

Sobre parâmetros eco-fisiológicos das folhas

I - Considerações básicas

Eduardo Lleras (*)

Resumo

Neste primeiro trabalho de uma série sobre a eco-fisiologia das folhas, são considerados alguns aspectos básicos da morfologia e anatomia das folhas com relação a condições ambientais. Os principais passos evolutivos que deram origem às folhas são analisados e postuladas pressões de seleção que puderam atuar como fatores na evolução das folhas.

A study of the water relations of plants, and especially of the formative effects of water on plant growth has recently been somewhat neglected. These relations provide a promising opportunity, however, to approach some of the problems of plant morphogenesis from a direction different from that of most experimental work today. (Sinnott, 1960).

O problema da correta interpretação do significado adaptativo das folhas das plantas tem preocupado por muito tempo a muitos pesquisadores. Ainda assim, este problema é quase sempre abordado dentro de um ponto de vista bioquímico, e visando encontrar uma resposta baseada em ciclos fisiológicos bem complexos.

Devido a este fenômeno, e a esta tendência dentro das pesquisas vegetais, atualmente conhecemos melhor os parâmetros bioquímicos do funcionamento das folhas do que os parâmetros simples, que basicamente são os que determinam o comportamento das mesmas.

Quero, com este trabalho, apresentar uma série de postulados, hipóteses, idéias e dúvidas que acho são de grande importância no entendimento do comportamento e características das folhas.

Historicamente, o maior problema que abordaram as plantas ao saírem do meio aquático para colonizar a terra, foi a carência de

água. Dentro do ponto de vista filogenético, o parâmetro mais recente que influenciou na evolução vegetal foi a água. Outros parâmetros, tais como fotossíntese, nutrientes, etc., já haviam sido abordados e solucionados pelas algas ancestrais às plantas terrestres. Tão certo é isto que o processo de fotossíntese de uma alga clorofícea não é significativamente diferente da fotossíntese em uma planta terrestre.

Assim, as primeiras plantas terrestres tiveram que sofrer adaptações a condições que basicamente se diferenciavam das condições aquáticas em não estarem submersas em água. Isto trouxe três problemas básicos que teriam de ser resolvidos:

1. *Desidratação* — foi certamente o primeiro problema a ser abordado para poder colonizar a terra. É quase seguro que o grupo de algas ancestrais das plantas terrestres já havia adquirido algum tipo de cutícula antes de saírem da água (Fritsch, 1935). De outro modo é difícil entender como conseguiram sobreviver. Outras estratégias com relação ao problema da desidratação serão discutidas mais adiante;
2. *Sustentação* — em meio aquoso, os organismos não têm dificuldades de sustentação. A invasão à terra trouxe consigo este problema. Inicialmente, as primeiras plantas resolveram isto permanecendo pequenas, seja como rasteiras ou como minúsculas plantas com simetria radial. A evolução dos mecanismos mais complexos de sustentação está ligada à evolução dos mecanismos de conservação de água;
3. *Mudanças bruscas de temperatura* — atualmente, sabemos pouco das condições climáticas no momento em que surgiram as

(*) — Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.

primeiras plantas terrestres. Devemos supor que as condições eram mais homogêneas de que na atualidade mas ainda assim, as primeiras plantas terrestres deveriam apresentar tolerância mais ou menos grande a mudanças na temperatura. Atualmente, estes câmbios são de grande importância na determinação dos componentes florísticos da terra.

O primeiro critério utilizado neste trabalho é que *sob condições naturais os organismos estão adaptados ao habitat onde se encontram atualmente ou sendo selecionados para características adaptativas*. Qualquer outro ponto de vista seria negar a seleção natural. Sem que se entenda este critério é impossível compreender as idéias apresentadas neste trabalho.

Para poder entender quais são os parâmetros ecofisiológicos que atuam sobre as folhas, devemos primeiro determinar o que realmente é uma folha, e quais suas funções.

