dessas duas comunidades savânicas, expostas a condições climáticas sazonais. E no terceiro capítulo mostramos, a partir da fotoquímica da fotossíntese das espécies *Q. parviflora* e *C. fasciculata*, representadas por populações presentes tanto em Neossolo calcáreo como no arenítico, oportunidade que nos permitiu seus comportamentos através de diferentes estratégias adotadas, em resposta à sazonalidade hídrica e qualidades nutricionais nas duas áreas rupestres estudadas. Este trabalho mostrou que, as formações vegetacionais das savanas no ambiente rupestres, calcáreo e arenítico, gerem respostas diferentes às variações ambientais sazonais, temperatura e precipitação, a longo prazo.

Referências bibliográficas

- ALVES, V. N.; TORRES, J. L. R.; LANA, R. M. Q.; PINHEIRO, M. H. O. Nutrient cycling between soil and leaf litter in the cerrado (Brazilian savanna) on eutrophic and dystrophic neosols. **Acta Botanica Brasilica**, v. 32, n. 2, p. 169–179, 2018. <http://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0369>
- ALVES, V. N.; BERTIN, D. G.; SANTOS, D. D. S.; WENDLING, B.; LANA, R. M. Q.; TORRES, J. L. R.; PINHEIRO, M. H. O. Decomposition of leaf litter in the brazilian savanna on limestone and sandstone neosols. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 93, n. 3, 2021. <http://doi.org/10.1590/0001-3765202120200372>
- ARAÚJO, I.; SCALON, M. C.; AMORIM, I.; CRUZ, W. J. A.; REIS, S. M. Contrasting Vegetation Gradient Effects Explain the Differences in Leaf Traits Among Woody Plant Communities in the Amazonia-Cerrado Transition. **Research Square**, p. 1-23, 2021a. <http://doi.org/10.21203/rs.3.rs-211772/v1>
- ARAÚJO, I.; MARIMON, B. S.; SCALON, M. C.; CRUZ, W. J. A.; FAUSET, S.; VIEIRA, T. C. S.; GALBRAITH, D. R.; GLOOR, M. U. Intraspecific variation in leaf traits facilitates the occurrence of trees at the Amazonia–Cerrado transition. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 279, p. 151-829, 2021b. <http://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151829>
- ARIANO, A. P. R.; PESSOA, M. J. G.; RIBEIRO-JÚNIOR, N. G.; EISENLOHR, P. V.; SILVA, I. V. DA. Structural leaf attributes indicate different degrees of xeromorphism: New discoveries in co-occurring species of savanna and forest formations. **Flora: Morphology,**

Distribution, Functional Ecology of Plants, v. 286, n. 151-973, 2022.

<http://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151972>

BENITO GARZÓN, M.; ALÍA, R.; ROBSON, T. M.; ZAVALA, M. A. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change.

Global Ecology and Biogeography, v. 20, n. 5, p. 766–778, 2011.

<http://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00646.x>

BRESTIC, M.; ZIVCAK, M. PSII fluorescence techniques for measurement of drought and high temperature stress signal in plants: protocols and applications. Em: ROUTH, G. R.; DAS, A. B. (Eds.). **Molecular Stress Physiology of Plants**. 2013, p. 87–131.

http://dx.doi.org/10.1007/978-81-322-0807-5_4

BUENO, M. L.; DEXTER, K. G.; PENNINGTON, R. T.; PONTARA, V.; NEVES, D. M.; RATTER, J. A.; DE OLIVEIRA-FILHO, A. T. The environmental triangle of the Cerrado Domain: Ecological factors driving shifts in tree species composition between forests and savannas. **Journal of Ecology**, v. 106, n. 5, p. 2109–2120, 2018. <http://doi.org/10.1111/1365-2745.12969>

CAPARROS-SANTIAGO, J. A.; RODRIGUEZ-GALIANO, V.; DASH, J. Land surface phenology as indicator of global terrestrial ecosystem dynamics: A systematic review. **ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing**, v. 171, p. 330–347, 2021.

<http://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2020.11.019>

DE ANDRADE, L. R. M.; BARROS, L. M. G.; ECHEVARRIA, G. F.; VELHO DO AMARAL, L. I.; COTTA, M. G.; ROSSATTO, D. R.; HARIDASAN, M.; FRANCO, A. C. Al-hyperaccumulator Vochysiaceae from the Brazilian Cerrado store aluminum in their chloroplasts without apparent damage. **Environmental and Experimental Botany**, v. 70, p. 37–42, 2011. <http://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.05.013>

DE CASTRO, L. M. R.; VINSON, C. C.; DA GORDO, S. M. C.; WILLIAMS, T. C. R.; CURY, N. F.; DE SOUZA, M. C.; PEREIRA, L. A. R. Molecular and physiological aspects of plant responses to aluminum: what do we know about Cerrado plants? **Revista Brasileira de Botânica**, n. 0123456789, 2022. <http://doi.org/10.1007/s40415-021-00781-1>

FERREIRA DA MOTTA, P. E.; DE CARVALHO FILHO, A.; CARLOS KER, J.; RENDEIRO PEREIRA, N.; DE CARVALHO, W.; BLANCANEUX, P. Relações solo-superfície geomórfica e evolução da paisagem em uma área do Planalto Central Brasileiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, n. 6, p. 869–878, 2002.

<http://doi.org/10.1590/s0100-204x2002000600017>

FRANCO, A. C.; LÜTTGE, U. Midday depression in savanna trees: Coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. **Oecologia**, v. 131, n. 3, p. 356–365, 2002. <http://doi.org/10.1007/s00442-002-0903-y>

HARIDASAN, M. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, n. 3, p. 183–195, 2008. <http://doi.org/10.1590/s1677-04202008000300003>

HURD, E. A. Phenotype and drought tolerance in wheat. **Agricultural Meteorology**, v. 14, n. 1-2, p. 39-55, 1974. [http://dx.doi.org/10.1016/0002-1571\(74\)90009-0](http://dx.doi.org/10.1016/0002-1571(74)90009-0)

JANSEN, S.; BROADLEY, M. R.; ROBBRECHT, E.; SMETS, E. Aluminum hyperaccumulation in angiosperms: A review of its phylogenetic significance. **Botanical Review**, v. 68, n. 2, p. 235–269, 2002. [http://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068](http://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068)

LUGO, A.; MEDINA, E.; HELMER, E. Botanical and ecological basis for the resilience of antillean dry forests. Em: PENNINGTON RT, LEWIS GP, R. J. (Ed.). **Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Diversity, Biogeography, and Conservation**. Boca Raton, Florida: CRC Press, Taylor & Francis, 2006, p. 359–381. <http://dx.doi.org/10.1201/9781420004496.ch15>

MIATTO, R. C.; WRIGHT, I. J.; BATALHA, M. A. Relationships between soil nutrient status and nutrient-related leaf traits in Brazilian cerrado and seasonal forest communities. **Plant and Soil**, v. 404, n. 1–2, p. 13–33, 2016. <http://doi.org/10.1007/s11104-016-2796-2>

NOGUEIRA, M. A.; BRESSAN, A. C. G.; PINHEIRO, M. H. O.; HABERMANN, G. Aluminum-accumulating Vochysiaceae species growing on a calcareous soil in Brazil. **Plant and Soil**, v. 437, n. 1–2, p. 313–326, 2019. <http://doi.org/10.1007/s11104-019-03978-2>

PEREIRA, C. C.; FERNANDES, G. W. Cerrado Rupestre is not Campo Rupestre: The unknown and threatened savannah on rocky outcrops. **Nature Conservation**, v. 49, p. 131–136, 2022. <http://doi.org/10.3897/natureconservation.49.89237>

PEREIRA, G. C.; CLODE, P. L.; OLIVEIRA, R. S.; LAMBERS, H. Eudicots from severely phosphorus-impooverished environments preferentially allocate phosphorus to their mesophyll. **New Phytologist**, v. 218, n. 3, p. 959–973, 2018a. <http://doi.org/10.1111/nph.15043>

PEREIRA, M. M. D.; BRAGA, P. E. T.; GUIOMAR, N.; SANTOS, F. D. S.; RIBEIRO, S. The flora and vegetation of rocky outcrops in three municipalities in the northern region of Ceará, Brazil: Phytosociological characterization. **Rodriguesia**, v. 69, n. 2, p. 281–299, 2018b. <http://doi.org/10.1590/2175-7860201869202>

POREMBSKI, S. Tropical inselbergs: Habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 4, p. 579–586, 2007.
<http://doi.org/10.1590/S0100-84042007000400004>

PUDAS, E.; LEPPÄLÄ, M.; TOLVANEN, A.; POIKOLAINEN, J.; VENÄLÄINEN, A.; KUBIN, E. Trends in phenology of *Betula pubescens* across the boreal zone in Finland. **International Journal of Biometeorology**, v. 52, n. 4, p. 251–259, 2008.
<http://doi.org/10.1007/s00484-007-0126-3>

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do bioma Cerrado. Em: SANO, S.; ALMEIDA, S. (Eds.). **Cerrado: ambiente e flora**. Brasília: Embrapa, 1998. p. 89–166.

SCARANO, F. R. Rock outcrop vegetation in Brazil: a brief overview. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 4, p. 561–568, 2007. <http://doi.org/10.1590/S0100-84042007000400002>

SCHAEFER, C. E. G. R.; CORRÊA, G. R.; CANDIDO, H. G.; ARRUDA, D. M.; NUNES, J. A.; ARAUJO, R. W.; RODRIGUES, P. M. S.; FERNANDES FILHO, E. I.; PEREIRA, A. F. S.; BRANDÃO, P. C.; NERI, A. V. The physical environment of rupestrian grasslands (campos rupestres) in Brazil: Geological, geomorphological and pedological characteristics, and interplays. Em: **Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil**. p. 15–54, 2016. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_2

WATANABE T. Basic understanding of aluminum accumulator plants. **Eurasian J.**, n. 22, p. 59–62, 2022.

WATANABE, T.; OSAKI, M. Communications in Soil Science and Plant Analysis
Mechanisms of adaptation to high aluminum condition in native plant species growing in acid soils: a review. p. 37–41, 2006.

YANG, M.; TAN, L.; XU, Y.; ZHAO, Y.; CHENG, F.; YE, S.; JIANG, W. Effect of low pH and aluminum toxicity on the photosynthetic characteristics of different fast-growing *Eucalyptus* vegetatively propagated clones. **PLoS ONE**, v. 10, n. 6, 2015.
<http://doi.org/10.1371/journal.pone.0130963>

YUAN, Q.; LI, S.; YUE, L.; LI, T.; SHEN, H.; ZHANG, L. Monitoring the variation of vegetation water content with machine learning methods: Point-surface fusion of MODIS products and GNSS-IR observations. **Remote Sensing**, v. 11, n. 12, 2019.
<http://doi.org/10.3390/rs11121440>

1 ECOFISIOLOGIA DE DUAS VOCHYSIACEAE ACUMULADORAS DE ALUMÍNIO EM SAVANAS RUPESTRES CALCÁREO E ARENÍTICO

RESUMO

Espécies de plantas que crescem em ambientes rochosos, como os cerrados rupestres, lidam com recursos limitados, influenciados pela sazonalidade ambiental. Estas desenvolveram habilidades ecofisiológicas em resposta a filtros impostos pelo ambiente. A partir disso, procuramos compreender como as condições edáficas em solos calcáreo (eutrófico) e arenítico (distrófico), e a sazonalidade hídrica, influenciam a química foliar e taxas fotossintéticas. No Cerrado, *Callisthene fasciculata* é frequente em solos mesotróficos, e *Qualea parviflora* comum nos solos distróficos. No presente estudo, testamos se estas espécies possuem composições químicas foliares contrastantes em solos calcáreo e arenítico, e se a sazonalidade das chuvas também determinam rendimentos fotossintéticos distintos, consequência de preferências edáficas das duas espécies. Observamos que as condições edáficas não refletiram na química foliar, exceto nas concentrações do P para ambas as espécies. Observamos também forte influência da sazonalidade e do tipo de solo na fotoquímica da fotossíntese, assim como a intolerância das espécies ao déficit hídrico nos dois solos. *Q. parviflora* foi submetida a condições mais estressantes de déficit hídrico, no solo arenítico, principalmente no período seco, porém, o rendimento quântico operacional do fotosistema II (PSII) foi maior nesse mesmo solo no período chuvoso. Ao passo que *C. fasciculata*, confirmou a intolerância ao déficit hídrico no solo calcáreo, pelo baixo rendimento quântico, mas apresentou maior capacidade operacional do PSII, na seca. Mostramos que, para estas duas espécies, a absorção de nutrientes edáficos não depende da sua disponibilidade no solo. As taxas fotossintéticas respondem à sazonalidade hídrica e ao tipo de solo. *Q. parviflora* apresentou maior desempenho fotossintético em solo arenítico nas chuvas, sendo regulado na seca. Enquanto que *C. fasciculata* foi menos tolerante ao déficit hídrico no solo calcáreo, mas foi mais eficiente na regulação fotossintética nesse mesmo solo. Foi possível constatar que cada espécie tem sua própria plasticidade fisiológica para lidar com os períodos de seca em solos eutróficos e distróficos.

Palavras-Chave: adaptações fisiológicas; estresse abiótico; Neossolos Litólicos; savanas tropicais; cerrado rupestre calcáreo.

1.1 Introdução

As savanas estão entre os principais domínios fitogeográficos mundiais e contribuem com um terço da produtividade primária do planeta (STEVENS et al., 2017). O Cerrado é uma savana brasileira formada por um mosaico de diferentes tipos vegetacionais, como formações florestais, savânicas e campestres (GONCALVES et al., 2021; RIBEIRO; WALTER, 2008). De fato, as espécies de plantas adaptadas à ambientes do Cerrado, desenvolvem uma ampla gama de respostas ecofisiológicas (DE CASTRO et al., 2022) que podem refletir aspectos físico-químicos do solo, da sazonalidade climática, da topografia e do fogo (CORDEIRO et al., 2021; LACERDA; MAPELI, 2021; BUENO et al., 2017; PAUSAS; DANTAS, 2017). Estes fatores abióticos são críticos nos ambientes rupestres, especialmente a sazonalidade hídrica, caracterizada por verões quentes e chuvosos contrastando com invernos frios e secos (OLIVEIRA et al., 2020). A combinação de solos rasos e rochosos, distróficos (SOUZA; GALVÃO; SANTOS, 2010; RIBEIRO; WALTER, 1998;) com a alta exposição à radiação solar (PEREIRA et al., 2018^a), pode tornar as espécies que crescem nestes ambientes rupestres mais suscetíveis ao déficit hídrico sazonal (OLIVEIRA et al., 2020; SIMON; PENNINGTON, 2012). E, os vegetais nos ambientes rupestres podem apresentar diferentes mecanismos de respostas fisiológicas (ARIANO et al., 2022; PEREIRA et al., 2018a).

Solos rasos podem apresentar concentrações maiores nos teores de alumínio (Al) que, de forma geral, são tóxicas para as plantas (RAHMAN et al., 2018). Entretanto, algumas espécies nativas do Cerrado, incluindo cerrado rupestre, conseguem lidar com este metal tóxico sem danos aparentes (POSCHENRIEDER; BUSOMS; BARCELÓ, 2019; HARIDASAN, 2008). Loranthaceae, Melastomataceae, Rubiaceae e Vochysiaceae são as quatro mais comuns famílias acumuladoras de Al que ocorrem no Cerrado e, a última destaca-se pela grande distribuição dentro do mosaico vegetacional do bioma (DE CASTRO et al., 2022; FELFILI; FAGG, 2007). Algumas espécies de Vochysiaceae, têm preferências diferenciadas quanto aos tipos edáficos (RATTER; BRIDGEWATER; RIBEIRO, 2006). Boa parte das espécies ocorrem em solos ácidos (pH<5,0), distróficos e com teores elevados de alumínio trocável (Al³⁺) (PEREIRA et al., 2018b; HARIDASAN, 2008), como *Qualea parviflora*. Contudo, *Callisthene fasciculata* apresenta maior afinidade com solos mesotróficos, com alto teor de cálcio (Ca), levemente ácidos (pH>6,0) e Al³⁺ quase ausente (DE SOUZA et al., 2017), sendo uma acumuladora com comportamento calcícola (DE SOUZA et al., 2020). Todavia, as respostas ao

Al³⁺, assim como a compartimentalização desse metal nas plantas nativas do Cerrado, ainda é discutido na literatura.

Estudos têm sugerido um provável efeito fisiológico positivo do Al nas espécies acumuladoras do Cerrado (DE ANDRADE et al., 2011), e.g., favorecendo a divisão e o alongamento celular (SUN et al., 2020), mas, variando segundo as concentrações do metal no solo (RODRIGUES et al., 2019). Há relatos que o Al não teria influência negativa na assimilação do dióxido de carbono (CO₂), e que contribuiria no crescimento e desenvolvimento das espécies acumuladoras deste metal, não sendo considerado, portanto, como fator estressor para espécies acumuladoras (DE CASTRO et al., 2022; CURY et al., 2019). Porém, ainda é incerta a interferência do Al na absorção de macro e micronutrientes (MUHAMMAD; ZVOBGO; ZHANG, 2019; HARIDASAN; DE ARAÚJO, 1988).

A presença de Al nas folhas maduras nas acumuladoras com valores abaixo de 4000 mg/kg Al pode variar com a sazonalidade, aumentando o teor de Al à medida em que o período de crescimento foliar tende a findar (TIMPONE; HABERMANN, 2022; MAZORRA et al., 1987). O Al, na maioria das espécies acumuladoras no Cerrado, pode ser encontrado em todos os órgãos da planta, desde raízes às folhas, incluindo flores e frutos (TIMPONE; HABERMANN, 2022). Todavia, casca e folhas senescentes acumulam mais Al do que as folhas maduras e jovens em *Miconia albicans*, sendo o mesmo padrão registrado em espécies de Vochysiaceae, e.g. *Qualea parviflora* e *Qualea grandiflora* (TIMPONE; HABERMANN, 2022; NOGUEIRA et al., 2019).

No Cerrado, geralmente, as acumuladoras de Al crescem em solos distróficos, como os areníticos, com maior concentração de Al³⁺ trocável (forma mais tóxica) e baixo pH, e poucas espécies acumuladoras de alumínio ocorreriam, preferencialmente, em solos mesotróficos (baixo teor de Al, alto de pH e Ca), apresentando comportamento calcífuga (DE SOUZA et al., 2020; HARIDASAN; DE ARAÚJO, 1988). Não obstante, recentemente, foi encontrado no cerrado *stricto sensu* em afloramentos de calcáreo (solo eutrófico), espécies acumuladoras de Al (ALVES et al., 2018). Essas espécies, além do provável estresse provocado por baixa saturação por Al no solo, precisam contornar limitações quanto a déficits hídricos provocados pela menor profundidade edáfica de áreas rupestres, e devido à maior porosidade da rocha calcária, o solo em afloramentos calcáreos são considerados de baixa capacidade de retenção hídrica, sendo, portanto, suscetíveis ao déficit hídrico sazonal (CRAWLEY, 2007; LUGO; MEDINA; HELMER, 2006). Assim sendo, espécies crescendo neste ambiente, principalmente no período seco, poderiam apresentar impacto negativo mais evidente em seu metabolismo. Por exemplo, uma redução no conteúdo da clorofila pode resultar em uma baixa eficiência

fotoquímica no fotossistema II (BIJALWAN; SHARMA; KAUSHIK, 2022; BRESTIC; ZIVCAK, 2013), favorecendo a dissipação de excesso de energia nas formas da fluorescência ou calor (BRESTIC; ZIVCAK, 2013). No entanto, não encontramos na literatura, estratégias fisiológicas das espécies crescendo no cerrado calcáreo, em afloramentos rochosos no Cerrado. Porém, em ambiente rupestre, *Vochysia thyrsoidea*, acumuladora de Al (HARIDASAN, 2008), reduziu seu rendimento quântico potencial no fotossistema II em condições do déficit hídrico (PEREIRA et al., 2018^a). Geralmente, a redução do rendimento quântico potencial, devido à presença de algum fator estressor, resulta em aumento na dissipação de energia em formas de fluorescência ou calor (KALAJI et al., 2017). Assim, apresentamos as seguintes questões: como as condições edáficas contrastantes podem influenciar a química foliar e, conseqüentemente, nas taxas fotossintéticas? Como as taxas fotossintéticas das espécies *Q. parviflora* e *C. fasciculata* variam no cerrado *stricto sensu* em relação aos afloramentos de calcáreo e arenítico, e quanto à sazonalidade hídrica e disponibilidade nutricional? Desse modo, trabalhamos com as hipóteses de que, (i) a composição química foliar das espécies *Q. parviflora* (calcífuga) e *C. fasciculata* (calcícola) reflitam as condições edáficas contrastantes, impostas nos solos calcáreo e arenítico; e, (ii) a marcante sazonalidade hídrica na região dos cerrados rupestres, determine a adoção de estratégias de rendimento quântico fotossintético distintas das espécies, como influência também dos tipos edáficos em que vegetam.

1.2 Material e métodos

1.2.1 Caracterização das áreas de estudo

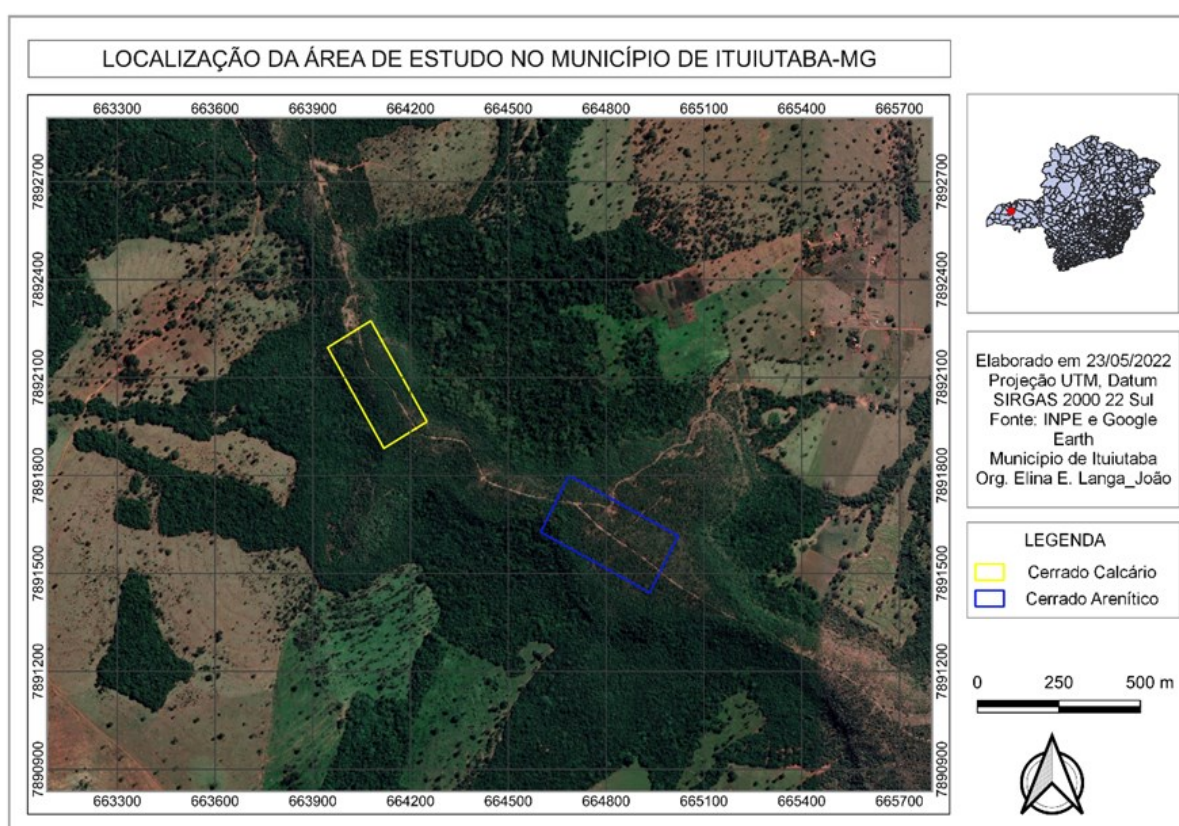
O estudo foi conduzido, no ano de 2021, em um remanescente de cerrado *stricto sensu* localizados no município de Ituiutaba, estado de Minas Gerais, Sudeste do Brasil (Fig. 2). As áreas são contíguas no mesmo morro testemunho, entre 610 m (Neossolo calcáreo) e 706 m (Neossolo arenítico) de elevação (ALVES et al., 2018), separadas por cerca de 700 metros de distância (19° 3.425'S, 49° 26.422'W e 19° 3.611'S, 49° 26.131'W). O clima é definido como tropical savânico tipo A_w segundo classificação de Köppen (ALVARES et al., 2013b). A precipitação na região de estudo, no período de 2015 a 2019, foi de 1124 mm (Fig.3) e, a média geral da temperatura foi 24°C, a média das diárias de mês mais frio foi de 19,6 °C e de mais quente foi 27,9 °C (Fig.3).

Mesmo sujeitas às mesmas variações de intensidades de radiação solar, temperatura e precipitação devido à proximidade, as condições químicas edáficas são opostas, principalmente a saturação por Al, Ca e pH, nas duas áreas. Os solos são rasos devido aos afloramentos de

rochas calcita (Neossolos calcáreo) e arenito (Neossolo arenítico) (ALVES et al., 2018; EMBRAPA, 2006).

As duas áreas foram classificadas como cerrado *stricto sensu*, com predomínio do estrato arbustivo-arbóreo, altura média variando entre 3 a 4 metros, com abundância do estrato herbáceo (RIBEIRO; WALTER, 2008). Porém, a vegetação sob influência da rocha calcárea (Fig. 4A), apresenta estrato arbustivo-arbóreo mais denso do que a vegetação sob influência da rocha arenítica (Fig. 4B).

Figura 2 - Localização das áreas de estudo no município de Ituiutaba, estado de Minas Gerais, Sudeste do Brasil.

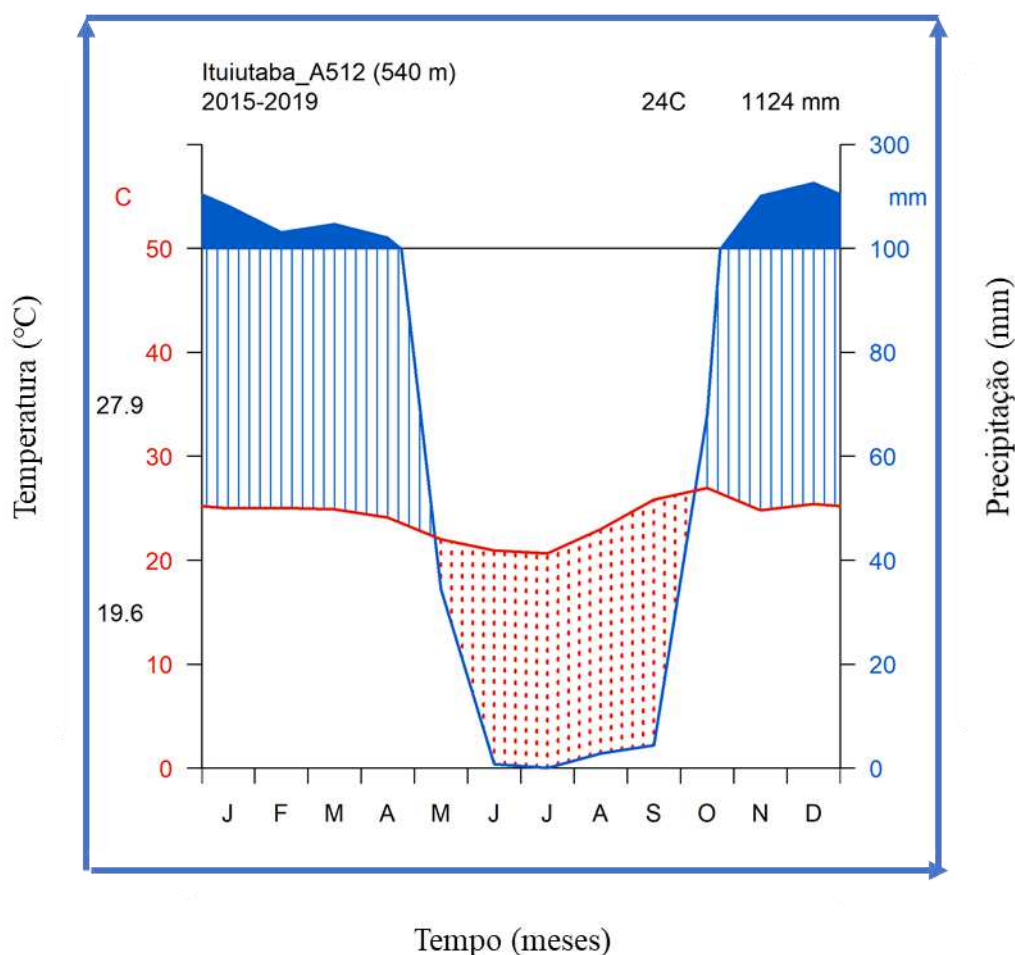


1.2.2 Material de estudo

Foram selecionadas como modelos de estudo duas espécies acumuladoras de alumínio, ambas pertencentes à família Vochysiaceae, e com preferências edáficas contrastantes. *Q. parviflora* (Fig. 4D), apesar de também ocorrer no solo calcáreo, é mais frequente em solos savânicos distróficos, ao passo que *C. fasciculata* (Fig. 4C) prefere solos mesotróficos (DE CASTRO et al., 2022; RIBEIRO; WALTER, 2008; RATTER; BRIDGEWATER; RIBEIRO,

2006). As duas espécies têm a forma de crescimento decíduo, segundo a nossa observação em campo e relatos encontrados na literatura (FERREIRA et al., 2017). Neste estudo, foram usadas como unidades amostrais 10 plantas de cada espécie encontradas nos dois tipo dos solos, calcáreo (n=10) e arenítico (n=10). As plantas foram selecionadas aleatoriamente, com distância mínima de 10 m de separação entre elas, com altura \geq a 3 m (Fig. 4A e 4B).

