

**Universidade Federal De Alagoas**  
**Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde**  
**Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos**  
**Trópicos**  
**Nível Mestrado**

**Arthur Gomes Lima da Silva**

**CONDIÇÕES EDÁFICAS INFLUENCIAM A TOLERÂNCIA DE *Myracrodruon***  
***urundeuva* Allemão (ANACARDIACEAE) AO DÉFICIT HÍDRICO E SUA**  
**POSTERIOR RECUPERAÇÃO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos do Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do grau de mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS na área da Biodiversidade.

**Maceió – Estado de Alagoas**  
**Setembro/2021**



**Arthur Gomes Lima da Silva**

**CONDIÇÕES EDÁFICAS INFLUENCIAM A TOLERÂNCIA DE *Myracrodruon urundeuva* Allemão (ANACARDIACEAE) AO DÉFICIT HÍDRICO E SUA POSTERIOR RECUPERAÇÃO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos do Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do grau de mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS na área da Biodiversidade.

Orientador: Prof. Dr. Gilberto Costa Justino

**Maceió – Estado de Alagoas, Brasil**

**Setembro/2021**

**Catálogo na fonte**  
**Universidade Federal de Alagoas**  
**Biblioteca Central**  
**Divisão de Tratamento Técnico**

Bibliotecário: Marcelino de Carvalho Freitas Neto – CRB-4 - 1767

S586c Silva, Arthur Gomes Lima da.

Condições edáficas influenciam a tolerância de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) ao déficit hídrico e sua posterior recuperação / Arthur Gomes Lima da Silva. – 2021.

60 f. : il.

Orientador: Gilberto Costa Justino.

Dissertação (mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal de Alagoas. Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos. Maceió, 2021.

Bibliografia: 52-58.

1. Florestas tropicais. 2. Floresta tropical sazonalmente seca. 3. Mudanças climáticas. 4. Aroeira-do-sertão - Trocas gasosas. I. Título.

CDU: 581.526.5

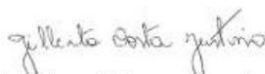
## Folha de aprovação

Arthur Gomes Lima da Silva

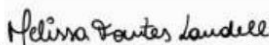
### CONDIÇÕES EDÁFICAS INFLUENCIAM A TOLERÂNCIA DE *Myracrodruon urundeuva* Allemão (ANACARDIACEAE) AO DÉFICIT HÍDRICO E SUA POSTERIOR RECUPERAÇÃO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS na área da Biodiversidade.

Dissertação aprovada em 25 de agosto de 2021.



Dr.<sup>(a)</sup> Presidente – Gilberto Costa Justino/UFAL  
Orientador



Dr. (ª) – Melissa Fontes Landel/UFAL



Dr. (ª) – Marciel José Ferreira/UFAM



Dr. (ª) – Liliane Santos de Camargos/UNESP

MACEIÓ - AL

Agosto/2021

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Alagoas (UFAL), pelas ferramentas que tornaram possível a minha graduação em Ciências biológicas, e agora, por meio do Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação dos Trópicos (PPG-DIBICT), a oportunidade de realizar minha formação a nível de mestrado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos que possibilitou a realização do curso e das pesquisas em laboratório, dentre as quais está o objetivo deste investimento, o artigo apresentado nesta dissertação.

Ao Prof. Dr. Gilberto Costa Justino, que me orientou desde o primeiro período da graduação, há quase sete anos, me recebendo em sua equipe sem julgamentos de capacidade. Não existem palavras para agradecer pelo conhecimento passado com tanta paciência e persistência e por não ter desistido de mim, mesmo nos momentos quando eu mesmo estive preste a fazê-lo.

Ao Prof. Dr. Laurício Endres, do Laboratório de Fisiologia Vegetal do Centro de Engenharias e Ciências Agrárias (CECA) e ao técnico Paulo Henrique Barcellos França, pelo apoio teórico e material indispensáveis para a conclusão desta pesquisa.

À todos aqueles que passaram pelo laboratório de fisiologia vegetal do CECA e ICBS e dividiram comigo tantos momentos de alegria e também de dificuldade como uma verdadeira família. À estes, todo meu agradecimento pelo auxílio incondicional e apoio emocional durante os momentos mais difíceis.

Agradeço aos colegas da turma de mestrado/doutorado de 2019, além de todos os que dividiram as disciplinas vindos de outras instituições, em especial à colega de laboratório Natália Souza e Dayse Marques, pela parceria nesta caminhada.

Agradecimento especial para meus amigos de infância em Boca da Mata, em especial ao Jamerson Silva, que sempre me deram apoio incondicional em meio à situação de Pandemia e Covid-19 e das dificuldades do mestrado, pelas trilhas e sorrisos que aliviaram os momentos ruins.

À minha amiga/irmã Jayne Silva, sem a qual eu não conseguiria concluir este mestrado, agradeço pela pronta disponibilização do material e por todo o apoio emocional durante o período mais crítico desta jornada.

Agradeço de forma mais que especial ao meu namorado, Carlos Alberto, que esteve ao meu lado enfrentando e superando as tantas dificuldades encontradas.

## EPÍGRAFE

*"Um aglomerado de desejos se tornará uma nova estrela a brilhar! Torne-se o caminho por onde a luz brilha! Invocação sincronizada! Alce voo, Stardust Dragon!"*

**Yusei Fudo**

## SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO .....	1
CAPÍTULO 1 – REVISÃO DE LITERATURA .....	4
1.1 <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão .....	4
1.2 A Floresta tropical sazonalmente seca.....	6
1.3 O estresse hídrico.....	7
1.3.1 Os efeitos do déficit hídrico sobre as plantas.....	7
1.3.2 Estratégias de tolerância ao déficit hídrico .....	10
1.4 Influência do tipo de solo sobre as respostas ao déficit hídrico.....	11
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	13
CAPÍTULO 2 – Condições edáficas influenciam a tolerância de <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão (Anacardiaceae) ao déficit hídrico e sua posterior recuperação	22
Abstract .....	24
Introduction.....	25
Materials and methods .....	26
Plants cultivation and experimental design .....	26
Physiological analysis.....	28
Analysis of the quantum efficiency of photosystem II (PSII) .....	29
Relative chlorophyll content (SPAD index).....	29
Plants water status .....	30
Biochemical analysis.....	30
Extraction and quantification of organic compounds .....	30
Statistical analysis.....	30
Results .....	31
Soil characterization.....	31
Gas exchange.....	32
Quantum efficiency of photosystem II .....	40
Relative Chlorophyll Content (SPAD Index).....	41
Plants water status.....	41
Concentration of organic compounds .....	42
Discussion .....	44
Soil characteristics influence plant tolerance to water deficit .....	44
Edaphic conditions change the dynamics of gas exchange during water deficit ....	45
Photochemical efficiency is influenced by soil type during the water deficit and recovery .....	47
Plants water status and compatible solute profile are soil specific.....	48
References .....	51
CONCLUSÕES .....	59



## LISTA DE FIGURAS

Figure 1 Microclimatic data inside the greenhouse: temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) and relative humidity (%) (a), and photosynthetically active radiation (PAR -  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) and vapor pressure deficit (VPD - KPa) (b) during the experiment. Each point (day) represents the average of 24 daily records (hour-hour)

Figure 2 Soil humidity of the pots where *M. urundeuva* were cultivated under two water regimes: irrigated and water deficit. The arrows indicate respectively the water stress day and the day of recovery. Bars indicate standard deviation.  $n = 5$

Figure 3 Stomatal conductance ( $g_s$ ), photosynthetic rate ( $A$ ), leaf internal carbon concentration of  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) and transpiration rate ( $E$ ) of *M. urundeuva* cultivated in two types of soil (sandy clay loam and sandy) and under two water regimes (irrigated and water deficit) during the experiment

Figure 4 Instantaneous water use efficiency (iWUE) and intrinsic water use efficiency (IWUE) in *M. urundeuva* cultivated in two soil types (sandy clay loam and sandy) and under two water regimes (irrigated and water deficit). \* Indicates significant difference ( $p < 0.05$ ).  $n = 5$

Figure 5 Maximum quantum efficiency of PSII ( $F_v/F_m$ ) of *M. urundeuva* cultivated in two types of soil (sandy clay loam and sandy) submitted to two water regimes (irrigated and water deficit) in two moments: water stress day and recovery, in the predawn (04:00am) and at midday (12:00pm)

Figure 6 Effective quantum efficiency of PSII ( $\Phi_{PSII}$ ) and SPAD index of *M. urundeuva* cultivated in two types of soil (sandy clay loam and sandy) submitted to two water regimes (control and water deficit) in two moments: water stress day and recovery

Figure 7 Leaf water potential ( $\Psi_{Wleaf}$ ) of *M. urundeuva* cultivated in two types of soil (sandy clay loam and sandy) submitted to two water regimes (control and water deficit) in two moments: water stress day and recovery, in the predawn (04:00am) and at midday (12:00pm)

Figure 8 Proteins, amino acids, proline and total soluble sugars content in leaves of *M. urundeuva* cultivated in two types of soil (sandy clay loam and sandy) submitted to two water regimes (irrigated and water deficit) in two moments: water stress day and recovery

## LISTA DE TABELAS

Table 1 Physicochemical characterization of soils

Table 2 Summary of the analysis of variance of gas exchange ( $g_s$  – stomatal conductance,  $A$  – photosynthetic rate,  $C_i$  – leaf internal CO<sub>2</sub> concentration,  $E$  – transpiration rate, iWUE – instant water use efficiency, IWUE – intrinsic water use efficiency), leaf water potential in the predawn ( $\Psi_{WleafPD}$ ) and in the midday ( $\Psi_{WleafMD}$ ), maximum quantum efficiency of PSII in the predawn ( $F_v/F_{mPD}$ ) and in the midday ( $F_v/F_{mMD}$ ), effective quantum efficiency of PSII ( $\Phi_{PSII}$ ), relative chlorophyll content (SPAD index) and concentration of organic compounds (proteins, amino acids, proline and total soluble sugars) of *M. urundeuva* cultivated in two soil types (sandy clay loam and sandy) and two water regimes (irrigated and water deficit) on the water stress day on the day of recovery

Table 3 Unfolding the interaction between soil type (sandy clay loam and sandy) and water regime (irrigated and water deficit) with the variables of instant water use efficiency (iWUE), leaf water potential on predawn ( $\Psi_{WleafPD}$ ) and amino acids content on the water stress day

## LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

Abreviatura / símbolo	Descrição	Unidade
$g_s$	Condutância estomática	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
$A$	Taxa fotossintética	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
$E$	Taxa transpiratória	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
$C_i$	Concentração interna de $\text{CO}_2$	$\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
EUA / WUE	Eficiência do uso da água	
EiUA / iWUE	Eficiência instantânea do uso da água	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}^{-1}$
EiUA / IWUE	Eficiência intrínseca do uso da água	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}^{-1}$
PSII	Fotossistema II	
$F_v/F_m$	Eficiência quântica máxima do PSII	
$\Phi\text{PSII}$	Eficiência quântica efetiva do PSII	
$\Psi_{W_{folha}} / \Psi_{W_{leaf}}$	Potencial hídrico foliar	MPa
$\text{CO}_2$	Dióxido de carbono	
DPV / VPD	Déficit de pressão de vapor	KPa
SEF	Soil Evaluation Factor (fator de avaliação do solo)	
HC	Relative water and nutrient-holding capacity (Capacidade relativa de retenção de água e nutrientes)	

## RESUMO

*Myracrodruon urundeuva* Allemão (aroeira-do-sertão) é uma espécie arbórea nativa da floresta tropical sazonalmente seca importante para a conservação da biodiversidade deste bioma, mas que encontra-se ameaçada de extinção. Em regiões semiáridas, o regime hídrico é apontado como fator de maior peso sobre a distribuição das espécies. Contudo, alguns estudos sugerem que o tipo de solo pode influenciar a tolerância das plantas ao estresse hídrico. Devido aos efeitos previstos das mudanças climáticas sobre a distribuição de *M. urundeuva*, este estudo avalia a influência do tipo de solo sobre as mudanças fisiológicas desencadeadas pelo déficit hídrico nesta espécie. O experimento foi realizado em casa de vegetação em delineamento inteiramente casualizado e em esquema fatorial 2x2. Os efeitos de dois tipos de solo: franco argilo arenoso e arenoso, e de dois regimes hídricos: irrigado e déficit hídrico com posterior recuperação) sobre as trocas gasosas, eficiência quântica máxima e efetiva do PSII ( $F_v/F_m$  e  $\Phi_{PSII}$ ), status hídrico ( $\Psi_{W_{leaf}}$ ), conteúdo relativo de clorofila (índice SPAD) e concentração de compostos orgânicos (proteínas, aminoácidos, prolina e açúcares) foram analisados através de uma análise de variância. O tipo de solo teve influência sobre as mudanças fisiológicas desencadeadas pelo déficit hídrico no tocante à eficiência instantânea do uso da água, status hídrico das plantas e acúmulo de osmorreguladores. Ao contrário do que se esperava, as plantas em solo franco argilo arenoso atingiram taxas fotossintéticas próximas de zero mais rapidamente e necessitaram de um tempo maior para recuperação do que as plantas em solo arenoso, o que pode ser atribuído à maior concentração de solutos neste solo. Apesar disso, sua resposta estomática ao déficit hídrico moderado é mais eficiente, o que foi percebido pela incapacidade das plantas em solo arenoso de aumentar a eficiência do uso da água sob estas condições. Por outro lado, provavelmente *M. urundeuva* em solo arenoso adota uma estratégia diferente que é manter sua abertura estomática por mais tempo durante o déficit hídrico, garantindo o influxo de CO<sub>2</sub> necessário para manter as taxas de crescimento, apesar dos maiores riscos de falha hidráulica. Mesmo com taxas fotossintéticas próximas a zero, *M. urundeuva* não sofreu redução na  $F_v/F_m$  em nenhum tipo de solo. Além disso, plantas em solo franco argilo arenoso acumularam aminoácidos além de prolina para osmorregulação e apresentam melhor status hídrico, revelando que a osmorregulação, combinada com a redução da abertura estomática, é uma estratégia eficiente para a economia água neste substrato. O considerável acúmulo de prolina nas plantas de ambos os tipos de solo pode ter desempenhado um papel importante também na rápida recuperação das plantas após o déficit hídrico, dado seu papel como osmoprotetor e como estoque de carbono e nitrogênio. Pôde ser percebido através deste estudo que as comunidades de *M. urundeuva* em regiões de solo arenoso possuem uma resposta estomática com elevado grau de anisohidrismo, ou seja, mantêm seus estômatos abertos durante a maior parte do período de deficiência hídrica. Esta estratégia, contudo, representa um considerável aumento das chances da morte destas plantas por falha hidráulica e assim, da extinção destas comunidades em um cenário onde eventos de seca se tornam progressivamente mais longos e mais severos.

Palavras-chave: Floresta tropical sazonalmente seca, mudanças climáticas, trocas gasosas.

## ABSTRACT

### **Edaphic conditions influence the tolerance of *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) to water deficit and its subsequent recovery**

*Myracrodruon urundeuva* Allemão is a tree species native to the seasonally dry tropical forest. It is important in the recovery plans of degraded areas and it is a key species for the maintenance of the biodiversity of this biome, despite being threatened with extinction. In semiarid regions, the water regime is pointed out as the variable with the greatest influence on the distribution of plant species. However, some studies suggest that the type of soil can affect the tolerance of plants to water stress. This study evaluates the influence of the soil type on the physiological changes triggered by water deficit in *M. urundeuva* species. Its relevance is related to the risk of changes in the distribution pattern of *M. urundeuva* as a result of climate changes. The experiment was carried out in a greenhouse in a completely randomized design and in a 2x2 factorial scheme. ANOVA test was used to assess the effects of two types of soil (sandy clay loam and sandy), and two water regimes (irrigated and water deficit with subsequent recovery) on gas exchange, maximum and effective quantum efficiency of PSII ( $F_v/F_m$  and  $\Phi_{PSII}$ ), water status ( $\Psi_{wleaf}$ ), relative chlorophyll content (SPAD index) and concentration of organic compounds (proteins, amino acids, proline and sugars). Our findings support that the soil characteristics can influence the response pattern of *M. urundeuva* to stress by water deficit and its subsequent recovery in regards to instantaneous water use efficiency, water status and accumulation of osmoregulators. Contrary to expectations, plants in sandy clay loam soil reached photosynthetic rates close to zero faster and required more time to recover than plants in sandy soil. This can be attributed to the higher concentration of solutes in this soil. Despite this, their stomatal response to moderate water deficit is more efficient, which is recognized by the inability of plants to increase their water use efficiency in sandy soil under moderate stress situations. On the other hand, presumably *M. urundeuva* in sandy soil adopts a different strategy: to maintain its stomata open for longer periods during the water deficit. It aims to ensure the necessary CO<sub>2</sub> input to maintain growth rates, despite the greater risk of hydraulic failure. Even with photosynthetic rates close to zero, *M. urundeuva* did not suffer with reductions in the maximum quantum efficiency of PSII, regardless of the soil type. Also, plants in sandy clay loam soil accumulate amino acids in addition to proline for osmoregulation and had better water status. This revealed that osmoregulation, combined with the reduction of stomatal opening is an efficient strategy to save water when growing on this substrate. The large accumulation of proline in plants in both soil types may have also played an important role in the rapid recovery of plants after the water deficit, given its role as an osmoprotective and as a carbon and nitrogen stock after rehydration. This study shows that *M. urundeuva* communities in sandy soil regions have a stomatal response with a high degree of anisohydricity, meaning that they keep their stomata open during most of the water deficit period. However, this strategy represents a considerable increase in the chances of death of these plants due to hydraulic failure and, thus, the extinction of these communities in a scenario where drought events become progressively longer and more severe.

Keywords: Seasonally dry tropical forest, climate changes, gas exchange.

## APRESENTAÇÃO

*Myracrodruon urundeuva* Allemão (aroeira do sertão) é uma espécie arbórea da família Anacardiaceae, com ampla distribuição geográfica, ocorrendo em algumas formações vegetais da floresta tropical sazonalmente seca (RIBEIRO et al. 1983; MAIA, 2004). Devido à exploração madeireira desordenada (COSTA et al. 2015) e às diversas utilidades que *M. urundeuva* recebe na medicina popular, esta espécie se encontra na lista vermelha das espécies da Flora do Brasil ameaçadas devido às práticas de exploração predatória e seu potencial de extinção (SOUZA et al. 2020), sendo classificada como espécie de alta prioridade para a conservação (ALBUQUERQUE e OLIVEIRA, 2007).

*M. urundeuva* também é utilizada em projetos de revegetação (BERTONHA et al. 2016), pois tem desenvolvimento inicial eficiente mesmo em solo com baixa disponibilidade hídrica (VOLPATO e MARTINS, 2013). Também é uma espécie de grande valor para a recuperação de áreas degradadas por ser apontada como fitoextratora e fitoestabilizadora de cobre em solos contaminados por este metal (ASENSIO et al. 2019).

Como é uma espécie nativa de regiões de floresta tropical sazonalmente seca, *M. urundeuva* experimenta naturalmente longos períodos de deficiência hídrica. Assim, alguns estudos já constataram que esta espécie possui mecanismos morfofisiológicos que a permite tolerar períodos de escassez de água, como o ajuste osmótico, redução da abertura estomática e do metabolismo (COSTA et al. 2015; SOUZA et al. 2020; QUEIROZ et al. 2002).

