



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

CAMILA ÂNGELO JERÔNIMO DOMINGUES

**ESTRATÉGIAS DE SOBREVIVÊNCIA À SECA DE PLANTAS JOVENS DE CLIMA
TROPICAL SAZONALMENTE SECO**

FORTALEZA

2018

CAMILA ÂNGELO JERÔNIMO DOMINGUES

ESTRATÉGIAS DE SOBREVIVÊNCIA À SECA DE PLANTAS JOVENS DE CLIMA
TROPICAL SAZONALMENTE SECO

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Prof^ª. Dra. Francisca Soares de Araújo.

Co-orientadores: Dr. Bruno Cruz de Souza,
Dra. Ellen Cristina Dantas de Carvalho.

FORTALEZA

2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária
Biblioteca Central do Campus do Pici Prof. Francisco José de Abreu Matos

-
- D718e Domingues, Camila Ângelo Jerônimo.
Estratégias de sobrevivência à seca de plantas jovens de clima tropical sazonalmente seco /
Camila Ângelo Jerônimo. – 2018.
68 f. : il. color.
- Tese (doutorado)–Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-
Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2018.
Orientação: Profa. Dra. Francisca Soares Araújo.
Coorientação: Prof. Dr. Bruno Cruz de Souza.
Coorientação: Profa. Dra. Ellen Cristina Dantas de Carvalho.
1. Caules fotossintetizantes. 2. Longevidade foliar 3. Mudanças climáticas. 4. Órgãos de
reservas subterrâneos. 5. Resistência à seca. I. Título.

CAMILA ÂNGELO JERÔNIMO DOMINGUES

ESTRATÉGIAS DE SOBREVIVÊNCIA À SECA DE PLANTAS JOVENS DE CLIMA
TROPICAL SAZONALMENTE SECO

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: 27/03/2018.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Francisca Soares de Araújo
Universidade Federal do Ceará

Profa. Dra. Roberta Boscaini ZandavaLFi
Universidade Federal do Ceará

Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa
Universidade Federal do Ceará

Prof. Dr. André Luiz Alves de Lima
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof. Dra. Andréa Pereira Silveira
Universidade Estadual do Ceará

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço a Deus que me guiou e me deu forças quando eu me senti desamparada.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pela concessão da bolsa de doutorado;

Aos meus pais, Luciano Ângelo e Angelita Domingues, que sempre me apoiaram e, mesmo sem saberem, foram a fonte da minha persistência quando pensei em desistir;

Ao meu companheiro de vida, Clemir Candeia, que me apoiou, me incentivou e me ajudou em todas as etapas desse longo caminho, desde as coletas na casa de vegetação às análises em laboratório;

À minha orientadora, Dra. Francisca Araújo, por ter aceitado orientar esta tese apesar de não fazer parte da sua linha de pesquisa;

Aos meus co-orientadores e amigos, Dr. Bruno Cruz e Dra. Ellen Carvalho, que participaram ativamente durante toda minha jornada, desde discussões de ideias e dados às coletas na casa de vegetação;

Aos parceiros de trabalho, Dr. Fernando Martins, Dr. Peter Groenendijk e Dr. Rafael Oliveira, pelas discussões imensamente produtivas e pela confiança em mim e no meu trabalho;

Ao Dr. Enéas Gomes Filho por abrir as portas do Laboratório de Fisiologia Vegetal e ter dado suporte nas análises de carboidratos não estruturais. Ao pessoal do laboratório pela ajuda e apoio, em especial, a Isabelle Pereira, pela amizade e ajuda em laboratório. Ao biólogo Dr. Carlos Eduardo, que me ensinou toda a técnica, e ao técnico de laboratório, Lucas Muriel, que me ajudou a lavar muitas vidrarias;

Aos colegas da Pós-Graduação que realizaram experimentos na casa de vegetação na mesma época, Dayana Oliveira, Alexandre Holanda e Thor Tavares, pelas conversas, ajuda e apoio. À Selma, pelos ensinamentos sobre germinação e pelas doações de diversas sementes;

Ao pessoal do Laboratório de Fitogeografia, Bruno Menezes, Soraya Macedo, Taysla Roberta, Sandara Brasil, Dalva Zanina e Vaneicia Gomes, pelo amizade e apoio nos momentos difíceis;

Aos amigos formados ao longo da Pós-Graduação, Luciana Cordeiro, Vinícius Leite, Ana Lúcia e Otilia, pelo apoio e por tornarem esse árduo caminho mais leve;

Aos meu familiares que sempre me apoiaram e torceram para eu alcançar meus objetivos. E a todas as outras pessoas que, por ventura eu tenha esquecido de mencionar, mas que em algum momento dessa jornada foram fundamentais para que eu chegasse até aqui!

À todos vocês, muito obrigada!

RESUMO

Cenários climáticos futuros preveem aumento na temperatura e diminuição na quantidade de precipitação nas regiões mais secas. Secas extremas ocasionarão o aumento das taxas de mortalidade de plantas, o que potencialmente afetará a composição e a estrutura das comunidades. Compreender como as plantas jovens respondem ao aumento da seca é importante para auxiliar no entendimento de como as plantas responderão ao aumento de seca devido às mudanças climáticas. Além de possibilitar a identificação de quais espécies serão mais vulneráveis às mudanças climáticas. Investigamos quais são os mecanismos de sobrevivência à seca de plantas jovens de 13 espécies arbóreas que ocorrem em ambientes sob clima tropical sazonalmente seco. Tais espécies apresentam diversas respostas fenológicas e fisiológicas, sendo agrupadas em grupos funcionais distintos. Selecionamos plantas jovens e simulamos um evento de seca extrema de 214 dias em casa de vegetação. Analisamos quais traços da planta estão relacionados com a capacidade de resistir à seca e a importância de caules verdes e órgãos de reserva subterrâneos no balanço de carbono e na capacidade de recuperação à seca. Também avaliamos os traços que influenciam a longevidade foliar (LF), nosso indicador de resistência à seca, mensuramos a biomassa, o conteúdo relativo de água nas porções raiz, caule e folhas; a concentração de carboidratos não estruturais (CNE) na raiz e no caule, taxa fotossintética, condutância estomática, potencial hídrico na madrugada e ao meio dia, transpiração, eficiência instantânea no uso da água, e eficiência intrínseca no uso da água. Nossos resultados demonstraram que a LF é influenciada por todos os traços analisados, e que a maior resistência à seca foi influenciada por caracteres relacionados às reservas de água na folha e de CNE no caule. Demonstramos também que a associação dos traços funcionais caules fotossintéticos, órgãos de reserva subterrâneos e baixa densidade de madeira – estratégia de recuperação pós-seca – possibilitam o aumento da reserva de CNE, o que permitiu a sobrevivência após seca extrema das plantas com tais características. As plantas jovens de espécies que apresentam maior resistência à seca, ou seja, LF maior, e que possuem estratégias de recuperação pós-seca potencialmente serão as menos vulneráveis à seca em função das mudanças climáticas.

