

Anatomía Foliar de Polylepis sericea Wedd. (Rosaceae) a dos altitudes en los Altos andes venezolanos.

Maribel Colmenares-Arteaga^{1*}, Fermín Rada^{1**} y Rebeca Luque².

RESUMEN

Se estudió la anatomía foliar de individuos de *Polylepis sericea* (Rosaceae) a dos altitudes contrastantes, cercanas a los extremos de su distribución en Venezuela, en la Estación del teleférico de Loma Redonda a 4.100 m s. n. m. y en el páramo de Mucubají a 3.500 m s. n. m. en el Estado Mérida, con el fin de dar a conocer la estructura y determinar la existencia de caracteres disímiles dados por las diferencias altitudinales y/o por la estacionalidad hídrica. Se encontraron caracteres xeromórficos marcados y claras diferencias estructurales dadas en primer lugar por el efecto altitudinal como reducción del área foliar y aumento de tejido clorofílico, además de diferencias derivadas del efecto hídrico estacional como engrosamiento cuticular y diferencias en la densidad estomática.

PALABRAS CLAVES: Adaptaciones, Anatomía foliar, Páramo, *Polylepis sericea*, Límite arbóreo, Estrés hídrico.

ABSTRACT

Leaf Anatomy of *Polylepis sericea* Wedd. (Rosaceae) at two different altitudes in the High Venezuelan Andes.

Leaf anatomy of *Polylepis sericea* individuals was studied at two different altitudes in Mérida, Venezuela. This work was carried out at 4,100 m a. s. l. in Loma Redonda and 3,500 m a. s. l. in Paramo of Mucubají, with the purpose of studying the structure and determining characteristics given by the altitudinal differences and/or water seasonality. Xeromorphic characters and structural differences given by the altitudinal effect such as reduction in leaf area and an increase in chlorenchyma and differences derived from the effect of the dry season such as formation of a thick cuticle and changes in stomatal density were found.

KEYWORDS: Adaptations, Leaf anatomy, Paramo, *Polylepis sericea*, Treeline, Water stress.

INTRODUCCIÓN

El género *Polylepis* pertenece a la familia Rosaceae, tribu Sanguisorbeae, constituido por 20 especies distribuidas en Sur América, desde el norte de Venezuela hasta el norte de Chile y Argentina, creciendo naturalmente a grandes altitudes (KESSLER, 1995). *Polylepis sericea* Wedd. posee la más amplia distribución en términos latitudinales en comparación a las otras especies dentro del género, pero las poblaciones son discontinuas a lo largo del eje andino norte-sur, desde Venezuela en el Estado Lara a lo largo de los Andes hasta el centro de Bolivia en la Provincia de La Paz (SIMPSON, 1979).

Los bosques de *Polylepis sericea* en Venezuela aparecen por arriba de los 3.500 m s.n.m. y llegan hasta 4.300 m s.n.m., sobre el límite superior de crecimiento arbóreo; sin embargo, individuos aislados pueden bajar por el margen de quebradas pedregosas hasta altitudes cercanas a los 3.000 m s. n. m. (MONASTERIO, 1980).

En relación a las características anatómicas foliares, SIMPSON (1979) encontró para todas las especies del género una variación en la estructura interna correlacionada con las variaciones del hábitat y una gran variabilidad intraespecífica, donde muchas

¹ Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Fac. Ciencias, Universidad de Los Andes, *simsia@ula.ve, **frada@ula.ve.

² Centro Jardín Botánico, Fac. Ciencias, ULA, Apartado 52, 5212, Mérida, Venezuela, rebecal@ula.ve

de las adaptaciones están asociadas al estrés hídrico (OPPENHEIMER, 1960).

Polylepis sericea, por ser una especie arbórea con una distribución sobre el límite de crecimiento arbóreo continuo, se presenta como un punto de referencia particular para estudiar los cambios estructurales foliares en árboles, derivados de la adaptación de la especie a ambientes de bajas temperaturas y sometidos a un estrés hídrico estacional, dado que las hojas, por plasticidad y por su múltiple funcionalidad son órganos que presentan en su estructura gran cantidad de especializaciones (ESAU, 1977; FAHN, 1990).

El objetivo de este trabajo es estudiar la estructura foliar de *P. sericea* en los dos extremos de su distribución altitudinal y observar si existen o no cambios anatómicos foliares relacionados con la estacionalidad hídrica y con las diferencias altitudinales.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material de estudio corresponde a muestras de hojas de individuos de *Polylepis sericea*.