Em regiões semiáridas como a Caatinga, o regime hídrico é apontado como a variável com maior influência sobre a distribuição das espécies vegetais (JESUS et al. 2019; SANTOS et al. 2017), associado às altas temperaturas e elevadas taxas de evapotranspiração, que acarretam no déficit hídrico durante boa parte do ano (MARQUES et al. 2020). Os diferentes tipos de solo, por sua vez, podem ter influência sobre as respostas da vegetação ao déficit hídrico. Alguns estudos realizados para investigar o efeito de diferentes tipos de solo sobre alterações fisiológicas desencadeadas pelo déficit hídrico encontraram diferenças no diâmetro da raiz, diferenças também na razão raiz/parte aérea (KHALIL et al. 2020) e na taxa de sobrevivência de plantas jovens (CURRAN et al. 2009; CURRAN et al. 2013).

*M. urundeuva* ocorre em alguns dos diferentes tipos de solo da floresta tropical sazonalmente seca, mas ocorre majoritariamente sobre solos arenosos e argilosos (CARVALHO, 2003). No Cerrado é geralmente encontrada em afloramentos calcários, onde é considerada uma espécie calcícola (LEITE, 2002). No Paraguai, esta espécie é encontrada sobre solos arenosos e bem drenados (LÓPEZ, 1987), que proporcionam boa aeração ao sistema radicular (KHALIL et al. 2020). Já na Caatinga, ocorre comumente sobre solos argilosos (PINHEIRO et al. 2010) e férteis, apesar de não exigir um solo rico para seu bom desenvolvimento (LEITE, 2002).

Embora ocorra em alguns tipos de solo no mosaico edáfico da floresta tropical sazonalmente seca, *M. urundeuva* experimenta períodos de deficiência hídrica em todos eles durante boa parte do ano (RIBEIRO et al. 1983; TROVÃO et al. 2007). Dessa forma, as diferentes propriedades físico-químicas dos diferentes tipos de solos onde esta espécie cresce podem exercer influência, em algum grau, sobre as alterações fisiológicas desencadeadas pelo déficit hídrico, como já verificado em outras espécies de plantas (KHALIL et al. 2020; CURRAN et al. 2013; CURRAN et al. 2009).

Segundo autores como BOTKIN et al. (2007), períodos secos tenderão a aumentar em frequência e intensidade em consequência das mudanças climáticas. Apesar da capacidade de *M. urundeuva* de tolerar longos períodos de deficiência hídrica, em seu estudo de modelagem de nicho ecológico, Rodrigues et al. (2015) sugeriram que as áreas atualmente ocupadas por floresta ombrófila e savana poderiam se tornar mais adequadas para a ocorrência desta espécie, uma vez que as regiões ocupadas pela Caatinga se tornariam muito áridas. Dessa forma, estudos que investiguem a influência de outros fatores como o solo, associados ao déficit hídrico sobre a fisiologia de *M. urundeuva* são de extrema relevância.

Dada a importância de *M. urundeuva* no campo da restauração de áreas degradadas, seu valor econômico e cultural para as populações rurais, como também o avanço das descobertas acerca de seu potencial farmacológico, é urgente a necessidade de compreender melhor sua fisiologia em situações de estresse. A combinação de estresse hídrico e diferentes tipos de solo se torna bastante relevante, quando a área de ocorrência da espécie apresenta tendência de sofrer alterações frente às mudanças climáticas.



Além de expandir o conhecimento sobre a fisiologia do estresse hídrico das espécies nativas das florestas tropicais sazonalmente secas, os resultados deste estudo possuem um enorme potencial de aperfeiçoar estratégias para a conservação de *M. urundeuva*, que já se encontra na lista vermelha de espécies ameaçadas de extinção, e é apontada como prioritária para a conservação e manutenção da biodiversidade na Caatinga.

Assim, este estudo teve como objetivo avaliar e descrever a influência dos dois tipos de solo onde a *M. urundeuva* ocorre com maior frequência: solo argiloso (franco argilo arenoso) e solo arenoso, sobre as alterações fisiológicas desencadeadas pelo estresse por déficit hídrico e sua posterior recuperação. Diante dos achados disponíveis na literatura científica levantados, foi hipotetizado que a magnitude das respostas de *M. urundeuva* à deficiência hídrica é específica para cada tipo de solo.

Os objetivos específicos que nortearam este estudo foram:

- Avaliar o efeito do estresse hídrico sobre as trocas gasosas de *M. urundeuva* cultivada em dois tipos de solo;
- Avaliar o efeito do estresse hídrico sobre eficiência quântica e saúde do fotossistema II de *M. urundeuva* cultivada em dois tipos de solo;
- Avaliar o efeito do estresse hídrico sobre o acúmulo de osmólitos (prolina, açúcares e aminoácidos) em *M. urundeuva* cultivada em dois tipos de solo;
- Avaliar o efeito do estresse hídrico sobre o conteúdo relativo de clorofila em *M. urundeuva* cultivada em dois tipos de solo.

## CAPÍTULO 1 – REVISÃO DE LITERATURA

### 1.1 *Myracrodruon urundeuva* Allemão

*Myracrodruon urundeuva* Allemão tem diversos nomes vernaculares, dentre eles aroeira do sertão, ou aroeira preta. É uma espécie arbórea xerófita e decídua da família Anacardiaceae (OLIVEIRA-FILHO et al. 1998) e especialista de áreas de floresta tropical sazonalmente seca (FTSS) (LINARES-PALOMINO et al. 2011), cuja distribuição natural se estende pelas regiões Nordeste, Sudeste e Centro-Oeste do Brasil até a região do Chaco na Bolívia, Paraguai e Argentina (RODRIGUEZ et al. 2018). No Brasil é encontrada principalmente no Cerrado e Caatinga, onde alcança de 5 - 15 m de altura e até 65 cm de diâmetro de tronco (LEITE, 2002).

*M. urundeuva* é uma espécie de grande valor econômico e importância cultural. Quase todas as partes da planta são utilizadas para algum fim. A madeira é densa e resistente e durável, o que acaba lhe dando enorme valor econômico (PEREIRA et al. 2014). Suas folhas são utilizadas como forragem para os animais e além disso, o extrato de folhas e frutos de *M. urundeuva* tem propriedades analgésicas, anti-inflamatórias (VIANA et al. 2003), antivirais (CECÍLIO et al. 2012), antibióticas (FIGUEREDO et al. 2013) e como larvicida de *Aedes aegypti* (SÁ et al. 2008). Sua casca é utilizada para inúmeros fins medicinais devido ao elevado teor de taninos (VIANA et al. 2014). Em estudos recentes foi demonstrado que a casca do caule desta espécie traz benefícios em lesões do sistema nervoso central, podendo ser usada em conjunto com outras terapias para doenças relacionadas ao cérebro (NOBRE-JÚNIOR et al. 2009). Na agropecuária pode ser eficiente como repelente de cupins (SÁ et al. 2009), eficiente contra pragas em culturas de milho (NAPOLEÃO et al. 2013) e anti-helmíntico para ruminantes (OLIVEIRA et al. 2011) além de possuir importantes relações ecológicas com outras espécies como aves e insetos (VOLPATO e MARTINS, 2013).

Devido ao elevado valor econômico e medicinal, *M. urundeuva* se encontra na lista vermelha das espécies da Flora do Brasil ameaçadas de extinção, por conta das práticas de exploração predatória e seu potencial de extinção (SOUZA et al. 2020, MONTEIRO et al. 2012), sendo também apontada como espécie prioritária para conservação (VIEIRA et al. 2002).

*M. urundeuva* tem crescimento inicial eficiente mesmo com baixa disponibilidade de água (VOLPATO e MARTINS, 2013). Dessa forma, esta espécie tem sido bastante utilizada em projetos de recuperação de áreas degradadas, tanto pelo desmatamento (BERTONHA et al. 2016), quanto pela contaminação do solo, devido sua atuação como fitoextrator e fitoestabilizador de cobre em solos contaminados pelo metal (ASENSIO et al. 2019).

Por ser nativa de regiões que experimentam longos períodos de deficiência hídrica, como a Caatinga, *M. urundeuva* possui mecanismos morfofisiológicos que a permite tolerar períodos de escassez de água (COSTA et al. 2015).

Queiroz et al. (2002) submeteram plantas jovens de *M. urundeuva* ao estresse por déficit hídrico através da suspensão da rega, com posterior recuperação sob baixa intensidade de luz, uma vez que esta espécie ocorre formando adensamentos, onde, provavelmente, sofre com o efeito conjunto do sombreamento com o déficit hídrico. Estes autores constataram queda das taxas fotossintéticas, atribuída à redução da condutância estomática, uma vez que, apesar de também observarem incremento da peroxidação lipídica, não foi detectada redução das taxas de eficiência quântica efetiva do fotossistema II. Uma observação importante destacada neste estudo foi que a manutenção das taxas de eficiência quântica efetiva do fotossistema II provavelmente esteve relacionada à condição de baixa luminosidade a qual as plantas foram submetidas durante o experimento ( $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

Costa et al. (2015) cultivaram *M. urundeuva* submetidas ao déficit hídrico através da suspensão da rega, com posterior reidratação até a recuperação. Os autores detectaram redução das trocas gasosas e incremento nos teores de solutos compatíveis (aminoácidos e açúcares), o que contribuiu para a regulação osmótica como estratégia de tolerância à seca.

Já Souza et al. (2020) cultivaram plantas de *M. urundeuva* sob déficit hídrico imposto através da suspensão da rega por 20 dias, seguidos de 20 dias de reidratação para recuperação. Neste estudo, os autores sugeriram que esta planta entra em um estado latente durante o estresse por déficit hídrico, onde ocorre redução das atividades metabólicas até que as condições ambientais voltem a ser favoráveis. Ressalta-se que a redução da abertura estomática foi apontada como estratégia importante de tolerância ao estresse hídrico. Por estas razões, *M. urundeuva* é considerada uma espécie tolerante a escassez hídrica e pode ser utilizada em estudos

em nível de comparação com outras espécies cuja tolerância a seca ainda não é conhecida.

Períodos maiores de seca tenderão a se tornar cada vez mais recorrentes, em consequência das mudanças climáticas (BOTKIN et al. 2007). Acredita-se que *M. urundeuva* tenha grande potencial de sobreviver a estas mudanças, contudo, em seu estudo de modelagem de nicho ecológico, Rodrigues et al. (2015) sugeriram que as áreas atualmente ocupadas por floresta ombrófila e savana poderiam se tornar mais adequadas para a ocorrência desta espécie, uma vez que as regiões ocupadas pela floresta tropical sazonalmente seca se tornariam demasiado áridas.

## 1.2 A Floresta tropical sazonalmente seca

As florestas tropicais sazonalmente secas são formações florestais dominadas por árvores decíduas, e com temperatura média anual de  $\geq 25$  °C, e precipitação irregular, que varia entre 700 e 2000 mm/ano (MARQUES et al. 2020). Estas formações florestais ocorrem de forma disjunta e em diferentes tamanhos desde o México e ainda no norte argentino e Brasil. Devido à irregularidade de chuvas, estas formações florestais estão sujeitas a um período de estiagem mínimo entre cinco a seis meses, onde a média de precipitação fica abaixo de 100 mm (SÁNCHEZ-AZOFEIFA et al. 2005, KORTZ, 2012).

Durante a maior parte do ano, devido aos baixos índices de precipitação e também de elevada incidência de radiação solar, as áreas de floresta tropical sazonalmente seca têm considerável aumento do déficit de pressão de vapor, por consequência do aumento na temperatura atmosférica e da queda da umidade relativa do ar (KORTZ, 2012). O desbalanço entre a aporte hídrico e a evapotranspiração levam à deficiência hídrica (ressecamento) do solo (MARQUES et al. 2020). Por conta da dinâmica climática natural desses ecossistemas, as plantas nativas de regiões semiáridas estiveram sujeitas a longos períodos em condição de baixa disponibilidade hídrica do solo (KORTZ, 2012). Diante deste cenário, a vegetação da floresta tropical sazonalmente seca tem sido submetida ao estresse por déficit hídrico ao longo do tempo evolutivo (COSTA et al. 2015).

A maior área contínua de floresta tropical sazonalmente seca do mundo é a Caatinga, região semiárida que ocupa a maior parte do nordeste do Brasil (RODRIGUES et al. 2015). Estas florestas, contudo, se encontram sob diferentes tipos

de ameaças, principalmente devido às atividades antrópicas, como as mudanças climáticas, a fragmentação do habitat, fogo, conversão agrícola e o aumento da densidade da população humana (MILES et al. 2006). Frente ao valor de biodiversidade destas formações, são necessárias ações de conservação urgentes (RODRIGUES et al. 2015).

Na floresta tropical sazonalmente seca alguns estudos foram realizados para tentar acessar as variáveis que influenciam a distribuição das espécies (JESUS et al. 2019; SANTOS et al. 2016; PEREIRA et al. 2012), e também para identificar as estratégias que as plantas utilizam para tolerar os períodos de seca (SOUZA et al. 2020; COSTA et al. 2015). O regime hídrico é apontado como a variável de maior peso sobre a diversidade de plantas nestas formações por muitos destes estudos (JESUS et al. 2019; SANTOS et al. 2017), associado às altas temperaturas, e níveis de radiação solar, que acentuam os efeitos do déficit hídrico sobre a vegetação (MARQUES et al. 2020).

Os diferentes tipos de solo que compõem o mosaico edáfico da floresta tropical sazonalmente seca também podem exercer influência sobre as respostas da vegetação durante o período de seca, (KHALIL et al. 2020). Os tipos de solo predominantes na Caatinga são os Latossolos (19%), Neossolos litólicos (19%), Argissolos (15%) and Luvisolos (13%) (SILVA et al. 2015). Estes solos podem ter origem de duas unidades geológicas, os de origem dos embasamentos cristalinos e os de origem das bacias sedimentares e platôs (solos arenosos profundos e bem drenados) (BELTRÃO e LAMOUR, 1985).

### **1.3 O estresse hídrico**

#### **1.3.1 Os efeitos do déficit hídrico sobre as plantas**

A água é essencial a vida na terra e como outros fatores (internos ou externos à planta) também pode atuar como um fator estressante para as plantas, quando esta se encontra sob alagamento (OLIVEIRA e GUALTIERI, 2017) ou em situação de deficiência hídrica do solo (SILVA-PINHEIRO et al. 2016).

Em regiões semiáridas, como a floresta tropical sazonalmente seca, as elevadas taxas evapotranspiratórias (MARQUES et al. 2020) e precipitação

concentrada em um breve período do ano (SÁNCHEZ-AZOFEIFA et al. 2005; POREMBSKI, 2007) estão muitas vezes associadas a solos com baixa capacidade de retenção de água (AMÂNCIO-ALVES et al. 2009). A situação de déficit hídrico do solo impõe, então, a vegetação à condição de seca e conseqüentemente a longos períodos de estresse hídrico (MARQUES et al. 2020).

O estresse por déficit hídrico se desenvolve quando uma planta se encontra em solo com pouca disponibilidade de água, e em decorrência disso, ocorre redução da quantidade de água no corpo da planta em tempo e intensidade suficientes para que o metabolismo vegetal seja negativamente afetado (SOUZA et al. 2020). Diante de situações de estresse hídrico moderado é comum que as plantas desenvolvam mecanismos de aclimação que as possibilitem tolerar o estresse hídrico e, então, após a umidade do solo retornar à níveis favoráveis ao seu desenvolvimento, a planta normaliza seu metabolismo (QUEIROZ et al. 2002). Em situações mais drásticas, o estresse hídrico pode se tornar severo e afetar o metabolismo vegetal de forma muito acentuada. Em consequência disto, os mecanismos de aclimação utilizados podem não garantir a manutenção dos processos básicos e nem evitar a senescência da planta (KRASENSKY e JONAK, 2012).

Durante o período de estiagem, que corresponde a maior parte do ano em regiões semiáridas como a floresta tropical sazonalmente seca, as plantas se encontram em situação de déficit hídrico em um solo com umidade muito baixa (MARQUES et al. 2020). Logo, a planta não consegue manter um equilíbrio entre a quantidade de água que ela consegue absorver do solo e a água que ela perde para a atmosfera por transpiração e ela passa a ficar cada vez mais desidratada, ou seja, com seu *status* hídrico prejudicado (DOMBROSKI et al. 2011). Com isso, pode ocorrer a “murcha”, ou seja, a perda de turgor das células e tecidos da planta, que é um dos primeiros sinais visíveis dos efeitos do déficit hídrico. A longo prazo, a perda de turgor prejudica os processos de alongamento celular, limitando a manutenção da área foliar e a produção de biomassa (LUDLOW e MUCHOW, 1990).

A perda do turgor celular ainda promove a redução da abertura estomática impactando diretamente as trocas gasosas. Com isso, ocorrem a limitação das taxas fotossintéticas, uma vez que a assimilação de carbono acaba sendo limitada pela redução no aporte de CO<sub>2</sub>, processo que já foi observado em *M. urundeuva* por COSTA et al. (2015). A redução da abertura estomática e a conseqüente redução da transpiração ainda prejudicam a taxa fotossintética devido ao efeito negativo exercido

pela relação  $O_2/CO_2$  no meio intracelular e pelo aumento da temperatura sobre a enzima rubisco. Tanto a redução da concentração de  $CO_2$  e o aumento da temperatura aumentam a especificidade da rubisco pelo  $O_2$ , promovendo a fotorrespiração (JORDAN e OGREN, 1984).

Estudos revelam que a deficiência hídrica também afeta a produção de biomassa através de limitações não-estomáticas (QUEIROZ et al. 2002; SOUZA et al. 2020). Em seu estudo com algumas espécies arbóreas da Caatinga, SILVA-PINHEIRO et al. (2016) discutiram sobre o efeito prejudicial do estresse sobre o aparato fotossintético ao verificar reduções na eficiência quântica do fotossistema II em plantas submetidas ao déficit hídrico. Sob condições de estresse, como o déficit hídrico, a redução do aporte de  $CO_2$ , prejudica o a reciclagem do  $NADP^+$  durante o ciclo de Calvin, necessário para os processos do Fotossistema I, o que acarreta na produção de espécies reativas de oxigênio (MARTINS et al. 2018).

O dinamismo da fotoinibição natural em plantas em ambientes com altos níveis de radiação solar, ainda fica comprometido durante o estresse por déficit hídrico. O mecanismo de reparo da proteína D1, responsável por transferir a energia captada pelas clorofilas para os fotossistemas, torna-se insuficiente. Dessa forma, as clorofilas altamente energizadas acabam transferindo sua energia para o  $O_2$ , produzindo mais espécies reativas de oxigênio (MARTINS et al. 2018). Estas espécies reativas de oxigênio, em altas concentrações, podem causar um processo secundário, chamado estresse oxidativo, causando a peroxidação lipídica das membranas de diversos compartimentos celulares, dentre eles os cloroplastos, inibição da atividade de enzimas, degradação proteica e danos aos ácidos nucléicos (SHARMA et al. 2012).

As espécies reativas de oxigênio são associadas à redução da eficiência quântica do fotossistema II em muitos estudos (SMIRNOFF, 1993). Contudo, em seu estudo com *M. urundeuva*, Queiroz et al. (2002) relatam que não houve redução do  $F_v/F_m$ , uma medida para verificação do estado de saúde do fotossistema II, que informa sobre a extensão dos danos causados pelas espécies reativas de oxigênio e pelo excesso de radiação solar. Contudo, outros estudos também realizados com espécies arbóreas nativas de ambientes semiáridos e submetidas à deficiência hídrica relatam reduções da  $F_v/F_m$  (SILVA-PINHEIRO et al. 2016).

