

# Arquitetura foliar comparativa de *Miconia sellowiana* (DC.) Naudin (Melastomataceae) em diferentes fitofisionomias no Estado do Paraná, Brasil<sup>1</sup>

Maria Regina Torres Boeger<sup>2,3</sup>, Ciane Biu<sup>2</sup> e Renato Goldenberg<sup>2</sup>

Recebido em 19/05/2008. Aceito em 6/10/2008

**RESUMO** – (Arquitetura foliar comparativa de *Miconia sellowiana* (DC.) Naudin (Melastomataceae) em diferentes fitofisionomias no Estado do Paraná, Brasil). Estudos prévios sobre *M. sellowiana*, em quatro fitofisionomias no Estado do Paraná, Brasil, mostraram que suas folhas apresentaram uma grande plasticidade morfológica. Este trabalho objetivou dar continuidade ao estudo sobre a plasticidade da espécie, utilizando como indicadores as seguintes características foliares: área e massa, massa específica, espessura, ângulo, comprimento, diâmetro, porcentagem do tecido mecânico e volume do pecíolo, distâncias entre veias e densidade de venação. A análise dos componentes principais (ACP) mostrou que os dois primeiros componentes explicaram 78% da variância total. O componente principal 1 (CP1), representado pelos ângulo foliar, distância da veia principal até a margem, comprimento do pecíolo, densidade de venação, massa específica e massa seca foliar, explicou 56,06% da variância total, enquanto que o componente principal 2 (CP2), representado pela área foliar, explicou 12,62% da variância total. O CP1 mostrou dois agrupamentos: um entre os indivíduos da Floresta Ombrófila Mista e Floresta Ombrófila Densa Montana e outro entre os indivíduos da Estepe Gramíneo-Lenhosa e Floresta Ombrófila Alto-Montana. Para o CP2, a distribuição é mais homogênea entre as quatro fitofisionomias estudadas. A ACP sugere o mesmo gradiente mesomórfico-xeromórfico encontrado nos estudos anteriores para *M. sellowiana*, mostrando que os atributos morfológicos aqui estudados são também plásticos, respondendo as condições ambientais diferenciadas entre as quatro fitofisionomias.

**Palavras-chave:** densidade de venação, formações florestais, morfologia foliar

**ABSTRACT** – (Comparative leaf architecture of *Miconia sellowiana* (DC.) Naudin (Melastomataceae) from different plant physiognomies in Paraná State, Brazil). Previous studies on *M. sellowiana* from four different plant physiognomies in Paraná state, Brazil, have shown that the leaves of this species have great morphological plasticity. This work continues the study on the morphological plasticity of the species, using the following characteristics of leaf architecture as indicators: area, dry weight, specific dry weight, thickness, angle, length, diameter, percent mechanical tissue, and petiole volume, venation density, and distance between veins. Principal component analysis (PCA) showed that the first two components explained 78% of total variance. Principal component 1 (PC1), represented by leaf angle, petiole length, dry weight, specific dry weight, venation density, and the ratio of the distance of the midrib to the second vein/leaf area, explained 56.06%, while principal component 2 (PC2), mainly represented by leaf area, explained 12.62% of total variance. PC1 showed two distinct groups, one formed by plants from Araucaria Forest and Dense Montane Forest, and the other by plants from Dense Upper-Montane Forest and Grassland. For PC2, the distribution is more homogenous among the plants of the four physiognomies. PCA suggests that the same mesomorphic-xeromorphic gradient found in previous studies of *M. sellowiana* is present, showing that the morphological attributes observed herein are also plastic, responding to distinct abiotic conditions among the plant physiognomies.

**Key words:** forests, leaf morphology, venation density

## Introdução

Plasticidade é definida como a habilidade dos indivíduos de ajustar o seu desempenho alterando sua morfologia e/ou fisiologia em resposta às variações das condições ambientais (Sultan 1995; Navas & Garnier 2002). Essa habilidade parece ser essencial na sobrevivência da espécie em ambientes heterogêneos, especialmente para organismos sésseis, como as plantas (Valladares *et al.* 2002). Entre os órgãos que compõem a planta, as folhas apresentam alta plasticidade, com grande variedade de formas, tamanhos, estrutura interna e padrões de venação (Niinemets *et al.* 2007). Esta plasticidade pode ocorrer tanto entre plantas de diferentes populações como entre folhas de um mesmo indivíduo (Gutschick 1999). Entre as características morfológicas da folha, a área, a massa seca e a espessura da lâmina têm sido utilizadas como indicadores de plasticidade e são fortemente relacionadas com as taxas de crescimento e a eficiência do uso dos recursos pelas espécies vegetais (Ackerly *et al.* 2000; Vendramini *et al.* 2002).

A plasticidade morfológica das folhas geralmente é uma resposta às variações do ambiente, como a intensidade

luminosa (Niklas 1996). A luz, além de ser determinante no estabelecimento, crescimento e taxas de sobrevivência dos vegetais (Valladares *et al.* 2002), também influencia na organização espacial e estrutural das folhas (Falster & Westoby 2003). A organização tri-dimensional das folhas no eixo caulinar é definida como arquitetura foliar (Reinhardt & Kuhlemeier 2002) e resulta da combinação de vários atributos morfológicos, tais como o ângulo foliar (que corresponde ao ângulo formado entre o pecíolo e o ramo) (Falster & Westoby 2003), o comprimento e o diâmetro do pecíolo (Takenaka *et al.* 2001), a área, a massa e a espessura da lâmina foliar (Gálvez & Percy 2003), filotaxia (Niklas 1999) e a densidade do sistema de veias (Roth-Nebelsick *et al.* 2001). Segundo Valladares e Brites (2004), a eficiência na captura de luz pelas folhas é o resultado final da combinação desse conjunto de características.

A inclinação da lâmina, determinada pelo ângulo foliar, é dependente das propriedades mecânicas da folha e esse ângulo é regulado pela relação entre volume do pecíolo e a massa foliar (Westoby *et al.* 2002; Falster & Westoby 2003). Em geral, folhas de sol tendem a ser mais verticalmente inclinadas, com menor área foliar e maior espessura,

<sup>1</sup> Parte da Dissertação de Mestrado da segunda Autora

<sup>2</sup> Universidade Federal do Paraná, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Centro Politécnico, Curitiba, PR, Brasil

<sup>3</sup> Autora para correspondência: rboeger@ufpr.br

enquanto que folhas de sombra tendem a ser mais horizontalmente inclinadas, mais finas e com maior área (Johnson *et al.* 2005).

A construção de tecidos fotossintetizantes da folha necessita de um eficiente sistema de suprimento de água e nutrientes, representado pelo conjunto de veias (venação), que se ramificam dentro da lâmina foliar (Roth-Nebelsick *et al.* 2001). Além da condução de água e nutrientes, o sistema de veias atua no suporte mecânico da lâmina foliar (Kull & Herbig 1994). Geralmente, as principais características dos padrões de venação das espécies vegetais são fixadas geneticamente e utilizadas, com frequência, como ferramenta taxonômica (Fonsêca *et al.* 2006). Todavia, as propriedades da venação estão ligadas aos aspectos funcionais da folha e a evolução dos diversos padrões de venação está, de alguma forma, conectada à forma e à função da folha (Roth-Nebelsick *et al.* 2001).

