



UNIVERSITE
DE SÃO PAULO



UNIVERSITÉ
RENNES ue

Environnement & Géomatique

Approches comparées France - Brésil

12-15 Novembre 2014

ACTES DU COLLOQUE

Editeurs scientifiques :

Vincent Dubreuil & Neli Ap. de Mello-Théry



MODELO BAYESIANO DE DADOS ESPACIAIS APLICADO AO MAPEAMENTO DA INTEGRIDADE ECOSISTÊMICA DA AMAZÔNIA BRASILEIRA

SIMÕES M.^(1,2), FERRAZ R.⁽¹⁾, VERWEIJ P.⁽³⁾, EQUIHUAL M.⁽⁴⁾, MAQUEO O.⁽⁴⁾, ALVEZ A.⁽²⁾

(1)Embrapa Solos, rua Jardim Botânico 1024, CEP 22460-000, Rio de Janeiro, Brazil [margareth.simois@embrapa.br] [rodrigo.demonte@embrapa.br]

(2)Programa de Pós-Graduação Meio Ambiente (PPGMA) Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rua Maracanã 524, Rio de Janeiro, R.J., CEP 20550-013, Brazil [kaageo@gmail.com]

(3) Alterra, Wageningen-UR, P.O. Box 47, 6700 AA Wageningen, The Netherland [peter.verweij@wur.nl]

(4)INECOL - Instituto de Ecologia A.C., Coatepec 351, 91070 Xalapa, Veracruz, Mexico [miguel.equihua@inecol.edu.mx], [octavio.maqueo@inecol.edu.mx]

Resumo - A relação entre a perda de biodiversidade e os impactos nos serviços ecossistêmicos de florestas tropicais, em face à mudança global do clima em curso precisa ser melhor quantificada. Neste trabalho, considerou-se o conceito de Integridade Ecossistêmica (IE), que representa a conexão da biodiversidade com a capacidade dos ecossistemas de manterem os processos de auto-organização. As redes bayesianas (BBN- Bayesian Belief Network) podem fornecer métricas para a geração do índice de integridade do ecossistema, a partir do treinamento das relações probabilísticas de evidências obtidas através de dados de campo, dados de Sensoriamento Remoto e GIS. Assim, o objetivo deste trabalho é apresentar a abordagem metodológica e os resultados preliminares do mapeamento da IE, elaborada em escala regional para diferentes padrões fitoecológicos de paisagem da Amazônia brasileira. A modelagem baseou-se na aprendizagem dos parâmetros (modelo data-driven) através do algoritmo Expectation Maximization. Para a validação deste modelo probabilístico foi realizada uma avaliação em zonas controladas, observação de campo e comparação com o modelo de IE baseado em conhecimento (knowledge driven), elaborado por especialistas.

Palavras-chaves: Biodiversidade; Integridade Ecossistêmica; Redes Bayesianas; Amazônia brasileira

Résumé – *Modèle de données spatiales appliqué à la cartographie de l'intégrité de l'écosystème de l'Amazonie Brésilienne.* La relation entre la perte de biodiversité et ses impacts sur les écosystèmes des forêts tropicales doit être mieux quantifiée, notamment dans un contexte de changement climatique. Nous avons considéré la notion d'Intégrité des Écosystèmes (IE), qui représente la connexion de la biodiversité avec la capacité des écosystèmes à soutenir les processus d'auto-organisation. Les réseaux bayésiens (BBN) peuvent fournir des métriques pour la génération d'indices d'intégrité des écosystèmes obtenus à partir de relations probabilistes entre les données du terrain, les données de télédétection et les SIG. Ainsi, l'objectif de ce travail est de présenter l'approche méthodologique et les résultats préliminaires de la cartographie des IE, élaboré à l'échelle régionale pour différents modèles de paysage phyto-écologiques de l'Amazonie brésilienne. La modélisation est fondée sur l'apprentissage des paramètres (modèle "data driven"), par l'intermédiaire de l'algorithme appelé "Expectation Maximization". Pour valider ce modèle probabiliste, une évaluation a été faite en zones contrôlées, par observations sur le terrain et par comparaison avec le modèle IE basé sur les connaissances ("knowledge driven"), préparé par des experts.