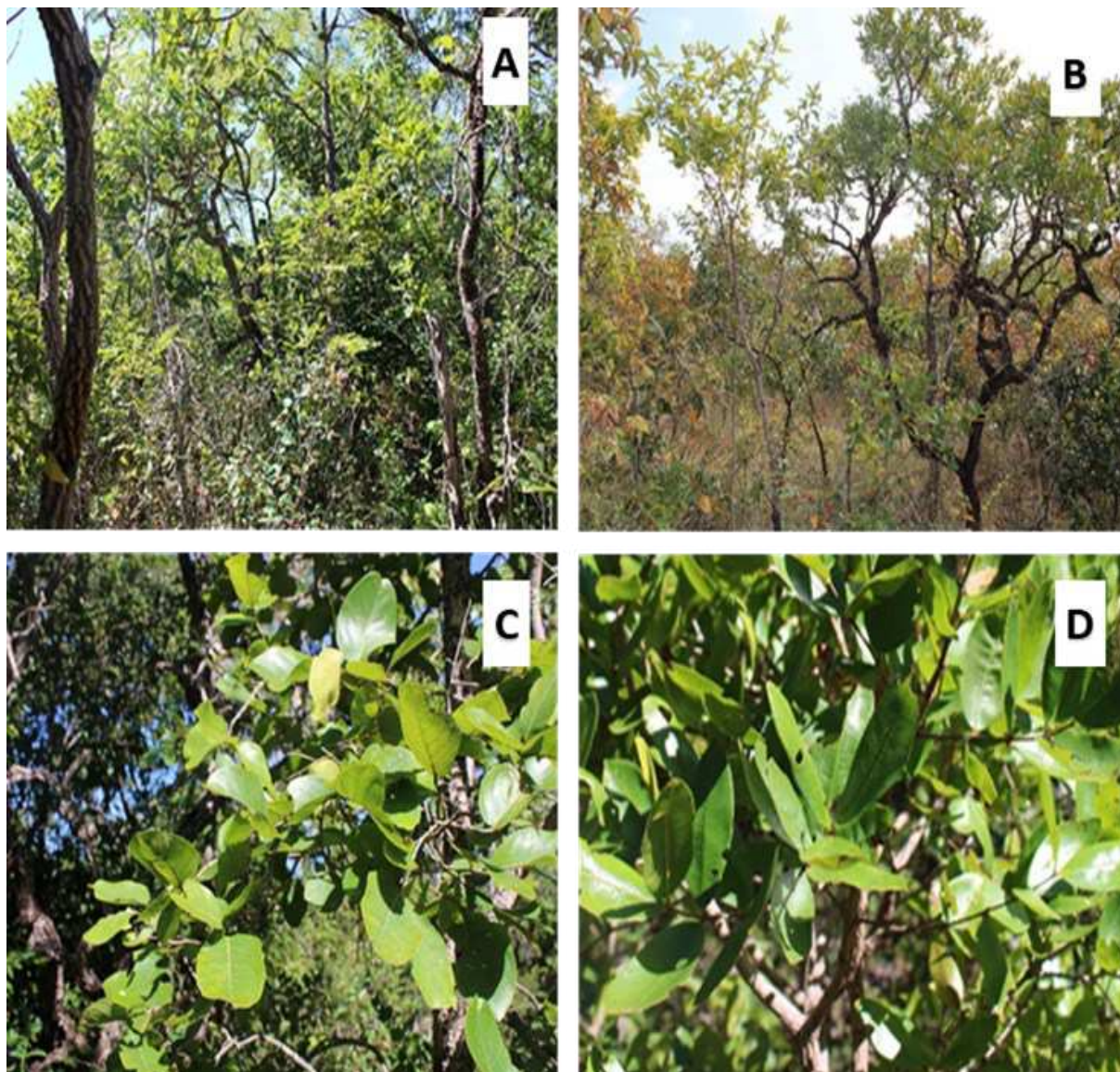
Figura 3 - Diagrama climático do período entre 2015/2019. O preenchimento azul sólido indica o período úmido com precipitação mensal maior que 100 mm ($P > 100$ mm), linha vertical azul indica o período úmido com precipitação mensal menor que 100 mm ($P < 100$ mm), pontilhados vermelhos indica período seco. Valores da temperatura a preto à esquerda representam média máxima diária do mês mais quente - 27,9 °C, e média mínima diária do mês mais frio - 19,6 °C.



1.2.3 Composição química foliar

Coletamos amostras nos Neossolos calcáreo (n=4) e arenítico (n=4), para análises físico-químicas dos solos. As amostras foram homogeneizadas a partir de 15 subamostras coletadas próximo das plantas selecionadas aleatoriamente. As amostras foram então encaminhadas ao

Figura 4 - Vegetação do cerrado *stricto sensu* sobre Neossolo calcáreo (A) e Neossolo arenítico (B). Também as folhas das espécies *C. fasciculata* (C) e *Q. parviflora* (D).



Laboratório de Análise de Solos (LABAS), do Instituto de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Uberlândia (UFU), para análises dos teores de macronutrientes, alumínio, pH e matéria orgânica (RAIJ et al., 2001). Foram analisados os teores porcentuais de areia, argila e silte (EMBRAPA, 1997). Foram calculadas a saturação por bases (V%), a capacidade de troca catiônica (CTC) e a soma de bases (SB) (EMBRAPA, 2006).

Para a identificação de diferenças na composição química foliar entre as duas espécies estudadas, nos Neossolos calcáreo e arenítico, foram coletadas 10 folhas bem expandidas no dossel, saudáveis e sem sinais de danos mecânicos. Essas amostras foram secas em estufa a

60°C por 48h, moídas e encaminhadas ao Laboratório de Solos e Planta do Instituto Agronômico de Campinas (IAC), para quantificação de macronutrientes (N, P, Ca, K, Mg e S), micronutrientes (B, Fe, Mn, Cu e Zn) e Al. A partir da digestão nítrico-perclórica foi determinada a concentração dos elementos químicos em estudo, exceto o N que foi obtido pelo método de Kjeldahl, após solubilização sulfúrica (CARMO et al., 2000).

1.2.4 Influência da sazonalidade hídrica sobre o desempenho fotossintético

Em cada planta previamente identificada, foi selecionada uma folha (madura, expandida e exposta aos primeiros raios solares da manhã), com aparência saudável e sem injúrias mecânicas. As amostras foram analisadas por meio da técnica de fluorescência da clorofila *a* que permite a detecção de estresses ambientais pela distinção das vias fotoquímicas das não-fotoquímicas, na dissipação de energia absorvida pela planta. As análises foram realizadas no período da manhã (08hs as 10hs), tanto no período seco, em junho, quanto no chuvoso, em março, utilizando-se o equipamento de imagem de fluorescência modulada, Handy Fluorcam PSI (Photo Systems Instrument, República Tcheca).

A manutenção da integridade das cadeias transportadoras de elétrons e o rendimento fotoquímico dos tecidos foliares, foram demonstradas após adaptação ao escuro (30 minutos), e exposição a vários tratamentos de luz seguindo o protocolo do software - Quenching1 (Photo Systems Instruments, Versão 2) (PHOTON, 2019). Os seguintes parâmetros foram usados neste estudo: F_0 (fluorescência basal do fotossistema II (PSII) adaptado ao escuro); F_m (fluorescência máxima do PSII); F_p (máxima fluorescência resultante da redução rápida das plastoquinonas); F_v (fluorescência variável); F_v/F_m (rendimento quântico potencial do PSII onde, $F_v = F_m - F_0$); $(F'_m - F')/F'_m$ (capacidade operacional do PSII, onde F'_m é o sinal de fluorescência quando os centros de reação do PSII estão fechados durante a adaptação a luz e, F' é o sinal de fluorescência na luz); qP_Lss (coeficiente da dissipação fotoquímico na luz no estado estacionário, estima a fração de centros de reação no PSII abertos); qP_Ln (coeficiente da dissipação fotoquímico durante a luz); Rfd (declínio da razão da fluorescência na luz, usado para estimar a vitalidade do tecido vegetal); NPQ (dissipação não-fotoquímica no estado estacionário (OXBOROUGH, 2004; GENTY; BRIANTAIS; BAKER, 1989).

1.2.5 Análise de dados

As diferenças estatísticas nas características físico-químicas dos solos calcáreo e arenítico, assim como nas concentrações dos elementos químicos foliares nas duas espécies, nos mesmos ambientes, foram analisadas por meio do teste t de Student, aplicado aos dados

que mostraram normalidade e, o teste de Kruskal-Wallis, para dados que não atenderam à premissa mencionada, a 5% de probabilidade. A influência dos fatores solo, estação e interação sobre a fotoquímica da fotossíntese das espécies foram avaliados por meio da análise de variância, ANOVA dois fatores, a 5% de probabilidade, após remoção de valores extremos. Todas as análises estatísticas foram realizadas no ambiente R (R CORE TEAM, 2021).

1.3 Resultados

1.3.1 Composição química foliar

As análises físico-químicas dos solos calcáreo e arenítico mostraram diferenças em todos os macronutrientes avaliados, exceto para potássio e parâmetros físicos, *i.e.* argila, silte, areia fina e areia grossa (Tabela 1). Os parâmetros mais contrastantes foram o cálcio e o alumínio, ou seja, o solo calcáreo tem mais cálcio e o solo arenítico tem mais alumínio. Adicionalmente, o solo calcáreo destacou-se por acumular 42% da matéria orgânica e 11% de pH mais alcalino em relação ao arenítico (Tabela 1).

As análises químicas foliares para cada espécie crescidas nos diferentes tipos de solo (calcáreo e arenítico), revelaram a existência de variações quanto à química foliar nas duas espécies (Tabela 2). Em *Q. parviflora* houve variações nas concentrações de P, K, Cu e B, sendo maiores no solo calcáreo, enquanto que os metais S, Fe e Mn tiveram valores significativamente maiores no solo arenítico. No entanto, não houve variações nas concentrações químicas foliares de Ca, Mg, Zn, Al e N.

Para as folhas de *C. fasciculata*, os maiores valores foram obtidos para P, K, Cu, B e Al quando crescidas em solo calcáreo, e, Fe e Zn no solo arenítico (Tabela 2). Todavia, não houve variações nas concentrações de Ca, Mg, S, Mn e N.

1.3.2 Influência da sazonalidade hídrica sobre o desempenho fotossintético de duas espécies crescendo em diferentes tipos de solo

1.3.2.1 Variações fotoquímicas da *Q. parviflora*

A fluorescência basal (F0), Fm e Fp variaram com a sazonalidade ($F_{1,31}=21,32$, $p<0,001$; $F_{1,31}=67,50$, $p<0,001$, e $F_{1,31}=8,16$, $p=0,007$, respectivamente, Fig.5). Contudo, não foram observadas diferenças quando as espécies foram comparadas quanto ao solo para estes parâmetros. Fv teve tanta influência da sazonalidade ($F_{1,31}=140,56$, $p<0,001$, Fig.5) quanto do solo ($F_{1,31}=5,42$, $p=0,02$, Fig.5).

Tabela 1 – Características físico-químicas dos solos calcáreo e arenítico. O T, χ^2 e P indicam os valores de Teste t de Student, teste Kruskal-Wallis a probabilidade $\alpha=5\%$, respectivamente, graus de liberdade (gl=6). Notações: H+Al=acidez potencial; MO=matéria orgânica; SB=soma de bases, CTC=capacidade de troca catiônica; V=saturação por bases

Atributos físico-químicos do solo	Solo calcáreo	Solo arenítico	Valor_T	Valor_ χ^2	Valor_P
P (mg.dm ⁻³)	2,18 ±0,8	0,8 ±0,1	-	5,46	0,01
K (cmolc.dm ⁻³)	0,36 ±0,0	0,28 ±0,1	2,15	-	0,07
Ca (cmolc.dm ⁻³)	5,55 ±2,0	1,92 ±0,6	3,40	-	0,01
Mg (cmolc.dm ⁻³)	2,38 ±0,7	1,50 ±0,2	2,44	-	0,05
MO (dag.kg ⁻¹)	6,6 ±1,6	3,82 ±0,3	-	5,33	0,02
pH	6,18 ±0,3	5,45 ±0,1	-	5,60	0,01
Al (cmolc.dm ⁻³)	0,00	0,57 ±0,2	-	6,05	0,01
H+Al (cmolc.dm ⁻³)	2,5 ±0,2	3,40 ±0,2	4,81	-	0,00
SB (cmolc.dm ⁻³)	8,28 ±2,9	3,70 ±0,8	3,21	-	0,02
CTC (cmolc.dm ⁻³)	10,78 ±2,8	7,10 ±1,0	2,70	-	0,04
V (%)	75,24±9,9	51,68±4,9	-4,45	-	0,00
Areia_grossa (g.kg ⁻¹)	485,75 ±67	340,25±267	1,05	-	0,33
Areia_fina (g.kg ⁻¹)	310,50 ±73	433,50±274	0,87	-	0,42
Silte (g.kg ⁻¹)	52,00 ±37	67,00 ±31	0,62	-	0,56
Argila (g.kg ⁻¹)	151,75 ±33	159,00 ±45	0,26	-	0,81

O rendimento quântico potencial (Fv/Fm) e a capacidade operacional do fotossistema II ($F'm - F'$)/ $F'm$ variaram com a sazonalidade ($F_{1,31}=274,86$, $p<0,001$; $F_{1,31}=5,98$, $p=0,02$) e entre os tipos de solo ($F_{1,31}=5,83$, $p=0,02$; $F_{1,31}=5,15$, $p=0,03$, Fig.5).

Na sequência, a dissipação não fotoquímica (NPQ) variou com a sazonalidade ($F_{1,31}=15,34$, $p<0,0001$, Fig.5). Quanto aos coeficientes da dissipação fotoquímica durante a luz (qp_Ln) e no estado estacionário (qp_Lss), também tiveram diferenças na sazonalidade ($F_{1,31}=10,50$, $p=0,002$, Fig.5), ($F_{1,31}=19,79$, $p<0,001$, Fig.5). Não obstante, o declínio na razão da fluorescência (Rfd), não diferiu sazonalmente ($F_{1,31}=0,13$, $p=0,71$, Fig.5), assim como no solo ($F_{1,31}=0,02$, $p=0,87$, Fig.5).

1.3.2.2 Variações fotoquímicas da *C. fasciculata*

Os seguintes parâmetros da fotoquímica da fotossíntese F_0 ($F_{1,30}=17,12$, $p<0,001$, Fig.6), F_m ($F_{1,30}=102,68$, $p<0,001$, Fig.6), F_p ($F_{1,30}=29,06$, $p<0,001$, Fig.6) e Fv ($F_{1,30}=148,29$, $p<0,001$, Fig.6) apresentaram diferenças entre os períodos seco e chuvoso. O rendimento

Tabela 2 - Composição química foliar das espécies *Q. parviflora* e *C. fasciculata* nos Neossolos calcáreo e arenítico. O T e P indicam os valores do teste t de Student e probabilidade de $\alpha=5\%$, respectivamente.

Variável	Solo Calcáreo <i>Q. parviflora</i>	Solo Arenítico <i>Q. parviflora</i>	Valor T	Valor P	Solo Calcáreo <i>C. fasciculata</i>	Solo Arenítico <i>C. fasciculata</i>	Valor T	Valor P
N (g.kg ⁻¹)	12,1±0,8	11,9±0,8	-0,02	0,98	11,5±0,9	10,9±1,1	-0,83	0,4
P (g.kg ⁻¹)	0,53±0,0	0,5±0,0	4,95	<0,001	0,7±0,1	0,5±0,1	-8,71	<0,001
K (g.kg ⁻¹)	4,2±0,5	3,6±0,6	2,09	<0,05	6,8±0,9	6,2±1,1	-1,99	<0,05
Ca (g.kg ⁻¹)	7,6±2,3	6,9±2,4	0,39	0,69	9,5±2,5	10,3±3,9	1,04	0,3
Mg (g.kg ⁻¹)	2,5±0,5	2,2±0,5	0,84	0,4	3,9±0,5	3,4±1,1	-0,05	0,96
S (g.kg ⁻¹)	0,7±0,0	0,6±0,1	-2,63	<0,05	0,6±0,1	0,6±0,1	0,73	0,46
Fe (mg.kg ⁻¹)	43,2±5,3	49,8±12,5	-3,01	<0,01	55,8±6,9	64,1±14,1	3,02	<0,001
Mn (mg.kg ⁻¹)	33,5±18,0	54,6±14,5	-3,27	<0,01	38,2±17,6	47,8±28,2	1,48	0,14
Cu (mg.kg ⁻¹)	2,9±0,6	2,4±0,5	2,02	<0,05	3,6±1,6	2,9±1,1	-2,05	<0,05
Zn (mg.kg ⁻¹)	9,5±1,4	10,2±1,4	-1,12	0,26	11,8±2,1	15,4±3,4	3,22	<0,01
B (mg.kg ⁻¹)	39,3±9,3	27,1±5,6	5,72	<0,001	98,5±17,6	85,9±16,4	-2,59	<0,05
Al (mg.kg ⁻¹)	14280±1924,0	14935±2840,1	-1,76	0,08	3537,8±721,2	2420,5±573,8	-5,17	<0,001

quântico potencial (Fv/Fm), a capacidade operacional do fotossistema II ($F'm - F'$)/ $F'm$ variaram entre solos ($F_{1,30}=4,91$, $p=0,03$; $F_{1,30}=1123,77$, $p<0,001$, Fig.6), também havendo influência marcante da sazonalidade ($F_{1,30}=1123,77$, $p<0,001$, Fig.6) para Fv/Fm .

Os coeficientes de dissipação fotoquímica durante a luz (qp_{Ln}) e no estado estacionário (qp_{Lss}) não apresentaram variação sazonal ($F_{1,30}=1,71$, $p=0,20$, Fig.6), ($F_{1,30}=1,16$, $p=0,28$, Fig.6), nem entre os solos ($F_{1,30}=0,51$, $p=0,47$, Fig.6), ($F_{1,30}=0,18$, $p=0,67$, Fig.6). Na sequência, quanto à dissipação não fotoquímica (NPQ) em *C. fasciculata*, foi possível observar diferença marcante da sazonalidade, porém essa diferença dependeu da interação dos fatores. Por fim, o declínio da razão da fluorescência (Rfd), variou entre os períodos seco e chuvoso, mas sem influência de solo. Os valores médios da fotoquímica da fotossíntese estão no material suplementar (Tabela 3S).

Figura 5 - Variações fotoquímicas da *Q. parviflora* em Neossolos calcáreo e arenítico nos períodos seco e chuvoso. Estação-período, Fo-fluorescência basal do PSII adaptado ao escuro, Fm-fluorescência máxima do PSII, Fv-fluorescência variável, Fp-máxima fluorescência resultante da redução rápida das plastoquinonas, Fv/Fm-rendimento quântico potencial do PSII, $(F'm - F')/F'm$ -capacidade operacional do PSII, qP_Ln-coeficiente da dissipação fotoquímica durante a luz, qP_Lss-coeficiente da dissipação fotoquímica na luz no estado estacionário, NPQ-dissipação não fotoquímica no estado estacionário, Rfd-declínio da razão da fluorescência. Boxplots ilustram os valores mínimos, máximos, mediana, 1° e 3° quartil e valores extremos (.), diferença significativa (letras diferentes), diferença não significativa (letras iguais) à $\alpha=5\%$ de probabilidade.

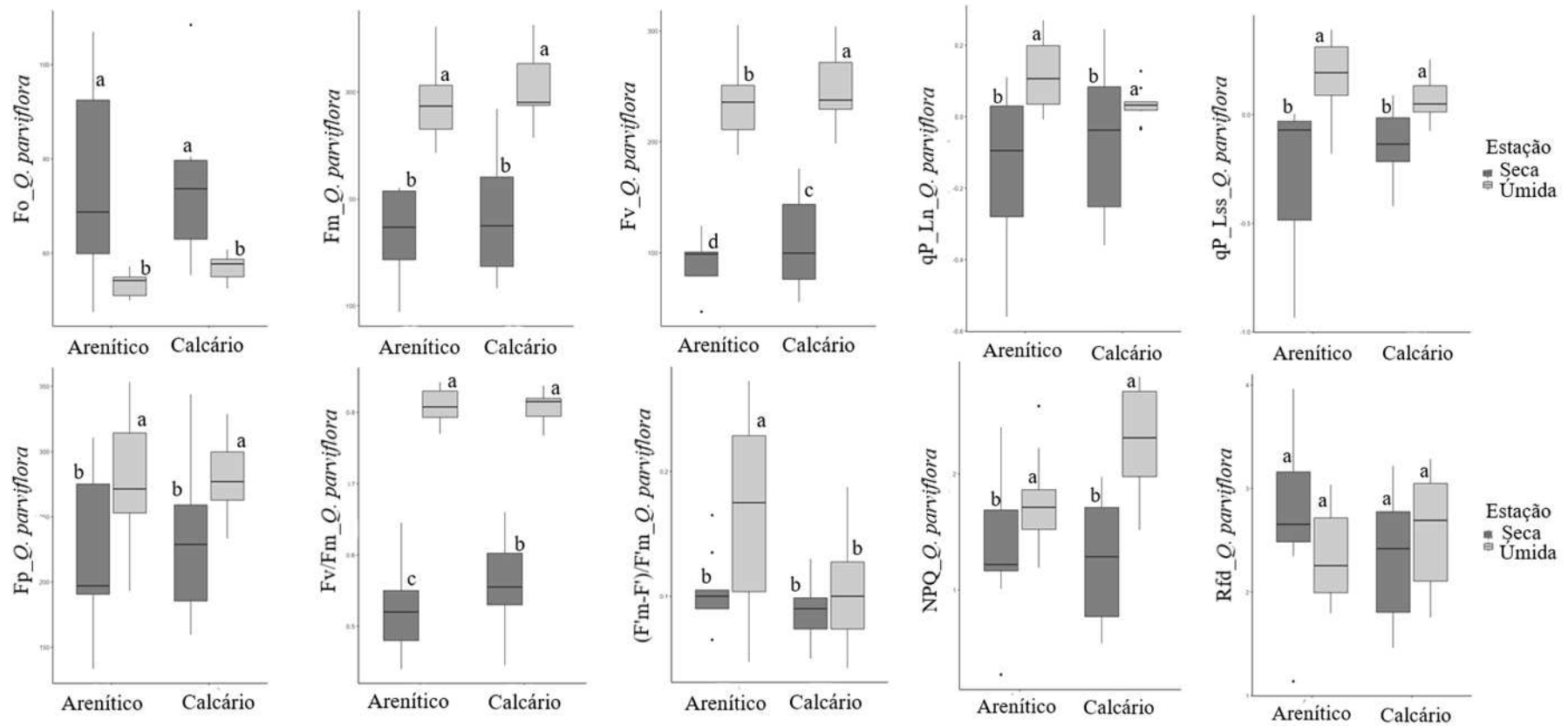
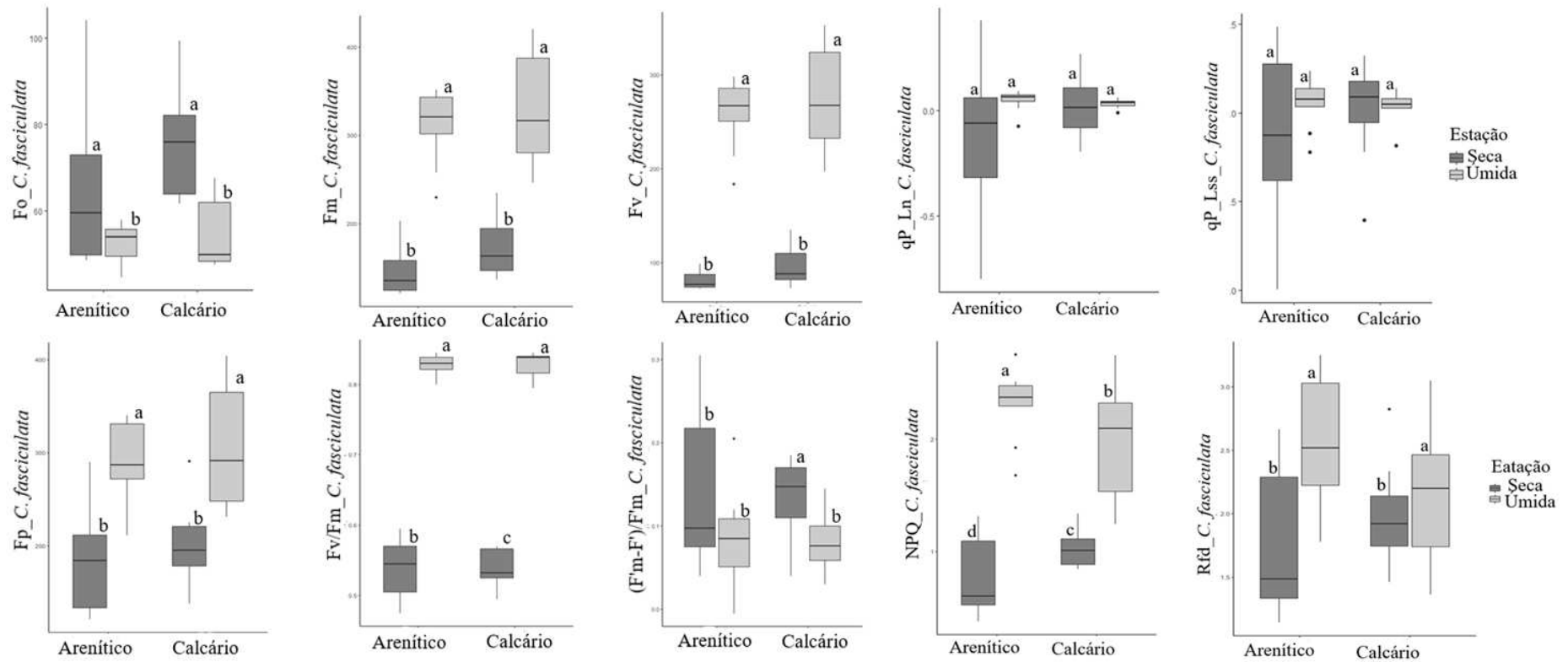


Figura 6 – Variações fotoquímicas da *C. fasciculata* em Neossolos calcáreo e arenítico nos períodos seco e chuvoso. Estação-período, Fo-fluorescência basal do PSII adaptado ao escuro, Fm-fluorescência máxima do PSII, Fv-fluorescência variável, Fp-máxima fluorescência resultante da redução rápida das plastoquinonas, Fv/Fm-rendimento quântico potencial do PSII, $(F'm - F')/F'm$ -capacidade operacional do PSII, qP_Ln-coeficiente da dissipação fotoquímica durante a luz, qP_Lss-coeficiente da dissipação fotoquímica na luz no estado estacionário, NPQ-dissipação não fotoquímica no estado estacionário, Rfd-declínio da razão da fluorescência. Boxplots ilustram os valores mínimos, máximos, mediana, 1° e 3° quartil e valores extremos (.), diferença significativa (letras diferentes), diferença não significativa (letras iguais) à $\alpha=5\%$ de probabilidade.



1.4 Discussão

Naturalmente, os solos amostrados tiveram dois principais elementos contrastantes, sendo maior concentração de cálcio (Ca) encontrado no solo calcáreo (preferência de *Callisthene fasciculata*), e maior saturação por alumínio (Al) no solo arenítico (preferência de *Qualea parviflora*). Em termos gerais, a química foliar não reflete as diferenças dos macronutrientes edáficos, exceto pelo acúmulo de fósforo (P). O resultado sugere que a combinação de pH e Ca elevado não levou a formação de sal ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$) insolúvel, que inibiria a disponibilidade de P para as plantas, como sugeriram (CRAWLEY, 2007; LUGO; MEDINA; HELMER, 2006). Quanto à fotossíntese, a sazonalidade hídrica foi a principal variável alterando os parâmetros da fotoquímica, embora o solo tenha marcante influência como determinante dos parâmetros fotossintéticos em ambas as espécies.

1.4.1 Composição química foliar de duas espécies crescendo em dois tipos de solos

As variações nos macronutrientes que observamos entre as características edáficas das duas áreas, não exerceram influência na definição da química foliar em *Q. parviflora* e *C. fasciculata*, apenas o P refletiu em ambas as espécies estudadas. A maior saturação por Al nas folhas maduras da *C. fasciculata* crescendo em solo calcáreo, onde este metal foi quase ausente, também foi observado por outros autores (ALVES et al., 2018; METALI et al., 2015). Em *Miconia albicans*, outra acumuladora de Al no Cerrado, em estudo realizado no Cerrado, foi observada presença de Al em todos os órgãos, (de raízes aos frutos) (TIMPONE; HABERMANN, 2022). Porém, a casca e folhas senescentes tiveram elevada saturação por Al em relação às folhas maduras (TIMPONE; HABERMANN, 2022). Portanto, a baixa concentração de Al foliar que observamos em *C. fasciculata*, no solo com maior disponibilidade desse elemento, provavelmente, pode ser explicado pela maior retenção de Al nas raízes, casca e folhas senescentes. Esse comportamento, possivelmente, seria uma estratégia para eliminar o excesso de alumínio em solos ácidos, sendo uma espécie calcícola. Enquanto que, *Q. parviflora*, sendo uma espécie calcífuga (DE SOUZA et al., 2020; HARIDASAN; DE ARAÚJO, 1988), possivelmente, investiu em estratégias aquisitivas de Al, visto que, a presença desse metal nas folhas maduras, não diferiu em indivíduos crescendo em solos calcáreo e arenítico.

