

EFEITO DO SOMBREAMENTO NA ANATOMIA FOLIAR DE PLANTAS JOVENS DE ANDIROBA (*Carapa guianensis* Aubl.)¹

Dayse de Souza Aragão², Aurenny Maria Pereira Lunz³, Luis Claudio de Oliveira³, Andrea Raposo³ e Paulo Cesar Poeta Fermino Junior⁴

RESUMO – A capacidade de utilização da luz varia entre as espécies, e o sucesso de cada indivíduo depende de suas respostas morfoanatômicas. Este estudo avaliou a influência de diferentes intensidades luminosas sobre a anatomia foliar de mudas de *Carapa guianensis* Aubl. Folhas sadias do segundo e terceiro nós foram coletadas de plantas jovens desenvolvidas em quatro níveis de sombreamento: 30%, 50%, 70% e 0% (pleno sol), durante oito meses de experimento. Análises anatômicas foram feitas sob Microscopia Óptica (MO), a partir de lâminas temporárias e permanentes e sob Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). A densidade estomática não apresentou diferenças significativas. As dimensões estomáticas e a espessura dos tecidos da lâmina foliar foram maiores com o aumento da intensidade luminosa. *C. guianensis* apresenta plasticidade anatômica, possibilitando a sobrevivência na floresta sob distintas condições luminosas.

Palavras-chave: Luminosidade; Plasticidade fenotípica; *Carapa guianensis*.

EFFECT OF SHADING ON LEAF ANATOMY OF YOUNG PLANTS OF ANDIROBA (*Carapa guianensis* Aubl.)

ABSTRACT – The ability to use light varies between species and the success of each individual depends on his morphoanatomical adaptations. The aim of this study was to evaluate the influence of different light intensities on leaf anatomy of seedlings of *Carapa guianensis* Aubl. Healthy leaves of the second and third nodes were collected from young plants grown in four levels of shading: 30%, 50%, 70% and 0% (full sun) during the eight months of the experiment. Anatomical analyzes were made under Optical Microscopy (OM), from temporary and permanent slides, and Scanning Electron Microscopy (SEM). The stomatal density showed no significant differences. The dimensions of stomata and thicknesses of the leaf tissue were greater with increasing light intensity. *C. guianensis* presents anatomical plasticity enabling survival in the forest under different lighting conditions.

Keywords: Luminosity; Phenotypic plasticity; *Carapa guianensis*.

¹ Recebido em 15.04.2013 aceito para publicação em 04.05.2014

² Mestre em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais, Universidade Federal do Acre, UFAC, Brasil. E-mail: <daysecologia@gmail.com>.

³ Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Embrapa Acre, Brasil. E-mail: <aurenny.lunz@embrapa.br> e <andrea.raposo@embrapa.br> e <luis.oliveira@embrapa.br>.

⁴ Universidade Federal do Acre, UFAC, Brasil. E-mail: <paulofermino@ufac.br>.

1. INTRODUÇÃO

As florestas são o mais importante componente dos ecossistemas tropicais devido ao seu papel na preservação dos recursos genéticos e na ciclagem global do carbono, funcionando como sumidouro do CO₂ atmosférico e produzindo recursos renováveis de biomassa e bioenergia (FAVARETTO et al., 2011). A luz é indispensável ao crescimento dos vegetais (OGUCHI, 2003), consistindo no fator físico mais importante para o controle do desenvolvimento de espécies arbóreas jovens nas florestas tropicais (LEE, 1996) e regulando a sobrevivência e estabelecimento das plantas nesses ambientes (ALENCAR; ARAUJO, 1980). O ambiente de luz sob a copa da vegetação varia em intensidade e qualidade. A intensidade da radiação é alterada pela passagem da luz através da folhagem, pela refletância da superfície e pelos efeitos de penumbra em razão de pequenos buracos no dossel.

De maneira geral, a resposta global das plantas ao sombreamento natural representa interação complexa entre a quantidade e qualidade de luz, relacionada ao desenvolvimento morfo-genético e ontogenético (STUEFER; HUBER, 1998). Modificações nos níveis de luminosidade aos quais uma espécie está adaptada acarretam diferenças nas suas respostas fisiológicas, bioquímicas e anatômicas (CARVALHO et al., 2006; KIM et al., 2005). Todos esses efeitos ocorrem por meio da absorção dos quanta de luz, a qual é mediada por fotorreceptores específicos (LARCHER, 2004). Nas plantas, as folhas consistem em órgãos especializados para a absorção de luz (EVERT, 2006). Existe grande variação na estrutura foliar entre as plantas, seja entre indivíduos ou entre espécies (APPEZZATO-DA-GLORIA, 2003). A diferenciação entre folhas de sol e folhas de sombra é ecologicamente importante (YANO; TERASHIMA, 2004) para a distribuição e ocorrência de espécies em diferentes estádios sucessionais. A luminosidade apresenta efeito direto sobre a estrutura e anatomia das folhas (CHABOT; CHABOT, 1977; JOHNSON et al., 2005; KIM et al., 2005; RODRIGUEZ-CALCERRADA et al., 2008). De maneira geral, as folhas de plantas que se desenvolvem em ambientes ensolarados são menores, mais espessas e mais pesadas por unidade de área em relação às cultivadas à sombra (CHABOT; CHABOT, 1977; SMITH, 1997; CRAVEN et al., 2010). A capacidade de utilização da luz varia entre essas espécies, e o sucesso de cada indivíduo dependerá de suas respostas diante dos diferentes ambientes presentes em uma floresta (HANBA et al., 2002).

