

RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS E MORFOLÓGICAS DO PAU-ROSA (*Aniba rosaeodora* Ducke) AOS DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO EM CONDIÇÃO DE VIVEIRO¹

**Leonilde dos Santos ROSA²
Tatiana Deane de Abreu SÁ³
Claudio José Reis de CARVALHO³
Marcelo Augusto de Brito MALHEIROS⁴
Maria Lindalva da Silva DIAS⁵**

RESUMO: Mudanças de pau-rosa (*Aniba rosaeodora* Ducke), oriundas de regeneração natural, foram submetidas a diferentes níveis de sombreamento: 0%, 30%, 50% e 70%, em condições de viveiro, durante dez meses. O delineamento experimental utilizado foi em blocos ao acaso com parcelas subdivididas, com três repetições, sendo o sombreamento o principal fator, e as procedências de pau-rosa: Manicoré, Floresta Nacional do Tapajós-FLONA e Curuá-Una, o fator secundário. A concentração de clorofila nas folhas e a área foliar específica correlacionaram-se positivamente com o sombreamento, sendo que em todas as três procedências de pau-rosa, os maiores valores foram observados a 70% de sombreamento. O pau-rosa apresentou os menores valores de condutância estomática sob 0% de sombreamento. A condutância estomática, durante o período da manhã esteve mais associada ao aumento de radiação solar, enquanto que no decorrer da tarde foi aparentemente controlada pelo déficit de umidade específica. Os resultados encontrados neste trabalho indicam que o pau-rosa, na fase juvenil, encontra-se mais adaptado a ambientes sombreados.

TERMOS PARA INDEXAÇÃO: Regeneração Natural, Pau-rosa, *Aniba rosaeodora*, Sombreamento, Área Foliar Específica, Clorofila, Condutância Estomática.

-
- ¹ Aprovado para publicação em 19.05.99
Trabalho financiado pela Oversea Development Administration - ODA e apresentado no VI Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal, em 1997.
- ² Engenheira Florestal, M. Sc. Professora Assistente da FCAP.
- ³ Pesquisadores da Embrapa Amazônia Oriental
- ⁴ Meteorologista da FCAP.
- ⁵ Acadêmica do Curso de Engenharia Florestal-FCAP.

ECOPHYSIOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL RESPONSES OF ROSEWOOD (*Aniba rosaeodora* Ducke) TO DIFERENT LEVELS OF SHADING IN NURSERY CONDITIONS

ABSTRACT: Rosewood (*Aniba rosaeodora* Ducke) seedlings, from natural regeneration, were raised under four shade levels (0%, 30%, 50%, 70%) in nursery conditions, during ten months. A split-plot experimental design was used, with three replicates, where shading was the principal factor and the three origins of rosewood (Manicoré, Floresta Nacional do Tapajós-FLONA and Curuá-una) the secondary factor. The foliar chlorophyll concentration as well the specific leaf área, in all rosewood used, were positively correlated with the shade level, being the highest values observed at 70% shading. Stomatal conductance was lower at 0% of shading, and appeared to be more influenced by the photon flux density during the morning. However, in the afternoon, the stomatal behavior appeared to be controlled by the specific humidity deficit. These results indicated that in the juvenile fase the rosewood is more adapted to shade conditions.

INDEX TERMS: Natural Regeneration, Rosewood, *Aniba rosaeodora*, Shading, Specific Leaf Area, Chlorophyll, Stomatal Conductance

1 - INTRODUÇÃO

Nas regiões tropicais, muitas espécies arbóreas de valor econômico estão sendo consideradas extintas ou em via de extinção, sem que se conheça a influência da ação dos fatores ambientais sobre o comportamento fisiológico dessas espécies, principalmente na fase inicial de desenvolvimento.

Dentre os vários fatores ambientais existentes, a luz (radiação solar) exerce papel importante no estabelecimento de plântulas, podendo vir a favorecer ou não a sua sobrevivência, crescimento e desenvolvimento.