Durante os períodos de deficiência hídrica no solo, a planta ainda sofre com a limitação da corrente transpiratória, que auxilia a absorção e transporte de água e nutrientes, necessários à síntese de biomoléculas como ácidos nucleicos,

aminoácidos e proteínas (KÓVACS, 2005; FIRMANO et al. 2009) formando um cenário onde todo o metabolismo vegetal fica comprometido.

### **1.3.2 Estratégias de tolerância ao déficit hídrico**

Apesar das adversidades climáticas, a floresta tropical sazonalmente seca possui enorme biodiversidade de espécies (MARQUES et al. 2020). As plantas nativas de áreas que passam pelo déficit hídrico naturalmente, possuem adaptações para tolerar os períodos de seca (COSTA et al. 2015). A “tolerância ao estresse” diz respeito à capacidade de um organismo para se aclimatar frente a condições de desenvolvimento desfavoráveis. Por sua vez, diz-se que uma espécie possui adaptações à determinado ambiente quando possui traços genéticos que surgiram ao longo do tempo evolutivo e foram sendo retidos e passados às futuras gerações, por possibilitarem alguma vantagem no ambiente onde a espécie vive (LICHTENTHALER, 1996).

Dentre as estratégias utilizadas estão ajustes nas taxas de crescimento, como maior investimento no desenvolvimento do sistema radicular; ajustes morfoanatômicos, como a redução do número de folhas e número de estômatos e redução da área foliar, como também alterações fisiológicas (MARQUES et al. 2020; Queiroz et al. 2002).

Uma estratégia fisiológica comum em plantas da Caatinga é o ajuste da abertura estomática, quando as plantas fecham ou reduzem a abertura de seus estômatos durante os períodos mais quentes do dia para evitar a perda excessiva de água através da transpiração (MAIA et al. 2017). Esta estratégia pode garantir um incremento na eficiência do uso da água, ou seja, no balanço entre a quantidade de CO<sub>2</sub> fixada pelas plantas por unidade de água perdida em consequência da transpiração.

Outra estratégia de tolerância comum em plantas adaptadas ao clima semiárido é o ajuste osmótico, que ocorre através da síntese e acúmulo de solutos compatíveis, ou osmólitos, como açúcares e aminoácidos. Esta estratégia auxilia na manutenção do turgor celular (COSTA et al. 2015; CHAVES et al. 2002). O ajuste osmótico ainda possibilita que a planta consiga reduzir seu potencial hídrico sem perder água. Esta é uma característica particularmente importante em ambientes semiáridos, visto que as plantas absorvem água através de gradientes de potencial hídrico entre seus órgãos



e o meio externo (solo – planta – atmosfera) e, assim, precisa manter-se com potencial hídrico menor que o do solo (TAIZ e ZEIGER, 2013). Os osmólitos também são chamados de osmoprotetores, visto que algumas destas moléculas protegerem diversos componentes celulares durante o estresse, evitando a oxidação ou desnaturação (TAN et al. 2006; NOUJAN et al. 2018).

#### **1.4 Influência do tipo de solo sobre as respostas ao déficit hídrico**

Alguns estudos foram realizados para investigar o efeito de diferentes tipos de solo sobre a sobrevivência e alterações fisiológicas desencadeadas pelo déficit hídrico. Dentre as diferentes respostas ao déficit hídrico em função do solo estão diferenças no diâmetro da raiz, diferenças também na razão raiz/parte aérea (KHALIL et al. 2020) e na taxa de sobrevivência (CURRAN et al. 2013; CURRAN et al. 2009).

A “compensação edáfica” pode ser um exemplo adequado para representar como o solo pode influenciar a tolerância das plantas em situação de deficiência hídrica. Este conceito tenta explicar o fato de haver, em regiões semiáridas, manchas de vegetação típica de áreas mais úmidas, o que é associado às maiores fertilidade e capacidade de retenção de água dos solos argilosos em comparação com solos de textura mais grossa, como solos arenosos (CURRAN et al. 2009). Dessa forma, segundo a compensação edáfica, apesar dos fatores climáticos adversos em relação a área típica de ocorrência da vegetação (de ambientes méxicos), os autores que defendem a ocorrência deste fenômeno, o solo de textura mais fina permitiria o seu desenvolvimento e estabelecimento em clima semiárido (CURRAN et al. 2013).

Em seu estudo com *Triticum aestivum* L., Khalil et al. (2020), verificaram que os efeitos do estresse hídrico foram menos intensos em plantas cultivadas em solo franco arenoso do que em solo franco argiloso, o que os autores associaram à estrutura e maior porosidade do primeiro tipo de solo.

Já Curran et al. (2013) investigaram o efeito do tipo e textura do solo sobre a tolerância à seca de espécies de plantas nativas de ambientes secos da Austrália e outras plantas de clima méxico daquele país. Os resultados de seus estudos sugerem que ambos os grupos de plantas se desenvolvem melhor em solos argilosos do que em solos arenosos, o que os autores apontaram como resultado da maior capacidade de retenção de água e textura mais fina do solo argiloso. Ainda segundo os autores, as características do solo podem ter atuado como drives para a biodiversidade local.

*M. urundeuva* ocorre naturalmente e majoritariamente sobre solo de origem arenítica ou basáltica, com textura argilosa ou arenosa, apesar do considerável contraste em relação às suas particularidades físico-químicas (CARVALHO, 2003). A espécie é particularmente comum em afloramentos calcários no Cerrado. Segundo alguns autores o estabelecimento da espécie nestas regiões está associado a quantidades significativas de cálcio no solo de pH alcalino, sendo considerada uma espécie calcícola (LEITE, 2002). No Nordeste é encontrada principalmente em solos argilosos (argissolos) (PINHEIRO et al. 2010) e férteis, apesar de não exigir um solo rico para seu bom desenvolvimento (LEITE, 2002). Contudo, no Paraguai a espécie ocorre em solos arenosos e bem drenados (LÓPEZ, 1987).

Solos argilosos são interessantes para plantas de regiões semiáridas, pois apresentam boa capacidade de retenção de água, contudo (CURRAN et al. 2013). Apesar das partículas de argila reterem mais água, a água acaba não ficando totalmente disponível à planta devido suas cargas iônicas. Já os solos arenosos, apesar de reterem menos água, proporcionam melhor desenvolvimento, com destaque para o sistema radicular, o que provavelmente está diretamente relacionado à maior porosidade e aeração (KHALIL et al. 2020). Contudo, outros fatores além das características físicas do solo podem afetar o desempenho de uma planta em situação de déficit hídrico.

A fertilidade do solo pode ter um papel importante para o vegetal durante o estresse por déficit hídrico. Como mencionado anteriormente, o solo argiloso, apesar de maior capacidade de retenção de água, parte da água fica indisponível para a planta devido que parte da água retida por solos argilosos, está firmemente retida nos microporos das partículas de argila e não está disponível para as plantas (Curran et al. 2009). Outro fator que pode afetar a disponibilidade de água deste solo é a quantidade de solutos dissolvidos. Apesar do solo argiloso muitas vezes possuir um melhor *status* nutricional, a maior concentração de solutos associada às características iônicas da argila pode deixar a água ainda menos disponível para as plantas (KRAMER e BOYER, 1995). Dessa forma, em situação de deficiência hídrica, as plantas podem ter mais facilidade em absorver água de um solo arenoso do que de um solo argiloso, mesmo se o primeiro possuir menos umidade.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBUQUERQUE, U. P.; OLIVEIRA, R. F. Is the use-impact on native Caatinga species in Brazil reduced by the high species richness of medicinal plants? **Journal of Ethnopharmacology**, v. 113, p. 156–170, 2007.
- AMÂNCIO-ALVES, J. J.; ARAÚJO, M. A.; NASCIMENTO, S. S. Degradation of caatinga: an investigation of geographical ecology. **Revista Caatinga**, v. 22, p. 126-135, 2009.
- ASENSIO, V.; FLÓRIDO, F. G.; RUIZ, F.; PERLATTI, F.; OTERO, X. L.; OLIVEIRA, D. P.; FERREIRA, T. O. The potential of a Technosol and tropical native trees for reclamation of copper-polluted soils. **Chemosphere**, v. 220, p. 892-899, 2019.
- BELTRÃO, V. A.; LAMOUR, C. **Uso atual e potencial dos solos do Nordeste**. Recife, SUDENE: Projeto Nordeste 6, 1985.
- BERTONHA, L. J.; FREITAS, L. M.M.; CAMBUIM, J.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Selection of *Myracrodruon urundeuva* progenies based on phenological traits and growth for reconstitution of legal reserve areas. **Scientia Forestalis**, v. 44, n. 109, p. 95-104, 2016.
- BOTKIN, D. B. Forecasting the Effects of Global Warming on Biodiversity. **BioScience**, vol. 57, n. 3, 2007.
- CARVALHO, P. E. R. Aroeira-verdadeira Taxonomia e Nomenclatura. Circular Técnica n. 82, **Embrapa Florestas**, Dez. 2003.
- CECÍLIO, A. B.; FARIA, D. B.; OLIVEIRA, P. C.; CALDAS, S.; OLIVEIRA, D. A.; SOBRAL, M. E. G.; DUARTE, M. G. R.; MOREIRA C. P. S.; SILVA, C. G.; ALMEIDA, V. L. Screening of Brazilian medicinal plants for antiviral activity against rotavirus. **Journal of Ethnopharmacology**, n. 141, p. 975– 981, 2012.

CHAVES, M. M.; Pereira, J. S.; Maroco, J.; Rodrigues, M. L.; Ricardo, C. P. P.; Osório, M. L.; Carvalho, I.; Faria, T.; Pinheiro, C. How plants cope with water stress in the Field. Photosynthesis and growth. **Annals of Botany**, v. 89, n. 7, p. 907-916, 2002.

COSTA, A. S.; FREIRE, A. L. O.; BAKKE, I. A.; PEREIRA, F. H. F. Respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão) ao déficit hídrico e posterior recuperação. **Irriga**, v. 20, n. 4, p. 705-717, 2015.

CURRAN, T. J.; CLARKE, P. J.; WARWICK, N. W. M. Drought survival of Australian rainforest seedlings is influenced by species evolutionary history and soil type. **Australian Journal of Botany**, v. 61, p. 22–28, 2013.

CURRAN, T. J.; CLARKE, P. J.; WARWICK, N. W. M. Water relations of woody plants on contrasting soils during drought: does edaphic compensation account for dry rainforest distribution? **Australian Journal of Botany**, v. 57, p. 629–639, 2009.

DOMBROSKI, J. L. D.; PRAXEDES, S. C.; FREITAS, R. M. O.; PONTES, F. M. Water relations of Caatinga trees in the dry season. **South African Journal of Botany**, v. 77, p. 430-434, 2011.

FIGUEREDO, F. G.; LUCENA, B. F. F.; TINTINO, S. R.; MATIAS, E. F. F.; LEITE, N. F.; ANDRADE, J. C.; NOGUEIRA, L. F. B.; MORAIS, E. C.; COSTA, J. G. M.; COUTINHO, H. D. M.; RODRIGUES, F. F. G. Chemical composition and evaluation of modulatory of the antibiotic activity from extract and essential oil of *Myracrodruon urundeuva*. **Pharmaceutical Biology**, v. 52, p. 560-565, 2013.

FIRMANO, R. S.; KUWAHARA, F. A.; SOUZA, G. M. Relação entre adubação fosfatada e deficiência hídrica em soja. **Ciência Rural**, v. 39, n. 7, p. 1967-1973, 2009.

JESUS, J. B.; RIBEIRO, M. M.; KUPLICH, T. M.; SOUZA, B. B.; GAMA, D. C. Statistical analysis of the spatial relationship of Caatinga and physiographic factors through remote data. **Floresta**, v. 49, n. 4, p. 755-762, 2019.

JORDAN, D. B.; OGREN, W. L. The CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> specificity of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase: Dependence on ribulosebisphosphate concentration, pH and temperature. **Planta**, v. 161, n. 4, p. 308-13, 1984.

KHALIL, A. M.; MURCHIE, E. H.; MOONEY, S. J. Quantifying the influence of water deficit on root and shoot growth in wheat using X-ray Computed Tomography. **AoB PLANTS**, v. 12, n. 5, 2020

KORTZ, A. R. **Florestas tropicais sazonalmente secas: Estudo da ocupação das áreas através de espécies representativas**. 2012. Dissertação (Mestrado em diversidade biológica e conservação). Universidade Federal de São Carlos, Sorocaba, SP, 2012.

KÓVACS, G. J. Modelling of adaptation processes of crops to water and nitrogen stress. **Physics and Chemistry of the Earth**, v. 30, p. 209-216, 2005.

KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. Water relations of plants and soils. **Academic Press**, San Diego, 1995.

KRASENSKY, J.; JONAK, C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, p. 1593-1608, 2012.

LEITE, E. J. State-of-knowledge on *Myracrodruon urundeuva* Fr. Allemão (Anacardiaceae) for genetic conservation in Brazil. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, vol. 5, n. 3, p. 193–206, 2002.

LICHTENTHALER, H. K. Vegetation Stress: an Introduction to the Stress Concept in Plants. **Journal of Plant Physiology**, vol. 148, p. 4-14, 1996.

LINARES-PALOMINO, R.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; PENNINGTON, R. T. Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody

plants. *Em*: Dirzo, R.; Young, H.; Mooney, H.; Ceballos, G. (editors). **Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation**. London: Island Press, p. 3-21, 2011.

LÓPEZ, J. A. **Árboles comunes del Paraguay**. Ñande Yvirá Mata Kuera. Cuerpo de Paz, Asunción, 1987.

LUDLOW, M. M.; MUCHOW, R. C. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited. **Advances in Agronomy**, v. 43, p. 107-153, 1990.

MAIA, G. N. **Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades**. 1 ed. São Paulo: D&Z Computação Gráfica e Editora, 2004. 413p.

MAIA, J. M.; SOUSA, V. F. O.; LIRA, E. H. A.; LUCENA, A. M. A.; Socioeconomic motivations for conservation and sustainable use of the Caatinga biome. **Desenvolvimento e Meio Ambiente**, v. 41, p. 295-310, 2017.

MARQUES, T. V.; MENDES, K.; MUTTI, P. et al. Environmental and biophysical controls of evapotranspiration from Seasonally Dry Tropical Forests (Caatinga) in the Brazilian Semiarid. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 287, número 107957, 2020.

MARTINS, K.; BRITO, P. O. B.; ARRUDA, J. F.; NUNES JÚNIOR, F. H.; PONTES FILHO, R. A.; GONDIM, F. A. Plant growth, antioxidative enzymes, lipid peroxidation and organic solute contents in mulungu seedlings (*Erythrina velutina*) under different field capacities. **Journal of Agricultural Science**, v. 10, n. 7, p. 443-454, 2018

MILES, L.; NEWTON, A. C.; DEFRIES, R. S.; RAVILIOUS, C.; MAY, I.; BLYTH, S.; Gordon, J. E. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 491–505, 2006.

MONTEIRO, J. M.; ARAÚJO, E. L.; AMORIM, E. L. C.; ALBUQUERQUE, U. P. Valuation of the Aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão): perspectives on conservation. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 1, p. 125-132, 2012.

NAPOLEÃO, T. H.; PONTUAL, E. V.; LIMA, T. A.; SANTOS, N. D. L.; SÁ, R. A.; COELHO, L. C. B. B.; NAVARRO, D. M. A. F.; PAIVA, P. M. G. Effect of *Myracrodruon urundeuva* leaf lectin on survival and digestive enzymes of *Aedes aegypti* larvae. **Parasitology Research**, n. 110, p. 609–616, 2013.

NOBRE-JÚNIOR, H. V.; OLIVEIRA, R. A.; MAIA, F. D.; NOGUEIRA, M. A. S.; MORAES, M. O.; BANDEIRA, M. A. M.; ANDRADE, G. M.; VIANA, G. S. B. Neuroprotective effects of chalcones from *Myracrodruon urundeuva* on 6-hydroxydopamine-induced cytotoxicity in rat mesencephalic cells. **Neurochemical Research**, v. 34, p. 1066–1075, 2009.

NOUNJAN, N.; CHANSONGKROW, P.; CHAROENSAWAN, V.; SIANGLIW, J. L.; TOOJINDA, T.; CHADCHAWAN, S.; THEERAKULPISUT, P. High performance of photosynthesis and osmotic adjustment are associated with salt tolerance ability in rice carrying drought tolerance QTL: Physiological and Co-expression Network Analysis. **Frontiers in Plant Science**, v. 9: ID 1135, 2018.

OLIVEIRA, A. K. M.; GUALTIERI, S. C. J. Trocas gasosas e grau de tolerância ao estresse hídrico induzido em plantas jovens de *Tabebuia aurea* (paratudo) submetidas a alagamento. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 1, p. 181-191, 2017.

OLIVEIRA, L. M. B.; BEVILAQUA, C. M. L.; MACEDO, I. T. F.; MORAIS, S. M.; MACHADO, L. K. A.; CAMPELLO, C. C.; MESQUITA, M. A. Effects of *Myracrodruon urundeuva* extracts on egg hatching and larval exsheathment of *Haemonchus contortus*. **Parasitology Research**, n. 109, p. 893–898, 2011.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; CURI, N.; VILELA, E. A.; CARVALHO, D. A. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a central Brazilian deciduous dry forest. **Biotropica**, v. 30, n. 3, p. 362-75, 1998.

PEREIRA, J. A. S.; FRANÇA, L. M. A.; GALVÍNCIO, J.D. Relationship between vegetation indices and altimetry in Triunfo-PE, Brazil. **Journal of Hyperspectral Remote Sensing**, v. 2, n. 3, p. 37 - 43, 2012.

PEREIRA, O. S.; BARROS, L. M.; BRITO, A. M.; DUARTE, A. E.; MAIA, A. J. Use of *Myracrodruon urundeuva* Allemão (pepper tree) by farmers to treat diseases.

**Revista Cubana de Plantas Medicinales**, V. 19, p. 51-60, 2014.

PINHEIRO, K.; RODAL, M. J. N.; ALVES, M. Floristic composition of different soil types in a semi-arid region of Brazil. **Revista Caatinga**, v. 23, n. 2, p. 68-77, 2010.

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

QUEIROZ, C. G. S.; GARCIA, Q. S.; FILHO, J. P. L. Atividade fotossintética e peroxidação de lipídios de membrana em plantas de aroeira-do-sertão sob estresse hídrico e após reidratação. **Brazilian Journal Plant Physiology**, v. 14, n. 1, p. 59-63, 2002.

RIBEIRO, J. F.; SANO, S. M.; MACEDO J.; SILVA, J. A. **Os principais tipos fitofisionômicos da região dos Cerrados**. EMBRAPA/CPAC, Planaltina, DF (Boletim de Pesquisa, 21), 1983.

RODRIGUES, P. M. S.; SILVA, J. O.; EISENLOHR, P. V.; SCHAEFER, C. E. G. R. Climate change effects on the geographic distribution of specialist tree species of the Brazilian tropical dry forests. **Brazilian Journal of Biology**, v. 75, n. 3, p. 679-684, 2015.

RODRIGUEZ, S. C.; ALVARADO, J. C.; ESPÍRITO-SANTO, M. M.; NUNES, Y. R. F. *Myracrodruon urundeuva* fr all. (aroeira tree) population dynamics, diameter growth rate and its potential for sustainable management in successional tropical dry forests of Brazil. **Revista Árvore**, v. 41, n. 3, 2018.

SÁ, R. A.; NAPOLEÃO, T. H.; SANTOS, N. D. L.; GOMES, F. S.; ALBUQUERQUE, A. C.; XAVIER, H. S.; COELHO, L. C. B. B.; BIEBER, L. W.; PAIVA P. M. G. Induction of mortality on *Nasutitermes corniger* (Isoptera, Termitidae) by *Myracrodruon urundeuva* heartwood lectin. **International Biodeterioration & Biodegradation**, v. 62, p. 460–464, 2008.