Pouco se conhece sobre os caracteres morfológicos, fisiológicos (ARAÚJO NETO et al., 2003) e genéticos de muitas espécies florestais, como *Carapa guianensis* Aubl. (andiroba). Desse modo, estudos sobre tais aspectos e sobre a dinâmica florestal nos trópicos têm sido realizados nos últimos anos, visando garantir a utilização dessa espécie a partir de tecnologias que possibilitem seu manejo adequado (ALVARENGA et al., 2003). Pertencente à família Meliaceae, *Carapa guianensis* Aubl. é a espécie mais difundida entre as 27 espécies do gênero *Carapa*, somente encontrada no continente americano (KENFACK, 2011), onde tem ampla distribuição em toda a região Amazônica. *C. guianensis* é uma das espécies de múltiplo uso mais conhecidas, dada a sua importância econômica e ecológica (FERRAZ et al., 2002). A espécie habita as terras altas e áreas alagadas da Floresta Amazônica e é polinizada por insetos (CLOUTIER et al., 2007). Seus indivíduos alcançam 65 cm de diâmetro na altura do peito (DAP) na Floresta Amazônica brasileira (MARTINS et al., 2012) e chega até 50 m de altura. A densidade populacional de indivíduos reprodutivos é relativamente alta em populações naturais, com mais de cinco indivíduos por hectare (MARTINS et al., 2012). Suas sementes produzem óleo de cor creme, amargo (óleo-carapa) e de elevada acidez (CAMARGO; MARENCO, 2012). Alguns grupos indígenas e populações tradicionais utilizam esse óleo como repelente de insetos e no tratamento de artrite, distensões musculares e alterações dos tecidos cutâneos (FERRAZ, 2003). Apesar da sua importância econômica, ainda existem poucos estudos botânicos, ecológicos e genéticos sobre essa espécie (CAMPOS et al., 2013).

O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito de diferentes intensidades luminosas sobre a anatomia foliar de plantas jovens de *Carapa guianensis* Aubl. em condição de viveiro.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado no Viveiro do Campo Experimental da Embrapa Acre. A área experimental situa-se na região Sudeste do Estado do Acre (10°01'28"S, 67°42'19"W), de clima equatorial (Am) pela classificação de Köppen, quente e úmido, com estação caracterizada por período de três meses de seca (junho a agosto) e auge do regime pluviométrico em fevereiro, apresentando temperatura média anual de 24,5 °C. Sementes de *C. guianensis* germinaram em substrato arenoso sob

cobertura de sombrite com 50% de retenção de radiação solar em viveiro. Após 30 dias, efetuou-se a seleção das plântulas por altura da parte aérea, para diminuir a variação intraespecífica. Em seguida, as plântulas foram repicadas para vasos plásticos (25 cm x 30 cm), perfurados na base, contendo substrato de terra vegetal, areia e esterco de gado, na proporção de 3:1:1. Após a repicagem, permaneceram a 50% de sombreamento, por um período de 15 dias. Ao final, as plantas jovens tiveram distribuição nos quatro tratamentos de níveis de sombreamento: 0% (pleno sol), 30%, 50% e 70%. Durante a condução dos experimentos, foram efetuadas irrigações diárias em todos os tratamentos, a fim de manter a capacidade de campo do substrato. O delineamento experimental utilizado foi em blocos ao acaso, com 10 repetições, sendo cada parcela constituída de oito plantas.

Para as análises anatômicas e morfométricas em microscopia óptica, realizou-se a retirada aleatória de folíolos laterais sadios do segundo e terceiro nós caulinares de plantas desenvolvidas após oito meses em cada nível de sombreamento. Lâminas temporárias preparadas a partir de secções à mão livre, com o auxílio de lâminas de aço, possibilitaram obter fragmentos de aproximadamente 0,5 cm² do terço médio da lâmina foliolar/ou foliar? contendo a nervura principal. Lâminas semipermanentes foram obtidas a partir de secções transversais de material fresco lavado em água destilada, diafanizado em hipoclorito de sódio comercial (2 - 2,5% de cloro ativo) durante 15 min e lavado novamente cinco vezes em água destilada durante 5 min cada. Em seguida, o material passou por ácido acético 5%, seguido de água destilada por 5 min. Depois de o material ter sido corado em safranina 1% e em etanol 50% por 30 seg e lavado em água destilada por 1 min, as secções passaram por montagem entre lâmina e lamínula com glicerina 50% e vedadas com esmalte incolor (KRAUS; ARDUIN, 1997).