Diante deste contexto, torna-se necessária a realização de estudos que visem avaliar as respostas ecofisiológicas das espécies arbóreas, especialmente aquelas em via de extinção, como, por exemplo, o pau-rosa (*Aniba rosaeodora* Ducke), uma Lauraceae nativa da Região Amazônica, cuja madeira produz óleo essencial rico em linalol, muito utilizado na indústria de perfumaria.

No caso do pau-rosa, a realização de estudos sobre as condições de luz no dossel ou em clareiras nos sítios naturais de ocorrência tornam-se quase

inviáveis, devido às constantes explorações das populações remanescentes. Além do mais, informações recentes têm demonstrado que, na Amazônia brasileira, a ocorrência dessa espécie está restrita a locais distantes e de difícil acesso (Rosa, 1996).

Deste modo, o presente trabalho foi realizado em condição de viveiro, e tem como objetivo estudar as respostas ecofisiológicas e morfológicas de mudas de pau-rosa oriundas de três procedências: Manicoré, FLONA e Curuá-Una, sob diferentes níveis de sombreamento: 0%, 30%, 50% e 70%.

2 - MATERIAL E MÉTODOS

2.1 - CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA EXPERIMENTAL

A pesquisa foi instalada no viveiro do Departamento de Ciências Florestais da Faculdade de Ciências Agrárias do Pará – FCAP em Belém (1°28' 0" S, 48°27' 0" W) e teve a duração de 10 meses, com início em abril de 1994 e término em fevereiro de 1995.

Nesta área, a temperatura mínima média mensal é de 21,6 °C e a máxima de 32,3°C, verificadas, respectivamente, nos meses de outubro e novembro. A precipitação média anual é de 2 893 mm, sendo os três primeiros meses do ano os mais chuvosos, e os meses de agosto, setembro, outubro e novembro os menos chuvosos (Rosa, 1996).

2.2 - OBTENÇÃO DAS MUDAS E CONDUÇÃO DO EXPERIMENTO

Foram utilizadas mudas apresentando uma altura média de 10,9 cm, oriundas de regeneração natural, coletadas em três locais: FLONA (Floresta Nacional do Tapajós), Estação Experimental de Curuá-Una e Manicoré, sendo os dois primeiros situados no Estado do Pará e o último no Estado do Amazonas. Após serem selecionadas em função do tamanho e vigor, as mudas sofreram uma leve redução da área foliar e radicular. Após esta atividade, foram colocadas em sacos plásticos de 17 cm de diâmetro por 25 cm de altura, contendo terra preta e esterco de galinha curtido, na proporção de 3:1 e deixadas no viveiro por, aproximadamente, 15 meses, incluindo o período experimental.

2.3 - AVALIAÇÃO DAS VARIÁVEIS DO MEIO FÍSICO

As campanhas mensais para o monitoramento das variáveis do meio físico foram realizadas durante o período de agosto de 1994 a fevereiro de 1995, e aparecem assinaladas na Figura 1. Observa-se que as médias de precipitação e temperatura extremas referem-se a períodos de cinco dias (quinquídios), visando facilitar a interpretação e a análise das variáveis ecofisiológicas estudadas.

As variáveis avaliadas neste experimento foram: temperatura, déficit de umidade específica (DUE) e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA). As campanhas foram realizadas mensalmente (um dia no final de cada mês) nos horários de 9:00, 12:00 e 15:00 horas.

