

Arquitetura foliar de *Impatiens walleriana* Hook. f. (Balsaminaceae)

Maria Regina Boeger*, Sikandra-Lis Fonseca Paulinelli Garcia e Patricia Soffiatti

Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Cx. Postal 19031, 81970-990, Curitiba, Paraná, Brasil. *Autor para correspondência. E-mail: rboeger@ufpr.br

RESUMO. A arquitetura foliar, definida como a organização tridimensional das folhas no caule, influencia a capacidade da planta em interceptar a luz solar. Este estudo investigou a arquitetura das folhas de *Impatiens walleriana* que ocorre nos subosques de Floresta Ombrófila Mista para avaliar se existe variação na arquitetura em relação à posição das folhas no eixo caulinar, identificar as características morfológicas que influenciam a sobreposição das folhas e, conseqüentemente, o processo de captura de luz. Foram coletados 30 indivíduos na mesma condição luminosa, num fragmento de Floresta Ombrófila Mista, Curitiba, Estado do Paraná. Largura, comprimento, espessura, área foliar, comprimento do pecíolo, ângulo foliar e ângulo de divergência foram mensurados. Os valores médios do comprimento do pecíolo e dos ângulos foliares e de divergência variaram significativamente com a posição foliar. Aparentemente, o auto-sombreamento foliar é minimizado pelo efeito sinérgico do ângulo de divergência, do ângulo foliar, da forma elíptica da lâmina e dos pecíolos longos, que, em conjunto, permitem que a maioria das folhas possa receber a luz difusa disponível no interior da floresta. Essas características morfológicas, juntamente com as estratégias reprodutivas, parecem influenciar o sucesso da espécie na colonização de subosques perturbados, substituindo a vegetação nativa.

Palavras-chave: folhas de sombra, filotaxia espiralada, morfologia foliar, beijinho.

ABSTRACT. Leaf architecture of *Impatiens walleriana* Hook. f. (Balsaminaceae). Leaf architecture, defined as the tri-dimensional organization of the leaves on the stem axis, influences the plant's capacity to intercept sun light. This study investigated the leaf architecture of *Impatiens walleriana*, a species from the understory of forests, in order to evaluate the existence of variation among distinctive positions of the leaves and identify the morphological characteristics that influence leaf overlap and, consequently, the process of light capture. Thirty plants, under the same light condition, were collected in a remnant of *Floresta Ombrófila Mista*, in Curitiba, Paraná State. Leaf width, leaf length, lamina thickness, leaf area, petiole length, leaf angles, and divergence angles were measured. The mean values of leaf angles, divergence angles, and petiole length varied significantly in relation to leaf position. Apparently, leaf overlapping is minimized by the synergic effect of leaf angles, divergence angles, elliptic form of the lamina, and long petioles, which, together, allow for a spatial organization around the stem axis, where most leaves can receive the diffuse light at the understory forest. These morphological characteristics, associated with reproductive strategies, appear to be responsible for this species' success in the colonization of disturbed understory, replacing native vegetation.

Key words: shade leaves, leaf phyllotaxis, leaf morphology, *beijinho*.

Introdução

A arquitetura foliar, definida como a organização tridimensional das folhas no corpo da planta (FALSTER; WESTOBY, 2003), é dependente de diversas características morfológicas, tais como a filotaxia (NIKLAS, 1999), o ângulo foliar, o comprimento e o diâmetro do pecíolo e a área foliar (GÁLVEZ; PEARCY, 2003). O conjunto dessas características afeta o processo de captura de luz e de carbono fotossintético (PEARCY et al., 2005). Pela distribuição heterogênea de luz dentro dos ecossistemas florestais, a arquitetura foliar pode variar tanto entre indivíduos de uma população, como

entre as folhas de um mesmo indivíduo (FALSTER; WESTOBY, 2003).