O Al estimula a absorção de Ca, Mg, Fe, Zn, além de micronutrientes em *Melastoma malabathricum* L., espécie acumuladora de Al (KHAIRIL; BURSLEM, 2018). Portanto, em nosso estudo, a habilidade aquisitiva de Al observada em *Q. parviflora*, pode ter estimulado a

absorção de N, Ca, Mg e Zn, independentemente da sua disponibilidade no solo. Visto que, os teores foliares desses elementos não diferiram nos indivíduos dessa espécie, provenientes dos dois tipos de solo considerados no nosso estudo.

Quanto à *C. fasciculata*, a diferença do Al edáfico refletiu no conteúdo foliar, porém, curiosamente, o maior valor foi observado no solo calcáreo, onde a saturação por Al no solo foi muito baixo, apoiando estudos anteriores (ALVES et al., 2018). Estes resultados sugerem que, as duas espécies estudadas possuem estratégias diferentes na aquisição de Al, mesmo sendo da família Vochysiaceae. Ou seja, a presença de Al nas folhas maduras em *Q. parviflora* não depende dos teores edáficos desse metal no solo. Enquanto que, para *C. fasciculata*, a presença do Al, em folhas maduras, é maior no solo com baixo conteúdo desse elemento no solo. A aquisição e a deposição do Al nas duas espécies, provavelmente, sejam moduladas pelas necessidades fisiológicas de cada espécie.

No que se refere ao P, alguns autores relataram que, a combinação de elevado pH e de teores de Ca no solo calcáreo, levaria à formação de $(Ca_3(PO_4)_2)$ que é insolúvel, e tornaria P indisponível para absorção pelas plantas (LUGO; MEDINA; HELMER, 2006). Neste estudo, observamos que, provavelmente, o Ca não inibiu a disponibilidade do P para as plantas, pois, os teores edáficos refletiram nas folhas, com valor elevado nas amostras provenientes do solo calcáreo.

Quanto ao K edáfico, a sua presença em folhas maduras, possivelmente, foi inibida pelo Al, visto que, não refletiu na química foliar de ambas as espécies, contrastando assim, as pesquisas anteriores, e.g. em *Qualea grandiflora* e *Q. parviflora*, que sugeriram a não interferência do Al na absorção de K (NOGUEIRA et al., 2019; HARIDASAN; DE ARAÚJO, 1988). Contudo, as duas espécies mostraram uma estratégia aquisitiva semelhante nas concentrações do N, Ca e Mg foliares, independentemente dos teores edáficos destes elementos, assim como do Al. Deste modo, a hipótese de que, o teor de nutrientes foliares seria maior no solo calcáreo, por este apresentar maiores teores de macronutrientes edáficos, comparativamente ao solo arenítico não foi corroborada, exceto para o P. Todavia, observamos que as espécies possuem, provavelmente, plasticidade fisiológica na aquisição dos nutrientes disponíveis no solo.

1.4.2 Influência da sazonalidade hídrica sobre o desempenho fotossintético de duas espécies crescendo em diferentes tipos de solo

Qualea parviflora apresentou estratégia de manutenção do aparato fotossintético (fotorregulativa) modulada pela sazonalidade hídrica e os dois tipos de solos, indicada pela fluorescência variável (Fv), rendimento quântico potencial do PSII (Fv/Fm) e capacidade operacional do PSII $(F'_{m} - F')/F'_{m}$. Por outro lado, *Callisthene fasciculata* apresentou apenas Fv/Fm influenciado pelos dois fatores. A dissipação não fotoquímica (NPQ), teve influência resultante da interação entre os dois fatores.

1.4.2.1 Variações fotoquímicas da *Q. parviflora*

As variações observadas nos parâmetros fotoquímicos da fotossíntese mostraram influência da sazonalidade hídrica e do solo em *Q. parviflora*. A fluorescência basal (F0) e o rendimento quântico potencial (Fv/Fm) do PSII são os primeiros parâmetros utilizados para detectar a presença de algum agente estressor (BRESTIC; ZIVCAK, 2013; ADAMS III et al., 2008). Neste estudo, os valores altos do Fv/Fm ($> 0,75$) no período chuvoso, indicaram um funcionamento pleno do PSII (BOLHAR-NORDENKAMPF et al., 1989; PRADO; CASALI, 2006), sem diferenças entre os tipos de solos. Tendo indicado capacidade de tolerância da *Q. parviflora* nesse parâmetro, em condições da disponibilidade hídrica.

Entretanto, no período seco, os valores do Fv/Fm foram significativamente baixos, influenciados pelas condições edáficas e corroborando com fluorescência variável (Fv). Contudo, observamos que, o Fv/Fm foi favorecido pelas condições impostas no solo calcáreo (0,56) em relação ao arenítico (0,52), apesar do primeiro tipo edáfico ser considerado suscetível ao déficit hídrico, por influência da maior permeabilidade das rochas calcáreas (LUGO; MEDINA; HELMER, 2006), sugerindo maior tolerância ao déficit hídrico da *Q. parviflora*.

O Fe atua fortemente na cadeia transportadora de elétrons, Mn na ativação enzimática (MIATTO; BATALHA, 2016), e, o S alivia a toxicidade de vários minerais (RAHMAN et al., 2018). Portanto, neste contexto, os baixos teores desses elementos que observamos na *Q. parviflora*, resultariam em baixo Fv/Fm no solo calcário. Mas não foi o que observamos no período seco. Provavelmente, por ser uma espécie calcífuga, a baixa saturação por Al no solo, associado à maior disponibilidade do Ca edáfico, tendo este último elemento, um papel sinalizador do estresse hídrico (THOR, 2019), possivelmente, permitiu a rápida sinalização no declínio da umidade nesse solo. Neste caso, seria esperado um rápido fechamento estomático, regulando a perda de água pela transpiração foliar nas plantas crescendo em solo calcáreo. Por outro lado, o maior teor de N e P, provavelmente, também atuou na redução da perda da água

pela transpiração noturna, como foi observado em *Q. grandiflora* no Cerrado (SCHOLZ et al., 2007^a).

O resultado observado no F_v/F_m foi refletido na capacidade operacional $((F'_m - F')/F'_m)$ do PSII, porém, com valores elevados no solo de preferência dessa espécie, como esperávamos. Portanto, a espécie mostrou capacidade de manutenção da fotoquímica, mesmo em condições desfavoráveis, corroborada pela baixa extinção de excesso de energia absorvida (NPQ) nesse solo. Sugerindo maior capacidade fotorregulativa positiva (ADAMS III et al., 2008) das plantas no solo arenítico, quando comparada ao calcáreo nos dois períodos.

As proporções dos centros de reações que permanecem abertos no PSII, durante à luz e no estado estacionário (qP_{Ln} e qP_{Lss}) mostraram a predominância de estresse hídrico sazonal, sendo qP_{Ln} mais preciso na avaliação do estado redox no centro de reações do PSII (KRAMER et al., 2004). A ausência de diferenças na razão do decrescimento da fluorescência (R_{fd}), podia ser justificada pelo valor elevado da dissipação do excesso de energia em forma de calor, NPQ, no solo calcáreo, que, provavelmente, regulou o déficit hídrico nos indivíduos em ambos os períodos. Isso sugere alguma plasticidade fisiológica da *Q. parviflora* para lidar com os ambientes estressores, como o rupestre.

1.4.2.2 Variações fotoquímicas da *C. fasciculata*

Em *C. fasciculata*, foram confirmadas as influências da sazonalidade hídrica e tipo de solo. Inicialmente, foi possível observar aumento no desempenho fotossintético no período das chuvas e diminuição no da seca. Porém, as proporções de variações dos centros de reações que permaneceram abertos (qP_{Ln} e qP_{Lss}) no PSII, não diferiram nos dois fatores. Provavelmente, foram reguladas pela maior dissipação não fotoquímica (NPQ) no solo calcáreo.

O rendimento quântico potencial (F_v/F_m) menor que 0,75, indica fotoinibição crônica para maioria das espécies (JÖRKMAN; DEMMIG, 1987). Neste estudo, os valores de F_0 , F_m , F_v e F_p mostraram ocorrência da fotoinibição sazonal, indicada por $F_v/F_m < 0,75$, provavelmente, devido ao múltiplo estresse, como o déficit hídrico sazonal e nutricional. Portanto, o maior valor de F_v/F_m para as plantas crescidas em solo arenítico (0,55) no período seco, em relação às plantas encontradas no solo calcáreo (0,53), sugere que *C. fasciculata* é mais tolerante ao déficit hídrico no solo arenítico. Corroborando assim, a intolerância das plantas à escassez hídrica no solo calcáreo, confirmando a influência da rocha calcárea ao déficit hídrico edáfico (CRAWLEY, 2007; LUGO; MEDINA; HELMER, 2006). Entretanto,

no período chuvoso, o tipo de solo não influenciou o Fv/Fm, indicando que, a espécie é tolerante aos solos em condições de maior disponibilidade hídrica. Tal resultado sugere que, a espécie possui estratégias para lidar com a sazonalidade hídrica e solos contrastantes, afim de minimizar os danos no PSII. Porém, com maior tolerância no solo arenítico em relação ao calcáreo.

Essa maior tolerância ao solo arenítico, provavelmente, pode ser justificada pelo comportamento calcícola da *C. fasciculata* (DE SOUZA et al., 2020). Crescendo em ambiente com maior teor de Al e disponibilidade hídrica, esta espécie consegue evitar a passagem desse metal aos locais metabolicamente ativos, como observamos na química foliar. Entretanto, a provável deposição sazonal do Al, com aumento do seu teor em direção ao fim da estação de crescimento (TIMPONE; HABERMANN, 2022; MAZORRA et al., 1987), resultaria em aumento na saturação por Al foliar no solo arenítico, até um nível menos prejudicial na fotoquímica comparativamente ao calcáreo. Todavia, o mesmo aumento ocorreria também nas plantas sob o solo calcáreo, onde a saturação por Al foliar foi maior em 99%. Esse aumento, possivelmente, constituiria estresse por Al, associado ao déficit hídrico mais intenso no solo calcáreo em relação ao arenítico, conseqüentemente, baixo Fv/Fm no primeiro tipo de solo.

Foi observado que, normalmente, o Fv/Fm tem sido menos sensível ao estresse moderado, principalmente o hídrico, comparativamente à capacidade operacional $((F'm - F')/F'm)$ do PSII (KALAJI et al., 2017). Neste estudo, o baixo Fv/Fm observado no solo calcáreo no período seco, não refletiu na $(F'm - F')/F'm$ nesse solo, e superou em 40% mais em relação ao arenítico em ambos períodos, indicando maior regulação do déficit hídrico no PSII, nas plantas crescendo no solo calcáreo em relação ao arenítico, no período seco. O resultado sugere existência de algum mecanismo regulador do estresse específico, que se ativa nas plantas, crescendo no solo calcáreo em condições do déficit hídrico.

Esse mecanismo tolerante no período seco, provavelmente, pode estar associado à maior disponibilidade de Ca como sinalizador de estresse que, possivelmente, a sinalização da redução da umidade edáfica, foi mais eficiente no solo calcáreo em relação ao arenítico, conseqüentemente, rápido fechamento estomático. Também, a maior $(F'm - F')/F'm$ no solo calcáreo, no período seco, pode estar associada ao baixo investimento em energia necessária nas plantas, para regular a passagem do Al aos órgãos fotossinteticamente ativos (folhas maduras). Nas Vochysiaceae, a maior deposição de Al foi observada em determinadas estruturas, como raízes, ritidoma e folhas senescentes em relação às folhas maduras (TIMPONE; HABERMANN, 2022; SCHMITT et al., 2016). Deste modo, a *C. fasciculata*, sendo calcícola crescendo no solo arenítico (mais ácido), precisaria de alocar muita energia absorvida, para reter o excesso de Al nas raízes e ritidoma, em proteção do PSII. Dessa forma,

essa seria uma explicação plausível para menor $(F'm - F')/F'm$ no solo arenítico em comparação ao calcáreo.

O papel de Ca como sinalizador de estresse (THOR, 2019), associado a elevada saturação por Al foliar, sinalizador da ativação de enzimas antioxidantes (RANJAN et al., 2021), possivelmente, pode justificar elevada $(F'm - F')/F'm$ no período seco, superando até a do período chuvoso. Esse comportamento sugeriu que, o Ca e Al, possivelmente, sejam elementos participantes da modulação fotossintéticos na *C. fasciculata*, favorecendo a $(F'm - F')/F'm$ no solo calcáreo, no período seco. Esse resultado é apoiado pela maior NPQ no solo calcáreo no período seco, enquanto que, nas chuvas ocorreu o oposto. E, a maior fotoproteção (NPQ) no solo calcáreo no período seco, provavelmente, resultou em maior vitalidade nas plantas (Rfd) nesse solo na seca.

Não obstante, *C. fasciculata* mostrou capacidade fotorregulativa em condições da disponibilidade hídrica, e maior fotoproteção no solo calcáreo, comparativamente ao arenítico na escassez hídrica, e maior capacidade de manutenção da fotoquímica no fotossistema II, no período seco.

1.5 Considerações finais

Na composição química foliar em *Q. parviflora* e *C. fasciculata*, crescendo em solos contrastantes (Neossolos calcáreo e arenítico), observamos que, as aquisições dos recursos variam segundo as necessidades fisiológicas de cada espécie, num determinado ambiente edáfico. Assim, não foi corroborada a hipótese de que, as diferenças edáficas iriam refletir na química foliar.

Observamos que o desempenho fotossintético em *Q. parviflora* e *C. fasciculata* foi fortemente influenciado pela sazonalidade hídrica e características edáficas. A *Q. parviflora* apresentou três estratégias para lidar com ambiente estressor rupestre: (i) tolerância edáfica em condições da maior disponibilidade hídrica. (ii) Fotorregulativa no fotossistema II, mesmo em condições desfavoráveis, indicada pela maior capacidade operacional do PSII $(F'm - F')/F'm$. Esses resultados corroboraram a hipótese quanto à preferência da espécie em ambos períodos. (iii) E maior tolerância ao déficit hídrico no solo calcáreo no período seco. Assim, não foi corroborada a hipótese de maior rendimento quântico potencial no PSII (Fv/Fm) no solo de preferência da espécie. Assim, foi rejeitada a hipótese, para esse mecanismo, que a influência do déficit hídrico sazonal seria mais intensa no solo calcáreo, devido à natureza da rocha carbonática.

Enquanto que em *C. fasciculata*, observamos quatro estratégias: (i) tolerância aos tipos de solos em condições de maior disponibilidade hídrica; (ii) maior capacidade de manutenção do PSII ($F'_{m} - F'$)/ F'_m), no solo calcáreo e no período seco, em relação ao período chuvoso. Tendo sido corroborada a hipótese da preferência dessa espécie, no período seco; (iii) fotoprotetiva no solo calcáreo, no período seco, com baixo rendimento quântico potencial no PSII (F_v/F_m). Deste modo, não foi confirmada a hipótese de maior rendimento (F_v/F_m) no solo de preferência dessa espécie. (iv) Fotorregulativa no solo calcáreo no período das chuvas, e fotoprotetiva no da seca. Tendo sido corroborada a hipótese, para esse mecanismo, de que, a influência do déficit hídrico sazonal seria mais intensa no solo calcáreo no período seco, pela razão mencionada acima. Essa estratégia foi indicada pela menor dissipação do excesso de energia em forma de calor (NPQ) no solo calcáreo no período das chuvas (fotorregulativa), e maior NPQ no solo calcáreo no da seca (fotoproteção).

1.6 Referências bibliográficas

- ADAMS III, W. W.; ZARTER, C. R.; MUEH, K. E.; AMIARD, V.; DEMMIG-ADAMS, B. Energy Dissipation and Photoinhibition: A Continuum of Photoprotection. Em: DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS III, W. W.; MATTOO, A. (Eds.). **Photoprotection, Photoinhibition, Gene Regulation, and Environment**. p. 49–64, 2008. http://dx.doi.org/10.1007/1-4020-3579-9_5
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; DE MORAES GONÇALVES, J. L.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013. <http://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- ALVES, V. N.; TORRES, J. L. R.; LANA, R. M. Q.; PINHEIRO, M. H. O. Nutrient cycling between soil and leaf litter in the cerrado (Brazilian savanna) on eutrophic and dystrophic neosols. **Acta Botanica Brasilica**, v. 32, n. 2, p. 169–179, 2018. <http://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0369>
- ARIANO, A. P. R.; PESSOA, M. J. G.; RIBEIRO-JÚNIOR, N. G.; EISENLOHR, P. V.; SILVA, I. V. DA. Structural leaf attributes indicate different degrees of xeromorphism: New discoveries in co-occurring species of savanna and forest formations. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 286, p. 151-972, 2022. <http://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151972>

BIJALWAN, P.; SHARMA, M.; KAUSHIK, P. Review of the Effects of Drought Stress on Plants. **A Systematic Approach**. p. 1–21, 2022.

<http://doi.org/10.20944/preprints202202.0014.v1>

BOLHAR-NORDENKAMPF, H. R.; LONG, S. P.; BAKER, N. R.; OQUIST, G.; SCHREIBER, U.; LECHNER, E. G. Chlorophyll Fluorescence as a Probe of the Photosynthetic Competence of Leaves in the Field: A Review of Current Instrumentation.

Functional Ecology, v. 3, n. 4, p. 497, 1989. <http://doi.org/10.2307/2389624>

BRESTIC, M.; ZIVCAK, M. PSII fluorescence techniques for measurement of drought and high temperature stress signal in plants: protocols and applications. Em: ROUT, G. R.; DAS, A. B. (Eds.). **Molecular Stress Physiology of Plants**. 2013, p. 87–131.

http://dx.doi.org/10.1007/978-81-322-0807-5_4

BUENO, M. L.; PENNINGTON, R. T.; DEXTER, K. G.; KAMINO, L. H. Y.; PONTARA, V.; NEVES, D. M.; RATTER, J. A.; DE OLIVEIRA-FILHO, A. T. Effects of Quaternary climatic fluctuations on the distribution of Neotropical savanna tree species. **Ecography**, v. 40, n. 3, p. 403–414, 2017. <http://doi.org/10.1111/ecog.01860>

CARMO, C. A. F. DE S.; ARAÚJO, W. S. DE; BERNARDI, A. C. DE C.; SALDANHA, M. F. C. **Métodos de Análises de Tecidos Vegetais Utilizados na Embrapa Solos**. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2000.

CORDEIRO, N. G.; PEREIRA, K. M. G.; TERRA, M. DE C. N. S.; SILVEIRA, E. M. DE O.; OLIVEIRA, I. M. S. DE; ACERBI JÚNIOR, F. W.; VAN DEN BERG, E.; MELLO, J. M. DE. The role of environmental filters in Brazilian savanna vegetation dynamics. **Forest Ecology and Management**, v. 500, p. 119–645, 2021.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119645>

CRAWLEY, M. Life History and Environment. Em: CRAWLEY, M. (Ed.). **Plant Ecology**. Austrlia: Blackwell Science, p. 74–131, 2007. <http://dx.doi.org/10.1002/9781444313642.ch4>

CURY, N. F.; E SILVA, R. C. C.; FAYAD, M.; FONTES, W.; RICART, C. A. O.; CASTRO, M. DE S.; SILVEIRA, C. E. DOS S.; VALLE DE SOUSA, M.; PEREIRA, L. A. R. Proteome Dataset of *Qualea grandiflora* Mart. (Vochysiaceae) by LC–MS/MS Label-Free Identification in Response to Aluminum. **Proteomics**, v. 19, n. 17, p. 1–5, 2019.

<http://doi.org/10.1002/pmic.201900148>

DE ANDRADE, L. R. M.; BARROS, L. M. G.; ECHEVARRIA, G. F.; VELHO DO AMARAL, L. I.; COTTA, M. G.; ROSSATTO, D. R.; HARIDASAN, M.; FRANCO, A. C. Al-hyperaccumulator Vochysiaceae from the Brazilian Cerrado store aluminum in their

- chloroplasts without apparent damage. **Environmental and Experimental Botany**, v. 70, p. 37–42, 2011. <http://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.05.013>
- DE CASTRO, L. M. R.; VINSON, C. C.; DA GORDO, S. M. C.; WILLIAMS, T. C. R.; CURY, N. F.; DE SOUZA, M. C.; PEREIRA, L. A. R. Molecular and physiological aspects of plant responses to aluminum: what do we know about Cerrado plants? **Revista Brasileira de Botânica**, n. 0123456789, 2022. <http://doi.org/10.1007/s40415-021-00781-1>
- DE SOUZA, M. C.; HABERMANN, G.; DO AMARAL, C. L.; ROSA, A. L.; PINHEIRO, M. H. O.; DA COSTA, F. B. *Vochysia tucanorum* Mart.: an aluminum-accumulating species evidencing calcifuge behavior. **Plant and Soil**, v. 419, n. 1–2, p. 377–389, 2017. <http://doi.org/10.1007/s11104-017-3355-1>
- DE SOUZA, M. C.; WILLIAMS, T. C. R.; POSCHENRIEDER, C.; JANSEN, S.; PINHEIRO, M. H. O.; SOARES, I. P.; FRANCO, A. C. Calcicole behaviour of *Callisthene fasciculata* Mart., an Al-accumulating species from the Brazilian Cerrado. **Plant Biology**, v. 22, p. 30–37, 2020. <http://doi.org/10.1111/plb.13036>
- EMBRAPA. **Manual de Métodos de Análise de Solo**. 2a. ed. Rio de Janeiro: Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 1997.
- EMBRAPA. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 2a. ed. Rio de Janeiro: Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 2006.
- FELFILI, J. M.; FAGG, C. W. Floristic composition, diversity and structure of the “cerrado” sensu stricto on rocky soils in northern Goiás and southern Tocantins, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 3, p. 375–385, 2007. <http://doi.org/10.1590/S0100-84042007000300004>
- FERREIRA, K. R.; FINA, B. G.; RÊGO, N. H.; DA RUI, R. F.; KUSANO, D. M. Fenologia De *Qualea Parviflora* Mart. (Vochysiaceae) Em Um Remanescente De Cerrado Sensu Stricto. **Revista De Agricultura Neotropical**, v. 4, n. 3, p. 15–22, 2017. <http://doi.org/10.32404/rean.v4i3.1534>
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M.; BAKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta - General Subjects**, v. 990, p. 87–92, 1989. [http://doi.org/10.1016/S0304-4165\(89\)80016-9](http://doi.org/10.1016/S0304-4165(89)80016-9)
- GONCALVES, R. V. S.; CARDOSO, J. C. F.; EUGÊNIO OLIVEIRA, P.; COELHO OLIVEIRA, D. Changes in the Cerrado vegetation structure: Insights from more than three decades of ecological succession. **Web Ecology**, v. 21, p. 55–64, 2021. <http://doi.org/10.5194/we-21-55-2021>

- HARIDASAN, M. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, n. 3, p. 183–195, 2008.
<http://doi.org/10.1590/s1677-04202008000300003>
- HARIDASAN, M.; DE ARAÚJO, G. M. Aluminium-accumulating species in two forest communities in the cerrado region of central Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 24, p. 15–26, 1988. [http://doi.org/10.1016/0378-1127\(88\)90021-7](http://doi.org/10.1016/0378-1127(88)90021-7)
- KALAJI, H. M. et al. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. **Photosynthesis Research**, v. 132, p. 13–66, 2017. <http://doi.org/10.1007/s11120-016-0318-y>
- KHAIRIL, M.; BURSLEM, D. F. R. P. Controls on foliar aluminium accumulation among populations of the tropical shrub *Melastoma malabathricum* L. (Melastomataceae). **Tree Physiology**, v. 38, n. 11, p. 1752–1760, 2018. <http://doi.org/10.1093/treephys/tpy082>
- KRAMER, D. M.; JOHNSON, G.; KIIRATS, O.; EDWARDS, G. E. New Fluorescence parameters for the determination of Q. **Biological Chemistry**, p. 209–218, 2004.
- LACERDA, V. O.; MAPELI, A. M. Seasonality effects on the phenology and physiology of *parkia platycephala* benth (Fabaceae, caesalpinioideae) in cerrado. **Ciencia Florestal**, v. 31, n. 3, p. 1344–1363, 2021. <http://doi.org/10.5902/1980509839111>
- LUGO, A.; MEDINA, E.; HELMER, E. Botanical and ecological basis for the resilience of antillean dry forests. Em: PENNINGTON RT, LEWIS GP, R. J. (Ed.). **Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Diversity, Biogeography, and Conservation**. Boca Raton, Florida: CRC Press, Taylor & Francis, p. 359–381, 2006.
<http://dx.doi.org/10.1201/9781420004496.ch15>
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 345, p. 659–668, 2000.
<http://dx.doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>
- MAZORRA, M. A.; JOSE, J. J. S.; MONTES, R.; MIRAGAYA, J. G.; HARIDASAN, M. Aluminium concentration in the biomass of native species of the Morichals (swamp palm community) at the Orinoco Llanos, Venezuela. **Plant and Soil**, v. 102, n. 2, p. 275–277, 1987. <http://doi.org/10.1007/BF02370716>
- METALI, F.; ABU SALIM, K.; TENNAKOON, K.; BURSLEM, D. F. R. P. Controls on foliar nutrient and aluminium concentrations in a tropical tree flora: Phylogeny, soil chemistry and interactions among elements. **New Phytologist**, v. 205, p. 280–292, 2015.
<http://doi.org/10.1111/nph.12987>

- MIATTO, R. C.; BATALHA, M. A. Leaf chemistry of woody species in the Brazilian cerrado and seasonal forest: response to soil and taxonomy and effects on decomposition rates. **Plant Ecology**, v. 217, n. 12, p. 1467–1479, 2016. <<http://doi.org/10.1007/s11258-016-0658-x>
- MUHAMMAD, N.; ZVOBGO, G.; ZHANG, G. PING. A review: The beneficial effects and possible mechanisms of aluminum on plant growth in acidic soil. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 18, n. 7, p. 1518–1528, 2019. [http://doi.org/10.1016/S2095-3119\(18\)61991-4](http://doi.org/10.1016/S2095-3119(18)61991-4)
- NOGUEIRA, M. A.; BRESSAN, A. C. G.; PINHEIRO, M. H. O.; HABERMANN, G. Aluminum-accumulating Vochysiaceae species growing on a calcareous soil in Brazil. **Plant and Soil**, v. 437, n. 1–2, p. 313–326, 2019. <http://doi.org/10.1007/s11104-019-03978-2>
- OLIVEIRA, M. T. DE; LUIS, H.; CASSOL, G.; GANEM, K. A.; DUTRA, A. C. Mapeamento da Vegetação do Cerrado – Uma Revisão das Iniciativas de Sensoriamento Remoto. **Revista Brasileira de Cartografia**, v. 72, p. 1250–1274, 2020. <http://doi.org/https://doi.org/10.14393/revbrascartogr>
- OXBOROUGH, K. Imaging of chlorophyll a fluorescence: Theoretical and practical aspects of an emerging technique for the monitoring of photosynthetic performance. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 400, p. 1195–1205, 2004. <http://doi.org/10.1093/jxb/erh145>
- PAUSAS, J. G.; DANTAS, V. DE L. Scale matters: fire–vegetation feedbacks are needed to explain tropical tree cover at the local scale. **Global Ecology and Biogeography**, v. 26, n. 4, p. 395–399, 2017. <http://doi.org/10.1111/geb.12562>
- PEREIRA, E. G.; SIQUEIRA-SILVA, A. I.; DE SOUZA, A. E.; MELO, N. M. J.; SOUZA, J. P. Distinct ecophysiological strategies of widespread and endemic species from the megadiverse campo rupestre. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 238, p. 79–86, 2018a. <http://doi.org/10.1016/j.flora.2017.02.006>
- PEREIRA, G. C.; CLODE, P. L.; OLIVEIRA, R. S.; LAMBERS, H. Eudicots from severely phosphorus-impooverished environments preferentially allocate phosphorus to their mesophyll. **New Phytologist**, v. 218, n. 3, p. 959–973, 2018b. <http://doi.org/10.1111/nph.15043>
- PHOTON, S. I. **Photon Systems Instruments**. Czech Republic[s.n.], 2019.
- POSCHENRIEDER, C.; BUSOMS, S.; BARCELÓ, J. How plants handle trivalent (+3) elements. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 20, n. 16, p. 1–25, 2019. <http://doi.org/10.3390/ijms20163984>
- PRADO, C. H. DE A.; CASALI, C. A. Fisiologia vegetal: práticas em relações hídricas, fotossíntese e nutrição mineral. São Paulo: Editora Manole, 2006.
- R CORE TEAM. A language and environment for statistical computing. R Foundation. for Statistical Computing, 2021.

- RAHMAN, M. A.; LEE, S. H.; JI, H. C.; KABIR, A. H.; JONES, C. S.; LEE, K. W. Importance of mineral nutrition for mitigating aluminum toxicity in plants on acidic soils: Current status and opportunities. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 19, n. 10, 2018. <http://doi.org/10.3390/ijms19103073>
- RAIJ, B. VAN; ANDRADE, J. DE; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J. **Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais**. São Paulo: IAC, 2001.
- RATTER, J.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J. Biodiversity patterns of the woody vegetation of the Brazilian Cerrado. Em: PENNINGTON, R.T., LEWIS, G.P., RATTER, J. A. (Ed.). **Neotropical savannas and seasonally dry forests: diversity, biogeography, and conservation**. 69. ed. Boca Raton: CRC Press, Taylor & Francis, 2006, p. 31–66. <http://dx.doi.org/10.1201/9781420004496-2>
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. Em: SANO, S. M.; ALMEIDA, S.; P RIBEIRO, J. (Eds.). **Cerrado: Ecologia e Flora**. Planaltina: Embrapa-CPAC, 2008. p. 152–212.
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do bioma Cerrado. Em: SANO, S.; ALMEIDA, S. (Eds.). **Cerrado: ambiente e flora**. Brasília: Embrapa, 1998. p. 89–166.
- RODRIGUES, A. A.; FILHO, S. C. V.; MÜLLER, C.; RODRIGUES, D. A.; SALES, J. DE F.; ZUCHI, J.; COSTA, A. C.; RODRIGUES, C. L.; DA SILVA, A. A.; BARBOSA, D. P. Tolerance of *Eugenia dysenterica* to aluminum: Germination and plant growth. **Plants**, v. 8, n. 9, p. 1–15, 2019. <http://doi.org/10.3390/plants8090317>
- SCHMITT, M.; BORAS, S.; TJOA, A.; WATANABE, T.; JANSEN, S. Aluminium Accumulation and intra-tree distribution patterns in three *Arbor aluminosa* (*Symplocos*) species from Central Sulawesi. **PLoS ONE**, v. 11, n. 2, p. 1–18, 2016. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0149078>
- SCHOLZ, F.; BUCCI, S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.; FRANCO, A. Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. **Tree Physiology**, n. 27, p. 551–559, 2007. <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/27.4.551>
- SIMON, M. F.; PENNINGTON, T. Evidence for adaptation to fire regimes in the tropical savannas of the Brazilian Cerrado. **International Journal of Plant Sciences**, v. 173, n. 6, p. 711–723, 2012. <http://doi.org/10.1086/665973>
- SINGH, S. K.; REDDY, V. R. Combined effects of phosphorus nutrition and elevated carbon dioxide concentration on chlorophyll fluorescence, photosynthesis, and nutrient efficiency of cotton. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v. 177, n. 6, p. 892–902, 2014. <http://doi.org/10.1002/jpln.201400117>

SOUZA, A. A.; GALVÃO, L. S.; SANTOS, J. R. Relationships between Hyperion-derived vegetation indices, biophysical parameters, and elevation data in a Brazilian savannah environment. **Remote Sensing Letters**, v. 1, p. 55–64, 2010.