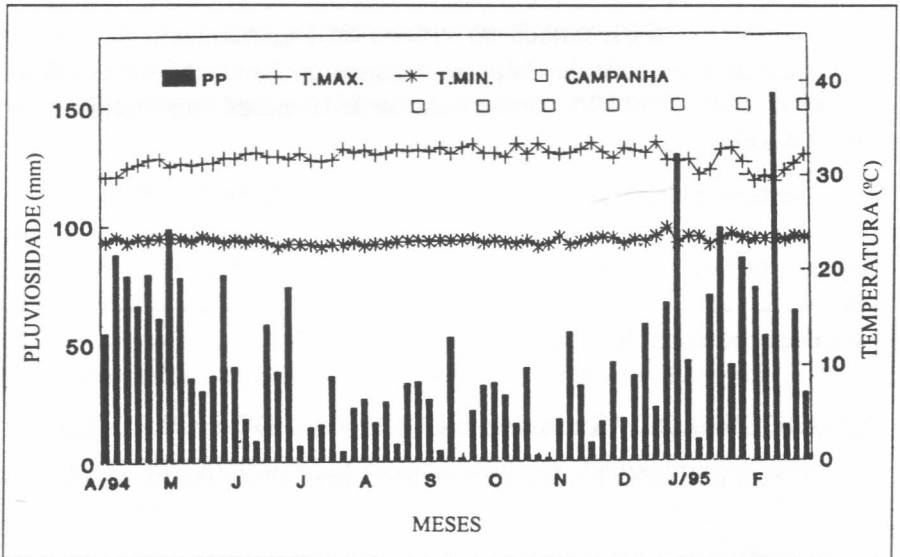


Figura 1 - Evolução das condições meteorológicas em Belém, a cada 5 dias, durante o período experimental, para as variáveis precipitação pluviométrica e temperaturas extremas (CPATU/EMBRAPA 1994-1995).

Para a obtenção da temperatura e do déficit de umidade específica (DUE), utilizou-se um psicrômetro ventilado tipo Assmam, colocado a 1,50m de altura e protegido da radiação solar. O DUE foi calculado a partir dos valores de temperatura seca e úmida obtidos neste psicrômetro.

A densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) foi monitorada com o auxílio de um quantômetro acoplado diretamente no porômetro (AP4-UM2, DELTA-T DEVICES, Burwell, Cambridge-UK).

2.4 - CARACTERIZAÇÃO DOS INDICADORES DO COMPORTAMENTO DAS PLANTAS

Para avaliar o comportamento das plantas sob diferentes níveis de sombreamento, foram feitas avaliações da condutância estomática (gs), da área foliar específica (AFE) e da concentração de clorofila nas folhas. Vale ressaltar que, no final do período experimental, todas as três procedências no tratamento a pleno sol apresentaram área foliar reduzida, bem como um número pequeno de folhas.

A condutância estomática foi determinada com o auxílio de um porômetro de difusão (Monteith et al, 1988), calibrado durante as campanhas de monitoramento, segundo as instruções do fabricante. As avaliações foram realizadas mensalmente (um dia no final de cada mês), em duas plantas sorteadas aleatoriamente em cada nível de sombreamento, sempre na 3ª e 4ª folhas de cada planta, nos horários das 9:00, 12:00 e 15:00 horas.

A determinação da área foliar específica (AFE) foi realizada apenas no final do experimento, procedendo-se da seguinte forma: com o auxílio de um vazador, foram retirados seis discos com uma área de 1 cm² cada, do centro do limbo foliar (eliminando-se as nervuras) de duas plantas por cada procedência e nível de sombreamento. Após essa atividade, os discos foram colocados em estufa a 70°C, para a obtenção da matéria seca da folha (MS folha). A área foliar específica foi obtida utilizando-se a seguinte expressão (Benincasa, 1988):

$$AFE = \frac{\text{Área foliar}}{\text{MS folha}}$$

A clorofila também foi extraída somente no final do período experimental. Para este estudo, 6 discos (com 1 cm² de área cada) foram retirados

do limbo foliar, obedecendo os mesmos critérios de coleta da AFE e em seguida foram colocados em 10 ml de acetona a 80%. Após a extração, o material foi centrifugado durante quinze minutos e a quantificação da clorofila nas amostras foi feita com auxílio de um espectrofotômetro (modelo E-205D-TECNAL-São-Paulo), nos comprimentos de onda de 645 nm e 663 nm. A determinação das clorofilas (mg.g⁻¹ de peso seco) foi feita com base nas seguintes expressões (Arnon, 1949):

$$\text{Clorofila a} = (12,7 \times A_{663} - 2,69 \times A_{645}) \times \frac{V}{1000 \times W}$$

$$\text{Clorofila b} = (22,9 \times A_{645} - 4,68 \times A_{663}) \times \frac{V}{1000 \times W}$$

$$\text{Clorofila Total} = (20,2 \times A_{645} + 8,02 \times A_{663}) \times \frac{V}{1000 \times W}$$