Uma das propriedades do sistema de veias, a densidade de venação, definida pela relação comprimento de veias por unidade de área (Uhl & Mosbrugger 1999), pode variar entre indivíduos, pois responde às condições externas do meio. A densidade de venação é maior em folhas de sol (Esau 1965); em folhas que se desenvolvem sobre solos com baixa disponibilidade hídrica (Herbig & Kull 1991) ou ainda sob condições de altas temperaturas e umidade (Uhl & Mosbrugger 1999).

Em ambientes florestais, devido à distribuição heterogênea de luz, espera-se que as plantas maximizem a captura de luz com o menor custo em termos de investimento e manutenção dos tecidos (Givnish 1987). Por esta razão, a arquitetura das folhas nestes ambientes é considerada, em termos de pressão seletiva, um elemento favorável à interceptação da luz (Valladares *et al.* 2002).

*Miconia sellowiana* (DC.) Naudin, pertencente a família Melastomataceae, é considerada uma espécie pioneira (ou secundária inicial) e heliófita facultativa. Pode ser encontrada tanto na forma arbórea, atingindo até oito metros de altura, em formações florestais secundárias, perenifólias ou semidecíduas, quanto na forma arbustiva, com menos de dois metros de altura, em afloramentos rochosos (Goldenberg 2004). Ocorre geralmente em altitudes entre 1.000 a 2.000 m, raramente ao nível do mar. Estudos anteriores com *M. sellowiana*, em quatro diferentes fitofisionomias no Estado do Paraná (Estepe Gramíneo-Lenhosa, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Ombrófila Densa Montana e Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana) mostraram que as folhas desta espécie apresentam uma grande plasticidade morfológica evidenciada pela variação nos seguintes atributos morfológicos: área e massa seca foliar, área específica foliar, densidade estomática, densidade de tricomas e espessuras dos tecidos fotossintetizantes (Boeger *et al.* comunicação pessoal). Esta plasticidade foi relacionada às condições ambientais diferenciadas entre as fitofisionomias, principalmente de intensidade luminosa, disponibilidade hídrica e fertilidade do solo. Este trabalho teve como objetivo dar continuidade ao estudo sobre a

amplitude da plasticidade na espécie, utilizando como indicador as características arquiteturais da folha como ângulo foliar, comprimento, diâmetro e volume do pecíolo, densidade de venação e massa específica foliar.

## Material e métodos

Descrição das áreas de estudo – As coletas foram realizadas em quatro diferentes fitofisionomias: a) Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL) – A Fazenda “Nasce o Dia” localiza-se no segundo planalto ou planalto dos Campos Gerais, no Município de Ponta Grossa, PR (Swiech-Ayoub & Masunari 2001) e compreende uma área de 69 ha. Este tipo de fitofisionomia compõe elementos característicos da paisagem dos planaltos do sul do Brasil (Roderjan *et al.* 2002) e é encontrado no Planalto Meridional em regiões campestres ou campos limpos entremeados por capões e florestas de galeria de porte baixo (IBGE 1992), sendo constituído essencialmente de gramíneas quando o terreno é suave ondulado. *Miconia sellowiana* ocorre na forma arbustiva, sobre manchas de Neossolo Litólico onde há acúmulo de material orgânico; b) Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM) – O Morro do Canal ocorre em uma área de transição entre a Serra do Mar e o Primeiro Planalto, na Serra do Marumbi, no Município de Piraquara, na porção leste da Região Metropolitana de Curitiba, PR entre o Primeiro Planalto e o litoral paranaense, com uma área de 2.456 ha. A estrutura da vegetação é integrada por fanerófitos, além de lianas lenhosas e epífitas em abundância, apresentando acumulações turfosas nas depressões (Velooso *et al.* 1991). *Miconia sellowiana* ocorre na forma arbustiva, em áreas abertas onde o relevo permitiu o acúmulo de material orgânico; c) Floresta Ombrófila Mista (FOM) – A Fazenda de Estação Experimental do Canguiri se localiza no Município de Pinhais, Região Metropolitana de Curitiba, PR e pertence à APA do Iraí (Área de Proteção Ambiental na Área de Manancial da Bacia Hidrográfica do Rio Iraí), compreendendo uma área de 430 ha. Na Fazenda ocorrem remanescentes da Floresta Ombrófila Mista, também conhecida como Mata-de-Araucária ou Pinheiral (IBGE 1992). *Miconia sellowiana* ocorre na forma arbórea, nos estratos inferiores da floresta; d) Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM) – O Parque Estadual dos Mananciais da Serra, que se localiza na Serra do Mar, no Município de Piraquara, PR, abrange uma área de 2.340 ha de remanescentes (Reginato & Goldenberg 2007). O relevo é constituído de um sistema montanhoso paralelo à linha da costa. A região dos Mananciais da Serra abrange parte do Primeiro Planalto Paranaense e da chamada “Serra do Marumbi” ou “Complexo do Marumbi” (Leite & Klein 1990). A região é caracterizada pelo encontro da Floresta Ombrófila Mista com a Floresta Ombrófila Densa, formando um complexo de gradiente vegetacional de Floresta Ombrófila Densa Montana (Leite & Klein 1990). Este tipo de fitofisionomia corresponde às formações florestais que ocupam a porção intermediária das encostas da Serra do Mar. *Miconia sellowiana* ocorre na forma arbórea, nos estratos inferiores da floresta.

Na Tab. 1, os dados climáticos, edáficos e de intensidade luminosa de cada fitofisionomia são apresentados. Os dados climáticos foram obtidos para o ano de 2006, junto ao Instituto Tecnológico SIMEPAR. O solo de cada área foi classificado em estudos prévios [Boeger *et al.* comunicação pessoal, para os solos de EGL, FOAM e FODM; Donha (dados não publicados) para o solo de FOM]. No momento da coleta das folhas foi feita a caracterização lumínica das áreas com o auxílio de “light meter” portátil (LI-250A, LI-COR, Nebraska, USA), utilizando dados da radiação fotossinteticamente ativa (PAR). Métodos – em cada fitofisionomia, ramos de sete indivíduos foram coletados sob a mesma intensidade de luz (vide Tab. 1). De cada indivíduo foram selecionadas 21 folhas, totalizando 147 folhas por fitofisionomia. Para todas as fitofisionomias, foram selecionadas folhas entre os 4° e 5° nós, no sentido ápice-base, sem sinais de herbivoria ou patógenos. As folhas foram fixadas em FAA 70 e conservadas em etanol 70% (Johansen 1940). O ângulo foliar, definido como o ângulo formado entre o eixo caulinar e o pecíolo da folha, foi medido com um transferidor para 21 folhas entre os 4° e 5° nós, no sentido ápice-base, por indivíduo. Nas mesmas folhas, a espessura da lâmina, o

Tabela 1. Quadro comparativo das características ambientais das quatro fitofisionomias. EGL (Estepe Gramíneo-Lenhosa); FOM (Floresta Ombrófila Mista); FODM (Floresta Ombrófila Densa Montana) e FOAM (Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana). Legendas = UMRA (umidade média relativa do ar), PAR = Radiação fotossinteticamente ativa.