<http://doi.org/10.1080/01431160903329364>

STEVENS, N.; LEHMANN, C. E. R.; MURPHY, B. P.; DURIGAN, G. Savanna woody encroachment is widespread across three continents. **Global Change Biology**, v. 23, p. 235–244, 2017. <http://doi.org/10.1111/gcb.13409>

SUN, L.; ZHANG, M.; LIU, X.; MAO, Q.; SHI, C.; KOCHIAN, L. V.; LIAO, H. Aluminium is essential for root growth and development of tea plants (*Camellia sinensis*). **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 62, n. 7, p. 984–997, 2020. <http://doi.org/10.1111/jipb.12942>

THOR, K. Calcium—nutrient and messenger. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, 2019.

<http://doi.org/10.3389/fpls.2019.00440>

TIMPONE, L. T.; HABERMANN, G. Is aluminum (Al) eliminated by senescent structures of *Miconia albicans*, an Al-accumulating species from Brazilian savanna? **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 289, p. 152036, 2022.

<http://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152036>

1.7 Material suplementar

Tabela 3S – Médias da fotoquímica da fotossíntese das duas espécies nos solos calcáreo e arenítico. CF-*C. fasciculata*, QP-*Q. parviflora*, A1-cerrado, A2- cerrado arenítico, S-período seco e U-período chuvoso. Fo- fluorescência inicial, Fm-fluorescência máxima, Fv-fluorescência variável, Fp-fluorescência pico, Fv/Fm-rendimento quântico máximo, $(F'm - F')/F'm$ -eficiência quântica operacional do PSII no estado estacionário, Fv/Fm_Lss)-rendimento quântico da amostra aclimatada a luz no estado estacionário, qP_Ln-coeficiente da dissipação fotoquímica durante a iluminação, qP_Lss-dissipação fotoquímica no estado estacionário, NPQ-dissipação não fotoquímica, Rfd-razão do decréscimo da fluorescência

Variáveis	CF_A1S	CF_A2S	CF_A1U	CF_A2U	QP_A1S	QP_A2S	QP_A1U	QP_A2U
Fo	75.88	59.58	49.85	54.03	73.67	68.76	57.76	54.24
Fm	163.28	135.51	316.83	321.08	174.91	173.61	290.32	286.76
Fv	88.36	77.02	267.60	267.40	99.64	98.81	237.65	235.70
Fp	195.56	184.47	291.72	287.21	228.71	197.02	276.91	271.34
Fv/Fm	0.53	0.55	0.84	0.83	0.56	0.52	0.82	0.81
$(F'm - F')/F'm$	0.15	0.09	0.08	0.09	0.09	0.1	0.1	0.18
NPQ	1.01	0.61	2.09	2.38	1.29	1.22	2.31	1.71
qP_Ln	0.013	-0.06	0.04	0.07	-0.04	-0.09	0.03	0.11
qP_Lss	0.09	-0.13	0.05	0.08	-0.14	-0.07	0.05	0.19
Rfd	1.92	1.49	2.2	2.52	2.42	2.66	2.69	2.26

2 VARIAÇÃO ESPAÇO TEMPORAL DO ESTADO HÍDRICO FOLIAR EM DUAS ÁREAS DA SAVANA RUPESTRE EM NEOSSOLOS CALCÁREO E ARENÍTICO

RESUMO

A sazonalidade hídrica é um dos principais fatores que podem limitar o crescimento e desenvolvimento de espécies vegetais em ambientes rupestres, típicos do Cerrado. Ambiente rupestres, especialmente com afloramentos calcáreos, tendem a apresentar menor capacidade de retenção hídrica em relação a outros tipos de afloramentos, como os areníticos. Neste estudo, realizamos análises das comunidades arbustivo-arbóreas de dois cerrados rupestres, um calcáreo (CC) e outro arenítico (CA), usando ferramentas de sensoriamento como índice da umidade por diferença normalizada (NDWI). O objetivo deste estudo foi para comparar a variação sazonal da UF, nos CC e CA e relacionar a UF com temperatura e precipitação. Dessa forma testamos a hipótese de que, a umidade foliar (UF) da vegetação no CC é mais afetada pela sazonalidade pluvial, comparada à do CA. Ainda, no período chuvoso, a vegetação no CC tem maior UF, favorecida pelo tipo de solo, eutrófico, em relação ao arenítico, distrófico. A precipitação e temperatura modulam variações da UF nos dois cerrados rupestres, sendo mais notável a influência desses fatores no CC. Em média, o CC apresentou maiores valores de UF quando comparados ao do CA, nos dois períodos. Entretanto, o CA registrou maior UF entre 2011 a 2021, no período seco. Não houve correlação entre UF e precipitação. Mas, houve correlação entre UF e temperatura, em ambos períodos. Assim, mostramos que a vegetação do CC possui maior capacidade de armazenar UF comparado ao CA, no período chuvoso. Observamos também que em condições de seca severa, associada a temperaturas baixas, o CC apresenta valores menores para UF, em relação ao CA. E que, em condições da seca moderada, associada a temperaturas elevadas, o CC é menos afetado pelo déficit hídrico, em relação ao CA. Adicionalmente, mostramos que a temperatura é o principal fator climático modulador da UF, seguido pela precipitação. Portanto, nossa hipótese foi confirmada, porém, o CC foi mais afetado pela sazonalidade pluvial, reduzindo UF entre 2011 a 2021.

Palavras-Chave: savana calcáreo; influência climática; potencial hídrico foliar; solo raso; savanas tropicais.

2.1 Introdução

Um terço da produtividade primária líquida (PPL) do planeta provem de vegetações savânicas (STEVENS et al., 2017), cujo crescimento e desenvolvimento é determinado pela disponibilidade hídrica sazonal (COSTA et al., 2022; SOARES JANCOSKI et al., 2022). No entanto, isso depende da capacidade de armazenamento de água nos tecidos (ARAÚJO et al., 2021b; RISHMAWI; PRINCE; XUE, 2016). Em ambientes rupestres, a condição hídrica sazonal pode ser mais crítica devido aos solos rasos, além da maior exposição à radiação solar, e variações elevadas de temperatura (SOARES JANCOSKI et al., 2022; ARAÚJO et al., 2021b; PEREIRA et al., 2018a; KUSTER et al., 2016). Esses ambientes destacam-se pela ocorrência de espécies vegetais peculiares (POREMBSKI, 2007; RIBEIRO; WALTER, 2008, 1998), em que a vegetação desenvolve várias respostas morfológicas e fisiológicas, para lidar com estresses abióticos (DE CASTRO et al., 2022; ARAÚJO et al., 2021b; KUSTER et al., 2016). O sucesso de cada tipo de vegetação rupestre pode depender muito da sua capacidade em armazenar água (ARAÚJO et al., 2021b; BUCCI et al., 2004), ou de obtê-la no solo, de modo a suportar o período seco (STREHER et al., 2017). Essas capacidades podem ser cruciais nos cerrados rupestres (BUCCI et al., 2004), devido à maior exposição aos fatores ambientais estressores (KUSTER; DE CASTRO; VALE, 2016).

O cerrado rupestre, um subtipo do cerrado *stricto sensu*, além das características gerais do Cerrado, como solos pobres em nutrientes, baixo pH e maior saturação por alumínio, também se destaca pelos solos rasos e rochosos (RIBEIRO; WALTER, 2008, 1998), que podem influenciar a condição hídrica foliar (SCHOLZ et al., 2007b; CECCATO et al., 2001), principalmente no período seco. Dessa forma, os solos com baixa capacidade de retenção hídrica podem influenciar negativamente o fluxo de água e nutrientes no xilema (FERREIRA et al., 2012), podendo assim, influenciar a disponibilidade de água nas folhas de suas comunidades vegetais. Por outro lado, a disponibilidade de nutrientes no solo pode atuar na retenção hídrica foliar, pela redução na perda de água pela transpiração noturna (SCHOLZ et al., 2007^a).

Geralmente, em ambientes com menor capacidade de retenção de água no solo, como em cerrados rupestres, a umidade foliar na vegetação (UF) depende do regime da precipitação (RISHMAWI; PRINCE; XUE, 2016; BEER et al., 2010). E, a baixa disponibilidade hídrica do solo pode restringir a transpiração pela redução, fechamento e/ou aumento do controle estomático (CECCATO et al., 2001; SOARES JANCOSKI et al., 2022). Períodos de seca moderada podem não influenciar na redução no conteúdo de água na vegetação (FERREIRA et

al., 2012), quando a maioria das espécies possuem comportamento isohídrica, sendo uma adaptação a ambientes com maior demanda evaporativa e déficit hídrico no solo (SOARES JANCOSKI et al., 2022; LIMA et al., 2021;). Além da forte regulação estomática, em níveis de déficit hídrico edáfico leve a moderado, o ajuste na produção e armazenamento de carboidratos não-estruturais nas raízes, folhas e caules, favorecem a retenção de água nas folhas (SANTOS et al., 2021), para suportar o período seco. Alguns autores relatam que, além da sazonalidade das chuvas, variações da temperatura e a umidade do ar também têm papel significativo para a produtividade vegetal (STREHER et al., 2017; RISHMAWI; PRINCE; XUE, 2016). Adicionalmente, a umidade no solo pode contribuir para a tolerância da vegetação a variações da temperatura (BARROS SANTIAGO et al., 2019; RISHMAWI; PRINCE; XUE, 2016). Não obstante, presume-se que comunidades vegetais em solos com influência de afloramentos de rochas calcáreas, como a calcita (CRAWLEY, 2007; LUGO; MEDINA; HELMER, 2006), podem desenvolver um mesofilo homogêneo, *i.e.*, maior porção de colênquima e parênquima fotossintético, promovendo a retenção da água na folha (ARIANO et al., 2022).

Recentemente, foi observado que plantas que crescem em cerrados rupestres, com afloramentos de calcáreo, apresentaram maior acúmulo de biomassa em relação às de um cerrado rupestre arenítico contíguo (ALVES et al., 2018). Sendo que, a vegetação no afloramento calcário tem em sua composição espécies calcícolas (DE SOUZA et al., 2020), que crescem em condições de menor saturação por alumínio e elevado pH, cálcio e disponibilidade de nutrientes (ALVES et al., 2018; DE SOUZA et al., 2017). Enquanto que na vegetação sobre afloramentos areníticos, a maioria das espécies são calcífugas (DE SOUZA et al., 2017), ou seja, espécies que vegetam preferencialmente em solos ácidos, distróficos e elevada concentração de alumínio (PEREIRA et al., 2018b; HARIDASAN, 2008). Essas características contrastantes podem influenciar na UF, obtidas em comunidades arbustivo-arbóreas em afloramentos calcáreo e arenítico. Isso porque, padrões químicos edáficos também influenciam na capacidade de armazenamento da UF (ARIANO et al., 2022; CECCATO et al., 2001).

Cerrados rupestres com características edáficas contrastantes ofereceram oportunidade para estudarmos a capacidade de armazenamento de água na vegetação dessas comunidades. Portanto, o objetivo deste estudo foi comparar a variação sazonal da UF, nos cerrados calcáreo e arenítico, e relacionar a UF com temperatura e precipitação. Dessa forma, questionamos o seguinte: como a UF varia sazonalmente em cerrados calcáreo e arenítico? E como possíveis variações da UF entre comunidades poderiam ser influenciadas pela precipitação e temperatura? A partir dessas perguntas formulamos as seguintes hipóteses: (i) a umidade foliar da vegetação no cerrado calcáreo será mais afetada pela sazonalidade climática, ou seja, dos

períodos chuvoso e estiagem, devido à maior porosidade e percolação da água em solo carbonático, em relação ao cerrado arenítico; (ii) no período chuvoso, a vegetação no cerrado calcáreo terá maior umidade foliar, favorecida pelo tipo de solo, eutrófico, em relação ao arenítico, distrófico; (iii) e, fatores climáticos, como precipitação e temperaturas, são moduladores nas variações da UF, e, a precipitação como principal, nos dois cerrados rupestres, sendo mais notável a influência desses fatores no CC.

2.2 Material e métodos

2.2.1 Descrição das áreas de estudo

O estudo foi realizado em duas áreas contíguas, município de Ituiutaba, estado de Minas Gerais, no Sudeste do Brasil. A fitofisionomia é do cerrado *stricto sensu* em Neossolo calcáreo e arenito respectivamente (19° 3.425'S, 49° 26.422'W e 19° 3.611'S, 49° 26.131'W) (ALVES et al., 2018), sob clima tropical savânico, tipo A_w segundo a classificação de Köppen (ALVARES et al., 2013b). As médias sazonais de precipitação, no verão, na região de estudo variam entre 1.400 a 1.500 mm, no inverno entre 801 a 1.200 mm e, as médias das temperaturas máximas sazonais variam de 31,1 a 33°C e médias mínimas de 29,1 a 31°C, enquanto que, as mínimas sazonais, no verão, variam de 20,1 a 22°C e no inverno de 16,1 a 18°C (NASCIMENTO; NOVAIS, 2020).

. Não observamos ocorrência de queimadas nas áreas, entre 1985-2021 (PROJETO MAPABIOMAS, 2020). O solo no CC foi definido como eutrófico e no CA como distrófico (ALVES et al., 2018), ambos são rasos, com características físicas similares, porém, com maior matéria orgânica no Neossolo calcáreo, comparado ao do Neossolo arenítico . (ALVES et al., 2018). O tipo vegetacional, nas duas áreas, foi definido como cerrado *stricto sensu* (RIBEIRO; WALTER, 1998), com distribuição esparsa do estrato arbustivo-arbóreo (Fig.7). Sendo a vegetação lenhosa, sob influência da rocha calcita, é mais densa, com altura média de 3,2 m, média da área basal 0,33 m²/hectare, espécies amostradas 71 e 1035 indivíduos, comparada à do cerrado arenítico, onde a altura média é de 1,9 m, média da área basal total 0,2 m²/hectare, 828 indivíduos e 55 espécies amostradas em 100 m² (Pinheiro, MHO; em 10 de fevereiro de 2023).

Figura 7- Ilustração da vegetação de duas áreas do cerrado rupestre, sob afloramentos calcáreo e arenítico.



2.2.2 Aquisição de dados

Para comparar sazonalmente a capacidade de armazenamento de umidade foliar (UF) nas comunidades arbustivo-arbóreas dos cerrados calcáreo (CC) e arenítico (CA), acessamos os dados remotamente com satélites Landsats 5-TM e 8-OLI, *Level-2*. Os produtos de Landsat, *Level-2* são disponibilizados com correção geométrica e atmosférica, nas resoluções espacial e temporal de 30 m e 16 dias, respetivamente. A disponibilidade das imagens é gratuita pelo Serviço Geológico Norte-Americano (USGS), <http://earthexplorer.usgs.gov/>. Foram selecionadas uma imagem por ano dos períodos seco (referentes aos meses de agosto ou setembro) e chuvoso (março ou abril), períodos de maior disponibilidade de imagens de satélites limpas, em um período de 37 anos, entre 1984 à 2021. As imagens foram selecionadas de acordo com análise visual de cobertura de nuvem, portanto, foram consideradas apenas aquelas com nenhuma cobertura de nuvem. Os dados da precipitação e temperatura foram obtidos junto ao Instituto Nacional de Meteorologia (INMET - <https://portal.inmet.gov.br/>).

Utilizamos o índice da umidade por diferença normalizada (*normalized difference water index* - NDWI) (GAO, 1996), como indicador do estado hídrico foliar sazonal, ao longo do tempo. O NDWI varia de -1 à +1, porém, o valor 0,064 corresponde a 100% da cobertura da vegetação, *i.e.*, ausência de estresse na vegetação, -0,056 reflete a vegetação seca (GAO, 1996), e o valor 0 corresponde ao déficit hídrico moderado. Esse índice utiliza duas bandas do espectro eletromagnético, o infravermelho próximo (NIR), que é sensível à dinâmica da atividade fotossintética (a clorofila), e o infravermelho de ondas curtas (SWIR), onde a radiação solar é absorvida pela água, sem ser influenciada pelos pigmentos fotossintéticos, refletindo assim, a água líquida das folhas nas copas das plantas (FENSHOLT et al., 2010; HOLZMAN; RIVAS;

BAYALA, 2021). Essa técnica constitui um ótimo contraste para melhorar estimativas de UF de áreas vegetadas: $NDWI = (NIR - SWIR) / (NIR + SWIR)$ (GAO, 1996). Sendo NIR-refletância na banda do infravermelho próximo (*reflectance in the near infrared band*), e SWIR-refletância do infravermelho de ondas curtas (*short-wave infrared*). Onde, NIR corresponde as bandas 4 e 5 no Landsat 5-TM e, no Landsat 8-OLI, o SWIR refere-se as bandas 5 e 6.

Utilizamos a ferramenta QGIS, versão 3.16 (QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2022), para o recorte das imagens, extração e cálculo do NDWI. Para o cálculo dos valores médios utilizamos o programa Microsoft Excel.

2.2.3 Análise de dados

Para comparar a umidade foliar na vegetação (UF), através do NDWI como indicador, nos dois cerrados rupestres, em afloramentos calcáreo e arenítico, primeiramente, aplicamos o filtro Savitzky-Golay (SG) (ARAYA et al., 2018) aos dados, a fim de remover o ruído, preservando as variações (SA-ING et al., 2018) que ocorreram durante o crescimento da vegetação. O SG baseia-se no método dos mínimos quadrados ajustados (CHEN et al., 2004), sendo adequado para a vegetação aberta e dos morros (LI et al., 2021), como é o caso dos cerrados rupestres. Para o efeito utilizamos o pacote *CropPhenology* (ARAYA et al., 2018).

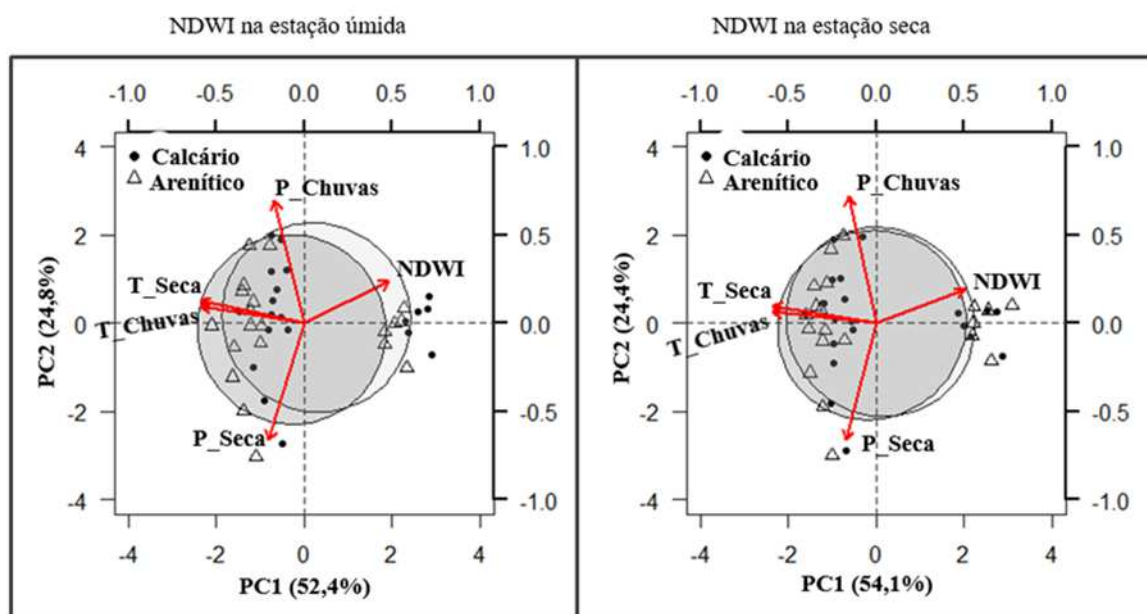
Na sequência, efetuamos a análise de componentes principais (PCA) utilizando a matriz de correlação, a fim de observar possíveis semelhanças quanto à capacidade de armazenamento de água, indicada pela UF, nos dois cerrados rupestres. E, relacionamos a UF com as médias mensais da temperatura e da precipitação, à 90% de intervalo de confiança. Excluímos os valores extremos que perturbavam a normalidade e linearidade nos dados, de modo a evitar a rejeição da hipótese nula falsamente (GOTELLI; ELLISON, 2011). Em seguida, aplicamos a análise de Modelos Mistos (LME), tendo o solo como fator fixo, com dois níveis (Neossolos calcáreo e arenítico), e o tempo (anos) como fator aleatório, a fim de reduzir a influência da variação anual sobre a variável resposta UF, sendo o NDWI indicador da UF, à 5% de probabilidade. Quanto à relação entre o NDWI, temperatura e precipitação utilizamos a correlação de Spearman, para corrigir a dispersão dos dados. Todas as análises foram efetuadas no ambiente R (R CORE TEAM, 2022).

2.3 Resultados

2.3.1 Variações entre UF's dos cerrados calcáreo e arenítico

A UF, indicado pelo NDWI, nos cerrados calcáreo (CC) e arenítico (CA), diferiu tanto no período chuvoso quanto no seco. A PCA revelou que os componentes principais 1 e 2 foram os que retiveram maior variação, tendo explicado 77,2% da variância total (eixo 1: 54,4% e eixo 2: 24,8%). O NDWI correlacionou negativamente com todas as variáveis no eixo 1. No eixo 2, o NDWI teve correlação positiva com todas as variáveis, exceto com precipitação na seca. E, no período seco, os dois eixos explicaram 78,5% da variação total (eixo 1: 54,1% e eixo 2: 24,4%). O NDWI correlacionou negativamente com as variáveis climáticas no eixo 1, e no eixo 2 houve correlações positivas, exceto com a precipitação no período seco. As disposições das elipses de confiança apresentaram dois grupos de dados, um com menores valores de NDWI e outro com maiores, tanto no período chuvoso quanto no do seco (Fig. 8).

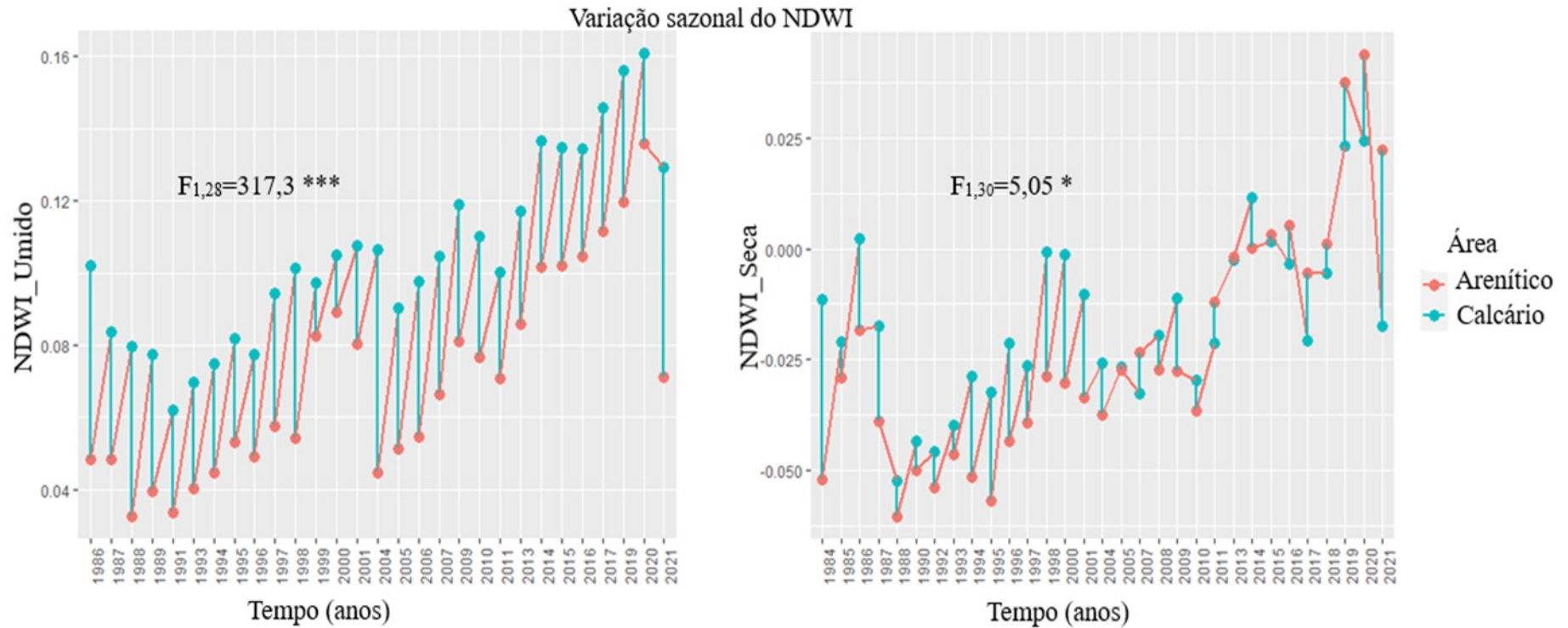
Figura 8 – Diagrama de análise de componentes principais (PCA). PC1 e PC2-eixos de maior variância; NDWI-índice da umidade foliar por diferença normalizada; P-precipitação, T-temperatura, chuvas e seca-período; elipses de confiança à 90% de probabilidade.



A avaliação da UF, no período chuvoso, mostrou diferenças marcantes entre os cerrados rupestres. Em média, o CC apresentou valor elevado (0,102) da UF em relação ao do CA, 0,066, para todo o período considerado (1986 a 2021). Porém, os valores mais altos foram observados desde 2014 a 2020, em média, CC teve 0,141 e CA, 0,108 (Fig. 9).

Quanto à UF no período seco, também houve diferenças entre os cerrados rupestres estudados. Onde, em média, o CC teve -0,019 e, o CA, -0,028. Entretanto, de 1984 a 2010, a vegetação sob influência da rocha calcárea teve em média, valor elevado, -0,025, em relação a do arenítico, -0,037. E, de 2011 a 2021, em média, CA (0,002) apresentou valor elevado, comparado ao do CC (-0,003) (Fig. 9).

Figura 9 – Variação sazonal interanual de NDWI nos cerrados calcáreo e arenítico. As duas cores comparam o NDWI nos dois tipos de solo-área, num determinado ano, em cada período. NDWI-índice de umidade por diferença normalizado.



2.3.2 Relação entre UF com as variáveis climáticas

2.3.2.1 Sazonalidade da UF, precipitação e temperatura

Quanto aos valores médios da precipitação e temperatura durante os períodos seco e chuvoso, observamos seis intervalos de tempo (anos), com diferentes tendências médias de UF. O intervalo de 1993 a 1995, o NDWI foi 37,5% e 66,7% maior no CC em relação ao CA nos períodos seco e chuvoso, respectivamente. E, entre 1996 a 1998, intervalo com baixa precipitação de todo o período do estudo, o NDWI foi 44,4% e 100% maior no CC relativamente ao CA, no período chuvoso e seco. De 2000 a 2004, o NDWI foi 27,3% e 200% maior no CC comparativamente ao do CA, no período seco e chuvoso. Quanto ao intervalo de maior precipitação, no período de estudo, 2005 a 2009, o NDWI foi 36,4% e 0% maior no CC em relação ao CA, no período chuvoso e seco. E, de 2010 a 2011, o NDWI foi 36,4% maior no CC comparada com o do CA no período chuvoso e, 50% maior no CA em relação ao CC no período seco. Por fim, o intervalo de precipitação baixa de todo o período de estudo, 2013 a 2019, o NDWI foi 28,6% maior no CC comparado ao do CA no período chuvoso e, maior no CA (NDWI>0,0) em relação ao do CC (NDWI<0,0), no período seco (Tabela 4).