Onde: A = absorvância no comprimento de onda indicado

V = volume final do extrato (clorofila e acetona)

W = matéria seca em gramas do material vegetal utilizado

2.5 - DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

O delineamento experimental utilizado foi blocos ao acaso em parcelas subdivididas, com três repetições, onde as parcelas foram os quatro níveis de sombreamento testados: 0%, 30%, 50% e 70%, e as subparcelas, as três procedências: Curuá-Una, Floresta Nacional do Tapajós - FLONA e Manicoré.

A concentração de clorofila e a área foliar específica foram analisadas apenas através de correlação linear simples. No caso do comportamento estomático, foi feita apenas uma análise gráfica dos resultados, uma vez que o número de observações durante o período experimental foi pequeno.

3 - RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 - ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA

Os valores médios da área foliar específica foi maior nas plantas sob baixa intensidade luminosa (Tabela 1). Deste modo, os maiores valores médios de AFE ocorreram sob 50% e 70% de sombreamento, enquanto que os menores valores foram observados a 30% de sombreamento.

Tabela 1 - Área foliar específica (AFE) de três procedências de *Aniba rosaeodora*, em função dos diferentes níveis de sombreamento, Belém, 1993.

Procedências	Níveis de sombreamento	AFE (cm ² .g ⁻¹)
Manicoré	30%	14,68±0,200
	50%	16,10±0,387
	70%	18,98±0,607
FLONA	30%	15,11±0,429
	50%	18,72±0,596
	70%	20,26±0,370
Curuá-una	30%	15,81±0,775
	50%	19,43±0,222
	70%	21,46±0,510

Nota: os valores constantes na coluna AFE correspondem à média ± erro padrão.

A análise de correlação linear para a área foliar específica em função do sombreamento mostrou uma correlação positiva e altamente significativa ao nível de de 1% de probabilidade entre estas variáveis, com o coeficiente de correlação (r) igual a 0,86 para mudas oriundas de Manicoré e 0,87 para as da FLONA e Curuá-una, indicando que a redução na intensidade luminosa provocou um aumento na AFE nas mudas das três procedências de pau-rosa.

Os resultados da variação da área foliar específica obtidos com pau-rosa coincidem parcialmente com os encontrados na literatura para outras espécies. Holmes & Cowlings (1993), estudando o crescimento e a morfologia de seis espécies subtropicais arbóreas de pequeno porte (*Cassine aethiopica*, *Cassine peragua*, *Pappea capensis*, *Rhus glauca*, *Schotia afra* e *Sideroxylum inerme*), observaram que estas apresentaram um incremento na AFE quando

submetidas a 80% de sombreamento. Kolb & Steiner (1990), trabalhando com mudas de duas espécies arbóreas de floresta temperada, *Quercus rubra* e *Liriodendrom tulipifera*, submetidas a 37% e 100% da luz plena do dia, observaram que esta última espécie apresentou um aumento superior de área foliar específica, nos dois níveis de sombreamento testados, quando comparado a *Q. rubra*.

Estes resultados indicam que muitas espécies arbóreas quando submetidas a ambientes sombreados aumentam a área foliar e reduzem a espessura das folhas, para aumentarem a superfície fotossintetizante, e, desta forma, promoverem maior aproveitamento da radiação solar (Kozlowski, 1971; Boardman, 1977).

3.2 - CLOROFILA

Independentemente das procedências, os teores mais elevados de clorofila **a**, **b** e total ocorreram a 70% de sombreamento, e os menores a 30% de sombreamento. A razão clorofila **a/b**, também, foi maior a 70% e menor a 30% de sombreamento (Tabela 2).