Palavras-chave: Caules fotossintetizantes. Longevidade foliar. Mudanças climáticas. Órgãos de reserva subterrâneos. Resistência à seca.

ABSTRACT

Future climate scenarios predict an increase in temperature and a decrease in precipitation. Extreme droughts will lead to increased plant mortality rates and such events will potentially affect the composition and structure of communities. Understanding how saplings respond to increased drought is important to help understand how plants will respond to increased drought due to climate change. In addition, it enables the identification of which species will be most vulnerable to climate change. We investigated which are the drought survival mechanisms of 13 species saplings that occur in tropical seasonally dry climate. These species present diverse phenological and physiological responses, being grouped in different functional groups. We select saplings and simulated an extreme drought event of 214 days in a greenhouse. We analyzed which plant traits are related to the drought resistance ability and the importance of green stems and underground reserve organs in the carbon balance and drought recovery capacity. As well, we evaluated the traits that influence leaf longevity (LF), our indicator of resistance to drought. We measured biomass, relative water content in the fractions root, stem and leaf; and non-structural carbohydrate concentration (NSC) in root and stem, photosynthetic rate, stomatal conductance, predawn and midday water potential, transpiration, instantaneous efficiency in water use, and intrinsic efficiency in water use. Our results demonstrated that LF is influenced by all the traits analyzed, and that the higher resistance to drought was influenced by reserves of leaf water and NSC in stem. We also demonstrated that the combination of the functional traits photosynthetic stems, underground storage organs and low wood density enables the increasing reserve of NSC, which allowed the survival after extreme drought of the plants with such traits. Species that are more resistant to drought, that is, longer LF, and that have post-drought recovery strategies will potentially be the least vulnerable to drought due to climate change.

Keywords: Climate changes. Drought resistance. Leaf longevity. Photosynthetic stems. Underground storage organs.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Características gerais das espécies lenhosas em ambientes sazonalmente secos selecionadas para esse estudo 25
- Figura 2 – Diferenças na biomassa total (a) e conteúdo relativo de água (b) entre os grupos (ED_L, ED_H, e LD_H) sob seca extrema. Variáveis foram comparadas entre o ponto quando as plantas jovens estavam sem folhas (sem a fonte de carbono) e após 214 dias de seca extrema. ED_L: decíduas precoces com baixa densidade de madeira (verde). ED_H: decíduas precoces com alta densidade de madeira (cinza). LD_H: decíduas tardias com alta densidade de madeira (marrom) 27
- Figura 3 – Diferenças na concentração de açúcar solúvel (a), concentração de amido (b) e concentração de carboidratos não estruturais total (c) entre os grupos (ED_L, ED_H, e LD_H) sob seca extrema. As variáveis foram comparadas entre o ponto quando as plantas jovens estavam sem folhas (sem a fonte de carbono) e após 214 dias de seca extrema (mortalidade). ED_L: decíduas precoces com baixa densidade de madeira (verde). ED_H: decíduas precoces com alta densidade de madeira (cinza). LD_H: decíduas tardias com alta densidade de madeira (marrom) 29
- Figura 4 – Traços de sobrevivência à seca em plantas jovens de espécies arbóreas decíduas na seca de ambientes sazonalmente secos. Caules verdes de *Amburana cearensis* sob condições ótimas (a) e sob seca extrema (b). Órgãos de reserva subterrâneos de *A. cearensis* sob seca extrema (c). Setas apontam os detalhes 30

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Características gerais das espécies lenhosas em ambientes sazonalmente secos selecionadas para esse estudo	37
Tabela 2 – Parâmetros demográficos de populações adultas das espécies selecionadas nesse estudo	38
Tabela 3 – Características gerais das espécies lenhosas da caatinga no nordeste do Brasil selecionadas para esse estudo. DM = densidade da madeira, QASat = quantidade de água saturada	44
Tabela 4 – Análise de variância (ANOVA) das variáveis estruturais (B_f , B_r), capacidade hídrica (CRA_t , CRA_f), trocas gasosas (A_{max} , E , g_s , EUA_i , EUA , Ψ_{pd} , Ψ_{md}) e reserva energética (CNE_t , CNE_c) entre as espécies. B_f = biomassa de folhas; B_r = biomassa de raízes; CRA_t = conteúdo relativo de água total; CRA_f = conteúdo relativo de água das folhas; A_{max} = taxa máxima de assimilação de CO_2 ; E = transpiração; g_s = condutância estomática; EUA_i = eficiência instantânea no uso da água; EUA = eficiência intrínseca no uso da água; Ψ_{pd} = potencial hídrico na madrugada; Ψ_{md} = potencial hídrico ao meio dia; CNE_t = carboidratos não estruturais total; CNE_c = carboidratos não estruturais do caule. Média e desvio padrão	50
Tabela 5 – Resumo do modelo linear generalizado (GLM) para a variável resposta longevidade foliar (LF; modelo geral)	52
Tabela 6 – Resumo do modelo linear generalizado (GLM) para longevidade foliar (LF) longa (modelo LF longa) e curta (modelo LF curta)	53

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	12
2. GREEN SUCCULENT STEMS AND SUGARS IN UNDERGROUND STORAGE ORGANS ALLOW POST-DROUGHT RECOVERY IN TROPICAL DROUGHT-DECIDUOUS SPECIES	16
3. QUAIS TRAÇOS NO CONTÍNUO RAIZ-CAULE-FOLHA MELHOR EXPLICAM A LONGEVIDADE FOLIAR EM PLANTAS JOVENS DE CLIMA TROPICAL SAZONALMENTE SECO?	40
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS	58
REFERÊNCIAS	59