Tabela 4 – Valores médios e desvios padrão na variação do NDWI (índice de umidade por diferença normalizada), temperatura (T) e precipitação (P) em intervalos de tempo com mesma tendência da umidade na superfície foliar, nos cerrados calcáreo (CC) e arenítico (CA). C-período chuvoso, S-período seco, cor laranja-baixo NDWI, verde-intermediário NDWI, azul-precipitação e temperatura moderada, vermelho-valores altos, negrito-valores extremos

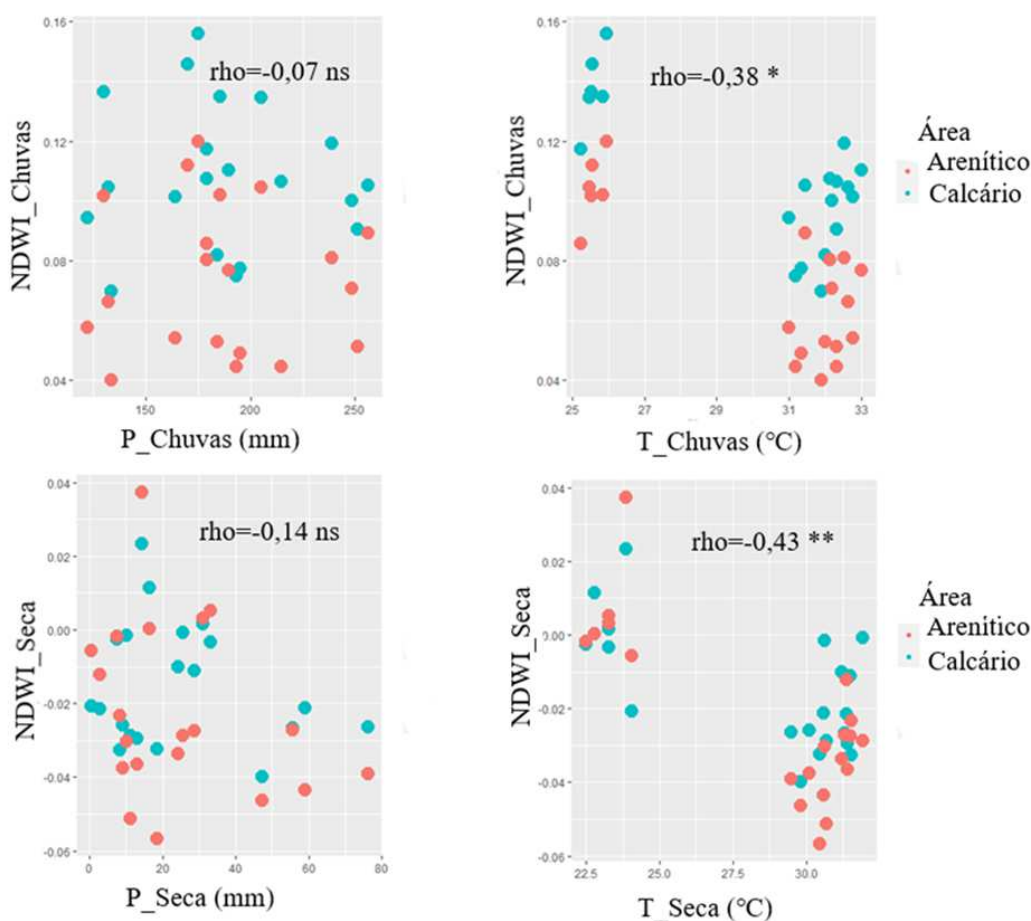
NDWI_CCC	NDWI_CCS	NDWI_CAC	NDWI_CAS	PC (mm)	PS (mm)	TC (°C)	TS (°C)	Ano
0,08±0,01	-0,03±0,01	0,05±0,01	-0,05±0,01	184,00	18,55	31,90	30,48	1993-1995
0,09±0,01	-0,02±0,01	0,05±0,00	-0,04±0,01	164,05	59,00	31,35	30,61	1996-1998
0,11±0,00	-0,01±0,01	0,08±0,02	-0,03±0,00	214,55	10,30	32,14	30,62	2000-2004
0,11±0,01	-0,03±0,01	0,07±0,01	-0,03±0,00	238,80	28,70	32,55	31,52	2005-2009
0,11±0,01	-0,03±0,01	0,07±0,00	-0,02±0,01	219,15	7,93	32,59	31,40	2010-2011
0,14±0,01	-0,00±0,01	0,10±0,01	0,00±0,02	177,00	15,50	25,53	23,26	2013-2019

2.3.2.2 Correlação entre UF e variáveis climáticas

Nos períodos chuvoso e seco observamos relações negativas entre a UF com as variáveis climáticas. A temperatura apresentou correlação negativa marcante com o NDWI, nos períodos

chuvoso e seco (Fig.10). Porém, não observamos correlação entre NDWI e precipitação, nos períodos chuvoso e seco (Fig.10). Contudo, foi possível observamos dois comportamentos diferentes: em condições de moderadas e baixas temperaturas, associadas à elevados e baixos valores da precipitação, o CC apresentou valores elevados do NDWI, em relação ao do CA, no período chuvoso. No período seco, o CA teve elevado NDWI, comparado ao do CC, em condições de baixas temperaturas e precipitação, porém, em temperaturas elevadas, ocorreu o oposto (Fig.10).

Figura 10 – Correlações sazonais entre umidade na superfície foliar em CC e CA, nos períodos chuvoso e seco. NDWI_Chuvvas e NDWI_Seca-índice da umidade por diferença normalizada; P_Chuvvas, P_Seca, T_Chuvvas e T_Seca-precipitação e temperatura nos períodos chuvoso e seco; rho-índice da correlação de Spearman; ns-não significativa; $p=0,02$ -*; $p=0,005$ -**, $\alpha\leq 5\%$.



2.4 Discussão

As diferenças na capacidade de retenção hídrica foliar nos dois cerrados rupestres, observadas neste estudo, podem ser o reflexo das diferenças edáficas, um eutrófico e outro distrófico (ALVES et al., 2018). O cerrado calcáreo (CC) foi mais afetado pelo déficit hídrico

entre 2011-2021 (média entre -0,03 e -0,00), em relação ao cerrado arenítico (CA), que teve média entre -0,02 e 0,00, nos períodos secos, porém, menos afetado na disponibilidade hídrica moderada e abundante. Os resultados corroboram que o Neossolo calcáreo (eutrófico) intensifica o déficit hídrico foliar no período seco (LUGO; MEDINA; HELMER, 2006), em anos muito secos. Todavia, no período chuvoso, a maior concentração de nutrientes impulsiona a capacidade de retenção hídrica na vegetação, compensando a baixa capacidade de retenção hídrica no CC. Há concordância com a literatura (ARIANO et al., 2022; SCHOLZ et al., 2007^a) que, o maior acúmulo de matéria orgânica e a disponibilidade nutricional melhora a capacidade de retenção de água no solo, consequentemente, a umidade foliar na vegetação (UF), resultando em crescimento das plantas. Contudo, no período seco, a maior variação na UF entre os cerrados rupestres foi influenciada pela variabilidade na temperatura, na precipitação associada ao tipo de solo, concordando que, o potencial hídrico foliar nas espécies do Cerrado e nas florestas tropicais sazonalmente secas é influenciado pela disponibilidade hídrica no solo e demanda evaporativa (SOARES JANCOSKI et al., 2022). Neste estudo, a temperatura foi a principal responsável pela variação da UF, seguida pela precipitação ao longo do tempo, em Neossolos calcáreo e arenítico.

2.4.1 Variações entre UFs' dos cerrados calcáreo e arenítico

A maior UF observada em CC (média entre 0,16 e 0,06) do que em CA (média entre 0,12 e 0,04), durante o período chuvoso, pode ser explicada pela maior disponibilidade da macronutrientes e baixa saturação por alumínio trocável e de pH nos Neossolos calcáreo (eutrófico), comparativamente ao do arenítico (ALVES et al., 2018), visto que, espécies do Cerrado dependem da disponibilidade nutricional no solo e da condutância estomática noturna (COSTA et al., 2021; SCHOLZ et al., 2007^a).

Considerando que ambas as áreas de estudo são contíguas, apresentam temperatura e radiação solar incidente semelhante, sendo esses, uns dos agentes estressores da vegetação quando excessivas (SOARES JANCOSKI et al., 2022; CECCATO et al., 2001), assim sendo, esses fatores, possivelmente, não sejam a razão das diferenças observadas na UF, nos cerrados rupestres. Então, a UF no CA pode ter sido comprometido pelo déficit nutricional que, provavelmente, promoveu maior perda de água pela transpiração noturna (SCHOLZ et al., 2007^a), associado à elevada acidez, devido a maior saturação por Al^{3+} e de pH no solo arenítico, apoiando que padrões edáficos podem influenciar na retenção da UF (CECCATO et al., 2001).

O eixo 2 da PCA corroborou a influência positiva da precipitação sobre NDWI no período chuvoso, similarmente ao observado por (GAO, 1996). Contudo, estes resultados sugeriram que, além da disponibilidade hídrica no solo, o tipo de solo também influencia a UF nos cerrados rupestres que estudamos. Pois, no CC é onde houve maiores teores de nutrientes edáficos e foliares, observados na serapilheira (ALVES et al., 2018) e, podem ter reduzido a perda de água pela transpiração noturna (SCHOLZ et al., 2007^a), compensando a baixa capacidade de retenção hídrica no solo calcáreo (LUGO; MEDINA; HELMER, 2006). Isso pode justificar a maior UF no período chuvoso no CC em relação ao do CA, esse último, caracterizado pela deficiência nutricional e maior acidez (ALVES et al., 2018).

Quanto aos valores baixos do NDWI nos períodos de seca, indicam que os dois cerrados rupestres foram assolados pelo déficit hídrico severo, especialmente de 1984 a 2011 (<0,00). Porém, de 2013 a 2021, o estresse moderado a ausência de estresse, possivelmente, resultou da redução da temperatura associada ao baixo volume das chuvas. O maior NDWI observado no CC entre os anos de 1984 e 2010, e, entre 2011 a 2021 no CA, indicam ocorrência de mudanças marcantes na dinâmica de UF nos dois cerrados rupestres. E, como plantas do Cerrado, normalmente, não alcançam o equilíbrio hídrico planta-solo, devido a maior condutância estomática noturna, em resposta a deficiência nutricional edáfica (SCHOLZ et al., 2007^a; BUCCI et al., 2004), possivelmente justifique os menores valores da UF no CA, entre 1984 a 2011 em relação ao CC.

Entretanto, a UF no CC devia ser menor, em consequência da maior porosidade da rocha calcárea (CRAWLEY, 2007; LUGO; MEDINA; HELMER, 2006), segundo a nossa hipótese, o que não foi corroborado. Além da maior regulação estomática noturna, provavelmente, a maior disponibilidade de P (ALVES et al., 2018) no CC pode ter promovido a produção de raízes finas na camada superficial do solo, favorecendo, possivelmente, a maior produção de ácido abscísico (ABA), sinalizador do déficit hídrico (SCHOLZ et al., 2007^a), associado a disponibilidade de cálcio, também com função sinalizadora de estresse (THOR, 2019). Esses mecanismos, possivelmente, atuaram com eficiência na regulação estomática no CC, enquanto que no CA, as folhas continuaram perdendo água pela transpiração, em condições de déficit hídrico leve a moderado.

A tolerância hídrica foliar observada no CC corrobora a ideia de que, o déficit hídrico no solo pode não resultar em redução na UF (SOARES JANCOSKI et al., 2022), quando as espécies possuem comportamento isoídrico (LIMA et al., 2021). Esse tipo de comportamento permite que as espécies detectem a redução na disponibilidade de água no solo pelas raízes, e iniciam o processo de ajuste hídrico, pela produção e armazenamento de carboidratos não-

estruturais nas raízes, nos caules e nas folhas para garantir as atividades fotossintéticas vitais no período seco (SANTOS et al., 2021), favorecendo a retenção hídrica.

Contudo, as justificações acima, já não valem para a menor UF observada no CC, entre 2011 a 2021, sugerindo que, além das estratégias compensatórias, como ajustes fisiológicas, ou maior porosidade no solo calcáreo, pode existir outros fatores, como temperatura e precipitação que, interagindo com a química de solos resulta em diferentes capacidades de tolerância ao déficit hídrico sazonal nos cerrados rupestres, ao longo do tempo.

As relações negativas e ausência da correlação entre NDWI com a precipitação ($\rho = -0,07$, $p = 0,64$), principalmente, no período seco ($\rho = -0,14$, $p = 0,38$), não corroborou a relação observada na PCA, em ambos períodos, positiva no período chuvoso. É provável que, essas relações tenham resultado de vários comportamentos, aumentos e reduções no teor de água nas vegetações ao longo do tempo. Embora a precipitação seja conhecida como fator principal para o crescimento e desenvolvimento da vegetação, nas savanas e florestas tropicais sazonalmente secas (SOARES JANCOSKI et al., 2022), a ausência da relação com NDWI também foi relatada em outros estudos para vegetação decídua (LIMA et al., 2021), provavelmente, devido a eficiência nos mecanismos compensatórios, como o comportamento isoídrico e forte regulação estomática (SANTOS et al., 2021; SOARES JANCOSKI et al., 2022).

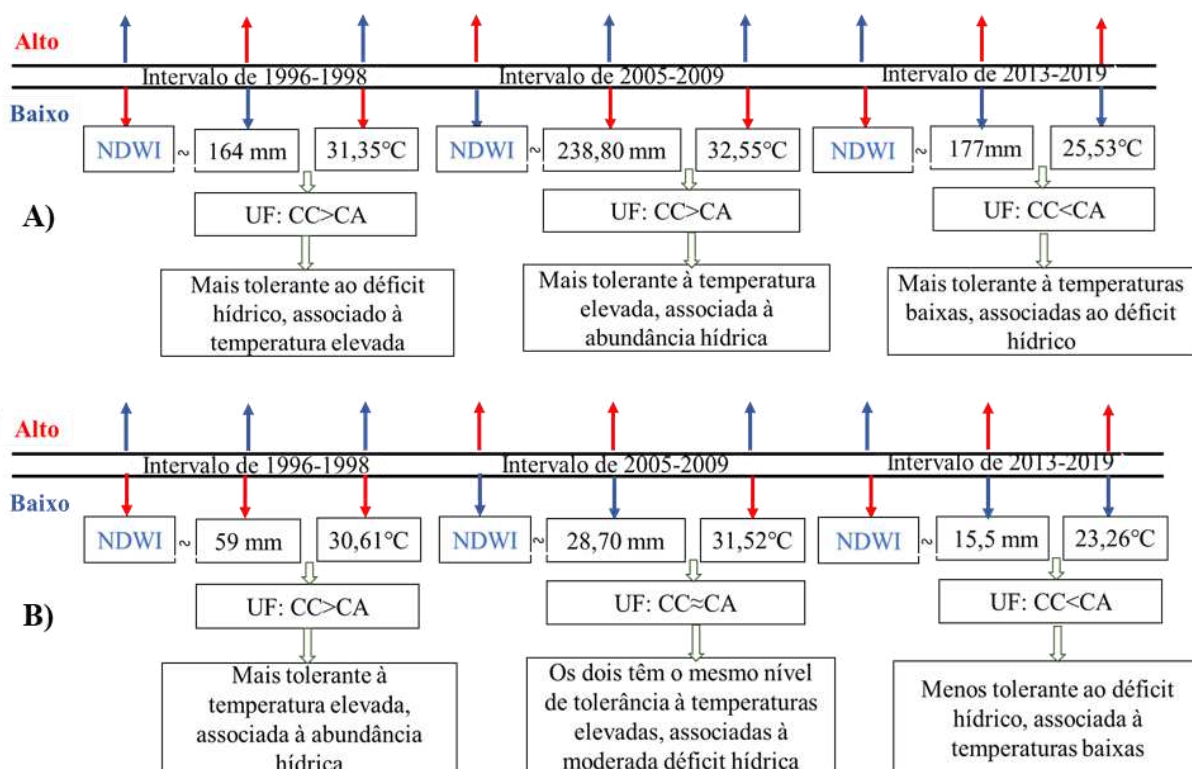
2.4.2 Correlação entre UF, precipitação e temperatura

O fluxograma resume a variação da UF, em situações de aumento ou redução nas variáveis climáticas, como temperatura e precipitação, ao longo do tempo, nos períodos chuvoso e seco (Fig.11).

A relação negativa pode ter sido forçada pelos anos secos, que, possivelmente, atenuaram a relação positiva quase linear presente na PCA. Pois, o comportamento que o NDWI apresenta nos intervalos médios, o aumento na precipitação desde 2005 a 2011, não resultou em aumento no NDWI, provavelmente, influenciado pelas temperaturas extremas desse período. Portanto, não observamos maior dependência hídrica sazonal, como esperado na UF, onde volumes elevados das chuvas resultassem na maior umidade foliar. Os resultados sugerem que, além da precipitação, considerando que, os teores de nutrientes nas folhas fotossinteticamente ativas podem refletir na serapilheira, os maiores teores de potássio (K^+), cálcio (Ca^{2+}), magnésio (Mg^{2+}) e fósforo (P) observados (ALVES et al., 2018) no CC, é suposto que, essas diferenças estejam influenciando na maior UF, em situação de seca moderada. O Ca^{2+} e.g., como sinalizador de estresse (RANJAN et al., 2021; THOR, 2019) pode ter sinalizado

com eficiência o déficit hídrico no CC, e, juntamente com o K^+ regularem a perda de água via estômatos, assim como ativação de várias enzimas antioxidantes (HAJIBOLAND et al., 2015), em resposta ao déficit hídrico.

Figura 11 - Fluxo conceitual baseado na variação semelhante do comportamento médio do NDWI-índice de umidade por diferença normalizada, UF-umidade foliar em determinadas condições climáticas, nos períodos chuvoso (A) e seco (B). CC-cerrado calcáreo, CA-cerrado arenítico. Ceta vermelha- valor elevado de um determinado parâmetro num intervalo de tempo, ceta azul- valor baixo de um determinado parâmetro, ceta para baixo-magnitude de parâmetro de influência ou resultante, e ceta para cima- magnitude de parâmetro não observada.



No Cerrado, o aumento na temperatura noturna intensifica o desequilíbrio do potencial hídrico foliar entre planta-solo, devido a deficiência nutricional do solo, resultando em maior perda de água noturna (SCHOLZ et al., 2007^a). Embora, a vegetação do Cerrado pode reduzir a influência negativa de temperaturas elevadas pela maior condutância estomática, dissipando o excesso de energia (HAO et al., 2008), pode ser crítica no período chuvoso com elevada magnitude da temperatura. Portanto, a correlação que observamos entre o NDWI e a temperatura ($\rho=-0,38$, $p=0,02$), no período chuvoso, confirmou a relação linear que observamos na PCA, nas chuvas.

Estudos relatam que, o aumento na temperatura pode comprometer a vegetação das savanas tropicais, assim como de cerrado rupestre (MENDOZA; PERES; MORELLATO, 2017), devido a maior exposição aos fatores estressores, como déficit hídrico e radiação solar, que podem resultar em maior perda de água pela transpiração foliar (ALBERTON et al., 2019), levando a redução ou fechamento estomático (CECCATO et al., 2001), conseqüentemente, menor capacidade fotossintética. Então, as baixas temperaturas, entre 2011 a 2021, observada nos cerrados rupestres, associadas as diferenças edáficas, possivelmente, influenciaram para maior UF, devido a menor transpiração foliar, no período chuvoso. Visto que, as temperaturas altas entre 1984 a 2010 resultaram em menor UF, em relação ao primeiro período (2011 a 2021), este, com maior valor em todo o período de estudo, no CC até 0,16 de NDWI, em relação ao CA (máximo de 0,12 de NDWI), no período chuvoso. Os resultados sugerem que, além de tipo de solo, a temperatura pode ser um fator importante na modulação da UF nos dois cerrados rupestres, concordando com outras pesquisas (ARAÚJO et al., 2021b; STREHER et al., 2017) que sugeriram influência da temperatura na produtividade da vegetação.

No período seco, os dois comportamentos observados na UF, com maior correlação ($\rho = -0,43$, $p = 0,005$) entre NDWI e temperatura, indicaram papel modulador da temperatura na UF e, essa influência varia com o tipo de solo, a magnitude da temperatura e distribuição da precipitação no período seco. Isso porque, em outros tipos de fitofisionomias, como caatinga, ausência da chuva por poucos dias, não resultou em redução da UF (FERREIRA et al., 2012).

Se a vegetação em ambientes rupestres, no período seco, é limitada pela baixa temperatura, déficits hídrico e nutricional de solos e maior saturação por Al nos solos (BENITES et al., 2007), então o resultado do presente estudo indica que, a influência desses fatores pode variar com o tipo de rocha que influencia o solo. Pois, há concordância com os mesmos autores, a penas para UF do CC no inverno (22,5 a 24,5°C), por ter reduzido. Entretanto, no verão (29,5 a 31°C) a UF aumentou, enquanto o CA tolerou mais as temperaturas baixas do inverno, com prejuízo nas do verão sobre UF, comparativamente com a do CC. Porém, esse último é mais tolerante as temperaturas elevadas, quando associadas à moderada quantidade de precipitação (40 a 80 mm), em relação ao CA. Isso, provavelmente, seja também resultado da baixa capacidade de retenção hídrica do solo calcáreo, devido à maior porosidade e percolação da água (CRAWLEY, 2007; LUGO; MEDINA; HELMER, 2006).

Por outro lado, possivelmente, os maiores teores de Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} e P que (Alves 2018) observaram no CC em relação aos do CA, na serapilheira de julho e agosto, podem ser indicativos da contribuição dos mesmos, nas folhas fotossinteticamente ativas, que podem ter resultado no melhor ajuste fisiológico (SANTOS et al., 2021; BUCCI et al., 2004), favorecendo

a UF no CC. No geral, os resultados concordam que, a temperatura tende a dominar padrões de utilização de água pelas espécies do Cerrado (STREHER et al., 2017; HAO et al., 2008), principalmente a noturna (SCHOLZ et al., 2007^a). Assim, nossos resultados não confirmaram a precipitação como o principal modulador na variação da UF nos dois cerrados rupestres.

2.5 Considerações finais

Na comparação da UF entre CC e CA, nos períodos chuvoso e seco, entre 1984 a 2021, concluímos que: (i) o CC apresenta maior UF em relação ao CA, no período chuvoso. Tendo sido corroborada a hipótese de que, no período chuvoso, a vegetação no CC tem maior UF, favorecida pelos solos eutróficos. Ainda mais, na estiagem, em condições de seca severa, associada a temperaturas baixas, a vegetação no CC foi mais afetada pelo déficit hídrico edáfico, ou seja, apresentou menor UF comparativamente à do CA, *i.e.*, entre 2011 a 2021. E, em condições da seca leve a moderada, associada a temperaturas elevadas, o CC foi mais tolerante ao déficit hídrico, em relação ao CA, *i.e.*, entre 1984 a 2010. Dessa forma, foi corroborada a hipótese que a vegetação no CC seria mais afetada pelo déficit hídrico, devido à baixa capacidade de retenção hídrica do solo calcáreo, em relação ao arenítico, mas, apenas em condições da seca severa, associada às temperaturas baixas. Enquanto que, na seca moderada, não foi possível observarmos o mesmo fenômeno. Adicionalmente, pudemos identificar a temperatura como o principal modulador para variações da UF, seguida pela precipitação nos dois cerrados rupestres. Assim, não foi corroborada a hipótese de que, a precipitação seria o principal modulador na variação da UF, ao longo do tempo, nos cerrados rupestres que estudamos. Diante dos resultados registrados, podemos considerar que a modulação sazonal da UF nos cerrados rupestres envolve um complexo conjunto de fatores ambientais, edáficos e climáticos, determinantes para o funcionamento de ecossistemas rupestre.

2.6 Referências bibliográficas

- ALBERTON, B.; TORRES, R. DA S.; SILVA, T. S. F.; DA ROCHA, H. R.; MOURA, M. S. B.; MORELLATO, L. P. C. Leafing patterns and drivers across seasonally dry tropical communities. **Remote Sensing**, v. 11, n. 19, p. 1–21, 2019. <http://doi.org/10.3390/rs11192267>
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; DE MORAES GONÇALVES, J. L.; SPAROVEK, G. Köppen`s climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013. <http://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

ALVES, V. N.; TORRES, J. L. R.; LANA, R. M. Q.; PINHEIRO, M. H. O. Nutrient cycling between soil and leaf litter in the cerrado (Brazilian savanna) on eutrophic and dystrophic neosols. **Acta Botanica Brasilica**, v. 32, n. 2, p. 169–179, 2018. <http://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0369>

ALVES, V. N.; BERTIN, D. G.; SANTOS, D. D. S.; WENDLING, B.; LANA, R. M. Q.; TORRES, J. L. R.; PINHEIRO, M. H. O. Decomposition of leaf litter in the Brazilian savanna on limestone and sandstone neosols. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 93, n. 3, 2021. <http://doi.org/10.1590/0001-3765202120200372>

ARAÚJO, I.; MARIMON, B. S.; SCALON, M. C.; CRUZ, W. J. A.; FAUSET, S.; VIEIRA, T. C. S.; GALBRAITH, D. R.; GLOOR, M. U. Intraspecific variation in leaf traits facilitates the occurrence of trees at the Amazonia–Cerrado transition. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 279, 2021. <http://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151829>

ARAYA, S.; OSTENDORF, B.; LYLE, G.; LEWIS, M. CropPhenology: An R package for extracting crop phenology from time series remotely sensed vegetation index imagery. **Ecological Informatics**, v. 46, p. 45–56, 2018. <http://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2018.05.006>

ARIANO, A. P. R.; PESSOA, M. J. G.; RIBEIRO-JÚNIOR, N. G.; EISENLOHR, P. V.; SILVA, I. V. DA. Structural leaf attributes indicate different degrees of xeromorphism: New discoveries in co-occurring species of savanna and forest formations. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 286, p. 151-972, 2022. <http://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151972>

BARROS SANTIAGO, D. DE; CORREIA FILHO, W. L. F.; DE OLIVEIRA-JÚNIOR, J. F.; DA SILVA JUNIOR, C. A. Mathematical modeling and use of orbital products in the environmental degradation of the Araripe Forest in the Brazilian Northeast. **Modeling Earth Systems and Environment**, v. 5, n. 4, p. 1429–1441, 2019. <http://doi.org/10.1007/s40808-019-00614-x>

BEER, C. et al. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and covariation with climate. **Science**, v. 329, n. 5993, p. 834–838, 2010. <http://doi.org/10.1126/science.1184984>

BENITES, V. M.; SCHAEFER, C. E. G. R.; SIMAS, F. N. B.; SANTOS, H. G. Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 4, p. 569–577, 2007. <http://doi.org/10.1590/S0100-84042007000400003>

BUCCI, S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.; SCHOLZ, F.; FRANCO, A.; BUSTAMANTE, M. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. **Tree Physiology**, n. 24, p. 891–899, 2004.

<http://dx.doi.org/10.1093/treephys/24.8.891>

CECCATO, P.; FLASSE, S.; TARANTOLA, S.; JACQUEMOUD, S.; GRÉGOIRE, J. Detecting vegetation leaf water content using reflectance in the optical domain. **Remote Sensing of Environment**, n. 77, p. 22–33, 2001. [http://dx.doi.org/10.1016/S0034-4257\(01\)00191-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0034-4257(01)00191-2)

CHEN, J.; JÖNSSON, P.; TAMURA, M.; GU, Z.; MATSUSHITA, B.; EKLUNDH, L. A simple method for reconstructing a high-quality NDVI time-series data set based on the Savitzky-Golay filter. **Remote Sensing of Environment**, v. 91, n. 3, p. 332–344, 2004.

<http://doi.org/10.1016/j.rse.2004.03.014>

COSTA, G. B. et al. Seasonal Ecosystem Productivity in a Seasonally Dry Tropical Forest (Caatinga) Using Flux Tower Measurements and Remote Sensing Data. **Remote Sensing**, v. 14, n. 16, 2022. <http://doi.org/10.3390/rs14163955>

COSTA, L. S.; DE MOURA, C. O.; BUCCI, S. J.; SONSIN-OLIVEIRA, J.; GOMES, S. M.; DA CUNHA BUSTAMANTE, M. M. Nutrient enrichment changes water transport structures of savanna woody plants. **Environmental Research Letters**, v. 16, n. 5, 2021.

<http://doi.org/10.1088/1748-9326/abe6c5>

CRAWLEY, M. Life History and Environment. Em: CRAWLEY, M. (Ed.). **Plant Ecology**. Austrlia: Blackwell Science, p. 74–131, 2007. <http://dx.doi.org/10.1002/9781444313642.ch4>

DE CASTRO, L. M. R.; VINSON, C. C.; DA GORDO, S. M. C.; WILLIAMS, T. C. R.; CURY, N. F.; DE SOUZA, M. C.; PEREIRA, L. A. R. Molecular and physiological aspects of plant responses to aluminum: what do we know about Cerrado plants? **Revista Brasileira de Botânica**, v. 45, n. 2, p. 545, 2022. <http://doi.org/10.1007/s40415-021-00781-1>

DE SOUZA, M. C.; HABERMANN, G.; DO AMARAL, C. L.; ROSA, A. L.; PINHEIRO, M. H. O.; DA COSTA, F. B. *Vochysia tucanorum* Mart.: an aluminum-accumulating species evidencing calcifuge behavior. **Plant and Soil**, v. 419, n. 1–2, p. 377–389, 2017.