Tabela 2 - Teores de clorofila **a**, **b** e total (mg.g⁻¹ de matéria seca) e a razão entre a clorofila **a/b**, em três procedências de *Aniba rosaeodora*, submetidas a diferentes níveis de sombreamento.

Procedências	Sombrea- mento	Clorofila a (mg.g ⁻¹)	Clorofila b (mg.g ⁻¹)	Clorofila Total (mg.g ⁻¹)	Razão clorofila a/b
Manicoré	0%	—	—	—	—
	30%	0,91±0,054	0,51±0,031	1,42±0,067	1,78±0,127
	50%	1,39±0,132	0,81±0,060	2,20±0,143	1,72±0,185
	70%	2,15±0,144	1,08±0,048	3,23±0,184	1,98±0,084
FLONA	0%	—	—	—	—
	30%	0,92±0,018	0,55±0,021	1,46±0,026	1,67±0,090
	50%	1,22±0,081	0,70±0,029	1,92±0,105	1,74±0,080
	70%	2,08±0,324	0,97±0,107	3,04±0,420	2,14±0,144
Curuá-una	0%	—	—	—	—
	30%	1,08±0,08	0,68±0,039	1,76±0,103	1,59±0,118
	50%	1,59±0,065	0,95±0,068	2,54±0,095	1,67±0,139
	70%	2,01±0,123	1,12±0,047	3,13±0,160	1,79±0,079

Nota: os valores constantes na 3ª, 4ª, 5ª e 6ª colunas correspondem à média ± erro padrão.

— Sinal convencional indicando dado numérico igual a zero não resultando de arredondamento.

Resultados similares foram encontrados para a espécie arbórea *Prunus persica* (Kappel & Flore 1983) que, a 9% da luz plena do dia, ou seja, em condições de intenso sombreamento, apresentou altos teores de clorofila **a**, **b** e total. Igualmente, para *Cedrela odorata* e *Cedrela fissilis*, Inoue (1977) observou que o teor de clorofila foi maior a 2,5% da luz plena do dia.

Na Tabela 3, são apresentados os resultados da análise de correlação linear entre os teores de clorofila e os níveis de sombreamento. Pode-se verificar que existe uma correlação positiva entre o sombreamento e o teor de clorofila **a**, **b** e total, indicando que o teor de clorofila (**a**, **b** e total) aumentou à medida em que o sombreamento foi intensificado.

Tabela 3 - Coeficientes de correlação entre os teores de clorofila **a**, **b** e total, e os níveis de sombreamento, em três procedências de *Aniba rosaeodora*.

Procedências	Clorofila a	Clorofila b	Clorofila Total
Manicoré	0,88**	0,90**	0,91**
FLONA	0,72**	0,76**	0,74**
Curuá-una	0,87**	0,83**	0,89**

Nota:**: significante a 1% de probabilidade.

O aumento do teor de clorofila, quando expressa em mg.g^{-1} , em plantas e/ou folhas sombreadas, tem sido relatado por vários autores, (Boardman, 1977; Ferreira et al., 1981, Oberbauer & Strain, 1985, Salysbury & Ross, 1985; Turnbull, 1991; Engel & Poggiani, 1991, Percy & Sims, 1994); isto porque, sob condições de sombreamento, a clorofila sintetizada, em geral, não é destruída simultaneamente, como acontece sob alta intensidade luminosa (Kramer & Kozlowski, 1979).

3.3 - COMPORTAMENTO ESTOMÁTICO

De um modo geral, as mudas de pau-rosa alcançaram valores máximos de condutância estomática às 12:00 horas, enquanto que os menores valores foram observados às 15:00 horas (Figura 2). Observa-se, ainda, que a condutância estomática para as três procedências foi maior sob 50% de

sombreamento e menor a 0% (plena luz). Assim, o valor mais elevado de condutância ($270,14 \text{ mmol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) ocorreu para Manicoré a 50% de sombreamento (Figura 2a) e o menor valor ($23,89 \text{ mmol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), para Curuá-una a pleno sol (Figura 2b).