Mots clés : Biodiversité ; Intégrité des écosystèmes ; Réseaux bayésiens ; Amazonie brésilienne

Abstract- Probabilistic Bayesian model from spatial data applied to the map ecosystem integrity in Brazilian amazon -The relationship between biodiversity loss and the impacts on ecosystem services of tropical forests, in face of the ongoing global climate change needs to be better quantified. In this work, we considered the concept of Ecosystem Integrity (IE), which represents the connection of biodiversity with the ability of ecosystems to sustain the processes of self-organization. Bayesian Networks (BBN-Bayesian Belief Network) can provide metrics for the generation of ecosystem integrity index, from the training of probabilistic relationships of evidence obtained through field data, Remote sensing data and GIS. The objective of this work is to present the methodological approach and the preliminary results of IE mapping, elaborated at the regional scale for different patterns of phyto-ecologic landscape of the Brazilian Amazon. The modeling was based on learning from the parameters (data-driven model) through the use of the Expectation Maximization algorithm. For the validation of this probabilistic model, an evaluation was carried out in controlled areas, with field observation and comparison with the IE model based on knowledge (knowledge driven), prepared by experts.

Keywords: biodiversity; Ecosystem Integrity; Bayesian Networks; The Brazilian Amazon

Introdução

De acordo com a *Convenção-quadro das Nações Unidas sobre mudanças climáticas* (UNFCCC) e a *Convenção sobre Diversidade Biológica* (CDB) existem claras relações entre a perda da biodiversidade e as mudanças climáticas evidencialmente em curso. De fato, atualmente, há um amplo reconhecimento na comunidade científica que as mudanças climáticas e a perda da biodiversidade estão intrinsecamente interconectadas através de um

ciclo de retro-alimentação sistêmica. Assim, as alterações nos padrões climáticos podem afetar a biodiversidade, e, a contínua perda de biodiversidade pode, por sua vez, afetar determinados fatores meteorológicos que mantêm a regulação climática, com graves consequências para o desenvolvimento sustentável. Deste modo, a biodiversidade atua como um fator de autoregulação dos sistemas naturais, mantendo os processos ecossistêmicos relacionados com a mitigação dos fatores causadores das mudanças climáticas.

O conceito de biodiversidade, no entanto, é bastante diverso, abrangendo distintas visões que focalizam diferentes níveis de observação dos sistemas biológicos. Podendo abranger desde o nível dos genes, da riqueza taxonômica de espécies, grupos funcionais até o nível dos ecossistemas (CBD, 2009). Deste modo, dependendo da abordagem e ótica adotadas, diversos indicadores, conceitualmente díspares, podem ser usados para se caracterizar e/ou quantificar a biodiversidade de um dado sistema natural.

A biodiversidade, enquanto uma característica qualitativa dos ecossistemas, constitui, em termos práticos, um indicador de estado referente ao afastamento das condições primiciais de um dado sistema natural. Assim, o conceito de biodiversidade pode ser aplicado para balizar a definição de indicadores que caracterizem o estado de um dado sistema natural no tocante à sua capacidade de autoregulação ou manutenção de processos ecossistêmicos. Porém, mais do que a riqueza da biodiversidade, em estrito senso, a manutenção de processos ecossistêmicos se relaciona mais com o estado de integridade do sistema natural em apreciação. Estado este que se supõe existir em sistemas naturais cuja biodiversidade se mantém suficientemente íntegra, garantindo a manutenção dos processos ecossistêmicos. Deste modo, dois sistemas naturais podem possuir “biodiversidades” distintas, segundo algum conceito estrito de biodiversidade, mas, serem igualmente íntegros do ponto de vista dos processos de autoregulação sistêmica.

O conceito de Integridade Ecossistêmica também tem sido bastante discutido e, na literatura especializada é possível se encontrar uma razoável quantidade de definições diferentes. Jorgensen e Müller (2000) descrevem IE como um atributo ecológico próprio de um habitat natural com uma comunidade adaptável, equilibrada e integrada de organismos, possuindo determinada composição de espécies, diversidade e organização funcional.

Independentemente das diferentes definições conceituais postuladas pelos diversos autores, a IE é compreendida por todos como sendo um estado de equilíbrio de um dado sistema natural que é capaz de se autoregular por meio de diversos processos funcionais. Desta forma a IE constitui uma propriedade latente dos ecossistemas que não é diretamente observável (EQUIHUA, 2013). Sendo assim, a IE só pode ser descrita e quantificada, respectivamente, por meio de *proxys* e indicadores que representam as evidências deste estado hipotético.