SÁ, R. A.; SANTOS, N. D. L.; SILVA, C. S. B.; NAPOLEÃO, T. H.; GOMES, F. S.; CAVADA, B. S.; COELHO L. C. B. B.; NAVARRO, D. M. A. F.; BIEBER, L. W.; PAIVA, P. M. G. Larvicidal activity of lectins from *Myracrodruon urundeuva* on *Aedes aegypti*. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 149, p. 300–306, 2009.

SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A.; QUESADA, M.; RODRÍGUEZ, J. P.; NASSAR, J. M.; STONER, K. E.; CASTILLO, A.; GARVIN, T.; ZENT, EL.; CALVO-ALVARADO, J. C.; KALACSKA, M. E. R.; FAJARDO, L.; GAMON, J. A.; CUEVAS-REYES, P. Research priorities for Neotropical dry forests. **Biotropica**, vol. 37, p. 477-485, 2005.

SANTOS, C. V. B.; BAPTISTA, G. M. M.; MOURA, M. S. B. Seasonality of vegetation indices in different land uses in the São Francisco Valley. **Journal of Hyperspectral Remote Sensing**, v. 7, n. 3, p. 158 - 167, 2017.

SANTOS, L. S.; SILVA, H. P. B.; PEREIRA, E. C. G.; CABRAL, C. J.; SILVA, J. C. B. Perfil de paisagem entre os municípios de Águas Belas e Saloá (Pernambuco - Brasil), com ênfase na cobertura vegetal. **Revista de Geociências do Nordeste**, v. 2, p. 991 - 1000, 2016.

SHARMA, P.; JHA, A. B.; DUBEY, R. S.; PESSARAKLI, M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of Botany**, v. 2012, ID: 217037, 2012.

SILVA, P. C. G.; MOURA, M. S. B.; KIILL, L. H. P. et al. Characterization of the Brazilian semi-arid region: natural and human factors. *Em*: Sá, I. B.; Silva, P. G. (eds) **Brazilian semi-arid: research, development and innovation**, 1st ed. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, p. 17–54, 2015.

SILVA-PINHEIRO J.; LINS, L.; SOUZA, F. C.; SILVA, C. E. M.; MOURA, F. B. P.; ENDRES, L.; JUSTINO, G. C. Drought-stress tolerance in three semi-arid species used to recover logged areas. **Brazilian Journal of Botany**, v. 39, n. 4, p. 1031-1038, 2016.

SMIRNOFF, N. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. **New Phytologist**, v. 125, p. 27-58, 1993.

SOUZA, L. M.; BARBOSA, M. R.; MORAIS, M. B.; PALHARES, L. N.; ULISSES, C.; CAMARA, T. R. Biochemical and morphophysiological strategies of *Myracrodruon urundeuva* plants under water deficit. **Biologia Plantarum**, v. 64, p. 20-31, 2020.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia Vegetal. 5. ed. Porto Alegre: **Artmed**, 2013. 918p.

TAN, Y. K.; Liang, Z.; Shao, H.; Du F. Effect of water deficits on the activity of anti-oxidative enzymes and osmoregulation among three different genotypes of *Radix astragali* at seeding stage. **Colloids and Surfaces B: Biointerfaces**, v. 49, n. 1, p. 60-5, 2006.

TROVÃO, D. M. B. M.; FERNANDES, P. D.; ANDRADE, L. A.; DANTAS, J. N. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 11, n. 3, p. 307-311, 2007.

VIANA, G. S. B.; BANDEIRA, M. A. M.; Matos A. F. J. Analgesic and antiinflammatory effects of chalcones isolated from *Myracrodruon urundeuva* Allemão. **Phytomedicine**, v. 10, p. 189–195, 2003.

VIANA, G. S. B.; CALOU, I.; BANDEIRA, M. A.; GALVÃO, W.; BRITO, G. A. *Myracrodruon urundeuva* Allemão, a brazilian medicinal species, presents neuroprotective effects on a Parkinson's disease model, in rats. **Basic and Clinical Neuroscience**, v. 24, p. 230-231, 2014.

VIEIRA, R. F.; SILVA, S. R.; ALVES, R. B. N.; SILVA, D. B.; WETZEL, M. M. V. S.; DIAS, T. A. B.; UDRY, M. C.; MARTINS, R. C. **Estratégias para conservação e manejo de recursos genéticos de plantas medicinais e aromáticas**: Resultados da 1a Reunião Técnica. Brasília, Embrapa/Ibama/CNPq. 2002.

VOLPATO, G. H.; MARTINS, S. V. The bird community in naturally regenerating *Myracrodruon urundeuva* (Anacardiaceae) forest in Southeastern Brazil. **Revista de Biología Tropical**, v. 61, p. 1585-1595, 2013.

**CAPÍTULO 2 – Condições edáficas influenciam a tolerância de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) ao déficit hídrico e sua posterior recuperação**

O manuscrito apresentado no Capítulo 2 desta dissertação comunica os resultados deste estudo e foi formatado de acordo com as normas da revista científica onde pretende-se submeter, a *Acta Physiologiae Plantarum* (percentil 79). A revista foi escolhida pois entendeu-se que é adequada para a divulgação científica em âmbito nacional e internacional do conhecimento construído neste PPG, nesta universidade.

1 **Edaphic conditions influence the tolerance of *Myracrodruon urundeuva* Allemão**  
2 **(Anacardiaceae) to water deficit and its subsequent recovery**

3

4 Arthur Gomes Lima da Silva<sup>1</sup>, Jayne Silva Santos<sup>1</sup>, Nataliana da Silva Souza<sup>1</sup>, Janyne  
5 Janielly Diniz Ventura<sup>1</sup>, Laurício Endres<sup>2</sup>, Gilberto Costa Justino<sup>1\*</sup>

6

7 <sup>1</sup> Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Campus A. C. Simões, Av. Lourival Melo  
8 Mota, s/n Tabuleiro dos Martins, 57072-970 - Maceió, AL, Brasil

9

10 <sup>2</sup> Centro de Engenharias e Ciências Agrárias, BR 104 – Norte, s/n, Rio Largo, Maceió,  
11 AL, Brasil.

12

13 \* Corresponding author:

14

15 E-mail addresses: gilberto.justino@icbs.ufal.br (G. C. Justino); arthur.lima@icbs.ufal.br  
16 (A. G. L. Silva).

17

18 ORCID ID: 0000-0001-9119-0775 (A. G. L. Silva); 0000-0003-0742-8854 (J. S.  
19 Santos); 0000-0002-2363-0086 (N. S. Souza); 0000-0002-6367-8500 (L. K. S. Silva);  
20 0000-0003-1215-4456 (L. Endres)

21

22

23

24

25

26

27

28

29

30

31

32

33

34 **Abstract**

35

36 *Myracrodruon urundeuva* Allemão is an endangered tree species native to the seasonally  
37 dry tropical forest, important for the conservation of this biome. Due to the predicted  
38 effects of climate changes on its distribution, this study investigates the influence of the  
39 soil type on physiological changes triggered by water deficit in *M. urundeuva*. The effects  
40 of two soil types: sandy clay loam and sandy, and two water regimes: irrigated and water  
41 deficit with subsequent recovery on gas exchange, maximum and effective quantum  
42 efficiency of PSII ( $F_v/F_m$  and  $\Phi_{PSII}$ ), water status, relative chlorophyll content and  
43 concentration of organic compounds were investigated. Contrary to expectations, plants  
44 in sandy clay loam soil reached photosynthetic rates close to zero faster and required more  
45 time to recover. However, their stomatal response to moderate water deficit is more  
46 efficient, given the ability to raise WUE in moderate stress. *M. urundeuva* in sandy soil  
47 adopts a different strategy and maintain its stomata opening for longer during the water  
48 deficit, ensuring the CO<sub>2</sub> input to maintain growth rates. Despite the photosynthetic rates  
49 close to zero, *M. urundeuva* maintained its  $F_v/F_m$ . Plants in sandy clay loam soil  
50 accumulates amino acids in addition to proline to osmoregulation and maintained their  
51 water status. The accumulation of proline as an osmoprotector and carbon and nitrogen  
52 stock may have played an important role to the rapid recovery. We emphasize the need  
53 of conservation of the communities of *M. urundeuva* growing in sandy soils given their  
54 degree of anisohydrism, leading to the raise of the risk of hydraulic failure due the  
55 increase in duration and intensity of drought events predicted due to climate changes.

56

57 **Keywords:** Aroeira-do-sertão · Water stress · Seasonally dry tropical forest · climate  
58 changes · Water potential · Gas exchange

59

60

61

62

63

64

65

66

## 67 **Introduction**

68

69 *Myracrodruon urundeuva* Allemão (aroeira-do-sertão) is a tree species of  
70 Anacardiaceae typical of the seasonally dry tropical forest (Ribeiro et al. 1983; Maia  
71 2004). Due to disorderly logging (Costa et al. 2015) and the great attention it receives  
72 from popular medicine, this species is threatened due to predatory exploration practices  
73 and its extinction potential (Souza et al. 2020; MMA 2008) being classified as a high  
74 priority species for conservation (Albuquerque and Oliveira 2007). *M. urundeuva* is also  
75 important in revegetation projects (Bertonha et al. 2016) as it has efficient initial  
76 development even in soil with low water availability (Volpato and Martins 2013), also  
77 playing a role as a phytoextractor and phytostabilizer in soils contaminated by heavy  
78 metals (Asensio et al. 2019).

79 As it is native to regions naturally subject to long periods of water deficit, *M.*  
80 *urundeuva* has morphophysiological mechanisms that allow it to tolerate periods of water  
81 scarcity, such as osmotic adjustment, reduction of stomatal opening and the metabolic  
82 activity (Costa et al. 2015; Souza et al. 2020; Queiroz et al. 2002). Despite water  
83 availability as the environmental variable with the major influence on the distribution of  
84 plant species in semi-arid ecosystems (Jesus et al. 2019; Santos et al. 2017; Marques et  
85 al. 2020), different types of soil also can influence vegetation responses to water deficit  
86 (Nascimento et al. 2014). Soil is known to be an important factor in determining the  
87 distribution and abundance of plant species (Sellan et al. 2019). Soils from different  
88 regions have physicochemical properties such as texture (Khalil et al. 2020), water  
89 retention capacity (Curran et al. 2013) and nutritional status (Pedone-Bonfim et al. 2018)  
90 that are characteristic and exert pressure on species either by themselves or associated  
91 with other abiotic and biotic factors (Nascimento et al. 2014; Sellan et al. 2019).  
92 Therefore, edaphic factors act as important environmental filters for biodiversity (Sellan  
93 et al. 2019).

94 *M. urundeuva* is native to regions with sandstone or basaltic soils, occurring  
95 mostly in areas with clayey or sandy soil texture, despite the considerable contrast in  
96 relation to its physicochemical particularities (Carvalho 2003). *M. urundeuva* is usually  
97 found in calcareous soils in the Cerrado, where it is considered a calcicolous species  
98 (Leite 2002). In northeastern Brazil (Caatinga), *M. urundeuva* commonly occurs on  
99 clayey and fertile soils (Pinheiro et al. 2010). In addition, in Paraguay, this species is  
100 found on sandy and well-drained soils (López, 1987) that provide good aeration to the

101 root system (Khalil et al. 2020). Clay soils are interesting for plants from semi-arid  
102 regions, as they have good water retention capacity (Curran et al. 2013). Sandy soils, on  
103 the other hand, provide better development, with emphasis on the root system, which is  
104 probably directly related to greater porosity (Khalil et al. 2020). Thus, the different types  
105 of soil where it is established may influence, to some degree, the physiological changes  
106 triggered by water deficit, as already seen in other plant species cultivated such as  
107 *Triticum aestivum* L (Khalil et al. 2020) and also in several tree species native to the  
108 tropical forest (Curran et al. 2013; Curran et al. 2009).

109         According to Botkin et al. (2007), dry periods will tend to increase in frequency  
110 and intensity as a result of climate change. Despite the ability of *M. urundeuva* to tolerate  
111 periods of water deficit, in their study of ecological niche modeling, Rodrigues et al.  
112 (2015) found that areas currently occupied by rainforest and savanna could become more  
113 suitable for the occurrence of this species, as some ecoregions in the seasonally dry  
114 tropical forest domain will become very arid. Given this scenario, studies that investigate  
115 the influence of other factors, such as the effect of the edaphic component on the tolerance  
116 of *M. urundeuva* to water deficit, are extremely relevant, given its situation as a threatened  
117 species and as a key species for the success of biodiversity conservation strategies in the  
118 seasonally dry tropical forest.

119         Thus, this study aims to identify and describe the influence of two types of soil  
120 where *M. urundeuva* generally occurs: clayey (sandy clay loam soil) and sandy soil, on  
121 the physiological changes triggered by water deficit and its subsequent recovery. We  
122 hypothesize that the magnitude of *M. urundeuva* physiological responses to drought stress  
123 and recovering is soil type specific.

124

## 125 **Materials and methods**

126

### 127 **Plants cultivation and experimental design**

128

129         Seeds of *Myracrodruon urundeuva* Allemão were collected in a semiarid region in  
130 a seasonally dry tropical forest domain and were germinated in plastic bags containing  
131 soil from the collection area. The seedlings, with approximately 15 months of age, were  
132 transplanted to pots containing 20 kg of soil and settled under a shed. Half of the  
133 individuals were transplanted to pots containing sandy soil collected in a Restinga area,  
134 at coordinates 9°47'52.7"S, 35°51'57.0"O. The other half was transplanted to pots



135 containing sandy clay loam, collected in a semiarid area at coordinates 9°23'28.1"S,  
 136 37°12'38.9"W. Two months later, plants were placed inside a greenhouse of the  
 137 Laboratory of Plant Physiology of the Campus of Engineering and Agricultural Sciences  
 138 (CECA) of the Federal University of Alagoas (UFAL), to acclimatization for about thirty  
 139 days until the beginning of the experiment.

140 Soil water status was monitored daily through soil humidity measurements using  
 141 a model HH2 moisture meter coupled to a model SM200 moisture sensor (DELTA-T  
 142 Devices, Cambridge, England).

143 For physicochemical characterization of the soil, samples of approximately 0.5 kg  
 144 of both types of soil were analyzed by the Laboratory of soil, water and plant of the UFAL  
 145 (Table 1). The classification was made according to the Brazilian Soil Classification  
 146 System (SiBCS). Using the concentrations of exchangeable cations Ca, Mg, K and Al<sup>3+</sup>  
 147 and the organic matter content (converted to percentage) the soil fertility was measured  
 148 using the Soil Evaluation Factor – SEF, proposed by Lu et al. (2002), through the  
 149 equation:

150

$$151 \quad SEF = [Ca + Mg + K - \log(1 + Al)] * MO + 5$$

152

153 The percentages of coarse sand, fine sand, silt and clay in each soil type were  
 154 combined according to Coelho et al. (2008) in a variable called HC, which expresses the  
 155 relative water and nutrient-holding capacity, through the formula: (silt% + clay%)/(coarse  
 156 sand% + fine sand%).

157 Microclimatic data were registered with a meteorological station (WS - GP1,  
 158 Delta-T Devices, Cambridge, England) installed inside the greenhouse (Figure 1). Air  
 159 temperature, relative air humidity and photosynthetically active radiation (PAR) were  
 160 recorded. Vapor pressure deficit (*DPV leaf-air*) was assessed through the difference  
 161 between the saturation pressure (*es*) and the actual air pressure (*e*), according to the  
 162 following formula:

$$163 \quad VPD = es - s = \left[ 0,6108 \exp \left( \frac{17,27 \cdot T}{237,3 + T} \right) \right] - \left( \frac{es - RH}{100} \right)$$

164

165 Where: *es* = Saturated vapor pressure (kPa)

166 *s* = Air vapor pressure (kPa)

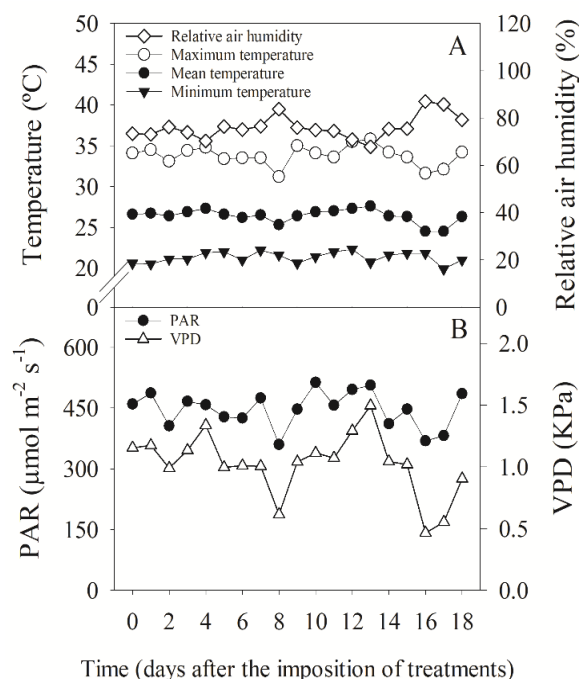
167 *T* = Temperature (°C)

168  $RH = \text{Relative Air Humidity (\%)}$

169

170 **Fig. 1** Microclimatic data inside the greenhouse: temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) and relative humidity  
 171 (%) (a), and photosynthetically active radiation (PAR -  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) and vapor pressure  
 172 deficit (VPD - KPa) (b) during the experiment. Each point (day) represents the average  
 173 of 24 daily records (hour-hour)

174



175

176

177 The experiment was carried out in a completely randomized design and 2x2  
 178 factorial scheme, with two types of soil (sandy clay loam and sandy) and two water  
 179 regimes (irrigated and water deficit), totaling four treatments with five replications. The  
 180 irrigated plants were maintained in soil at field capacity throughout the experiment. The  
 181 water deficit treatment plants were subjected to stress by water deficit through the total  
 182 suspension of irrigation until their photosynthetic rates were close to zero, this moment  
 183 was named the “water stress day”. Then, the soil was rehydrated and maintained in field  
 184 capacity until the photosynthetic rates of these plants matched the photosynthetic rates  
 185 verified in irrigated plants, characterizing the recovery of plants. This moment was called  
 186 “recovery”.

187

188 **Physiological analysis**

189

190 Gas exchange was monitored daily in marked leaves of the first pair of fully  
191 expanded leaves. On the water stress day and on the day of recovery, leaf water potential,  
192 maximum and effective quantum efficiency rates of photosystem II were verified. The  
193 analyzed leaves were collected and stored in an ultra-freezer at -80 °C to quantify the  
194 organic compounds: proteins, amino acids, proline and total soluble sugars.

195

196 Gas exchange

197

198 Gas exchange measurements (photosynthetic rate ( $A$ ), stomatal conductance ( $g_s$ ),  
199 transpiration rate ( $E$ ), leaf internal carbon concentration ( $C_i$ ) were performed between  
200 8:00 am and 10:00 am, in one of the first pair of fully expanded leaves, using a portable  
201 infrared CO<sub>2</sub> analyzer – IRGA model LI-6400XT (LI-COR, Lincoln, USA) with a photon  
202 flux density of 1200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , established with the aid of a light curve. With the gas  
203 exchange data, it was possible to calculate the photosynthetic water use efficiencies:  
204 instantaneous (iWUE -  $A/E$ ) and intrinsic (IWUE -  $A/g_s$ ) (Guerrieri et al. 2019).