<http://doi.org/10.1007/s11104-017-3355-1>

DE SOUZA, M. C.; WILLIAMS, T. C. R.; POSCHENRIEDER, C.; JANSEN, S.; PINHEIRO, M. H. O.; SOARES, I. P.; FRANCO, A. C. Calcicole behaviour of *Callisthene fasciculata* Mart., an Al-accumulating species from the Brazilian Cerrado. **Plant Biology**, v. 22, p. 30–37, 2020. <http://doi.org/10.1111/plb.13036>

- FERREIRA, J.; DOS SANTOS FERREIRA, H.; DA SILVA, H.; DOS SANTOS, A.; GALVÍCIO, J. Análise Espaço-Temporal da Dinâmica da Vegetação de Caatinga no Município de Petrolina. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v.5, n. 4, p. 904–922, 2012. <http://dx.doi.org/10.26848/rbgf.v5i4.232892>
- GAO, B.-C. NDWI—A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. **Remote sensing of environment**, v. 58, n. 3, p. 257–266, 1996. [http://dx.doi.org/10.1016/S0034-4257\(96\)00067-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0034-4257(96)00067-3)
- GOTELLI, N.; ELLISON, A. Gestão e curadoria de dados. Em: LANDEIRO, V. (Ed.). **Princípios de Estatística em ecologia**. Artmed, 2011, p. 225–253.
- HAJIBOLAND, R.; BASTANI, S.; BAHRAMI-RAD, S.; POSCHENRIEDER, C. Interactions between aluminum and boron in tea (*Camellia sinensis*) plants. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 37, n. 3, 2015. <http://doi.org/10.1007/s11738-015-1803-1>
- HAO, G. Y.; HOFFMANN, W. A.; SCHOLZ, F. G.; BUCCI, S. J.; MEINZER, F. C.; FRANCO, A. C.; CAO, K. F.; GOLDSTEIN, G. Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. **Oecologia**, v. 155, n. 3, p. 405–415, 2008. <http://doi.org/10.1007/s00442-007-0918-5>
- HARIDASAN, M. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, n. 3, p. 183–195, 2008. <http://doi.org/10.1590/s1677-04202008000300003>
- KUSTER, V. C.; PAULA, M. S. A. M. DE; CASTRO, S. A. B. DE; VALE, F. H. A. Physiological and phenological vegetative responses of *Campomanesia adamantium* (Cambess) O. Berg (Myrtaceae) to the hydric seasonality of rupestrian fields. **Revista Árvore**, v. 40, n. 6, p. 973–981, 2016. <http://doi.org/10.1590/0100-67622016000600002>
- KUSTER, V. C.; DE CASTRO, S. A. B.; VALE, F. H. A. Morphological and physiological responses of three plant species occurring in distinct altitudes in the Neotropical savannah. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 39, n. 4, p. 1039–1049, 2016. <http://doi.org/10.1007/s40415-016-0294-7>
- LI, S.; XU, L.; JING, Y.; YIN, H.; LI, X.; GUAN, X. High-quality vegetation index product generation: A review of NDVI time series reconstruction techniques. **Earth Observation and Geoinformation**, v. 105, p. 102–640, 2021. <http://doi.org/10.1016/j.jag.2021.102640>
- LIMA, A. L. A. DE; RODAL, M. J. N.; CASTRO, C. C.; ANTONINO, A. C. D.; MELO, A. L. DE; GONÇALVES-SOUZA, T.; SAMPAIO, E. V. DE S. B. Phenology of high- and low-density wood deciduous species responds differently to water supply in tropical semiarid

regions. **Journal of Arid Environments**, v. 193, 2021.

<http://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2021.104594>

LUGO, A.; MEDINA, E.; HELMER, E. Botanical and ecological basis for the resilience of antillean dry forests. Em: PENNINGTON RT, LEWIS GP, R. J. (Ed.). **Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Diversity, Biogeography, and Conservation**. Boca Raton, Florida: CRC Press, Taylor & Francis, 2006, 359–381.

<http://dx.doi.org/10.1201/9781420004496-15>

MENDOZA, I.; PERES, C. A.; MORELLATO, L. P. C. Continental-scale patterns and climatic drivers of fruiting phenology: A quantitative Neotropical review. **Global and Planetary Change**. V. 148, p. 227, 2017. <http://dx.doi.org/10.1016/j.gloplacha.2016.12.001>

PEREIRA, E. G.; SIQUEIRA-SILVA, A. I.; DE SOUZA, A. E.; MELO, N. M. J.; SOUZA, J. P. Distinct ecophysiological strategies of widespread and endemic species from the megadiverse campo rupestre. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 238, p. 79–86, 2018a. <http://doi.org/10.1016/j.flora.2017.02.006>

PEREIRA, G. C.; CLODE, P. L.; OLIVEIRA, R. S.; LAMBERS, H. Eudicots from severely phosphorus-impooverished environments preferentially allocate phosphorus to their mesophyll. **New Phytologist**, v. 218, n. 3, p. 959–973, 2018b. <http://doi.org/10.1111/nph.15043>

POREMBSKI, S. Tropical inselbergs: Habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 4, p. 579–586, 2007.

<http://doi.org/10.1590/S0100-84042007000400004>

PROJETO MAPABIOMAS. Mapeamento de Cicatrizes de fogo no Brasil, coleção 6. Acesso em: 9 dez. 2021.

QGIS DEVELOPMENT TEAM. **QGIS Geographic Information System** Open-Source Geospatial Foundation Project, 2022.

R CORE TEAM. **A language and environment for statistical computing** Vienna, Austria R Foundation for Statistical Computing, 2022.

RANJAN, A.; SINHA, R.; SHARMA, T. R.; PATTANAYAK, A.; SINGH, A. K. Alleviating aluminum toxicity in plants: Implications of reactive oxygen species signaling and crosstalk with other signaling pathways. **Physiology Plantarum**, v. 173, n. 4, p. 1765–1784, 2021.

<http://doi.org/10.1111/ppl.13382>

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. Em: SANO, S. M.; ALMEIDA, S.; P RIBEIRO, J. (Eds.). **Cerrado: Ecologia e Flora**. Planaltina: Embrapa-CPAC, 2008. p. 152–212.

- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do bioma Cerrado. Em: SANO, S.; ALMEIDA, S. (Eds.). **Cerrado: ambiente e flora**. Brasília: Embrapa, 1998. p. 89–166.
- RISHMAWI, K.; PRINCE, S. D.; XUE, Y. Vegetation responses to climate variability in the northern arid to sub-humid zones of sub-Saharan Africa. **Remote Sensing**, v. 8, n. 11, 2016. <http://doi.org/10.3390/rs8110910>
- SA-ING, V.; VORASAYAN, P.; SUWANWELA, N. C.; AUETHAVEKIAT, S.; CHINRUNGRUENG, C. Multiscale adaptive regularisation Savitzky–Golay method for speckle noise reduction in ultrasound images. **IET Image Processing**, v. 12, 105–112, 2018. <http://doi.org/10.1049/iet-ipr.2017.0391>
- SANTOS, M.; BARROS, V.; LIMA, L.; FROSI, G.; SANTOS, M. G. Whole plant water status and non-structural carbohydrates under progressive drought in a Caatinga deciduous woody species. **Trees - Structure and Function**, v. 35, n. 4, p. 1257–1266, 2021. <http://doi.org/10.1007/s00468-021-02113-y>
- SCARANO, F. R. Rock outcrop vegetation in Brazil: a brief overview. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 4, p. 561–568, 2007. <http://doi.org/10.1590/S0100-84042007000400002>
- SCHOLZ, F.; BUCCI, S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.; FRANCO, A. Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. **Tree Physiology**, v. 27, n. 4, p. 551–559, 2007a. <http://doi.org/10.1093/treephys/27.4.551>
- SCHOLZ, F. G.; BUCCI, S. J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; FRANCO, A. C.; MIRALLES-WILHELM, F. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. **Plant, Cell and Environment**, v. 30, n. 2, p. 236–248, 2007b. <http://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01623.x>
- SIMIONI, P. F.; EISENLOHR, P. V.; PESSOA, M. J. G.; SILVA, I. V. DA. Elucidating adaptive strategies from leaf anatomy: Do Amazonian savannas present xeromorphic characteristics? **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 226, p. 38–46, 2017. <http://doi.org/10.1016/j.flora.2016.11.004>
- SOARES JANCOSKI, H.; SCHWANTES MARIMON, B.; C. SCALON, M.; DE V. BARROS, F.; MARIMON-JUNIOR, B. H.; CARVALHO, E.; S. OLIVEIRA, R.; OLIVERAS MENOR, I. Distinct leaf water potential regulation of tree species and vegetation types across the Cerrado–Amazonia transition. **Biotropica**, v. 54, n. 2, p. 431–443, 2022. <http://doi.org/10.1111/btp.13064>
- STEVENS, N.; LEHMANN, C. E. R.; MURPHY, B. P.; DURIGAN, G. Savanna woody encroachment is widespread across three continents. **Global Change Biology**, v. 23, p. 235–244, 2017. <http://doi.org/10.1111/gcb.13409>

STREHER, A. S.; SOBREIRO, J. F. F.; MORELLATO, L. P. C.; SILVA, T. S. F. Land surface phenology in the tropics: the role of climate and topography in a snow-free mountain.

Ecosystems, v. 20, n. 8, p. 1436–1453, 2017. <http://doi.org/10.1007/s10021-017-0123-2>

THOR, K. Calcium—nutrient and messenger. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, 2019.

<http://doi.org/10.3389/fpls.2019.00440>

3 INFLUÊNCIA DA VARIAÇÃO ESPAÇO TEMPORAL DA TEMPERATURA E PRECIPITAÇÃO NA FENOLOGIA DA VEGETAÇÃO EM DUAS ÁREAS DA SAVANA RUPESTRE, CALCÁREO E ARENÍTICO

RESUMO

A sensibilidade da vegetação a variações sazonais, como a seca, torna a fenologia um importante indicador da influência do climática sobre a vegetação. A influência do clima na fenologia de dois cerrados rupestres, em afloramento calcário e outro em arenito, motivou a condução deste estudo. Nosso objetivo foi avaliar comparativamente os padrões fenológicos, nos dois cerrados rupestres, em relação à sazonalidade climática. Partimos das seguintes hipóteses: (i) os dois cerrados rupestres seriam similares, na fase de crescimento foliar na estação chuvoso, porém, o cerrado calcáreo (CC), apesar de ter maior biomassa foliar; no período seco apresentaria queda foliar precoce, comparado ao cerrado arenítico (CA); (ii) a precipitação seria o principal fator modulador de padrões fenológicos, seguida pela temperatura. Para tal, utilizamos a técnica de *wavelets* e de coerência de *wavelet*. Observamos menor senescência (menor biomassa foliar) e maior crescimento foliar no CC (maturidade foliar), em relação ao CA, em condições de temperaturas e volume de chuvas moderadas. Mostramos que, em temperaturas elevadas e precipitação baixa, os dois cerrados rupestres apresentam maior senescência e simultânea, no período seco e, no chuvoso, o CC apresenta maior crescimento foliar. Em condições de temperatura e precipitação baixas do inverno, entre 2014 a 2018, o CC apresentou queda foliar mais precoce do que CA e, nas mesmas condições, mas no verão, o CC observou maior crescimento foliar que o CA. A fenologia no CC é mais influenciada pelos aumentos e reduções na temperatura e precipitação, que o CA. Os resultados indicam que a fenologia da vegetação nas savanas rupestres estudadas varia de forma diferente em resposta às variações sazonais da temperatura e precipitação a longo prazo, nos Neossolos calcáreo e arenítico. A fenologia foi melhor explicada pela variação da temperatura ao longo do tempo. As hipóteses foram corroboradas, dependendo do nível da variabilidade climática no período seco e, corroborada plenamente no período chuvoso.

Palavras-chave: Savanas rupícolas; déficit hídrico; mudanças do clima; solos rasos; transformada de *wavelet* contínua.

3.1 Introdução

Os eventos cíclicos sazonais da vegetação são sensíveis às variações ambientais (CAPARROS-SANTIAGO; RODRIGUEZ-GALIANO; DASH, 2021), como temperatura e precipitação (VILELA et al., 2018; MENDOZA; PERES; MORELLATO, 2017). Essas variações podem reduzir ou aumentar a produtividade primária líquida de formações vegetais do planeta, como as savanas tropicais (LACERDA; MAPELI, 2021). Portanto, a fenologia de comunidades vegetais pode ser um indicador biológico importante, na compreensão da dinâmica vegetacional das savanas, e como respondem às variações climáticas (CAPARROS-SANTIAGO; RODRIGUEZ-GALIANO; DASH, 2021).

Os padrões fenológicos do cerrado *stricto sensu* são definidos pela dinâmica heterogênea das espécies de suas comunidades vegetais, algumas crescendo ao longo do ano, enquanto outras apresentando crescimento sazonal (DE CAMARGO et al., 2018; LENZA; KLINK, 2006). No geral, a fenologia desses Cerrados é caracterizada pela sazonalidade hídrica, onde a maior produção e crescimento de folhas ocorre no período chuvoso, e a senescência ou queda foliar na seca (STREHER et al., 2017; LENZA; KLINK, 2006). Os solos nesses ambientes são diversificados, mas predominam os profundos e distróficos, pobres em nutrientes com elevada saturação por alumínio e acidez (RIBEIRO; WALTER, 2008). Essas características, quando associadas às variações climáticas, podem interferir nos padrões fenológicos das comunidades vegetacionais (SOUZA et al., 2015).

Os solos rasos e rochosos dos ambientes rupestres, como cerrado rupestre, além de maior exposição à radiação solar incidente (PEREIRA; FERNANDES, 2022; RIBEIRO; WALTER, 2008), podem influenciar grandemente na variação das fenofases. No ambiente rupestre, a concentração de nutrientes varia segundo a rocha matriz, onde o solo sob influência do arenito e quartzitos são mais pobres em nutrientes em relação, e.g. aos da rocha ígnea (BENITES et al., 2007; RIBEIRO; WALTER, 1998).

Estudos recentes no Cerrado têm apontado a precipitação como o fator que mais influencia a fase de crescimento vegetativo das plantas, seguida pela temperatura (NOVAES et al., 2020; VILELA et al., 2018). A senescência sofre maior influência das temperaturas, seguida pela precipitação (DE CAMARGO et al., 2018). Outros estudos mostraram que a umidade relativa do ar, a temperatura e o fotoperíodo explicam melhor variações das fenofases da vegetação do ambiente rupestre do Cerrado do que a precipitação (ARIANO et al., 2022; STREHER et al., 2017). A influência das variáveis climáticas, também tem sido associada ao tipo de solo (DE CAMARGO et al., 2018; SOUZA et al., 2015). Em solos rasos e rochosos, a

maior exposição à radiação incidente no cerrado rupestre (PEREIRA; FERNANDES, 2022; PEREIRA et al., 2018) pode influenciar na dinâmica fenológica da vegetação arbustivo-arbórea, como resposta diferenciada à sensibilidade hídrica sazonal (OLIVEIRA et al., 2020).

O cerrado *stricto sensu*, geralmente cresce em solos profundos ou rasos e rochosos, como cerrado rupestre, com elevada acidez no solo, geralmente, sob influência da rocha arenítica, quartzítica (BENITES et al., 2007; RIBEIRO; WALTER, 1998). Recentemente, foi encontrado um cerrado *stricto sensu* crescendo nos afloramentos calcáreo, que geralmente, nos solos sob influência da rocha calcárea cresce vegetação de maior porte, tipo formações florestais sazonalmente secas ou cerradão mesotrófico, com maior disponibilidade de nutrientes (DE SOUZA et al., 2020; HARIDASAN; DE ARAÚJO, 1988). E, uma das características da rocha calcárea é baixa capacidade de retenção hídrica, devido à maior porosidade e percolação da água, em relação aos outros tipos (LUGO; MEDINA; HELMER, 2006), como *e.g.*, de arenito.

Não encontramos estudos fenológicos dos cerrados rupestres em afloramentos calcáreo e arenítico. Como diferentes comunidades vegetais possuem padrões fenológicas distintos (OLIVEIRA et al., 2012), procuramos identificar variações fenológicas sazonais-interanuais, e relacioná-las à precipitação e temperatura, afim de responder a seguinte questão: como as variações sazonais de temperatura e precipitação influenciam nos padrões fenológicos foliares, no cerrado rupestre, em afloramentos calcáreo (CC) e arenítico (CA), ao longo do tempo? Para tal, partimos da hipótese que, as duas áreas do cerrado rupestre, CC e CA, são similares, na fase de crescimento foliar (de maturidade foliar) no final do período chuvoso, porém, o CC, no final do período seco apresenta queda foliar precoce (menor biomassa foliar), apesar de ter maior biomassa, comparado ao CA. E que, variações na precipitação e temperatura ao longo do tempo afetam de forma diferenciada a fenologia das plantas nestas áreas, pois o solo calcáreo permite menor capacidade de retenção da água.

3.2 Material e métodos

3.2.1 Descrição das áreas de estudo

O estudo foi conduzido em duas áreas contíguas de cerrado *stricto sensu* em afloramentos rochosos, localizados no município de Ituiutaba, estado de Minas Gerais, Sudeste do Brasil (Fig.12). As duas comunidades vegetacionais, definidas como cerrados rupestres (RIBEIRO; WALTER, 2008), estão sob o mesmo morro testemunho, entre 610 m (Neossolo Litólico eutrófico - calcáreo) e 706 m (Neossolo Litólico distrófico - arenito) de elevação (ALVES et al., 2018, 2021; EMBRAPA, 2006), separadas por cerca de 700 metros de distância

(19° 3.425'S, 49° 26.422'W e 19° 3.611'S, 49° 26.131'W). O clima é tropical savânico, com verões chuvosos e invernos secos, tipo A_w , na classificação de Köppen (ALVARES et al., 2013^a). Na região de estudo, a precipitação foi de 1316 mm, no período entre 1984 a 2019, a temperatura média geral foi 23,4°C e, a média diária de mês mais frio foi 14,3 °C e de mês mais quente foi 30,8 °C (Fig13). A radiação solar incidente, no cerrado rupestre, de Março a abril, varia entre 16 a 18 MJ/m²/dia, de junho a julho se observa o mínimo de 15 MJ/m²/dia e, de agosto a setembro, varia entre 16 a 25 MJ/m²/dia (GIANOTTI et al., 2013).

Em ambas as áreas, o estrato herbáceo é evidente. Entretanto, a área sob afloramento rochoso calcário (CC) aparenta ter o estrato arbustivo-arbóreo mais denso do que a área sob afloramento rochoso arenítico (CA). Ambas as áreas possuem fitofisionomias definidas como cerrados rupestres (ALVES et al., 2018), um subtipo do cerrado *stricto sensu* (RIBEIRO; WALTER, 2008). Este se caracteriza pelo porte arbóreo baixo (altura média entre 3 à 4 metros), menos denso e troncos tortuosos (RIBEIRO; WALTER, 2008).

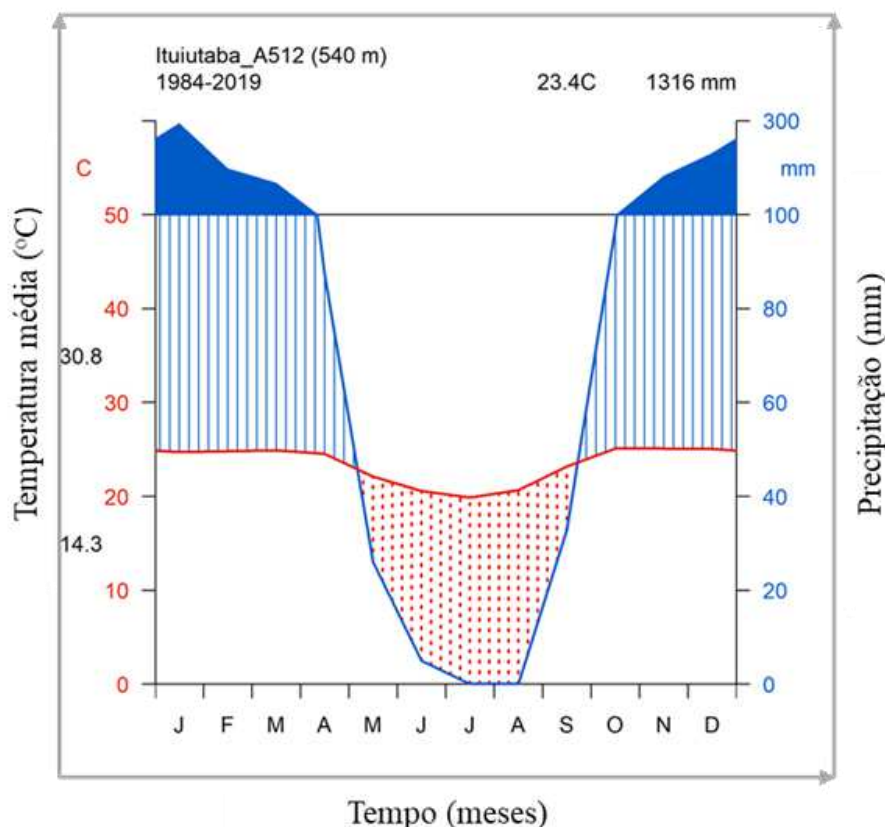
Figura 12 – Ilustração da vegetação das duas áreas do cerrado rupestre, crescendo em afloramentos de calcáreo e arenítico.



3.2.2 Aquisição e processamento de dados

A fenologia por sensoriamento remoto (FS) se baseia em séries temporais, de dados obtidos nos sensores de satélites e, permite recuperar o histórico da dinâmica da vegetação (MOREIRA; FONTANA; KUPLICH, 2019). Na FS utiliza-se os índices da vegetação (IVs), como indicadores das métricas fenológicas, e.g., fase de crescimento vegetativo (maturidade foliar), senescência, queda foliar e amplitude das fenofases (MOREIRA; FONTANA; KUPLICH, 2019). Sendo que, a variação nos IVs pode ser influenciada por vários fatores, como concentração da clorofila *a*, fase fenológica, propriedades edáficas, disponibilidade hídrica, radiação solar incidente, precipitação, temperatura, entre outros (CECCATO et al., 2001).

Figura 13 - Diagramaclimático do período entre 1984/2019. O preenchimento azul sólido indica o período úmido com precipitação mensal maior que 100 mm ($P > 100$ mm), linha vertical azul indica o período úmido com precipitação mensal menor que 100 mm ($P < 100$ mm), pontilhados vermelhos indica período seco. Os dois valores de temperatura a preto são temperaturas médias máxima diária do mês mais quente - 30,8 °C, e mínima diária do mês mais frio -14,3 °C.



Para identificarmos padrões fenológicos, definidos por variações sazonais-interanuais, e relacioná-las com os fatores climáticos, temperatura e precipitação, no período entre 1984 a 2018, acessamos os dados no *site* do Serviço Geológico Norte-Americano (USGS - <http://earthexplorer.usgs.gov/>), nos satélites *Landsats* 5-TM e 8-OLI, resolução espacial e temporal de 30 m e de 16 dias, respectivamente. Dessas imagens, separamos por sazonalidade, período seco e chuvoso e, selecionamos as imagens livres da presença de nuvens e efetuamos o pré-processamento para correção atmosférica (influência de aerossóis atmosféricos). Nos 34 anos de imagens, apenas nove não foram utilizadas na amostragem, devido à ausência de imagens limpas e pela falta da cobertura dos satélites. Com esses dados à disposição, séries temporais de índice de vegetação por diferença normalizada, ou *Normalized Difference*

Vegetation Index (NDVI), foram elaboradas. Utilizamos a ferramenta QGIS 3.10 (QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2020) para o processamento e extração do NDVI, que se obtêm pela fração das bandas no infravermelho próximo (NIR) e vermelho (RED). O NDVI resulta da seguinte equação $(NIR-RED) / (NIR+RED)$. Esse índice foi utilizado como indicador métrico (ZHANG et al., 2018; MA et al., 2013) da fase de crescimento das folhas (maturidade foliar) no final do período chuvoso, março ou abril, quando há maior disponibilidade de imagens limpas do satélite e, da fase de senescência e queda foliar (menor biomassa foliar), no final do período seco, agosto ou setembro. Acessamos os dados da temperatura e precipitação no *site* do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET; portal.inmet.gov.br; 1984 a 2018).

No período coberto por este estudo, as temperaturas médias mais baixas variaram de 23 a 25°C; médias elevadas de 30 a 32,3°C. As faixas do volume da precipitação no período chuvoso foram: baixas até 149,75 mm; moderadas de 181 a 183 mm e; elevado $\geq 223,3$ mm. No período seco, precipitação média de volume baixo foi de 9 a 11 mm; moderado até 17,53 mm e; elevado $\geq 25,6$ mm.

3.2.3 Variações da FS nos cerrados calcáreo e arenítico

Variações sazonais-interanuais foram identificadas através do crescimento foliar (maturidade foliar) e da senescência ou queda das folhas (menor biomassa foliar). Nessas análises, primeiramente avaliamos os valores médios e padronizados (ZHANG et al., 2018) do NDVI (crescimento foliar e queda foliar), da precipitação e da temperatura nos dados brutos. Na sequência, aplicamos a técnica de análise de *wavelets*, que além de capturar as variações fenológicas (ZHANG et al., 2018), permite também extrair características contidas em séries temporais de fenômenos não-estacionários, identificando a periodicidade de eventos fenológicos em diferentes escalas temporais (GRINSTED; MOORE; JEVREJEVA, 2004). Para relacionar as variações fenológicas sazonais-interanuais, com as variáveis climáticas, aplicamos a análise de coerência de *wavelet* (GRINSTED; MOORE; JEVREJEVA, 2004).

3.2.4 Análise de wavelet

Para proceder análise de *wavelet* utilizamos como função base, a *wavelet* de Morlet, por permitir a elaboração de séries temporais não-estacionárias, e por ser altamente redundante e capaz de detetar as características intermitentes na série temporal, localizando-as no espaço, tempo-frequência (GRINSTED; MOORE; JEVREJEVA, 2004; TORRENCE,

CHRISTOPHER; COMPO; COMPO; G, 1998). A *wavelet* de Morlet é uma onda plana, modulada por função gaussiana de energia, marginalmente admissível:

$$\psi_{0(\eta)} = \pi^{-1/4} e^{i\eta w_0} e^{-\eta^2/2},$$

onde, w_0 – frequência adimensional, η - parâmetro adimensional que depende do tempo, ψ_{0-} *wavelet* de Morlet e, o zero subscrito indica que a *wavelet* foi normalizada e, por ser não-ortogonal, a função *wavelet* de Morlet, permite ser usada como transformada de *wavelet* discreta ou contínua. Dessa forma, utilizamos a transformada de *wavelet* contínua (TWC) para todos os cálculos, ou seja, para a suavização de escalas (de frequência e tempo), teste de coerência e de significância (TORRENCE, CHRISTOPHER; COMPO; COMPO; G, 1998).

A TWC é um filtro aplicado em todas as bandas na série temporal, onde a *wavelet* é transladada no tempo, variando a sua escala (s), permitindo que o tempo adimensional $\eta = s.t$ se normalize, de modo a obter energia unitária (GRINSTED; MOORE; JEVREJEVA, 2004; TORRENCE, CHRISTOPHER; COMPO; COMPO; G, 1998). Por questões de praticidade, fizemos a convolução no espaço de Fourier, usando o algoritmo *Fast Fourier Transform* (FFT), que permite fazer N convoluções simultaneamente, para obtenção de uma matriz inversa de Fourier que equivale a TWC detalhes do método se encontra em diversos estudos (PACKAGE et al., 2019; JEVREJEVA, 2004; TORRENCE, CHRISTOPHER; COMPO; COMPO; G, 1998 GRINSTED; MOORE; GRAPS, 1995).

Na sequência, utilizamos a escala por oitavas para calcular as TWC, em que o $\delta t = 1$, pois, as amostragens foram tomadas uma vez por ano, e a escala mínima foi $s_0 = 2\delta t, \frac{1}{\delta j} = J$ (número de amostragem), que determina o número de escala por oitavas, onde δj – é a resolução da escala no domínio da frequência:

$$W_{n(s)} = \sum_{k=0}^{N-1} \hat{x}_k \hat{\psi} * (sw_k) e^{i w_k n \delta t}$$

onde, \hat{x}_k - transformada de Fourier Discreto normalizada; $k=0, 1, 2, \dots N-1$ - índice de frequência, $\hat{\psi}(sw)$ - transformada de Fourier no limite contínuo normalizada; *- complexo conjugado (TORRENCE, CHRISTOPHER; COMPO; COMPO; G, 1998).

Plotamos os espectros de potências de *wavelet* para visualização da variação de energia e para identificação das variações sazonais-interanual, em cada série temporal, definido como módulo ao quadrado da TWC: $|W_n(s)|^2$. Para não haver subestimação dos eventos com maiores frequências nas séries temporais univariadas, aplicamos uma retificação (LIU; LIANG; WEISBERG, 2007). Devido aos efeitos de borda na TWC, introduzimos o Cone de Influência (COI), para delimitar a área afetada pela borda. Para avaliar as variações significativos à 95%

de significância, utilizamos o método de Monte Carlo, para o processo autorregressivo da primeira ordem AR (1). Dessa forma, testamos a hipótese nula de que, o sinal é gerado por um processo estacionário, com um determinado espectro de fundo, para tal utilizamos o pacote WaveletCamp (RÖSCH; SCHMIDBAUER, 2018). Nos espectros de potência de *wavelet*, a maior energia corresponde ao maior NDVI, onde a cor azul indica menor valor de NDVI, laranja ou intermitente-valor intermediário e, vermelho-valor elevado do NDVI.

3.2.5 Coerência de wavelet

Para relacionar as séries temporais da FS, com temperatura e precipitação, aplicamos a coerência de *wavelet*, que expõe o comportamento local (fase local), ou seja, onde as duas séries não-estacionárias estão linearmente correlacionadas numa dada banda, localizadas no espaço, tempo-frequência (CAZELLES et al., 2008; GRINSTED; MOORE; JEVREJEVA, 2004). E, partimos das TWC individuais para calcular as coerências par a par de NDVI, precipitação e temperatura. Aplicamos a retificação dos espectros para séries bivariadas, de modo a não subestimar as características com curtos períodos (maiores frequências) (PACKAGE et al., 2019; VELEDA; MONTAGNE; ARAUJO, 2012). E, definimos coerência sendo o $R^2(s)$ do valor absoluto de *wavelet* cruzado, suavizado e normalizado pela potência do espectro de *wavelet* suavizado:

$$R^2(s) = \frac{|S(s^{-1}W_n^{xy}(s))|^2}{S(s^{-1}|W_n^x(s)|^2)S(s^{-1}|W_n^y(s)|^2)}$$

onde S - fator de suavização na escala de frequência e no tempo, s - escala, s^{-1} - fator de conversão a uma densidade de energia, $W_n^{xy}(s)$ -*wavelet* cruzada (DEBNATH et al., 2019; DÍAZ-SANDOVAL; TORRENCE; WEBSTER, 1999).