Entre as características acima mencionadas, os ângulos que as folhas formam com o eixo caulinar (ângulo foliar) e os ângulos entre duas folhas sucessivas (ângulo de divergência) têm sido pouco estudados, apesar da sua importância na otimização da captura de luz pela folha (GÁLVEZ; PEARCY, 2003; VALLADARES; BRITES, 2004). Com base nos estudos da série de Fibonacci (BELL, 1993), vários autores têm demonstrado que um ângulo de divergência de 137,5° permite que inúmeras folhas

possam ser arrançadas ao redor do caule, sem uma completa sobreposição (VALLADARES; BRITES, 2004). Esse valor, definido como o *golden angle*, é considerado o mais eficiente para minimizar o auto-sombreamento (FALSTER; WESTOBY, 2003).

Adicionalmente, a filotaxia, que consiste no arranjo das folhas ao redor do caule, associada às demais características foliares, também contribui na otimização da captura de luz (VALLADARES; BRITES, 2004). No entanto, para alguns autores, a extensão em que a filotaxia influencia a captura de luz ainda é pouco entendida, pela grande interação de várias características foliares para compensar a baixa eficiência de alguns tipos de filotaxia (NIKLAS, 1999) no auto-sombreamento.

Em condições limitantes de luz, verificadas no subosque de florestas ombrófilas, é esperado 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 filotaxia espiralada, nesses ambientes, é considerada, em termos de pressão seletiva, um elemento favorável à interceptação da luz (VALLADARES et al., 2002).

Em ambientes florestais ombrófilos perturbados, a diversidade de espécies invasoras e/ou pioneiras é dependente dos níveis de luminosidade no subosque (SLIK, 2000). Assim, a colonização por essas espécies depende da eficiência nas diferentes estratégias de cada espécie em busca de recursos, durante o seu desenvolvimento.

Impatiens walleriana Hook f. (Balsaminaceae), conhecida por beijo, beijinho e maria-sem-vergonha, é uma planta anual, herbácea, originária do Sudeste da África e bastante comum na encosta atlântica brasileira, principalmente em subosques de áreas perturbadas (LORENZI, 2000). Ao contrário de várias espécies invasoras que são intolerantes à sombra (GODEFROID; KOEDAM, 2003), *I. walleriana* ocorre, preferencialmente, em ambientes sombreados e úmidos e em solos ricos em matéria orgânica (LORENZI, 2000). O sucesso da espécie em áreas perturbadas deve-se, pelo menos em parte, à floração contínua ao longo do ano e à produção de grande número de sementes (MARQUES, 1976). Os massivos povoamentos da espécie nos subosques (BORGO; SILVA, 2003) competem com a vegetação nativa, impedindo a regeneração natural da floresta (GODEFROID; KOEDAM, 2003).

No entanto, o desenvolvimento *I. walleriana* em condições de subosque, ou seja, de baixa luminosidade, implica ajustes morfológicos para otimizar a captura de luz. Assim, este estudo teve como objetivos avaliar se existe variação na

arquitetura, em relação à posição da folha no eixo caulinar, e identificar quais as características morfológicas, dentre as analisadas (largura, comprimento, espessura, área foliar, comprimento do pecíolo, ângulo foliar e ângulo de divergência), que podem influenciar o processo de captura de luz.

Material e métodos

O estudo foi realizado num fragmento de Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária), com cerca de 2,5 ha, localizado no Centro Politécnico da Universidade Federal do Paraná, região leste do município de Curitiba, Estado do Paraná (25°25'S e 49°17'W), numa altitude de 900 m (HIRAI et al., 1998). O fragmento florestal caracteriza-se por possuir dois estratos arbóreos bem definidos, com o subosque sombreado.