Las localidades fueron seleccionadas tomando en cuenta los extremos altitudinales, dada la relación directa de la altitud con la temperatura local; las estaciones de muestreo seleccionadas fueron: La Estación Loma Redonda del Teleférico de Mérida a 4.100 m s. n. m., con una temperatura media anual de 3,0°C y una precipitación media anual de 1.553 mm, con un régimen unimodal tropical (MONASTERIO & REYES, 1980). El Páramo de Mucubají a una altitud de 3.500 m s. n. m., con una temperatura media anual de 5,4°C y una precipitación media anual de 968,8 mm con un régimen unimodal tropical (AZÓCAR & MONASTERIO, 1980).

Se colectaron en campo muestras de hojas totalmente expandidas de cinco individuos diferentes, formadas en las épocas húmeda y seca, las cuales fueron fijadas en F.A.A. (JOHANSEN, 1940).

En campo se tomaron de seis individuos diferentes, 18 muestras de hojas totalmente expandidas formadas durante la época húmeda y la época seca.

Estas muestras fueron llevadas al laboratorio donde se midió el área foliar (AF) con un medidor de área foliar LI-3100 LICOR. Las muestras de hojas se secaron en la estufa y posteriormente fueron pesadas; a partir de estos datos se determinó el área foliar específica (AFE) mediante la ecuación.

$$AFE = \frac{\text{Área foliar (cm}^2\text{)}}{\text{Peso seco foliar (g)}}$$

Se realizó el ablandado de la epidermis foliar utilizando una solución acuosa de ácido nítrico al 10%, calentándose hasta observar el desprendimiento de la epidermis. Luego fueron lavadas con agua destilada para proceder a la tinción con azul de astra 0,5% y fuchsina básica 0,2% según KRAUS & AL. (1998) y montadas en glicerina 50% (JOHANSEN, 1940).

Para el estudio del mesófilo se efectuaron cortes transversales de la sección media de la hoja a mano alzada y micrótopo a 20 µm, donde posteriormente el material fue sometido a deshidratación en la serie butílica con infiltración en parafina según SASS (1958). Ambos tipos de corte fueron teñidos utilizando la técnica de doble tinción con azul de astra y fuchsina básica (LUQUE & AL. 1996). El montaje de los cortes a mano alzada se realizó con glicerina líquida al 50% y los cortes a micrótopo con bálsamo de Canadá según JOHANSEN (1940). Se obtuvo el tamaño de las células epidérmicas, de las células de la empalizada y de los estomas midiendo el largo y ancho de 10 células, en tres muestras diferentes, se utilizaron también tres muestras diferentes para la determinación de la densidad estomática.

Los cortes fueron observados en un microscopio ZEISS AXIOSCOP 20 y se tomaron fotomicrografías de los cortes permanentes con una cámara MC80 adosada al microscopio.

RESULTADOS

Área foliar específica:

Los resultados de área foliar y de área foliar específica para muestras colectadas en las épocas húmeda y seca en ambas localidades muestran una reducción del 8% del área foliar y del 27% del área

foliar específica para las muestras de la localidad de Loma Redonda con respecto a la localidad de Mucubají (Tabla 1).

Caracteres anatómicos

En el corte transversal se observa: hoja dorsiventral, hipostomática, epidermis de una corrida de células en ambas superficies, cutícula engrosada a muy engrosada en la época seca (Fig. 2,4).

Epidermis de la superficie adaxial, en corte paradermal (Fig. 5-8), con células poliédricas, de paredes engrosadas a muy engrosadas en la estación Loma Redonda (Fig. 5, 6, pa cel), rectas a sinuosas, presentando septos (Fig. 7, s).

Epidermis de la superficie abaxial densamente papilosa (Fig. 3, 12, p), con células de paredes engrosadas; en corte paradermal (Fig. 9-12), se observan dos regiones, una epidermis costal (Fig. 11, ep cos) de células poliédricas de paredes engrosadas, donde se ubica gran cantidad de tricomas tectores (Fig. 4, 10, t); otra región intercostal (Fig. 11, ep int) donde se encuentran los estomas hundidos en criptas, los cuales son de tipo anomocítico rodeados por células subsidiarias papilosas (Fig. 12, p). Los valores los tamaños de las células epidérmicas, estomas y densidad estomática para ambas localidades y estaciones se muestran en la tabla 2.

TABLA 1

ÁREA FOLIAR Y ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA PARA AMBAS LOCALIDADES*.

	AFE (cm ² /g)	AF (cm ²)
Loma Redonda	52,4(1,3)	9,8(0,53)
Mucubají	72,9(1,8)	10,65(0,42)

*Entre paréntesis error estándar

Hipodermis de una corrida de células parenquimáticas, de cuadradas a rectangulares, con paredes engrosadas, más evidente en la estación seca (Fig. 1, Hd).