205

206 Analysis of the quantum efficiency of photosystem II (PSII)

207

208 The photochemical efficiency of PSII was evaluated with a PAM-2500 modulated  
209 fluorescence meter (Walz Heinz GmbH, Effeltrich, Germany). The maximum quantum  
210 efficiency of the PSII ( $F_v/F_m$ ) was evaluated on predawn (4:00 am – 05:00 am) and at  
211 midday (12:00 am – 01:00 pm) in the same leaf used in gas exchange measurements. The  
212 readings started 30 minutes after dark adaptation of the leaves using special leaf tweezers  
213 and were carried out by applying a saturating pulse of actinic light (8000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 1  
214 second). The effective quantum efficiency of the PSII ( $\Phi\text{PSII}$ ) was evaluated at midday,  
215 with the aid of a measuring rod (Leaf clip holder, Walz Heinz GmbH, Effeltrich,  
216 Germany).

217

218 Relative chlorophyll content (SPAD index)

219

220 Relative chlorophyll content was estimated using a non-destructive method with  
221 a chlorophyll meter (SPAD-502 - Minolta, Japan). SPAD index was obtained from the  
222 average of five readings performed on leaflets randomly chosen from each plant.

223

224 Plants water status

225

226 The verification of the water status of the plants was performed through leaf water  
227 potential ( $\Psi_{wleaf}$ ) following Scholander et al. (1965) and Turner (1981). Measurements  
228 was carried out in predawn and at midday, in order to verify possible effects of  
229 microclimatic variations on  $\Psi_{wleaf}$ .

230

### 231 **Biochemical analysis**

232

233 Extraction and quantification of organic compounds

234

235 The extract for quantification of leaf proline, total soluble sugars and amino acids  
236 was obtained from 500 mg of fresh leaf plant material with 5 mL of MCW (methanol:  
237 chloroform: water) in the proportion 12:5:3, according to the methodology proposed by  
238 Bialeski and Turner (1966). The extract for protein dosage was prepared from leaf  
239 material precipitated during the preparation of the MCW extract. The precipitate was  
240 homogenized in 10 mL of 0.1 N NaOH, with vigorous stirring in a tube shaker and stored  
241 under refrigeration for 24 h for protein extraction. Finally, the extract was centrifuged at  
242 4,000 x g for 9 minutes and the supernatant was stored in a freezer at -20 °C.

243 Proline quantification was performed according to the recommendations of Rena  
244 and Masciotti (1976). Total soluble sugars were quantified by the phenol-sulfuric  
245 colorimetric method of Dubois et al. (1956). The methodology of Yemm and Cocking  
246 (1955) was followed for the quantification of amino acids. The determination of protein  
247 contents was carried out following the methodology of Bradford (1976) through the  
248 method of protein binding to the Coomassie Brilliant Blue G-250.

249

### 250 **Statistical analysis**

251

252 Daily data of gas exchange according to soil type were compared using the T-test  
253 ( $p < 0.05$ ). To verify the effect of treatments (soil type and water regime) and the possible  
254 interaction between these factors on the physiology of *M. urundeuva*, the results were  
255 submitted to an analysis of variance (ANOVA) using the software Sisvar (version 5.7).

256 The assumption of normality was tested and the all data were transformed ( $\sqrt{X + 1}$ ). The  
 257 graphs were plotted using SigmaPlot software version 11.0 (trial version).

258

## 259 Results

260

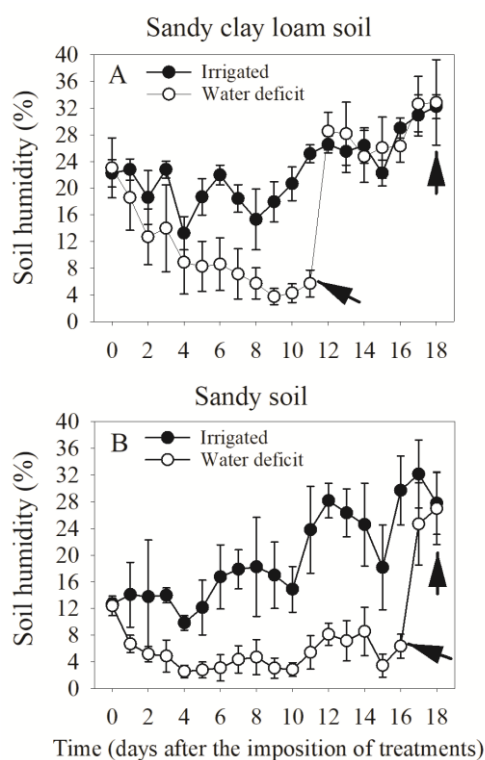
### 261 Soil characterization

262

263 After the irrigation suspension, reductions in humidity of the sandy clay loam soil  
 264 was observed from the third day until the 11<sup>th</sup> day (day of water stress for the plants in  
 265 this treatment), with humidity around 5.69%, representing a difference of 77% compared  
 266 to the soil of irrigated plants (25.16%) (Fig. 2A). However, contrary to what was  
 267 expected, the sandy soil lost moisture more slowly than the sandy clay loam. Its humidity  
 268 reduced just 24 hours after the suspension of irrigation until the 16<sup>th</sup> day (day of water  
 269 stress for this treatment), when soil humidity was around 6.32%, representing a difference  
 270 of 78% compared to the soil of irrigated plants (29.7%) (Fig. 2B).

271

272 **Fig. 2** Soil humidity of the pots where *M. urundeuva* were cultivated under two water  
 273 regimes: irrigated and water deficit. The arrows indicate respectively the water stress day  
 274 and the day of recovery. Bars indicate standard deviation. n = 5



275

276

277 The sandy clay loam soil had higher SEF, that is, it is more fertile compared to the  
 278 sandy soil (SEF 117.2  $\text{cmol}_c \text{dm}^{-3}$  and SEF 36.2  $\text{cmol}_c \text{dm}^{-3}$ , respectively). These results  
 279 were expected given the physical differences between the types of soil, one with a large  
 280 percentage of clay and the other practically composed by sand, their different amount of  
 281 negative charges and consequent cation retention capacities, which was corroborated by  
 282 the results of effective cation exchange capacity and base saturation of both soils (Table  
 283 1). The nutrients whose contents show the greatest differences are P and K, which are  
 284 found in concentrations four and nine times higher in sandy clay loam soil than in sandy  
 285 soil. Given the calcicole characteristic of *M. urundeuva*, is important to highlight that the  
 286 Ca content in the sandy clay loam soil was more than three times higher than in the sandy  
 287 soil.

288

289 **Table 1** Physicochemical characterization of soils

	Physical characterization				Textural classification							
	Coarse Sand	Fine Sand	Silt	Clay								
	-----g/Kg-----											
SCL soil	410	180	190	220	Sandy clay loam							
Sandy soil	940	20	20	20	Sandy							
	Chemical characterization											
	pH	OM	P	K	Na	Al <sup>3+</sup>	H+Al	Ca	Mg	ECEC	V	m
		g Kg <sup>-1</sup>	-----mg dm <sup>-3</sup> ----				-----cmol <sub>c</sub> dm <sup>-3</sup> -----				%	%
SCL soil	5.7	11.8	14	90	20	0.09	2.28	3.48	1.67	5.56	71	2
Sandy soil	5.3	18.5	3	15	15	0.16	3.48	1.08	0.87	2.22	37	7

290

pH in water: 1:2.5; OM = soil organic matter; P-K-Na: Mehlich extractor; Ca-Mg-Al: KCl 1M extractor;

291

H+Al: SMP extractor; ECEC = effective cation exchange capacity; V: base saturation; m: Al saturation;

292

SCL sandy clay loam.

293

294 Through the analysis of the relative water and nutrient-holding capacity, it was  
 295 found that the sandy clay loam soil had higher *HC* compared to the sandy soil used in this  
 296 study (*HC* 0.69 and *HC* 0.04, respectively).

297

298 **Gas exchange**

299

300 The water deficit caused reductions in gas exchange of plants cultivated in sandy  
 301 clay loam soil from the fourth day after irrigation suspension (Fig. 3). Plants  $g_s$  was  
 302 reduced by about 97% on the day of water stress (11th day) compared to irrigated plants  
 303 (0.006  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  and 0.24  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectively), as shown in Figure 3A. As a

304 probable consequence of the stomatal closure, the  $A$  of *M. urundeuva* also reduced from  
305 the fourth day after the suspension of irrigation, reaching rates close to zero on the 11<sup>th</sup>  
306 day of the experiment (Fig. 3B). At this moment, photosynthetic rates were 95% lower  
307 than those observed in irrigated plants ( $15.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  and  $0.69 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,  
308 respectively), as a probable consequence of the 73% reduction in  $C_i$  comparing with  
309 irrigated plants ( $91.4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  and  $349 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectively) (Fig. 3C). The  
310 reduction in  $g_s$  may have influenced the decrease in  $E$ , of about 95% compared to irrigated  
311 plants ( $0.12 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  and  $2.8 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectively), as shown in  
312 Figure 3D. After rehydration,  $C_i$  were recovered after three days,  $E$  after four days and  $g_s$   
313 and  $A$  were recovered after five days.

314

315

316

317

318

319

320

321

322

323

324

325

326

327

328

329

330

331

332

333

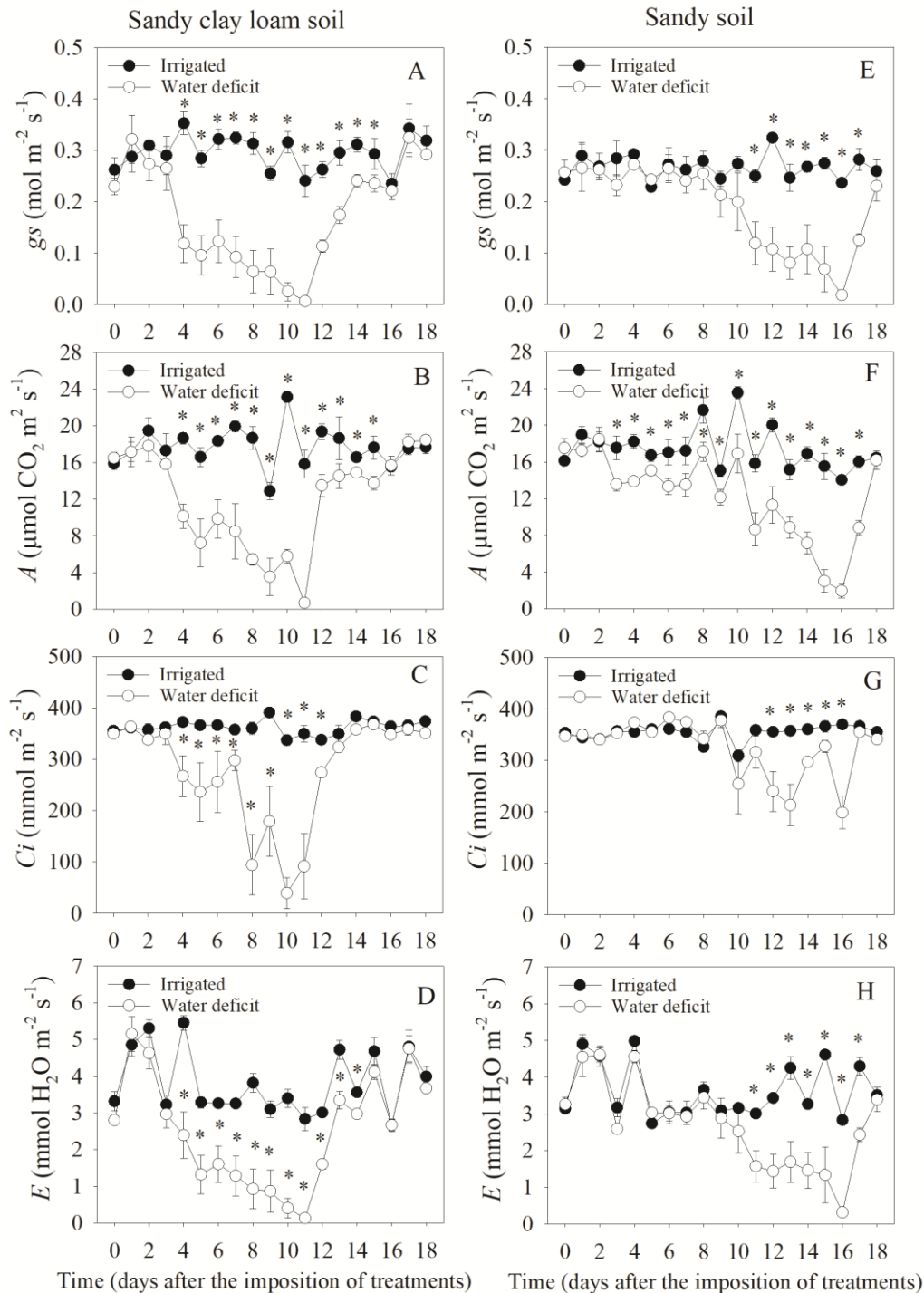
334

335

336

337

338 **Fig. 3** Stomatal conductance ( $g_s$ ), photosynthetic rate ( $A$ ), leaf internal carbon  
 339 concentration of  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) and transpiration rate ( $E$ ) of *M. urundeuva* cultivated in two  
 340 types of soil (sandy clay loam and sandy) and under two water regimes (irrigated and  
 341 water deficit) during the experiment



342

343

344

345

346

\* indicates significant difference at  $p < 0.05$ . Bars indicates standard error.  $n = 5$

On the other hand, in plants grown in sandy soil, the gas exchange started to reduce due to the effects of water deficit at different moments. It was observed that  $g_s$  started to



347 reduce from the 11<sup>th</sup> day with a reduction of 92% on the water stress day compared to  
348 irrigated plants, with  $g_s$  of  $0.01 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  and  $0.23 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectively (Fig. 3E).  
349 However,  $A$  began to reduce earlier than  $g_s$ , from the third day after the suspension of  
350 irrigation and reached rates close to zero on the 17<sup>th</sup> day after the suspension of irrigation  
351 (Fig. 3F). At this moment, the photosynthetic rate of plants under water deficit was 86%  
352 lower compared to irrigated plants, with  $1.9 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  and  $14.0 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$   
353 respectively.  $C_i$  reduced from the 12<sup>th</sup> day (Fig. 3G), with a reduction of 46% on the water  
354 stress day compared to irrigated plants ( $198 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  and  $369 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,  
355 respectively). Transpiration rates were reduced from the 11<sup>th</sup> day (Fig. 3H) with a  
356 reduction of 89% on the water stress day compared to control plants with transpiration  
357 rates of  $0.3 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  and  $2.8 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectively. After rehydration,  
358  $C_i$  was recovered in just one day. Plants  $g_s$ ,  $A$  and  $E$  were recovered two days after  
359 rehydration.

360 Plants under water deficit cultivated in sandy clay loam soil were able to increase  
361 their iWUE and IWUE before the water stress day (during moderate stress) (Figs. 4A,  
362 4B). On the day of water stress, however, the iWUE of *M. urundeuva* was  $0.72 \text{ } \mu\text{mol CO}_2$   
363  $\text{mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}^{-1}$  which represents a reduction of 87% compared to irrigated plants, with  $5.8$   
364  $\text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}^{-1}$ . The IWUE was also negatively affected on the water stress day,  
365 with a reduction of 79% compared to irrigated plants ( $14.5 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}^{-1}$  and  
366  $70.5 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}^{-1}$ , respectively). After rehydration, the water use efficiency of  
367 *M. urundeuva* surpassed the water use efficiency of the irrigated plants for a few days.

368 In contrast, plants in sandy soil had reductions in iWUE and IWUE from the third  
369 to the ninth day after the suspension of the irrigation (Figs. 4C, 4D). The water use  
370 efficiency surpassed irrigated plants only during a brief period before the day of water  
371 stress. At this moment, however, there was no difference in iWUE or IWUE between  
372 treatments.

373

374

375

376

377

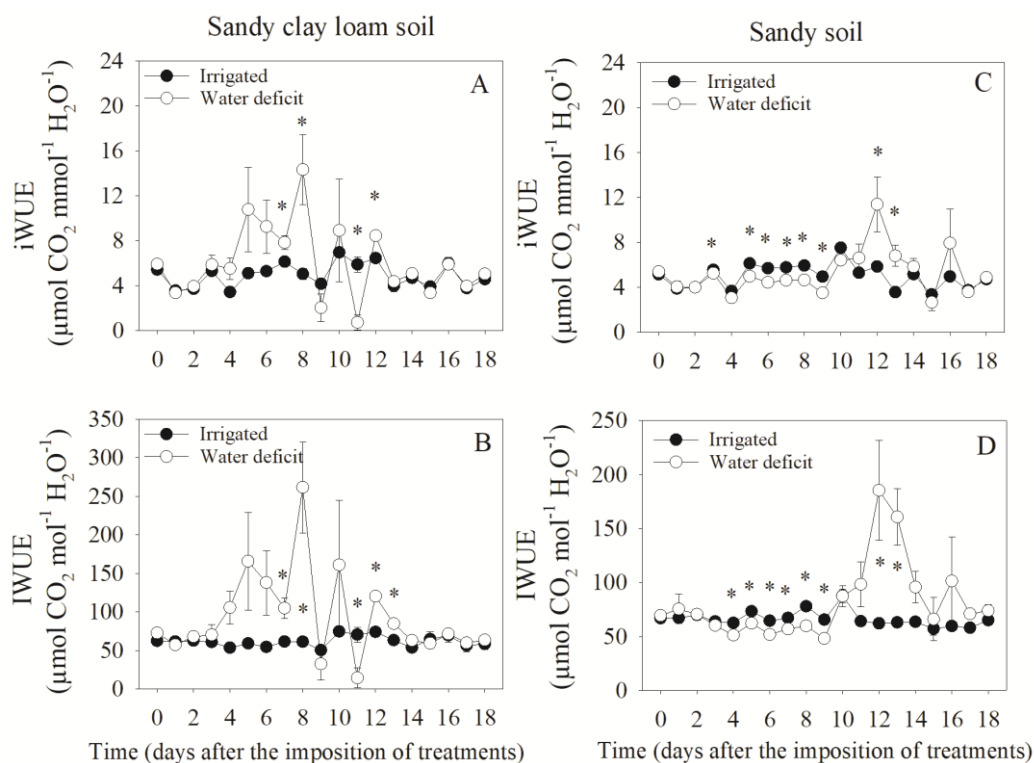
378

379

380

381

382 **Fig 4** Instantaneous water use efficiency (iWUE) and intrinsic water use efficiency  
 383 (IWUE) in *M. urundeuva* cultivated in two soil types (sandy clay loam and sandy) and  
 384 under two water regimes (irrigated and water deficit). \* indicates significant difference  
 385 ( $p < 0.05$ ). n = 5



386

387

388

389 On table 2, ANOVA informs that was detected that on the water stress day there  
 390 was an interaction between soil type and water regime on the iWUE of the plants. This  
 391 result suggests that, under severe stress, plant's grown in sandy soil have higher iWUE,  
 392 as shown in Table 3. Table 2 presents the summary of the analysis of variance of the data  
 393 of gas exchange and also the data of plants water status, the quantum efficiency of PSII,  
 394 relative chlorophyll content and concentration of organic compounds, whose results will  
 395 be discussed in the next topics.