Diversos indicadores podem ser utilizados para quantificar a IE, podendo ser variáveis relacionadas a estrutura e/ou a funcionalidade dos ecossistemas. Assim, por exemplo, pode-se utilizar indicadores relacionados a: (i) estrutura da vegetação (características dendrométricas); (ii) diversidade biótica (número de espécies ou de grupos funcionais); (iii) presença de espécies chaves ou indicadoras de estágios clímax; (iv) entrada de energia solar (balanço de radiação, produção de biomassa, sequestro de carbono); (v) saída de matéria e energia (respiração, transpiração, evapotranspiração); (vi) fluxos de nutrientes (mineralização), etc.

Porém, devido à complexidade dos ecossistemas e à compreensão ainda incompleta dos processos ecossistêmicos em respostas as perturbações antrópicas, deve-se considerar que a causalidade das relações entre os variáveis escolhidas como indicadores e o estado de integridade ecossistêmica nem sempre é tão evidente, guardando certo grau de incerteza.

Para se lidar com as incertezas nas modelagens de fenômenos latentes, ou seja, que não são diretamente observáveis, se faz necessário a utilização de modelos probabilísticos ou estocásticos.

Neste sentido, no presente trabalho optou-se por trabalhar com o método estocástico denominado “aproximação bayesiana” que se baseia na construção de Redes Bayesianas (*Bayesiana Belief Network - BBN*).

O método bayesiano se fundamenta no conceito de probabilidade *a priori* e *a posteriori* e consiste em determinar a probabilidade de ocorrer um determinado evento ou fenômeno de interesse dado a presença de um condicionante ou evidência. Transformando uma série de dados determinísticos em probabilidades o método faz uso da inserção de conjuntos para gerar funções de probabilidades condicionais, baseados nos princípios introduzidos por Bayes. De acordo com Pena (2006) a modelagem matemática do teorema de Bayes liga a inferência racional (probabilidade *a posteriori*) a subjetividade (probabilidade *a priori*) e a experiência empírica (probabilidades condicionais). As Redes Bayesianas (*Bayesiana Belief Network - BBN*) são modelos probabilísticos que representam relacionamentos correlativos e causais entre variáveis. Ou seja, descreve a distribuição de probabilidades entre as variáveis tidas como evidências e o fenômeno de interesse.

Por sua vez, o conceito de Redes Bayesianas se refere a uma cadeia de cálculo de probabilidades de Bayes. As redes bayesianas são representações (grafos acíclicos) de relações causais entre variáveis aleatorias interdependentes em modelos probabilísticos (LAURIA E DUCHESSI, 2006).

Avaliando o impacto de diferentes alternativas de gestão, as BBNs têm sido aplicadas com êxito como metodologia de suporte a decisão no âmbito da gestão dos recursos naturais. A Integridade Ecosistêmica (IE) e as suas relações com os diversos serviços ecossistêmicos, como por exemplo, os fatores de mitigação de mudanças climáticas, podem fornecer informações importantes sobre os diferentes ecossistemas, balizando a proposição de políticas públicas e alternativas de gestão ambiental.

Neste trabalho, considerou-se a “Integridade Ecosistêmica” (IE) como um *proxy* da biodiversidade. Ou seja, como sendo a capacidade de auto-organização dos ecossistemas biodiversos, de manutenção dos processos ecossistêmicos relacionados aos fluxos de matéria e de energia, essenciais para os ciclos biogeoquímicos terrestres, notadamente, o ciclo do carbono e da água. Integrando um modelo de Integridade Ecosistêmica (BBN) em um Sistema de Informações Geográficas (SIG), tornou-se possível mapear um grande número de entidades espaciais, e, em um ambiente de Sistema de Suporte a Decisão (DSS)¹, realizar múltiplas interações para gerar diferentes mapas de Integridade Ecosistêmica da Amazônia Legal Brasileira.

1. Objetivo

O objetivo do presente trabalho foi realizar um estudo sobre a Integridade Ecosistêmica da Amazônia Legal Brasileira através da aplicação de um modelo probabilístico baseado na metodologia das Redes Bayesianas (*Bayesiana Belief Network - BBN*).

2. Materiais e Métodos

2.1. Modelagem

¹ QuickScan foi desenvolvido em Wageningen (Alterra)

A abordagem consistiu na geração de um modelo espacial baseado na distribuição de probabilidades de variáveis consideradas evidências da Integridade Ecossistêmica. A metodologia utilizada foi as Redes Bayesianas (*Bayesiana Belief Network - BBN*) (LINDLEY, 1972).