A função das folhas e produção de alimentos complexos elaborados, utilizando como matéria-prima água, gás carbônico, íons minerais e energia luminosa. Porém, qualquer destes quatro *fatores* é limitante na capacidade de produção das folhas. Além da temperatura, estes *fatores* são os mais variáveis no meio terrestre. Neste trabalho, o gás carbônico não será considerado dentro dos *fatores* limitantes para a fotossíntese das plantas terrestres. Possivelmente, em alguns casos excepcionais, podem existir deficiências desta substância sob condições naturais.

A evidência fóssil, além da evidência presente em plantas terrestres atuais, permitem estudar o processo evolutivo que sofreram as folhas desde a invasão da terra pelas plantas.

Para este trabalho vamos aceitar, como correta, a modo de simplificação, a hipótese de que as primeiras plantas terrestres apresentavam simetria radial e careciam de folhas. Aceitamos, assim, a evidência que assinala um ancestral similar a *Rhynia* para as primeiras plantas na terra.

Rhynia (e plantas estruturalmente similares a ela), apresentava um caule fotossintético,

(Smith, 1955). A interação dos tecidos fotossintéticos neste tipo de planta é direta, tanto com o meio ambiente como com os outros tecidos.

É porém, um sistema limitado, e que não é funcional para plantas grandes. A relação perímetro-volume é também limitante ao aumento de tamanho, pois, neste tipo de organização estrutural, o perímetro é relativamente pequeno com relação ao volume. Temos assim, um "modelo" ancestral para as plantas terrestres no qual, qualquer adaptação que tenda a aumentar a área superficial (e assim, a capacidade fotossintética) em relação ao volume terá um valor adaptativo bem grande. Praticamente todos os grandes grupos de plantas terrestres atualmente existentes têm, em algum momento do processo evolutivo, desenvolvido um método que lhes permita aumentar a relação superfície-volume. Este processo é a aquisição de folhas. Inicialmente (temos evidência fóssil e vivente para afirmar isto) foi um processo que está bem explicado no conceito de *enação* (fig. 1).



Fig. 1 — Evolução de folhas micrófilas por enação. a — *Psilophyton*; c — *Thurstophyton*; d — *Asteroxylon*; e — *Arthrostigma*. Para b não temos um exemplo. (Modificado de Smith, 1955).

Neste processo, que deu origem às folhas micrófilas, ocorre uma série de passos evolutivos. A partir de um caule, apareceram brotos, provavelmente no início quase esféricos (Smith, 1955). Logo ocorreu um processo de *aplanação* (não se deve confundir com o mesmo termo da teoria do teloma) que trouxe como consequência um maior aumento da área superficial com relação ao volume (um exemplo deste são todas as briófitas).

Este processo trouxe consigo duas dificuldades básicas. Em primeiro lugar, as células das novas "folhas" ficaram mais afastadas do corno. Isto trouxe um problema duplo de transporte: o transporte de nutrientes mine-

rais e água para as folhas, e o transporte de substâncias já elaboradas das folhas para o resto da planta.

Existem duas possibilidades de resolver isto: a primeira é a linha evolutiva seguida pelas briófitas, que consiste em manter tanto o talo da planta como as folhas bem pequenas, conservando assim o tamanho das estruturas limitado às possibilidades de ter um transporte simples e direto. A segunda solução possível, consiste em desenvolver um sistema de transporte eficiente que permita a condução de substâncias a distâncias maiores. Esta linha evolutiva foi, em maior ou menor escala, adotada pela maioria das plantas terrestres. A vascularização apareceu nas plantas terrestres sob pressão de seleção para um sistema mais eficiente de condução de água e nutrientes. Porém, a função de sustentação que mais tarde assumiu o sistema vascular, é uma função secundária. Filogeneticamente, este processo de vascularização foi gradual. Temos evidência fóssil e recente que mostra os principais passos esquematizados acima (fig. 1).