396

397 **Table 2** Summary of the analysis of variance of gas exchange ( $g_s$  – stomatal conductance, A  
 398 – photosynthetic rate,  $C_i$  – leaf internal  $\text{CO}_2$  concentration,  $E$  – transpiration rate, iWUE –  
 399 instant water use efficiency, IWUE – intrinsic water use efficiency), leaf water potential in  
 400 the predawn ( $\Psi_{w_{leafPD}}$ ) and in the midday ( $\Psi_{w_{leafMD}}$ ), maximum quantum efficiency of PSII  
 401 in the predawn ( $F_v/F_{mPD}$ ) and in the midday ( $F_v/F_{mMD}$ ), effective quantum efficiency of PSII

402 ( $\Phi PSII$ ), relative chlorophyll content (SPAD index) and concentration of organic compounds  
 403 (proteins, amino acids, proline and total soluble sugars) of *M. urundeuva* cultivated in two  
 404 soil types (sandy clay loam and sandy) and two water regimes (irrigated and water deficit) on  
 405 the water stress day on the day of recovery.  
 406

	Var.	SV	DF	Water stress day			Recovery			
				MS	F	CV	MS	F	CV	
<i>Gas exchange</i>	$g_s$	WR	1	0,05	173,7***	1,7	0,00	1,12 <sup>ns</sup>	2,3	
		S	1	0,00	0,06 <sup>ns</sup>		0,00	0,15 <sup>ns</sup>		
		WR x S	1	0,00	0,2 <sup>ns</sup>		0,00	0,00 <sup>ns</sup>		
		Error	16	0,00			0,00			
	A	WR	1	31,9	179,8***	15,4	0,00	0,07 <sup>ns</sup>	6,5	
		S	1	0,03	0,18 <sup>ns</sup>		0,01	0,26 <sup>ns</sup>		
		WR x S	1	0,40	2,3 <sup>ns</sup>		0,00	0,00 <sup>ns</sup>		
		Error	16	0,17			0,07			
	$C_i$	WR	1	393	20,9***	29,7	0,80	3,93 <sup>ns</sup>	2,4	
		S	1	81,4	4,3 <sup>ns</sup>		0,19	0,95 <sup>ns</sup>		
		WR x S	1	60,4	3,2 <sup>ns</sup>		0,00	0,00 <sup>ns</sup>		
		Error	16	18,7			0,20			
	E	WR	1	3,6	241,1***	8,0	0,00	0,33 <sup>ns</sup>	7,3	
		S	1	0,01	0,7 <sup>ns</sup>		0,14	6,51 <sup>ns</sup>		
		WR x S	1	0,00	0,5 <sup>ns</sup>		0,00	0,00 <sup>ns</sup>		
		Error	16	0,01			0,02			
$iWUE$	WR	1	1,62	2,4 <sup>ns</sup>	37,1	0,00	0,22 <sup>ns</sup>	6,1		
	S	1	1,98	2,8 <sup>ns</sup>		0,20	8,71 <sup>ns</sup>			
	WR x S	1	3,15	4,5*		0,00	0,00 <sup>ns</sup>			
	Error	16	0,68			0,02				
$IWUE$	WR	1	37,7	2,5 <sup>ns</sup>	57,3	0,78	1,18 <sup>ns</sup>	9,7		
	S	1	31,5	2,1 <sup>ns</sup>		0,00	0,00 <sup>ns</sup>			
	WR x S	1	48,0	3,2 <sup>ns</sup>		0,06	0,09 <sup>ns</sup>			
	Error	16	14,7			0,65				
<i>Plant water status</i>	$\Psi_{W_{leafPD}}$	WR	1	0,13	15,7**	7,5	0,00	0,06 <sup>ns</sup>	5,4	
		S	1	0,01	1,5 <sup>ns</sup>		0,00	1,67 <sup>ns</sup>		
		WR x S	1	0,04	4,8*		0,00	0,34 <sup>ns</sup>		
		Error	16	0,00			0,00			
	$\Psi_{W_{leafMD}}$	WR	1	0,63	15,9**	14,7	0,00	0,95 <sup>ns</sup>	4,8	
		S	1	0,03	0,08 <sup>ns</sup>		0,00	2,75 <sup>ns</sup>		
		WR x S	1	0,06	1,65 <sup>ns</sup>		0,00	0,63 <sup>ns</sup>		
		Error	16	0,03			0,00			
	<i>Quantum efficiency of PSII</i>	$F_v/F_{mPD}$	WR	1	0,00	1,39 <sup>ns</sup>	0,42	0,00	0,89 <sup>ns</sup>	0,7
			S	1	0,00	1,11 <sup>ns</sup>		0,00	0,04 <sup>ns</sup>	
			WR x S	1	0,00	0,03 <sup>ns</sup>		0,00	1,23 <sup>ns</sup>	
			Error	16	0,00			0,00		
$F_v/F_{mMD}$		WR	1	0,00	0,24 <sup>ns</sup>	0,9	0,00	0,37 <sup>ns</sup>	0,6	
		S	1	0,00	4,78*		0,00	5,15*		
		WR x S	1	0,00	0,00 <sup>ns</sup>		0,00	0,05 <sup>ns</sup>		
		Error	16	0,00			0,00			
$\Phi PSII$	WR	1	0,01	5,56*	3,8	0,00	0,25 <sup>ns</sup>	2,2		
	S	1	0,01	5,70*		0,01	14,9*			
	WR x S	1	0,00	0,56 <sup>ns</sup>		0,00	0,03 <sup>ns</sup>			
	Error	16	0,00			0,00				
Relative chlorophyll content	SPAD index	WR	1	0,59	7,16*	4,6	0,00	0,01 <sup>ns</sup>	4,3	
		S	1	0,31	3,85 <sup>ns</sup>		0,01	0,22 <sup>ns</sup>		
		WR x S	1	0,00	0,04 <sup>ns</sup>		0,06	0,86 <sup>ns</sup>		
		Error	16	0,08			0,07			
Organic	Proteins	WR	1	0,42	0,65 <sup>ns</sup>	11,6	0,05	3,62 <sup>ns</sup>	11	

compounds	S	1	0.02	9.75 **		0.16	1.25 <sup>ns</sup>	
	WR x S	1	0.00	0.27 <sup>ns</sup>		0.12	2.76 <sup>ns</sup>	
	Error	16	0.43			0.04		
<i>Amino acids</i>	WR	1	0.62	0.01 **	14.5	0.28	11.32 <sup>ns</sup>	10
	S	1	0.00	1.79 <sup>ns</sup>		1.79	1.81 <sup>ns</sup>	
	WR x S	1	0.21	0.62 **		1.58	10.04 <sup>ns</sup>	
	Error	16	0.34			0.15		
<i>Proline</i>	WR	1	0.00	17.63***	17.7	0.00	0.20 <sup>ns</sup>	1.7
	S	1	0.89	0.11 <sup>ns</sup>		0.00	1.02 <sup>ns</sup>	
	WR x S	1	0.05	1.11 <sup>ns</sup>		0.00	0.00 <sup>ns</sup>	
	Error	16	0.05			0.00		
<i>Total soluble sugars</i>	WR	1	0.19	3.07 <sup>ns</sup>	12.2	1.22	1.05 <sup>ns</sup>	14
	S	1	7.20	0.08 <sup>ns</sup>		3.59	0.36 <sup>ns</sup>	
	WR x S	1	1.72	0.73 <sup>ns</sup>		8.17	2.40 <sup>ns</sup>	
	Error	16	2.32			2.40		

407 SV = sources of variation, DF = degrees of freedom, WR = water regime, S = soil type, MS = mean square,  
 408 F = calculated F, CV = Coefficient of variation (%).\*, \*\*, \*\*\* significant at  $p < 0.05$ ,  $0.01$  e  $0.001$ ,  
 409 respectively. ns: not significant. n = 5

410

411

412 **Table 3** Unfolding the interaction between soil type (sandy clay loam and sandy) and water regime (irrigated and water deficit) with the variables of  
 413 instant water use efficiency (iWUE), leaf water potential on predawn ( $\Psi_{W_{leafPD}}$ ) and amino acids content on the water stress day.

414

Soil	iWUE			$\Psi_{W_{leafPD}}$			Amino acids		
	Control	Water deficit	Mean	Control	Water deficit	Mean	Control	Water deficit	Mean
Sandy clay loam	5,80 aA	0,72 bA	3.3	-0.22 aA	-0.52 aA	-0.43	11.5 aA	21.2 bA	16.3
Sandy	4,90 aA	7,90 aB	6.4	-0.25 aA	-0.90 bB	-0.57	13.7 aA	14.2 aB	14.0
Mean	5.4	4.3		-0.29	-0.71		12.6	17.7	

415 Means followed by the same lowercase letter, in the lines, and upper case, in the columns, do not differ significantly from each other ( $p < 0.05$ ). n = 5

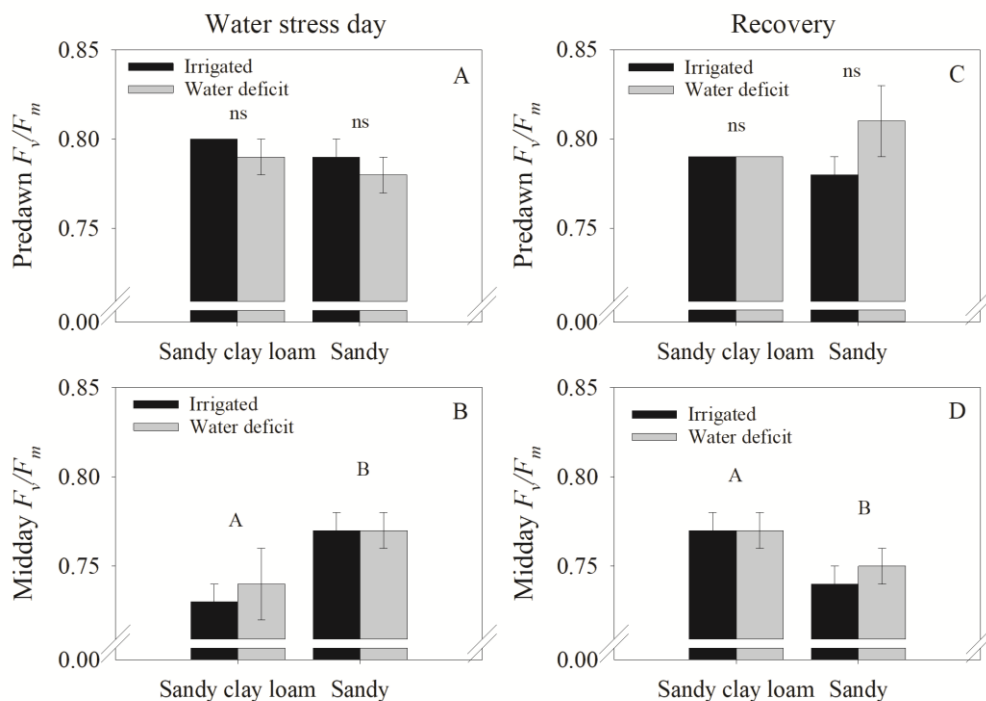
416 **Quantum efficiency of photosystem II**

417

418 The  $F_v/F_m$  was not affected by the water deficit (Fig. 5). The  $\Phi_{PSII}$ , on the other  
 419 hand, was reduced by about 28% in plants grown in sandy clay loam soil, and 14% in  
 420 plants cultivated in sandy soil (Fig. 6A). The ANOVA detected the effect of the soil type  
 421 on the quantum efficiency of *M. urundeuva* at midday, regardless of the water regime  
 422 (Table 2). Plants in sandy clay loam soil had lower  $F_v/F_m$  (Fig. 5B) at midday and lower  
 423  $\Phi_{PSII}$  (Fig. 6A) on the water stress day, compared to plants in sandy soil. However, after  
 424 the recovery of the photosynthetic rates there was an inversion and these plants had higher  
 425  $F_v/F_m$  at midday (Fig. 5D) and higher  $\Phi_{PSII}$  (Fig. 6C) than plants in sandy soil.

426

427 **Fig. 5** Maximum quantum efficiency of PSII ( $F_v/F_m$ ) of *M. urundeuva* cultivated in two  
 428 types of soil (sandy clay loam and sandy) submitted to two water regimes (irrigated and  
 429 water deficit) in two moments: water stress day and recovery, in the predawn (04:00am) and  
 430 at midday (12:00pm).



431

432 Same lowercase letter between water regime and upper case letter between soil types indicates that  
 433 means did not differ significantly from each other ( $p < 0.05$ ), ns = not significant. Bars indicates standard  
 434 error. n = 5

435

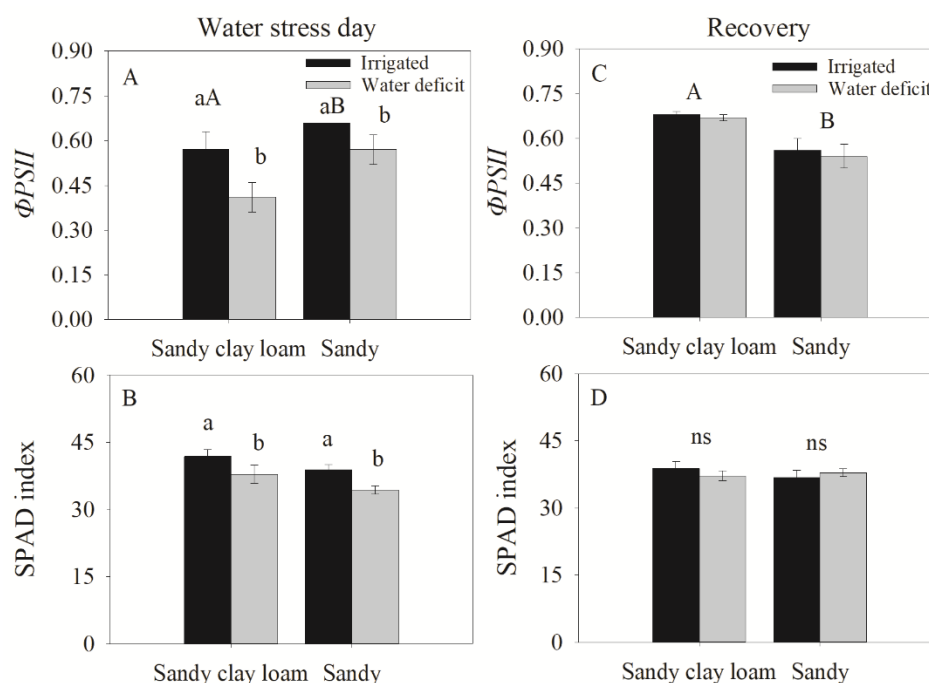
### 436 **Relative Chlorophyll Content (SPAD Index)**

437

438 The water deficit caused a reduction of 9% in the relative chlorophyll content of  
 439 plants in sandy clay loam soil and 11% in plants in sandy soil (Fig. 6B). After recovery,  
 440 there was no difference in the SPAD index between treatments. No interaction was  
 441 detected between treatments (soil type and water regime) on the relative content of  
 442 chlorophyll in *M. urundeuva* (Table 2).

443

444 **Fig. 6** Effective quantum efficiency of PSII ( $\Phi_{PSII}$ ) and SPAD index of *M. urundeuva*  
 445 cultivated in two types of soil (sandy clay loam and sandy) submitted to two water  
 446 regimes (control and water deficit) in two moments: water stress day and recovery.



447

448 Same lowercase letter between water regime and upper case letter between soil types indicates that  
 449 means did not differ significantly ( $p < 0.05$ ), ns = not significant. Bars indicates standard error. n = 5

450

### 451 **Plants water status**

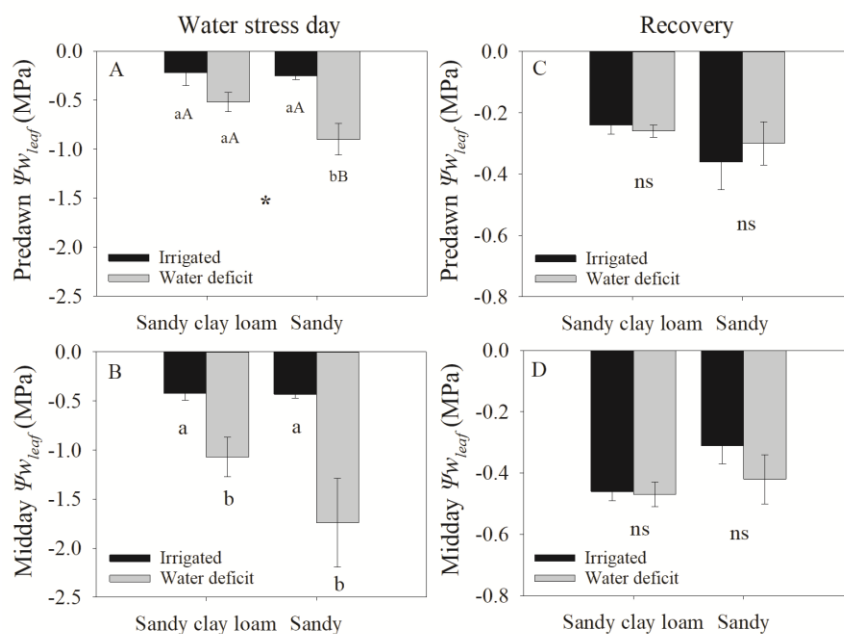
452

453 Only plants grown in sandy soil had their water status affected by the water deficit  
 454 (Fig. 7A, 7B). During the predawn, there was a reduction of  $\Psi_{Wleaf}$  around 2.5 times, and  
 455 at midday, the reduction was accentuated to a  $\Psi_{Wleaf}$  around four times smaller comparing  
 456 to irrigated plants (Fig. 7A, 7B). Through analysis of variance was detected interaction  
 457 between water regime and soil type on  $\Psi_{Wleaf}$  of *M. urundeuva* on the water stress day in

458 predawn (Table 2), suggesting better water conservation by plants grown in sandy clay  
 459 loam soil (Table 3).

460

461 **Fig. 7** Leaf water potential ( $\Psi_{w_{leaf}}$ ) of *M. urundeuva* cultivated in two soil types (sandy  
 462 clay loam and sandy) submitted to two water regimes (control and water deficit) in two  
 463 moments: water stress day and recovery, in the predawn (04:00 am) and at midday (12:00  
 464 pm).



465

466 Same lowercase letter between water regime and upper case latter between soil types indicates that  
 467 means did not differ significantly from each other ( $p < 0.05$ ), ns = not significant. Bars indicates standard  
 468 error. n = 5

469

## 470 Concentration of organic compounds

471

472 Protein content was not affected by the water regime on the water stress day (Fig.  
 473 8A). However, *M. urundeuva* cultivated in sandy clay loam soil had 15% higher protein  
 474 content than plants grown in sandy soil (2.69 mg g<sup>-1</sup> FW and 1.56 mg g<sup>-1</sup> FW,  
 475 respectively). After recovery, there was no difference between treatments (Fig. 8E).