A rede Bayesiana foi estabelecida a partir da concepção de um modelo conceitual - Integridade Ecossistêmica e Evidências - que integrou o conhecimento de diversos especialistas (ecologistas, biólogos, geógrafos, engenheiros florestais e especialistas em GIS e Sensoriamento Remoto, etc). Em um processo iterativo, por meio de video-conferências, os especialistas foram ajustando e aprimorando o modelo conceitual da rede, considerando os pressupostos teóricos e a disponibilidade de dados. Utilizou-se o *software* QuickScan¹ (DSS – Support Decision System) como ambiente para discutir e elaborar diversos mapas conceituais possíveis, representativos da IE a ser modelada. Por fim, foi criado o modelo conceitual (Figura 1) que foi convertido em um protótipo de rede para cálculo de integridade ecossistêmica (Figura 2).

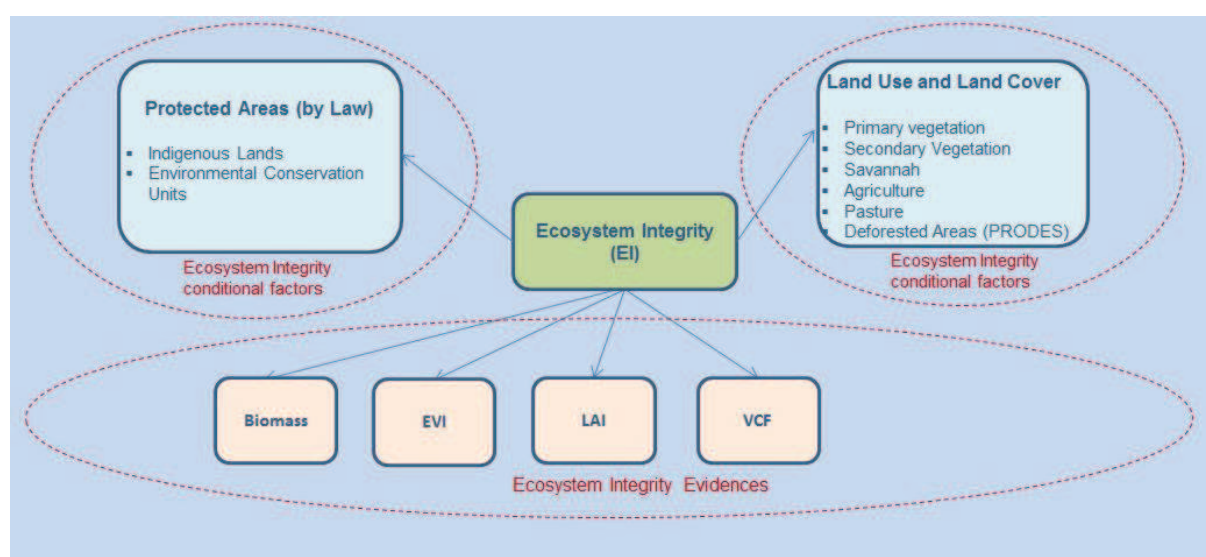


Figura 1: Mapa Conceitual da Integridade Ecossistêmica

Uma vez estabelecida a rede Bayesiana considerada final, o processo de modelagem se baseou na aprendizagem dos parâmetros (modelo *data-driven*) através do algoritmo *Expectation Maximization* (Buntine, 1994).

Para a organização dos dados e seus metadados foi elaborado um Sistema de Informação Geográfica (SIG), composto pelos seguintes dados/fontes: (i) unidades de conservação (MMA); (ii) terras indígenas mapa; (iii) mapa de áreas prioritárias de biodiversidade (MMA); (iv) mapa de vegetação natural (IBGE); (v) mapa de vegetação secundária (IBGE); (vi) mapa de uso antrópico da terra; (vii) mapa das áreas desmatadas (PRODES/INPE) – dados de sensoriamento remoto: (i) biomassa (MODIS USGS – NASA); (ii) EVI – Índice de Vegetação (MODIS USGS – NASA); (iii) LAI - índice de área folha (MODIS USGS – NASA); (iv) árvore capa (MODIS USGS – NASA); (v) GPP - produtividade primária bruta (MODIS USGS – NASA).