Características ambientais	EGL	FOM	FODM	FOAM
Latitude	25°30'S	25°0'S	25°29'S	25°30'S
Longitude	48°59'W	49°58'W	49°59'W	49°50'W
Temperatura média anual (°C)	17,8	18	16,6	18
(mín-máx)	(14-20)	(13-24)	(13-20)	(12-24)
Precipitação média anual (mm)	1.497	1.451	2.008	1.384
Clima	Cf/B	Cf/B	Cf/B	Cf/B
Solo	Neossolo Litólico Distrófico típico Tb A proeminente	Cambissolo Háptico Alumínico típico	Neossolo Litólico Húmico típico Tb hipodistrófico e álico	Neossolo Litólico Húmico típico
Altitude (m)	975	775	1.100	1.370
UMRA (%)	77	91	88	80
Intensidade luminosa, em PAR ( $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ )	1550,25	78,09	60,51	1666,52

comprimento do pecíolo, o diâmetro do ápice e da base do pecíolo foram medidos com paquímetro digital. O volume do pecíolo (V) foi estimado pela fórmula:  $V = \pi R^2 \cdot H$ , onde R representa 1/2 do valor do maior diâmetro do pecíolo e H = comprimento do pecíolo. A massa seca (g) de cada folha, previamente prensada entre jornal e seca em estufa de ventilação forçada até atingir peso constante, foi pesada em balança analítica de precisão. A área foliar ( $\text{cm}^2$ ) foi estimada nas folhas previamente secas, através da imagem digitalizada em "scanner" de mesa acoplado ao computador com o auxílio do programa SIGMASCAN-PRO Versão 5.0 (SPS Inc., Chicago, IL, USA, 1995). A partir dos dados da área foliar e massa seca, foi calculada a massa específica foliar (MEF,  $\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ ), representada pela equação (MEF=MF/AF) onde MF = massa seca e A = área foliar.

Para estimar a área de tecido mecânico do pecíolo, secções transversais da base do pecíolo foram obtidas com o auxílio de lâmina de barbear. Foram sectionados 7 pecíolos por indivíduo e três secções por pecíolo (n=21). As secções foram clarificadas com hipoclorito de sódio a 5%, coradas com azul de toluidina 1% em solução aquosa, montada entre lâmina e lamínula em glicerina 50% e vedadas com esmalte de unha incolor. A área de tecido mecânico foi estimada através de desenhos esquemáticos do pecíolo com o auxílio da câmara clara acoplada ao microscópio óptico. Os desenhos esquemáticos foram digitalizados em "scanner" de mesa acoplado ao computador, com auxílio do programa SIGMASCAN-PRO (versão 5.0, SPS Inc., Chicago, IL, USA, 1995). Através do programa VicMan's Photo Editor (versão 7.1, VicMan Software, Alexandria, VA, USA), a região dos tecidos de sustentação foi diferenciada da região do tecido parenquimático e a área de cada região foi estimada pelo programa SIGMASCAN-PRO. A porcentagem de tecido mecânico do pecíolo (PTM) foi calculada pela razão da área do tecido de sustentação (ATS) e a área total do pecíolo (AP), de acordo com a equação  $PTM = (ATS/AP) \cdot 100$ .

A análise anatômica do pecíolo baseou-se em lâminas permanentes obtidas pelas técnicas convencionais de emblocamento em Hidroxietilmetacrilato (Leica®). Posteriormente, o material foi sectionado em micrótomato rotativo e corado com fucsina básica e azul de astrá (Alves de Brito & Alquini 1996) e montado em Permount®.

A densidade de venação foi estimada após a diafanização de 10 folhas inteiras por indivíduo, através de clarificação em hipoclorito de sódio 25% (Kraus & Arduin 1997). Para a remoção dos cristais de oxalato de cálcio e melhor visualização do sistema vascular, as folhas foram tratadas com cloral hidratado 5%. Posteriormente, as folhas foram desidratadas em série alcoólica etílica crescente, coradas com verde rápido e safranina (Johansen 1940) e montadas em Permount®. Três regiões de veias terminais livres entre a veia primária e a secundária da face abaxial da folha (ápice, terço-médio e base) foram selecionadas para estimar a densidade de venação. Desenhos esquemáticos do sistema de veias foram confeccionados com o auxílio de microscópio óptico com câmara clara acoplada. Posteriormente, cada desenho foi digitalizado em "scanner" e o comprimento total das veias foi calculado com o auxílio do programa SIGMASCAN-PRO (versão 5.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA, 1995). A densidade de venação foi estimada

através da soma dos valores obtidos do comprimento das veias dividido pela área da folha, previamente conhecida, de acordo com a equação:  $D=C/AF$  ( $\text{mm}\cdot\text{cm}^{-2}$ ), onde D é a densidade de venação, C comprimento total de veias (mm) e AF a área foliar em  $\text{cm}^2$  (Mosbrugger 1999). A distância da veia central até a 2ª veia foi medida com paquímetro digital, para calcular a razão da distância da veia central até a 2ª veia/área foliar.

Para todas as variáveis quantitativas foram calculados as médias e respectivos desvios-padrão. A análise de variância (ANOVA) foi utilizada para comparar as características morfológicas foliares quantitativas entre as quatro diferentes fitofisionomias, no Programa Statistica versão 6.0 (StatSoft, INC., Tulsa, OK, USA, 1998). O teste de Bartlett foi utilizado para testar a homogeneidade das variáveis. Nos casos em que as variâncias não foram homogêneas foi feita a transformação dos dados. Para cada variável verificou-se a diferença significativa entre as fitofisionomias, utilizando o teste de comparação múltipla LSD (menor diferença significativa) de Fisher. A análise dos componentes principais (ACP) foi utilizada para determinar a maior variância entre algumas variáveis quantitativas observadas, através do Programa Past versão 1,34 (Hammer *et al.* 2001).

## Resultados

A análise dos componentes principais (ACP) mostrou que os dois primeiros componentes explicaram 78% da variância total (Fig. 1, Tab. 2) para o conjunto de características analisadas. O componente principal 1 (CP1), que é principalmente representado pelos ângulo foliar, distância da veia principal até a margem, comprimento do pecíolo, razão da distância da veia principal até a margem/área foliar, MEF e massa seca, explicou 56,06% da variância total, enquanto que a área foliar, que é mais relacionada com o componente principal 2 (CP2), explicou 12,62% da variância total.