Mesófilo bifacial, bien diferenciado; para Loma Redonda, parénquima en empalizada de 3 corridas de células en la estación húmeda y 4 corridas de células en la seca (Fig. 1, 2); para Mucubají de 2 corridas de células en la estación húmeda y 3 corridas de células en la seca (Fig. 3, 4), en general la empalizada ocupa aproximadamente 4/5 del mesófilo; parénquima esponjoso muy compacto de células pequeñas (Fig. 3, Es). Los valores de los tamaños de las células del mesófilo se muestran en la tabla 2.

Haces vasculares rodeados por una vaina vascular parenquimática simple con extensiones hacia ambas superficies, nervio medio prominente hacia la superficie abaxial formado por un haz (Tabla 2).

TABLA 2

TAMAÑO DE LAS CÉLULAS EPIDÉRMICAS EN AMBAS SUPERFICIES, ESTOMAS, DENSIDAD ESTOMÁTICA Y CÉLULAS DE LA EMPALIZADA PARA CADA Y LOCALIDAD SEGÚN LA ESTACIÓN HÍDRICA*.

	Células epidérmicas (µm)				Empalizada (µm)		Estomas (µm)		Densidad estomática (e/mm ²)
	Superficie adaxial		Superficie abaxial		Largo	Ancho	Largo	Ancho	
	Largo	Ancho	Largo	Ancho					
L. Redonda (h)	41,4 (0,08)	32,3 (0,08)	22,9 (0,04)	12,1 (0,02)	54,9 (0,08)	8,8 (0,01)	24,8 (0,03)	21,6 (0,02)	220,2 (19,9)
L. Redonda (s)	45,8 (0,05)	34,5 (0,06)	25,4 (0,05)	10,5 (0,02)	51,9 (0,09)	8,3 (0,01)	24,9 (0,03)	20,7 (0,02)	205,4 (19,8)
Mucubají (h)	35,1 (0,06)	28,1 (0,06)	21,2 (0,05)	13,4 (0,03)	51,9 (0,06)	9,3 (0,01)	20,4 (0,03)	19,2 (0,02)	234,8 (21,7)
Mucubají (s)	39,3 (0,09)	31,2 (0,05)	26,6 (0,06)	12,3 (0,02)	54,5 (0,08)	8,5 (0,01)	23,2 (0,02)	18,6 (0,02)	171,1 (10,9)
Promedios	40,38	31,51	24,06	12,09	53,31	8,69	23,31	20,03	207,88

*Entre paréntesis error estándar.

DISCUSIÓN

El fuerte efecto de las condiciones ambientales del páramo sobre el crecimiento y las limitaciones que este ambiente impone sobre *Polylepis sericea*, sugiere que esta especie debe presentar adaptaciones muy particulares para poder establecerse sobre el límite superior del bosque continuo o "treeline". Se esperaría entonces encontrar cambios en el patrón estructural común, derivados de las características microclimáticas que se encuentran en el gradiente estudiado y considerando ambas estaciones hídricas. Los caracteres encontrados en el estudio apoyan la existencia de adaptaciones derivadas de la diferencia altitudinal y de los cambios estacionales, los cuales son:

La reducción en el área foliar con el aumento de la altitud, disminuye la asimilación de CO_2 , ya que decrece el área foliar disponible para la intercepción de luz, afectando la tasa de crecimiento relativa (LAMBERS & AL., 1998). Esta reducción en el tamaño de la lámina podría estar correlacionado con una disminución en las tasas transpiratorias en habitats secos (FAHN, 1990).

El engrosamiento de la cutícula en la época seca con respecto a la húmeda, protege a la planta en esta época en particular de la transpiración y de la alta radiación. La presencia de cutículas gruesas está muy relacionada con ambientes secos y pueden proteger a la hoja contra la transpiración excesiva, aumentando la resistencia a la difusión de vapor de agua de los estomas, lo cual reduce la transpiración y por lo tanto, las pérdidas de agua (EHLINGER & AL., 1976; ESAU, 1977) y además puede funcionar como soporte mecánico contra la acción de los vientos (PYYKKO, 1966).

La presencia de células epidérmicas más alargadas verticalmente, es según SCATENA & MENEZES (1995) característico de un tejido reservante de agua, por lo que este carácter se presenta como una adaptación a las condiciones xéricas del páramo.