Para a dissociação da epiderme, secções frescas foliulares foram colocadas em frasco de vidro fechado contendo peróxido de hidrogênio P.A. em *overnight* na estufa a 60 °C. Após esse tempo, as secções passaram por uma sequência de 10 lavagens em água destilada, 15 min cada. Posteriormente, foram lavadas em etanol 50%, coradas durante 24 h em safranina 1% e em etanol 50% e lavadas novamente três vezes em etanol 30%. A epiderme dissociada foi montada entre lâmina e lamínula com glicerina 50%, vedando-se com esmalte incolor (KRAUS; ARDUIN, 1997). As imagens das lâminas

projetadas com o auxílio de câmara clara acoplada ao Microscópio Óptico, modelo Olympus CH30, sobre o papel possibilitaram a aferição com escala micrométrica.

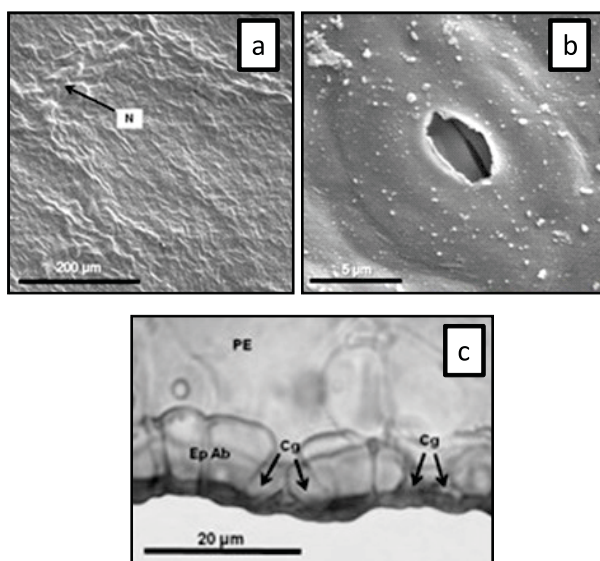
Para os estudos em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), as amostras de folhas foram fixadas em glutaraldeído 2,5% com tampão-fosfato de sódio 0,1 M, pH 7,2, seguidas de pós-fixação em tetróxido de ósmio 2% por 2 h, novamente lavadas por três vezes em tampão- fosfato de sódio e, ao final, uma lavagem com água destilada, ambas por 5 min. O material desidratou em série etílica lenta e gradual por duas vezes de 15 min e foi conservado em etanol 70% sob refrigeração. Em seguida, as amostras foram processadas em secador de ponto crítico, fixadas em suportes metálicos (*stubs*) com fita adesiva dupla face de carbono metalizada com fina película de ouro (35 nm) e analisadas ao MEV, modelo Zeiss DSM 962.

As análises morfométricas constituíram-se de oito repetições (campos visuais ao microscópio), e cada repetição foi constituída por secções histológicas de três indivíduos. Os dados foram submetidos aos procedimentos de detecção de *Outliers* pelo teste de Grubbs (1969), sendo as médias submetidas ao teste de normalidade dos resíduos (SHAPIRO; WILK, 1965) e teste de homogeneidade (BARTLETT, 1937). As médias também seguiram comparação por ANOVA, acompanhado do teste de separação de médias de Tukey (1949) a 5% de probabilidade, através do programa computacional SISVAR (FERREIRA, 2003).

3. RESULTADOS

A epiderme de folhas de *Carapa guianensis* Aubl. possui espessa camada de cutícula, de aspecto liso ou floculado, cobrindo toda a superfície foliolar (Figura 1a), inclusive as células do complexo estomático, e deixando descoberto apenas o poro estomático (Figura 1b). As folhas são anfiestomáticas. Observaram-se estômatos ciclocíticos, com cinco ou mais células subsidiárias e estômatos anomocíticos, em maior frequência. Os estômatos estão no mesmo nível das demais células epidérmicas (Figura 1c).

Não houve efeito significativo ($P < 0,05$) do nível de luminosidade na densidade estomática de plantas jovens de *C. guianensis* (Figura 2a). As dimensões estomáticas (comprimento e largura do poro estomático e comprimento e largura das células-guarda) de mudas de *C. guianensis* foram afetadas significativamente



Figuras 1 – Lamina foliar de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl.). a) Vista frontal da epiderme na face adaxial em MEV; b) Vista frontal da epiderme na face abaxial com estômato em MEV; e c) Secção transversal, evidenciando os estômatos no mesmo nível das células epidérmicas. Legendas: N = nervura; EpAb = epiderme na face abaxial; Cg = células guarda; e PE = parênquima esponjoso.

Figures 1 – Leafblade of andiroba (*Carapa guianensis* Aubl.). a) Frontal view of the epidermis on the adaxial surface at SEM. b) Frontal view of the epidermis with stomata on the abaxial surface at SEM. c) Cross section showing the same level of stomata in epidermal cells. Subtitles: N = rib; EpAb = epidermis on the abaxial surface; Cg = guard cells; and PE = spongy parenchyma.

($P < 0,05$) pelo sombreado (Figura 2bc), indicando o efeito da disponibilidade de radiação solar sobre as dimensões estomáticas. O comprimento e largura do poro estomático, bem como o comprimento e largura das células-guarda, foram maiores em plantas desenvolvidas a pleno sol (0% de sombreado), e os demais tratamentos não diferiram estatisticamente entre si.