Aplicamos a análise de coerência de *wavelet* contínua para correlacionar a produção e crescimento foliar, perda foliar (NDVI como indicador), precipitação e temperatura, observada em espectros de potência, numa escala de cores (de menor intensidade à maior), variando de cor azul (sem ou baixa correlação, valores $< 0,5$), cor alaranjada (correlação média, 0.6) a cor vermelha (correlação alta, 1). Aplicamos o teste qui-quadrado (χ^2) à 95% de nível de significância, usando método de Monte Carlo para 1000 simulações (GRINSTED; MOORE; JEVREJEVA, 2004). E, para os cálculos necessários, utilizamos o pacote Biwavelet (PACKAGE et al., 2019). Para obter a correlação dos mesmos parâmetros, mas para todo o período de estudo, aplicamos aos dados a correlação de Spearman. Antes de plotarmos os dados das series temporais para ilustração do comportamento da FS, padronizamos os dados brutos

das variáveis, para obtermos a média 0 e desvio padrão 1. Isso por que, as ordens de grandeza dos dados eram diferentes. Todas as análises foram feitas no ambiente do R (R CORE TEAM, 2020).

3.3 Resultados

3.3.1 Variações da FS nos cerrados calcáreo e arenítico

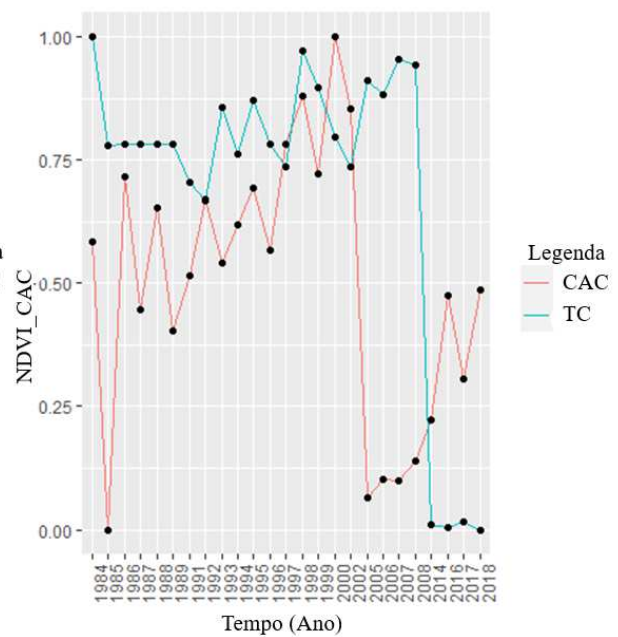
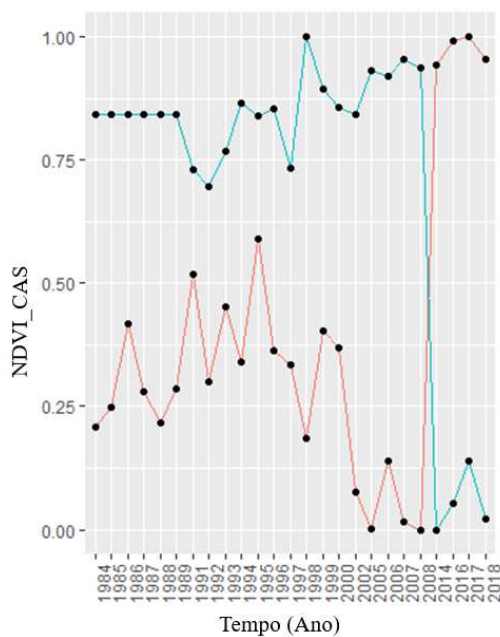
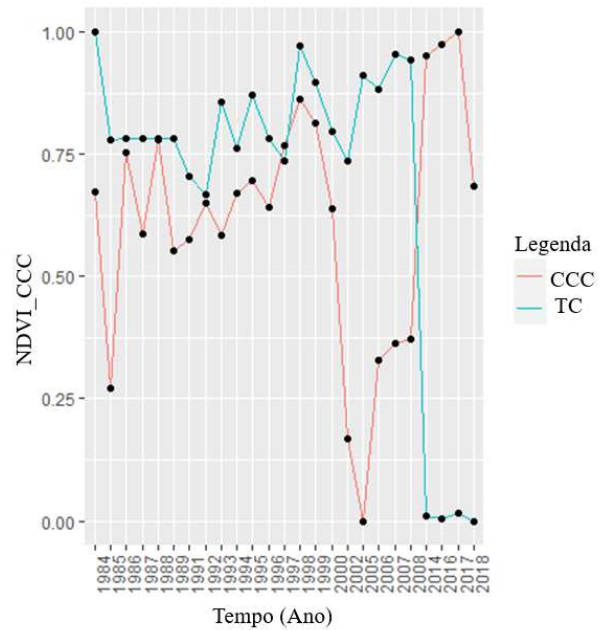
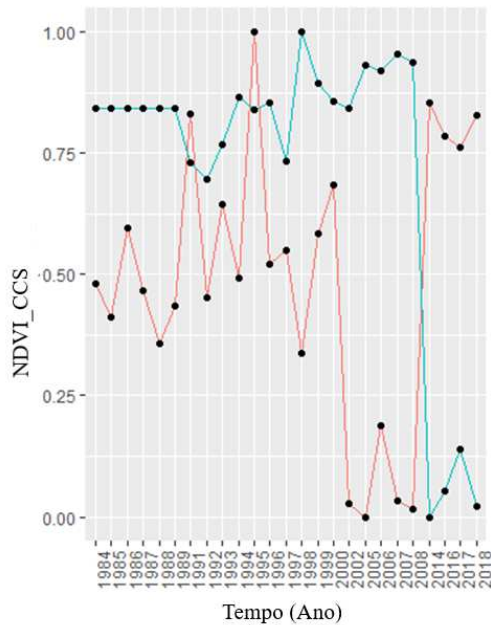
Ao avaliar a variação sazonal-interanual da FS observamos que, a fenologia dos dois cerrados rupestres é afetada de forma diferente pela precipitação e temperatura, tanto pelos dados padronizados do NDVI, quanto pelos dos espectros de energia de *wavelet* (Fig.14 e Tabela 1, Material Suplementar). Os resultados da FS apresentaram quatro comportamentos diferentes, no período de 34 anos considerado, valores altos, médios e baixos de NDVI, indicando maior crescimento foliar no período chuvoso e, senescência ou queda foliar no período seco. Sob menor variação na temperatura, nos dois períodos, entre 1984 a 1989, em média, o maior crescimento foliar foi observado no CCC que no CAC. A senescência ou queda foliar foi menor no CCS em relação a do CAS. Entre 1991 a 1999, com temperatura média moderada de 31,35°C e 30, 48°C, o CCC apresentou maior crescimento foliar que o do CAC. Entretanto, os maiores picos de crescimento foliar ocorreram no CCS que no CCC e, a magnitude da senescência foi menor no CCS em relação a do CAS.

No intervalo entre 2000 a 2008, sob temperaturas elevadas de 32,21 °C e 31,3°C, em média, o CCC apresentou maior crescimento foliar que o do CAC. A magnitude da senescência foi simultânea em ambos cerrados rupestres. Por fim, sob temperaturas baixas de 25,5°C e 23, 11°C, intervalo de 2014 a 2018, o CCC apresentou maior crescimento foliar que o CAC, com senescência maior no CCS que CAS (Fig. 14, Tabela 5S).

Os dados padronizados do NDVI e precipitação nos dois cerrados rupestres, indicaram maior crescimento foliar no CCC que no CAC. A intensidade da senescência foi menor no CCS que no CAS, entre 1984 a 1989, com precipitação média no verão e inverno, moderada de 182,8 mm e 17,5 mm. No intervalo de 1991 a 1999, sob precipitação moderada de 181,55 mm e elevada de 25,6 mm, o CCC apresentou maior crescimento foliar que CAC. Porém, os maiores picos de crescimento foliar foram observados no CCS que os do CCC e CAC, *i.e.*, no período seco que na chuvoso e, a magnitude da senescência foi menor no CCS que a do CAS.

Figura 14 – Perfis temporais de dados brutos padronizados de NDVI e Temperatura, dos cerrados rupestres. CCC e CCS-cerrado calcáreo nos períodos chuvoso e seco, CAC e CAS-

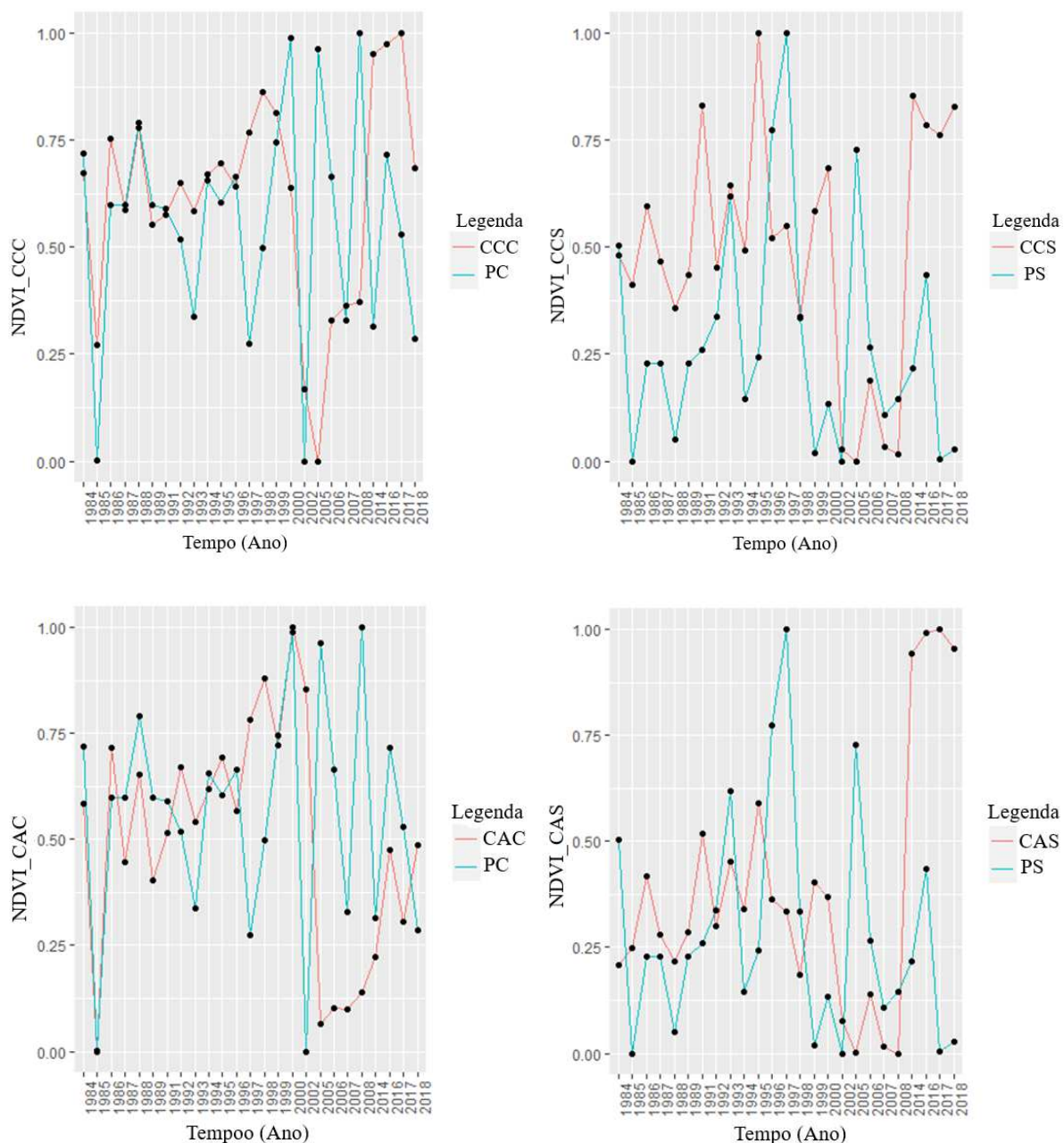
cerrado arenítico nos períodos chuvoso e seco, TC e TS-temperatura nos períodos chuvoso e seco.



No intervalo de 2000 a 2008, sob precipitação elevada de 223,3 mm e baixa de 10,65 mm, o CCC observou maior crescimento foliar que o do CAC, contudo, em média, os valores foram os mais baixos de todo o período de estudo. A magnitude da senescência foi grande e semelhante em ambos cerrados rupestres. Para 2014 a 2018, sob precipitação baixa de 149,7 mm e 9,3 mm, o crescimento foliar foi maior no CCC que no CAC. Entretanto, observamos

maiores picos de NDVI no CAS que no CAC e, senescência maior no CCS que no CAS (Fig. 15, Tabela 5S).

Figura 15 – Perfis temporais de dados brutos padronizados de NDVI e precipitação, dos cerrados rupestres. CCC e CCS-cerrado calcáreo nos períodos chuvoso e seco, CAC e CAS-cerrado arenítico nos períodos chuvoso e seco, PC e PS-precipitação nos períodos chuvoso e seco.

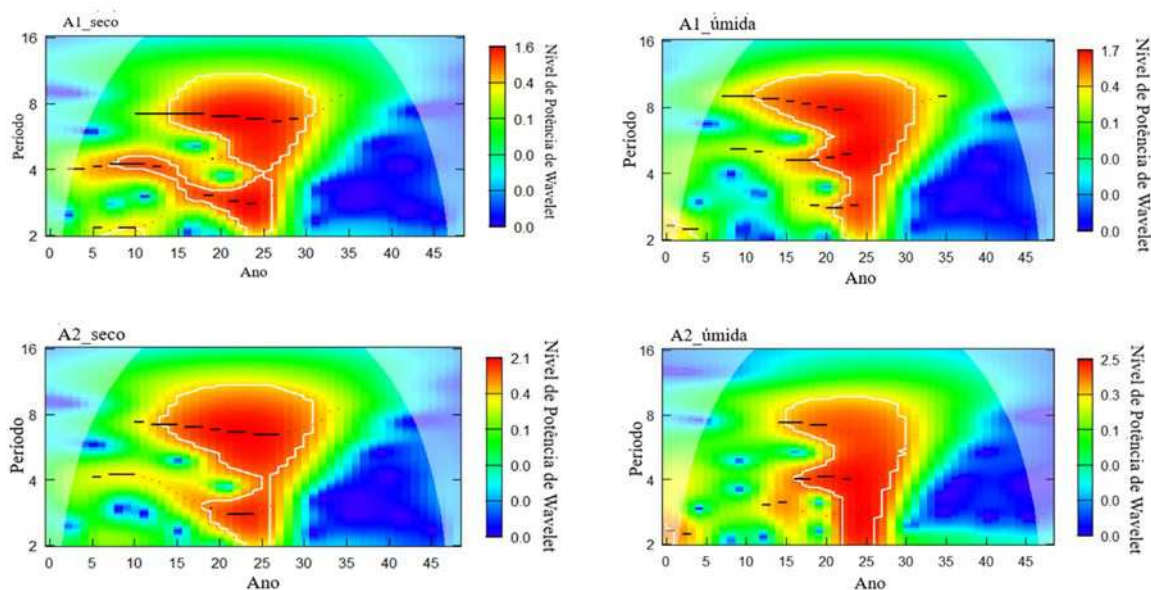


3.3.2 Análise de wavelet

Os espectros de energia da FS apresentaram variações sazonais-interanuais para o crescimento, senescência ou perda foliares, nos períodos chuvoso e seco (Fig.16). O cerrado calcáreo (CC), no período seco, apresentou menor variação na magnitude da senescência foliar, na periodicidade de 2 anos (observações da frequência no eixo y), durante 5 anos (entre 5 a 10 anos, eixo x). E maior variação da senescência na periodicidade de 2 a 9 anos, no intervalo de tempo entre 5 a 26 anos (Fig.16). O cerrado arenítico (CA) apresentou maior variação na senescência foliar, na periodicidade de 2 a 8 anos, no intervalo de tempo entre 16 a 27 anos (Fig.16).

Quanto a variação no período chuvoso, os cerrados calcáreo e arenítico variaram intensamente na produção e crescimento foliar, na periodicidade acima de 2 a 9 anos, no tempo entre 11 a 30 e 14 a 30 anos, respectivamente (Fig.16). Adicionalmente, o CC apresentou maiores picos de energias no período seco em relação a chuvoso, também em relação aos do CA e, baixas potencias de energias que no CA (Fig.16).

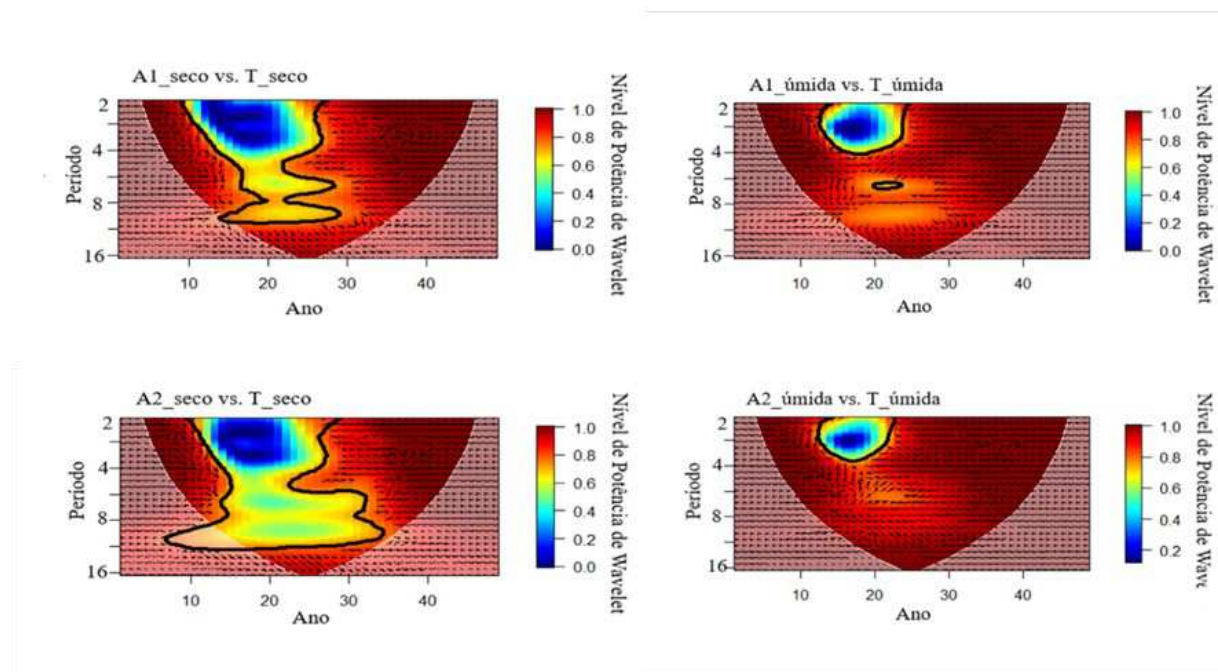
Figura 16 – Espectros de potências de *wavelet*. A1-cerrado calcáreo, A2-cerrado arenítico, cores-valores de potência de energia no gradiente de níveis de *wavelet*, azul escuro-valores baixos, vermelho escuro-valores altos, linha preta- valores elevados da precipitação ou da temperatura, no eixo y lemos a periodicidade em anos dos eventos fenológicos, no eixo x lemos o tempo de ocorrência em anos, área embaçada- influência do efeito da borda (fora do cone de influência- COI), linha branca- valores do p com $\alpha \leq 5\%$.



3.3.3 Coerência de wavelet

No período seco, os espectros de energia apresentaram coerência entre crescimento, senescência e queda foliares com temperatura nos CC e CA. Nos períodos sazonais-interanuais curtos de 2 a 3 anos, intervalo de tempo de 10 a 11 e de 25 a 28 anos (tempo no eixo x), a coerência na magnitude da senescência foliar (baixa biomassa foliar) variou entre 0,2 a 0,9 em ambos cerrados rupestres. Porém, nos períodos longos, de 4 a 12 anos, entre 14 a 29, e 14 a 35 anos, a senescência (baixa biomassa foliar) no CC variou entre 0,6 a 0,8 e, no CA entre 0,5 a 0,7, com correlação negativa (Fig.17 e Fig. 19S). Quanto a época chuvosa, nos períodos curtos de 2 a 4 anos, entre 14 a 25 anos, a coerência no crescimento foliar (maturidade foliar) com a temperatura variou entre 0,2 a 0,9 no CC e, no CA variou entre 0,2 a 0,07. Por fim, nos períodos longos de 7 a 8 anos, entre 20 a 25 anos, a penas o CC apresentou coerência no crescimento foliar com temperatura ($r=0,8$) (Fig.17 e Fig.19S).

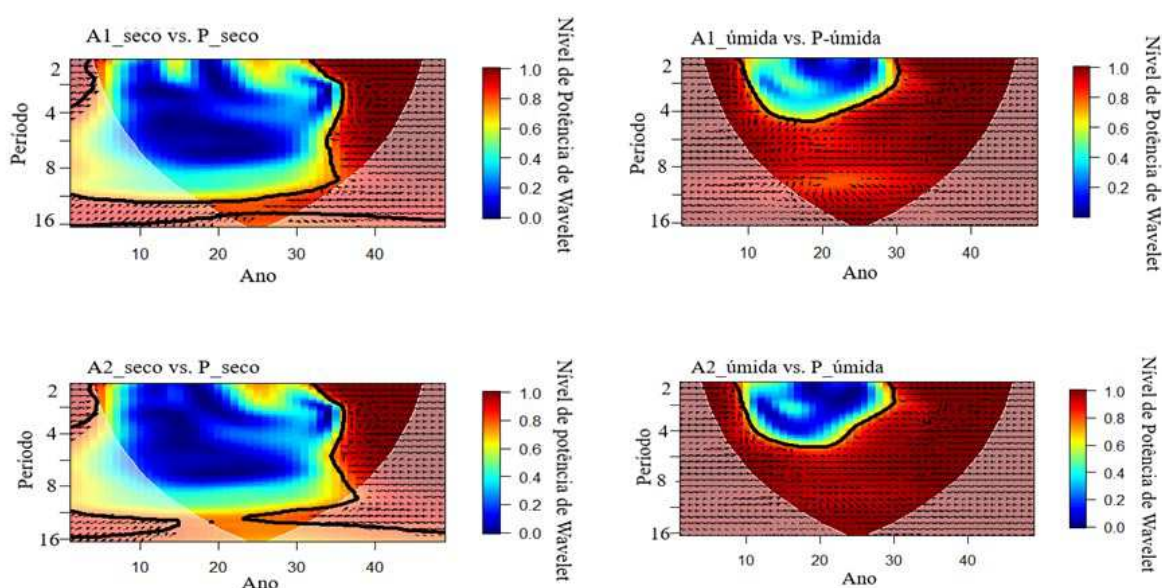
Figura 17 – Espectros de coerências de *wavelets*. A1-cerrado calcáreo, A2-cerrado arenítico, T-temperatura, gradiente de cores-valores de coesão equivalente ao índice de correlação do Poisson, azul escuro- $r < 0,5$, cor laranja- $0,5 < r \leq 0,7$, vermelho- $r > 0,7$, área embaçada-efeito da borda (fora do cone de influência- COI), linha preta- valores do p com $\alpha \leq 5\%$.



Referente a correlação entre FS com precipitação, predominou a coesão no gradiente de cor azul ($r < 0,5$), principalmente na época chuvosa (Fig.18 e Fig.19S), nos dois cerrados rupestres. Na época seca, períodos curtos e longos de 2 a 3 e de 6 a 12 anos, entre 5 a 6, 11 a

15 e 22 a 32 anos, a coesão da senescência com precipitação variou entre 0,2 a 0,9 no CC e, entre 0,2 a 0,8 no CA (Fig.18 e Fig. 19S). Na época chuvosa, períodos de 2 a 4 anos, entre 10 a 30 anos, a coesão do crescimento foliar com precipitação esteve entre 0,2 a 0,7 no CC e, no CA entre 0,0 a 0,7 (Fig.18 e Fig. 19S).

Figura 18 - Espetros de coerências de *wavelets*. A1-cerrado calcáreo, A2-cerrado arenítico, P-precipitação, gradiente de cores-valores dentro da área limitada pela linha preta indicam a coesão equivalente ao índice de correlação do Poisson, azul escuro- $r < 0,5$, cor laranja- $0,5 < r \leq 0,7$, vermelho- $r > 0,7$, área embaçada-efeito da borda (fora do cone de influência- COI), linha preta-valores do p com $\alpha \leq 5\%$.



3.4 Discussão

3.4.1 Variações da FS e perfis temporais

Ao avaliarmos os valores médios padronizados do NDVI, em relação à temperatura e precipitação, e os espectros de potência de energia de *wavelet*, entre 1984 a 2018, observamos variações sazonais-interanuais no comportamento da FS, para as duas comunidades do cerrado *stricto sensu*, em afloramentos de calcáreo e arenítico. Os perfis temporais e a transformada de *wavelet* revelaram que, os cerrados rupestres apresentaram maior crescimento foliar e menor senescência foliar, quando houve, no período das chuvas, menor quantidade de precipitação, mas associada a temperaturas baixas do verão e do inverno, entre 2014 a 2018, em relação as de 1984 a 2008. Houve menor crescimento foliar e maior senescência, em condições de temperaturas elevadas e maior volume de precipitação (2000 a 2008), corroborando que a

vegetação no ambiente rupestre é mais influenciada pela temperatura (ARIANO et al., 2022; STREHER et al., 2017; SCARANO, 2007).

Nos perfis temporais de dados padronizados, em períodos em que a temperatura apresentou menor variação, entre 1984 a 1989, houve menor senescência ou queda foliar no CCS, em relação ao CAS. Não obstante, no mesmo período, nos períodos de seco e chuvoso, os resultados mostram que variações fenológicas observadas não foram influenciadas diretamente pela temperatura, mas sim, pela precipitação, período esse caracterizado por quantidades de precipitação moderada (de 17,53 mm no inverno) (Tabela 5S), segundo as faixas de precipitação e temperatura definidas neste estudo.

O grau da sazonalidade está relacionado com a duração e a intensidade do período seco (ALBERTON et al., 2019), influenciada pela quantidade da precipitação no final da fase de crescimento das plantas (COSTA et al., 2021; WU et al., 2021). Desse modo, como as áreas se separam a penas por 700 m de distância, as condições climáticas são as mesmas e, podemos considerar que o período de crescimento foi longa no CCC que no CAC, possivelmente, devido a maior concentração de nutrientes edáficos observados no solo eutrófico, em relação aos do arenítico distrófico (ALVES et al., 2018, 2021), que podem ter atenuado a baixa capacidade de retenção de água, devido a maior porosidade e percolação da água (LUGO; MEDINA; HELMER, 2006). A disponibilidade de N e P reduzem a perda de água pela transpiração noturna na vegetação do Cerrado (SCHOLZ et al., 2007^a), possivelmente pode ajudar a explicar o achado.

Vale salientar que, o CCS pode ter sido mais sensível as variações da temperatura e precipitação elevadas, indicada pelos maiores picos do NDVI, em relação ao CAS, que, possivelmente, foi resposta da vegetação aos eventos de volume elevado de precipitação, em torno de 25 mm, no período seco, já que, volumes elevados, ocorrendo durante a seca, podem promover maior produtividade que o volume de precipitação no início do período chuvoso (COSTA et al., 2021).

A senescência ou queda foliar ocorre como um ciclo de vida útil das folhas nas plantas, entretanto, nas comunidades tropicais, esse ciclo depende da intensidade ou força do período seco (DE CAMARGO et al., 2018). Neste estudo, a longevidade das folhas foi muito curta nos dois cerrados rupestres, entre 2000 a 2008, comparativamente a todo o período considerado no estudo. Considerando que esse período foi de temperaturas elevadas e volume baixo da precipitação, provavelmente, a magnitude do período seco tenha sido grande e, não permitiria a absorção de nutrientes disponíveis no solo eutrófico que, provavelmente, poderiam ter

compensado a influência da maior porosidade e percolação da água nesse solo (CRAWLEY, 2007; LUGO; MEDINA; HELMER, 2006).

O resultado indica que, possivelmente, a maior magnitude de seca pode ter alterado o tempo normal na longevidade foliar nessas comunidades, conforme referiram esses autores (CAPARROS-SANTIAGO; RODRIGUEZ-GALIANO; DASH, 2021; MOREIRA; FONTANA; KUPLICH, 2019) em ambiente rupestre. E, no período chuvoso, possivelmente, a maior disponibilidade de nutrientes no solo eutrófico (ALVES et al., 2021, 2018) pode ter favorecido o maior crescimento foliar no CCC, em relação ao do CAC, pois, a baixa disponibilidade de nutrientes e toxicidade, também pode influenciar na variação da clorofila (CECCATO et al., 2001).

Os comportamentos fenológicos do período estudado sugerem que, as condições de maior déficit hídrico e de excesso hídrico no solo, associadas a temperaturas elevadas comprometem as fenofases de forma igual, nas duas comunidades. Porém, o estresse por excesso hídrico parece ter menos impacto que o déficit hídrico no solo, apoiando outros trabalhos que sugeriram maior impacto do excesso hídrico que o da seca (ALBERTON et al., 2019). Entretanto, o CCC tolerou mais que o CAC, possivelmente, a maior porosidade do solo calcáreo constituiu vantagem para vegetação no solo calcáreo, no período de 2000 a 2008. Esses resultados sustentam a ideia de que, a queda foliar trata-se de estratégia para evitar a maior perda de água pela transpiração foliar (DE CAMARGO et al., 2018; LENZA; KLINK, 2006).

A maior senescência ou queda foliar no CCS em relação a do CAS, entre 2014 a 2018, sugere uma nova dinâmica nos cerrados rupestres estudados. Que, provavelmente, resultou de temperaturas baixas, em torno de 22 a 23°C, que caracterizaram o período seco. Todavia, o maior crescimento foliar no CCC, comparativamente ao do CAC, no período chuvoso, também pode ser resultante da temperatura baixa, em torno de 25,5°C e, provavelmente, impulsionado pela maior disponibilidade nutricional.