O segundo grande problema que surgiu com a aparição das primeiras folhas, foi o contato direto dos tecidos fotossintéticos com o meio ambiente. O aumento da área superficial (fotossintética) com relação ao volume teve como consequência, um maior contato com o meio ambiente, aumentando consideravelmente, além da fotossíntese, o perigo de desidratação por evapotranspiração. Um aumento de espessura na cutícula não seria, por si só, uma solução adequada. É certo que, com uma cutícula maior, a evapotranspiração seria reduzida ou eliminada totalmente. Porém, ao mesmo tempo, a troca de gases com o meio ambiente seria diminuída grandemente ou talvez eliminada, o que traria como consequência uma diminuição na fotossíntese, negando a vantagem de possuir folhas.

Além disto, a *evapotranspiração controlada* é essencial para que as folhas possam obter os nutrientes minerais necessários para realizar fotossíntese.

Isto foi, no processo evolutivo, também expressado na forma de pressão de seleção. Vejamos quais as características que seriam

vantajosas para uma fotossíntese mais eficiente, com maior possibilidade de intercâmbio gasoso e absorção de nutrientes minerais:

- 1 — Relação (grande) entre área superficial-volume. Tanto maior seja a superfície com relação ao volume, maior é a fotossíntese por unidade de volume;
- 2 — Controle do processo de evapotranspiração. Este controle tem vantagens duplas. Primeiro, evita a perda excessiva de água por parte da folha. Segundo, permite à folha adquirir os nutrientes minerais necessários, sob condições controladas; ;
- 3 — Controle do intercâmbio gasoso. A folha tem que realizar intercâmbio de gases, visando evitar porém, no curso deste processo, uma excessiva perda de água;
- 4 — Sistema de condução bem desenvolvido. É óbvio que sem um sistema de condução (vascular) eficiente, um aumento na fotossíntese não seria possível nem vantajoso.

Sem interessar-nos nos possíveis processos evolutivos que deram origem às folhas, e sejam estas originadas por um processo de enação ou por um processo de telomização, vejamos, então se estas características foram adquiridas na evolução da folha. Para isto, vamos comparar uma série de folhas em diferentes grupos vegetais. Na figura 2 temos representado esquematicamente secções destas folhas.

Ao comparar folhas que representam diferentes estágios na escala evolutiva (por exemplo fig. 2.) vemos o passo de uma estrutura aberta (fig. 2 — b) a uma estrutura na qual as células fotossintéticas da folha não *estão expostas* diretamente ao meio ambiente (Fig. 2 — c, d).

Bem cedo no processo evolutivo, as plantas terrestres adquiriram a capacidade de manter as células fotossintéticas expostas a um *ambiente controlado*. Esquematicamente, isto pode ser representado da seguinte maneira (fig. 3):