O mesofilo de *C. guianensis* é composto por parênquima paliçádico e parênquima esponjoso, com organização dorsiventral (Figura 3a). O parênquima paliçádico é composto por células longas, justapostas e geralmente uniestratificadas, podendo, em alguns casos, possuir duas camadas de células, nos tratamentos sob maior irradiância (a pleno sol e com 30% de sombreado) (Figura 3b). O parênquima

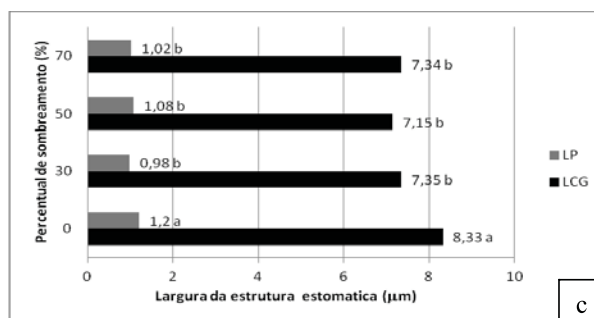
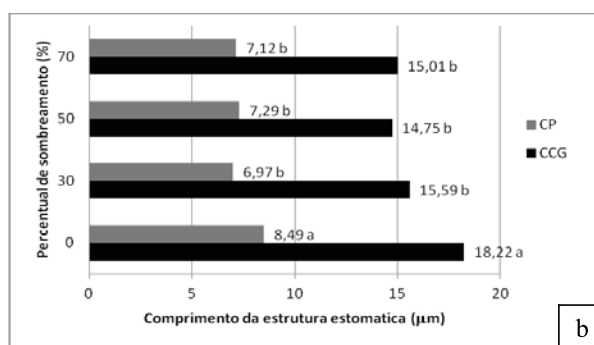
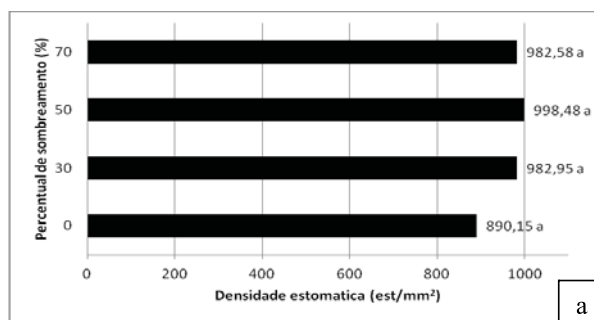
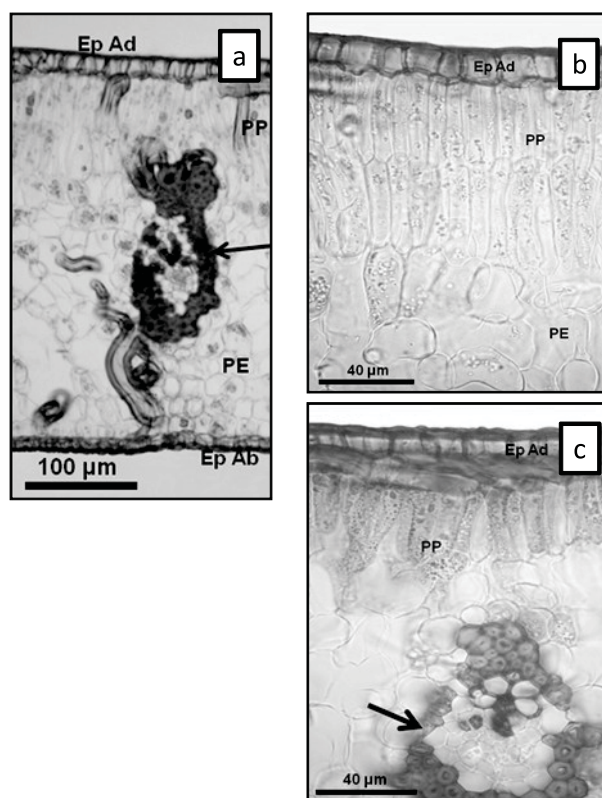


Figura 2 – Morfometria dos estômatos de folhas de plantas jovens de *Carapa guianensis* Aubl., desenvolvidas sob diferentes níveis de sombreado. Rio Branco, AC. a) Densidade estomática; b) Comprimento das células-guarda e do poro estomático; e c) Largura das células-guarda e do poro estomático. Legendas: DE = densidade estomática; CP = comprimento do poro estomático; LP = largura do poro estomático; CCG = comprimento das células guarda; e LCG = largura das células guarda.

Figure 2 – Stomatal morphometry of leaves from young plants of *Carapa guianensis* Aubl. developed under different levels of shading. Rio Branco. AC. a) Stomatal density; b) Length of guard cells and stomatal pores; c) Width of guard cells and pores. Subtitles: DE = stomatal density, CP = length of stomatal pore, LP = width of stomatal pore; CCG = length of guard cells; and LCG = width of guard cells.

esponjoso é formado por células irregulares, arranjadas frouxamente em uma distribuição irregular e com grandes espaços intercelulares (Figura 3a). Os feixes vasculares são colaterais (Figura 3c).