Segundo os dados fornecidos pelo Instituto Tecnológico Simepar, a temperatura média anual de Curitiba é de 17,8°C, sendo a maior temperatura média, durante o mês de fevereiro, de 23,1°C e a menor, durante o mês de agosto, de 13,2°C. A média anual de umidade relativa do ar é cerca de 85% e a precipitação anual total é de 1.175,7 mm, sendo março o mês de maior precipitação média, com 165,1 mm e agosto o de menor, com 9,0 mm, sem deficiência hídrica ao longo do ano. Na área predominam os solos hidromórficos, próximos aos canais de drenagem, e os Cambissolos e Podzólicos ocorrem nas regiões mais drenadas. O relevo é suave ondulado (RONDON NETO et al., 2002). A incidência de luz foi medida com luxímetro digital Chauvin Arnoux, modelo CA 810 (Paris, França). As medições foram realizadas durante o mês de fevereiro, em pleno sol, às 12h, e a intensidade luminosa do subosque onde as plantas foram coletadas foi estimada em 9,4% ($\pm 0,7$) da intensidade luminosa total.

Foram coletados 30 indivíduos na mesma condição de luz e de solo. As plantas selecionadas tinham alturas semelhantes e todas apresentavam flores, indicando que todos os indivíduos já se encontravam em fase reprodutiva. Um exemplar botânico encontra-se depositado no Herbário do Departamento de Botânica (UPCB), da Universidade Federal do Paraná, sob o registro 40.842. A altura das plantas foi estimada com uma fita milimetrada, no local de coleta. Posteriormente, cada indivíduo foi cortado com tesoura de poda, 15 a 20 cm abaixo da folha mais basal, e, imediatamente, colocado em uma caixa de isopor com água para evitar a murcha durante o transporte. Para cada indivíduo, todas as folhas foram medidas a partir da folha mais basal, sendo esta nomeada de folha 1, a próxima folha foi nomeada de folha 2 e assim por diante, no sentido base-ápice.

Para cada folha, foram medidos dois ângulos com transferidor comum. O ângulo entre o pecíolo da folha e o eixo da planta, nomeado de ângulo foliar, e o ângulo de divergência, representado pelo ângulo entre os pecíolos de duas folhas subsequentes. Essas medidas foram realizadas no sentido anti-horário. O comprimento do pecíolo, o comprimento e a largura da lâmina, para cada folha, foram medidos com o auxílio de uma régua milimetrada, enquanto a espessura da folhas foi medida com o auxílio de um paquímetro digital.

Para estimar a área foliar, as folhas foram prensadas em papel jornal e desidratadas em estufa a 65°C, por 36h. Depois de secas, a área foi estimada com o programa Sigmascan-Pro, versão 5.0 (SPSS Inc., Chicago, USA, 1995), por imagem digitalizada em scanner de mesa acoplado ao computador.

Os valores médios e respectivos desvios-padrão foram calculados para todas as variáveis quantitativas (ângulo foliar, ângulo de divergência, comprimento do pecíolo, comprimento, largura e espessura da lâmina e área foliar). A análise de variância de dois fatores (two-way Anova) foi realizada para todas as variáveis, utilizando-se o programa Statistica, versão 6.0 (Statsoft Inc., USA), com nível de 5% de probabilidade. As análises foram efetuadas apenas para as cinco folhas mais basais, uma vez que o número de folhas por planta era variável, mas todos os indivíduos apresentaram pelo menos cinco folhas. Com o mesmo programa, também foi calculado o coeficiente de correlação de Pearson, tendo sido considerada correlação alta quando $r \leq -0,6$ ou $r \geq 0,6$ (ZAR, 1996).