1 INTRODUÇÃO GERAL

Eventos de seca causam altas taxas de mortalidade em plantas de diversos ecossistemas, incluindo desde clima temperado sazonalmente seco (e.g. BRESHEARS *et al.*, 2005) aos trópicos de clima úmido (e.g. PHILLIPS *et al.*, 2009; SANTIAGO *et al.*, 2016). O aumento na frequência global de eventos de mortalidade induzidos pela seca têm sido argumentado como evidência de vulnerabilidade de espécies arbóreas às mudanças climáticas (ALLEN *et al.*, 2010; SETTELE *et al.*, 2014). Em regiões onde a variação climática histórica é pequena, como nos trópicos úmidos, a exposição a eventos de seca severa e aumento na temperatura potencialmente aumentará a mortalidade de táxons menos tolerantes à seca (DA COSTA *et al.*, 2010). Por outro lado, mesmo em regiões com grandes variações climáticas históricas e cuja flora é tolerante à seca (e.g. em ecossistemas áridos e semiáridos), o risco de eventos de seca extrema intensificarem a mortalidade é alto (REICHSTEIN *et al.*, 2013). Os mecanismos de mortalidade induzidos pela seca, do tipo fome de carbono – fechamento dos estômatos aliado a demanda metabólica contínua – e falha hidráulica – interrupção da coluna de água dentro do sistema condutor –, têm sido amplamente investigados (ALLEN *et al.*, 2017; MCDOWELL *et al.*, 2008; MCDOWELL *et al.*, 2011; MCDOWELL *et al.*, 2013). No entanto, outra forma de avaliar os efeitos do aumento da aridez é através da análise dos traços das estratégias de sobrevivência à seca (MARTIN-STPAUL; DELZON; COCHARD, 2017; MIRANDA *et al.*, 2010), que permite identificar quais espécies serão mais afetadas e quais serão menos vulneráveis às secas futuras, previstas em cenários de mudanças climáticas.

Sabemos que plantas de ambientes tropicais sazonalmente secos apresentam diferentes estratégias funcionais de sobrevivência às condições estressantes (CHOAT *et al.*, 2005; PIVOVAROFF *et al.*, 2016). As estratégias funcionais resultam da combinação de determinados traços (WESTOBY *et al.*, 2002). Dentre os traços envolvidos nas estratégias de sobrevivência à seca em plantas estão densidade da madeira (BORCHERT, 1994), deciduidade foliar na seca, caules verdes fotossintetizantes (SANTIAGO *et al.*, 2016), regulação da transpiração e do potencial hídrico da planta (ENGELBRECHT; KURSAR; TYREE, 2005; KNAPP *et al.*, 2002; TYREE; EWERS, 1991), investimento em órgãos de reserva (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012), além da capacidade das plantas recuperarem determinadas funções após eventos de seca (VAN RUIJVEN; BERENDSE, 2010). A capacidade de recuperação é expressa pela rebrota dos tecidos

acima do solo (BOND; MIDGLEY, 2001) e envolve o reestabelecimento das relações hídricas, metabolismo do carbono e/ou biomassa da planta (YIN; BAUERLE, 2017). A capacidade de rebrota é essencial para manutenção de populações nos estádios iniciais (BOND; MIDGLEY, 2001). Entretanto, sua função tem sido negligenciada, apesar de ser importante para entender as potenciais respostas das plantas às mudanças climáticas.

A longevidade foliar é uma característica integradora de resistência à seca e está relacionada ao uso da água e ao crescimento das plantas (BLONDER *et al.*, 2011; MUNNÉ-BOSCH; JUBANY-MARÍ; ALEGRE, 2001; MUNNÉ-BOSCH; ALEGRE, 2004; WRIGHT *et al.*, 2004). Diferenças interespecíficas na longevidade foliar estão relacionadas às variações nas características fisiológicas e estruturais das folhas (REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997), incluindo taxas de assimilação de carbono (WRIGHT *et al.*, 2004), e características da madeira (BORCHERT, 1994; LIMA *et al.*, 2012; OLIVEIRA *et al.*, 2015). A madeira exerce diversas funções, como o suporte mecânico, a condução de água ao longo do contínuo solo-planta-atmosfera, e o estoque de água e nutrientes (CHAVE *et al.*, 2009; PRATT *et al.*, 2007). Espécies com baixa densidade de madeira apresentam deciduidade precoce, enquanto em espécies com alta densidade as folhas podem ser precoces, tardias ou sempre-verdes (BORCHERT, 1994; LIMA *et al.*, 2012; OLIVEIRA *et al.*, 2015). Embora diversos estudos tenham investigado a influência da densidade de madeira na longevidade foliar (BORCHERT, 1994; LIMA *et al.*, 2012; OLIVEIRA *et al.*, 2015), pouca atenção tem sido dada aos demais traços específicos, como biomassa e concentração de carboidratos não estruturais (CNE), das espécies que podem influenciar na resposta fenológica da planta.

Caules verdes fotossintéticos contribuem para o balanço geral de carbono na planta (SAVEYN *et al.*, 2010) e são considerados uma das características de sobrevivência à seca (SANTIAGO *et al.*, 2016). Em espécies decíduas, os caules fotossintetizantes mantêm a atividade fisiológica, mesmo quando o suprimento de fotoassimilados das folhas cessa devido à queda foliar (CERNUSAK; CHEESMAN, 2015). A fotossíntese no caule constitui uma fonte intermediária de NSC capaz de suprir demandas energéticas locais (BAERDEMAEKER *et al.*, 2017). Caules verdes aumentam a produção de CNE que, quando excede as demandas metabólicas, tal aumento contribui para o estoque de reservas (SAVEYN *et al.*, 2010). Em condições de seca, as reservas de CNE são essenciais para a sobrevivência, pois tamponam a insuficiência da atividade fotossintética foliar e também participam da osmorregulação e do funcionamento hidráulico (O'BRIEN *et al.*, 2014).

Portanto, plantas que apresentam investimento em órgãos de reserva são capazes de acumular maior quantidade de CNE, água e outros nutrientes importantes na rebrota e na recuperação após distúrbios, como secas extremas (CHAPIN; SCHULZE; MOONEY, 1990; FALLAS-CEDEÑO *et al.*, 2010; POORTER; KITAJIMA, 2007; TISSUE; WRIGHT, 1995; ZIMMERMAN; WHIGHAM, 1992).