Os resultados obtidos contrastam com os encontrados por Osunkoya et al, (1994) que, estudando o comportamento inicial de treze espécies arbóreas tropicais submetidas a diferentes níveis de sombreamento, observaram que, para a maioria dessas espécies, a condutância estomática foi reduzida em resposta à baixa intensidade de luz.

Em geral, o comportamento estomático das plantas apresenta uma estreita relação de dependência não só com a intensidade de radiação, mas, também, com outras variáveis ambientais, entre elas a umidade do ar. Assim, analisando-se a evolução diurna do comportamento estomático do pau-rosa em cada procedência (Figuras 2A, 2B, 2C), em relação à radiação fotossinteticamente ativa (Figuras 2E, 2F e 2G), nota-se que a abertura estomática dessa espécie foi mais sensível à radiação durante o período da manhã, enquanto que no decorrer da tarde a condutância estomática passou a ser mais afetada pelo déficit de umidade específica (Figura 2D), e, por conseguinte, pela temperatura (Figura 2H).

Plantas jovens de *Sesbania sesban*, *Cybistax antisiphilitica*, *Copaifera langsdorfii* (Naves, 1993), sob diferentes níveis de sombreamento, também, apresentaram uma redução na condutância estomática durante o período da tarde, devido ao aumento do déficit de pressão de vapor do ar. Já para mudas de *Sena multijuga* e *Hymenaea courbaril* (Cairo, 1992), cultivadas sob diferentes regimes hídricos, o aumento da condutância estomática no início da manhã foi associado ao aumento na oferta de radiação.

Pesquisas realizadas com várias espécies arbóreas da floresta amazônica, Roberts et al (1990, 1995) concluíram que a condutância estomática se correlacionou de forma negativa com o déficit de umidade específica e, de forma positiva, com a radiação solar.

No caso do pau-rosa, as respostas da condutância estomática à radiação fotossinteticamente ativa e ao déficit de umidade específica demonstraram que o aparelho estomático dessa espécie apresenta uma certa sensibilidade às variações nas condições atmosféricas.