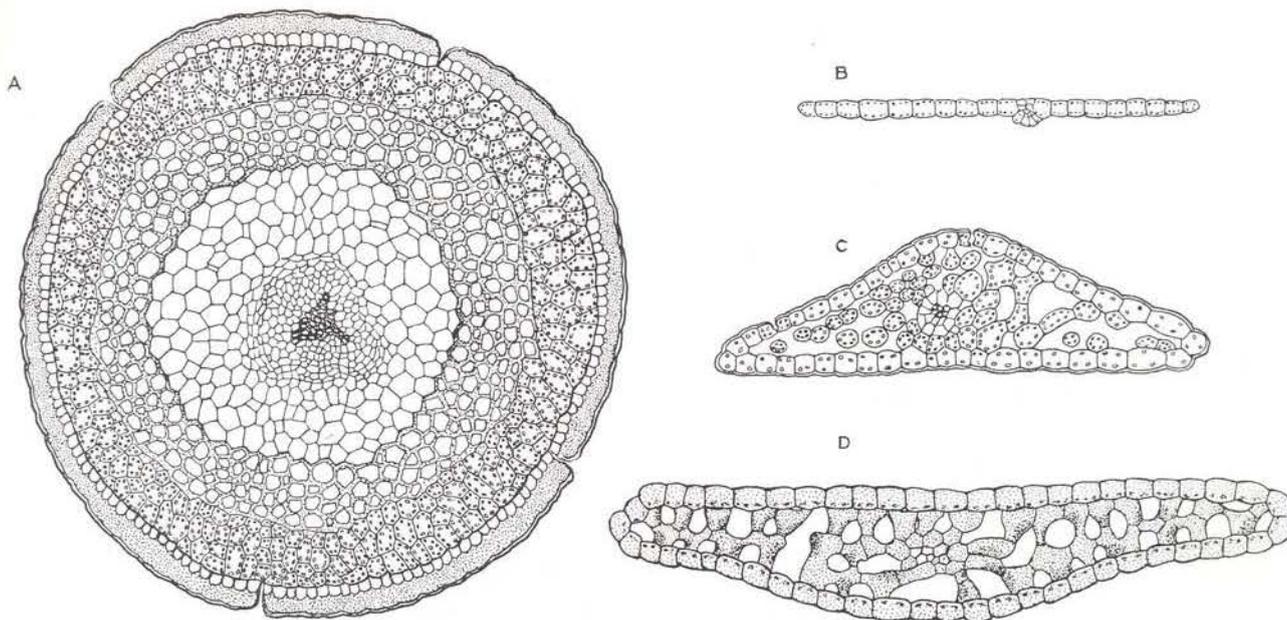


Fig. 2 — Passos na evolução da folha: a — caule fotossintético (*Psilotum*); b — estrutura "aberta" (*Funaria*); c & d — estrutura "fechada" (c, *Lycopodium*; d, *Selaginella*).

Nas "folhas" menos complexas, (fig. 3, A) o intercâmbio com o meio ambiente é direto e o transporte de nutrientes e água é por processos osmóticos ou de transporte ativo de célula a célula.

Nas "folhas" mais complexas (fig. 3, B) não existe um intercâmbio direto obrigatório das células fotossintéticas com o meio ambiente. O fluxo de água e nutrientes pode ser feito através de outros tecidos ou diretamente com o meio interno da folha. Podemos, para tomar um exemplo do reino animal, assemelhar uma folha "típica" de uma planta com uma esponja, dentro de um ponto de vista de

um sistema controlado de contato com o meio ambiente.

A cutícula já não tem necessariamente que ser semipermeável, ainda que algumas plantas conservem esta característica; e pode cumprir uma função mais eficiente de isolamento.

A função dos estômatos é o controle do intercâmbio gasoso e hídrico da planta com o meio ambiente. Os estômatos são assim, válvulas que permitem uma comunicação entre o interior da folha e o meio ambiente. Na literatura (ex Salisbury, 1927; Sinnott, 1960), se tem assumido tradicionalmente (mas ninguém ainda o expressou de maneira inequívoca) que

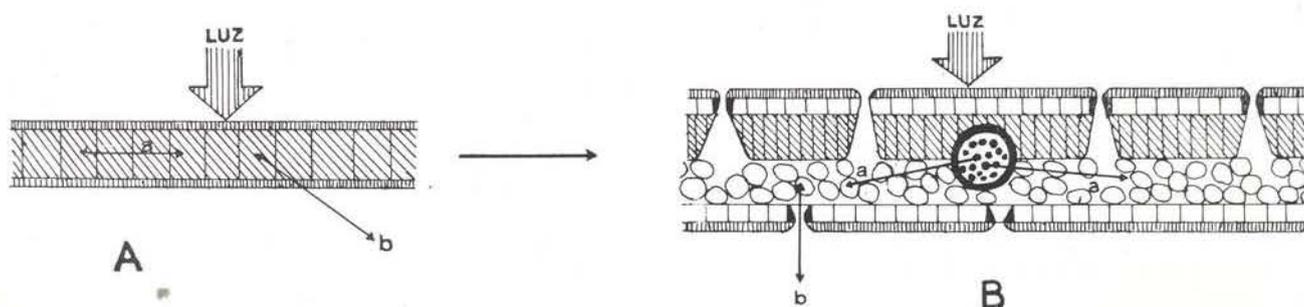


Fig. 3 — Comparação esquemática de fluxo e intercâmbio de substâncias em uma folha "aberta" (A) e uma folha "fechada" (B). a — fluxo interno de água e nutrientes; b — intercâmbio da folha com o meio ambiente.