Além de suprirem as demandas ao longo do desenvolvimento (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012), os órgãos de reserva também suprem as demandas em condições estressantes (FALLAS-CEDEÑO *et al.*, 2010). O crescimento a partir das reservas armazenadas ocorre tanto na parte aérea, produção de folhas novas e rebentos, como abaixo do solo, investimento em biomassa do sistema radicular (BORCHERT, 1994; POORTER; MARKESTEIJN, 2007). Durante o período de seca, a concentração de CNE no caule e nas raízes das plantas pode aumentar devido à alocação preferencial para reservas e não para crescimento (CARPENTER; PEZESHKI; SHIELDS, 2008; DUAN *et al.*, 2013; GALVEZ; LANDHÄUSSER; TYREE, 2011; GARCÍA-SÁNCHEZ *et al.*, 2007) ou diminuir devido ao consumo para manutenção metabólica (FRIEDLINGSTEIN *et al.*, 1999; HARTMANN *et al.*, 2013; HARTMANN; ZIEGLER; TRUMBORE, 2013; MITCHELL *et al.*, 2013; MYERS; KITAJIMA, 2007). Aumento ou diminuição nas concentrações de CNE estão relacionadas às diferentes estratégias de resistência à seca. No entanto, trabalhos vem mostrando que plantas jovens com reservas iniciais maiores de CNE aumentam as chances de sobrevivência durante o período seco (KOBÉ, 1997; MYERS; KITAJIMA, 2007). Assim, plantas jovens com estratégias que permitem armazenamento de quantidades maiores de CNE terão maiores chances de sobrevivência sob condições extremas, como a seca.

Assim como os CNE, o estoque de água também é importante para a sobrevivência das plantas em ambientes com limitação hídrica (SMEDT *et al.*, 2012; VAN DEN BILCKE *et al.*, 2013; WÜRTH *et al.*, 2005). A água armazenada funciona como fonte secundária para transpiração foliar (MEINZER *et al.*, 2010; SCHOLZ *et al.*, 2008). Além disso, reduz os efeitos das limitações estomáticas sobre a fotossíntese durante a seca, pois mantém o potencial hídrico da planta relativamente constante (BUCCI *et al.*, 2004; SANTIAGO *et al.*, 2004), e protege a planta contra os danos resultantes da escassez de água no solo (ARABZADEH, 2012), o que resulta em maiores taxas de crescimento (CARRASCO *et al.*, 2015).

Diante de cenários de mudanças climáticas futuras, determinar as respostas das plantas ao aumento da seca ajuda a preencher a lacuna sobre quais espécies serão mais resilientes às secas, isto é, as mais prováveis de sobreviver. Tais cenários futuros resultarão em mudanças na composição e estrutura das comunidades, principalmente em ambientes tropicais sazonalmente secos. Alterações na composição de espécies podem mudar a densidade média da madeira de um local, e isso ocasionará mudanças significativas no estoque de carbono florestal (BUNKER *et al.*, 2005). Nesta tese, investigamos quais são os mecanismos de sobrevivência à seca de plantas jovens de espécies arbóreas que ocorrem em clima tropical sazonalmente seco. Examinamos esses mecanismos em dois níveis, o primeiro compreendeu a planta toda – a influência de traços relacionados ao contínuo raiz-caule-folha sobre a longevidade foliar –, uma análise mais geral da resistência à seca. No outro nível, analisamos caracteres mais refinados, compreendendo um nível de órgãos – associação de caules verdes e órgãos de reserva subterrâneos –, para averiguar a capacidade de recuperação após a seca das plantas jovens.

No capítulo 1, investigamos como os caules verdes e os órgãos de reserva subterrâneos contribuem no balanço de carbono e na recuperação pós-seca de plantas jovens de espécies decíduas na seca. Propomos a hipótese que caules verdes e órgãos de reserva subterrâneos são traços chave para a manutenção de um balanço de carbono positivo e rebrota após seca extrema. Comparamos biomassa, conteúdo relativo de água e concentração de CNE no período quando as plantas jovens estavam sem a fonte de carbono foliar e após seca extrema. No capítulo 2, investigamos quais traços da planta jovem estão relacionados com a capacidade de resistir à seca. Esperamos que os traços relacionados à capacidade de retenção hídrica e biomassa fossem os principais determinantes da maior longevidade foliar. Assumimos como hipótese que a resistência à seca está ligada a variáveis estruturais da planta e à sua capacidade de manter uma reserva energética. Avaliamos a influência dessas variáveis sobre a longevidade foliar das plantas jovens para identificarmos quais traços estão diretamente ligados à resistência à seca.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

As espécies com estratégia de recuperação pós-seca – associação de caules verdes, baixa densidade de madeira e órgãos de reserva subterrâneos – apresentaram aumento na concentração de NSC após seca extrema e foram as únicas a rebrotarem após esse período. As espécies sem essa estratégia de recuperação após pós-seca, potencialmente, serão as mais susceptíveis às secas climáticas futuras.

A maior resistência à seca, expressa como longevidade foliar, foi influenciada por traços ligados às reservas de água na folha e aos carboidratos não estruturais presentes no caule. Entretanto, os traços que diminuíram a longevidade foliar, ou seja, baixa resistência à seca, estão relacionados à eficiência das trocas gasosas. O investimento em raiz não prolongou a longevidade das folhas, ao contrário do exposto na literatura.

As espécies que possuem traços que aumentam a resistência à seca, conteúdo relativo de água nas folhas (CRA_f), carboidratos não estruturais no caule (CNE_c) e na raiz (CNE_r), e traços que possibilitam a recuperação da planta após seca extrema, caules verdes, baixa densidade de madeira e órgãos de reserva subterrâneos, são as que apresentaram maiores taxas de sobrevivência em experimentos de secas extremas. Isso indica que espécies com a junção dessas duas estratégias – resistência à seca e recuperação pós-seca – potencialmente, serão as menos afetadas sob condições climáticas futuras. Nossos resultados ajudaram a identificar espécies resistentes à secas futuras, as quais poderão ser utilizadas em esforços de restauração em ambientes semiáridos tropicais.