No CP1, o ângulo foliar teve relação negativa com a área foliar, MEF, área de tecido mecânico e a razão da distância da veia central até a 2ª veia/área foliar (Tab. 2). No CP2, a área foliar apresentou uma relação negativa com a massa seca e a razão da distância da veia principal até a margem/área foliar. CP1 mostrou dois agrupamentos, sendo um entre os indivíduos de FOM e FODM e outro entre os indivíduos da EGL e FOAM. Para o CP2, a distribuição é mais homogênea para os indivíduos das quatro fitofisionomias estudadas.

Na Tab. 3 são apresentados os valores médios de todas as variáveis quantitativas. A análise de variância (ANOVA)

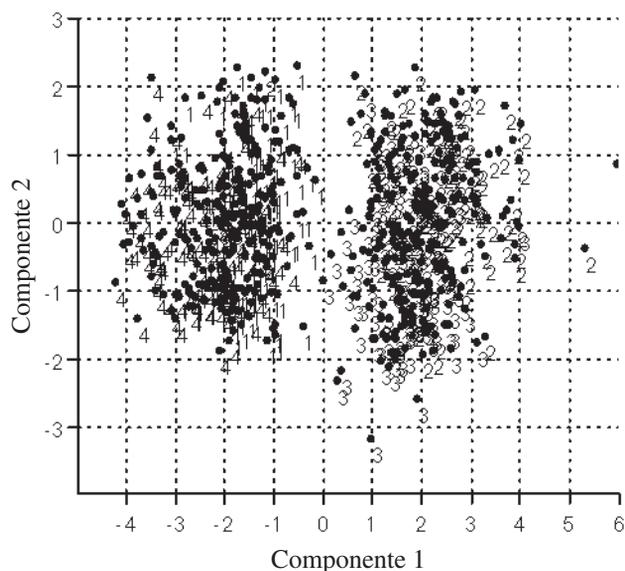


Figura 1. Análise de componentes principais (ACP) de uma matriz de correlação de características foliares das quatro fitofisionomias estudadas. 1 = Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM). 2 = Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL). 3 = Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM). 4 = Floresta Ombrófila Mista (FOM).

Tabela 2. Componentes principais da matriz de correlação entre as características foliares estudadas (n = 147).

Variáveis	Componente principal	
	1	2
Ângulo foliar	-0,439	0,099
Distância da veia principal até a margem	-0,4206	0,102
Comprimento do pecíolo	-0,4204	0,016
Razão da distância da veia principal até a margem/área foliar	0,399	-0,068
Massa específica foliar (MEF)	0,323	0,053
Massa seca	-0,316	-0,232
Área de tecido mecânico (%)	0,274	0,007
Área foliar	0,053	0,952
Variância explicada pelos componentes	4,51	1,01
Porcentagem do total da variância explicada (%)	56,06	12,62

mostrou que os valores médios das seguintes variáveis morfológicas diferiram significativamente entre as quatro fitofisionomias: massa seca, MEF, diâmetro e volume do pecíolo.

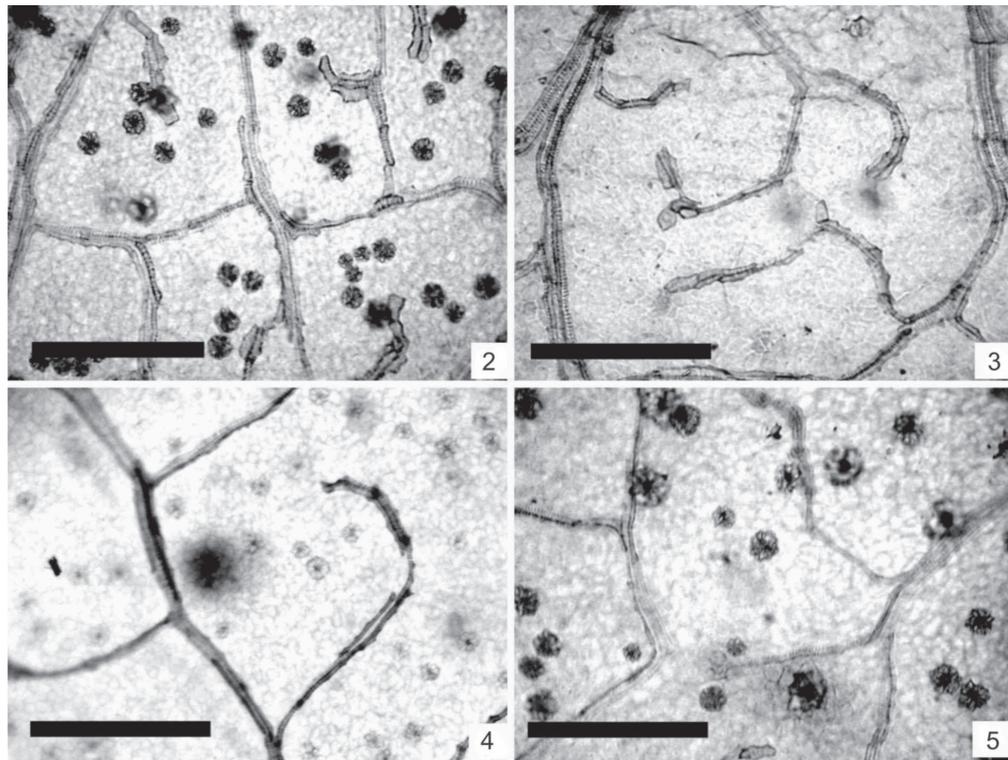
De uma maneira geral, os valores médios dos atributos morfológicos foram menores e semelhantes entre si para as folhas de EGL e FOAM e maiores e semelhantes entre si para as folhas de FODM e FOM. As folhas de EGL e FOAM apresentaram os menores valores médios e semelhantes de área foliar, espessura total da lâmina e densidade de venação (Tab. 3; Fig 2-5). Para massa seca, comprimento, diâmetro e volume de pecíolo e área de tecido mecânico, os valores médios das folhas de EGL e FOAM foram também menores, mas diferentes entre si. Inversamente, os valores médios da MEF e da razão da distância da veia central até a segunda veia (margem direita)/área foliar foram maiores e significativamente diferentes em EGL e FOAM.

As folhas de FODM e FOM foram semelhantes e com maiores valores médios para os seguintes atributos morfológicos: comprimento do pecíolo, área de tecido mecânico do pecíolo, razão da distância da veia central até a segunda veia (margem direita)/área foliar e densidade de venação do ápice e terço médio (Tab. 3). As folhas de FOM apresentaram maiores valores médios e significantes para área foliar, massa seca, espessura total da lâmina, diâmetro e volume do pecíolo, enquanto que a MEF média das folhas de FODM foi significativamente maior do que a das folhas das demais fitofisionomias. O ângulo foliar foi o único atributo morfológico que não seguiu o padrão encontrado para os demais atributos. Os ângulos das folhas de EGL e FODM são semelhantes e maiores do que os ângulos encontrados nas folhas de FOM e FOAM, respectivamente (Tab. 3).