Como evidências da IE, utilizou-se indicadores quantitativos originários de Sensoriamento Remoto, como: (i) Índice de Área Foliar (Watson, 1947); (ii) Índice de Vegetação (EVI); (iii) Produtividade Primária Líquida (NPP); (iv) Cobertura Vegetal (Amthor e Baldocchi, 2001). Também foram utilizadas variáveis qualitativas derivadas de mapas temáticos da Amazônia,

tais como: (i) uso da terra; (ii) áreas protegidas (unidade de Conservação e terras indígenas); que foram incluídas visando aprimorar o modelo (Tabela 1).

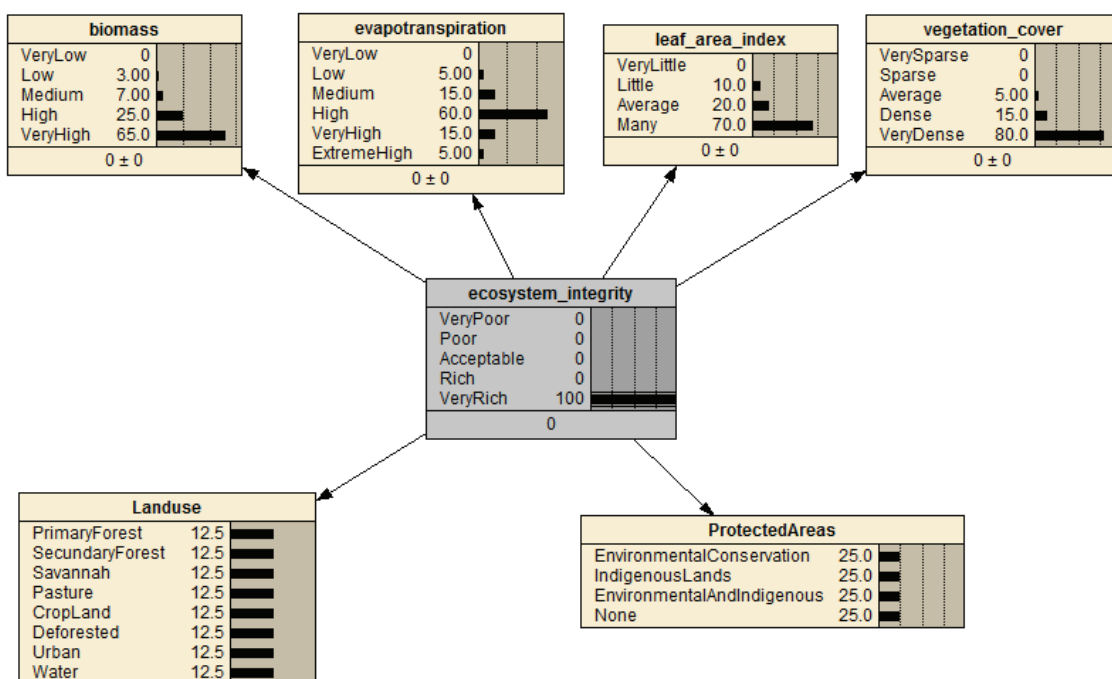


Figura 2 : Rede Bayesiana (BBS), definindo a integridade do ecossistema em biomassa, evapotranspiração, índice de área de folha e cobertura vegetal (4 nós acima) e em uso do solo e áreas protegidas (2 nós abaixo). Os nós de baixo se relacionam implicitamente com a gestão.

Dentro do modelo BBN as tabelas de probabilidade foram preenchidas a partir do conhecimento especialista. O Quadro 1 apresenta os dados dos produtos de Sensoriamento Remoto em categorias como usado dentro do modelo BBN adotado.

Nós da Rede	Nº Estados	Descrição dos estados	Fonte dos dados
Biomassa	5	Numérico: 0-1000. <150; 150-300; 300-450; 450-600; >600	Sensoriamento Remoto
Evapotranspiração	6	Numérico: 0 – 1800 [mm/year] <800; 800-1000; 1000-1200; 1200-1400; 1400-1600; 1600-1800; >1800	Sensoriamento Remoto
Índice de Área Foliar	4	Numérico: 0-100 <17; 17-32; 32-45; >45	Sensoriamento Remoto
Cobertura Vegetal	5	Numérico: 0-100 [%]. <20; 20-40; 40-60; 60-80; >80	Sensoriamento Remoto
Uso da Terra	8	Floresta primária, floresta secundária, savanas, pastagens, agricultura, desmatamento, corpos hídricos, áreas urbanas.	Mapas Temáticos
Áreas Protegidas	4	Unidades de Conservação e Terras Indígenas	Mapas Temáticos