REFERÊNCIAS

- ACKERLY, D.; BAZZAZ, A. Leaf dynamics , self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. **Oecologia**, v. 101, p. 289–298, 1995.
- ALLEN, C. D. *et al.* A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 4, p. 660–684, 2010.
- ALLEN, K. *et al.* Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? **Environmental Research Letters**, v. 12, n. 2, p. 1-15, 2017.
- ARABZADEH, N. The effect of drought stress on soluble carbohydrates (sugars) in two species of *Haloxylon persicum* and *Haloxylon aphyllum*. **Asian Journal of Plant Sciences**, v. 11, n. 1, p. 44-51, 2012.
- BAERDEMAEKER, N. J. F. *et al.* Sugars from woody tissue photosynthesis reduce xylem vulnerability to cavitation. **New Phytologist**, v. 216, p. 720-727, 2017.
- BLONDER, B. *et al.* Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 14, n. 2, p. 91–100, 2011.
- BOND, W. J.; MIDGLEY, J. J. Ecology of sperouting in woody plants: the persistence niche. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 16, n. 1, p. 45–51, 2001.
- BORCHERT, R. Water status and development of tropical trees during seasonal drought. **Trees-Structure and Function**, v. 8, n. 3, p. 115–125, 1994.
- BRESHEARS, D. D. *et al.* Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, n. 42, p. 15144–15148, 2005.
- BRODRIBB, T. J.; HOLBROOK, N. M. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. **Plant Physiology**, v. 132, p. 2166–2173, 2003.
- BUCCI, S. J. *et al.* Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees from leaf to whole plant. **Tree Physiology**, v. 24, p. 891–899, 2004.
- BUNKER, D. *et al.* Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. **Science**, v. 310, n. 5750, p. 1029–1031, 2005.
- CARPENTER, L. T.; PEZESHKI, S. R.; SHIELDS, F. D. Responses of nonstructural carbohydrates to shoot removal and soil moisture treatments in *Salix nigra*. **Trees - Structure and Function**, v. 22, n. 5, p. 737–748, 2008.

CARRASCO, L. O. *et al.* Water storage dynamics in the main stem of subtropical tree species differing in wood density, growth rate and life history traits. **Tree Physiology**, v. 35, n. 4, p. 354–365, 2015.

CERNUSAK, L. A.; CHEESMAN, A. W. The benefits of recycling: How photosynthetic bark can increase drought tolerance. **New Phytologist**, v. 208, n. 4, p. 995–997, 2015.

CHAPIN, F. S.; SCHULZE, E.; MOONEY, H. A. The Ecology and Economics of Storage in Plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 21, n. 1, p. 423–447, 1990.

CHAVE, J.; MULFER-LANDAU, H. C.; BAKER, T. R.; EASDALE, T. A.; STEEGE, H.; WEBB, C. O. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. **Ecological Applications**, v. 16, p. 2356–2367, 2006.

CHAVE, J. *et al.* Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 12, n. 4, p. 351–366, 2009.

CHOAT, B. *et al.* Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. **Trees**, v. 19, n. 3, p. 305–311, 2005.

CHOAT, B.; JANSEN, S.; BRODRIBB, T. J.; COCHARD, H.; DELZON, S.; BHASKAR, R.; BUCCI, S. J.; FIELD, T. S.; GLEASON, S. M.; HACKE, U. G., *et al.* Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, v. 491, p. 752–759, 2012.

CHOW, P. S. A. K. S.; LANDHÄUSSER, S. M. A method for routine measurements of total sugar and starch content in woody plant tissues. **Tree physiology**, v. 24, p. 1129–1136, 2004.

CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. **Journal of Ecology**, v. 98, p. 814–821, 2010.

DA COSTA, C. L. *et al.* Effect of seven years of experimental drought on the aboveground biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. **New Phytologist**, v. 187, p. 579–591, 2010.

DELAPORTE, A.; BAZOT, S.; DAMESIN, C. Reduced stem growth, but no reserve depletion or hydraulic impairment in beech suffering from long-term decline. **Trees - Structure and Function**, v. 30, p. 265–279, 2016.

DUAN, H. *et al.* Carbon dynamics of eucalypt seedlings exposed to progressive drought in elevated [CO₂] and elevated temperature. **Tree Physiology**, v. 33, n. 8, p. 779–792, 2013.

DUBOIS, M.; GILLES, K. A.; HAMILTON, J. K.; REBERS, P. A.; SMITH, F. Colorimetric Method for Determination of Sugars and Related Substances. **Analytical Chemistry**, v. 28, p. 350–356, 1956.

EAMUS, D.; PRIOR, L. Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: Comparisons among phenologies. **Advances in Ecological Research**, v. 32, p. 113–197, 2001.

EARLES, J. M.; SPERLING, O.; SILVA, L. C. R.; MCELDRONE, A. J.; BRODERSEN, C. R.; NORTH, M. P.; ZWIENIECKI, M. A. Bark water uptake promotes localized hydraulic recovery in coastal redwood crown. **Plant, Cell and Environment**, v. 39, p. 320–328, 2016.

EDWARDS, E. J.; CHATELET, D. S.; SACK, L.; DONOGHUE, M. J. Leaf life span and the leaf economic spectrum in the context of whole plant architecture. **Journal of Ecology**, v. 102, p. 328–336, 2014.

ELLER, C. B.; BARROS, F. V.; BITTENCOURT, P. R. L.; ROWLAND, L.; MENCUCCINI, M.; OLIVEIRA, R. S. Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth. **Plant, Cell and Environment**, v. 41, p. 548-562, 2018.

ENGELBRECHT, B. M. J.; KURSAR, T. A.; TYREE, M. T. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. **Trees**, v. 19, n. 3, p. 312–321, 2005.

ENQUIST, B. J.; ENQUIST, C. A. Long-term change within a Neotropical forest: assessing differential functional and floristic responses to disturbance and drought. **Global Change Biology**, v. 17, p. 1408-1424, 2011.

FALLAS-CEDENO, L. *et al.* Phenology, lignotubers, and water relations of *Cochlospermum vitifolium*, a pioneer tropical dry forest tree in Costa Rica. **Biotropica**, v. 42, n. 1, p. 104–111, 2010.

FALSTER, D. S.; REICH, P. B.; ELLSWORTH, D. S. *et al.* Lifetime return on investment increases with leaf lifespan among 10 Australian woodland species. **New Phytologist**, v. 193, p. 409–419, 2012.

FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. **Annals of Botany**, v. 89, p. 183–189, 2002.

FLOWER, D. J.; LUDLOW, M. M. Contribution of osmotic adjustment to the dehydration tolerance of water-stressed pigeon pea (*Cajanus cajan* (L.) mill sp.) leaves. **Plant, Cell and Environment**, v. 9, p. 33-40, 1986.

FRIEDLINGSTEIN, P. *et al.* Toward an allocation scheme for global terrestrial carbon models. **Global Change Biology**, v. 5, p. 755–770, 1999.

GALVEZ, D. A.; LANDHÄUSSER, S. M.; TYREE, M. T. Root carbon reserve dynamics in aspen seedlings: Does simulated drought induce reserve limitation? **Tree Physiology**, v. 31, n. 3, p. 250–257, 2011.

GARCIA, L. C.; BARROS, F. V.; LEMOS-FILHO, J. P. 2017. Environmental drivers on leaf phenology of ironstone outcrops species under seasonal climate. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 89, p. 131–143, 2017.

- GARCÍA-SÁNCHEZ, F. *et al.* Responses to flooding and drought stress by two citrus rootstock seedlings with different water-use efficiency. **Physiologia Plantarum**, v. 130, n. 4, p. 532–542, 2007.
- GENTRY, A. H. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In: BULLOCK, S. H.; MOONEY, H. A.; MEDINA E., eds. **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 146–194, 1995.
- GLEASON, S. M.; WESTOBY, M.; JANSEN, S.; CHOAT, B.; BRODRIBB, T. J.; COCHARD, H.; DELZON, S.; HACKE, U. G.; JACOBSEN, A. L.; JOHNSON, D. M. *et al.* On research priorities to advance understanding of the safety-efficiency tradeoff in xylem. **New Phytologist**, v. 211, p. 1156–1158, 2016.
- GOWER, J. C. A general coefficient of similarity and some of its properties. **International Biometric Society**, v. 27, p. 857–871, 2012.
- GROENENDIJK, P.; ESHETE, A.; STERCK, F. J.; ZUIDEMA, P. A.; BONGERS, F. Limitations to sustainable frankincense production: blocked regeneration, high adult mortality and declining populations. **Journal of Applied Ecology**, v. 49, p. 164–173, 2012.
- GRÜNZWEIG, J. M.; CARMEL, Y.; RIOV, J.; SEVER, N.; MCCREARY, D. D.; FLATHER, C. H. Growth, resource storage, and adaptation to drought in California and eastern Mediterranean oak seedlings. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 38, p. 331–342, 2008.
- GUIMARÃES, S. O.; COSTA, A. A.; VASCONCELOS JÚNIOR, F. C.; SILVA, E. M.; SALES, D. C.; ARAÚJO JÚNIOR, L. M.; SOUZA, S. G. Projeções de mudanças climáticas sobre o Nordeste brasileiro dos modelos do CMIP5 e do CORDEX. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 31, p. 337–365, 2016.
- HACKE, U. G.; STILLER, V.; SPERRY, J. S.; PITTERMANN, J.; MCCULLOH, K. A. Cavitation fatigue. Embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. **Plant Physiology**, v. 125, p. 779–786, 2001.
- HARTMANN, H. *et al.* Thirst beats hunger - declining hydration during drought prevents carbon starvation in Norway spruce saplings. **New Phytologist**, v. 200, n. 2, p. 340–349, 2013.
- HARTMANN, H.; TRUMBORE, S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees – from what we can measure to what we want to know. **New Phytologist**, v. 211, p. 386–403, 2016.
- HARTMANN, H.; ZIEGLER, W.; TRUMBORE, S. Lethal drought leads to reduction in nonstructural carbohydrates in Norway spruce tree roots but not in the canopy. **Functional Ecology**, v. 27, n. 2, p. 413–427, 2013.
- HASSELQUIST, N. J.; ALLEN, M. F.; SANTIAGO, L. S. Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. **Oecologia**, v. 164, p. 881–890, 2010.

HODGE, J. E.; HOFREITER, B. T. Determination of reducing sugars and carbohydrates. In: WHISTLER, J. E.; WOLFROM, M. L. **Methods in carbohydrate chemistry**. New York: Academic, p. 380-394, 1962.

HOFFMANN, W. A.; MARCHIN, R. M.; ABIT, P.; LAU, O. L. Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. **Global Change Biology**, v. 17, p. 2731-2742, 2011.

HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M. El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. **Ecosystems**, v. 4, p. 151-159, 2001.

HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M.; EZCURRA, E.; GUTIÉRREZ, J. R.; MOHREN, G. M. J. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, p. 89-94, 2001.

HULTINE, K. R.; WILLIAMS, D. G.; DETTMAN, D. L.; BUTTERFIELD, B. J.; PUENTE-MARTINEZ, R. Stable isotope physiology of stem succulents across a broad range of volume-to-surface area ratio. **Oecologia**, v. 182, p. 679-690, 2016.

IBANEZ, T.; CHAVE, J.; BARRABÉ, L.; ELODIE, B.; BOUTREUX, T.; TRUEBA, S.; VANDROT, H.; BIRNBAUM, P. Community variation in wood density along a bioclimatic gradient on a hyper-diverse tropical island. **Journal of Vegetation Science**, v. 28, p. 19-33, 2017.

IPCC. BATES, B. C. *et al.* Observed and projected changes in climate as they relate to water. IPCC - Technical Paper 4. **Climate Change and Water**, pp. 20, 2008.

JACKSON, R. B.; SPERRY, J. S.; DAWSON, T. E. Root water uptake and transport: Using physiological processes in global predictions. **Trends in Plant Science**, v. 5, p. 482-488, 2000.

KIKUZAWA, K.; ACKERLY, D. Significance of leaf longevity in plants. **Plant Species Biology**, v. 14, p. 39-45, 1999.

KIKUZAWA, K.; LECHOWICZ, M. J. Toward synthesis of relationships among leaf longevity, instantaneous photosynthetic rate, lifetime leaf carbon gain, and the gross primary production of forests. **The American Naturalist**, v. 168, p. 373-383, 2006.

KITAJIMA, K.; CORDERO, R. A.; WRIGHT, S. J. Leaf life span spectrum of tropical woody seedlings: Effects of light and ontogeny and consequences for survival. **Annals of Botany**, v. 112, p. 685-699, 2013.