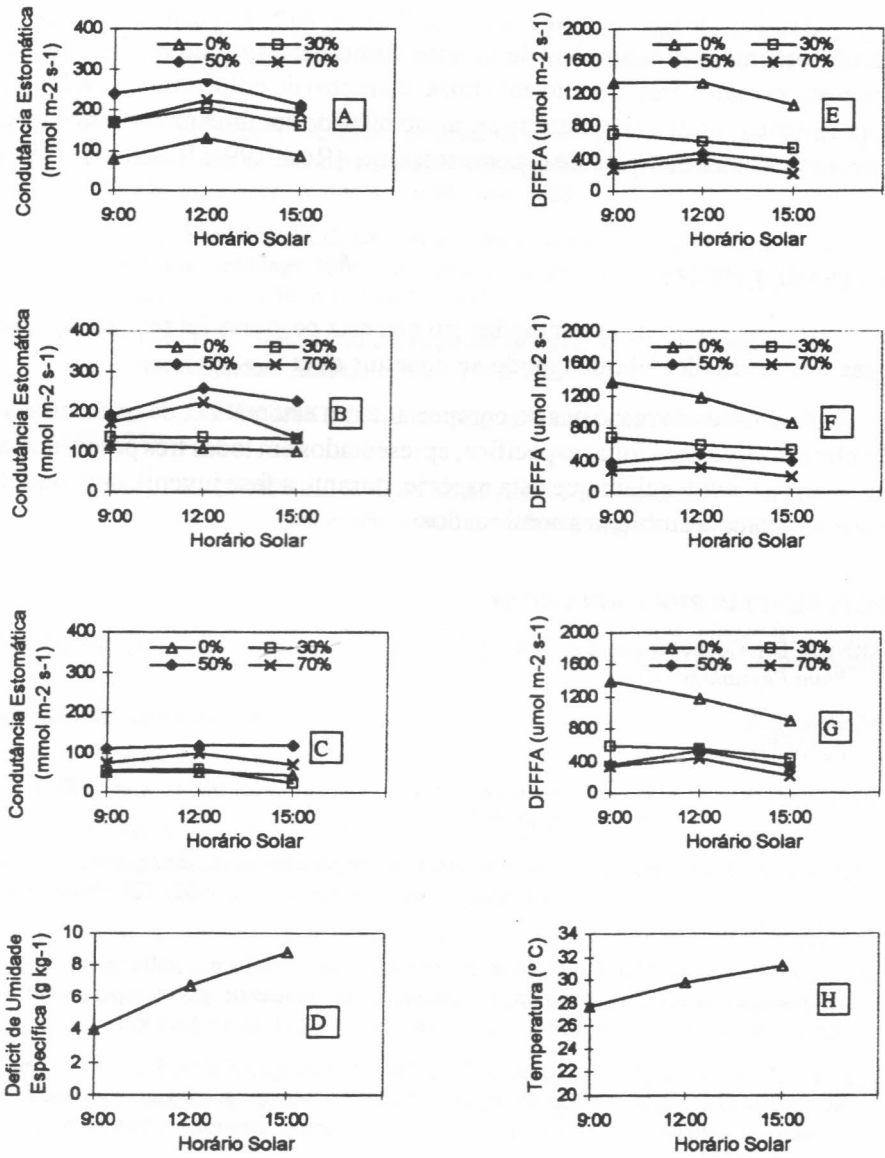


Figura 2 - Evolução diurna da condutância estomática (Manicoré A, FLONA B e Curuá-Una C), déficit de umidade específica (D), densidade de fluxo de fotossinteticamente ativos-DFFFA (Manicoré E, FLONA F Curuá-Una G) e temperatura (H), em mudas de *Aniba rosaeodora* submetidas a diferentes níveis de sombreamento.

Estudos desenvolvidos com pau-rosa sob diferentes níveis de sombreamento em condições de viveiro demonstraram que esta Lauraceae apresentou maior crescimento em altura, diâmetro do colo, número de folhas, área foliar e produção de matéria seca sob 50% de sombreamento, revelando um comportamento típico de espécie tolerante (Rosa 1996; Rosa et al, 1997).

4 - CONCLUSÃO

Considerando-se as condições em que esta pesquisa foi realizada e com base nos resultados obtidos, pode-se concluir que:

Os padrões de respostas do comportamento estomático, da concentração de clorofila e da área foliar específica, apresentados em todas três procedências de pau-rosa, evidenciam que esta espécie, durante a fase juvenil, encontra-se mais adaptada a ambientes sombreados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARNON, D.I. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenoloxidase in *Betula vulgaris*. *Plant Physiology*, v.24, n.1, p.1-15, 1949.
- BENINCASA, M. M. P. *Análise de crescimento de plantas*; noções básicas. Jaboticabal: FCAV-UNESP, 1988. 41 p.
- BOARDMAN, N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, v.28, p. 335-77, 1977.
- CAIRO, P. A. R. *Aspectos biofísicos e metabólicos de plantas jovens de espécies florestais associados à disponibilidade de água no solo*. Lavras: UFLA, 1992. 124p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - UFLA, 1992.
- ENGEL, V.L., POGGIANI, F. Estudo da concentração da clorofila nas folhas e seu espectro de absorção de luz em função do sombreamento em mudas de quatro espécies nativas. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, Brasília, v.3, n.1, p. 39-45, 1991.
- FERREIRA, M. das G. M., CANDIDO, J. F, SILVA, D. da, COLODETE, J. L. Efeito do sombreamento e da densidade de sementes sobre o desenvolvimento de mudas de *Pinus insularis* Endlicher e seu crescimento inicial no campo. *Floresta*, Curitiba, v.12, n.1, p. 53-61, 1981.
- HOLMES, P. M., COWLING, R. M. Effects of shade on seedling growth, morphology and leaf photosynthesis in six sub tropical thicket species from the eastern Cape, South Africa. *Forest Ecology and Management*, Amsterdam, v.61, p.199-220, 1993.