A espessura da lâmina foliar, da epiderme e dos tecidos do mesofilo apresentou diferenças estatisticamente significativas ($P < 0,05$), em função do nível de luminosidade. A espessura da lamina foliar, do mesofilo,



Figuras 3 – Secções transversais da lamina foliar de *Carapa guianensis* Aubl. a.b) Folhas de indivíduos desenvolvidos a pleno sol. c) Folha de indivíduo desenvolvido sob tela de sombreamento a 70%. Legendas: EpAd = epiderme na face adaxial; EpAb = epiderme na face abaxial; PP = parênquima paliçádico; PE = parênquima esponjoso; e seta = feixe vascular colateral.

Figures 3 – Transversal sections of the leaf blade of *Carapa guianensis* Aubl. a.b) Leaves from plants developed in full sun. c) Leaf from plant developed under shade at 70%. Subtitles: EpAd = epidermis from adaxial surface; EpAb = epidermis from abaxial surface; PP = palisade parenchyma; and PE = spongy parenchyma; arrow = collateral vascular bundle.

do parênquima paliçádico, do parênquima esponjoso e da epiderme em ambas as faces aumentou gradualmente com o incremento da intensidade luminosa (Figura 4).

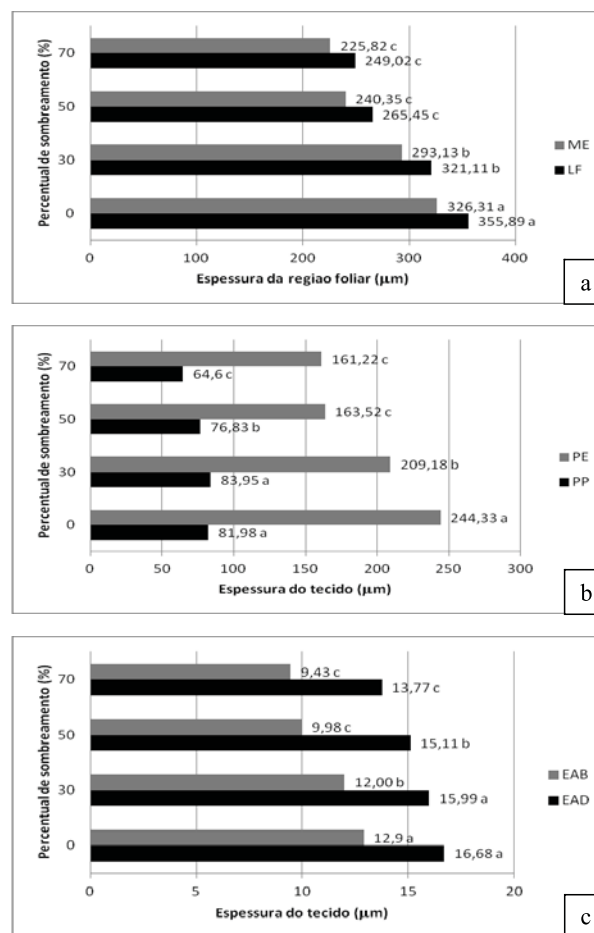


Figura 4 – Morfometria dos tecidos da lâmina foliar de plantas jovens de *Carapa guianensis* Aubl. desenvolvidas em diferentes níveis de sombreamento. Rio Branco, AC. a) Espessura das regiões anatômicas foliares; b) Espessura dos tecidos do mesofilo; e c) Espessura da epiderme na face adaxial e abaxial. Legendas: LF = lamina foliar; ME = mesofilo; EAD = epiderme da face adaxial; PP = parênquima paliçádico; PE = parênquima esponjoso; e EAB = epiderme da face abaxial.

Figure 4 – Leaf tissues morphometry of young plants of *Carapa guianensis* Aubl. developed at different levels of shading. Rio Branco, AC. a) Thickness of leaf anatomical regions; b) thickness of mesophyll tissues; c) thickness of epidermis from adaxial and abaxial surface. Subtitles: LF = leafblade; ME = mesophyll; EAD = adaxial surface of epidermis, PP = palisade parenchyma, PE = spongy parenchyma; and EAB = abaxial surface of epidermis.

4. DISCUSSÃO

A quantidade, a distribuição, o tamanho e o formato dos estômatos são características inerentes a cada espécie e podem ou não ser modificadas em função das adaptações às condições ambientais, como disponibilidade de radiação solar (LARCHER, 2004), decorrente de sua história evolutiva. Alguns trabalhos na literatura relacionam a densidade estomática com a pressão de gás carbônico na atmosfera (WOODWARD et al., 1987) ao longo dos tempos, porém não consideram os aspectos ecofisiológicos das espécies, as quais podem variar o número de estômatos em razão da luminosidade a que estão expostas. Os dados deste estudo estão de acordo com o resultado apresentado por Justo et al. (2005) para *Xylopia brasiliensis*, em que não observaram efeito significativo na densidade estomática dessa espécie em razão da irradiância disponível. Hanba et al. (2002) também não encontraram resposta direta da densidade estomática em razão do aumento do sombreamento para *Acer rufinerve*, enquanto nas espécies *Acer palmatum* e *Acer mono* esses autores observaram aumento da densidade nas folhas de sol quando comparadas com as folhas de sombra.