KITAJIMA, K.; LLORENS, A. M.; STEFANESCU, C.; TIMCHENKO, M. V.; LUCAS, P. W.; WRIGHT, S. J. How cellulose-based leaf toughness and lamina density contribute to long leaf lifespans of shade-tolerant species. **New Phytologist**, v. 195, p. 640-652, 2012.

KNAPP, A. K. *et al.* Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. **Science**, v. 298, n. 5601, p. 2202-2205, 2002.

KOCH, G. W.; SILLETT, S. C.; JENNINGS, G. M.; DAVIS, A. D. 2004. The limits to tree height. **Nature**, v. 428, p. 851-854, 2004.

LAMERS, J. P. A.; KHAMZINA, A.; RUDENKO, I.; VLEK, P. L. G. **Restructuring land allocation, water use and agricultural value chains**. Vandenhoeck & Ruprecht unipress, 2014.

LIMA, A. L. A. *et al.* Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? **Trees - Structure and Function**, v. 26, n. 5, p. 1605–1616, 2012.

LÜTTGE, U. Stem CAM in arborescent succulents. **Trees**, v. 22, p. 139-148, 2008.

MARTIN-STPAUL, N.; DELZON, S.; COCHARD, H. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. **Ecology Letters**, v. 20, n. 11, p. 1437–1447, 2017.

MAZA-VILLALOBOS, S.; POORTER, L.; MARTÍNEZ-RAMOS, M. 2013. Effects of ENSO and temporal rainfall variation on the dynamics of successional communities in old-field succession of a tropical dry forest. **PLoS ONE**, v. 8: e82040. doi: 10.1371/journal.pone.0082040

MCDOWELL, N. *et al.* Mechanisms of plant survival and mortality during drought : Why do some plants survive while others succumb to drought ? **New Phytologist Trust**, v. 178, n. 4, p. 719–739, 2008.

MCDOWELL, N. G. *et al.* Evaluating theories of drought-induced vegetation mortality using a multimodel-experiment framework. **New Phytologist**, v. 200, n. 2, p. 304–321, 2013.

MCDOWELL, N. G. *et al.* The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, n. 10, p. 523–532, 2011.

MEDIAVILLA, S.; ESCUDERO, A. Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: A comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. **Tree Physiology**, v. 23, p. 987–996, 2003.

MEINZER, F. C. *et al.* The blind men and the elephant: The impact of context and scale in evaluating conflicts between plant hydraulic safety and efficiency. **Oecologia**, v. 164, n. 2, p. 287–296, 2010.

MIRANDA, J. D. *et al.* Woody species of a semi-arid community are only moderately resistant to cavitation. **Functional Plant Biology**, v. 37, n. 9, p. 828–839, 2010.

MITCHELL, P. J. *et al.* Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. **New Phytologist**, v. 197, n. 3, p. 862–872, 2013.

MORO, M. F.; LUGHADHA, E. N. I. C.; FILER, D. L.; MARTINS, F. R. A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys. **Phytotaxa**, v. 160, p. 001-118, 2014.

MORO, M. F.; NIC LUGHADHA, E.; ARAÚJO, F. S.; MARTINS, F. R. A Phytogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. **Botanical Review**, v. 82, p. 91–148, 2016.

MORRIS, H.; PLAVCOVÁ, L.; CVECKO, P.; FICHTLER, E.; GILLINGHAM, M. A. F.; MARTÍNEZ-CABRERA, H. I.; MCGLINN, D. J.; WHEELER, E.; ZHENG, J.; ZIEMINSKA *et al.* A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. **New Phytologist**, v. 209, p. 1553-1565, 2016.

MUNNÉ-BOSCH, S.; JUBANY-MARÍ, T.; ALEGRE, L. Drought-induced senescence is characterized by a loss of antioxidant defences in chloroplasts. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, n. 12, p. 1319–1327, 2001.

MUNNÉ-BOSCH, S.; ALEGRE, L. Die and let live: Leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. **Functional Plant Biology**, v. 31, n. 3, p. 203–216, 2004.

MYERS, J. A.; KITAJIMA, K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 2, p. 383–395, 2007.

O'BRIEN, M. J. *et al.* Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. **Nature Climate Change**, v. 4, n. 8, p. 710–714, 2014.

OLIVEIRA, C. C. *et al.* Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes. **Austral Ecology**, v. 40, n. 1, p. 40–49, 2015.

OLIVEIRA, R. S.; CHRISTOFFERSEN, B. O.; BARROS, F. V.; TEODORO, G. S.; BITTENCOURT, P.; BRUM-Jr, M. M.; VIANI, R. A. G. Changing precipitation regimes and the water and carbon economies of trees. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 26, p. 65-82, 2014.

PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, v. 11, p. 1633-1644, 2007.

PHILLIPS, O. L. *et al.* Drought sensitivity of the amazon rainforest. **Science**, v. 323, n. 5919, p. 1344–1347, 2009.

PIVOVAROFF, A. L. *et al.* Multiple strategies for drought survival among woody plant species. **Functional Ecology**, v. 30, n. 4, p. 517–526, 2016.

POORTER, L.; KITAJIMA, K. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. **Ecology**, v. 88, n. 4, p. 1000–1011, 2007.