Hojas hipoestomáticas, con estomas hundidos en criptas rodeados por células subsidiarias papilosas y con cavidades subestomáticas amplias, son características que permiten la regulación de la pérdida de agua por transpiración y favorecen la acumulación

de CO_2 para la fotosíntesis (TORRES & AL., 1996). El hecho de que los estomas se encuentren en criptas permite mantener un ambiente más húmedo y resguardado de las fluctuaciones abruptas de temperatura en la superficie de la hoja (ELY & TORRES, 2003), además las criptas mantienen una atmósfera saturada de humedad y quizás también de CO_2 ; los estomas ubicados sólo en criptas en la epidermis abaxial representan una adaptación a ambientes pobres en CO_2 , ya que en el interior de las criptas se acumula el dióxido de carbono que es liberado por la respiración y cuya difusión se dificulta por la presencia del denso indumento; de manera que es reabsorbido por los estomas, este ambiente saturado favorece la tasa fotosintética de la planta y compensa el bajo contenido de CO_2 atmosférico (WINKLER, 1965; MEINZER & GOLDSTEIN, 1985; TORRES, 1996).

ROTH (1973), señaló para *Espeletia timotensis* Cuatrec., especie de hábito arbóreo a 4.000 m s. n. m., la presencia de indumento y la formación de criptas, características tales son consideradas como xerofíticas por el autor.

La densidad estomática varía con los cambios de altitud y con la estacionalidad hídrica. KÖRNER & AL. (1986) indican un incremento en la densidad estomática cuando aumenta la altitud. Según WOODWARD & BAZZAZ (1988) ello se debe a la disminución en la presión parcial de CO_2 . La reducción en la densidad estomática durante la estación seca en *P. sericea* pareciera ser el resultado del estrés hídrico estacional al cual está sujeta la especie, ésta reducción funcionaría como un mecanismo de control transpiratorio durante la época desfavorable.

Otro carácter importante observado es el aumento en el grosor de la hoja en la estación seca. El engrosamiento foliar se debe al pronunciado incremento del parénquima en empalizada más que del parénquima esponjoso. KÖRNER & AL. (1989) indicaron que este cambio incrementa la superficie interna para almacenamiento de CO_2 , por su parte LUQUE & AL. (1999) señalaron que este aumento del parénquima pudiese estar relacionado con un transporte más eficiente del agua.