Com relação às características morfológicas dos estômatos, a resposta da *C. guianensis* à variação luminosa difere dos resultados obtidos por Camargo e Marengo (2012). Tais autores, trabalhando com *C. guianensis*, encontraram maior densidade estomática e menor tamanho dos estômatos em folhas submetidas à alta irradiância. Estômatos maiores em ambientes com maior radiação disponível também foram observados por Gratani et al. (2006) nas espécies *Quercus ilex* e *Phillyrea latifolia*. Justo et al. (2005) verificam que as dimensões estomáticas variaram em resposta à luminosidade. Em seu estudo, os diâmetros polar e equatorial foram menores em ambiente mais ensolarado, o que difere do estudado neste trabalho. Santiago et al. (2001) não encontraram variação significativa nas dimensões estomáticas de *P. hispidinervium* em função da irradiância disponível, que não apresentou relação inversa com a dimensão estomática, como observado em outros estudos (WILSON; COOPER, 1969; CAMARGO; MARENCO, 2012).

A espessura foliar está associada com o aumento da espessura dos tecidos do mesofilo (CHABOT; CHABOT, 1977; YANO; TERASHIMA, 2004; KIM et al., 2005). Alguns autores destacaram a ocorrência de

alterações do mesofilo em função da luminosidade (CHABOT et al., 1979; ASHTON; BERLYN, 1992; HANBA et al., 2002; YANO; OGUCHI et al., 2003; TERSASHIMA, 2004; JUSTO et al., 2005). Em folhas de sol, a espessura da lâmina é reforçada pelo alongamento adaxial/abaxial das células parenquimáticas, bem como através do aumento (CHABOT; CHABOT, 1977; LEITE; LLERAS, 1978; ROCAS et al., 1997) ou adição de uma camada do parênquima paliçádico (YANO; TERASHIMA, 2004; KIM et al., 2005). Neste estudo, foi possível observar uma segunda camada de células paliçádicas a pleno sol e a 30% de sombreamento, contrastando com apenas uma camada desse tecido a 70% de sombreamento (Figura 6).

Em *Xylopia brasiliensis*, Justo et al. (2005) observaram que a espessura do limbo foliar variou em função do gradiente de luminosidade. Ainda, esses autores descreveram que o parênquima paliçádico aumentou, apresentando uma ou duas camadas de células mais longas nos ambientes mais iluminados, porém o parênquima esponjoso não apresentou variação significativa. Oguchi et al. (2003) verificaram aumento significativo do mesofilo em folhas de *Chenopodium album* submetidas à elevada irradiância. Santiago et al. (2001) constataram diferenças na forma das células epidérmicas entre as folhas de sol e de sub-bosque de *Piper hispidinervium*. No trabalho de Yano e Terashima (2004), *Chenopodium album* apresentou aumento da espessura foliar, com incremento do volume celular e das camadas do parênquima paliçádico e do parênquima esponjoso nas folhas de sol em relação às folhas de sombra. Nos estudos com folhas de *Acer koa*, todos os tecidos foliares aumentaram em função da intensidade da irradiância disponível, à exceção do parênquima esponjoso (CRAVEN et al., 2010). Em *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* e *Pistacia lentiscos*, houve aumento na espessura dos tecidos foliares, nas folhas de sol, com destaque para o parênquima paliçádico, que contribuiu com cerca de 46% para a espessura total foliar (GRATANI et al., 2006). Hanba et al. (2002) atribuíram o notável aumento da espessura do mesofilo ao espesso parênquima paliçádico em *Acer rufinerve* sob pleno sol. Segundo Gutschick (1999), o desenvolvimento das células da camada paliçádica, em número e comprimento, é principalmente uma resposta ao nível de luz. Milaneze-Gutierrez et al. (2003) também encontraram aumento na espessura total do mesofilo e do parênquima paliçádico de *Bouchea fluminensis* com o incremento da luminosidade. Ainda, esses autores verificaram que

as células do parênquima paliçádico eram mais finas e alongadas em folhas de sol e que em folhas de sombra os espaços intercelulares eram mais amplos e abundantes.

O expressivo aumento do parênquima paliçádico e da espessura foliar, sob altas irradiâncias, indica grande habilidade na captura da luz, uma estratégia associada com a tolerância à sombra (EVANS; POORTER, 2001). De acordo com Evans (1999), o parênquima paliçádico, que recebe a luz próximo da superfície, facilita a penetração da luz a uma maior profundidade na estrutura interna da folha, enquanto o parênquima esponjoso promove a dispersão para aumentar a absorção da luz, reduzindo, assim, o gradiente de luz absorvida por unidade de clorofila através de uma folha. Plantas jovens submetidas à baixa luminosidade apresentam folhas relativamente finas, numa resposta anatômica associada à maximização de captura da luz em vez de mitigar o estresse fotoquímico (VENEKLAAS; POORTER, 1998).