Resultados e discussão

As plantas apresentaram número variado de folhas, com máximo de 14 folhas e mínimo de cinco folhas. A Anova, que foi realizada com as cinco folhas mais basais de todas as plantas estudadas, mostrou que as características morfológicas variaram entre as plantas, mas também consistentemente de acordo com a posição das folhas (Wilk's test = 0,042, F28 = 3,79, $p < 0,05$ para posição das folhas e Wilk's test = 0,004, F203 = 4,645, $p < 0,05$). Foram observadas variações

significativas das folhas entre as posições um e cinco para o ângulo foliar, ângulo de divergência e comprimento do pecíolo (Tabela 1), semelhantemente aos resultados encontrados para outras espécies (GÁLVEZ; PEARCY, 2003; VALLADARES; BRITES, 2004). As demais variáveis quantitativas analisadas (comprimento, largura, espessura da lâmina e área foliar) apresentaram valores médios próximos e não-significativos entre as folhas que se encontravam em diferentes posições em torno do eixo caulinar (Tabela 1), ao contrário do esperado. As diferenças dos ângulos foliares e do comprimento dos pecíolos foram mais evidentes quando se comparou os valores médios das folhas mais basais (posições 1 e 2) com os valores médios das folhas mais apicais (posições 4 e 5). As correlações positivas e significantes ocorreram entre o comprimento do pecíolo e a largura da folha, comprimento do pecíolo e a área foliar e largura da folha e área foliar (Tabela 2).

Os ângulos foliares variaram de 77,7° a 56,0° (Tabela 1) e as folhas mais basais apresentaram os maiores ângulos em relação às folhas apicais, tendendo à horizontalidade. Em geral, as folhas que se desenvolvem em locais sombreados, como o subosque das florestas ombrófilas, possuem ângulos foliares próximos a 90°, o que as caracteriza como horizontais. Esta posição foliar permite a melhor captura dos raios luminosos no interior da floresta, que são difusos e inconstantes (FALSTER; WESTOBY, 2003).

Não foram encontradas diferenças significativas entre os valores médios de área foliar e de espessura (Tabela 1) entre as folhas mais basais. Também não existe correlação significativa entre o ângulo foliar e a área foliar, ou entre o ângulo foliar e o comprimento do pecíolo (Tabela 2). Esses dados corroboram a hipótese de que as diferenças entre os ângulos foliares é resultado da interação das características morfológicas da folha, como área foliar e comprimento do pecíolo, uma vez que tais características são dependentes entre si (NIINEMETS; FLECK, 2002; VALLADARES et al., 2002). Isto é evidenciado pela correlação entre a área foliar e o comprimento do pecíolo, visto que a espessura variou muito pouco entre as folhas (Tabela 2).

Tabela 1. Valores médios e respectivos desvios-padrão, entre parênteses, das características morfológicas foliares de *Impatiens walleriana*. A posição foliar indica a posição das folhas em relação ao eixo caulinar, e a posição 1 indica a folha mais basal. Letras diferentes na coluna, entre as posições foliares 1 a 5, indicam valores estatisticamente significantes (Fisher, $p < 0,05$).

Posição foliar	ângulo foliar (°)	ângulo divergência (°)	comprimento pecíolo (cm)	Comprimento folha (cm)	largura folha (cm)	espessura folha (mm)	área foliar (cm ²)	n
1	75,5 (17)a	166,0 (55)a	2,37 (0,84)a	6,21 (2,13)a	3,58 (0,88)a	0,06 (0,009)a	11,45 (6,58)a	30
2	77,5 (15)a	180,5 (45)ab	2,15 (0,73)b	6,09 (1,50)a	3,57 (0,91)a	0,06 (0,009)a	11,40 (5,96)a	30
3	70,2 (15)ac	187,0 (58)b	2,14 (0,82)b	6,29 (1,63)a	3,48 (0,84)a	0,06 (0,009)a	10,84 (5,33)a	30
4	69,2 (16)bc	172,6 (57)ab	1,75 (0,65)c	6,09 (1,40)a	3,47 (0,68)a	0,06 (0,008)a	10,96 (4,55)a	30
5	62,5 (19)d	181,0 (46)ab	1,64 (0,76)d	6,18 (1,24)a	3,40 (0,64)a	0,06 (0,008)a	10,52 (3,86)a	30
6	57,0 (18)	178,0 (50)	1,19 (0,59)	6,02 (1,08)	3,34 (0,60)	0,05 (0,010)	9,66 (2,24)	27
7	58,0 (17)	181,0 (57)	1,14 (0,59)	5,68 (1,01)	3,11 (0,52)	0,06 (0,008)	8,27 (2,45)	18
8	64,0 (16)	186,0 (48)	1,15 (0,78)	5,85 (1,00)	3,05 (0,47)	0,06 (0,010)	8,45 (2,45)	8
9	68,0 (11)	190,0 (35)	1,31 (0,78)	5,95 (1,25)	3,15 (0,61)	0,05 (0,008)	7,96 (2,85)	6
10	56,0 (11)	198,0 (54)	1,30 (0,55)	5,59 (0,78)	3,00 (0,35)	0,06 (0,017)	7,27 (2,82)	4