o funcionamento dos estômatos deve ser defeituoso, (e ainda que como válvulas, não são muito eficientes). Também é comum assumir que os estômatos permitem troca de água e gases, ainda sob condições nas quais o perigo de desidratação é bem grande (ex Salisbury, 1927). Assim, a literatura está virtualmente cheia de tentativas para explicar como existem todo tipo de estruturas especializadas para proteger os estômatos do contato com o meio ambiente (Esau, 1960, 1965). A tendência instintiva de muitos botânicos, tanto anatômistas, como ecólogos ou fisiólogos, tem sido a de assumir que a evapotranspiração é um inconveniente para a folha (a planta). Em nossa focalização sempre tem surgido a pergunta básica de *como evita a planta a evapotranspiração?*. Poucos se têm perguntado *quais as vantagens da evapotranspiração e quais as especializações da folha que lhe permitam evapotranspirar de maneira mais eficiente.*

O problema do nível, com relação a epiderme, no qual se encontram os estômatos tem sido analisado por muitos autores. Esau (1960) anota que em geral, estômatos emergentes (sobre o nível da epiderme) estão associados com condições de alta umidade (hidrofíticas), sendo que estômatos colocados sob o nível epidérmico estão associados às condições xerofíticas. Aykin (1952) mostrou que, submetendo plantas a um meio ambiente saturado de vapor de água, as folhas em processo de desenvolvimento tendiam a ter estômatos mais emergentes que as folhas sob condições "normais".

Esau (1960) também anota que, em certas espécies, *dentro das criptas estomáticas* (condição xerofítica), os estômatos são *emergentes* (condição hidrofítica). Concordo com a atitude geral de aceitar que os estômatos que estão abaixo da superfície epidérmica são adaptações que tendem a controlar a evapotranspiração. Ninguém, porém, até hoje explicou claramente a função dos estômatos emergentes. A atitude implícita sobre o assunto, parece ser que eles não têm problema de água. Não aceito essa interpretação, pois, se há problema de água, é muito sério. Sob condições de alta umidade, a *evapotranspiração é limitada*. O ar saturado não tem a capacidade de

manter, em muitos casos, o fluxo de água que a folha precisa para obter os nutrientes minerais necessários. *Os estômatos emergentes representam então, uma adaptação para aumentar a capacidade de evapotranspiração da folha.*

Ao aceitar esta explicação, podemos tentar explicar o fenômeno no qual uma folha apresenta estômatos *emergentes* dentro de uma cripta estomática. Hipoteticamente, as condições de umidade dentro destas criptas podem ser tais que impossibilitem a evapotranspiração ou a reduzam a um grau tão baixo que não alcance as necessidades da folha. Quanto mais perto está o estômato do fundo da cripta, mais úmidas as condições, e mais reduzida a capacidade para evapotranspiração. O fato dos estômatos serem emergentes indica uma adaptação para atingir condições mais ou menos equilibradas entre a proteção que oferece a cripta, e as necessidades de evapotranspiração da folha.

A correta interpretação do mecanismo de funcionamento dos estômatos tem sido objeto de muitos estudos, e será objeto de outros trabalhos ainda em elaboração (Lleras; Leite & Lleras; Medri & Freire). Por enquanto, não será considerada aqui.