As secções transversais dos pecíolos das folhas pertencentes as quatro fitofisionomias, apresentaram duas projeções na face adaxial, mas variaram em forma (Fig. 6-9). Os pecíolos das folhas de FODM (Fig. 6) e EGL (Fig. 7) são arredondados, enquanto que os pecíolos das folhas de

Tabela 3. Valores médios e respectivos desvios-padrão (entre parênteses) dos atributos morfológicos analisados para as folhas de *Miconia sellowiana* (DC.) Naudin nas fitofisionomias estudadas (n = 147). Letras diferentes na mesma linha indicam que os valores são estatisticamente significantes (teste de Fisher,  $p < 0,05$ ). Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL); Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM); Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM) e Floresta Ombrófila Mista (FOM).

Atributos morfológicos	EGL	FOAM	FODM	FOM
Área foliar (cm <sup>2</sup> )	3,8 (1,3) c	3,4 (0,9) c	11,2 (2,4) b	14,5 (4,1) a
Massa seca (mg)	0,06 (0,02) c	0,05 (0,02) d	0,08 (0,02) b	0,10 (0,03) a
Massa Específica Foliar (mg.cm <sup>-2</sup> )	16,6 (4,6) a	14,6 (2,0) b	7,5 (1,2) c	6,8 (1,1) d
Espessura total da lâmina (µm)	161,7 (14,1) a	163,9 (40,6) a	116,9 (20,7) b	76,6 (6,8) c
Ângulo foliar (°)	34,9 (6,2) a	26,7 (6,0) c	34,4 (8,1) a	30,6 (6,9) b
Comprimento do pecíolo (mm <sup>2</sup> )	3,7 (0,7) c	5,4 (1,9) b	7,5 (1,7) a	7,4 (1,7) a
Diâmetro do pecíolo (µm)	87,8 (12,5) c	83,2 (11,6) d	96,0 (10,0) b	110,1 (14,0) a
Volume do pecíolo (mm <sup>3</sup> )	10,2 (2,6) d	16,11 (5,05) c	23,3 (5,1) b	26,1 (6,8) a
Área tecido mecânico pecíolo (%)	47,1 (3,6) a	41,1 (5,0) b	38,3 (4,0) c	38,2 (5,7) c
Razão distância veia central até a 2ª veia (margem direita)/área foliar (cm)	0,13 (0,04) a	0,12 (0,2) b	0,06 (0,01) c	0,06 (0,01) c
Densidade venação ápice (mm.cm <sup>-2</sup> )	6,7 (1,1) a	6,5 (1,0) a	4,9 (0,8) b	4,6 (1,0) b
Densidade venação terço médio (mm.cm <sup>-2</sup> )	7,1 (2,2) a	6,7 (1,7) a	5,0 (1,0) b	4,6 (1,4) b
Densidade venação base (mm.cm <sup>-2</sup> )	6,8 (1,6) a	6,6 (1,2) a	5,0 (1,1) b	4,4 (1,8) c



Figuras 2-5. Densidade de venação da folha de *Miconia sellowiana* (DC.) Naudin. 2. Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL). 3. Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM). 4. Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM). 5. Floresta Ombrófila Mista (FOM). Barra = 100  $\mu$ m.

FOAM (Fig. 8) apresentam uma forma oval e os da FOM (Fig. 9) tendem a um formato mais cordiforme. A análise anatômica do tecido mecânico evidenciou a presença de quatro a cinco camadas de colênquima angular formando um anel contínuo nos pecíolos das folhas das quatro fitofisionomias (Fig. 10, 11).

## Discussão

Para o conjunto de variáveis analisadas, a análise dos componentes principais (ACP) destacou os seguintes atributos morfológicos: ângulo foliar, distância da veia principal até a margem, comprimento do pecíolo, razão da distância da veia principal até a margem/área foliar, AEF e massa seca e área foliar, uma vez que essas características explicaram mais de 70% da variância. Dentre estas, a única característica morfológica que apresentou um padrão diferenciado em relação às demais características foi o ângulo foliar. Considerando apenas os valores médios dos ângulos foliares, a variação foi baixa entre as fitofisionomias, cerca de 8° (Tab. 3), apesar da heterogeneidade de intensidade luminosa entre os ambientes (Tab. 1). Porém, a variação dos ângulos foliares entre os indivíduos de uma mesma fitofisionomia foi maior, em torno de 30° em FODM e EGL, 31° em FOM e 36° em FOAM.

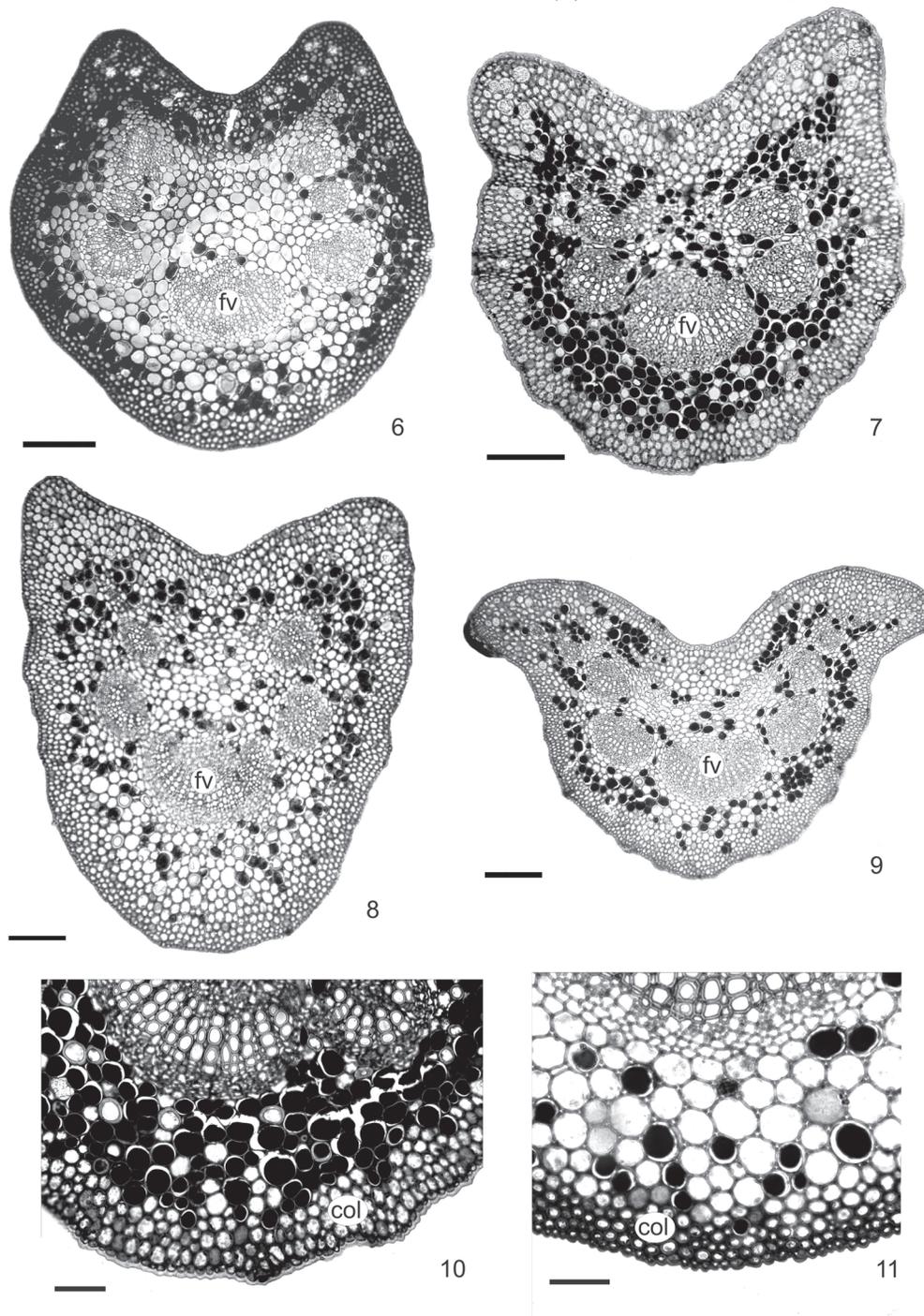
Os poucos estudos (Valladares *et al.* 2002; Falster & Westoby 2003) que mediram os ângulos foliares mostraram que folhas de um mesmo indivíduo podem variar de 32° a 78° em baixas intensidades luminosas (floresta ombrófila),