Tabela 2. Tabela do coeficiente de correlação de Pearson (valor de r) entre as características morfológicas analisadas. Números em negrito indicam correlações estatisticamente significativas ($p < 0,05$).

	ângulo foliar	ângulo de divergência	comp. folha	comp. pecíolo	largura folha	área foliar	posição foliar
ângulo foliar (°)	1,00	0,06	0,25	0,42	0,20	0,21	0,34
ângulo de divergência (°)		1,00	0,15	0,03	0,06	0,10	0,07
comprimento da folha (cm)			1,00	0,60	0,81	0,87	0,09
comprimento pecíolo (cm)				1,00	0,70	0,68	0,49
largura folha (cm)					1,00	0,90	0,21
área foliar (cm ²)						1,00	0,22

Para o ângulo de divergência, as diferenças encontradas entre as posições das folhas não foram tão evidentes como para os ângulos foliares (Tabela 1). Aquele ângulo variou entre 166° a 190° (Tabela 1), indicando a sobreposição das folhas e, dessa forma, está distante cerca de 28° a 52° do *golden angle*, considerado o melhor ângulo de divergência para diminuir o auto-sombreamento foliar (VALLADARES; BRITES, 2004). No entanto, quando os ângulos de divergência são projetados graficamente (Figura 1), considerando apenas os valores absolutos por planta, observa-se que a sobreposição das folhas é pequena, indicando que os valores médios não representam a real distribuição espacial das folhas ao redor do caule.

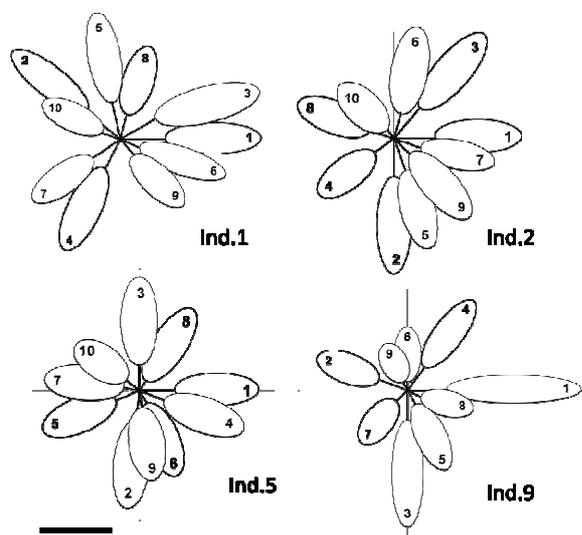


Figura 1. Representação gráfica da disposição das folhas de *Impatiens walleriana* ao redor do eixo caulinar dos indivíduos 1 (ind.1), 2 (ind.2), 5 (ind.5) e 9 (ind.9). Os números nas folhas indicam a posição, sendo a folha 1 a mais basal. Barra = 2 cm.

De acordo com a Tabela 2, as correlações do ângulo de divergência com as demais variáveis não são suficientemente significativas, mas a Figura 1 evidencia a importância desse ângulo na distribuição

espacial das folhas e, conseqüentemente, da filotaxia espiralada.