Finegam (1992) classificou *Carapa guianensis* Aubl. na categoria de esciófito parcial. Segundo esse mesmo autor, essa espécie tolera a sombra na fase juvenil, mas necessita de elevado grau de iluminação nas etapas intermediárias de desenvolvimento até a maturidade, aumentando seu crescimento caso ocorra abertura no dossel. Nessa definição, a espécie é tolerante à sombra, mas não a requer. Confirmando essa classificação, a *C. guianensis* apresentou melhor estabelecimento e 100% de sobrevivência a pleno sol, num trabalho desenvolvido por Alencar e Araujo (1980), que avaliaram o comportamento de 21 espécies florestais em resposta à luminosidade. Tais resultados são similares aos deste trabalho, em que *C. guianensis* apresentou resposta anatômica bastante específica para a densidade e dimensões estomáticas, diferindo de outros trabalhos, além de apresentar relação direta entre a espessura dos tecidos e a intensidade luminosa. Esse ajustamento diante da disponibilidade de luz faz da *C. guianensis* alternativa em programas de reflorestamento.

5. CONCLUSÕES

Carapa guianensis exibiu plasticidade anatômica, possibilitando a sobrevivência na floresta sob distintas condições luminosas. A densidade estomática não apresentou diferenças significativas entre os diferentes níveis de sombreamento. As dimensões estomáticas e a espessura dos tecidos da lâmina foliar foram maiores com o aumento da intensidade luminosa.

6. REFERÊNCIAS

- ALENCAR, J. C.; ARAUJO, V. C. Comportamento de espécies florestais amazônicas quanto à luminosidade. **Acta Amazonica**, v.10, n.3, p.435-444, 1980.
- ALVARENGA, A. A. et al. Effects of different light levels on the initial growth and photosynthesis of *Croton urucurana* Baill. in southeastern Brazil. **Revista Árvore**, v.27, n.1, p.53-57, 2003.
- APPEZZATTO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia vegetal**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 2003. 438p.
- ASHTON, P. M. S.; BERLYN, G. P. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade. **New Phytologist**, v.121, n.3, p.587-596, 1992.
- ARAÚJO NETO, J. C.; AGUIAR, I. B.; FERREIRA, V. M. Efeito da temperatura e da luz na germinação de sementes de *Acacia polyphylla* DC. **Revista Brasileira de Botânica**, v.26, n.2, p.249-256, 2003.
- BARTLETT, M. S. Properties of sufficiency and statistical tests. **Proceedings of the Royal Society of London A**, v.160, p.268-282, 1937.
- CAMARGO, M. A. B.; MARENCO, R. A. Growth, leaf and stomatal traits of crabwood (*Carapa guianensis* Aubl.) in central Amazonia. **Revista Árvore**, v.36, n.1, p.7-16, 2012.
- CAMPOS, T. et al. Mating system parameters in a high density population of andirobas in the Amazon forest. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.48, n.5, p.504-509, 2013.
- CARVALHO, N. O. S. et al. Crescimento inicial de plantas de licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) em diferentes níveis de luminosidade. **Revista Árvore**, v.30, n.3, p.351-357, 2006.
- CHABOT, B. F.; CHABOT, J. F. Effects of light and temperature on leaf anatomy and Photosynthesis in *Fragaria vesca*. **Oecologia**, v.26, n.4, p.363-377, 1977.