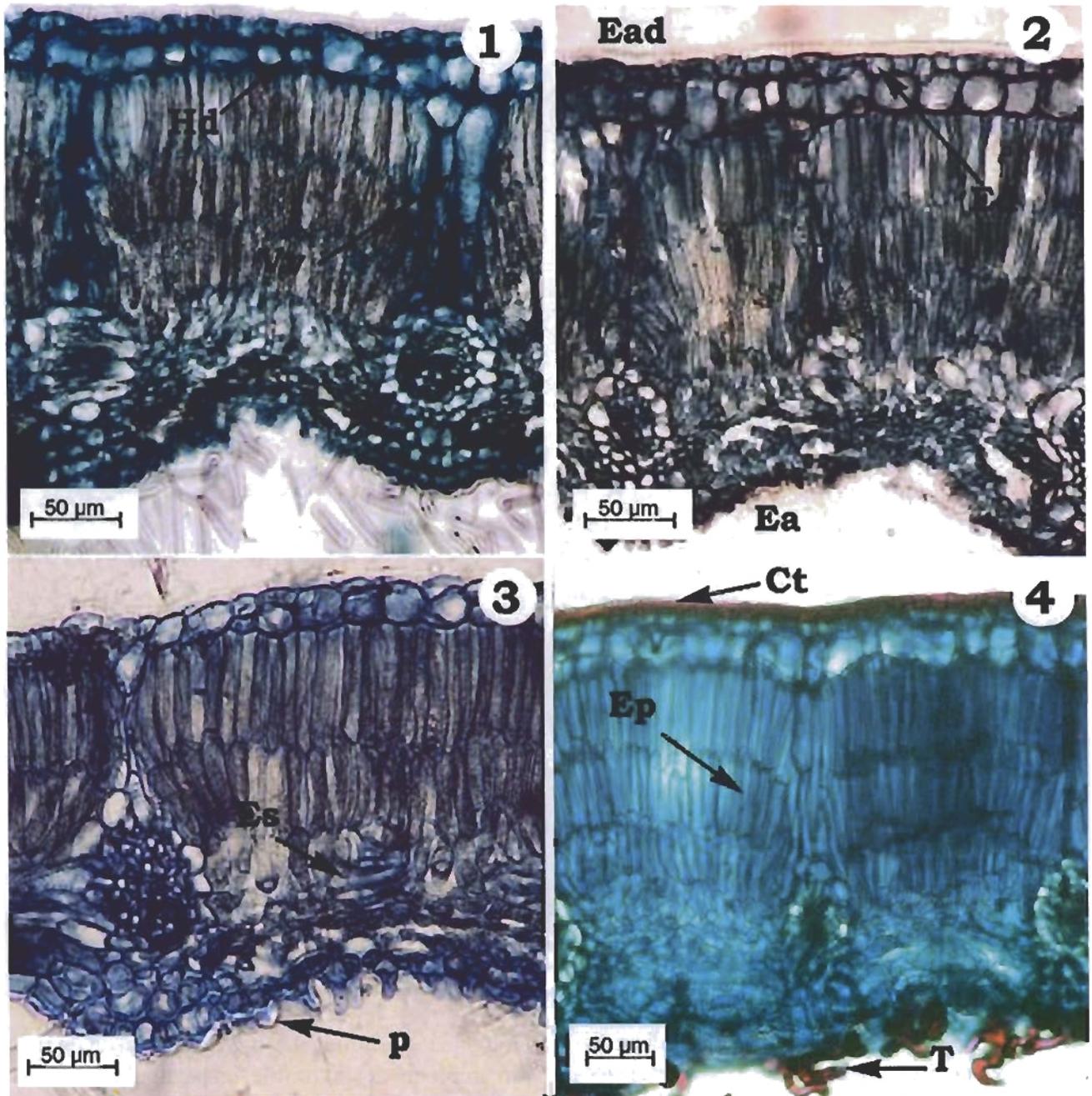


Lámina 1. Corte transversal del Mesófilo: **Fig. 1,** Loma Redonda época húmeda. **Fig. 2,** Loma Redonda época seca. **Fig. 3,** Mucubají época húmeda. **Fig. 4,** Mucubají época seca. Abreviaturas: **Ct:** cutícula; **Ead:** epidermis adaxial; **Ea:** epidermis abaxial; **Ep:** empalizada; **Es:** parénquima esponjoso; **Hd:** hipodermis; **p:** papila; **T:** tricoma.

La reducción de la lámina y el aumento del tejido asimilador, conlleva a una disminución en el área foliar específica, lo que sería un indicativo del estrés hídrico al cual está sometida la especie. Por otra parte, las células del parénquima esponjoso se presentan pequeñas con paredes engrosadas, lo cual aumenta la

resistencia a la desecación (PYKKO, 1966; RADA & AL. 1987).

La anatomía foliar con características xeromórficas de *Polylepis sericea* podría ser el resultado de una adaptación o especialización a las extremas condiciones ambientales presentes en el medio ambiente para-