Para esse período chuvoso, o resultado sugere que, as temperaturas amenas, em condições da seca elevada, podem desencadear a senescência ou queda foliar precoce nas plantas do CCS, em relação às do CAS. Enquanto que, quando as temperaturas baixas, em torno de 25,5°C, ocorrem no período chuvoso, o CCC registra o maior crescimento foliar, comparado ao do CAC. Esse contraste fenológico, possivelmente, pode ser explicado pela maior porosidade e percolação da água em solo calcáreo (LUGO; MEDINA; HELMER, 2006) que, apesar das temperaturas amenas desse período, o maior déficit hídrico, cerca de 9 mm (Tabela 1S), é provável que, a vegetação não absorveu os nutrientes disponíveis no solo calcáreo, que provavelmente serviriam de mecanismo compensatório a transpiração noturna (ALBERTON et

al., 2019; SCHOLZ et al., 2007^a) e resultaria em menor senescência em relação a do CAS, como observamos entre 1984 a 1999.

Quanto aos perfis da precipitação com NDVI, o maior crescimento foliar que observamos no CCC em relação ao do CAC, entre 1984 a 1989, possivelmente, resultando, novamente, do solo eutrófico no CC (ALVES et al., 2018), atuando a precipitação como fator principal. Enquanto que, entre 1991 a 1999, nossos resultados indicaram que o maior crescimento foliar no CCC, em relação ao do CAC, teve menor influência da precipitação, reiterando o seu papel secundário, em relação à temperatura, para esse período, o que apoia estudos anteriores no cerrado *stricto sensu* (DE CAMARGO et al., 2018).

Na sequência, o volume elevado da precipitação, que caracterizou o período de 2000 a 2008, não resultou em maior crescimento foliar em ambas comunidades que estudamos, tendo sido o mais baixo, em resposta ao elevado volume de precipitação, em relação a todo o período de estudo. Esse comportamento sugere que os solos, de ambos cerrados rupestres, podem ter se saturado com elevado volume de água, sendo condições anormais ou não habituais, possivelmente, a vegetação se estressou, desta feita, pelo excesso hídrico edáfico, concordando com literatura sobre alteração de padrões fenológicos nos anos com clima excessivo (COSTA et al., 2021). Porém, apesar desse distúrbio, o CCC teve vantagem, em relação ao CAC, possivelmente, devido à maior porosidade e percolação hídrica no solo calcáreo (LUGO; MEDINA; HELMER, 2006).

O maior crescimento foliar no CCC em relação ao do CAC, registrado no período de 2014 a 2018, provavelmente, pode ser explicado pela maior disponibilidade de nutrientes no cerrado calcáreo (ALVES et al., 2018, 2021), e não apenas pela influência direta do volume de precipitação. Isso porque, nesse período, o volume de precipitação foi menor no período chuvoso, associado a temperaturas amenas. Porém, é provável que, o maior conteúdo de nutrientes tenham compensado o baixo volume das chuvas. Entretanto, a maior senescência (menor biomassa foliar) no CCS, meses de seca, já não pode ser explicada, possivelmente, pelo maior teor nutricional observado no solo eutrófico. Provavelmente, a baixa capacidade de retenção hídrica do solo calcáreo pode ter sido a razão, pois, esse intervalo foi caracterizado pela baixa quantidade de chuvas (em torno de 9 mm), em relação a todo o período de estudo. Esse comportamento fenológico sugere que o cerrado calcáreo, durante as estiagens, sofreria maior nível de estresse pelo déficit hídrico, resultado que corroboraria uma das hipóteses deste estudo. Contudo, a temperatura parece ser um importante fator de influência na definição de padrões fenológicos nos cerrados rupestres estudados.

3.4.2 Análise de wavelet

No geral, a diferença na ocorrência de eventos fenológicos, assim como na potência de energia nos espectros, indicou que, possivelmente, o cerrado calcáreo (CC) tenha um comportamento fenológico próprio, quanto ao crescimento, senescência e queda foliares.

Na época seca, a variação observada no CC, indicando menor senescência (menor biomassa foliar), não foi observada no cerrado arenítico (CA), em períodos curtos de 2 anos (frequências no eixo y) entre 5 a 10 anos (tempo no eixo x), correspondente a 1984 a 1989. Nossos resultados sugerem que, a vegetação no solo calcáreo tem rápida resposta aos eventos de volume elevado da precipitação, em relação a do CA, possivelmente influenciada pela elevada concentração de nutrientes no solo eutrófico (ALVES et al., 2018, 2021). Esse comportamento corroborou o observado nos perfis temporais. Apesar dos resultados obtidos em alguns períodos como entre 1991 e 1999, não terem sido significativos, devido à redução de ruídos nas séries temporais pelo método *wavelet*. O comportamento do CC se aproxima ao de florestas sazonalmente secas, e.g., a da Caatinga (COSTA et al., 2021).

Neste estudo, a redução de energia espectral observada entre 22 e 26 anos (de 2000 à 2008), na periodicidade de 2 anos indicou que as senescências, ou quedas foliares, nos dois cerrados rupestres estudados, foi maior, porém, o CC apresentou menor senescência que o CA na periodicidade de 4 anos, como observado nos perfis temporais, não corroborando com a senescência simultânea observada nos perfis temporais. Nesse último período, os eventos da temperatura associados aos de precipitação elevada, indicados pelos traços pretos nos espectros de energia, podem ter favorecido a longevidade foliar no CC, nos períodos de 4 anos. Provavelmente, em resposta a maior porosidade e percolação da água (LUGO; MEDINA; HELMER, 2006) no CC, reduzindo o excesso hídrico.

Na sequência, nos períodos longos, acima de 4 a 9 anos, no intervalo de tempo entre 14 a 30 anos, a menor senescência no CA que no CC indica que, o primeiro aumentou sua resposta a eventos da temperatura ou de precipitação esporádicos. A explicação plausível para esse fenômeno seria que, a associação de baixa pluviosidade e temperaturas baixas, como observamos entre 2014 e 2018, favoreceriam a essa fenofase no CA.

Nossos resultados sugerem que a senescência no CC é mais afetada pelo déficit hídrico, em torno de 9,3 mm e temperaturas baixas, em torno 23,11°C e, o contrário ocorre na temperatura baixa do verão, em torno de 25°C e 149,75 mm. Provavelmente, devido a maior porosidade da rocha calcárea que, a falta de umidade no solo, levaria a não absorção de

nutrientes (N e P) que, possivelmente, compensariam o déficit hídrico edáfico, como observado para vegetação do Cerrado (SCHOLZ et al., 2007^a).

Quanto a época chuvosa, a baixa energia, menor crescimento foliar, observada no CC em relação ao CA, nos períodos de 2 a 4 anos, entre 22 a 26 anos (de 2000 à 2008), pode ser explicada pela maior sensibilidade da vegetação no CC ao baixo volume de precipitação, que pode ocorrer no período chuvoso, como *e.g.*, os anos de 1985, 1993, 1997, 2002, 2007, 2014 e 2018, possivelmente, em resposta à maior porosidade e percolação de água no solo calcáreo, segundo alguns autores (LUGO; MEDINA; HELMER, 2006).

Referente aos períodos longos de 6 a 9 anos, a maior concentração de nutrientes no solo eutrófico (ALVES et al., 2021, 2018) pode ter influenciado para maior crescimento foliar, no CC em relação ao do CA. No geral, a maior energia espectral observada no CA, em relação à do CC, pode ser explicada pela menor variabilidade fenológica em resposta a variações climáticas, possivelmente, influenciada pela maior capacidade de retenção hídrica no solo distrófico, em relação ao solo calcáreo, eutrófico, como referido anteriormente.

3.4.3 Coerência de wavelet

A coerência dos resultados da FS, por influência das variações da temperatura foi maior, seguida pela precipitação, e corroborou a correlação de Spearman (Figura 1S). No geral, a técnica de *wavelet* indicou que, a FS não apenas é influenciada pela temperatura e precipitação, mas que pode existir outros fatores, *e.g.* radiação solar, variações topográficas, fotoperíodo, umidade do ar que estariam interagindo de maneira complexa, nos cerrados rupestres estudados (ARIANO et al., 2022; STREHER et al., 2017; SCARANO, 2007). No período seco, a senescência em ambos cerrados rupestres foi mais explicada pela temperatura (r entre 0,2 a 0,9), nos períodos de 2 a 3 anos, intervalo de tempo entre 10 a 12 e 25 a 28 anos, resultado que corrobora os perfis temporais.

As variações na temperatura têm influência expressiva à longo prazo e, nos períodos longos de 4 a 12 anos, entre 14 a 29 e 14 a 35 anos, durante o período seco, a combinação de temperatura, em torno de 22,5 a 24°C, e precipitação baixa, resultou em maior permanência de folhas nas plantas do CA, em relação às do CC. Enquanto que, em torno de 29 a 32°C, o CC senesceu menos em relação ao CA. Nossos resultados confirmam os obtidos em trabalhos que indicaram também que, em cerrados *stricto sensu*, a temperatura pode atuar como fator preponderante para a queda foliar, seguida pela influência da precipitação, como também foi

observado na vegetação do Cerrado (DE CAMARGO et al., 2018; PEREIRA; FERNANDES, 2022).

No período chuvoso, a menor correlação ($0,2 < r \leq 0,6$) observada nos dois cerrados rupestres, nos períodos curtos de 2 a 3 anos, entre 5 a 7, 11 a 15 anos, sugere que, além da temperatura e precipitação, existem outros fatores ambientais influenciando o crescimento foliar. E, a maior correlação ($r > 0,7$) observada no CC, nos períodos longos de 6 a 12 anos, entre 22 a 32 anos, assim como, a ausência da mesma no CA, sugere que o crescimento foliar no primeiro é mais influenciado pela variabilidade da temperatura à longo prazo. O fato de o CA ter sido menos afetado por essas variações, provavelmente, foi devido a maior tolerância aos aumentos e reduções da temperatura e precipitação, em relação ao CC, como observaram na floresta tropical sazonalmente seca, *e.g.*, Caatinga (COSTA et al., 2021).

Quanto à relação entre FS com precipitação, a predominância do gradiente de cor azul ($r < 0,5$), principalmente no período chuvoso, sugere que a precipitação não tem uma relação linear com a FS nos dois cerrados rupestres. E que, o comportamento fenológico em ambos cerrados rupestres, possivelmente, resulta da interação complexa entre vários fatores ambientais. Outros autores referiram influência de fatores abióticos, como topografia, umidade de ar, irradiação solar, fotoperíodo, temperatura na fenologia do ambiente rupestre (ARIANO et al., 2022; SOARES JANCOSKI et al., 2022; SCARANO, 2007). Contudo, em ambos cerrados rupestres foi possível observarmos três padrões fenológicos principais. Um associado à interação de temperaturas e precipitações baixas, que induziriam a momentos de menor senescência foliar, especialmente no CA no período seco. Outro, relacionado à interação entre temperaturas e precipitações elevadas, promoveriam menor produção e crescimento foliar, principalmente no CC. O último resultante de interação entre temperaturas e precipitações moderadas, resultaria menor senescência e maior crescimento foliar, com destaque no CC.

3.5 Considerações finais

As análises de padrões sazonal-interanuais através da FS revelaram que o CC possui um comportamento fenológico próprio, exceto em condições de volume baixo da precipitação, associada a temperaturas elevadas, quando quedas foliares não diferem do que registramos no CA. Observamos também que, em períodos longos, *i.e.*, em frequências baixas, no período seco, a ocorrência de senescência foliar no CC foi tardia quando comparada ao CA, apresentando pequenas variações por influência da temperatura e precipitação moderada. Assim, esse resultado não contribuiu para corroborar a hipótese de que, no período seco, principalmente nos

anos com secas mais intensas, o CC apresentaria maior perda foliar, em relação à do CA, por influência da menor capacidade de retenção hídrica do solo calcáreo. Entretanto, essa hipótese foi sustentada quando analisamos períodos sazonais-interanuais longos, entre 2014 a 2018, quando o CC apresentou menor senescência foliar, ao ser comparada à do CA, durante secas intensas associada a temperaturas baixas do inverno. No geral, a FS no CC foi mais influenciada por variações climáticas, como aumentos e reduções da temperatura e precipitação, e a ocorrência de eventos de temperatura ou precipitação elevada, em ambos períodos.

Correlações entre FS e fatores climáticos considerados em nosso estudo, *i.e.*, temperatura e precipitação, indicou que o CC sofre maior influência de variações da temperatura, principalmente, nos períodos longos, em ambos períodos. Desse modo, não foi corroborada a hipótese que, a precipitação seria o fator primário na modulação da FS, nos cerrados rupestres que estudamos.

3.6 Referências bibliográficas

- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; DE MORAES GONÇALVES, J. L.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013. <http://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- ALVES, V. N.; TORRES, J. L. R.; LANA, R. M. Q.; PINHEIRO, M. H. O. Nutrient cycling between soil and leaf litter in the cerrado (Brazilian savanna) on eutrophic and dystrophic neosols. **Acta Botanica Brasilica**, v. 32, n. 2, p. 169–179, 2018. <http://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0369>
- ALVES, V. N.; BERTIN, D. G.; SANTOS, D. D. S.; WENDLING, B.; LANA, R. M. Q.; TORRES, J. L. R.; PINHEIRO, M. H. O. Decomposition of leaf litter in the brazilian savanna on limestone and sandstone neosols. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 93, n. 3, 2021. <http://doi.org/10.1590/0001-3765202120200372>
- ARCHIBALD, S.; BOND, W.; HOFFMANN, W.; LEHMANN, C.; STAYER, C.; STEVENS, N. Distribution and determinants of savannas. Em: SCOGINGS, P.; SANKARAN, M. (Eds.). **Savanna woody plants and large herbivores**. Hoboken: John Wiley & Sons, 1–24, 2019. <http://dx.doi.org/10.1002/9781119081111.ch1>
- ARIANO, A. P. R.; PESSOA, M. J. G.; RIBEIRO-JÚNIOR, N. G.; EISENLOHR, P. V.; SILVA, I. V. DA. Structural leaf attributes indicate different degrees of xeromorphism: New discoveries in co-occurring species of savanna and forest formations. **Flora: Morphology**,

Distribution, Functional Ecology of Plants, v. 286, 151-972, p. 2022.

<http://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151972>

BARROS SANTIAGO, D. DE; CORREIA FILHO, W. L. F.; DE OLIVEIRA-JÚNIOR, J. F.; DA SILVA JUNIOR, C. A. Mathematical modeling and use of orbital products in the environmental degradation of the Araripe Forest in the Brazilian Northeast. **Modeling Earth Systems and Environment**, v. 5, n. 4, p. 1429–1441, 2019. <http://doi.org/10.1007/s40808-019-00614-x>

BENITES, V. M.; SCHAEFER, C. E. G. R.; SIMAS, F. N. B.; SANTOS, H. G. Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 4, p. 569–577, 2007. <http://doi.org/10.1590/S0100-84042007000400003>

CAPARROS-SANTIAGO, J. A.; RODRIGUEZ-GALIANO, V.; DASH, J. Land surface phenology as indicator of global terrestrial ecosystem dynamics: A systematic review. **ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing**, v. 171, p. 330–347, 2021.

<http://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2020.11.019>

CAZELLES, B.; CHAVEZ, M.; BERTEAUX, D.; MÉNARD, F.; VIK, J. O.; JENOUVRIER, S.; STENSETH, N. C. Wavelet analysis of ecological time series. **Oecologia**, v. 156, n. 2, p. 287–304, 2008. <http://doi.org/10.1007/s00442-008-0993-2>

CECCATO, P.; FLASSE, S.; TARANTOLA, S.; JACQUEMOUD, S.; GRÉGOIRE, J. Detecting vegetation leaf water content using reflectance in the optical domain. **Remote Sensing of Environment**, v. 77, p. 22–33, 2001. [http://dx.doi.org/10.1016/S0034-4257\(01\)00191-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0034-4257(01)00191-2)

COSTA, L. S.; DE MOURA, C. O.; BUCCI, S. J.; SONSIN-OLIVEIRA, J.; GOMES, S. M.; DA CUNHA BUSTAMANTE, M. M. Nutrient enrichment changes water transport structures of savanna woody plants. **Environmental Research Letters**, v. 16, n. 5, 2021.

<http://doi.org/10.1088/1748-9326/abe6c5>

CRAWLEY, M. Life History and Environment. Em: CRAWLEY, M. (Ed.). **Plant Ecology**. Australia: Blackwell Science, 2007, p. 74–131. <http://dx.doi.org/10.1002/9781444313642.ch4>

DE CAMARGO, M. G. G.; DE CARVALHO, G. H.; ALBERTON, B. DE C.; REYS, P.; MORELLATO, L. P. C. Leafing patterns and leaf exchange strategies of a cerrado woody community. **Biotropica**, v. 50, n. 3, p. 442–454, 2018. <http://doi.org/10.1111/btp.12552>

DEBNATH, L. et al. The improvement of the Morlet wavelet for multi-period analysis of climate data. **Remote Sensing of Environment**, v. 113, n. 22, p. 483–497, 2019.

<http://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2018.11.024>

- DÍAZ-SANDOVAL, R.; ERDÉLYI, R.; MAHESWARAN, R. Could periodic patterns in human mortality be sensitive to solar activity? **Annales Geophysicae**, v. 29, n. 6, p. 1113–1120, 2011. <http://doi.org/10.5194/angeo-29-1113-2011>
- EMBRAPA. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 2a. ed. Rio de Janeiro: Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 2006.
- GRAPS, A. An introduction to wavelets. **IEEE Computational Science and Engineering**, v. 2, n. 2, p. 50–61, 1995. <http://doi.org/10.1109/99.388960>
- GIANOTTI, A.; DE SOUZA, M.; MACHADO, E.; PEREIRA, I.; VIEIRA, A.; MAGALHÃES, M. Análise microclimática em duas fitofisionomias do cerrado no alto vale do jequitinhonha, minas gerais. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 28, n. 3, p. 246–256, 2013. <https://doi.org/10.1590/S0102-77862013000300002>
- GRINSTED, A.; MOORE, J. C.; JEVREJEVA, S. Application of the cross wavelet transform and wavelet coherence to geophysical time series. **Nonlinear Processes in Geophysics**, v. 11, n. 5-6, p. 561–566, 2004. <http://doi.org/10.5194/npg-11-561-2004>
- HARIDASAN, M. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, n. 3, p. 183–195, 2008. <http://doi.org/10.1590/s1677-04202008000300003>
- LACERDA, V. O.; MAPELI, A. M. Seasonality effects on the phenology and physiology of parkia platycephala benth (Fabaceae, caesalpinioideae) in cerrado. **Ciencia Florestal**, v. 31, n. 3, p. 1344–1363, 2021. <http://doi.org/10.5902/1980509839111>
- LENZA, E.; KLINK, C. A. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, n. 4, p. 627–638, 2006. <http://doi.org/10.1590/S0100-84042006000400013>
- LIU, Y.; LIANG, X. S.; WEISBERG, R. H. Rectification of the bias in the wavelet power spectrum. **Journal of Atmospheric and Oceanic Technology**, v. 24, n. 12, p. 2093–2102, 2007. <http://doi.org/10.1175/2007JTECHO511.1>
- LUGO, A.; MEDINA, E.; HELMER, E. Botanical and ecological basis for the resilience of antillean dry forests. Em: PENNINGTON RT, LEWIS GP, R. J. (Ed.). **Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Diversity, Biogeography, and Conservation**. Boca Raton, Florida: CRC Press, Taylor & Francis, 2006, p. 359–381. <http://dx.doi.org/10.1201/9781420004496.ch15>
- MA, X.; HUETE, A.; YU, Q.; COUPE, N. R.; DAVIES, K.; BROICH, M.; RATANA, P.; BERINGER, J.; HUTLEY, L. B.; CLEVERLY, J.; BOULAIN, N.; EAMUS, D. Spatial patterns and temporal dynamics in savanna vegetation phenology across the north australian

tropical transect. **Remote Sensing of Environment**, v. 139, p. 97–115, 2013.

<http://doi.org/10.1016/j.rse.2013.07.030>

MENDOZA, I.; PERES, C. A.; MORELLATO, L. P. C. Continental-scale patterns and climatic drivers of fruiting phenology: A quantitative Neotropical review. **Global and Planetary Change**, v. 148, p.227, 2017. <http://dx.doi.org/10.1016/j.gloplacha.2016.12.001>

MOREIRA, A.; FONTANA, D. C.; KUPLICH, T. M. Wavelet approach applied to EVI/MODIS time series and meteorological data. **ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing**, v. 147, p. 335–344, 2019. <http://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2018.11.024>

MOTTA, P.; CURI, N.; FRANZMEIER, D. Relation of soils and geomorphic surfaces in the Brazilian cerrado. Em: OLIVEIRA, P.; MARQUIS, R. (Eds.). **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna**. Nova Iorque: Columbia University Press, 2002, p. 13–32. <http://dx.doi.org/10.7312/oliv12042-003>

NASCIMENTO, D.; NOVAIS, G. Clima do Cerrado: dinâmica atmosférica e características, variabilidades e tipologias climáticas. **Élisée, Rev. Geo.**, v. 9, n. 2, 2020.

NOVAES, L. R.; CALIXTO, E. S.; OLIVEIRA, M. L. DE; ALVES-DE-LIMA, L.; ALMEIDA, O. DE; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. Environmental variables drive phenological events of anemocoric plants and enhance diaspore dispersal potential: A new wind-based approach. **The Science of the total environment**, v. 730, p. 139039, 2020. <http://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139039>

OLIVEIRA, M. T. DE; LUIS, H.; CASSOL, G.; GANEM, K. A.; DUTRA, A. C. Mapeamento da Vegetação do Cerrado – Uma Revisão das Iniciativas de Sensoriamento Remoto. **Revista Brasileira de Cartografia**, v. 72, p. 1250–1274, 2020. <https://doi.org/10.14393/revbrascartogr>

OLIVEIRA, P. E.; GIBBS, P. E. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. **Flora**, v. 195, n. 4, p. 311–329, 2000. [http://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30990-8](http://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30990-8)

OLIVEIRA, T.; CARVALHO, L.; OLIVEIRA, L.; LACERDA, W.; ACERBI, F. NDVI time series for mapping phenological variability of forests across the Cerrado Biome in Minas Gerais, Brazil. **Phenology and Climate Change**, 2012. <http://doi.org/10.5772/36081>

PACKAGE, T.; UNIVARIATE, T. C.; ANALYSES, B. W.; GOUHIER, A. T. C.; GRINSTED, A.; SIMKO, V.; GIBERT, P.; RCPP, L. Package biwavelet?. 2019.

PEREIRA, C. C.; FERNANDES, G. W. Cerrado Rupestre is not Campo Rupestre: The unknown and threatened savannah on rocky outcrops. **Nature Conservation**, v. 49, p. 131–136, 2022. <http://doi.org/10.3897/natureconservation.49.89237>

- PEREIRA, M. M. D.; BRAGA, P. E. T.; GUIOMAR, N.; SANTOS, F. D. S.; RIBEIRO, S. The flora and vegetation of rocky outcrops in three municipalities in the northern region of Ceará, Brazil: Phytosociological characterization. **Rodriguesia**, v. 69, n. 2, p. 281–299, 2018. <http://doi.org/10.1590/2175-7860201869202>
- PETRUCCI, E.; DE OLIVEIRA, L.; SILVA, R. Secas pluviométricas no estado de Minas Gerais, de 1980 a 2017. **Raega**, n. 54, p. 129–153, 2022. <http://doi.org/10.5380/raega.v54i0.76135>
- QGIS DEVELOPMENT TEAM. **QGIS Geographic Information System**, 2020.
- R CORE TEAM. **A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria R Foundation for Statistical Computing, 2020.
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. Em: SANO, S. M.; ALMEIDA, S.; P RIBEIRO, J. (Eds.). **Cerrado: Ecologia e Flora**. Planaltina: Embrapa-CPAC, 2008, p. 152–212.
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do bioma Cerrado. Em: SANO, S.; ALMEIDA, S. (Eds.). **Cerrado: ambiente e flora**. Brasília: Embrapa, 1998, p. 89–166.
- RÖSCH, A.; SCHMIDBAUER, H. WaveletComp: computational wavelet analysis. R package version 1.1. p. 1–38, 2018.
- SCARANO, F. R. Rock outcrop vegetation in Brazil: a brief overview. **Revista Brasil. Bot.**, v. 30, n. 4, p. 561–568, 2007. <http://doi.org/10.1590/S0100-84042007000400002>
- SCHOLZ, F.; BUCCI, S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.; FRANCO, A. Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. **Tree Physiology**, n. 27, p. 551–559, 2007. <http://doi.org/10.1093/treephys/27.4.551>
- SILVA, M. E. S.; SILVA, C. B.; AMBRIZZI, T.; DRUMOND, A.; PATUCCI, N. N. South America Climate During the 1970–2001 Pacific Decadal Oscillation Phases Based on Different Reanalysis Datasets. **Frontiers in Earth Science**, v. 7, n.7, 2020. <http://doi.org/10.3389/feart.2019.00359>
- SOARES JANCOSKI, H.; SCHWANTES MARIMON, B.; C. SCALON, M.; DE V. BARROS, F.; MARIMON-JUNIOR, B. H.; CARVALHO, E.; S. OLIVEIRA, R.; OLIVERAS MENOR, I. Distinct leaf water potential regulation of tree species and vegetation types across the Cerrado–Amazonia transition. **Biotropica**, v. 54, n. 2, p. 431–443, 2022. <http://doi.org/10.1111/btp.13064>
- SOUZA, M. C.; FRANCO, A. C.; HARIDASAN, M.; ROSSATTO, D. R.; DE ARAÚJO, J. F.; MORELLATO, L. P. C.; HABERMANN, G. The length of the dry season may be

associated with leaf scleromorphism in cerrado plants. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 87, n. 3, p. 1691–1699, 2015. <http://doi.org/10.1590/0001-376520150381>

STREHER, A. S.; SOBREIRO, J. F. F.; MORELLATO, L. P. C.; SILVA, T. S. F. Land surface phenology in the tropics: the role of climate and topography in a snow-free mountain. **Ecosystems**, v. 20, n. 8, p. 1436–1453, 2017. <http://doi.org/10.1007/s10021-017-0123-2>

TORRENCE, C.; WEBSTER, P. J. Interdecadal changes in the ENSO-monsoon system. **Journal of Climate**, v. 12, n. 8 PART 2, p. 2679–2690, 1999. [http://doi.org/10.1175/1520-0442\(1999\)012<2679: icitem>2.0.co;2](http://doi.org/10.1175/1520-0442(1999)012<2679: icitem>2.0.co;2)

TORRENCE, CHRISTOPHER; COMPO, G. P.; COMPO, T.; G, C. A Practical Guide to Wavelet Analysis. **Bulletin of the American Meteorological**, v. 79, p. 61, 1998. [http://dx.doi.org/10.1175/1520-0477\(1998\)079%3C0061:APGTWA%3E2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1175/1520-0477(1998)079%3C0061:APGTWA%3E2.0.CO;2)

VASCONCELLOS, F. C.; DE SOUZA, J. N. The anomalous wet 2020 southeast Brazil austral summer: Characterization and possible mechanisms. **Atmosfera**, v. 35, p. 27–38, 2022. <http://doi.org/10.20937/ATM.52919>

VELEDA, D.; MONTAGNE, R.; ARAUJO, M. Cross-wavelet bias corrected by normalizing scales. **Journal of Atmospheric and Oceanic Technology**, v. 29, n. 9, p. 1401–1408, 2012. <http://doi.org/10.1175/JTECH-D-11-00140.1>

VILELA, A. A.; DEL CLARO, V. T. S.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO, K. Climate changes affecting biotic interactions, phenology, and reproductive success in a savanna community over a 10-year period. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 12, n. 2, p. 215–227, 2018. <http://doi.org/10.1007/s11829-017-9572-y>

ZHANG, X.; LIU, L.; LIU, Y.; JAYAVELU, S.; WANG, J.; MOON, M.; HENEGBRY, G. M.; FRIEDL, M. A.; SCHAAF, C. B. Generation and evaluation of the VIIRS land surface phenology product. **Remote Sensing of Environment**, v. 216, p. 212–229, 2018. <http://doi.org/10.1016/j.rse.2018.06.047>

3.7 Material suplementar

Tabela 5S – Valores médios padronizados e desvio padrão da variação do NDVI temperaturas nos períodos seco e chuvoso (TC e TS) e precipitação nos períodos seco e chuvoso (PC e PS), em intervalos de tempo com variação sazonal similar. cerrado calcáreo nos períodos seco e chuvoso (CCC e CCS) e cerrado arenítico nos períodos seco e chuvoso (CAC e CAS). Cor verde-maior valor de NDVI em relação ao anterior, vermelho-menores valores de NDVI, de temperatura e de anos quentes, azul-maiores valores pluviométricos e menores de temperatura, cor de laranja-menores valores pluviométricos, negrito-valores mais elevados e intervalo de tempo com maiores NDVIs.

NDVI CCC	NDVI CCS	NDVI CAC	NDVI CAS	PC (mm)	PS (mm)	TC (°C)	TS (°C)	Intervalos (em anos)
0,66±0,05	0.42±0.01	0.59±0.04	0.41±0.02	182.78	17.53	31.35	30.5	1984-1989
0,68±0.03	0.44±0.05	0.63±0.02	0.46±0.04	181.55	25.60	31.35	30.48	1991-1999
0.55±0.28	0.3±0.13	0.51±0.08	0.31±0.04	223.3	10.65	32.21	31.26	2000-2008
0.8±0.04	0.53±0.01	0.57±0.02	0.74±0.01	149.75	9.30	25.5	23.11	2014-2018

Figura 19S – Correlações entre NDVI, temperatura e precipitação dos cerrados calcáreo e arenítico. TC e TS-temperatura nos períodos seco e chuvoso, PC e PS-precipitação nos períodos seco e chuvoso.