- CHABOT, B. F.; JURIK, T. W.; CHABOT, J. F. Influence of instantaneous and integrated light-flux density on leaf anatomy and photosynthesis. **American Journal Botany**, v.66, n.8, p.940-945, 1979.
- CLOUTIER, D. et al. Impact of selective logging on inbreeding and gene dispersal in an amazonian tree population of *Carapa guianensis* Aubl. **Molecular Ecology**, v.16, p.797-809, 2007.
- CRAVEN, D.; GULAMHUSSEIN, S.; BERLYN, G. P. Physiological and anatomical responses of *Acacia koa* (Gray) seedling to varying light and drought conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v.69, n.2, p.205-213, 2010.
- EVANS J. R. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplasts. **New Phytologist**, v.143, n.1, p.93104, 1999.
- EVANS, J. R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell and Environment**, v.24, n.8, p.755-767, 2001.
- EVERT, R. F. **Esau's Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development**. 3.ed. London: Wiley-Interscience, 2006. 607p.
- FAVARETTO, V. F. et al. Defferential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late-successional tropical tree species grown under sun and shade conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v.70, n.1, p.20-28, 2011.
- FERRAZ, I. D. K. Rede de Sementes da Amazônia. Informativo Técnico. Andiroba (*Carapa guianensis* Aubl.). **N 1. Versão on-line** ISSN 1679 – 8058, 2003.
- FERRAZ, I. D. K.; CAMARGO, J. L. C.; SAMPAIO, P. T. B. Sementes e plântulas de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl. e *Carapa procera* D. C.): aspectos botânicos, ecológicos e tecnológicos. **Acta Amazonica**, v.32, n.4, p.647-661, 2002.
- FERREIRA, D.F. **Programa Sisvar.exe: sistema de análise de variância**. Versão 3.04. Lavras: 2003.
- FINEGAN, B. **Bases ecológicas de la silvicultura y la agroforesteria**. Turrialba: Centro Agronômico Tropical de Investigacion y Ensenanza - CATIE, 1992. 153p.
- GRATANI, L.; COVONE, F.; LARCHER, W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. **Trees**, v.20, n.5, p.549-558, 2006.
- GRUBBS, F. E. Procedures for detecting outlying observations in samples. **Technometrics**, v.11, n.1, p.1-21, 1969.
- GUTSCHICK, V. P. Research reviews: Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. **New Phytologist**, v.143, n.1, p.3-18, 1999.
- HANBA, Y. T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, I. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. **Plant, Cell and Environment**, v.25, n.8, p.1021-1030, 2002.
- JOHNSON, D. M. et al. Leaf architecture and direction of incident light influence mesophyll fluorescence profiles. **American Journal of Botany**, v.92, n.9, p.1425-1431, 2005.
- JUSTO, C. F. et al. Plasticidade anatômica das folhas de *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae). **Acta Botanica Brasilica**, v.19, n.1, p.111-123, 2005
- KENFACK, D. A. Synoptic revision of *Carapa* (Meliaceae). **Harvard Papers in Botany**, v.16, n.2, p.171-231, 2011.
- KIM, G. et al. Photomorphogenesis of leaves: shade-avoidance and differentiation of sun and shade leaves. **Photochemistry, Photobiology and Science**, v.4, n.9, p.770-774, 2005.
- KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. **Manual Básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica: Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 1997.

- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RiMA Artes e Textos, 2004. 531p.
- LEE, W. D. Irradiance and spectral quality affect asian tropical rain forest tree seedling development. **Ecology**, v.77, n.2, p.568-580, 1996.
- LEITE, A. M. C.; LLERAS, E. Ecofisiologia de plantas da Amazônia: anatomia foliar e ecofisiologia de *Pogonophora schomburgkiana* Miers. (Euphorbiaceae). **Acta Amazonica**, v.8, n.3, p.365-370, 1978.
- MARTINS, K. et al. Pollen and seed flow patterns of *Carapa Guianensis* Aublet. (Meliaceae) in two types of Amazonian forest. **Genetics and Molecular Biology**, v.35, NUMERO, p.818-826, 2012.
- MILANEZE-GUTIERRE, M. A.; MELLO, J. C. P.; DELAPORTE, R. H. Efeitos da intensidade luminosa sobre a morfo-anatomia foliar de *Bouchea fluminensis* (Vell.) Mold. (Verbenaceae) e sua importância no controle de qualidade da droga vegetal. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v.13, n.1, p.23-33, 2003.
- OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Does the photosynthetic light acclimation need change in leaf anatomy? **Plant, Cell and Environment**, v.26, n.4, p.505-512, 2003.
- RÔÇAS, G.; BARROS, C. F.; SCARANO, F. R. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. **Trees**, v.11, n.8, p.469-473, 1997.
- RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J. et al. Leaf physiological versus morphological acclimation to high-light exposure at different stages of foliar development in oak. **Tree Physiology**, v.28, n.5, p.761-771, 2008.
- SANTIAGO, E. J. A. et al. Aspectos da anatomia foliar da pimenta-longa (*Piper hispidinervium* C.DC.) sob diferentes condições de luminosidade. **Ciência & Agrotecnologia**, v.25, n.5, p.1035-1042, 2001.
- SHAPIRO, S. S.; WILK, M. B. An analysis of variance test for normality (complete samples). **Biometrika**, v.52, n.3-4, p.591-611, 1965.
- SMITH, W. K. et al. Leaf form and photosynthesis: do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? **Bioscience**, v.47, n.11, p.785-793, 1997.
- STUEFER, J. F.; HUBER, H. Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. **Oecologia**, v.117, n.1, p.1-8, 1998.
- TUKEY, J. W. Comparing individual means in the analysis of variance. **Biometrics**, v.5, n.1, p.99-114, 1949.
- WILSON, D.; COOPER, J. P. Effect of light intensity during growth on leaf anatomy and subsequent light saturated photosynthesis among contrasting *Lolium* genotypes. **New Phytologist**, v.68, n.4, p.1125-1135, 1969.
- WOODWARD, F. I. Stomatal numbers are sensitive to increases to CO₂ from pre-industrial levels. **Nature**, v.327, p.617-618, 1987.
- VENEKLAAS, E. J., POORTER, L. Growth and carbon partitioning of tropical tree seedlings in contrasting light environments. In: LAMBERS, H., POORTER, H., VAN VUUREN, M. M. I. (Ed.) **Inherent variation in plant growth: physiological mechanisms and ecological consequences**. Leiden: Backhuys, 1998. p.337-361.
- YANO, S.; TERASHIMA, I. Developmental process of sun and shade leaves in *Chenopodium album* L. **Plant, Cell and Environment**, v.27, n.6, p.781-793, 2004.