enquanto que em intensidades luminosas médias (floresta aberta), os ângulos variam de 17° a 72°. Entre diferentes espécies, os ângulos variaram de 42,9° a 73,5° (floresta ombrófila) e 26,9° a 67,2° (floresta aberta) (Falster & Westoby 2003). Segundo esses autores, a variação dos ângulos foliares de um mesmo indivíduo ou entre espécies, dentro de um mesmo sítio de ocupação, está associado com diferentes aspectos das estratégias ecológicas de cada espécie. Eles comentam, ainda, que os padrões de ângulos foliares são mais diferenciados entre ambientes contrastantes. Em investigações com 24 espécies do subosque na Ilha de Barro Colorado, Panamá, a variação dos ângulos foliares foi ainda maior (5,4° a 88,0°), em função das diferentes formas de vida (arbóreas, herbáceas, lianas) avaliadas (Valladares *et al.* 2002). Esta amplitude de valores para os ângulos foliares em diferentes formas de vida demonstrou que os atributos arquiteturais parecem compensar os padrões de filotaxia potencialmente ineficientes no processo de captura de luz, onde esse fator é muitas vezes limitante.

Os dados obtidos para *M. sellowiana* são semelhantes aos estudos citados (Valladares *et al.* 2002; Falster & Westoby 2003) para a variação de ângulos entre indivíduos da mesma fitofisionomia, mas não entre fitofisionomias. Não foi encontrado o padrão sugerido de menores ângulos foliares para ambientes com maior intensidade luminosa (EGL e FOAM) e maiores ângulos para ambientes mais sombreados (FOM e FODM), como sugerido em estudos

anteriores (Niinemets & Fleck 2002; Falster & Westoby 2003). A heterogeneidade da luz que atinge as folhas, principalmente nos ambientes florestais estudados, parece ser um elemento importante na variação de ângulos encontrada (Gálvez & Pearcy 2003). Portanto, apesar do ângulo foliar ser um atributo altamente plástico, o mesmo não apresentou, nesse estudo, um padrão relacionado com as condições ambientais distintas entre as fitofisionomias.

Associada ao ângulo foliar, a filotaxia oposta-cruzada (decussada) de *M. sellowiana*, parece contribuir também para a variação observada. As folhas opostas-cruzadas não formam ângulos de 90°, entre folhas subseqüentes, como encontrado para algumas espécies com essa filotaxia (Valladares & Brittes 2004). Como a eficiência da filotaxia decussada na captura de luz é considerada baixa (em torno de 40%) (Valladares *et al.* 2002; Valladares & Brites 2004),



Figuras 6-11. Seção transversal do pecíolo de *Miconia sellowiana* (DC.) Naudin. 6. Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM). 7. Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL). 8. Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (FOAM). 9. Floresta Ombrófila Mista (FOM). Barra = 200 µm, (fv) = feixe vascular. 10. Detalhe da área de tecido mecânico do pecíolo de indivíduo da Estepe Gramíneo-Lenhosa (EGL). 11. Detalhe da área de tecido mecânico do pecíolo de indivíduo da Floresta Ombrófila Mista (FOM). (col) = colênquima. Barra = 100 µm.

provavelmente, a variação dos ângulos das folhas de *M. sellowiana* compensa esse padrão de filotaxia, como uma resposta individual das folhas à heterogeneidade das condições ambientais

As folhas de FOM e FODM são maiores (cerca de 70%) que as folhas de EGL e FOAM, mas os incrementos de massa e de espessura não seguiram a mesma proporção (cerca de 50% para ambas características). As folhas de FOM e FODM, apesar de apresentarem maiores superfícies, possuem menor massa específica foliar, devido à menor espessura. Comparativamente, as relações área, massa e espessura, que determinam o volume foliar, parecem se ajustar de maneira diferenciada entre os grupos fitofisionômicos (EGL e FOAM) e (FOM e FODM), contribuindo com a pouca variação dos ângulos foliares (Kitajima *et al.* 2005; Pearcy *et al.* 2005).

Os aumentos das dimensões do pecíolo (comprimento, diâmetro e volume) também não foram proporcionais entre as folhas das diferentes fitofisionomias estudadas. As folhas de FOAM foram as que apresentaram menor diâmetro, mas não menor comprimento. Não existiram correlações de massa seca foliar e área foliar com o comprimento ( $r = -0,06$ ,  $p > 0,05$ ;  $r = 0,01$ ,  $p > 0,05$ ) e diâmetro do pecíolo ( $r = -0,03$ ,  $p > 0,05$ ;  $r = 0,07$ ,  $p > 0,05$ ), respectivamente. No entanto, a relação volume de pecíolo e massa específica foliar é inversamente proporcional, sugerindo que o volume do pecíolo ajusta-se à massa da folha, por unidade de área (Niklas 1996; Niinemets & Fleck 2002). Esta relação é corroborada com a relação positiva entre a área de tecido mecânico e a massa específica foliar. As folhas de EGL possuem as maiores percentagens de área de tecido mecânico, para dar maior suporte às folhas, devido à maior massa por unidade de área. A maior alocação de biomassa por unidade de área em folhas que ocorrem em ambientes com baixa à moderada intensidade luminosa (FOM e FODM) sugere que isto ocorre para manter a eficiência fotossintética e a plasticidade alocaional (“allocational plasticity”, senso Sultan 2003). Essa característica parece contribuir com a habilidade da espécie em habitar uma maior variedade de ambientes diferenciados quanto às condições ambientais (Sultan 2003).