Em ambientes sombreados, o incremento da superfície foliar permite melhor captação da luz difusa e, quanto mais basal forem as folhas, maior será a área foliar, pois a disponibilidade de luz é menor (VOLTAN et al., 1992; TUCIC et al., 1998). Contrariamente, neste estudo, as folhas mais basais apresentaram pequena variação na área foliar, o que pode indicar que não houve diferenças marcantes na disponibilidade de luz para essas folhas, no local estudado. Entretanto, outra característica da folha parece ser importante no processo de captura de luz, que consiste na forma elíptica da lâmina foliar. A forma elíptica é considerada uma das mais efetivas para evitar a sobreposição das lâminas foliares, pois a sobreposição implica gasto extra de energia, via respiração, para as folhas de sombra e fonte potencial de abrasão (GIVNISH, 1984; 1987).

Apesar de inúmeros estudos relatarem as diferenças morfológicas foliares (NIINEMETS; FLECK, 2002; GÁLVEZ; PEARCY, 2003) associadas às condições de baixa luminosidade (VALLADARES et al., 2002), os resultados aqui apresentados não evidenciaram tais diferenças para a área foliar e o comprimento e a largura para as folhas basais, que apresentam a lâmina totalmente expandida.

Aparentemente, isso se deve ao efeito sinérgico de várias características como o ângulo de divergência (que define a filotaxia espiralada), a baixa estatura das plantas ($65 \pm 0,09$ cm), a proximidade das folhas, no sentido vertical (Figura 2A), os ângulos foliares, a forma elíptica da lâmina e os pecíolos longos, que, em conjunto, permitem a organização espacial das folhas ao redor do caule, pela qual a maioria das folhas recebe a luz difusa disponível no interior da floresta.



Figura 2. *Impatiens walleriana*. Aspecto geral da porção superior da planta evidenciando a filotaxia espiralada (A). Detalhe do arranjo das folhas em vista frontal (B). Barras = 4 cm.

Obviamente, esse efeito sinérgico se deve também à estrutura das folhas mais apicais (posição 5 a 10, Tabela 1), que, por estarem em fase de

desenvolvimento, possuem áreas aproximadamente 37% menores do que as folhas basais e pecíolos cerca de 45% mais curtos. Essas características, associadas aos ângulos mais agudos das folhas mais apicais, igualmente minimizam o sombreamento.

No entanto, conforme Kroon et al. (2005), é importante ressaltar que as folhas podem ser interpretadas como unidades funcionais repetitivas, denominadas de módulos, e são induzidas a mudanças estruturais durante todo o desenvolvimento da planta. Esses módulos são integrativos e interdependentes e se ajustam às condições locais mesmo em estádios mais jovens. Cada indivíduo representa um conjunto das unidades modulares integradas, num arranjo hierárquico, cujo produto final expressa a interação entre as condições ambientais locais e as características morfológicas e/ou fisiológicas da planta.

Aparentemente, o sucesso de *I. walleriana* como invasora de subosques deve-se, além das estratégias reprodutivas, como a floração contínua ao longo do ano e a produção de um grande número de sementes (MARQUES, 1976), à interação das características morfológicas da espécie. O conjunto dessas características parece favorecer a espécie no processo de colonização em áreas perturbadas com baixa luminosidade, competindo com a vegetação nativa. Estudos posteriores, utilizando diferentes intensidades luminosas, podem acrescentar informações sobre a possível plasticidade da espécie e avaliar a sua potencialidade como invasora em outras áreas perturbadas com maior disponibilidade de luz.

Agradecimentos

As autoras agradecem à Prof^a. Dr^a. Raquel Negrelle a leitura prévia do texto; ao Prof. Olavo Guimarães a identificação da espécie e ao Prof. Dr. Luiz Antonio de Souza as sugestões no manuscrito.

Referências

BELL, A. D. **Plant form**: an illustrated guide to flowering plant morphology. Oxford: University Press, 1993.