Com relação aos tecidos epidérmicos e dérmicos das folhas, temos referências bastante amplas na literatura (Esau, 1960 e 1965; Stace, 1965). É aceito por todos que além de uma função de isolamento com o meio ambiente externo, a epiderme pode cumprir, em certas plantas, uma função de filtração da luz solar. Segundo Wylie (1954) a presença de hipoderme é mais comum em plantas xerofíticas. Isto provavelmente tem uma explicação relativamente simples. Geralmente, a flora xerofítica está submetida a condições de alta radiação lumínica, e a hipoderme, além de proteger os tecidos fotossintéticos contra aquecimento excessivo e desidratação pode atuar como uma lente que refracta luz. Porém, quanto à interpretação correta da função dos estratos epidérmicos, parece (com exceção dos tricomas que são causas de muitas hipóteses) estar bem determinada, e não será mais discutida aqui.

O meio interno da folha está constituído por tecidos e espaços intercelulares. Os ex-

perimentos de Weatherley (1963 apud Salisbury & Ross, 1969) indicam que a maior parte do transporte de água é através do *Apoplasto* (espaços livres) e não pelo *Simplasto* (protoplasma celular). Assim, o meio interno da folha está constituído por uma "calda" constituída de água, sais minerais, CO₂, O₂ (dissolvidos) e outras substâncias. Esta calda está banhando os tecidos fotossintéticos (e outros) da folha. Efetivamente, cada célula está exposta *diretamente* às substâncias que precisa para realizar suas funções. Isto é bem notório nas folhas. Muitas vezes temo-nos perguntado a razão das folhas terem tantos espaços intercelulares em relação a outras estruturas. O fato das células estarem relativamente afastadas umas das outras permite que uma maior proporção da superfície celular esteja em contato direto com o meio ambiente interno. Assim, a efetividade do intercâmbio célula-meio interno fica aumentada ao máximo, e porém, também a eficácia do processo metabólico da célula.

Como simples especulação, é interessante observar como, filogeneticamente, o processo fotossintético fez um círculo completo. A partir de algas unicelulares (com um contato direto da superfície celular com o meio [calda] nutritivo aquoso) sofreu uma agregação (com perda de algumas paredes celulares por estas estarem em contato com outras células), logo a saída da água (contato das células fotossintéticas com o ar), e finalmente o caso das folhas mais desenvolvidas, nas quais as células fotossintéticas estão novamente em contato direto com o meio nutritivo, ou seja um passo *água-ar-água*. Parece assim, que para as plantas poderem colonizar com êxito a terra, tiveram que criar condições aquáticas para realizarem os processos metabólicos de maneira mais eficiente, ou seja, em resumo, levaram com elas o meio aquático. Então, simplificando o problema, com relação a água e nutrientes, uma célula fotossintética não está em condições radicalmente diferentes das condições de uma alga qualquer. Porém, as grandes diferenças são em relação à luz e temperatura.

Para manter uma provisão adequada da água (e nutrientes), no curso do processo evolutivo, tem-se desenvolvido um sistema vas-

cular cada vês mais complexo. Huber, em 1928, sugeriu que a corrente transpiratória atua por si mesma como estímulo formativo para a diferenciação do tecido vascular. Baseou-se para isto na observação feita por ele em diversas espécies, de que, a proporção de tecido vascular com relação ao peso fresco das folhas imediatamente adjacentes a ele *aumenta* da base ao ápice da planta. Os trabalhos de Eberhart em 1903 (ver fig. 4), e Penfound (1931) sugerem que no caule, a quantidade de xilema *aumenta* sob condições xerofíticas. Além disto, Rippel (1919), trabalhando com mostarda branca, encontrou que, folhas crescendo sob condições xerofíticas, apresentam bem maior vascularização que folhas crescendo em condições úmidas. Isto mesmo já tinha sido observado por Zalenski (1904, *apud* Maximov, 1931).