A área de tecido mecânico é diretamente proporcional ao diâmetro do pecíolo, principalmente para as folhas de EGL e FOAM. O investimento de material estrutural na formação de espessamentos primários do colênquima parece ter exercido um aumento do diâmetro desses pecíolos. Esta influência não é tão evidente nas folhas de FOM e FODM, onde as áreas de tecido mecânico são semelhantes, mas os diâmetros do pecíolo são significativamente diferentes. Alguns aspectos estruturais como comprimento e diâmetro estão relacionados à diminuição da rigidez do pecíolo e, portanto, a percentagem de tecido mecânico tende a ser menor enquanto que o comprimento e diâmetro aumentam (Niklas 1999). As propriedades biomecânicas presentes no pecíolo são determinadas, em parte, pela presença do colênquima subepidérmico que, além de proporcionar flexibilidade ao

pecíolo por ser um tecido visco-elástico, possui propriedades hidrostáticas (Jaccard & Pilet 1977). Em ambientes com menor disponibilidade de água e umidade relativa, os pecíolos podem apresentar uma menor flexibilidade em função do turgor celular, como também um aumento na percentagem de tecido mecânico (Niklas 1999), a exemplo do que ocorre nas folhas de EGL e FOAM.

As condições mais xéricas de EGL e FOAM são, em parte, devido à maior intensidade luminosa nesses locais e a presença de solos muito rasos, não ultrapassando 20 cm de profundidade, com textura arenosa (cerca de 55 a 60% de areia). Já, FOM e FODM são ambientes mais sombreados e possuem solos mais profundos, com textura argilosa (35 a 45% de argila) e, conseqüentemente, com maior capacidade de retenção de água, apresentando condições mais métricas (Tab. 1).

As razões entre distância da veia primária até a 2ª veia secundária e a área foliar e entre o comprimento de veias e a área foliar foram utilizadas como índice de densidade de venação e ambas evidenciaram o mesmo padrão de agrupamento. As folhas de EGL e FOAM apresentaram índices de densidade de venação semelhantes, sendo o mesmo observado entre as folhas de FODM e FOM. Folhas mais densas quanto ao sistema de veias representam um maior investimento, por unidade de área, nos tecidos vasculares para transporte de água e substâncias orgânicas e inorgânicas. O sistema mais denso reflete numa maior massa, uma vez que o xilema é formado principalmente por elementos celulares com paredes secundárias (Uhl & Mosbrugger 1999). Assim, a densidade de venação é um dos elementos que influenciam na massa específica foliar e isso pode ser evidenciado pela relação positiva entre esses dois atributos.

As poucas investigações sobre a densidade de venação, independente do índice utilizado, dificultam comparações com os dados obtidos neste estudo. Em *Acer monspessulanum*, a razão do comprimento de veias/área foi inversamente proporcional à área foliar, mas não houve relações entre área e distância entre veias (Uhl & Mosbrugger 1999). Todavia, Uhl e Mosbrugger (1999) sugerem, baseados nas plantas do período Permo-Carbonífero, que a densidade de venação é um caráter morfológico que pode ser reorganizado em função das mudanças ambientais, principalmente no que se refere às taxas de transpiração. A densidade de venação também é frequentemente relacionada com os fatores abióticos tais como a intensidade de luz, nas quais folhas de sol são mais densas do que folhas de sombra (Esau 1965; Bohn *et al.* 2002) como observado nas folhas de EGL e FOAM.

Todavia, Niinemets *et al.* (2007) mostraram que o tamanho da folha, longevidade, forma, padrão e densidade de venação podem modificar a distribuição da biomassa dos tecidos de suporte e funcionais, alterando assim a atividade fisiológica das folhas. Em folhas elípticas com venação pinada, a densidade de veias de menor calibre é maior porque as veias de primeira ordem distribuem água

de maneira menos uniforme na lâmina quando comparadas com as veias paralelas ou palmadas. Os diferentes padrões de arquitetura e densidade de venação podem afetar as características hidráulicas da folha e os requerimentos para a condução mais eficiente da água. Nas eudicotiledôneas arbóreas temperadas e tropicais, o comprimento total de veias de menor ordem representa de 86 a 97% do sistema de veias, mostrando que este é o principal sítio de transpiração. Assim, a maior densidade de veias de menor ordem corresponde à maior capacidade de suprimento de água pelo xilema, primariamente pelo incremento da área de troca entre o xilema e o mesofilo circundante e pela redução da distância em que a água circula fora do xilema (Sack & Holbrook 2006). Em *M. sellowiana*, as veias de segunda ordem originam-se da veia de primeira ordem na base da folha e seguem um curso paralelo à margem, percorrendo toda a extensão da folha até o ápice. Esse padrão, conhecido como acródomo basal (LAWG 1999) permite um transporte mais eficiente de água (Zwieniecki *et al.* 2002). Assim, o padrão acródomo associado ao sistema de veias mais denso parece ser uma vantagem adicional para as folhas em condições mais xéricas, como as folhas de EGL e FOAM.

Os resultados quantitativos aqui apresentados, juntamente com a ACP, sugerem um gradiente de mesomorfia-xeromorfia para as folhas dos indivíduos estudados: FOM>FODM>EGL>FOAM, devido às condições ambientais que, apesar de similares entre fitofisionomias (FOM e FODM) e (EGL e FOAM), apresentam algumas diferenças abióticas locais que permitem a manifestação da plasticidade morfológica foliar. Os estudos anteriores de *M. sellowiana* mostraram o mesmo gradiente, para outro conjunto de características foliares como área foliar, massa seca, AEF, densidade estomática e de tricomas, espessura total da lâmina e dos tecidos fotossintetizantes (Boerger *et al.* comunicação pessoal). Esses resultados similares corroboram a hipótese de que além das características anteriormente citadas e usualmente analisadas para avaliar a plasticidade, outras características morfológicas como ângulo foliar, comprimento, diâmetro e volume do pecíolo, área de tecido mecânico e densidade de venação são igualmente importantes e contribuem no caráter plástico da espécie (Callaway *et al.* 2003; Niinemets *et al.* 2007).

As respostas plásticas das plantas são importantes do ponto de vista ecológico, assim como a magnitude dessas respostas. A interação entre a heterogeneidade ambiental e a plasticidade permite que as plantas explorem nichos mais ricos em recursos e ampliem suas possibilidades de distribuição, principalmente em ambientes heterogêneos ou em ecótonos (Cardoso & Lomônaco 2003; Sultan 2003). A ampla distribuição de *M. sellowiana* parece estar relacionada com o potencial plástico que as populações apresentam, expresso nas suas características morfológicas e/ou fisiológicas. No entanto, futuros estudos, em condições abióticas controladas, utilizando populações de

*M. sellowiana* geneticamente conhecidas e de diferentes fitofisionomias podem ser realizados para acrescentar maiores informações sobre a plasticidade fenotípica desta espécie.

## Agradecimentos

À CAPES, pela bolsa de Mestrado concedida à segunda Autora.