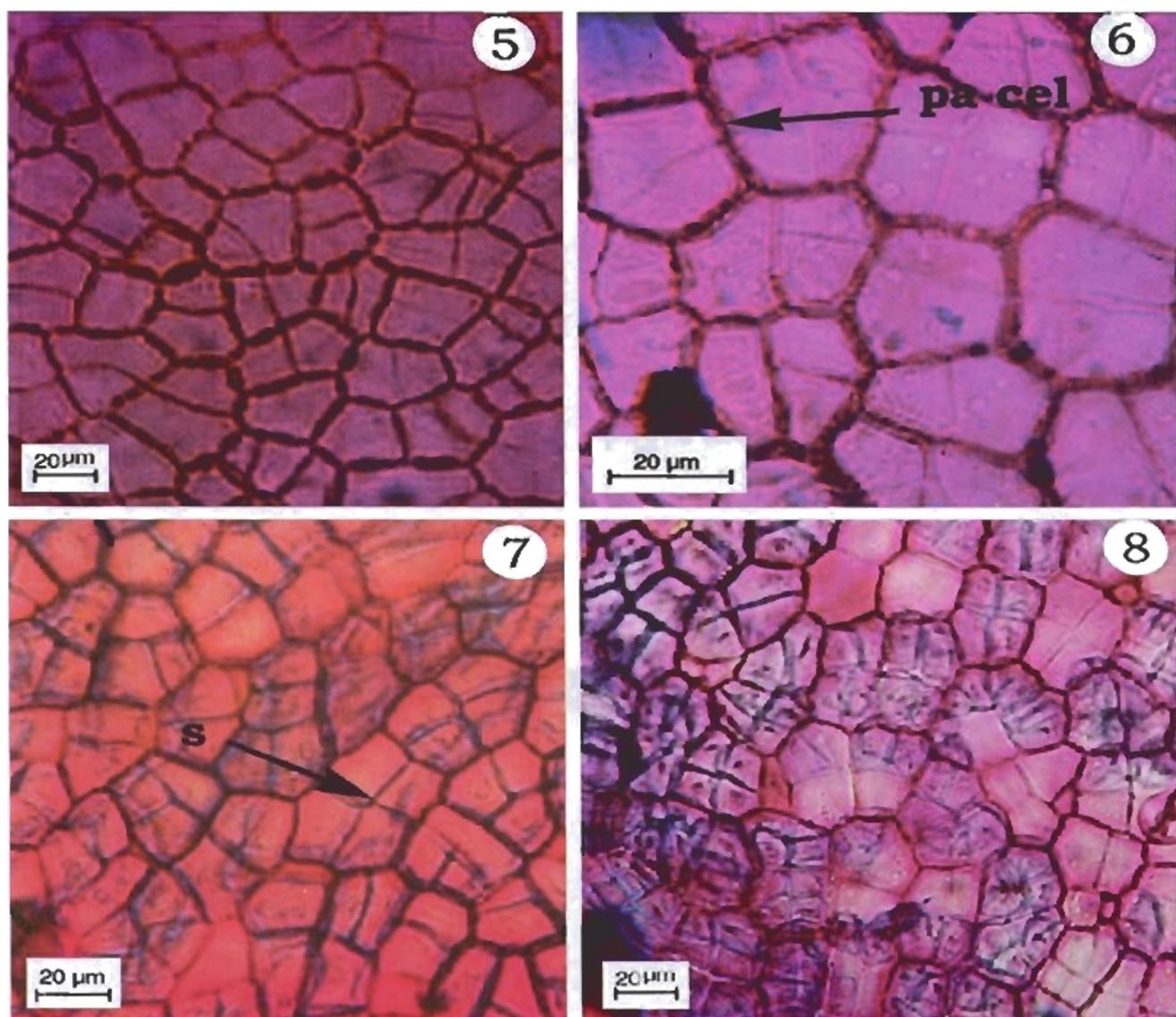


Lámina 2. Vista paradermal de la epidermis adaxial: Fig. 5, Loma Redonda época húmeda. Fig. 6, Loma Redonda época seca. Fig. 7, Mucubaji época húmeda. Fig. 8, Mucubaji época seca. Abreviaturas: Pa cel: pared celular; s: septo

mo, donde el estrés hídrico pareciera ser el principal modulador de estas adaptaciones más que el efecto directo de las bajas temperaturas o de la alta radiación. Sin embargo, todos los factores en conjunto han actuado sobre esta especie y su plasticidad le ha permitido la permanencia en el ambiente páramo.

Además de los mecanismos adaptativos bien particulares de *P. sericea* discutidos por otros autores (RADA & AL., 1985; GOLDSTEIN & AL., 1994; RADA & AL., 1996; entre otros.) este trabajo muestra que *P. sericea* posee mecanismos de adapta-

ción que le permiten el establecimiento en un medio ambiente desfavorable, en particular cambios en la estructura anatómica que le hacen ser una especie arbórea exitosa en la conquista de mayores altitudes.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por CDCHT-ULA (C-1061-01-01-F) y el Interamerican Institute for Global Change (IAI) RICAS (CRN-040). Los autores de este trabajo desean expresar su agradeci-