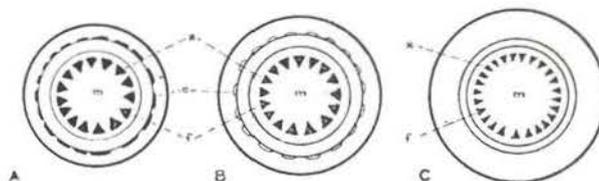


Fig. 4 — Seções transversais de caules *Achyrantes*, indicando desenvolvimento de tecidos em condições Secas (A), Normais (B) e Úmidas (C). e, esclerênquima; f, floema; x, xilema. (Adaptado de Eberhardt, 1903).

Ontogeneticamente (e provavelmente filogeneticamente), parece que os fatores mais importantes na determinação da estrutura do sistema vascular (estela) estão determinados pelos tecidos meristemáticos e pelas folhas (Wardlaw, 1968). Trabalhos morfogenéticos nos últimos 15 anos (Dalessandro & Roberts, 1971; Wetmore & Rier, 1963) indicam que as concentrações relativas de hormônios e açúcares em diferentes partes do caule determinam a composição da estela.

Assim, o padrão básico da estrutura estelar seria determinado pelos meristemas apicais, e sobre esta estrutura básica a ação fisiológica das folhas determinaria a estrutura "final" da estela.

Na figura 5, adaptada de Bower (1930), vemos o aumento de complexidade da estela. Bower relacionou o aumento de complexidade com aumento de tamanho, mas esta interpretação é talvez errada. Provavelmente o aumento de complexidade está correlacionado com um aumento no número de folhas (neste caso micrófilas) que estão atuando sobre a estela.

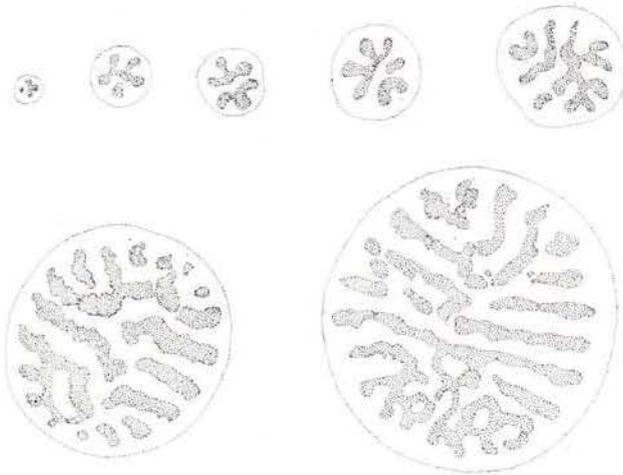


Fig. 5 — Estelas de *Lycopodium* em diferentes estados de desenvolvimento, indicando o aumento progressivo de complexidade. (Adaptado de Bower, 1930).

O fenômeno de "retenção estelar" (Takhtajan, 1959) também deve ser analisado dentro de um ponto de vista da influência dos meristemas e das folhas. À medida que a planta vai crescendo e adquirindo mais "focos" produtores de auxinas e açúcares, aumenta a complexidade da estela.

Então, não é o sistema vascular o que vai influenciar basicamente a estrutura das folhas, e sim as folhas que vão determinar o sistema vascular. Temos então que fazer-nos uma pergunta. Por quê, quando as condições ambientais são mais propícias a uma desidratação potencial, as folhas induzem uma maior vascularização, que deveria aumentar o perigo da perda excessiva de água?. Este fenômeno não só está correlacionado com o sistema vascular; em geral todas as características da folha sob condições xerofíticas são tendentes

a uma maior possibilidade de transportar e perder água.

Estes aspectos da ecofisiologia das folhas, especialmente relacionados com xerofitismo e esclerofitismo, serão analisados no segundo trabalho desta série, trabalho este ainda em preparação.

AGRADECIMENTOS

À Angela Leite que além de corrigir o português leu criticamente este trabalho e influenciou consideravelmente minhas idéias. Ao Pedro Ivo Braga que leu criticamente porções do trabalho; à Míriam Lima pelo cuidado e solicitude na preparação do manuscrito, e ao Jorge Palheta pela elaboração dos desenhos.