Quadro 1. Variáveis utilizadas como nós da rede BBN; número e descrição dos estados adotados

Com o intuito de comparar os resultados do modelo probabilístico de IE, elaborou-se também

um modelo de IE baseado em conhecimento, ou seja, usando-se regras de conhecimento mecanicista. A regra de conhecimento utilizada se baseou no cruzamento de duas variáveis, cobertura vegetal e evapotranspiração. Para cada combinação foi determinada uma categoria de Integridade Ecosistêmica. Foram adotadas as seguintes classes: (i) Muito baixa; (ii) Baixa; (iii) Moderada; (iv) Alta e (v) Muito Alta (Quadro 2)

		Classes de densidade de cobertura vegetal				
		Muito esparsa	Esparsa	Média	Densa	Muito densa
Evapotranspiração	Muito baixa	Muito baixa	Baixa	Moderada	Alta	Muito Alta
	Baixa	Muito baixa	Baixa	Moderada	Alta	Muito Alta
	Moderada	Baixa	Baixa	Moderada	Alta	Muito Alta
	Alta	Muito baixa	Baixa	Moderada	Muito Alta	Muito Alta
	Muito alta	Baixa	Moderada	Moderada	Alta	Alta
	Extremamente alta	Baixa	Moderada	Alta	Alta	Moderada

Quadro 2: Classes de Integridade Ecosistêmica baseada em regra de conhecimento a partir do cruzamento das variáveis Classes de cobertura vegetal e Evapotranspiração.

2.2. Ambiente computacional

Foi utilizado o *software* NETICA² para gerar e rodar o modelo BBN a partir do modelo conceitual estabelecido com base no conhecimento dos especialistas (*expert knowledge*). A rede foi treinada em locais conhecidos e a integridade ecosistêmica determinada por inferência. Os dados espaciais foram armazenados em arquivos Raster em um GIS com uma resolução de 1,66 10⁻² graus 2 por célula possuindo um total de 3600 linhas de colunas x 2800. O *software* Quicksan¹ é um Sistema de Apoio a Decisão (DSS) capaz de relacionar dados espaciais e estatísticos a regras de conhecimento (Verweij et al, 2012).



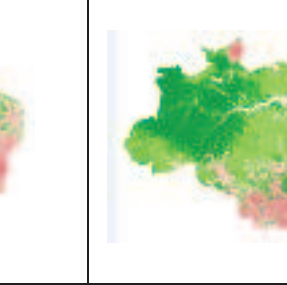
3. Resultados

Os resultados da modelagem foram apresentados na forma de mapas preliminares de Integridade Ecosistêmica com base em três abordagens (Quadro 3): (i) IE derivada do modelo de Rede Bayesiana (BBN) considerando-se a máxima probabilidade (*data-driven*); (ii) IE derivada do modelo de Rede Bayesiana (BBN) considerando-se a distribuição de probabilidades (*data-driven*) e (iii) IE obtido através do modelo baseado nas regras de conhecimento especialista (*knowledge driven*). Os valores quantitativos de probabilidade da IE foram fatiados, representando a IE de forma qualitativa através de classes: muito baixa (vermelho escuro); baixa, aceitável, alta e muito alta integridade ecosistêmica (verde escuro).

A distribuição de área por categoria de IE foi bastante semelhante em todas as três abordagens. Especialmente, quando compara-se os resultados dos modelos de IE baseados na Rede Bayesiana (BBN) considerando-se a distribuição de probabilidade e no modelo baseado em regras de conhecimento.

Por outro lado, se a distribuição em área foi praticamente a mesma, o padrão espacial se mostrou diferente. Na abordagem baseada em regra de conhecimento observa-se uma tendência de se agrupar as categorias (clusters), enquanto na abordagem da modelagem por distribuição de probabilidades apresenta uma imagem mais dispersa.