- POORTER, L.; MARKESTEIJN, L. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. **Biotropica**, v. 40, n. 3, p. 321–331, 2008.
- POORTER, L.; MCDONALD, I.; ALARCO, A. *et al.* The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist**, v. 185, p. 481–492, 2010.
- PORTELA, R. C. Q.; SANTOS, F. A. M. Mortality and mechanical damage of seedlings in different size fragments of the Brazilian Atlantic Forest. **Tropical Ecology**, v. 50, p. 267–275, 2009.
- PRATT, R. B. *et al.* Life history type and water stress tolerance in nine California chaparral species (Rhamnaceae). **Ecological Monographs**, v. 77, n. 2, p. 239–252, 2007.
- REICH, P. B. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, p. 275–301, 2014.
- REICH, P. B.; ELLSWORTH, D. S.; WALTERS, M. B.; VOSE, J. M.; GRESHAM, C.; VOLIN, J. C.; BOWMAN, W. D. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. **Ecology**, v. 80, p. 1955–1969, 1999.
- REICH, P. B.; FALSTER, D. S.; ELLSWORTH, D. S. *et al.* Controls on declining carbon balance with leaf age among 10 woody species in Australian woodland: Do leaves have zero daily net carbon balances when they die? **New Phytologist**, v. 183, p. 153–166, 2009.
- REICH, P.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. Leaf Life-Span in Relation To Leaf, Plant, and Stand Characteristics Among Diverse Ecosystems. **Ecological Monographs**, v. 62, p. 365–392, 1992.
- REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 94, n. 25, p. 13730–13734, 1997.
- REICHSTEIN, M. *et al.* Climate extremes and the carbon cycle. **Nature**, v. 500, n. 7462, p. 287–295, 2013.
- SALA, A.; WOODRUFF, D. R.; MEINZER, F. C. Carbon dynamics in trees: Feast or famine? **Tree Physiology**, v. 32, n. 6, p. 764–775, 2012.
- SANTIAGO, L. S. *et al.* Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, v. 140, n. 4, p. 543–550, 2004.
- SANTIAGO, L. S.; BONAL, D.; GUZMAN, M. E.; ÁVILA-LOVERA, E. Drought survival strategies of tropical trees. In: GOLDSTEIN, G.; SANTIAGO, L. S., eds. **Tropical Tree Physiology**. Tree Physiology, v. 6, p. 243–258, 2016.

SAVEYN, A. *et al.* Woody tissue photosynthesis and its contribution to trunk growth and bud development in young plants. **Plant, Cell and Environment**, v. 33, n. 11, p. 1949–1958, 2010.

SCHOLZ, F. G. *et al.* Temporal dynamics of stem expansion and contraction in savanna trees: withdrawal and recharge of stored water. **Tree Physiology**, v. 28, n. 3, p. 469–480, 2008.

SETTELE, J. *et al.* Terrestrial and inland water systems. In: FIELD, C. B.; BARROS, V. R.; DOKKEN, D. J.; MACH, K. J.; MASTRANDREA, M. D.; BILIR, T. E.; CHATTERJEE, M.; EBI, K. L.; ESTRADA, Y. O.; GENOVA, R. C.; GIRMA, B.; KISSEL, E. S.; LEVY, A. N.; MACCRACKEN, S.; MASTRANDREA, P. R.; WHITE, L. L., (eds.). **Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change** Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 271-359, 2014.

SILVEIRA, A. P.; MARTINS, F. R.; ARAÚJO, F. S. Life history and population dynamics of a tree species in tropical semi-arid climate: A case study with *Cordia oncocalyx*. **Austral Ecology**, v. 42, p. 329–340, 2017.

SIMONIN, K. A.; LIMM, E. B.; DAWSON, T. E. Hydraulic conductance of leaves correlates with leaf lifespan: Implications for lifetime carbon gain. **New Phytologist**, v. 193, p. 939–947, 2017.

SMEDT, S. *et al.* Functional responses of baobab (*Adansonia digitata* L.) seedlings to drought conditions: differences between western and south-eastern Africa. **Environmental and Experimental Botany**, v. 75, p. 181–187, 2012.

SOBRADO, M. A. Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. **Oecologia**, v. 96, p. 19-23, 1993.

TISSUE, D. T.; WRIGHT, S. J. Effect of seasonal water availability on phenology and the annual shoot carbohydrate cycle of Tropical Forest shrubs. **Functional Ecology**, v. 9, n. 3, p. 518-527, 1995.

THOMAS, H. Tansley review Senescence, ageing and death of the whole plant. **New Phytologist**, v. 197, p. 696–711, 2013.

TOFT, N. L.; ANDERSON, J. E.; NOWAK, R. S. Water use efficiency and carbon isotope composition of plants in a cold desert environment. **Oecologia**, v. 80, p. 11–18, 1989.

TOLEDO, M.; PEÑA-CLAROS, M.; BONGERS, F.; ALARCÓN, A.; BALCÁZAR, J.; CHUVIÑA, J.; LEAÑO, C.; LICONA, J. C.; POORTER, L. Distribution patterns of tropical woody species in response to climatic and edaphic gradients. **Journal of Ecology**, v. 100, p. 253-263, 2012.

TYREE, M. T.; EWERS, F. W. Tansley Review No. 34. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. **New Phytologist**, v. 119, n. 3, p. 345–360, 1991.

- VAN DEN BILCKE, N. *et al.* Sap flow and water use in African baobab (*Adansonia digitata* L.) seedlings in response to drought stress. **South African Journal of Botany**, v. 88, p. 438–446, 2013.
- VAN RUIJVEN, J.; BERENDSE, F. Diversity enhances community recovery, but not resistance, after drought. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 1, p. 81–86, 2010.
- WESTOBY, M.; WARTON, D.; REICH, P. B. The time value of leaf area. **American Naturalist**, v. 155, p. 649–656, 2000.
- WESTOBY, M. *et al.* Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 125–159, 2002.
- WOLFE, B. T.; SPERRY, J. S.; KURSAR, T. A. Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal droughts? A test of the hydraulic fuse hypothesis. **New Phytologist**, v. 212, p. 1007–1018, 2016.
- WRIGHT, I. J.; CANNON, K. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. **Functional Ecology**, v. 15, p. 351–359, 2001.
- WRIGHT, I. J. *et al.* The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821–827, 2004.
- WÜRTH, M. K.R. *et al.* Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. **Oecologia**, v. 143, n. 1, p. 11–24, 2005.
- XU, X.; MEDVIGY, D.; WRIGHT, S. J.; *et al.* Variations of leaf longevity in tropical moist forests predicted by a trait-driven carbon optimality model. **Ecology Letters**, v. 20, p. 1097–1106, 2017.
- YIN, J.; BAUERLE, T. L. A global analysis of plant recovery performance from water stress. **Oikos**, v. 126, n. 10, p. 1377–1388, 2017.
- ZIMMERMAN, J. K.; WHIGHAM, D. F. Ecological functions of carbohydrates stored in corms of *Tipularia discolor* (Orchidaceae). **Functional Ecology**, v. 6, n. 5, p. 575–581, 1992.
- ZHU, Y. J.; LI, L.; JIA, Z. Q. Research advances on drought resistance mechanism of plant species in arid zones of China. **Sciences in Cold and Arid Regions**, v. 3, p. 0448–0454, 2011.