SUMMARY

In this initial paper of a series on physio-ecological parameters in leaves, some basic aspects of foliar morphology and anatomy are considered in relation to environmental conditions, the main evolutionary stages that gave rise to leaves are analyzed. The basic morphology and anatomy of leaves is traced throughout the evolutionary history of plants, from a postulated *Rhynia*-like ancestor to the more recent (in an evolutionary sense) types of leaves. Some of the problems and selective pressures that might help elucidate and interpret leaves from a physio-ecological stand point are analyzed. Also considered is the possible influence, in view of current data, that leaves might have on the structure of the stele. Some of the basic factors that might exert selective pressure, such as temperature, light and water are also considered.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- AYKIN, S.
1952 — Hygromorphic stomata in xeromorphic plants, *Istanbul. Univ. Rev. Fac. Sci. Ser. B.* 18 : 75-90.
- BOWER, F.O.
1930 — *Size and form in plants*. Macmillan, London, 232 p.
- DALESSANDRO, G. & ROBERTS L.W.
1971 — Induction of xylogenesis in pith parenchyma explants of *Lactuca*. *Amer. Jour. Bot.*, 58 : 378-385.
- EBERHART, P.
1903 — Influence de l'air sec et de l'air humide sur la structure des végétaux. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 8 : 61-153.

- ESAU, K.
 1960 — *Anatomy of seed plants*. John Wiley & sons, New York. 376 p.
 1965 — *Plant Anatomy*. 2nd ed. John Wiley & sons, New York. 767 p.
- FRITSCH, F.E.
 1935 — *The structure and reproduction of the Algae*. Cambridge, Vol. I. 791 p.
- HUBER, B.
 1928 — Weitere quantitative untersuchungen uber das wasserleitungssys der pflanzen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 67 : 877-959.
- PENFOUND, W.T.
 1931 — Plant anatomy as conditioned by light intensity and soil moisture. *Amer. Jour. Bot.* 18 : 558-572.
- RIPPEL, A.
 1919 — Der einfluss der bodentrockenheit auf den anatomischen bau der pflanzen, insbesondere von *Sinapsis alba*. *Beih. Bot. Centralbl.* 39(1) : 187-260.
- SALISBURY, E.J.
 1927 — On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to woodland flora. *Phil. Trans. Roy. Soc. London ser. B.*, 46 : 1-65.
- SALISBURY, F.B. & ROSS, C.
 1969 — *Plant Physiology*. Wadsworth Publ. Co, Belmont California.
- SINNOTT, E.W.
 1960 — *Plant Morphogenesis*. McGraw-Hill, New York, 550 p.
- SMITH, G.M.
 1955 — *Cryptogamic Botany*. 2 ed. McGraw-Hill, New York, vols. I & II.
- STACE, C.A.
 1965 — Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Brit. Mus. Bot.*, 4 : 1.
- TAKHATAJAN, A.
 1959 — *Essays on the evolutionary morphology of plants*, American Institute Biological Sciences, Washington, D.C.
- WARDLAW, C.W.
 1968 — *Essays on form in plants*. Barnes & Noble, New York.
- WEATHERLEY, P.E.
 1963 — *apud* Salisbury, F.B. & Ross, C. 1969. *Plant Physiology* Wadsworth Publ. Co., Belmont, California.
- WETMORE, R.H. & RIER, J.P.
 1963 — Experimental induction of vascular tissue in the callus of angiosperms. *Amer. J. Bot.* 50 : 418-430.
- WYLIE, R.B.
 1954 — Leaf organization of some woody dicotyledons from New Zealand. *Amer. J. Bot.* 41 : 186-191.
- ZALENSKI, V.
 1904 — Materials for the study of the quantitative anatomy of different leaves on the same plant. *Mem. Polytech. Inst. Kiev.* 4 : 1-20. (Em russo, citação de Maximov, N. A. 1931. The physiological significance of the xeromorphic structure of plants. *Jour. Ecol.* 19 : 273-282).