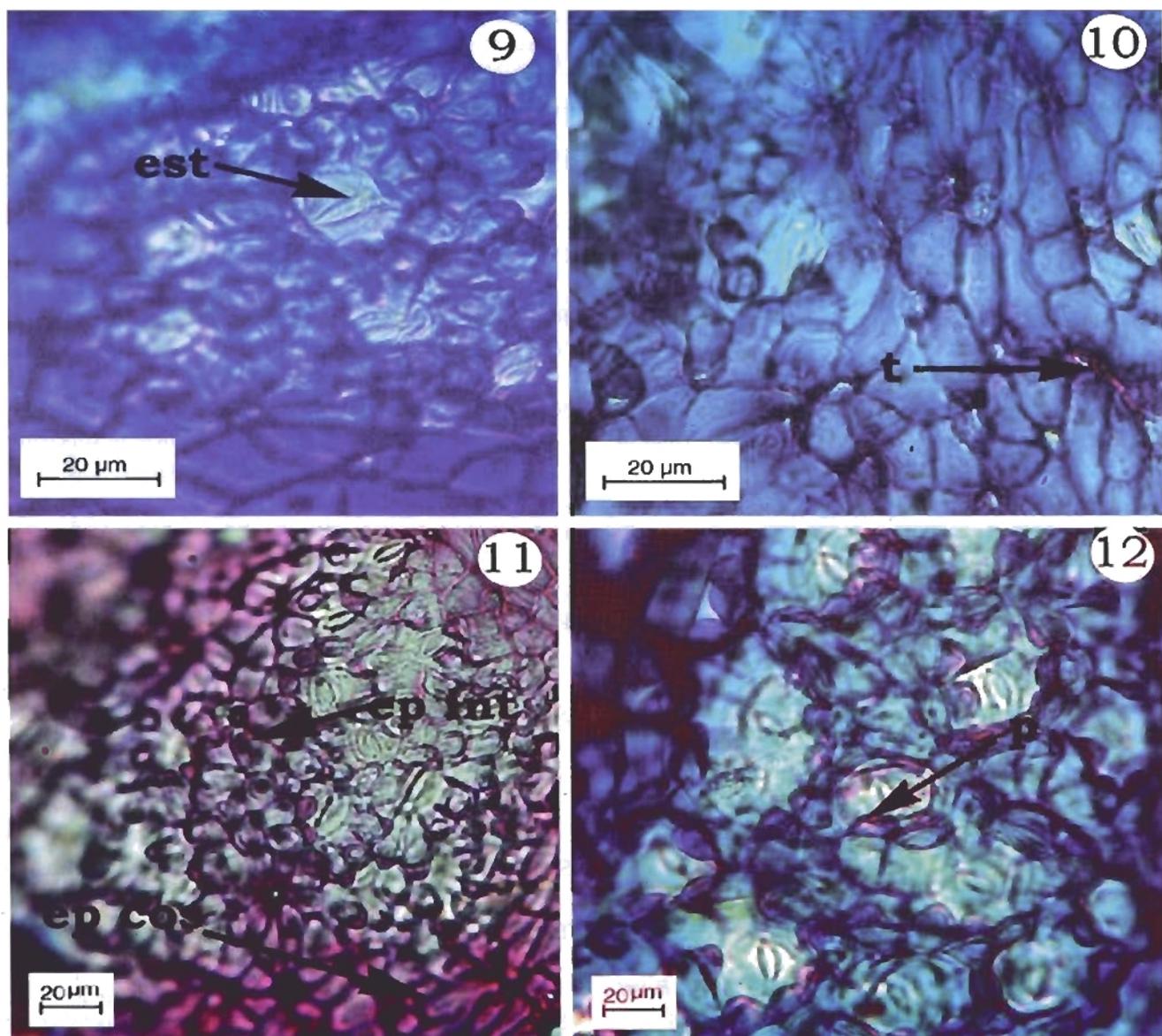


Lámina 3. Vista paradormal de la epidermis abaxial: Fig. 9, Loma Redonda época húmeda. Fig. 10, Loma Redonda época seca. Fig. 11, Mucubaji época húmeda. Fig. 12, Mucubaji época seca. Abreviaturas: **Ep cos**: epidermis costal; **Ep int**: epidermis intercostal; **Est**: estoma; **p**: papila, **t**: tricoma.

miento a INPARQUES por permitir los muestreos en el Parque Nacional Sierra Nevada y al personal del Teleférico de Mérida por facilitar el transporte a la zona de estudio. Deseamos agradecer igualmente al personal del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE) y del Centro Jardín Botánico de Mérida por su apoyo y colaboración, en especial a los Sres. Alexander Nieto y David Dugarte por su colaboración con el trabajo de campo, y a la

Lic. Josefina Peraza, por su ayuda con el trabajo de laboratorio.

BIBLIOGRAFÍA

- AZÓCAR, A. & M. MONASTERIO. (1980). *Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el páramo de Mucubaji*. In: MONASTERIO, M. (Ed), Estudios ecológicos de los páramos andinos (pp. 225-262). Mérida: Universidad de los Andes.