476

477

478

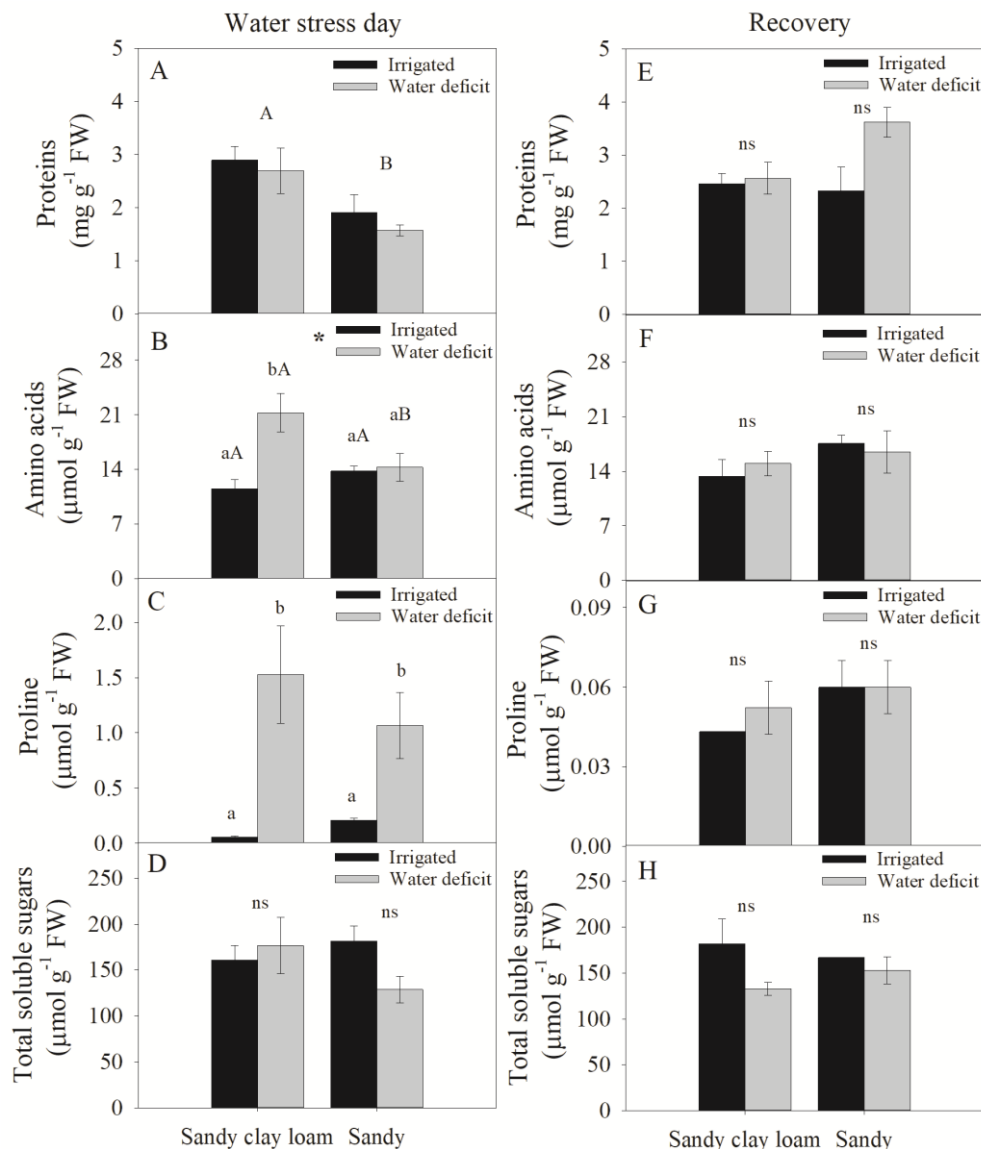
479

480



481

482 **Fig. 8** Proteins, amino acids, proline and total soluble sugars content in leaves of *M.*  
 483 *urundeuva* cultivated in two types of soil (sandy clay loam and sandy) submitted to two  
 484 water regimes (irrigated and water deficit) in two moments: water stress day and recovery.



485

486

487 Same lowercase letter between water regime and upper case latter between soil types  
 488 indicates that means did not differ significantly from each other ( $p < 0.05$ ), ns = not significant. Bars  
 489 indicates standard error. n = 5

489

490

491 As shown in Table 2, ANOVA detected interaction between soil type and water  
 492 regime on the amino acid concentration of *M. urundeuva* on water stress day. Water  
 493 deficit caused an increase of about 84% in amino acid contents in plants cultivated in  
 494 sandy clay loam soil (Fig. 8B), despite no effect was observed in plants cultivated in  
 sandy soil. It was also found that, under water deficit, plants of *M. urundeuva* cultivated

495 in sandy clay loam soil had amino acid contents about 32% higher than that of plants in  
496 sandy soil. After recovery, no difference was detected between treatments (Fig. 8F).

497 Proline was the organic compound most affected by the water deficit. Plants  
498 grown in sandy clay loam had an increase of about 28 times in proline content, while  
499 plants in sandy soil had an increase of about 5 times (Fig. 8C). No interaction was detected  
500 between soil type and water regime on proline concentration in *M. urundeuva* (Table 2).  
501 After recovery, there was no difference in proline content between treatments (Fig. 8G).

502 The total soluble sugar content was not influenced by treatments (Fig 8D, 8H).

503

## 504 **Discussion**

505

506 The results of this study suggest that the type of soil influences on the pattern of  
507 response of *M. urundeuva* to water deficit and its subsequent recovery. It was possible to  
508 verify the influence of the interaction of these factors on instantaneous water use  
509 efficiency, plant water status and osmotic adjustment. In addition, the effect of soil type  
510 on the PSII quantum efficiency was detected in *M. urundeuva* regardless of the water  
511 regime.

512

### 513 **Soil characteristics influence plant tolerance to water deficit**

514

515 It was expected that plants in sandy clay loam soil would take longer to reach  
516 photosynthetic rates close to zero, as well as for recovery after rehydration, due to the soil  
517 with greater water retention capacity and greater fertility. The fact that plants in sandy  
518 clay loam soil had their photosynthetic rates reduced to close to zero in less time  
519 compared to plants in sandy soil corroborates the findings of Khalil et al. (2020), Ai et al.  
520 (2017) and Saad et al. (2009) who also evaluated the water deficit on plants in clayey and  
521 sandy substrate. For these authors, this is due to the texture and other physicochemical  
522 characteristics of the sandy clay loam soil, such as the greater relative water and nutrient-  
523 holding capacity (*HC*) and greater fertility (*SEF*) observed in this study in relation to the  
524 sandy soil. Probably the high content of solutes contributed to increase the necessary  
525 effort that plant roots needed to make to absorb water from the soil (Khalil et al. 2020),  
526 which become less accessible to plants than the water in the sandy soil. These results  
527 suggest that the physicochemical characteristics of each soil, such as texture and

528 nutritional status, influence the tolerance time for *M. urundeuva* during periods of water  
529 deficit.

530         However, *M. urundeuva* occurs mainly in regions subject to moderate water  
531 deficit (Carvalho 2003) and in soils with high Ca content. Due to this, the sandy clay loam  
532 soil may represent a more suitable or favorable substrate for its establishment in natural  
533 conditions, given the better stomatal control and consequent increase in the water use  
534 efficiency, during the period of moderate water stress in this experiment, which allowed  
535 better water conservation compared to that observed in plants in sandy substrate.

536

### 537 **Edaphic conditions change the dynamics of gas exchange during water deficit**

538

539         The reduction in  $g_s$ , observed in plants in sandy clay loam soil from the fourth day  
540 is an important strategy used by plants native to semiarid environments (Freire et al. 2021  
541 in press; Silva-Pinheiro et al. 2016) and probably acted as a defense mechanism for water  
542 rationing (Wang et al. 2020) given the reduction of  $E$  in these plants from that same day.  
543 The reduction in  $g_s$ , despite the osmotic adjustment suggested by the accumulation of  
544 proline and amino acids, as will be seen later in this paper, indicates that this is an adaptive  
545 strategy adopted by *M. urundeuva* growing in sandy clay loam soil. The negative effect  
546 of stomatal closure on photosynthesis was probably both due to the reduction in  $\text{CO}_2$   
547 input, verified through the observed reduction in  $C_i$  (Costa et al. 2015) and to the  
548 deleterious effect of the probable increase in leaf temperature on the Rubisco enzyme  
549 (Barros et al. 2020). Assessing the effect of water deficit on *M. urundeuva*, Costa et al.  
550 (2015) also reported that plants reached photosynthetic rates close to zero on the 11th day  
551 after watering suspension, the same period as plants cultivated in sandy clay loam soil in  
552 the present study, with similar  $g_s$  and  $E$  behavior.

553         Despite the deleterious effects of the water deficit on the  $A$  of *M. urundeuva*  
554 cultivated in sandy soil from the third day after the suspension of irrigation (even before  
555 the detection of reductions in  $g_s$ ,  $C_i$  and  $E$ ), plants were able to maintain photosynthetic  
556 rates stable for a longer period compared to plants in sandy clay loam soil. Even having  
557 a lower relative water and nutrient-holding capacity (HC), sandy soil has a lower fertility  
558 (SEF), so, despite less amount of water, it is more available to plants (Khalil et al. 2020)  
559 than the water in sandy clay loam soil. The maintenance of  $g_s$ ,  $C_i$  and  $E$  rates until 11th  
560 day suggests that the  $A$  of plants in sandy soil may have suffered some type of non-

561 stomatic limitation since the third day after the suspension of irrigation (Flexas and  
562 Medrano 2002).

563         On the day of water stress (photosynthetic rates close to zero), plants grown in  
564 sandy soil had higher iWUE and IWUE, compared to plants grown in sandy clay loam  
565 soil. However, as a result of the inability to adjust the stomatal opening under moderate  
566 stress, they suffered a reduction in the iWUE and IWUE from the first days after the  
567 suspension of irrigation. The advantages of the greater control of stomatal opening can  
568 be seen when evaluating the dynamics of iWUE and IWUE throughout the experiment.  
569 By maintaining  $A$  stable during moderate stress and reducing the  $g_s$  and consequently  $E$ ,  
570 plants grown in sandy clay loam soil were able to increase their iWUE and IWUE during  
571 the period of moderate water stress. This strategy ensures a better ratio between the  
572 amount of carbon assimilated per unit of water lost (Hatfield and Dold 2018) during these  
573 periods that are common in regions where the species occurs naturally (Carvalho 2003).

574         The ability to increase the water use efficiency can ensure safety to plants in sandy  
575 clay loam soil during periods of low water availability in the seasonally dry tropical forest,  
576 where the period of water deficit has a longer duration than in this experiment (Hatfield  
577 and Dold 2018; Marques et al. 2020). However, despite the increase in WUE being an  
578 important strategy for species adapted to semi-arid climates (Hatfield and Dold 2018),  
579 the reduction in internal carbon concentrations as a result of the smaller stomatal opening  
580 harms plant growth (Costa et al. 2015). Thus, the strategy adopted by plants in sandy soil  
581 may not represent a disadvantage, since it is noteworthy that *M. urundeuva* naturally  
582 occupies regions that experience periods of generally moderate water deficit (Carvalho  
583 2003). Unlike plants in sandy clay loam soil, plants in sandy soil maintain their stomatal  
584 conductance rates for a longer period of time, which can ensure that they maintain their  
585 growth rates during the period of water deficit at the cost of a greater risk of xylem  
586 cavitation (Tyree and Sperry 1989). This finding draws great attention as the natural  
587 communities of *M. urundeuva* living on sandy soils are also subject to climate change  
588 that lead to most common and severe drought events, which increase the chances of death  
589 from hydraulic failure (Tyree and Sperry 1989; Botkin et al. 2007; Rodrigues et al. 2015)  
590 and the risk of extinction of these communities. In the same way, plants in sandy soil  
591 were not able to increase their water use efficiency during recovery, different from plants  
592 in sandy clay loam soil, which corroborates the differences between tolerance strategies  
593 between two types of soil.

594

595 **Photochemical efficiency is influenced by soil type during the water deficit and**  
596 **recovery**

597

598 Several authors report a reduction in  $F_v/F_m$  rates in plants native to semiarid  
599 regions when subjected to water stress (Silva-Pinheiro et al. 2016). The maintenance of  
600  $F_v/F_m$  by the plants in this experiment, even at a time when photosynthetic rates were  
601 close to zero, may be related to some mechanism of protection of the photosynthetic  
602 apparatus, by antioxidant compounds (Sharma et al. 2012) and adaptive strategies such  
603 as adjustments to chlorophyll content (Husen et al. 2014; Silva-Pinheiro et al. 2016). We  
604 also emphasize that the levels of radiation inside the greenhouse may have contributed to  
605 attenuate the effects of water stress on the rates of  $F_v/F_m$  of these plants. Thus, the  
606 reduction in photosynthesis observed in plants cultivated in sandy soil from the third day  
607 after the suspension of irrigation, attributed to non-stomatic limitations, may have a  
608 different origin from  $F_v/F_m$  as observed in studies such as that by Flexas and Medrano  
609 (2002). Despite the higher midday quantum efficiency of PSII of plants grown in sandy  
610 soil on the day of water stress, plants in sandy clay loam soil had  $F_v/F_m$  above 0.725, the  
611 threshold established by Critchley (1998), which indicates that no plant suffered from  
612 photoinhibitory damage during the experiment.

613 Although slight, the reduction in the relative chlorophyll content may have been  
614 the result of photodegradation (Long et al. 1994) or the action of reactive oxygen species  
615 (Sharma et al. 2012). Despite being a result of the negative effect of water deficit, the loss  
616 of chlorophyll is seen as an adaptive strategy used also by other species from semiarid  
617 regions such as *Bauhinia monandra* Kurz and *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. &  
618 Hook.f. ex S.Moore (Silva-Pinheiro et al. 2016). In this context, authors such as Husen et  
619 al. (2014) and Silva-Pinheiro et al. (2016) relate the reduction of chlorophyll content with  
620 lower excitation energy input to the already overloaded photosystems, which reduces the  
621 generation of free radicals. Thus, the loss of chlorophylls may have contributed to the  
622 maintenance of the  $F_v/F_m$  rates observed in *M. urundeuva* under water deficit in this study.

623 Water deficit had a negative effect on  $\Phi$ PSII on *M. urundeuva* on the water stress  
624 day. While the  $F_v/F_m$  reflects the health status of the PSII, informing the extent of damage  
625 caused by excess light energy or oxidative stress (Maxwell and Johnson 2000), the  $\Phi$ PSII  
626 assesses the photosynthetic performance of plants, measuring the fraction of energy  
627 absorbed by PSII and, in fact, used in the photochemical step (Lichtenthaler et al. 2005).  
628 Similar results were related by Ai et al. (2017). Silva-Pinheiro et al. (2016) also reported

629 reductions in  $\Phi$ PSII in plants native to semiarid subjected to water deficit, associating  
630 with a reduction in the ability to use the energy captured by the PSII reaction centers,  
631 which can cause a sequence of deleterious effects, such as structural and permanent  
632 damage in thylakoids (Maxwell and Johnson 2000).

633 Despite the lower  $F_v/F_m$  and  $\Phi$ PSII on the water stress day, *M. urundeuva* in sandy  
634 clay loam soil had higher  $F_v/F_m$  and  $\Phi$ PSII rates than plants in sandy soil after recovery.  
635 This dynamic may indicate a significant and efficient investment in the recovery of the  
636 photosynthetic apparatus, what can be associated to the higher fertility of this soil.  
637 Furthermore, despite the lower photochemical efficiency on the day of water stress  
638 (photosynthetic rates close to zero), plants in sandy clay loam soil has a greater stock of  
639 carbon and nitrogen in the form of proline and amino acids than plants in sandy soil. This  
640 stock becomes available for the synthesis of biomolecules during the re-establishment of  
641 metabolic processes after rehydration and thus may have provided a greater  
642 photochemical efficiency soon after recovery.

643

#### 644 **Plants water status and compatible solute profile are soil specific**

645

646 After the suspension of irrigation, the amount of water in the soil gradually  
647 decreased. Due to the limited availability of water in the soil, the volume of water  
648 transpired exceeds the volume of water absorbed, the plant enters into a state of water  
649 deficit and dehydrates (Wang et al. 2020). Turgor loss and reduced leaf water potential  
650 are indicators of reduced plant water status (Nounjan et al. 2018). The water deficit  
651 affected the water status of *M. urundeuva* differently according to the type of soil where  
652 the plant was cultivated, as a probably the result of differences in the magnitudes of  
653 response to water deficit in the two types of soil. Apparently, the time needed for plants  
654 to reach  $A$  rates close to 0 was not enough to affect the water status of plants grown in  
655 sandy clay loam soil and it may be related to the efficient stomatal control of plants in  
656 this type of soil during the suspension of irrigation. Several studies carried out with tree  
657 species native to semiarid regions subjected to water deficit such as *Tabebuia aurea* (Silva  
658 Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore and *Carapa guianensis* Aubl. (Freire et al. 2021  
659 in press; Gonçalves et al. 2009) or even in field conditions during the dry period as  
660 *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz and *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex  
661 DC.) Mattos (Dombroski et al. 2011; Dombroski 2014) also point to the reduction of leaf

662 water potential as a consequence of the water deficit, as happened in this study with *M.*  
663 *urundeuva* cultivated in sandy soil.

664         Although the reduction in leaf water potential is indicative of the decrease in water  
665 content in the plant body, plants are also able to reduce their water potential without a  
666 real need for water loss (Tan et al. 2006), through the process named osmoregulation  
667 (Nounjan et al. 2018; Tan et al. 2006). The advantage of spending energy on  
668 osmoregulation (via production and/accumulation of compatible solutes) is due to the  
669 maintenance of water potential gradients with the environment, given that a plant can  
670 maintain soil water absorption according to its capacity to reduce its water potential to  
671 levels lower than those of the soil (Dombroski et al. 2011; Dombroski 2014). Among  
672 osmoregulators, total soluble sugars and proline stand out for tolerance against various  
673 abiotic stresses, such as that caused by water deficit (P'erez-Alfocea and Larcher 1995).  
674 Although soluble sugar contents were not affected, the marked accumulation of proline  
675 in plants grown in both types of soil on the day of water stress suggests that *M. urundeuva*  
676 invest in proline synthesis and accumulation as an osmoregulator/osmoprotector, what  
677 was also verified in different plant species in other studies (Tan et al. 2006; Nounjan et  
678 al. 2018).

679         The increase in proline levels is associated with a reduction in protein synthesis  
680 and an increase in the action of proteolytic enzymes as a result of stresses, such as that  
681 caused by water deficit (Stewart 1973), since both results in the availability of substrate  
682 for the production of this osmoregulator (Falahi et al. 2018; Noujan et al. 2018). However,  
683 in this study there was no influence of the water regime on the protein content in the  
684 leaves of *M. urundeuva*, only the effect of the type of soil, and, contrary to expectations,  
685 the plants in sandy clay loam soil, which also had a higher protein concentration, had  
686 higher levels of amino acids compared to plants in sandy soil. Falahi et al. (2018) report  
687 that proline plays an important role not only as an osmoregulator (Freire et al. 2021 in  
688 press), but also as an osmoprotector, maintaining the integrity of cell structures during  
689 dehydration (Krasensky and Jonak 2012). Thus, proline accumulation may have played a  
690 prominent role in the rapid recovery of plants under water deficit in this study, since in  
691 addition to osmoregulation and osmoprotection, it is still a stock of carbon and nitrogen  
692 that is available to the plant during the post-rehydration recovery process (Tan et al. 2006;  
693 Nounjan et al. 2018).

694         A common process by which plants increase their amino acid concentration is  
695 through protein degradation during stresses as water stress (Lee et al. 2013; Souza et al.

696 2020). Since the protein contents were not influenced by the water regime, the higher  
697 amino acid content found in plants cultivated in sandy clay loam soil is probably related  
698 to the greater fertility of this soil, compared to the sandy soil. A more fertile soil can offer  
699 more nutrients for the synthesis of biomolecules such as amino acids, and these  
700 compounds can accumulate under stress situations where protein synthesis (and the use  
701 of this substrate) is also impaired (Souza et al. 2020). Thus, even without the action of  
702 proteases, plants grown in sandy clay loam soil may have been able to increase the levels  
703 of this osmoregulator, which was not observed in plants grown in sandy soil (with lower  
704 fertility) in this experiment

705         The increase in the concentration of amino acids brings advantages to plants  
706 because, as proline, this compound can act as osmoprotectors and also in cell signaling,  
707 preventing photooxidative damage (Vieira et al. 2017). Amino acids accumulation  
708 probably brought some benefit to *M. urundeuva* cultivated in sandy clay loam soil, once,  
709 despite suffering with reductions in the effective quantum efficiency of PSII, maintained  
710 its maximum quantum efficiency of PSII preserved. Although many studies with plants  
711 native to semiarid regions report increased levels of this organic compound (Vieira et al.  
712 2017), Souza et al. (2020) report reductions in the content of amino acids, protein and  
713 total soluble sugars in plants of *M. urundeuva* under water deficit. Thus, the results of  
714 these studies strongly suggest that its amino acid concentration during periods of water  
715 deficit may be related to the type of soil where *M. urundeuva* is established.