² NorSys: <https://www.norsys.com>

Integridade Eossistêmica	Modelo Rede Bayesiana (BBN)	Modelo Rede Bayesiana (BBN)	Modelo baseado em Regras de Conhecimento
	Máxima Probabilidade	Distribuição de Probabilidade	(Knowledge rule)
Mapas			
Muito Baixa	30 %	30 %	30 %
Baixa	37 %	34 %	33 %
Aceitável	8 %	11 %	11 %
Rica	9 %	12 %	12 %
Muito Rica	16 %	12 %	13 %

Quadro 3: Mapas de Integridade Eossistêmica calculados pelas abordagens: (i) Rede Bayesiana (BBN) Máxima Probabilidade; (ii) Rede Bayesiana (BBN) Distribuição de Probabilidade (*data-driven*) e (ii) modelo baseado em regras de conhecimento (*knowledge-driven*).

Nota: categorias distribuídas por percentuais em área.

Conclusão

Este trabalho apresentou uma metodologia para avaliação da Integridade Eossistêmica através do uso de um modelo probabilístico baseado em redes Bayesianas. A IE pode ser usada como um indicador da biodiversidade. Procurou-se utilizar variáveis extraídas de produtos de Sensoriamento Remoto devido a disponibilidade e possibilidade de atualização desses dados em escala regional. Para verificar a eficácia da modelagem da IE por meio das redes bayesianas, comparou-se os resultados desta com os resultados de um modelo baseado em conhecimento especialista e os resultados, preliminarmente, demonstraram certa proximidade. Utilizando-se a mesma rede bayesiana, com dados de satélite atualizados torna-se possível monitorar a IE ao longo do tempo. Assim, o aperfeiçoamento desta abordagem metodológica pode servir para estabelecer um protocolo de monitoramento da mudança da integridade ecossistêmica de uma dada região de interesse. Permitiria ainda observar tendências, avaliar a eficácia das políticas e os impactos do comprometimento da integridade ecossistêmica e/ou a perda da biodiversidade nos serviços ecossistêmicos (carbono e água).

Os resultados preliminares foram promissores, permitindo inicialmente estabelecer probabilidades e incertezas associadas a modelagem da Integridade Eossistêmica. Em uma avaliação preliminar, os padrões espaciais de distribuição probabilística da IE, bem como a comparação com modelos baseado em conhecimento, se mostraram coerentes, entretanto, se faz necessário dar continuidade ao estudo para se estabelecer conclusões mais precisas e adequadas.

Referências bibliográficas

Amthor J.S. and D.D. Baldocchi. 2001: Terrestrial Higher-Plant Respiration and Net Primary Production. In: Terrestrial Global Productivity: Past, Present and Future. Eds. J. Roy, B. Saugier and H. Mooney. Academic Press. San Diego. pp 33-59

Buntine W., 1994: Operations for learning with graphical models. *Journal of Artificial Intelligence Research*, **2**:159–225.

Equihua M., Maeda P.D., Equihua J., Alaniz N. G., Kolb M., Schmidt M., 2013 : ROBIN - Role Of Biodiversity In climate change mitigation - 1st Report 15th of March 2013.

Jorgensen S., Müller F., 2000: Handbook of ecosystem theories and management, CRC press, 600p.

Lauria E. J. M. e P. J. Duchessi, 2006: A methodology for developing bayesian networks: an application to information technology (IT) implementation. *European Journal of Operational Research*, **179**,234-252.

Lindley D. V., 1972: Bayesian Statistics, a Review. Philadelphia, PA: SIAM. [A sharp comprehensive review of the whole subject up to the 1970's, emphasizing its internal consistency].

Pena S. D.,2006: Bayes: o “cara”!. *Revista Ciencia Hoje*, Vol. 38. N° 228. pp. 22-29.

Secretariat of the Convention on Biological Diversity- CBD (2009). Connecting Biodiversity and Climate Change Mitigation and Adaptation: Report of the Second Ad Hoc Technical Expert Group on Biodiversity and Climate Change. Montreal, Technical Series No. 41, 126 pages.

Verweij P., Winograd M., Perez-Soba M., Knapen R., van Randen, Y., 2012: QUICKScan: a pragmatic approach to decision support, In: International Environmental Modelling and Software Society (iEMSS) 2012 International Congress on Environmental Modelling and Software Managing Resources of a Limited Planet, Sixth Biennial Meeting, Leipzig, Germany R. Seppelt, A.A. Voinov, S. Lange, D. Bankamp (Eds.), www.iemss.org/society/index.php/iemss-2012-proceedings

Watson D.J., 1947: Comparative physiological studies on the growth of field crops: I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties and within and between years. *Annals of Botany*, **11**: 41-76.