- ELY, F. & F. TORRES (2003). Adaptaciones anatómico-estructurales foliares de *Chaetolepis lindeniana* (Naud.) Triana a lo largo de un gradiente altitudinal en el Páramo del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida (Venezuela). *Plantula*, 3(2): 101-115.
- EHLINGER, J. R., O. BJÖRKMÁN & H. A. MOONEY (1976). Leaf Pubescence: effects on absorbance and photosynthesis in a Desert Shrub. *Science*, 192: 376-377.
- ESAU, K. (1977). *Anatomy of Seed Plants*. 2nd ed. John Wiley & Sons, U.S.A.
- FAHN, A. (1990). *Plant Anatomy*. 4th ed. Pergamon Press, Canada.
- GOLDSTEIN, G., F. C. MEINZER & F. RADA (1994). *Environmental biology of a tropical treeline specie, Polylepis sericea*. In: RUNDEL, P., A. SMITH & F. MEINZER (Eds), *Tropical alpine environments* (pp. 129-147). Great Britain: Cambridge University.
- JOHANSEN, D. (1940). *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill.
- KESSLER, M. (1995). The genus *Polylepis* (Rosaceae) in Bolivia. *Candollea*, 50(1), 131-171.
- KÖRNER, CH., P. BANNISTER & F. MARK (1986). Altitudinal variation in stomatal conductances, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia*, 69: 577-588.
- KÖRNER, CH., M. NEUMAYER, S. PELAEZ MENENDEZ-RIEDL & A. SMEETS-SCHEEL (1989). Functional morphology of mountain plants. *Flora*, 182: 353-383.
- KRAUS, J. E., H. C. SOUZA, M. H. REZENDE, N. M. CASTRO, C. VECCHI, & R. LUQUE (1998). Astra Blue and Basic Fuchsin Double staining of Plant Materials. *Biotech. & Histochem.*, 73(5): 235-243.
- LAMBERS, H., F.S. III. CHAPIN, & T. PONS (1998). *Plant physiological ecology*. New York: Springer-Verlag.
- LUQUE, R., H. DE SOUSA & J. E. KRAUS (1996). Métodos de coloração de Roeser (1972) – modificado – E. Kropp (1972). Visando a substituição do azul de astra por azul de alcião 8 GS ou 8 GX. *Acta Bot. Bras.*, 10(2): 199-212.
- LUQUE, R., N. L. MENEZES & J. SEMIR (1999). Anatomía foliar de *Lychnophora* Mart. (Vernoniaeae: Asteraceae). *Plantula*, 2(3): 141-152.
- MEINZER, F. & G. GOLDSTEIN (1985). Some consequences of leaf pubescence in the Andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology*, 66(2): 512-520.
- MONASTERIO, M. (1980). *El páramo de Mucubají dentro del cuadro general de los páramos venezolanos*. In: MONASTERIO, M. (Ed.), *Estudios ecológicos de los páramos andinos* (pp. 201-206). Mérida: Universidad de Los Andes.
- MONASTERIO, M. & S. REYES (1980). *Diversidad ambiental y variaciones en la vegetación de los páramos de los andes venezolano*. In: MONASTERIO, M. (Ed.), *Estudios ecológicos de los páramos andinos* (pp. 47-92). Mérida: Universidad de Los Andes.
- OPPENHEIMER, H.R. (1960). Adaptation to drought: Xerophytism. *Arid Zone Research (UNESCO)*. 15: 105-138.
- PYYKKÖ, M. (1966). The leaf anatomy of East Patagonia xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.*, 3: 453-622.
- RADA, F., G. GOLDSTEIN, A. AZÓCAR & F. MEINZER (1985). Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell and Environment.*, 8: 501-507.
- RADA, F., G. GOLDSTEIN, A. AZÓCAR & F. TORRES (1987). Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzei*, a caulescent giant rosette species. *J. Exp. Bot.*, 38(188): 491-97.
- RADA, F., A. AZÓCAR, B. BRICEÑO, J. GONZÁLEZ & C. GARCÍA (1996). Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical treeline specie. *Trees*, 10: 218-222.
- ROTH, I. (1973). Anatomía de las hojas de las plantas de los Páramos Venezolanos: 2, *Espeletia* (Compositae). *Acta Biol. Venez.*, 8(1): 281-310.
- SASS, J. (1958). *Botanical microtechnique* (3rd ed.). New York: Iona State College Press.
- SCATENA, V. & N. L. MENEZES (1995). Aspectos morfológicos e anatómico do caule em espécies de Syngonanthus R. Eriocaulaceae. *Bol. Bot. Univ. S. Paulo*, 14: 91-107.
- SIMPSON, B. (1979). A revision of genus *Polylepis* (Rosaceae: Sanguisorbeae). *Smithsonian Contr. Bot.*, 43.
- TORRES, F. (1996). Anatomía foliar en Proteaceae Sudamericanas, con énfasis en las esclereidas. *Plantula*, 1(2): 107-149.
- TORRES, F., J. GAVIRIA & J. PERAZA (1996). Anatomía foliar de *Oritrophium* (H.B.K.) Cuatrec. del Páramo Sierra Nevada, estación «Loma Redonda». *Plantula*, 1(1): 65-73.
- WINKLER, S. (1965). Die Melastomataceae von El Salvador. *Bot. Jahrb.*, 83(4): 331-369.
- WOODWARD, F. & F. BAZZAZ (1988). The response of stomatal density to CO₂ partial pressure. *J. Exper. Bot.*, 39(209), 1771-1781.