716         This study presents the first evidence of the influence of soil type on the  
717 physiology of *M. urundeuva* under water deficit situation. Our findings support that the  
718 soil characteristics can influence the response pattern of *M. urundeuva* to stress by water  
719 deficit and its subsequent recovery. Contrary to expectations, plants in sandy clay loam  
720 soil reached photosynthetic rates close to zero faster and required more time to recover  
721 than plants in sandy soil, which can be attributed to the higher concentration of solutes in  
722 this soil. Despite this, their stomatal response to moderate water deficit is more efficient,  
723 which is perceived by the inability of plants in sandy soil to raise WUE in moderate stress  
724 situations. On the other hand, presumably *M. urundeuva* in sandy soil adopts a different  
725 strategy that is to maintain its stomata opening for longer during the water deficit,  
726 ensuring the necessary CO<sub>2</sub> input to maintain growth rates, despite the greater risks of  
727 hydraulic failure. Even with photosynthetic rates close to zero, *M. urundeuva* did not  
728 suffer with reductions in the maximum quantum efficiency of PSII regardless of the soil  
729 type. Also, plants in sandy clay loam soil accumulates amino acids in addition to proline



730 to osmoregulation and had better water status, revealing that osmoregulation, combined  
731 with the reduction of stomatal opening is an efficient strategy to save water. The large  
732 accumulation of proline in plants in both soil types may have played an important role  
733 also in the rapid recovery of plants after the water deficit, given its role as an  
734 osmoprotective and as a carbon and nitrogen storage after rehydration.

735 We emphasize the need for conservation actions for communities of *M. urundeuva*  
736 growing in sandy soils which, given their characteristics with degree of anisohydrism,  
737 have a greater risk of death from hydraulic failure with the increase in duration and  
738 intensity of drought events predicted due to climate changes.

739

#### 740 **References**

741

742 Ai Z, Zhang J, Liu H, Xin Q, Xue S, Liu G (2017) Soil nutrients influence the  
743 photosynthesis and biomass in invasive *Panicum virgatum* on the Loess Plateau in  
744 China. *Plant Soil* 418:153-164

745

746 Albuquerque UP, Oliveira RF (2007) Is the use-impact on native Caatinga species in  
747 Brazil reduced by the high species richness of medicinal plants? *J Ethnopharmacol*  
748 113:156–170

749

750 Asensio V, Flórido FG, Ruiz F, Perlatti F, Otero XL, Oliveira DP, Ferreira TO (2019) The  
751 potential of a Technosol and tropical native trees for reclamation of copper-polluted  
752 soils. *Chemosphere* 220:892-899

753

754 Barros V, Melo A, Santos M, Nogueira L, Frosi G, Santos MG (2020) Different resource-  
755 use strategies of invasive and native woody species from a seasonally dry tropical  
756 forest under drought stress and recovery. *Plant Physiol Bioch* 147:181–190

757

758 Bertonha LJ, Freitas LMM, Cambuim J, Moraes MLT, Sebbenn AM (2016) Selection of  
759 *Myracrodruon urundeuva* progenies based on phenological traits and growth for  
760 reconstitution of legal reserve areas. *Sci For* 44:95-104

761

762 Bielecki RL, Turner A (1966) Separation and estimation of amino acids in crude plant  
763 extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. *Anal Biochem* 17:278-293

- 764  
765 Botkin DB (2007) Forecasting the Effects of Global Warming on Biodiversity.  
766 BioScience 57:227-236  
767
- 768 Bradford MM (1976) The dye-binding assay for protein. Anal Biochem 72:248-254  
769
- 770 Carvalho PER (2003) Aroeira-verdadeira: taxonomia e nomenclatura. Colombo,  
771 Embrapa Florestas - Circular Técnica (INFOTECA-E).  
772 <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/312989>. Accessed 02  
773 January 2021  
774
- 775 Coelho FF, Capelo C, Ribeiro LC, Figueira JEC (2008) Reproductive modes in *Leiothrix*  
776 (Eriocaulaceae) in south-eastern Brazil: the role of microenvironmental heterogeneity.  
777 Ann Bot 101:353–360  
778
- 779 Costa AS, Freire ALO, Bakke IA, Pereira FHF (2015) Respostas fisiológicas e  
780 bioquímicas de plantas de aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão) ao déficit  
781 hídrico e posterior recuperação. Irriga 20:705-717  
782
- 783 Critchley C (1998) Photoinhibition. In: Raghavendra AS (ed) Photosynthesis: A  
784 comprehensive treatise. Cambridge University Press, Cambridge, pp 264-272  
785
- 786 Curran TJ, Clarke PJ, Warwick NWM (2013) Drought survival of Australian rainforest  
787 seedlings is influenced by species evolutionary history and soil type. Aust J Bot 61:22–  
788 28  
789
- 790 Curran TJ, Clarke PJ, Warwick NWM (2009) Water relations of woody plants on  
791 contrasting soils during drought: does edaphic compensation account for dry rainforest  
792 distribution? Aust J Bot 57:629–639  
793
- 794 Dombroski JLD, Freitas RMO, Tomczak VE, Pinto JRS, Farias RM (2014)  
795 Ecophysiology of water stressed *Handroanthus impetiginosus* (Mart. Ex. DC) Mattos)  
796 seedlings. Sci For 42:155-163  
797

- 798 Dombroski JLD, Praxedes SC, Freitas RMO, Pontes FM (2011) Water relations of  
799 Caatinga trees in the dry season. *S Afr J Bot* 77:430-434  
800
- 801 Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers PA, Smith F (1956) Colorimetric method for  
802 determination of sugars and related substances. *Anal Chem* 28:350-356  
803
- 804 Falahi H, Sharifi M, Ahmadian CN, Zare MH (2018) Water stress alleviation by  
805 polyamines and phenolic compounds in *Scrophularia striata* is mediated by NO and  
806 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>. *Plant Physiol Biochem* 130:139-147  
807
- 808 Flexas J, Medrano H (2002) Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal  
809 and non-stomatal limitations revisited. *Ann Bot* 89:183–189  
810
- 811 Freire FCJ, Silva-Pinheiro J, Santos JS, Silva AGL, Camargos LS, Endres L, Justino GC  
812 (2021) Proline and antioxidant enzymes protect *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae) from  
813 transitory water deficiency. *Rodriguésia* (no prelo)  
814
- 815 Gonçalves JFC, Silva CEM, Guimarães DG (2009) Photosynthesis and water potential of  
816 andiroba seedlings submitted to water stress and rewetting. *Pesqui Agropecu Bras*  
817 44:8-14  
818
- 819 Guerrieri R, Belmecheri S, Ollinger SV, Asbjornsen H, Jennings K, Xiao J, Stocker BD,  
820 Martin M, Hollinger DY, Bracho-Guarrillo R, Clark K, Dore S, Kolb T, Munger W,  
821 Novick K, Richardson AD (2019) Disentangling the role of photosynthesis and  
822 stomatal conductance on rising forest water-use efficiency. *Proc. Natl Acad. Sci.*  
823 116:16909–16914. <https://doi.org/10.1073/pnas.1905912116>  
824
- 825 Hatfield JL, Dold C (2018) Water-use efficiency: advances and challenges in a changing  
826 climate. *Front Plant Sci.* <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00103>  
827
- 828 Husen A, Iqbal M, Aref IM (2014) Growth, water status, and leaf characteristics of  
829 *Brassica carinata* under drought and rehydration conditions. *Braz J Bot* 37:217-227.  
830 <https://doi.org/10.1007/s40415-014-0066-1>  
831

- 832 Jesus JB, Ribeiro MM, Kuplich TM, Souza BB, Gama DC (2019) Statistical analysis of  
833 the spatial relationship of Caatinga and physiographic factors through remote data.  
834 Floresta 49:755-762  
835
- 836 Khalil AM, Murchie EH, Mooney SJ (2020) Quantifying the influence of water deficit  
837 on root and shoot growth in wheat using X-ray Computed Tomography. AoB Plants.  
838 <https://doi.org/10.1093/aobpla/plaa036>  
839
- 840 Krasensky J, Jonak C (2012) Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic  
841 rearrangements and regulatory networks. J Exp Bot 63:1593-1608  
842
- 843 Lee BR, Muneer S, Park SH, Zhang Q, Kim TH (2013) Ammonium-induced proline and  
844 sucrose accumulation, and their significance in antioxidative activity and osmotic  
845 adjustment. Acta Physiol Plant 35:2655–2664. [https://doi.org/10.1007/s11738-013-](https://doi.org/10.1007/s11738-013-1297-7)  
846 1297-7  
847
- 848 Leite EJ (2002) State-of-knowledge on *Myracrodruon urundeuva* Fr. Allemão  
849 (Anacardiaceae) for genetic conservation in Brazil. Perspect Plant Ecol Evol Syst  
850 5:193–206  
851
- 852 Lichtenthaler HK, Buschmann C, Knapp M (2005) How to correctly determine the  
853 different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence  
854 decrease ratio Rfd of leaves with the PAM fluorometer. Photosynthetica 43:379-393  
855
- 856 López JÁ (1987) Árboles comunes del Paraguay. Cuerpo de Paz, Asunción  
857
- 858 Long SP, Humphries S, Falkowski PG (1994) Photoinhibition of photosynthesis in nature.  
859 Annu Rev Plant Biol 45:633-662.  
860 <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.45.060194.003221>  
861
- 862 Lu D, Moran E, Mausel P (2002) Linking Amazonian secondary succession forest growth  
863 to soil properties. Land Degrad Dev 343:331–343  
864

- 865 Maia GN (2004) Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades. D&Z Computação  
866 Gráfica e Editora, São Paulo  
867
- 868 Marques TV, Mendes K, Mutti P et al. (2020) Environmental and biophysical controls  
869 of evapotranspiration from Seasonally Dry Tropical Forests (Caatinga) in the Brazilian  
870 Semiarid. *Agric For Meteorol.* <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.107957>  
871
- 872 Maxwell K, Johnson GN (2000) Chlorophyll Fluorescence - A Practical Guide. *J Exp Bot*  
873 51:659-668  
874
- 875 MMA – Ministério do Meio Ambiente. Instrução Normativa N° 6, de 23 de Setembro de  
876 2008, Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas  
877 (Ministério do Meio Ambiente Instrução Normativa N° 6, 23 de Setembro de 2008)  
878
- 879 Nascimento JML, Moraes TAL, Silva EM, Melo NF, Melo AMY (2014) Crescimento de  
880 plantas de *Bauhinia cheilanta* micorrizadas em dois tipos de solo do bioma. *Rev Bras*  
881 *Ciênc Agrár* 9:570-576  
882
- 883 Nounjan N, Chansongkrow P, Charoensawan V, Siangliw JL, Toojinda T, Chadchawan  
884 S, Theerakulpisut P (2018) High performance of photosynthesis and osmotic  
885 adjustment are associated with salt tolerance ability in rice carrying drought tolerance  
886 QTL: Physiological and Co-expression Network Analysis. *Front Plant Sci.*  
887 <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01135>  
888
- 889 P'erez-Alfocea F, Larcher F (1995) Sucrose and proline accumulated and sugar efflux in  
890 tomato leaf discs affected by NaCl and polyethylene glycol 6000 isoosmotic stresses.  
891 *Plant Sci* 107:9–15  
892
- 893 Pinheiro K, Rodal MJN, Alves M (2010) Floristic composition of different soil types in  
894 a semi-arid region of Brazil. *Rev Caatinga* 23:68-77  
895
- 896 Pedone-Bonfim MVL, Silva DKA, Maia LC, Yano-Melo AM (2018) Mycorrhizal  
897 benefits on native plants of the Caatinga, a Brazilian dry tropical forest. *Symbiosis*  
898 (2018) 74:79–88

- 899
- 900 Queiroz CGS, Garcia QS, Filho JPL (2002) Atividade fotossintética e peroxidação de  
901 lipídios de membrana em plantas de aroeira-do-sertão sob estresse hídrico e após  
902 reidratação. *Braz J Plant Physiol* 14:59-63
- 903
- 904 Rena AB, Masciotti GZ (1976) The effect of dehydration on nitrogen metabolism and  
905 growth of bean cultivars (*Phaseolus vulgaris* L.). *Rev Ceres* 23:288-301
- 906
- 907 Ribeiro JF, Sano SM, Macedo J, Silva JÁ (1983) Os principais tipos fitofisionômicos da  
908 região dos Cerrados. Boletim de pesquisa (EMBRAPA/CPAC), Planaltina.  
909 <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/548930/1/bolpd21.pdf>  
910 f. Accessed 14 January 2021
- 911
- 912 Rodrigues PMS, Silva JO, Eisenlohr PV, Schaefer CEGR (2015) Climate change effects  
913 on the geographic distribution of specialist tree species of the Brazilian tropical dry  
914 forests. *Braz J Biol* 75:679-684
- 915
- 916 Saad JCC, Lopes JLW, Santos TA (2009) Manejo hídrico em viveiro e uso de hidrogel  
917 na sobrevivência pós-plantio de *Eucalyptus urograndis* em dois solos diferentes. *Eng*  
918 *Agríc* 29:404-411
- 919
- 920 Santos CVB, Baptista GMM, Moura MSB (2017) Seasonality of vegetation indices in  
921 different land uses in the São Francisco Valley. *Journal of Hyperspectral Remote*  
922 *Sensing* 7:158-167
- 923
- 924 Scholander PF, Hammel HT, Hemmingsen EA, Bradstreet ED (1965) Hydrostatic  
925 pressure and osmotic potentials in leaves of mangroves and some other plants. *Proc*  
926 *Natl Acad Sci USA* 51:119-125
- 927
- 928 Sellan G, Thompson J, Majalap N, Brearley FQ (2019) Soil characteristics influence  
929 species composition and forest structure differentially among tree size classes in a  
930 Bornean heath forest. *Plant Soil* 438:173–185
- 931

- 932 Sharma P, Jha AB, Dubey RS, Pessarakli M (2012) Reactive Oxygen Species, Oxidative  
933 Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions.  
934 J Bot doi:10.1155/2012/217037  
935
- 936 Silva-Pinheiro J, Lins L, Souza FC, Silva CEM, Moura FBP, Endres L, Justino GC (2016)  
937 Drought-stress tolerance in three semi-arid species used to recover logged areas. Braz  
938 J Bot 39:1031-1038  
939
- 940 Souza LM, Barbosa MR, Morais MB, Palhares LN, Ulisses C, Camara TR (2020)  
941 Biochemical and morphophysiological strategies of *Myracrodruon urundeuva* plants  
942 under water deficit. Biol Plantarum 64:20-31  
943
- 944 Stewart CR (1973) The effect of wilting on proline metabolism in excised bean leaves in  
945 the dark. Plant Physiol 51:508-11  
946
- 947 Tan YK, Liang Z, Shao H, Du F (2006) Effect of water deficits on the activity of anti-  
948 oxidative enzymes and osmoregulation among three different genotypes of *Radix*  
949 *astragali* at seeding stage. Colloids Surf B Biointerfaces.  
950 <https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2006.02.014>  
951
- 952 Turner NC (1981) Techniques and experimental approaches for the measurement of plant  
953 water status. Plant Soil 58:339-366  
954
- 955 Tyree MT, Sperry JS (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. Annu  
956 Rev Plant Physiol 40:19-38  
957
- 958 Vieira EA, Silva MG, Moro CF, Laura VA (2017) Physiological and biochemical changes  
959 attenuate the effects of drought on the Cerrado species *Vatairea macrocarpa* (Benth.)  
960 Ducke. Plant Physiol Biochem 115:472-483  
961
- 962 Volpato GH, Martins SV (2013) The bird community in naturally regenerating  
963 *Myracrodruon urundeuva* (Anacardiaceae) forest in Southeastern Brazil. Rev Biol  
964 Trop 61:1585-1595  
965

- 966 Wang B, Zhang J, Pei D, Yu L (2020) Combined effects of water stress and salinity on  
967 growth, physiological and biochemical traits in two walnut genotypes. *Physiol*  
968 *Plantarum*. <https://doi.org/10.1111/ppl.13316>  
969
- 970 Yemm EW, Cocking EC, Ricketts RE (1955) The Determination of Amino Acids with  
971 Ninhydrin. *The Analyst* 80:209-213  
972



## CONCLUSÕES

Contrariando as expectativas, as plantas em solo franco argilo arenoso atingiram taxas fotossintéticas próximas a zero mais rapidamente e necessitaram de um tempo maior para recuperação do que as plantas em solo arenoso, o que pode ser atribuído à maior concentração de solutos no solo. Apesar disso, sua resposta estomática ao déficit hídrico moderado é mais eficiente, o que foi percebido pela incapacidade das plantas em solo arenoso de aumentar a eficiência do uso da água sob estas condições. Por outro lado, provavelmente *M. urundeuva* em solo arenoso adota uma estratégia diferente que é manter sua abertura estomática por mais tempo durante o déficit hídrico, garantindo o influxo de CO<sub>2</sub> necessário para manter as taxas de crescimento, apesar dos maiores riscos de falha hidráulica. Mesmo com taxas fotossintéticas próximas a zero, *M. urundeuva* não sofreu redução na eficiência quântica máxima do PSII em nenhum tipo de solo. Além disso, plantas em solo franco argilo arenoso acumularam aminoácidos além de prolina para osmorregulação e apresentam melhor status hídrico, revelando que a osmorregulação, combinada com a redução da abertura estomática, é uma estratégia eficiente para a economia água. O considerável acúmulo de prolina nas plantas de ambos os tipos de solo pode ter desempenhado um papel importante também na rápida recuperação das plantas após o déficit hídrico, dado seu papel como osmoprotetor e como estoque de carbono e nitrogênio.

Os achados apresentados nesta dissertação têm grande relevância para a construção do conhecimento acerca da fisiologia das espécies arbóreas, em especial as nativas de ambientes semiáridos. De forma específica, ainda, o manuscrito apresentado no capítulo 2 reforça como outros fatores além do déficit hídrico devem ser levados em conta ao se avaliar o risco representado pelas mudanças climáticas e a consequente alteração de distribuição geográfica imposta à diversas espécies. O risco oferecido torna-se maior quando ameaça a distribuição de espécies já ameaçadas de extinção e também àquelas consideradas chaves para a manutenção da biodiversidade em biomas ameaçados, como a floresta tropical sazonalmente seca.

Os resultados deste estudo revelam a necessidade de ações imediatas de conservação dada a problemática das mudanças climáticas e sua relação

com a fisiologia de *M. urundeuva*. Pôde ser percebido através deste estudo que as comunidades de *M. urundeuva* em regiões de solo arenoso possuem uma resposta estomática com elevado grau de anisohidrismo, ou seja, mantêm seus estômatos abertos durante a maior parte do período de deficiência hídrica. Esta estratégia, contudo, representa um considerável aumento das chances da morte destas plantas por falha hidráulica e assim, da extinção destas comunidades em um cenário onde eventos de seca se tornam progressivamente mais longos e mais severos.