- INOUE, M. T. A autoecologia do gênero *Cedrela*: efeitos na fisiologia do crescimento no estágio juvenil em função da intensidade luminosa. *Floresta*, Curitiba, v.6, n.2, p. 58-61, 1977.
- KAPPEL, F., FLORE, J. A. Effect of shade on photosynthesis, specific leaf weight, leaf chlorophyll content, and morphology of young peach trees. *Journal of American Society Horticultural Science*, v.108, n.4, p.541-544, 1983.
- KOLB, T. E., STEINER, K.C. Growth and biomass partitioning of northern red oak and yellow poplar seedlings: Effects of shading and grass root competition. *Forest Science*, Washington, D.C., v.36, n.1, p.34-44, 1990.
- KOZLOWSKI, T. T. *Growth and development of trees, seed germination, ontogeny, and shoot growth*. London: Academic Press, 1971. v. 2.
- KRAMER, J.P., KOZLOWSKI, T. T. *Physiology of wood plants*. New York: Academic Press, 1979. 811p.
- MONTEITH, J. L., CAMPBELL, G. S., POTTER, E. A. Theory and performance of a dynamic diffusion porometer. *Agricultural and Forest Meteorology*, Amesterdam, v.44, p.27-38, 1988.
- NAVES, V. L. *Crescimento, distribuição de matéria seca, concentração de clorofila, e comportamento estomático de mudas de três espécies florestais submetidas a diferentes níveis de radiação fotossinteticamente ativa*. Lavras: UFLA, 1993. 76 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - UFLA, 1993.
- OVERBAUER, S. F., STRAIN, R. B. Effects of light regimes on the growth and physiology of *Pentaclethra macroloba*. *Journal of Tropical Ecology*, Cambridge, v.1, p.303-320, 1985.
- OSUNKOYA, O. O., ASH, E. J., HOPKINS, S. M., GRAHAM, A. W. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain forest tree species in northern Queensland. *Journal of Ecology*, Oxford, v.82, p.149-163, 1994.
- PEARCY, R. W., SIMS, D.A. Photosynthetic acclimatation to changing light environments. In: CALDWELL, M. N. (Ed.), PEARCY, R.W. (Ed.). *Exploitation of environmental heterogeneity by plants- ecophysiological process above and below ground*. London: Academic Press, 1994. p. 173-194.
- ROBERTS, J., CABRAL, O. M. R., AGUIAR, L. F. Stomatal and boundary layer conductance in Amazonia Terra-firme rain forest. *Journal of Applied Ecology*, Oxford, v.27, n.11, p.336-353, 1990.
- ROBERTS, J., CABRAL, O. M. R., COSTA, J. P. da, McWILLIAN, A. L. C., SÁ, T. D. de A. Plant physiological studies in tropical rain forest and pasture in Amazonian. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FISILOGIA VEGETAL; Trabalhos convidados, 5., 1995, Lavras. *Anais...* Lavras: SBF, 1995. p. 134-174.

ROSA, L. dos S. *Comportamento inicial da espécie Aniba rosaeodora Ducke (pau-rosa), submetida a diferentes níveis de sombreamento em condições de viveiro*. Belém: FCAP, 1996.103p. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) - FCAP, 1996.

_____, SÁ, T. D. de A ., OHASHI, S. T., BARROS, P. L. C. de, SILVA, A . J. V. Crescimento e sobrevivência de mudas de pau-rosa (*Aniba rosaeodora* Ducke) oriundas de três procedências, em função de diferentes níveis de sombreamento, em condições de viveiro. *Boletim da FCAP*, Belém, n.28, p. 37-62, 1997.

SALISBURY, F. B., ROSS, C. W. *Plant physiology*. Belmont: Wadsworth, 1985. 222 p.

TURNBULL, M. H. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six australian tree species. *Oecologia*, Berlin, v.87, p.100-107, 1991.