BORGIO, M.; SILVA, S. M. Epífitos vasculares em fragmentos de Floresta Ombrófila Mista, Curitiba, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, n. 3, p. 391-401, 2003.

FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? **New Phytologist**, v. 158, n. 3, p. 509-552, 2003.

GÁLVEZ, D.; PEARCY, R. W. Petiole twisting in the crows of *Psychotria limonensis*: implications for light

interception and daily carbon gain. **Oecologia**, v. 135, n. 1, p. 22-29, 2003.

GIVNISH, T. J. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In: MEDINA, E. (Ed.). **Physiological ecology of plants in the wet tropics**. Boston: Dr. W. Yunk Publishers, 1984. p. 51-68.

GIVNISH, T. J. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. **New Phytologist**, v. 106, suppl., p. 131-160, 1987.

GODEFROID, S.; KOEDAM, N. Distribution pattern of the flora in a peri-urban forest: an effect of the city-forest ecotone. **Landscape and Urban Planning**, v. 65, n. 4, p. 169-185, 2003.

HIRAI, R. Y.; YANO, O.; RIBAS, M. E. G. Musgos da mata residual do Centro Politécnico (Capão da Ed. Física), Curitiba, Paraná, Brasil. **Boletim do Instituto de Botânica**, São Paulo, v. 11, p. 81-118, 1998.

KROON, H.; HUBER, H.; STUEFER, J. F.; van GROENENDAEL, J. M. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. **New Phytologist**, v. 166, n. 1, p. 73-82, 2005.

LORENZI, H. **Plantas daninhas do Brasil**. Nova Odessa: Plantarum, 2000.

MARQUES, M. C. M. **Balsamináceas**. Itajaí: Flora Ilustrada Catarinense, 1976.

NIINEMETS, U.; FLECK, S. Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. **Oecologia**, v. 132, n. 1, p. 21-33, 2002.

NIKLAS, K. J. Research review a mechanical perspective on foliage leaf form and functions. **New Phytologist**, v. 143, n. 1, p. 19-31, 1999.

PEARCY, R. W.; MURAOKA, H.; VALLADARES, F. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. **New Phytologist**, v. 166, n. 3, p. 791-800, 2005.

RONDON NETO, R. M.; KOZERA, C.; ANDRADE, R. R.; CECY, A. T.; HUMMES, A. P.; FRITZSONS, E.; CALDEIRA, M. V. W.; MACIEL, M. N. M.; SOUZA, M. K. F. Caracterização florística e estrutural de um fragmento de Floresta Ombrófila Mista, em Curitiba, PR-Brasil. **Floresta**, v. 32, n. 1, p. 3-16, 2002.

SIGMASCAN-PRO: versão 5.0. Chicago: SPS Inc., 1995.

SLIK, J. W. F. Assessing tropical lowland forest disturbance using plant morphological and ecological attributes. **Forest Ecology Management**, v. 205, n. 1-3, p. 241-250, 2000.

TUCIC, B.; TOMIC, V.; AVRAMOV, S.; PEMAC, D. Testing the adaptive plasticity of *Iris pumila* leaf traits to natural light conditions using phenotypic selection analysis. **Acta Oecologica**, v. 19, n. 6, p. 473-481, 1998.

VALLADARES, F.; BRITES, D. Leaf phyllotaxis: does it really affect light capture? **Plant Ecology**, v. 174, n. 1, p. 11-17, 2004.

VALLADARES, F.; SKILLMAN, B. J.; PEARCY, R. W. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. **American Journal of Botany**, v. 89, n. 8, p. 1275-1284, 2002.

VOLTAN, R. B. Q.; FAHL, J. I.; CARELLI, M. L. C. Variação na anatomia foliar de cafeeiros submetidos a diferentes intensidades luminosas. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 4, n. 2, p. 99-105, 1992.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. London: Prentice-Hall, 1996.

Received on February 26, 2008.

Accepted on July 8, 2008.

License information: This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.