## Referências bibliográficas

- Ackerly, D.D.; Dudley, S.A.; Sultan, S.E.; Schmitt, J.; Coleman, J.S.; Linder, C.R.; Sandquist, D.R.; Geber, M.A.; Evans, A.S.; Dawson, T.S. & Lechowicz, M.J. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. **BioScience** **50**: 1480-1492.
- Alves de Brito, C.J.F. & Alquini, Y. 1996. A new method for staining botanical material embedded in glycol methacrylate (GMA). **Arquivos de Biologia e Tecnologia** **39**: 949-951.
- Bohn, S.; Andreotti, B.; Douady, S.; Munzinger, J. & Couder, Y. 2002. Constitutive property of the local organization of venation networks. **Physical Review** **65**: 061914-1-0611914-12.
- Callaway, R.M.; Pennings, S.C. & Richards, C.L. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. **Ecology** **84**: 1115-1128.
- Cardoso, G.L. & Lomônaco, C. 2003. Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. **Revista Brasileira de Botânica** **26**: 131-140.
- Esau, K. 1965. **Plant Anatomy**. New York, Wiley and Sons.
- Falster, D.S. & Westoby, M. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? **New Phytologist** **158**: 509-525.
- Fonsêca, L.C.M.; Proença, C.E.B. & Gonçalves, E.G. 2006. Descrição do padrão de venação foliar em *Spathicarpa* Hook. (Araceae). **Acta Botanica Brasilica** **21**: 213-221.
- Gálvez, D. & Pearcy, R.W. 2003. Petiole twisting in the crowns of *Psychotria limonensis*: implications for light interception and daily carbon gain. **Oecologia** **135**: 22-29.
- Givnish, T.J. 1987. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. **New Phytologist** **106**: 131-160.
- Goldenberg, R. 2004. Gênero *Miconia* (Melastomataceae) no Estado do Paraná, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **18**: 927-947.
- Gutschick, V.P. 1999. Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. **New Phytologist** **143**: 3-18.
- Hammer, O.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. **Paleontologia Electronica** **4**: 1-8.
- Herbig, A. & Kull, U. 1991. Leaves and ramification. **Mitteilungen SFB** **230** **7**: 109-117.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). 1992. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro, Manuais Técnicos em Geociência.
- Jaccard, M. & Pilet, P.E. 1977. Extensibility and rheology of collenchyma cells. II. Low-pH effect on the extension of collocytes isolated from high and low growing material. **Plant and Cell Physiology** **18**: 883-891.
- Johansen, D.A. 1940. **Plant Microtechnique**. New York, McGraw Hill Book.
- Johnson, D.; Smith, W.K.; Vogelmann, T.C. & Brodersen, C.R. 2005. Leaf architecture and direction of incident light influence mesophyll fluorescence profiles. **American Journal of Botany** **92**: 1425-1431.
- Kitajima, K.; Mulkey, S. & Wright, J. 2005. Variation in crown light utilization characteristics among tropical canopy trees. **Annals of Botany** **95**: 535-547.
- Kraus, J.E. & Arduin, M. 1997. **Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal**. Seropédica, Editora Universidade Rural.

- Kull, U. & Herbig, A. 1994. Leaf venation patterns and principles of evolution. **Mitteilungen SFB 230 9**: 167-175.
- LAWG (Leaf Architecture Working Group). 1999. **Manual of leaf architecture – morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms by leaf architecture**. Washington, Smithsonian Institution.
- Leite, P.F. & Klein, R.M. 1990. **Geografia do Brasil – Região Sul**. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, IBGE.
- Mosbrugger, V. 1999. Leaf density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 149**: 15-26.
- Navas, M-L. & Garnier, E. 2002. Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia perigrina* in response to light, nutrient and water availability. **Acta Oecologica 23**: 375-383.
- Niinemets, Ü. & Fleck, S. 2002. Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to lights availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. **Oecologia 132**: 21-33.
- Niinemets, Ü.; Portsmuth, A. & Tobias, M. 2007. Leaf shape and venation pattern alter the support investments within leaf lamina in temperature species: a neglected source of leaf physiological differentiation? **Functional Ecology 21**: 28-40.
- Niklas, K.J. 1996. Differences between *Acer saccharum* leaves from open and wind-protected sites. **Annals of Botany 78**: 61-66.
- Niklas, K.J. 1999. A mechanical perspective on foliage leaf form and function. **New Phytologist 143**: 19-31.
- Pearcy, R.W.; Muraoka, H. & Valladares, F. 2005. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. **New Phytologist 166**: 791-800.
- Reginato, M. & Goldenberg, R. 2007. Análise florística, estrutural e fitogeográfica da vegetação em região de transição entre as Florestas Ombrófilas Mista e Densa Montana, Piraquara, Paraná, Brasil. **Hohnea 34**: 349-364.
- Reinhardt, D. & Kulemeier, C. 2002. Plant Architecture. **EMBO Reports 3**: 846-851.
- Roderjan, C.V.; Kuniyoshi, Y.S. & Galvão, F. 2002. As unidades fitogeográficas do Estado do Paraná. **Ciência e Ambiente 24**: 75-92.
- Roth-Nebelsick, A.; Uhl, D.; Mosbrugger, V. & Kerp, H. 2001. Evolution and leaf venation architecture: a review. **Annals of Botany 87**: 553-566.
- Sack, L. & Holbrook, N.M. 2006. Leaf hydraulics. **Annual Review of Plant Biology 57**: 361-381.
- Sultan, S.E. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. **Acta Botanica Neerlandica 44** (Special Plants and Evolution Jubilee issue): 363-383.
- Sultan, S.E. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. **Evolution & Development 5**: 25-33.
- Swiech-Ayoub, B.P. & Masunari, S. 2001. Flutuações de *Aegla castro* Schmidt (Crustacea, Anomura, Aeglididae) no Buraco do Padre, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia 18**: 1003-1017.
- Takenaka, A.; Takahashi, K. & Kohyama, T. 2001. Optimal leaf display and biomass partitioning for efficient light capture in an understorey palm, *Licuala arbuscula*. **Functional Ecology 15**: 660-668.
- Uhl, D. & Mosbrugger, V. 1999. Leaf venation density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 149**: 15-26.
- Valladares, F.; Skillman, B.J. & Pearcy, R.W. 2002. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understorey plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. **American Journal of Botany 89**: 1275-1284.
- Valladares, F. & Brites, D. 2004. Leaf phyllotaxis: Does it really affect light capture? **Plant Ecology 174**: 11-17.
- Veloso, H.P.; Rangel Filho, A.L.P. & Lima, J.C.A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro, IBGE.
- Vendramini, F.; Nishio, J.N. & Smith, W.K. 2002. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. **Trends in Plant Science 1**: 65-162.
- Westoby, M.; Falster, D.S.; Moles, A.T.; Vesk, P.A. & Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systems 33**: 125-143.
- Zwieniecki, M.A.; Melchier, P.J.; Boyce, L.; Sack, L. & Holbrook, N.M. 2002. Hydraulic architecture of leaf venation in *Laurus nobilis* L. **Plant Cell and Environment 25**: 1445-1450.